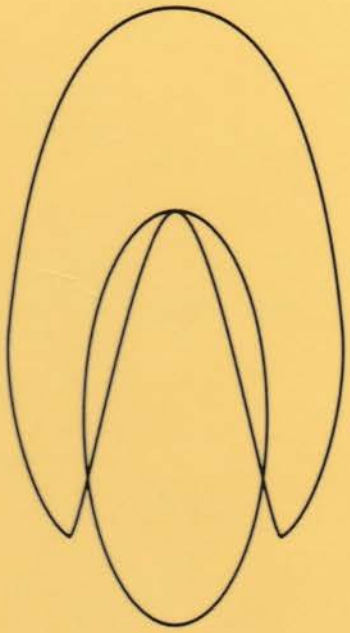
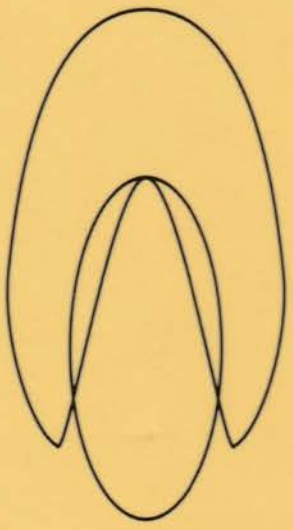
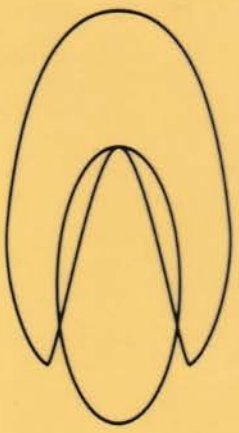
H. Clémençon







Anatomie der Hymenomyceten

Anatomy of the Hymenomycetes

H. Clémençon

Anatomie der Hymenomyceten

Eine Einführung in die Cytologie und Plectologie
der Krustenpilze, Porlinge, Keulenpilze,
Leistlinge, Blätterpilze und Röhrlinge

mit 842 Figuren

Anatomy of the Hymenomycetes

An Introduction to the Cytology and Plectology
of Crust Fungi, Bracket Fungi, Club Fungi,
Chanterelles, Agarics and Boletes

with 842 Figures with English Legends
and an extensive English Summary

Verbesserte, elektronisch durchsuchbare Ausgabe 2018
Nomenklatur der Pilze: Stand 1997

1997

Autor:
Dr Heinz Clémençon, Professeur ordinaire de cryptogamie,
Institut de Botanique Systématique de l'Université de Lausanne
Bâtiment de Biologie
CH-1015 Lausanne, Suisse - Schweiz - Switzerland

Redaktionsschluss: Juni 1997

Seitengestaltung, Umschlag: H. Clémençon

Schriftarten: Helvetica, Avant Garde Book, Palatino, DeltaSymbol

Druck: Benteli Druck, Wabern-Bern, Schweiz, 1997

Kommissionsverlag:
F. Flück-Wirth
Internationale Buchhandlung für Botanik und Naturwissenschaften
CH-9053 Teufen

Copy rights

© For illustrations taken from other publications are with the respective authors or their editors. At printing time appropriate permission for reproduction in this book has been obtained or has been asked for. I thank all authors and editors who answered my requests.
The sources are mentioned in the German legends only. Figures without cited sources are the author's originals.

© Für Illustrationen aus andern Veröffentlichungen sind bei den entsprechenden Autoren oder deren Verlegern. Zur Zeit der Drucklegung dieses Buches wurden die Genehmigungen zum Gebrauch dieser Illustrationen erhalten oder sind angefordert worden. Ich danke allen Autoren und Verlgern, die meine Anfragen beantwortet haben.
Die Quellen werden nur in den deutschen Legenden genannt. Figuren ohne zitierte Quellen sind Originale des Verfassers.

© Université de Lausanne

ISBN 3-7150-0040-6

Vorwort

Die moderne Molekularbiologie, Biochemie und Genetik haben die Biologie wahrhaft epochemachend verändert. Aus einer beschreibenden Disziplin ist eine verstehende Wissenschaft geworden; die Biologie hat wissenschaftliche Relevanz erreicht und ist sozusagen erwachsen geworden. Dieser geschichtlich gesehen brüske Wandel hat aber auch die Einstellung der Biologen gegenüber den biologischen Fächern verändert. Die Morphologie, die Oekologie und besonders die Systematik werden von heutigen Biologen allzu oft als "kaum wissenschaftswürdige" Beschäftigungen minderer Geister betrachtet. "Die Biologie auf das Wesentliche beschränken," wie sich viele moderne Forscher gerne ausdrücken, indem nur noch genetische oder molekularbiologische Spezialfragen als "wahre, echte" Biologie anerkannt und andere Aspekte ausgeschlossen werden, diese Beschränkung ist wahrlich ein grosser Verlust und kommt jener Erniedrigung gleich, die aus der Beschränkung eines grossartigen Konzertes auf die Physik der Tonbildung hervorgeht. Niemand wird ernsthaft glauben dass der Akustiker die Musik auf das Wesentliche beschränkt hat, aber leider glauben viele "Biologen" an eine Beschränkung der Biologie auf die Molekularbiologie. Dies hat die Morphologie und die Taxonomie in argen Verruf gebracht, so dass viele wissenschaftliche Lehrer diese Disziplinen stiefmütterlich behandeln oder einfach übergehen. Das Resultat ist denn auch oft eine schlechte, bisweilen sogar jämmerliche Ausbildung junger Leute, die zwar in manchen aktuellen und sicher interessanten "Molekularfragen" kompetent sind, die aber von der Biologie ihrer Objekte herzlich wenig verstehen. Der Organismus steht nicht im Vordergrund, sondern ist lediglich Mittel zum Zweck und kann deshalb vernachlässigt werden, scheinen manche zu glauben. Man denke nur an all die "mykologischen" Arbeiten mit *Saccharomyces* und andern Modellobjekten, bei denen nicht der Organismus, sondern irgend ein molekularer Ablauf im Vordergrund steht.

Wenn Studenten in die Biologie einer Organismengruppe eingeführt werden sollen macht sich die Lücke morphologischer und taxonomischer Kenntnisse schmerzhaft bemerkbar. Aber viele Leute lassen sich dadurch nicht abschrekken sondern finden in der "Beschränkung auf das Wesentliche" eine scheinbare Rechtfertigung, sich nicht auf solche Dinge einzulassen. Dies ist eigentlich nur eine Ausrede, und glücklicherweise gibt es noch Studenten und Mykologen, die nicht daran glauben. Für solche Leute wurde dieses Buch geschrieben. Es soll das Studium der in vielen Zeitschriften verstreuten morphologischen Grundlagen unserer Kenntnisse der Hymenomyceten erleichtern und einen bescheidenen Beitrag zur Anerkennung der organismischen Biologie leisten. Der heutigen Überbewertung der Molekularbiologie Rechnung tragend habe ich das Buch bewusst auf die Morphologie bschränkt, auch wenn ich die Begeisterung meiner Kollegen über das Erwachen der Biologie durchaus teile.

Lausanne, 3. Juli 1997.

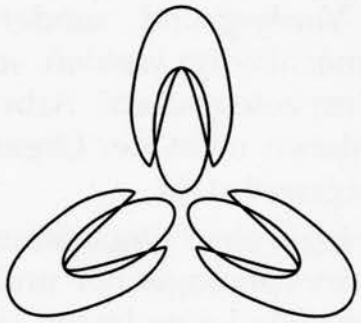
H. Clémençon

Verdankung

In erster Linie danke ich Herrn **Heinz Göpfert** für seine jahrelange Arbeit als Korrektor meiner Manuskripte. Seine langjährige Tätigkeit als Redaktor der Schweizerischen Zeitschrift für Pilzkunde, seine Erfahrung als ehemaliger Redaktor der Mycologia Helvetica, seine guten Kenntnisse der Hymenomyceten und seine Beherrschung der deutschen und der englischen Sprache machten ihn zum Mitarbeiter "par excellence." Manche Seite kam mit mehreren Korrekturen zurück, die nicht nur Tippfehler aufdeckten, sondern die den Text auch wirklich verbesserten. Er hat somit wesentlich zum Buch beigetragen und verdient mehr als nur den Dank, den ich hier aussprechen kann.

Das Kapitel über die Mitosporen der Hymenomyceten wurde von den Herren **Joost A. Stalpers** und **Walter Gams** kritisiert. Ich danke beiden Herren für ihre zahlreichen sachlichen und hilfreichen Bemerkungen, von denen ich die meisten in den Text einbauen konnte. Dort wo ich das nicht tun konnte bitte ich die beiden Herren und die Leser um Entschuldigung.

Für die Beschaffung der vielen Originalpublikationen bin ich unserer Bibliothekarin Frau **Josiane Bonetti** wirklich dankbar. Die durch diese Zusammenarbeit gewonnene Zeit erlaubte mir eine bessere Verarbeitung der Fachliteratur.



INHALTSVERZEICHNIS

1 Allgemeine Biologie der Hymenomyceten ..... **1 - 10**
Die Hymenomyceten im System der Pilze 1
Allgemeine Entwicklungsmorphologie 2
Polyploidie 10

2 Die Hyphen der Hymenomyceten ..... **11 - 110**
Geschichtliches 11
Cytologie der vegetativen Hyphe 13
Die Hyphenwand und die Septen 13
Das Cytoplasma 18
Der Kern und die Mitose 27
Die Schnallen 32
Hyphenscheiden 37
Modifizierte Hyphen 39
Die Sklerohyphen 40
Faserhyphen («Skeletthyphen») 40
Bindehyphen (ligative Hyphen, konjunktive Hyphen) 43
Stützhyphen («skeletoide Hyphen») 45
Die Speicherhyphen 48
Die Physalohyphen 53
Die geliferen Hyphen 59
Die Sekrethyphen 61
Geschichtliches 61
Die herkömmliche Einteilung der Sekrethyphen 66
Die moderne Beschreibung der Sekrethyphen 68
Eine hierarchische Einteilung der Sekrethyphen 72
Die Hydropleren 73
Die Heteropleren 75
Der Latex und die Laticiferen 77
Gloeoplere Hyphen 82
Die Thrombopleren 85
Chemisches und färberisches Verhalten des Deuteroplasmas 89
Chemotypen der Sekrethyphen 99

3 Das Mycelium ..... **111 - 216**
Die Boidin'schen Organisationsstufen der Mycelien 114
Dynamik des jungen Myceliums 120
Das Mycelwachstum 121
Die fraktalen Dimensionen des jungen Myceliums 128
Hyphenfusionen 130
Morphologie und Differenzierungen des reifen Myceliums 143
Allocysten 144
Drepanocysten und Malocysten 146
Stephanocysten 148
Gloeosphexen, Toxocysten und Digitocysten 152
Lagenocysten und Mycelcystiden 155
Mycelbasidien und Mycelbasidiome 158
Bromatien, Gongylidien und Termitosphären 162
Kutikulare Zellen und pseudoparenchymatische Krusten 165
Hyphenstränge und Rhizomorphen 166

Anatomie einiger Rhizomorphen 168
Mykorrhiza 187
Ökologische Aspekte der Mykorrhiza 188
Einteilung der Mykorrhizen 189
Perimykorrhiza 190
Ektomykorrhiza 192
Ektendomykorrhiza 204
Ericoide Endomykorrhiza 208
Orchideen-Endomykorrhiza 209
Die häufigeren mykorrhizierten Gattungen 214
Interaktionen zwischen Mycelien 216
4 Bulbillen, Sklerotien und Pseudosklerotien ..... 217 - 282
Geschichtliches 218
Bulbillen 218
Sklerotien 222
Sklerotien einiger Krustenpilze 222
Sklerotien einiger Keulenpilze 229
Sklerotien und Pseudosklerotien einiger Porlinge und porlingsähnlicher Blätterpilze 231
Sklerotien einiger Blätterpilze 254
5 Mitosporen der Hymenomyceten ..... 283 - 352
Geschichtliches 283
Eine Übersicht 286
Bildung der Mitosporen 289
Arthrokonidien 291
Arthrokonidiome 303
Chlamydosporen 309
Blastische Mitosporen 333
Abgelöste Hyphenenden 350
Fremde Mitosporen 352
6 Meiosporen, Basidien und Basidiosporen ..... 353 - 502
Geschichtliches 353
Terminologie der Sporen 355
Eine phylogenetische Interpretation der Basidien 358
Die Basidie 362
Grundschema der Basidiosporenbildung 362
Karyogamie und Meiose 366
Wachstum der Sterigmen und der Apophyse 374
Die Zahl der Sterigmen 379
Basidien mit einem oder mit drei Sterigmen 379
Basidien mit zwei Sterigmen 382
Basidien mit fünf bis acht Sterigmen 386
Lage und Orientierung der Kernteilungen 386
Die siderophile Granulation 388
Basidientypen der Hymenomyceten 392
Morphologische Variationen der Basidien 399
Die *Tulasnella*-Basidie 404
Die Basidiosporen 405
Morphologie der Basidiosporen 406
Veränderlichkeit der Grösse und Form der Basidiosporen 415

Die Sporenwand ... 425
Die lichtoptisch unterschiedenen Wandschichten ... 426
Die elektronenoptisch unterschiedenen Wandschichten ... 429
Das Eusporium ... 430
Das Myxosporium ... 431
Ornamente ... 434
Beispiele zur Sporenwandarchitektur ... 436
Scheiteldifferenzierungen ... 475
Keimporus ... 475
Papillen ... 486
Der Apikulus und der Sporenabsprung ... 488
Apikulartropfen (Fayod's Tropfen, «Buller's Tropfen») ... 488
Verschluss des Apikulus und der Sterigmenspitze ... 492
Der Sporenabsprung ... 494
Keimung der Basidiosporen ... 498

7 Cystiden, Pseudocystiden und Hyphidien ... 503 - 586
Geschichtliches ... 503
Terminologie und Klassifikation der Cystiden ... 507
Eine moderne morphologische Klassifikation ... 514
Deuterocystiden ... 516
Chrysocystiden ... 516
Gloeocystiden ... 524
Alethocystiden ... 534
Acanthocystiden ... 534
Astrocystiden ... 534
Halocystiden ... 536
Lagenocystiden ... 538
Lamprocystiden ... 540
Leptocystiden ... 552
Lyocystiden ... 559
Ornatocystiden ... 561
Paracystiden ... 561
Scopulocystiden ... 562
Trabecularcystiden ... 563
Pseudocystiden ... 566
Heterocystiden ... 567
Septocystiden ... 569
Skeletocystiden ... 571
Hyphidien ... 572
Lianenhyphen, Hyphenbündel und Cystidenbündel ... 577
Überlappende Bereiche und Bezeichnungen ... 583
Nicht zum Gebrauch empfohlene Bezeichnungen ... 583

8 Basidiome ... 587 - 715
Geschichtliches ... 588
Basidiomtypen und Hymenophoral-Konfigurationen ... 590
Die sechs Fruchtkörpertypen ... 591
Die fünf Hymenophoral-Konfigurationen ... 595
Morphologische Anpassungen an ökologische Faktoren ... 597
Phylogenetische Hypothesen ... 598
Die Geflechte der Basidiome ... 604

Mitische Systeme 605
Die Grundgeflechte 610
Die Geflechte des Hymeniums und des Hymenophors 615
Das Hymenium 616
Das Stelohymenium 617
Das Catahymenium 619
Das Tilaiohymenium 622
Das Auxohymenium 624
Das Leptohymenium 627
Das Subhymenium 642
Die Hymenophoraltrama 644
Die Corticalgeflechte 672
Topographie der Pigmente 690
Pseudorhizen 692
Rhacophyllus-Formen und Stilboiden 698
Rhacophyllus-Formen 698
Stilboiden 706
Acanthocyten und Cherocyten 710
Bakterien in Basidiomen 713

9 Carpogenese. Primordialentwicklung der Basidiome ..... 716 - 890
Geschichtliches 716
Carpogenetische Begriffe und Terminologie 718
Die Schwerkraft als carpogenetischer Faktor 718
Polyzentrische und monozentrische Fruchtkörperanlagen 719
Der Nodulus 720
Eine Übersicht 722
Die Carpogenese aphyllophoraler Hymenomyceten 724
Die Carpogenese resupinater Basidiome 724
Die Carpogenese stalaktitenförmiger und keulenförmiger Basidiome 737
Die Carpogenese cyphelloider Basidiome 742
Die Carpogenese stipito-pileater Aphyllophorales 752
Die Carpogenese der Blätterpilze und Röhrlinge 760
Die drei Klassen der Carpogenese der Blätterpilze und Röhrlinge 769
Exocarpie 771
Endocarpie 802
Nodulocarpie 859

10 Lichenisierte und algenparasitische Hymenomyceten ..... 891 - 911
Geschichtliches 892
Anatomie ausgewählter Arten 895
Mit Algen lebende Krustenpilze 895
Lichenisierte Keulenpilze 902
Lichenisierte cantharelloide Pilze 906
Lichenisierte Blätterpilze 907

English Summaries ..... 912 - 937
Bibliographie ..... 938 - 981
Verzeichnis der Gattungsnamen ..... 982 - 989
Sachverzeichnis ..... 990 - 996

CONTENTS

1 General Biology of the Hymenomycetes ..... **1 - 10**
The Hymenomycetes in the Classification of the Fungi 1
General Developmental Morphology 2
Polyploidy 10

2 The Hyphae of the Hymenomycetes ..... **11 - 110**
Historical Notes 11
Cytology of the Vegetative Hyphae 13
The Hyphal Wall and the Septa 13
The Cytoplasm 18
The Nucleus and Meiosis 27
The Clamp Connections 32
Hyphal Sheaths 37
Modified Hyphae 39
The Sclerohyphae 40
Fibre Hyphae («Skeletal Hyphae») 40
Binding Hyphae (Ligative Hyphae, Conjunctive Hyphae) 43
Supporting Hyphae («Skeletoid Hyphae») 45
The Storage Hyphae 48
The Physalohyphae 53
The Geliferous Hyphae 59
The Secretory Hyphae 61
Historical Notes 61
The Traditional Classification of the Secretory Hyphae 66
A Modern Description of the Secretory Hyphae 68
A Hierarchical Classification of the Secretory Hyphae 72
The Hydroplerous Hyphae 73
The Heteroplerous Hyphae 75
Latex and Laticiferous Hyphae 77
Gloeoplerous Hyphae 82
The Thromboplerous Hyphae 85
Chemical Reactivity and Staining of Secretory Hyphae 89

3 The Mycelium ..... **111 - 216**
Boidin's Organisational Types of Mycelia 114
Dynamics of the Young Mycelium 120
Mycelial Growth 121
Fractal Dimensions of the Young Mycelium 128
Hyphal Fusions 130
Morphology and Differentiations of the Mature Mycelium 143
Allocysts 144
Drepanocysts und Malocysts 146
Stephanocysts 148
Gloeosphexes, Toxocysts and Digitocysts 152
Lagenocysts and Mycelial Cystidia 155
Mycelial Basidia and Mycelial Basidiomes 158
Bromatia, Gongylidia and Termitospheres 162
Cuticular Cells and Pseudoparenchymatic Crusts 165
Hyphal Cords and Rhizomorphs 166
Anatomy of Some Rhizomorphs 168
Mycorrhiza 187
Ecological Aspects of the Mycorrhiza 188
Classification of the Mycorrhiza 189
Perimycorrhiza 190
Ektomycorrhiza 192
Ektendomycorrhiza 204
Ericoid Endomycorrhiza 208
Endomycorrhiza of Orchids 209
The More Common Genera Forming Mycorrhiza 214
Interactions between Mycelia 216

4 Bulbils, Sclerotia and Pseudosclerotia ..... **217 - 282**
Historical Notes 218
Bulbils 218
Sclerotia 222
Sclerotia of Some Corticioid Fungi 222
Sclerotia of Some Clavarioid Fungi 229
Sclerotia and Pseudosclerotia of Some Polypores and Related Fungi 231
Sclerotia of Some Agarics 254

5 Mitospores of the Hymenomycetes ..... **283 - 352**
Historical Notes 283
A Survey 286
Formation of the Mitospores 289
Arthroconidia 91
Arthroconidiomes 303
Chlamydospores 309
Blastic Mitospores 333
Liberated Hyphal Ends 350
Foreign Mitospores 352
6 Meiospores, Basidia and Basidiospores ..... **353 - 502**
Historical Notes 353
Terminology of the Spores 355
A Phylogenetic Interpretation of the Basidia 358
The Basidium 362
A Basic Diagram of the Formation of the Basidiospores 362
Karyogamy and Meiosis 366
Growth of the Sterigmata and of the Apophysis 374
The Number of Sterigmata 379
Basidia with one or three Sterigmata 379
Basidia with two Sterigmata 382
Basidia with five to eight Sterigmata 386
Localisation and Orientation of the Nuclear Divisions 386
The Siderophilous Granulation 388
Basidial Types of the Hymenomycetes 392
Morphological Variations of the Basidia 399
The *Tulasnella*-Basidium 404
The Basidiospores 405
Morphology of the Basidiospores 406
Variability of the Size and Form of the Basidiospores 415
The Spore Wall 425
The Wall Layers as Seen in the Light Microscope 426
The Wall Layers as Seen in the Electron Microscope 429
The Eusporium 430
The Myxosporium 431
Spore Ornamentations 434
Examples of the Spore Wall Architecture 436
Apical Discontinuities 475
Germ Pores 475
Papillae 486
The Apiculus and the Spore Take-Off 488
Apicular Drop (Fayod's Drop, «Buller's Drop») 488
Sealing of the Apiculus and of the Tip of the Sterigma 492
The Spore Take-Off 494
Germination of the Basidiospores 498
7 Cystidia, Pseudocystidia and Hyphidia ..... **503 - 586**
Historical Notes 503
Terminology and Classification of the Cystidia 507
A Modern Morphological Classification 514
Deuterocystidia 516
Chrysocystidia 516
Gloeocystidia 524
Alethocystidia 534
Acanthocystidia 534
Astrocystidia 534
Halocystidia 536
Lagenocystidia 538
Lamprocystidia 540
Leptocystidia 552
Lyocystidia 559
Ornatocystidia 561
Paracystidia 561
Scopulocystidia 562
Trabecular Cystidia 563
Pseudocystidia 566
Heterocystidia 567
Septocystidia 569
Skeletocystidia 571

Hyphidia 572
Liana Hyphae, Hyphal Pegs und Cystidial Pegs 577
Overlapping Domains and Terms 583
Terms Not Recommended for Use 583

8 Basidiomes ..... 587 - 715
Historical Notes 588
Basidiome Types and Hymenophoral Configurations 590
The Six Basidiome Types 591
The Five Hymenophoral Configurations 595
Morphological Adaptations to Ecological Factors 597
Phylogenetic Hypotheses 598
The Plects of the Basidiomes 604
Mitic Systems 605
The Basic Plects 610
The Plects of the Hymenium and the Hymenophore 615
The Hymenium 616
The Stelohymenium 617
The Catahymenium 619
The Tilaiohymenium 622
The Auxohymenium 624
The Leptohymenium 627
The Subhymenium 642
The Hymenophoral Trama 644
The Cortical Plects 672
Topography of the Pigments 690
Pseudorhizae 692
Rhacophyllus-Forms and Stilboids 698
Rhacophyllus-Forms 698
Stilboides 706
Acanthocysts and Cherocysts 710
Bacteria in Basidiomes 713

9 Carpogenesis. Primordial Development of the Basidiomes ..... 716 - 890
Historical Notes 716
Carpogenetic Concepts and Terminology 718
Gravity, a Carpogenetic Factor 718
Polycentric and Monocentric Basidiome Initials 719
The Nodulus 720
A Survey 722
The Carpogenesis of Some Aphyllophorales 724
Carpogenesis of Resupinate Basidiomes 724
Carpogenesis of Mucronelloid and Clavarioid Basidiomes 737
Carpogenesis of Cyphelloid Basidiomes 742
Carpogenesis of Stipito-Pileate Aphyllophorales 752
The Carpogenesis of the Gill Fungi and Boletes 760
The Three Classes of the Carpogenesis of the Gill Fungi and Boletes 769
Exocarpy 771
Endocarpy 802
Nodulocarpy 859

10 Lichenised Hymenomycetes and Hymenomycetes Parasitic on Algae ..... 891 - 911
Historical Notes 892
Anatomy of Some Selected Species 895
Corticioid Lichenised Fungi 895
Clavarioid Lichenised Fungi 902
Cantharelloid Lichenised Fungi 906
Lichenised Agarics 907

English Summaries ..... 912 - 937
Bibliography ..... 938 - 981
List of Generea ..... 982 - 989
Subject index ..... 990 - 996

1

ALLGEMEINE BIOLOGIE DER HYMENOMYCETEN

Dieses Kapitel versucht, die Hymenomyceten kurz darzustellen. Physiologie, Biochemie, Genetik, Sexualität und Ökologie der Hymenomyceten kommen hier nicht zur Sprache. Lediglich einige Begriffe aus der Morphologie werden hier eingeführt, um die späteren Kapitel auf eine gemeinsame Basis stellen zu können.

DIE HYMENOMYCETEN IM SYSTEM DER PILZE

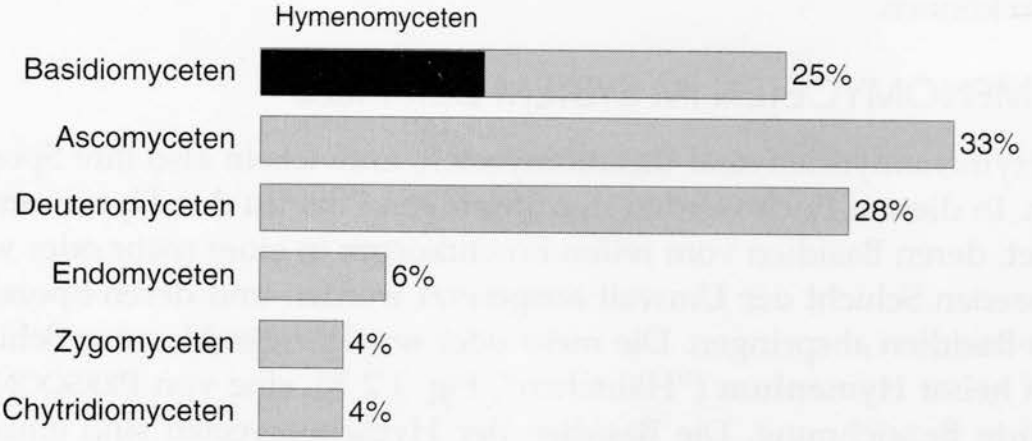
Die Hymenomyceten sind Basidiomyceten, entwickeln also ihre Sporen auf Basidien. In diesem Buch werden nur diejenigen Pilze zu den Hymenomyceten gerechnet, deren Basidien vom reifen Fruchtkörper in einer mehr oder weniger geschlossenen Schicht der Umwelt ausgesetzt werden und deren Sporen aktiv von den Basidien abspringen. Die mehr oder weniger geschlossene Schicht der Basidien heisst **Hymenium** ("Häutchen", Fig. 1.2 B), eine von PERSOON (1794) eingeführte Bezeichnung. Die Basidien der Hymenomyceten sind einzellig in dem Sinn, dass alle Sporen von einer einzigen Zelle gebildet und getragen werden (Fig. 1.2 C), auch wenn bisweilen Sekundärsepten auftreten (Fig. 2.41).

Durch diese Umschreibung werden die Gastromyceten ausgeschlossen, denn ihr Hymenium ist bei Fruchtkörperreife entweder nicht der Umwelt direkt ausgesetzt oder durch Plectolyse restlos abgebaut worden. Zudem springen die Sporen der Gastromyceten nicht aktiv von den Basidien ab, sondern werden passiv abgelöst. Auch die "Phragmobasidiomyceten" mit mehrzelligen Basidien und nur je einer Spore pro Zelle werden ausgeschlossen, obwohl sie mit ihrer Morphologie und Biologie gewissen Hymenomyceten recht nahe kommen. Ausgeschlossen sind ebenfalls die Dacrymycetales, die wie die übrigen Gallertpilze kein eigentliches Hymenium besitzen, nicht aber die Tulasnellales, die zwar ebenfalls Heterobasidiomyceten sind, die aber ein Hymenium einzelliger, nicht gegabelter Basidien besitzen.

Die Hymenomyceten dieser Umschreibung umfassen in der einfachsten systematischen Anordnung nur zwei, allerdings stark heterogene Ordnungen: die Agaricales und die Aphyllophorales. Erstere sind die allbekannten Blätterpilze und Röhrlinge, letztere die Porlinge, Stachelinge, Keulenpilze und Krustenpilze. Diese Einteilung stammt aus dem letzten Jahrhundert, und obwohl sie auf den ersten Blick recht praktisch und einleuchtend erscheint, ist

sie in Wirklichkeit unnatürlich und muss einer natürlicheren weichen. Diese ist heute noch nicht gefunden, doch sind Ansätze dazu in der Literatur vorhanden (KREISEL 1969, KÜHNER 1980, JÜLICH 1981).

In der einfachen Systematik stehen den zwei Ordnungen der Hymenomyceten vier Ordnungen der Gastromyceten und sieben Ordnungen der übrigen Basidiomyceten gegenüber. In dieser Anordnung stellen die Hymenomyceten eine Minderheit der Basidiomyceten dar, was bei JÜLICH (1981) jedoch etwas anders aussieht. Er teilt diese Pilzgruppe in 62 Ordnungen auf, von denen 29 auf die «Aphyllophorales», 8 auf die «Agaricales», 12 auf die Gastromyceten und 13 auf die restlichen Basidiomyceten fallen. So stehen den 37 Ordnungen der Hymenomyceten 25 Ordnungen der übrigen Basidiomyceten gegenüber.

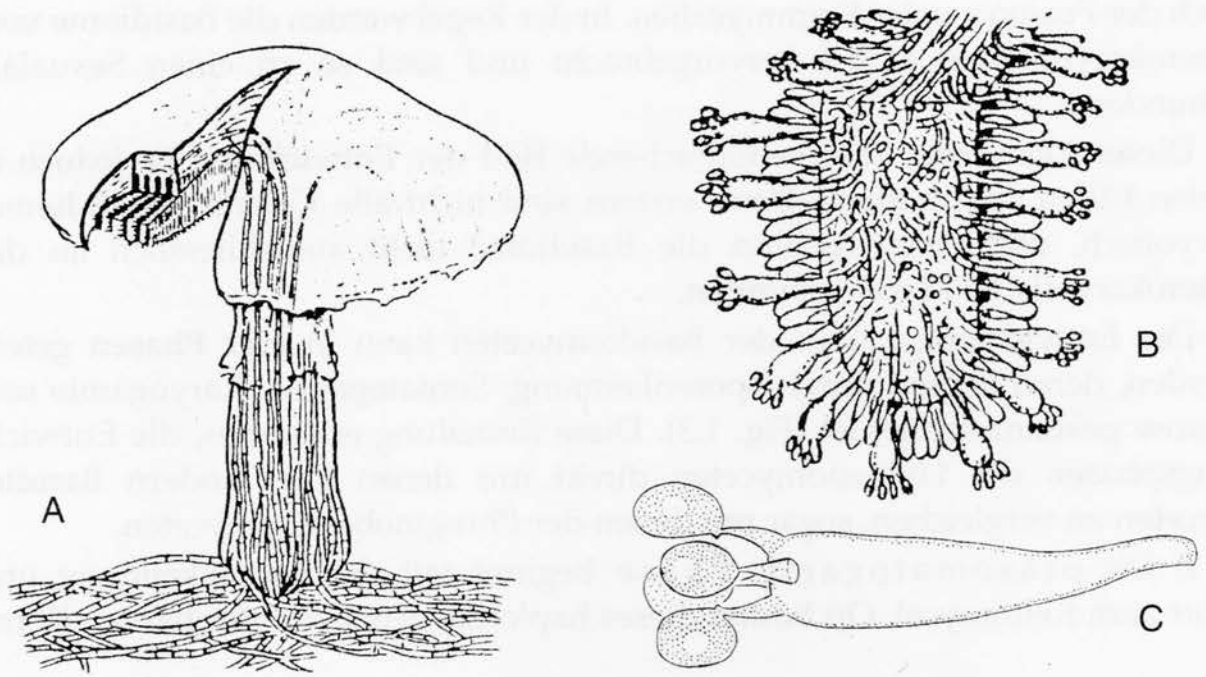


Figur 1.1: Statistik der Pilzgruppen.
Figure 1.1: Statistics of the major groups of fungi.

Gemessen an der Anzahl aller Pilze überhaupt bleiben die Hymenomyceten eine Minderheit. Legt man den Schätzungen die von KREISEL (1969) aufgeführten Pilzfamilien zugrunde und berücksichtigt man, dass 28% der Pilze Deuteromyceten sind (die in KREISEL's Zusammenstellung fehlen), so findet man, dass rund ein Viertel aller Pilze Basidiomyceten sind und dass etwa 11% aller Pilze zu den Hymenomyceten gehören (Figur 1.1). AINSWORTH & BISBY (1983) rechnen etwa 1/8 aller Pilze zu den Hymenomyceten.

ALLGEMEINE ENTWICKLUNGS-MORPHOLOGIE

Die Hymenomyceten sind wie alle Grosspilze aus fadenförmigen **Hyphen** (HOOK 1665, WILLDENOW 1810) geflochten. Das vegetative Hyphengeflecht durchdringt als **Mycelium** das Substrat (z. B. Holz, Boden oder Mist) und ist in der Regel der direkten Beobachtung am natürlichen Standort entzogen. Nur wenn das Substrat aufgedeckt oder aufgebrochen wird, können bisweilen Mycelfragmente gesehen werden.



Figur 1.2: Schema eines Blätterpilzes. **A:** Das Basidiom entspringt dem Mycelium und bildet basidientragende Lamellen. Es ist wie das Mycelium aus Hyphen aufgebaut. **B:** Die aus Hyphen gewobene Lamellentrama trägt das oberflächliche Hymenium, das aus unreifen Basidiolen und sporentragenden Basidien besteht. **C:** Reife Basidie mit Basidiosporen. A und B Nach Schmeil-Seybold, aus Von Frisch 1953, verändert; C nach Ingold 1971, verändert.

Figure 1.2: Diagrammatical drawings of an agaric. **A:** The basidiome is produced by the mycelium and bears gills with basidia. Like the mycelium, it consists of hyphae. **B:** The gill trama is woven by hyphae and is covered by the hymenium consisting of basidia. **C:** Mature basidium with basidiospores.

Ein sexuell-reproduktives Hyphengeflecht wird als **Basidiom** auf der Oberfläche des Substrates sichtbar und bildet die **Basidien** und die **Basidiosporen** aus (Fig. 1.2). Das Mycelium oder auch das Basidiom einiger Hymenomyceten können zusätzliche, nicht-sexuelle Verbreitungsorgane hervorbringen, von denen die Konidien die häufigsten sind.

Zur Anpassung an ökologische Nischen können sowohl die Geflechte des Mycels als auch des Basidioms mehrere Formen annehmen, die als **Plecte** beschrieben werden und die strukturell von den Geweben der höheren Pflanzen grundsätzlich verschieden sind. Diese Plecte können für taxonomische und systematische Zwecke ausgewertet werden und haben deshalb schon damals die Aufmerksamkeit der Mykologen auf sich gezogen, als die Mykologie noch im Stadium der α-Taxonomie stand.

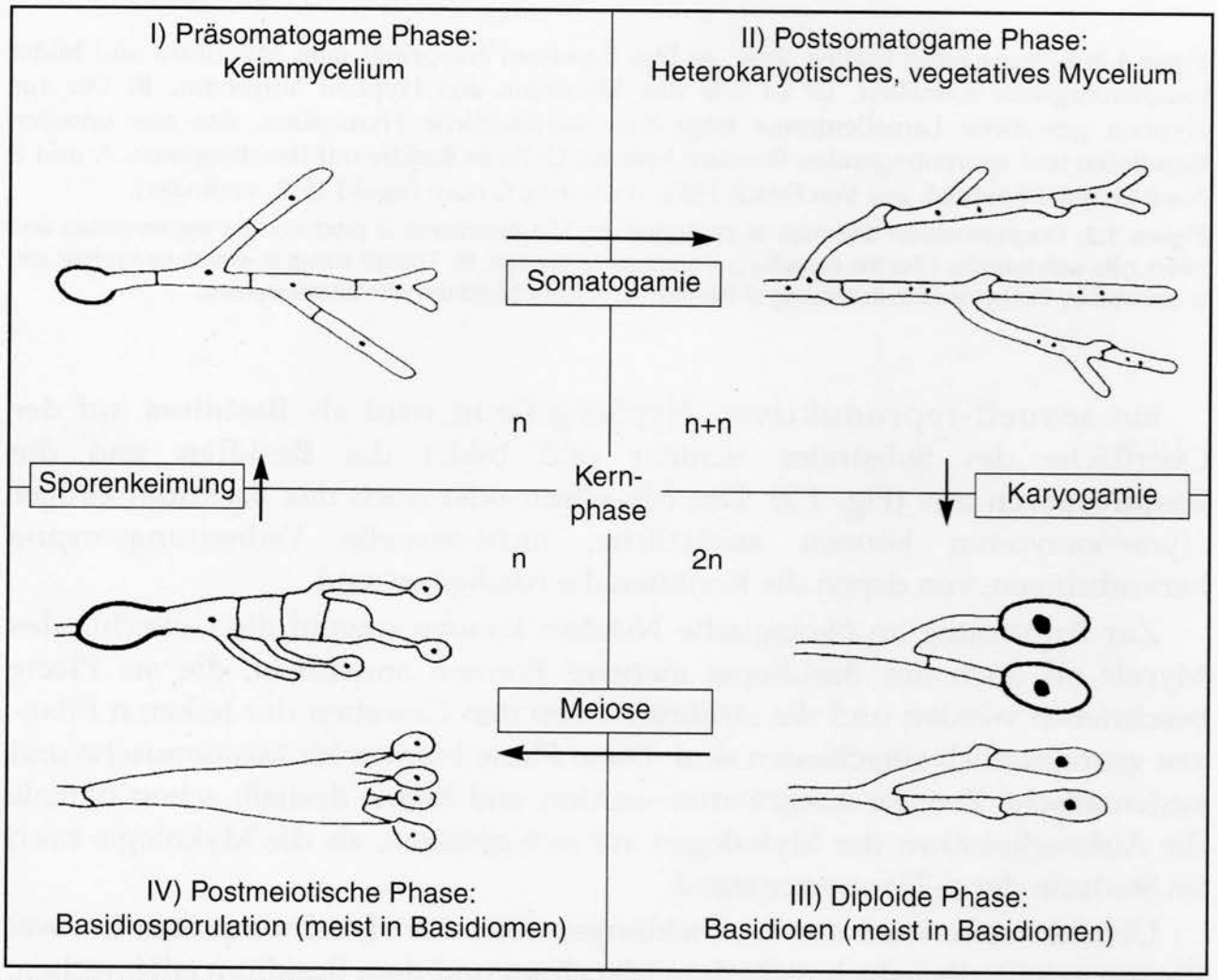
Üblicherweise wird der Entwicklungszyklus der Hymenomyceten in zwei Phasen geteilt, die jedoch nicht dem Mycelium und dem Basidiom entsprechen, sondern die durch einen Sexualakt zweier Mycelien getrennt und durch unterschiedliche genetische Zusammensetzung gekennzeichnet sind: das homokaryotische Keimmycel vor, und das heterokaryotische, vegetative Mycel

nach der Fusion zweier Keimmycelien. In der Regel werden die Basidiome vom heterokaryotischen Mycel hervorgebracht und sind so an einen Sexualakt gebunden.

Dieses klassische, aber vereinfachende Bild der Entwicklung ist jedoch in vielen Fällen unzutreffend, denn erstens sind nicht alle Keimmycelien homokaryotisch, und zweitens sind die Basidiome nicht ausschliesslich an das heterokaryotische Mycel gebunden.

Der Entwicklungszyklus der Basidiomyceten kann in **vier Phasen** geteilt werden, deren Beginn durch Sporenkeimung, Somatogamie, Karyogamie und Meiose gekennzeichnet ist (Fig. 1.3). Diese Einteilung erlaubt es, die Entwicklungsphasen der Hymenomyceten direkt mit denen aller andern Basidiomyceten zu vergleichen, sogar mit denen der Phragmobasidiomyceten.

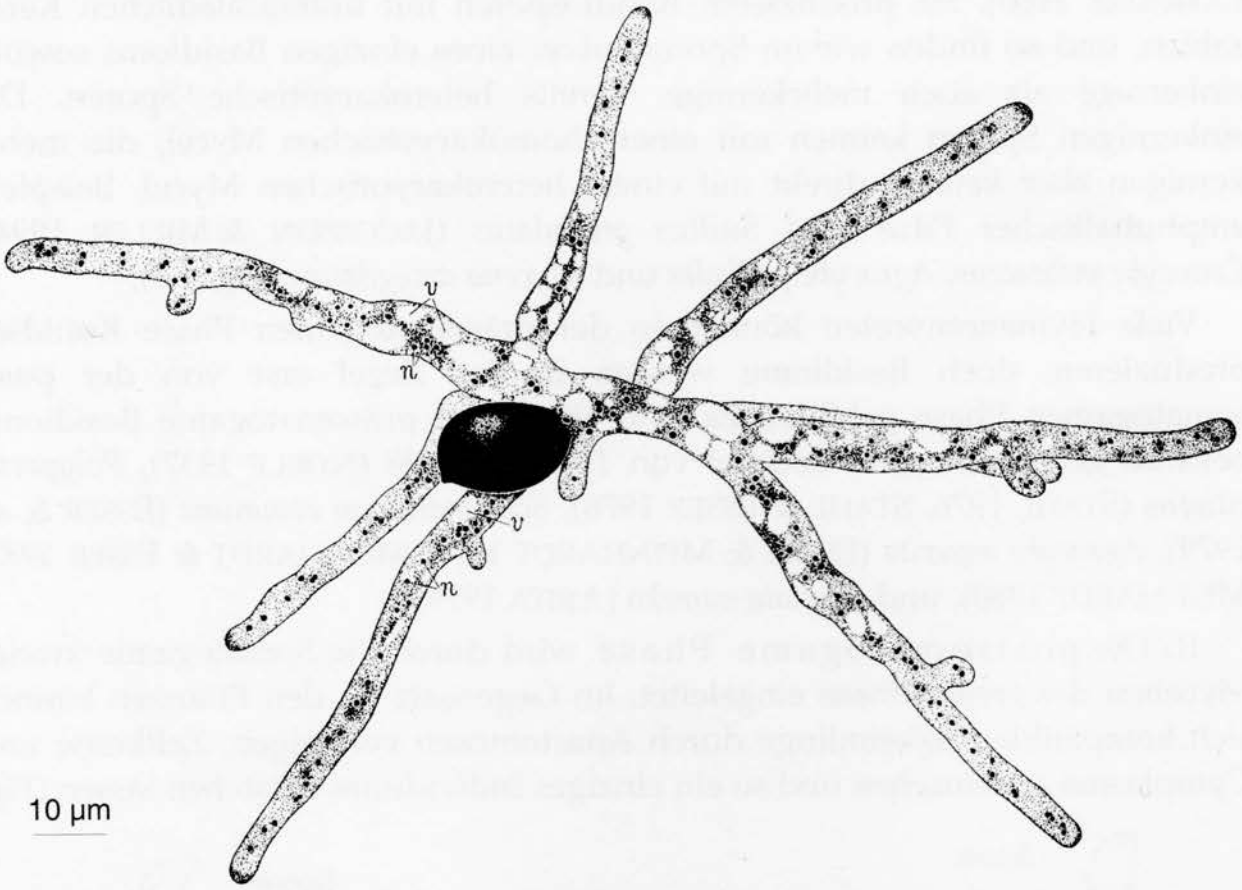
I) Die präsomatogame Phase beginnt mit der Sporenkeimung und führt zum Keimmycel. Oft besitzt dieses haploide, genetisch gleichartige Kerne



Figur 1.3: Die vier Entwicklungsphasen der Basidiomyceten. Zum Vergleich ein Basidiomycet mit dickwandiger Diplophase und vierzelliger, postmeiotischer Phase (etwa ein *Septobasidium*).

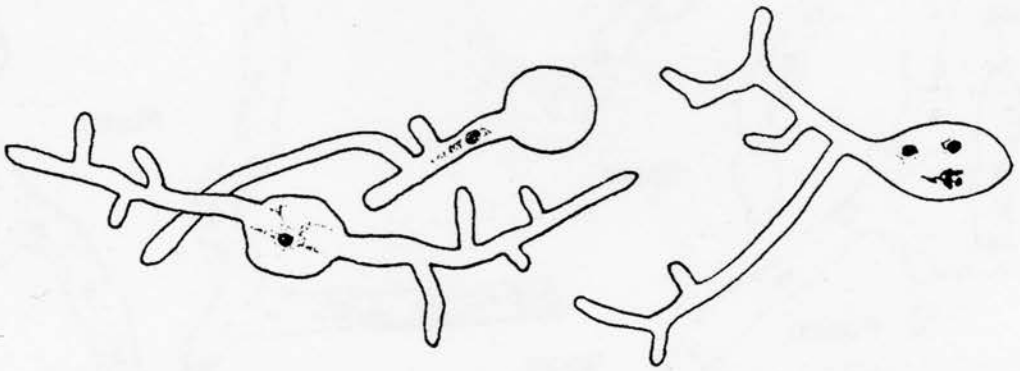
Figure 1.3: The four developmental phases of a basidiomycete. For comparison: a fungus with thick walled diploid phase and four-celled post-meiotic phase (e.g. a *Septobasidium*).

und einkernige Hyphenzellen und wird deshalb homokaryotisch oder monokaryotisch genannt. Es muss aber darauf hingewiesen werden, dass sich nicht alle Keimmycelien so verhalten. Dieses kann durch Unterdrückung der Querwände coenocytisch sein (Fig. 1.4, 1.6), oder es kann von Anfang an heterokaryotisch sein, nämlich dann, wenn bereits die Basidiospore zwei



Figur 1.4: Coenocytisches Keimmycelium, *Coprinus sterquilinus*. n = Nukleoli, v = Vakuolen. Nach Buller 1931, verändert.

Figure 1.4: Coenocytic germination mycelium, *Coprinus sterquilinus*. n = nucleoli, v = vacuoles.



Figur 1.5: Amphithallie: Keimung mehrkerniger und einkerniger Sporen, die von einem einzigen Basidiom hervorgebracht wurden. Die beiden Sporen links besitzen je einen Kern, die Spore rechts dagegen hat deren drei und ist heterokaryotisch. Gezeigt am Beispiel von *Mycena amygdalina*. Nach Lamoure 1960, verändert.

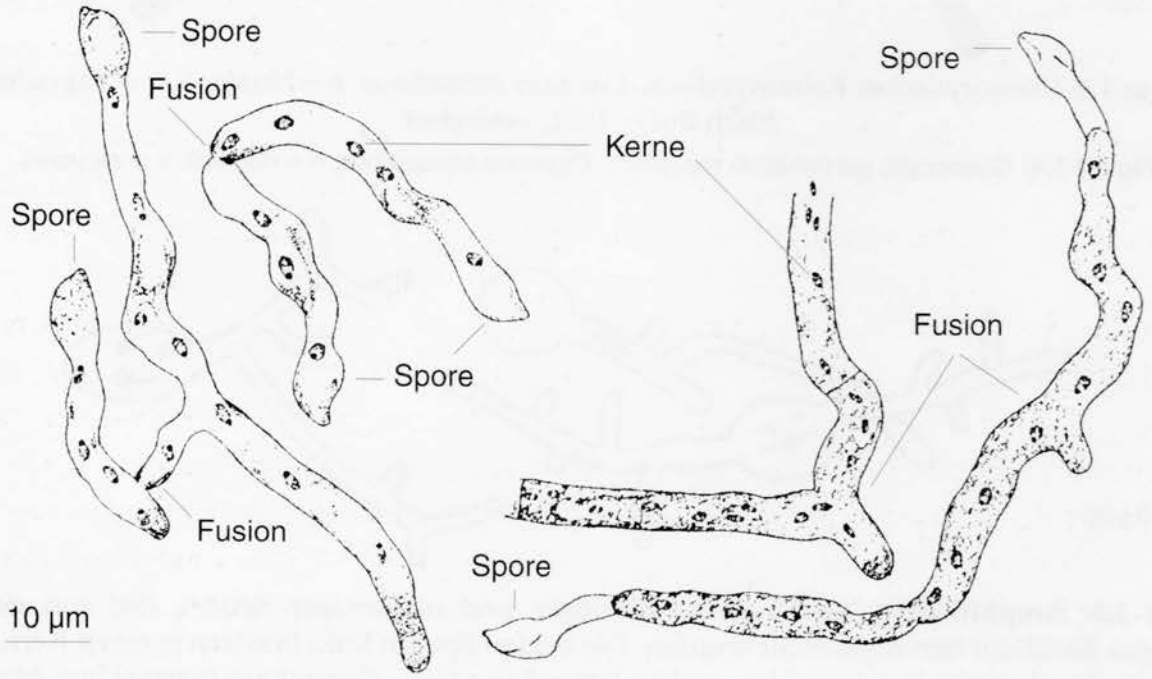
Figure 1.5: Amphithally: Germination of plurinucleate and uninucleate spores issued by the same fruit body. The two spores at the left are uninucleate, the spore at the right is trinucleate. *Mycena amygdalina*.

sexuell verschiedene Kerne enthielt. Dieser letzte Fall bedeutet, dass der Pilz die erste Phase umgehen kann und direkt mit einem Mycel keimt, das in Morphologie, Physiologie und Genetik mit dem Mycel der zweiten Phase identisch ist.

Einige Pilze sind durch eine **Amphithallie** gekennzeichnet (LANGE 1952: 36; LAMOURE 1960). Sie produzieren Basidiosporen mit unterschiedlichen Kernzahlen, und so finden wir im Sporenpulver eines einzigen Basidioms sowohl einkernige als auch mehrkernige, bereits heterokaryotische Sporen. Die einkernigen Sporen keimen mit einem homokaryotischen Mycel, die mehrkernigen aber keimen direkt mit einem heterokaryotischen Mycel. Beispiele amphithallischer Pilze sind *Suillus granulatus* (JACOBSON & MILLER 1994), *Conocybe pubescens, Agrocybe pediades* und *Mycena amygdalina* (Fig. 1.5).

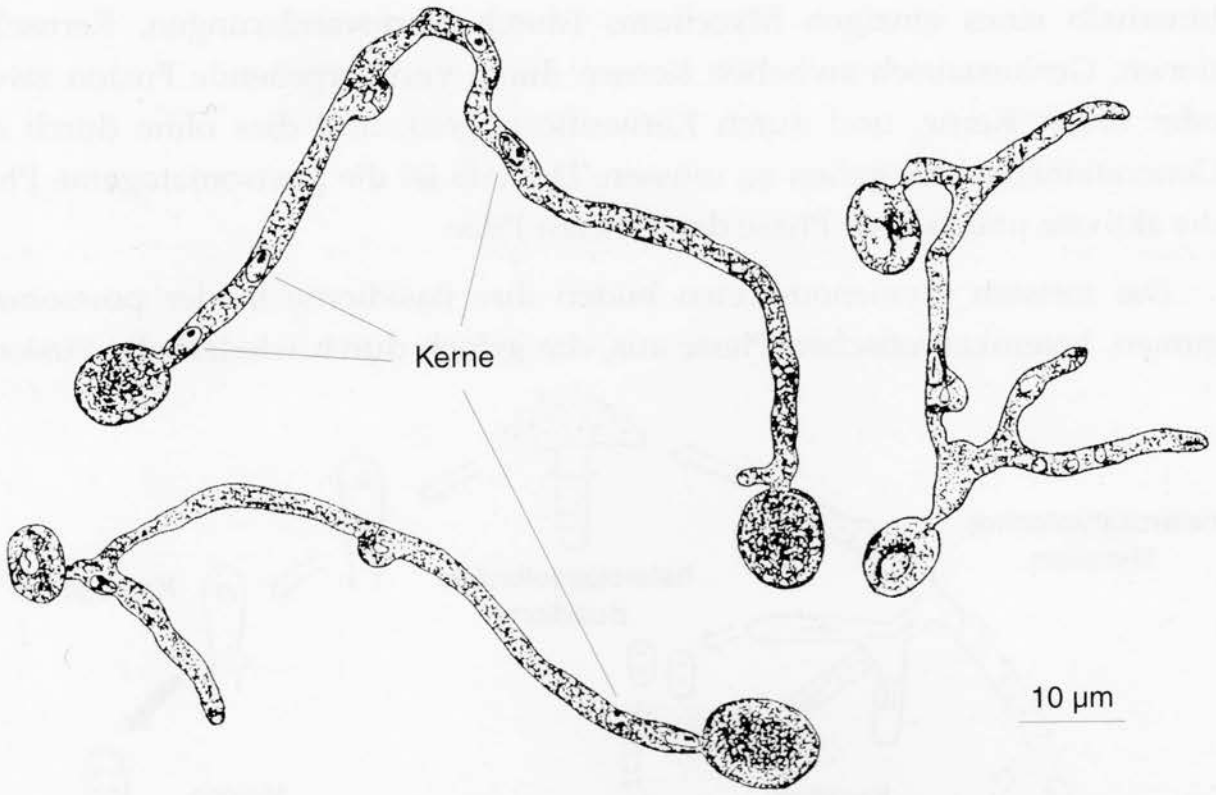
Viele Hymenomyceten können in der präsomatogamen Phase Konidien produzieren, doch Basidiome werden in der Regel erst von der postsomatogamen Phase gebildet. Es sind aber auch präsomatogame Basidiome bekannt geworden, zum Beispiel von *Typhula trifolii* (NOBLE 1937), *Polyporus ciliatus* (STAHL 1976, STAHL & ESSER 1976), *Schizophyllum commune* (ESSER & al. 1979), *Agrocybe aegerita* (ESSER & MEINHARDT 1977, MEINHARDT & ESSER 1981, MEINHARDT 1980), und *Pholiota nameko* (ARITA 1979).

II) Die postsomatogame Phase wird durch die Somatogamie zweier Mycelien der ersten Phase eingeleitet. Im Gegensatz zu den Pflanzen können sich kompatible Pilzkeimlinge durch Anastomosen vereinigen, Zellkerne und Cytoplasma austauschen und so ein einziges Individuum entstehen lassen (Fig.



Figur 1.6: Somatogamie zwischen Keimmycelien von *Thanatephorus cucumeris*. Nach Miller 1924, verändert.

Figure 1.6: Somatogamy between germ mycelia of *Thanatephorus cucumeris*.



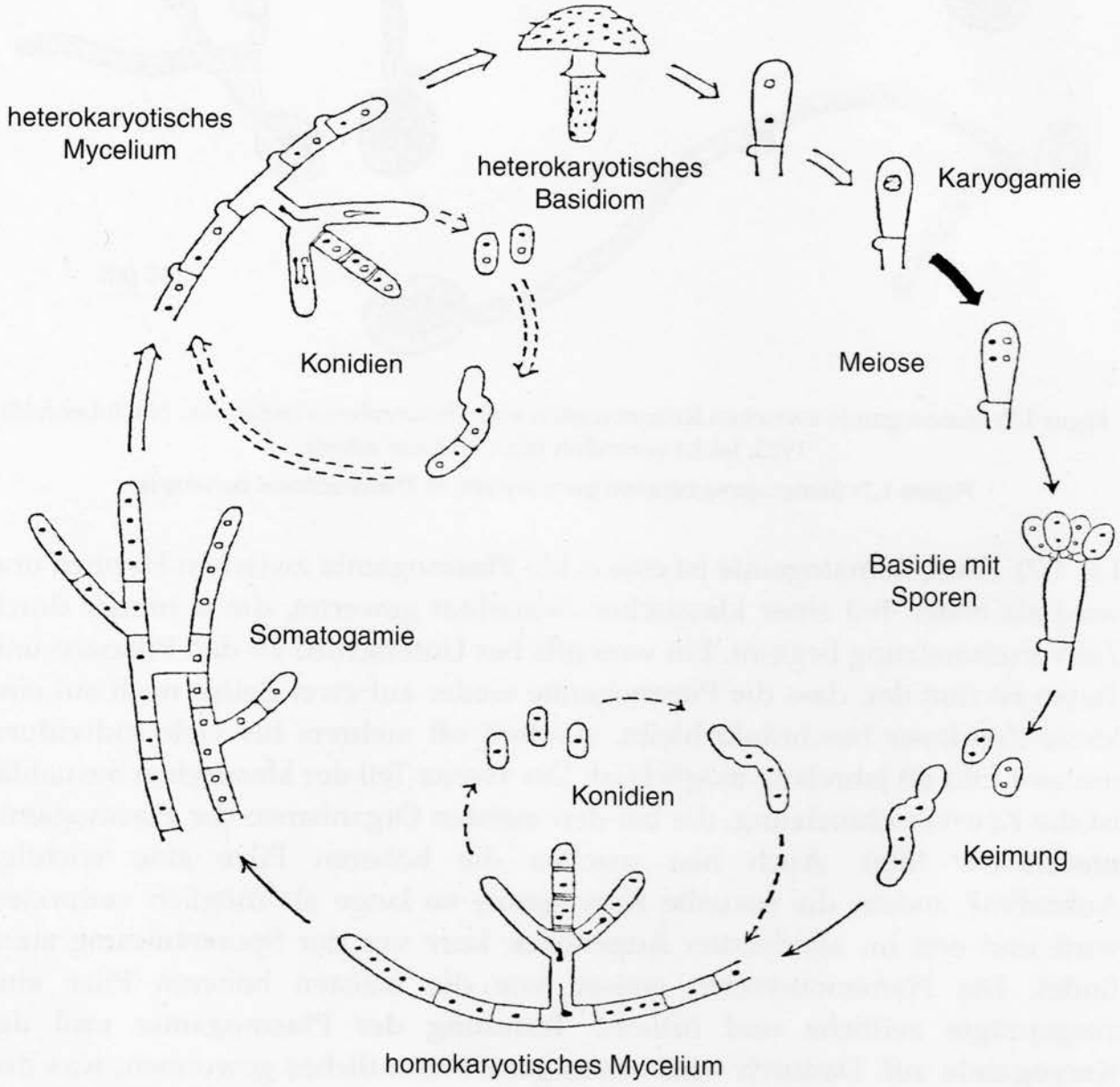
Figur 1.7: Somatogamie zwischen Keimmycelien von *Thanatephorus cucumeris*. Nach Lehfeldt 1923, leicht verändert (als *Corticium solani*).

Figure 1.7: Somatogamy between germ mycelia of *Thanatephorus cucumeris*.

1.6, 1.7). Diese Somatogamie ist eine echte **Plasmogamie** zwischen Hyphen und wird als erster Teil einer klassischen Sexualität gewertet, die ja immer durch Zellverschmelzung beginnt. Ein wesentlicher Unterschied zu den Pflanzen und Tieren ist nun der, dass die Plasmogamie weder auf zwei Zellen noch auf eine kurze Zeitdauer beschränkt bleibt, sondern oft mehrere bis viele Individuen umfasst und oft jahrelang möglich ist. Der zweite Teil der klassischen Sexualität ist die Kernverschmelzung, die bei den meisten Organismen der Plasmogamie unmittelbar folgt. Auch hier machen die höheren Pilze eine wichtige Ausnahme, indem die sexuelle Karyogamie so lange als möglich verhindert wird und erst im allerletzten Augenblick kurz vor der Sporenbildung stattfindet. Die Hymenomyceten weisen wie die meisten höheren Pilze eine ausgeprägte zeitliche und örtliche **Trennung der Plasmogamie und der Karyogamie** auf. Dadurch wird etwas ganz Wesentliches gewonnen, was den meisten andern Organismen nicht zur Verfügung steht: die **postsomatogame, polykaryotisch-haploide Phase**. Diese ist in Genetik, Physiologie und Ökologie der Pilze von ausschlaggebender Bedeutung, öffnet sie doch die Möglichkeiten der **Parasexualität**, d. h. der sehr raschen genetischen und physiologischen Anpassung und sogar einer raschen phylogenetischen Entwicklung durch Manipulation der Populationen genetisch verschiedener, haploider Kerne

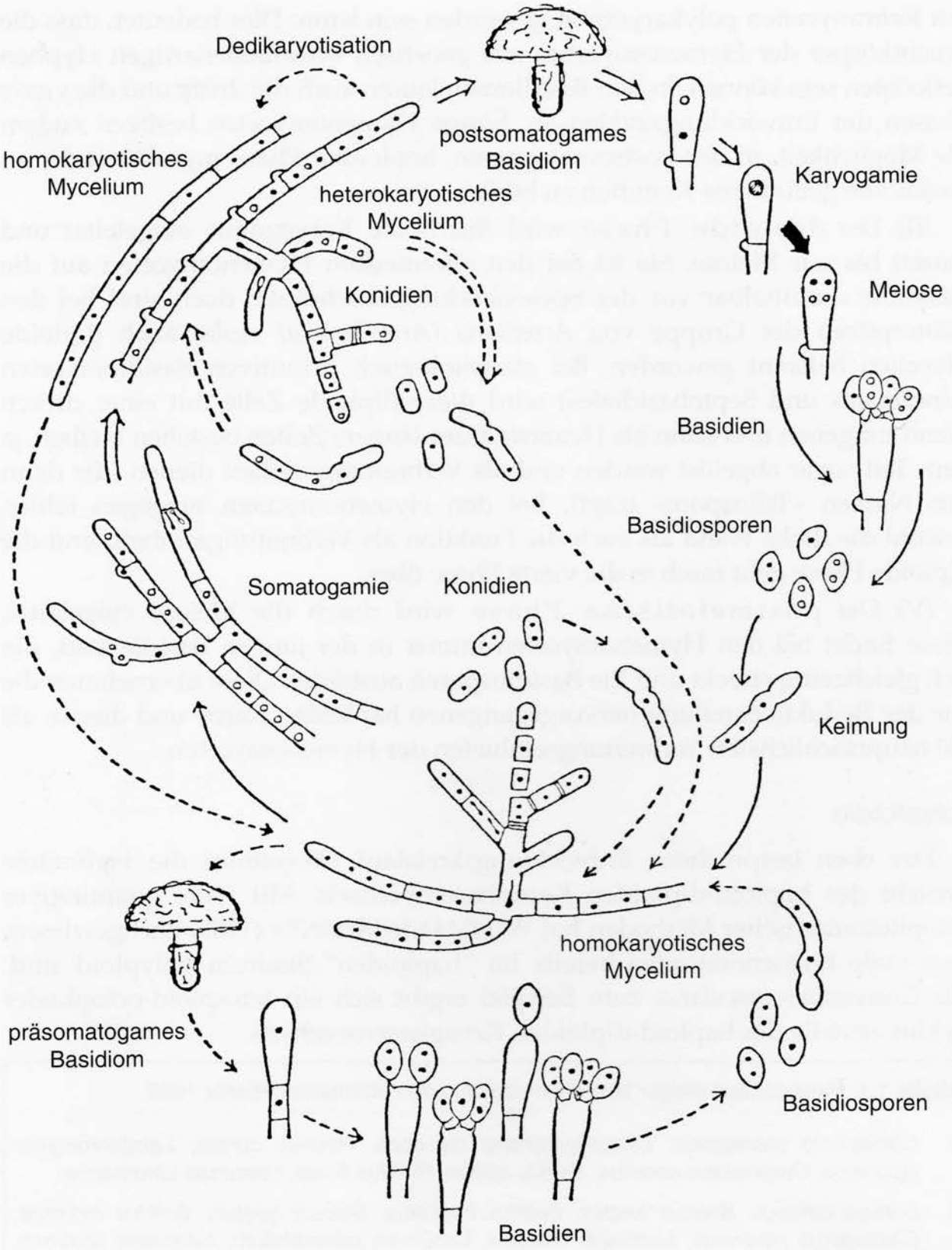
innerhalb eines einzigen Myceliums (durch Kernwanderungen, Kernselektionen, Genaustausch zwischen Kernen durch vorübergehende Fusion zweier oder dreier Kerne, und durch Kernauflösungen), und dies ohne durch den Generationenzyklus gehen zu müssen. Deshalb ist die postsomatogame Phase die aktivste und längste Phase der höheren Pilze.

Die meisten Hymenomyceten bilden ihre Basidiome in der postsomatogamen, heterokaryotischen Phase aus, die jedoch durch wiederholte Fusionen



Figur 1.8: Entwicklungszyklus eines Hymenomyceten *ohne* präsomatogames Basidiom. Beispiel: *Pholiota adiposa*. Dünne Pfeile: postmeiotische und präsomatogame Phasen. Weisse Pfeile: postsomatogame Phase. Schwarzer, dicker Pfeil: Diploide Phase. Gestrichelte Pfeile: Konidienbildung am Mycelium. Nach Arita 1979, leicht verändert.

Figure 1.8: Life cycle of a hymenomycete *without* pre-somatogamic basidiome (here: *Pholiota adiposa*). Thin arrows: post-meiotic and pre-somatogamic phases. White arrows: post-somatogamic phase. Black, thick arrow: diploid phase. Broken arrows: formation of mycelial conidia.



Figur 1.9: Entwicklungszyklus eines Hymenomyceten mit präsomatogamem und postsomatogamem Basidiom. Beispiel: *Pholiota nameko*. Nach Arita 1979, verändert.

Figure 1.9: Life cycle of an agaric with pre-somatogamic and post-somatogamic basidiomes (*Pholiota nameko*).

mit Keimmycelien polykaryotisch geworden sein kann. Dies bedeutet, dass die Fruchtkörper der Hymenomyceten aus genetisch verschiedenartigen Hyphen geflochten sein können. In den Basidiomen laufen auch die dritte und die vierte Phasen der Entwicklungszyklen ab. Einige Hymenomyceten besitzen zudem die Möglichkeit, in der postsomatogamen, haploiden Phase myceliale oder an Basidiome gebundene Konidien zu bilden.

III) Die diploide Phase wird durch die Karyogamie eingeleitet und dauert bis zur Meiose. Sie ist bei den allermeisten Hymenomyceten auf die Basidiole unmittelbar vor der Sporenbildung beschränkt, doch sind bei den Blätterpilzen der Gruppe von *Armillaria (Armillariella) mellea* auch diploide Mycelien bekannt geworden. Bei morphologisch primitiven Basidiomyceten (Uredinales und Septobasidiales) wird diese diploide Zelle mit einer dicken Wand umgeben und kann als Dauerstadium längere Zeiten bestehen bleiben, ja zum Teil sogar abgelöst werden und als Verbreitungseinheit dienen (die dann den Namen «Teliospore» trägt). Bei den Hymenomyceten hingegen fehlen sowohl die dicke Wand als auch die Funktion als Verbreitungseinheit, und die diploide Phase geht rasch in die vierte Phase über.

IV) Die postmeiotische Phase wird durch die Meiose eingeleitet. Diese findet bei den Hymenomyceten immer in der jungen Basidie statt, die sich gleichzeitig streckt und die Basidiosporen ausbildet. Diese übernehmen die aus der Reduktionsteilung hervorgegangenen haploiden Kerne und dienen als die hauptsächlichsten Verbreitungseinheiten der Hymenomyceten.

Polyploidie

Der eben besprochene Entwicklungskreislauf übernimmt die verbreitete Ansicht des haploid-diploiden Kernphasenwechsels. Mit Hilfe quantitativer cytophotometrischer Methoden hat WITTMANN-MEIXNER (1989) nachgewiesen, dass viele Hymenomyceten bereits im "haploiden" Stadium polyploid sind. Für *Gomphidius maculatus* zum Beispiel ergibt sich ein tetraploid-octoploider Zyklus anstelle des haploid-diploiden Kernphasenwechsels.

Tabelle 1.1: Ploidiestufen einiger Hymenomyceten, nach Wittmann-Meixner 1989.

1x	*Coniophora marmorata, Leucogyrophana mollusca, Paxillus curtisii, Lampteromyces japonicus, Omphalotus olearius, Suillus acidus, Boletus frostii, Leccinum chromapes.*		
2x	*Boletus calopus, Boletus luridus, Boletus impolitus, Boletus queletii, Boletus radicans, Chalciporus piperatus, Leccinum holopus, Leccinum rotundifolium, Leccinum scabrum, Pulveroboletus lignicola, Tylopilus felleus, Strobilomyces strobilaceus, Xerocomus chrysenteron, Xerocomus badius, Xerocomus parasiticus, Xerocomus subtomentosus, Gomphidius glutinosus.*		
3x	*Porphyrellus porphyrosporus*	6x	*Gomphidius roseus*
4x	*Gomphidius maculatus*	10x	*Chroogomphus rutilus*

2

DIE HYPHEN DER HYMENOMYCETEN

Alle Organe der Hymenomyceten (Mycelien, Sklerotien, Rhizomorphen, Mykorrhizen, Basidiome u.s.w.) sind aus Hyphen geflochten, und in all diesen Bildungen können die Hyphen die gleichen sekundären Veränderungen oder Differentiationen erleiden. Meist werden diese Hyphentypen anhand von Fruchtkörperanalysen besprochen, wobei einige plectologisch stark differenzierte Porlinge besonders gerne als Beispiele herangezogen werden. Dies verführt oft zur irrigen Auffassung, dass zwar die Basidiome aus verschiedenen Hyphenarten aufgebaut sein können, die Mycelien dagegen aber nur aus undifferenzierten, vegetativen Hyphen bestünden.

GESCHICHTLICHES

Das Wort «Hyphe» kommt aus dem Griechischen, wo es «Faden» bedeutet. Es wurde in der Mykologie zum ersten Mal von WILLDENOW (1810) angewendet, obschon bereits viel früher der fädige Aufbau der Pilze erkannt worden war. So schrieb HOOK (1665): "Nachdem ich auch verschiedene Pilze untersucht habe, finde ich, dass sie aus einer endlosen Ansammlung kleiner, in jeder Art und Weise verwobener Fäden zusammengefügt sind ... Ich konnte die Fäden recht gut als gleichmässige, runde, zylindrische und durchsichtige Körper erkennen..." (aus dem Englischen übersetzt). Auch MICHELI (1729), der als erster die Cystiden sah, und TRATTINNICK (1804-1806, 1809), der das Wort «Mycelium» einführte, sahen die Hyphen, haben sie aber nicht speziell benannt. Der fädige Aufbau der Blätterpilze wurde dann von BONORDEN (1851, S. 174-194; 1858) eingehend beschrieben, wobei auch bereits angegeben wurde, dass die Arten der Gattungen *Amanita, Lactarius* und *Russula* neben zylindrischen auch blasig erweiterte Hyphen besitzen. FAYOD (1889) unterschied Fundamentalhyphen («hyphes fondamentales») und Konnektivhyphen («hyphes connectives»). Die ersteren sind die turgeszenten, ausgeweiteten Hyphen, die zweiten die generativen Hyphen der Blätterpilze. FAYOD's Terminologie wird sogar heute noch vielfach verwendet, besonders im französischen Sprachraum, obwohl sie weder logisch noch umfassend ist.

Bereits im ersten Viertel des 19. Jahrhunderts wurden die milchsaftführenden Hyphen der Lactarien beschrieben (SCHULTZ 1833, besprochen von SAINT HILAIRE 1837). In der Folge wurden sie von CORDA (1839), BONORDEN (1851), FAYOD (1889), ISTVANFFY & JOHAN-OLSEN (1887), ISTVANFFY (1896) und besonders BAMBEKE (1892-1895) genauer untersucht und besprochen. Die drei letzten Autoren unterstrichen die Tatsache, dass diese Hyphen keine oder nur wenige Querwände besitzen und mit einer besondern Substanz ausgefüllt erscheinen. Deshalb wurden sie «Gefässhyphen» genannt, von denen je nach Inhalt verschiedene Typen unterschieden wurden. Da diese Autoren auch annahmen, der Inhalt dieser Hyphen sei ein für die Ernährung der Pilze, besonders der reifenden Sporen, notwendiger, in den «Gefässhyphen» fliessender «Lebenssaft», wurden diese Hyphen als «Leitungsgefässe» betrachtet. Und diese Auffassung hat in manchen Büchern als «conducting hyphae» oder als «conducting system» über ein Jahrhundert lang überlebt, trotzdem bereits PIESCHEL (1924) und OEHM (1931 a) gezeigt haben, dass diese «Gefässe» kein Leitungssystem darstellen. In diesem Buch werden die «conducting hyphae» als endosekretorische Hyphen betrachtet, wie dies auch schon MAIRE (1902, S. 188) tat.

Den dickwandigen Hyphen wurde lange keine besondere Aufmerksamkeit zuteil. Weder BONORDEN (1858) noch ISTVANFFY (1896) erwähnen sie, und bei FAYOD (1889) und MAIRE (1902) werden sie nur beiläufig erwähnt. In vielen Beschreibungen von Porlingen wurden sie erwähnt und gezeichnet, und FALCK (1912) führte die Bezeichnung «Faserhyphen» für die sehr dickwandigen, zylindrischen, unverzweigten, querwandlosen und feinen Hyphen in den Strängen des Hausschwammes *Serpula lacrimans* ein. Die von CORNER (1932) eingeführte "Hyphenanalyse" und sein "mitisches System" der Basidiome stützen sich auf das Vorkommen verschiedener Typen sklerifizierter Hyphen bei den Porlingen. CUNNINGHAM (1946) hat dann gezeigt, dass CORNER's Hyphenanalyse mit Erfolg in der Taxonomie angewendet werden kann.

So nützlich die Unterscheidung von zwei verschiedenen Typen sklerifizierter Hyphen für die Porlinge sein kann, so unbefriedigend bleibt die Anwendung des mitischen Systems auf die Blätterpilze und viele andere Hymenomyceten. Zudem werden die turgeszent ausgeweiteten, die dickwandigen, aber Schnallen tragenden, wie auch die endosekretorischen Hyphen trotz ihrer Differenzierungen im mitischen System rundweg als «generative» Hyphen bezeichnet, wodurch dieser Begriff stark gedehnt wird.

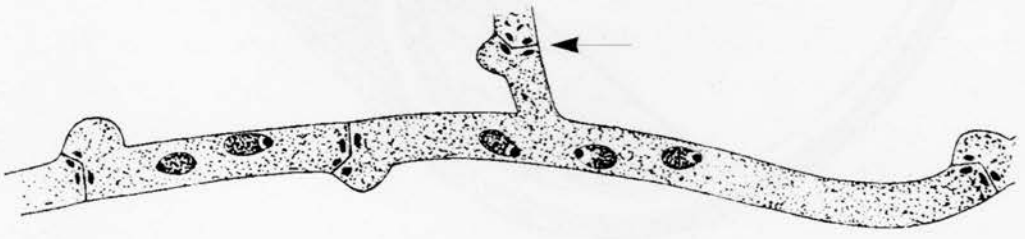
Alle bisher erwähnten Autoren arbeiteten mit Fruchtkörperhyphen. Erst gegen das Ende des 19. Jahrhunderts, als die Mykologen lernten, einige Hymenomyceten im Laboratorium zu kultivieren, wurden auch myceliale Hyphen untersucht. Dabei fand man, dass auch im Mycelium die gleichen Hyphentypen vorkommen können wie in den Basidiomen.

CYTOLOGIE DER VEGETATIVEN HYPHE

Die vegetative Hyphe des Myceliums wird oft auch «generative Hyphe» genannt und unterscheidet sich kaum von der «generativen Hyphe» der Fruchtkörper. Der Ausdruck «vegetativ» wird unglücklicherweise auch oft benutzt, um die dickwandigen Hyphen der Basidiome zu bezeichnen. Damit entsteht eine Konfliktsituation, die vermieden werden sollte. «Generativ» kann im Sinne von «undifferenziert» den differenzierten (z.B. dickwandigen) Hyphen der Basidiome gegenübergestellt werden, «vegetativ» sollte nur die aktiv wachsenden, nicht differenzierten Hyphen des Mycels bezeichnen.

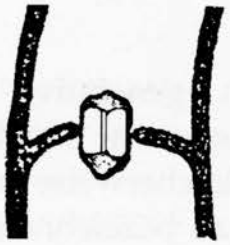
DIE HYPHENWAND UND DIE SEPTEN

Die generative Hyphe ist meist nur etwa 1-5 µm dick und zylindrisch. Ihre **Wand** ist sehr dünn. Am Hyphenscheitel beträgt ihre Dicke nur 0,05-0,06 µm, hinter der Wachstumszone nur etwa das Doppelte. Im Lichtmikroskop erscheint die Wand strukturlos homogen und ist mit Kongorot und mit Alcianblau anfärbbar, was auf Polysaccharide und Schleimsubstanzen hinweist. In der Wand können Chitin und drei nach ihrer Löslichkeit in Wasser und Lauge unterscheidbare Polysaccharide festgestellt werden: WS-Glukan («water soluble glucan», wasserlösliches Glukan, extrazelluläre Polysaccharide, Schleim), S-Glukan («alkali soluble glucan», alkalilösliches Glukan) und R-Glukan (alkaliresistentes Glukan). Im Elektronenmikroskop werden drei entsprechende Tegumente sichtbar (Fig. 2.3). Das innerste Tegument ist alkaliresistent und besteht aus einer Matrix aus R-Glukanen mit eingebetteten Chitinfibrillen. Das mittlere Tegument ist in warmer Kalilauge löslich und besteht aus S-Glukanen. Diese beiden Tegumente bilden die eigentliche Hyphenwand und sind in älteren oder spezialisierten Hyphen oft mehrschichtig. Über dieser Wand liegt das dritte Strukturelement, eine wasserlösliche Schleimschicht (WESSELS & al. 1972, VAN DER VALK & al. 1977).



Figur 2.1: Mycelhyphe nach Fixierung mit Flemmingschem Chrom-Osmium Gemisch, Färbung mit Eisen-Hämatoxylin. Die Doliporus-Komplexe (Pfeil) an den Querwänden und die Kerne mit den Nukleoli sind sichtbar. «*Hypochnus terrestris*» = *Athelia* spec. Nach Kniep 1913.

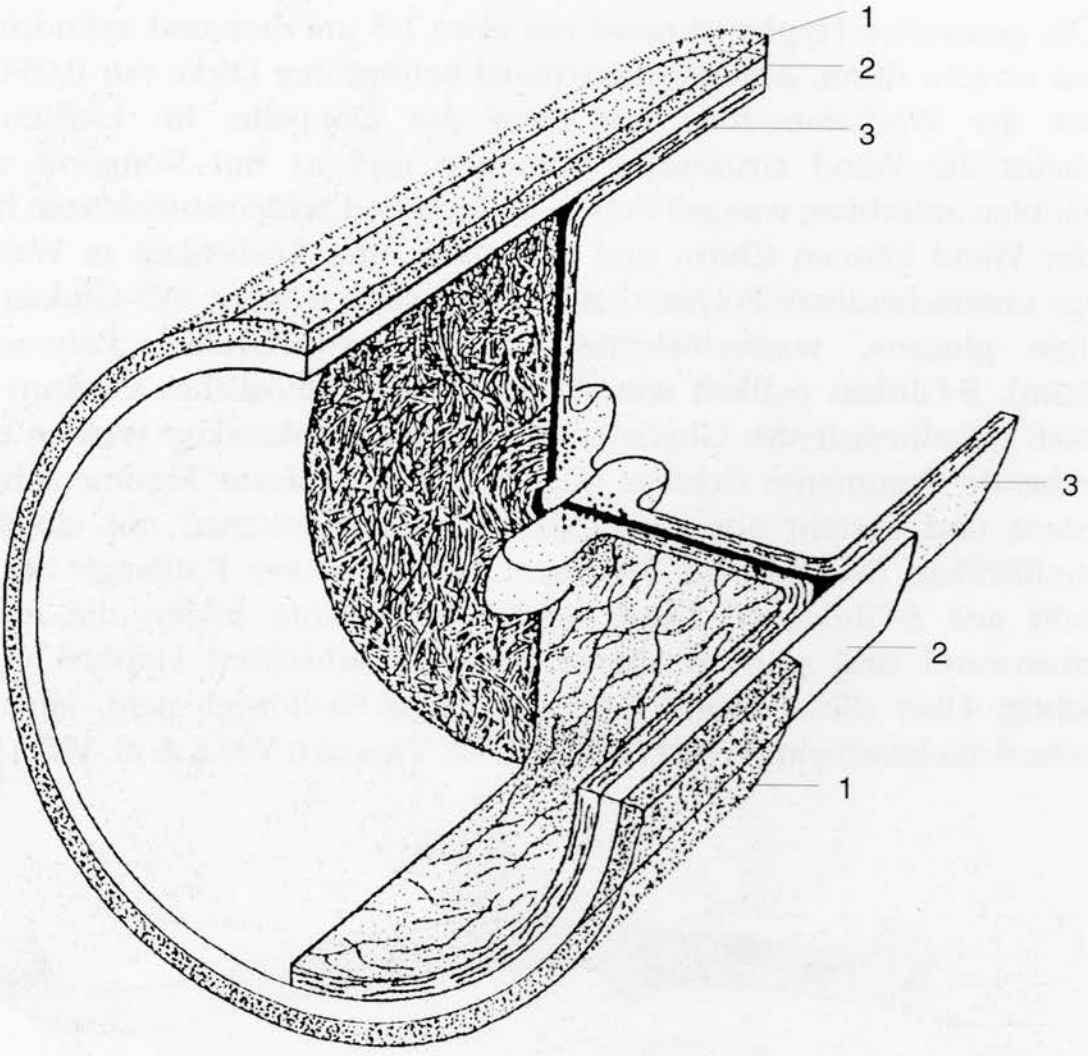
Figure 2.1: Mycelial hypha after fixation with Flemming's solution, stained with iron hematoxylin. The dolipore-complexes (arrow) at the cross walls and the nuclei with the nucleoli are visible. «*Hypochnus terrestris*» = *Athelia* spec.



Figur 2.2: Erste Abbildung eines Doliporus bei einem nicht näher bestimmten Basidiomyceten. Nach Wahrlich 1893, leicht verändert.

Figure 2.2: First drawing of a dolipore from an unidentified basidiomycete.

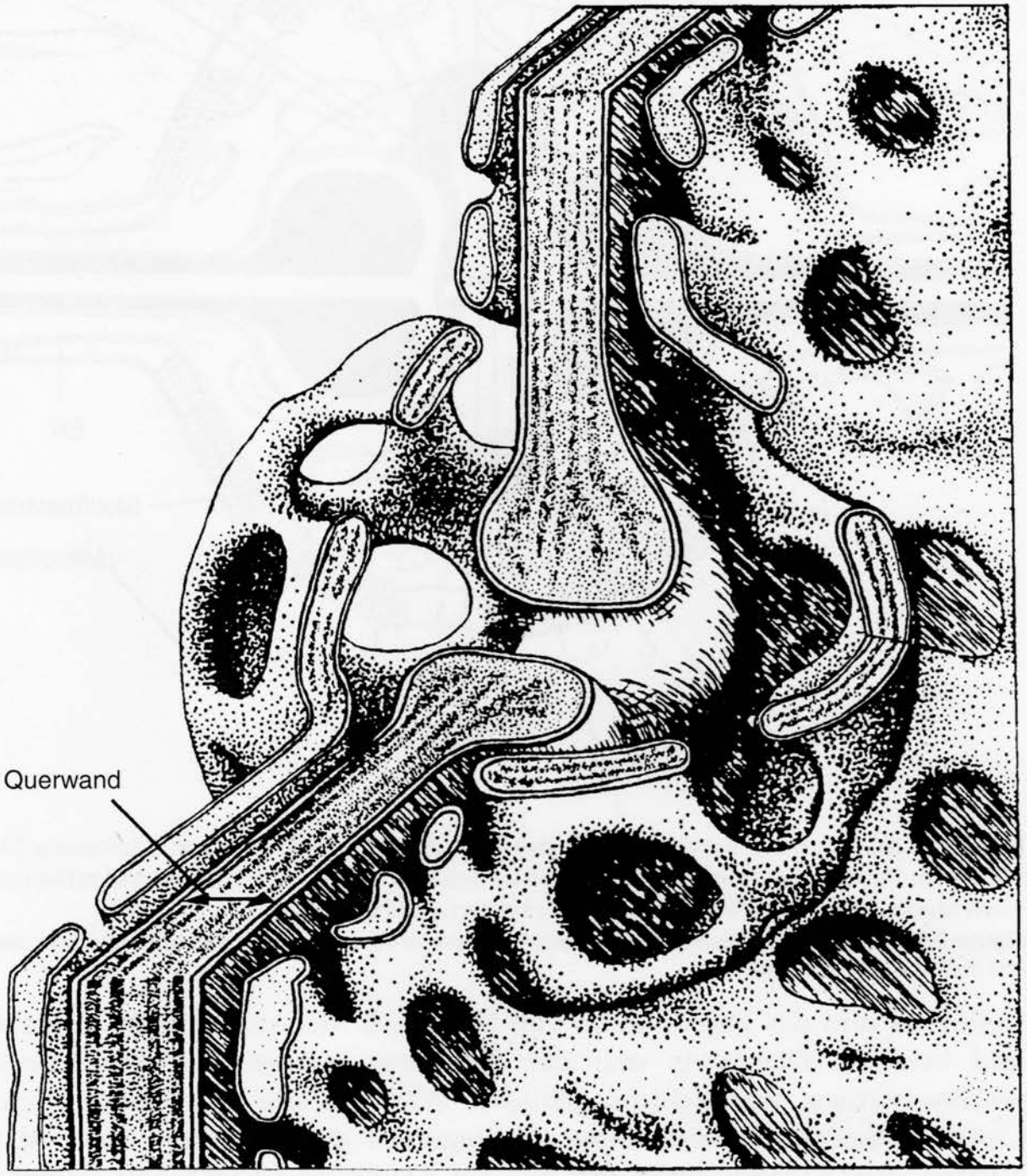
Die **Septen** der Basidiomyceten sind von besonderem Interesse. Das Lichtmikroskop zeigt in der Mitte der Querwände eine kleine, etwa kugelige Verdickung, die oft schon an lebenden Pilzen, besonders aber an fixierten und gefärbten Objekten sichtbar ist. Solche Knöpfe wurden von den älteren Autoren (z. B. STRASBURGER 1884: 325) auch vielfach abgebildet (Fig. 2.1), doch glaubte BÜLLER (1933: 146), dass es sich um eine optische Täuschung handle. MAIRE (1902: 181) stellte "die sehr grosse Häufigkeit der von einer halbkugeligen



Figur 2.3: Schema der Hyphenwand und der Septe mit dem Doliporus. **1** = Schleimschicht, **2** = Äussere, alkalilösliche Wandschicht ohne Chitinfibrillen. **3** = Innere, alkaliresistente Wandschicht mit Chitinfibrillen. Die Querwand ist sehr reich an Chitinfibrillen, wie sie in der linken Hälfte dargestellt sind. Nach Wessels 1978, elektronisch kopiert und bearbeitet.

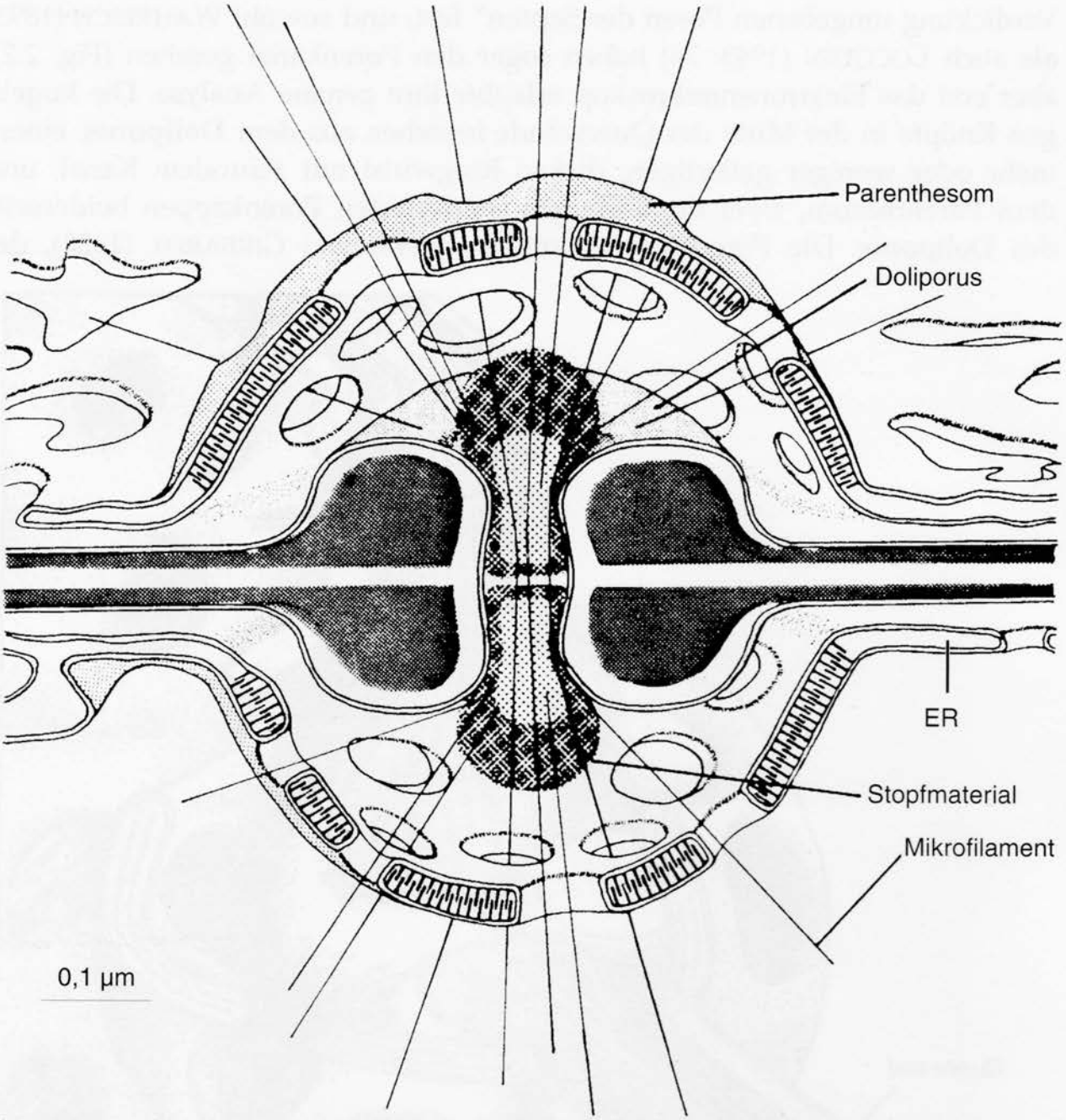
Figure 2.3: Diagrammatical drawing of the hyphal wall and the septum with the dolipore. **1** = mucilage layer, **2** = outer layer, soluble in alkali, no chitin fibres. **3** = inner layer, alkali-resistent, with chitin fibres. The septum is very rich in chitin fibres, as is shown in the left half of the drawing.

Verdickung umgebenen Poren der Septen" fest, und sowohl WAHRLICH (1893) als auch LOCQUIN (1943: 76) haben sogar den Porenkanal gesehen (Fig. 2.2), aber erst das Elektronenmikroskop erlaubte ihre genaue Analyse. Die kugeligen Knöpfe in der Mitte der Querwände bestehen aus dem **Doliporus**, einem mehr oder weniger gallertigen, dicken Ringwulst mit zentralem Kanal, und dem Parenthesom, zwei domförmigen, perforierten Porenkappen beiderseits des Doliporus. Die Porenkappen wurden zuerst von GIRBARDT (1958), der



Figur 2.4: Zeichnerische Rekonstruktion eines Doliporus mit dem Parenthesom (Porenkappe) von *Trametes versicolor.* Nach Girbardt 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

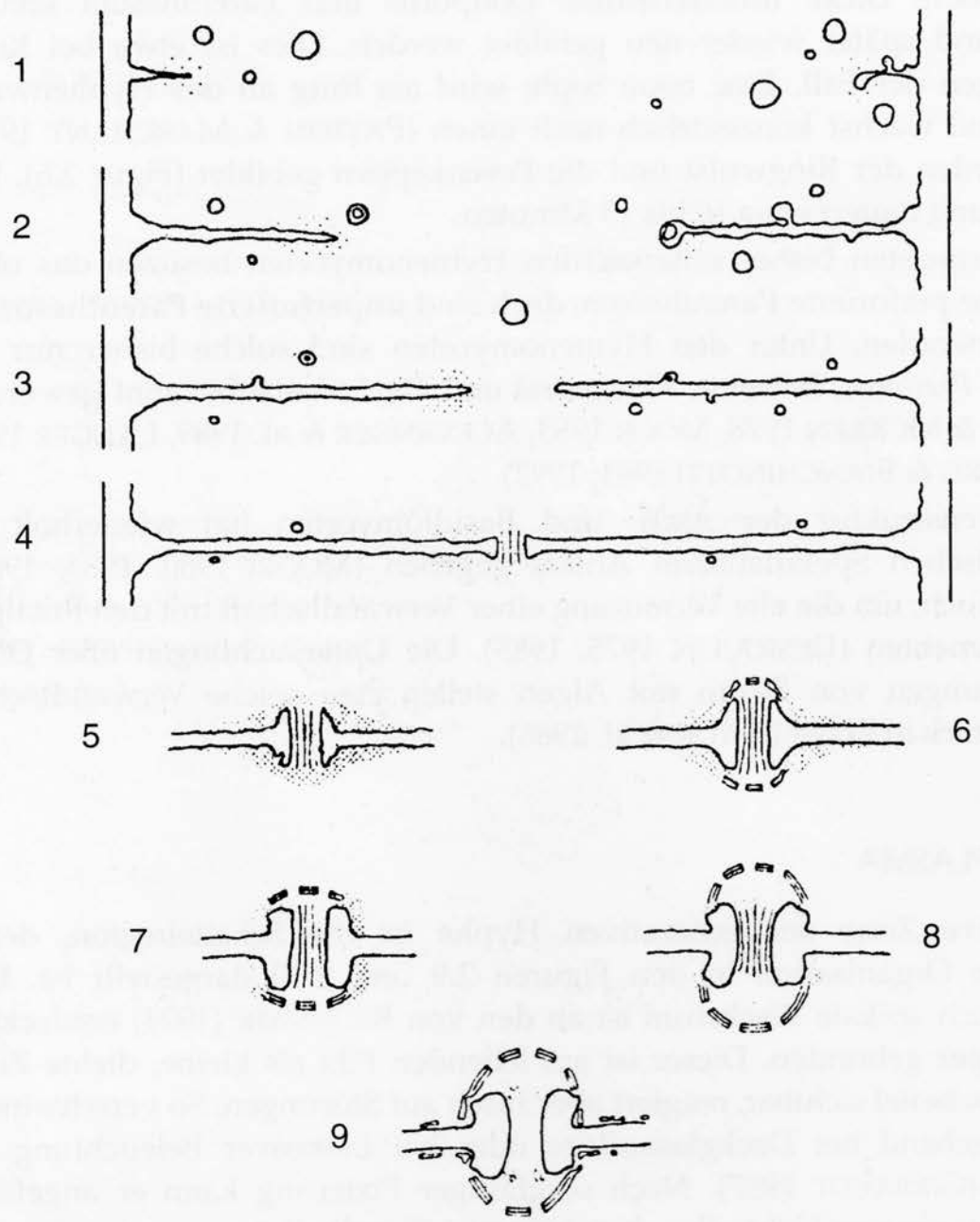
Figure 2.4: Reconstruction of a dolipore and the parenthesome of *Trametes versicolor.*



Figur 2.5: Zeichnerische Rekonstruktion des vollständigen Doliporus von *Abortiporus biennis* mit einem Porusapparat, Stopfmaterial und zahlreichen radial angeordneten Mikrofilamenten. Nach Moore & Marchant 1972, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 2.5: Diagrammatic drawing of a complete dolipore of *Abortiporus biennis* with occlusion material and radiating microfilaments.

Doliporus und das Parenthesom von MOORE & McALEAR (1962) beschrieben und benannt. Die Septe und der Doliporus werden von der innersten, alkaliresistenten Wandschicht gebildet. Während die Querwand reich an Chitinfibrillen ist, fächern diese im Ringwulst des Doliporus auf und verdünnen sich, so dass dieser fast nur aus Glukanen besteht. Der Porenkanal kann mit einer dichten Masse rasch verschlossen werden (AYLMORE, WAKLEY & TODD 1984). Die Porenkappen sind eine Spezialisierung des endoplasmatischen Retikulums, von dem sie sich durch einen vielschichtigen Bau und



Figur 2.6: Entwicklung der Hyphenquerwand und Bildung des Doliporus und des Parenthesomes bei *Abortiporus biennis*. **1-3:** Konzentrisches Wachstum der Septe. Material wird in Vesikeln zugebracht, die mit der wachsenden Septe verschmelzen. Die wachsende Kante ist von zahlreichen Mikrofilamenten umgeben (punktierte Zone). **4:** Konzentrisches Wachstum beendet. Das Zentrum enthält viele Mikrofilamente, die Verdickung des Doliporus beginnt sich abzuzeichnen, und im Poruskanal bildet sich ein Muster paralleler Linien. **5:** Anschwellen des Doliporus. **6-9:** Ausbildung des Parenthesomes und Abbau der Mikrofilamente. Schematische Zeichnung nach Patton & Marchant 1978, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 2.6: Development of the septum with dolipore and parenthesome, *Abortiporus biennis*. **1-3:** Concentric growth of the cross wall. Wall material contained in vesicles fuses with the growing wall edge which is surrounded by numerous microfilaments (punctate zones). **4:** End of concentric growth. The centre contains many microfilaments, the dolipore begins to swell and in the pore canal parallel lines emerge. **5:** Growth of the dolipore. **6-9:** Formation of the parenthesome and disappearance of the microfilaments.

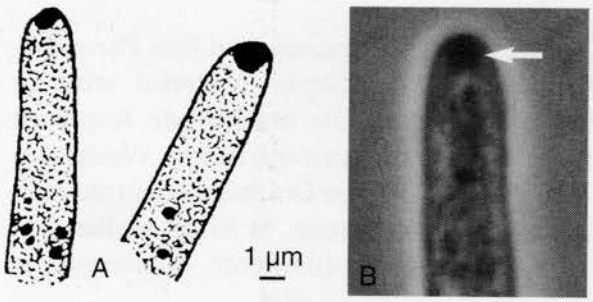
durch grössere Dicke unterscheiden. Doliporus und Parenthesom können aufgelöst und später wieder neu gebildet werden. Dies ist etwa bei Kernwanderungen der Fall. Eine neue Septe wird als Ring an der Hyphenwand angelegt und wächst konzentrisch nach innen (PATTON & MARCHANT 1978). Zuletzt werden der Ringwulst und die Porenkappen gebildet (Figur 2.6). Der ganze Vorgang dauert etwa 10 bis 15 Minuten.

Die allermeisten bisher untersuchten Hymenomyceten besitzen das oben beschreibene perforierte Parenthesom, doch sind **unperforierte Parenthesomen** bekannt geworden. Unter den Hymenomyceten sind solche bisher nur bei *Trichaptum, Phellinus, Inonotus, Phylloporia* und *Hyphodontia* bekannt geworden (TRAQUAIR & MCKEEN 1978, MOOR 1985, ALEXANDER & al. 1989, LANGER 1990, RAJCHENBERG & BIANCHINOTTI 1991, 1992).

Die Porenstruktur der Asco- und Basidiomyceten hat wiederholt zu phylogenetischen Spekulationen Anlass gegeben (MOORE 1980, 1985, 1989), besonders auch, um die alte Vermutung einer Verwandtschaft mit den Rotalgen neu zu beleuchten (DEMOULIN 1975, 1985). Die Untersuchungen über DNS-Hybridisierungen von Pilzen mit Algen stellen eine solche Verwandtschaft allerdings stark in Frage (KWOK & al. 1986).

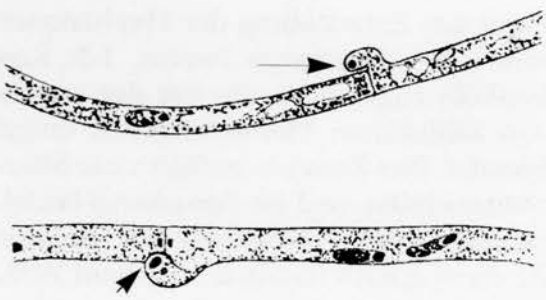
DAS CYTOPLASMA

Die aktive Zone der generativen Hyphe ist die Scheitelregion, deren cytologische Organisation in den Figuren 2.9 und 2.10 dargestellt ist. Das ausschliesslich apikale Wachstum ist an den von BRUNSWIK (1924) entdeckten **Spitzenkörper** gebunden. Dieser ist am lebenden Pilz als kleine, dichte Zone im Hyphenscheitel sichtbar, reagiert aber rasch auf Störungen. So verschwindet er vorübergehend bei Deckglasauflage oder bei intensiver Beleuchtung im Mikroskop (GIRBARDT 1957). Nach sorgfältiger Fixierung kann er angefärbt werden, zeigt aber im Lichtmikroskop keinerlei Einzelheiten.



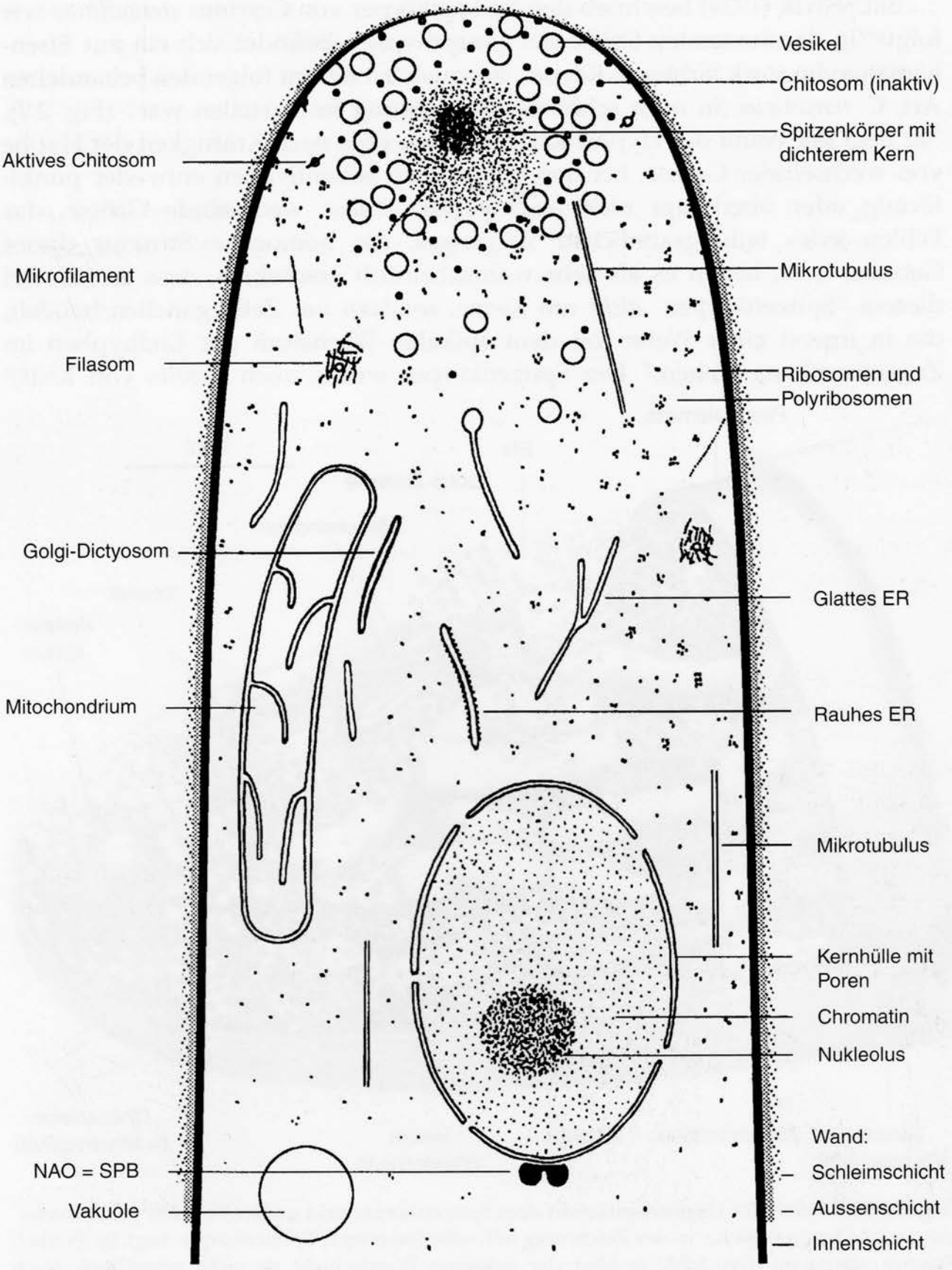
Figur 2.7: Spitzenkörper in Hyphen von *Coprinus narcoticus* (A) und *Collybia acervata* (B). A nach Brunswik 1924; B Original.

Figure 2.7: "Spitzenkörper" in the hyphae of *Coprinus narcoticus* (A) and *Collybia acervata* (B).



Figur 2.8: Spitzenkörper in den Schnallenbogen von *«Hypochnus terrestris»* = *Athelia* spec. Nach Kniep 1913, elektronisch kopiert und bearbeitet.

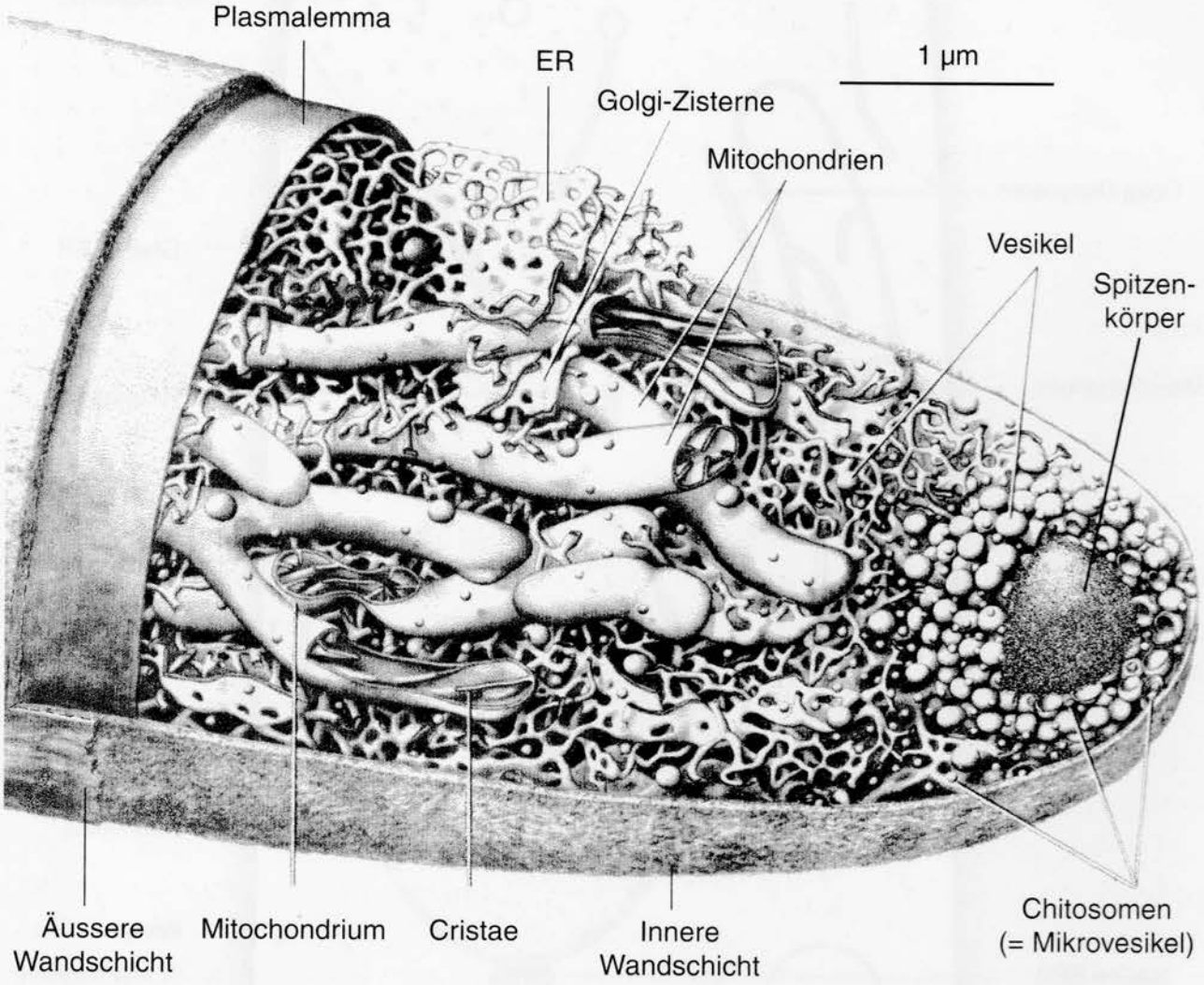
Figure 2.8: "Spitzenkörper" in the growing clamp connections of *«Hypochnus terrestris»* = *Athelia* spec.



Figur 2.9: Cytologie der vegetativen Hyphe. Chitosomen kommen im aktiven und inaktiven Zustand vor. Der Hyphenumriss wurde nach Bartnicki-Garcia & al. 1990 berechnet.

Figure 2.9: Cytology of the vegetative hypha. There are active and inactive chitosomes. The outline of the hypha has been computed using the formula proposed by Bartinicki-Garcia & al. in 1990.

BRUNSWIK (1924) beschrieb den Spitzenkörper von *Coprinus sterquilinus* wie folgt: "In der äussersten Spitze der Haupthyphen befindet sich ein mit Eisenhämatoxylin stark färbbarer Körper, der auch bei der im folgenden behandelten Art, *C. narcoticus*, in noch schönerer Ausbildung festzustellen war" (Fig. 2.7). "Er liegt der Wand der Hyphenkappe eng an, ist je nach Kräftigkeit der Hyphe von wechselnder Grösse, bei den sekundären Seitenhyphen entweder punktförmig oder überhaupt nicht nachweisbar. Diese wechselnde Grösse, das Fehlen jedes teilungsähnlichen Vorganges, die homogene Struktur dieses Gebildes u. a. lassen es als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass es sich bei diesem "Spitzenkörper" *nicht* um Kerne, sondern um Zellorganellen handelt, die in irgend einer Weise mit dem apikalen Wachstum der Endhyphen im Zusammenhang stehen." Der Spitzenkörper wurde auch bereits von KNIEP



Figur 2.10: Modell der Hyphenspitze mit dem Spitzenkörper und seinen Vesikeln von *Trametes versicolor*. Der eigentliche, in der Zeichnung teilweise freigelegte Spitzenkörper liegt im Vesikelhaufen vergraben. Der Schleim über der äusseren Wandschicht ist nicht gezeichnet. Nach Girbardt 1969, stark verändert und den neueren Kenntnissen angepasst.

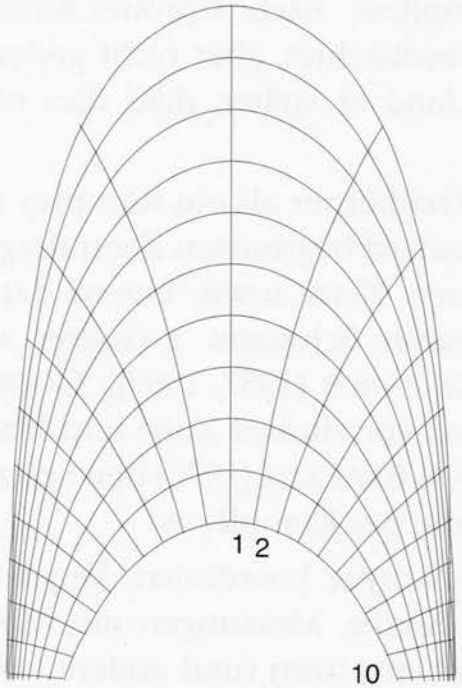
Figure 2.10: Model of the hyphal tip with the "Spitzenkörper" of *Trametes versicolor* and the vesicles surrounding it. The cloud of vesicles is partly removed to show the "Spitzenkörper" buried in its centre. The mucilage covering the outer wall layer is not shown.

(1913) in den Schnallenbogen eines Krustenpilzes nach Chrom-Osmium-Fixierung und Färbung mit Eisenhämatoxylin beobachtet, aber nicht gedeutet (Fig. 2.8). Erst dachte KNIEP an Kerne, doch fand er später, dass dies nicht zutreffen kann.

Im Elektronenmikroskop bietet sich der Spitzenkörper als ein Komplex dar, der aus einer mehr oder weniger kugeligen, unscharf begrenzten Zentralregion dichten Cytoplasmas mit einem noch dichteren Kern sowie einem darum herum gedrängten, mit Ribosomen durchsetzten Schwarm grösserer und kleinerer Blasen besteht (Fig. 2.10). Während GIRBARDT (1957, 1969), GOODAY (1983) und andere Autoren den ganzen Komplex von dichter Zone und Blasen als Spitzenkörper ansehen, beschränken GROVE & BRACKER (1970) den Spitzenkörper ausschliesslich auf die dichte Zentralregion des Komplexes.

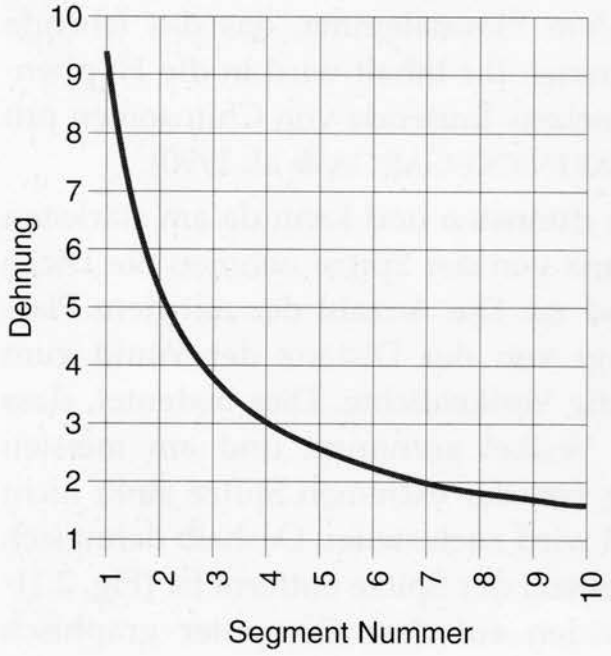
Das **Wachstum** der Hyphe wird vom Spitzenkörper koordiniert. Vegetative Hyphen wachsen fast ausschliesslich an ihrer Spitze. Messungen mit Mikroelektroden haben gezeigt, dass wachsende Hyphenspitzen (und andere fadenförmige Organismen) von einem elektrischen Feld umgeben sind (Übersicht bei HAROLD & CALDWELL, 1990), und dass im Zellinnern ein elektrischer Strom fliesst. Die Hyphenspitze ist positiv geladen, das Feld kann bis 0,2 V/cm erreichen, der Strom bis 0,7 $\mu A/cm^2$. Positiv geladene Ionen fliessen von der Spitze nach hinten, negativ geladene Teilchen von hinten zur Spitze. Die Vesikel und Mikrovesikel (= Chitosomen) stammen von vereinzelten Golgi-Zisternen oder vom endoplasmatischen Retikulum, das hinter der Spitzenregion der Hyphe stark entwickelt ist. Sie sind negativ geladen und werden deshalb vom elektrischen Feld im Innern der Zelle von hinten zur Spitze transportiert. Es ist wahrscheinlich, dass der Spitzenkörper die Bewegung der Vesikel verändert, und dass diese sich um den Spitzenkörper scharen. Von dieser Position aus strahlen sie wahrscheinlich in verschiedenen Richtungen aus und verschmelzen schliesslich mit dem Plasmalemma, das das lebende Cytoplasma gegen die Hyphenwand abgrenzt. Ihr Inhalt wird in die Hyphenwand eingebaut. Auf diese Weise verschmelzen Tausende von Chitosomen pro Minute mit der apikalen Hyphenwand (BARTNICKI-GARCIA & al. 1990).

Die Wand ist an der Hyphenspitze am dünnsten und kann da am stärksten gedehnt werden. Mit zunehmender Distanz von der Spitze nehmen die Dicke und die mechanische Festigkeit der Wand zu. Die Anzahl der mit dem Plasmalemma verschmelzenden Vesikel hängt von der Distanz der Wand zum Spitzenkörper ab: je näher, desto höher die Vesikeldichte. Dies bedeutet, dass die extreme Hyphenspitze am meisten Vesikel aufnimmt und am meisten gedehnt wird. Mit steigender Entfernung von der extremen Spitze sinkt nicht nur die Anzahl Vesikel, sondern die Wand wird auch steifer. Deshalb dehnt sich ein Stück Wand umso weniger, je weiter es von der Spitze entfernt ist (Fig. 2.11-2.13). Diese cytologischen Vorgänge wurden auf dem Computer graphisch



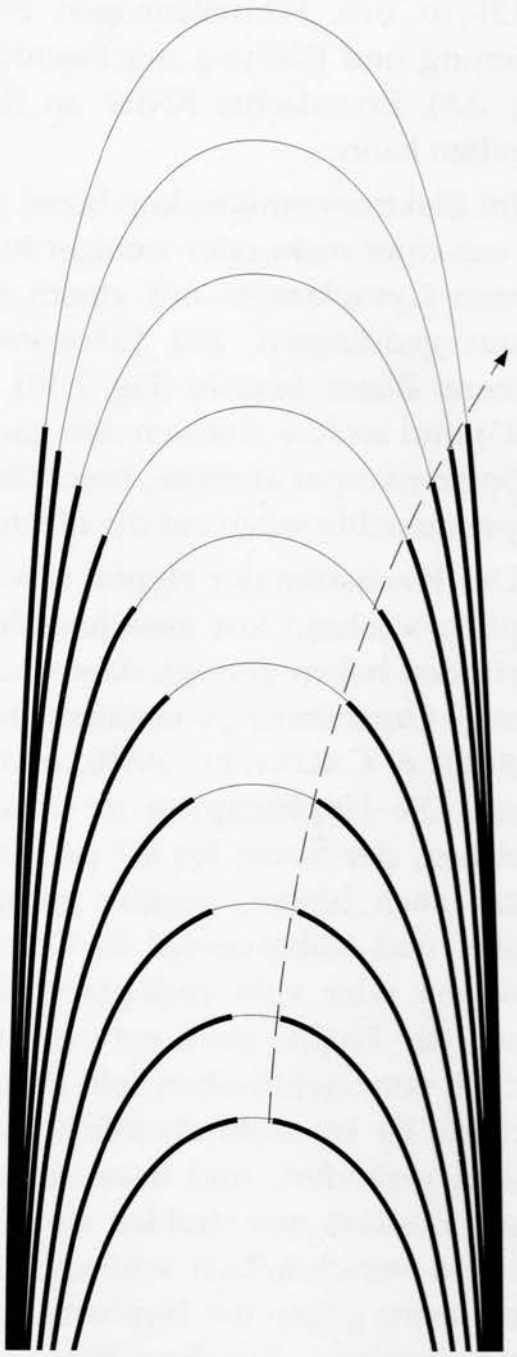
Figur 2.11: Expansion der willkürlich in 10 Segmente aufgeteilten Hyphenspitze, neu berechnet nach dem Modell von Bartnicki-Garcia & al. 1989. Die Expansionsraten der Segmente sind in der Figur 2.12 dargestellt.

Figure 2.11: Expansion of the hyphal tip arbitrarily divided into 10 segments, calculated to fit the model of Bartnicki-Garcia & al. 1989. The expansion rates are graphed in figure 2.12.



Figur 2.12: Dehnung der Wandsegmente aus der Figur 2.11, bei einem Längenwachstum, das gleich dem Durchmesser der Hyphe ist.

Figure 2.12: Expansion rates of the wall segments from figure 2.11; the growth length equals the diameter of the hypha.



Figur 2.13: Dehnung des apikalen Segments durch Einlagerung neuer Substanz. Der Pfeil zeigt das "Öffnen" der Spitze und den Weg eines Punktes auf der Wand.

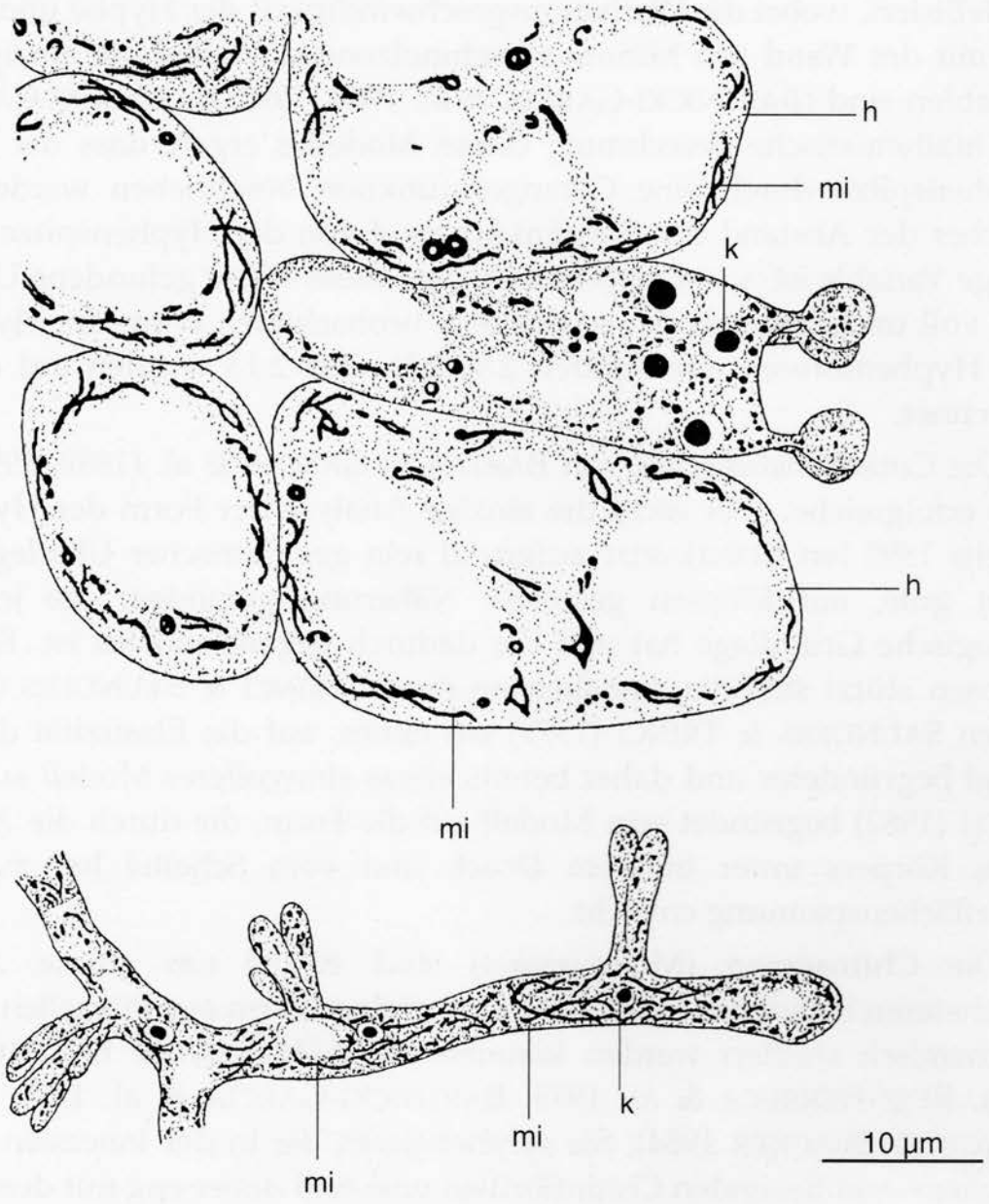
Figure 2.13: Expansion of the apical segment through incorporation of new wall material. The arrow indicates the path of a point on the wall.

modellisiert, wobei die Wachstumsgeschwindigkeit der Hyphe und die Anzahl der mit der Wand pro Minute verschmelzenden Vesikel die einzigen nötigen Variablen sind (BARTNICKI-GARCIA & al. 1989, 1990; BARTNICKI-GARCIA 1990). Die mathematische Berechnung dieses Modelles ergab, dass der Umriss der Hyphenspitze durch eine Cotangensfunktion beschrieben werden kann, in welcher der Abstand des Spitzenkörpers d von der Hyphenspitze die einzige nötige Variable ist: $y = x \cot(x/d)$. Der auf diese Weise gefundene Umriss deckt sich voll und ganz mit der wirklichen, beobachteten Form der Hyphenspitze. Die Hyphenformen der Figuren 2.9, 2.11 und 2.13 wurden auf diese Weise berechnet.

Die Cotangensfunktion von BARTNICKI-GARCIA & al. (1989, 1990) ist zwar eine erfolgreiche, aber nicht die einzige Analyse der Form der Hyphenspitze. Bereits 1892 hat REINHARDT aufgrund rein geometrischer Überlegungen eine recht gute, auf Ellipsen gestützte Näherung gefunden, die jedoch keine biologische Grundlage hat und die dadurch gegenstandslos ist. Ebenfalls auf Ellipsen stützt sich die Annäherung durch TRINCI & SAUNDERS (1977), doch haben SAUNDERS & TRINCI (1979) ein neues, auf die Elastizität der Hyphenwand begründetes und daher bereits etwas sinnvolleres Modell ausgearbeitet. KOCH (1982) begründet sein Modell auf die Form, die durch die Ausdehnung eines Körpers unter innerem Druck und vom Scheitel her zunehmender Oberflächenspannung entsteht.

Die **Chitosomen** (Mikrovesikel) sind 40-100 nm grosse, mit Chitin-Synthetasen beladene Organellen, die in reiner Form aus Pilzzellen isoliert und biochemisch studiert werden konnten (RUIZ-HERRERA & BARTNICKI-GARCIA 1974, RUIZ-HERRERA & al. 1975, BARTNICKI-GARCIA & al. 1979, BARTNICKI-GARCIA & BRACKER 1984). Sie synthetisieren die in der innersten Schicht der Hyphenwand liegenden Chitinfibrillen und sind daher eng mit dem Wachstum und mit der Hyphenwandbildung verbunden. Chitosomen wurden bei allen höheren Pilzgruppen gefunden und auch in *Agaricus bisporus* nachgewiesen (BRACKER 1977, BARTNICKI-GARCIA & al., 1978). Ihre Hülle besteht aus 16 Lipoproteid-Untereinheiten (BARTNICKI-GARCIA & BRACKER 1984). Sie entstehen unterhalb der Hyphenspitze, und während des Transportes an die Hyphenspitze sind sie inaktiv. Isolierte und aktivierte Chitosomen produzieren im Innern Chitinfibrillen, die bald die Hülle durchbrechen und die im EM sichtbar sind.

Der von STRUNK (1963, 1968) angenommene **Apikalporus** auf dem Scheitel einer wachsenden Hyphe wird von SCURFIELD (1967), SCHNEIDER & WARDROP (1979) und VERMEULEN & WESSELS (1984) stark bezweifelt. Er ist wahrscheinlich ein Präparations-Artefakt, hervorgerufen durch die sehr geringe Konzentration der Chitinfibrillen am extremen Scheitel und durch die sehr geringe Wanddicke an dieser Stelle.



Figur 2.14: Mitochondrien (mi) in lichtoptischer Darstellung, *Coprinus cinereus*. Oben: Basidie, Hymenialphysaliden und Subhymenialzellen. Unten: Keimmycelium mit Konidien-Initialen. h: Hymenialphysaliden; k: Kerne. Nach Chow 1934, leicht verändert.

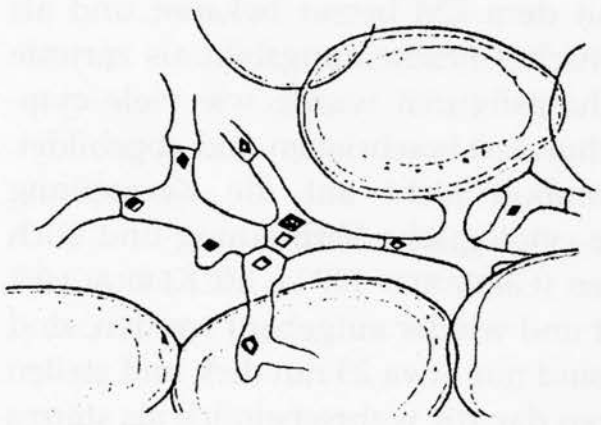
Figure 2.14: Mitochondria (mi) as seen with the light microscope, *Coprinus cinereus*. Upper figure: basidium, hymenial physalides (h) and subhymenial cells. Lower figure: germination hypha with conidial initials. k: nuclei.

Der Wachstumsprozess ist energieverbrauchend, weshalb die subapikale Zone der Hyphe reich an **Mitochondrien** ist, die durch Zellatmung Energie liefern. Mitochondrien kommen jedoch auch in jeder andern physiologisch aktiven Zelle vor und sind bereits mit dem Lichtmikroskop gut sichtbar (Fig. 2.14). Sie enthalten ihre eigene DNS und sind den Mitochondrien der übrigen Organismen ähnlich, zeigen aber oft mehr oder weniger längs ausgerichtete Cristae (Fig. 2.10).

Die **Microtubuli** wurden zwar erst mit dem EM besser bekannt und als feinste Röhrchen erkannt, aber ihr lichtoptisches Erscheinungsbild als zarteste Fasern oder Strahlen in und um Kernteilungsfiguren wurde wie viele cytologische Einzelheiten schon im letzten Jahrhundert beschrieben und abgebildet. Das EM hat aber gezeigt, dass Mikrotubuli nicht auf die Kernteilung beschränkt sind, sondern eine viel weitere cytologische Verbreitung und auch eine gewisse cytologische Permanenz haben (GIRBARDT 1979a, MCKERRACHER & HEATH 1985). Sie können zwar abgebaut und wieder aufgebaut werden, sind aber in jeder Zelle jederzeit zu finden. Sie sind nur etwa 25 nm dick und stellen geradlinige, recht formbeständige Strukturen dar, die wahrscheinlich als starres **Cytoskelett** der Organellenwanderung als mechanische Basis dienen (RAUDASKOSKI & al., 1988; KAMINSKYJ & al., 1989). Die Ortsveränderungen selbst (Kernwanderung, Wanderung der Vesikel und der Chitosomen, Cytoplasmaströmungen) werden vielleicht durch die **Mikrofilamente** und elektrische Felder hervorgebracht (HAROLD & CALDWELL 1990). ALLEN & SUSSMAN (1978) haben gezeigt, dass die 4-7 nm dicken Mikrofilamente von *Neurospora crassa* (Ascomycetes) aus einem kontraktilen Protein («Actin») bestehen, doch existieren auch nicht-kontraktile Mikrofilamente, wie sie von GIRBARDT (1979b) bei *Trametes versicolor* (Aphyllophorales) gefunden wurden. Diese bilden einen Ring um sich teilende Kerne, treten in Verbindung mit Plasmalemma, Mikrovesikeln und Mitochondrien und sind als Initiatoren der Querwandbildung anzusehen. Die Mikrofilamente kommen als freie Filamente, als freie Bündel oder mit Vesikeln assoziiert im Cytoplasma vor. Der Komplex von Vesikel und Mikrofilamenten wird **Filasom** genannt, und es wird vermutet, dass er mit der Synthese der Hyphenwand etwas zu tun hat (HOWARD 1981).

Die **Ribosomen**, **Polyribosomen** und **Vakuolen** der Pilze unterscheiden sich morphologisch nicht von denen der anderen Organismen, so dass hier auf allgemeine Lehrbücher der Cytologie verwiesen werden darf.

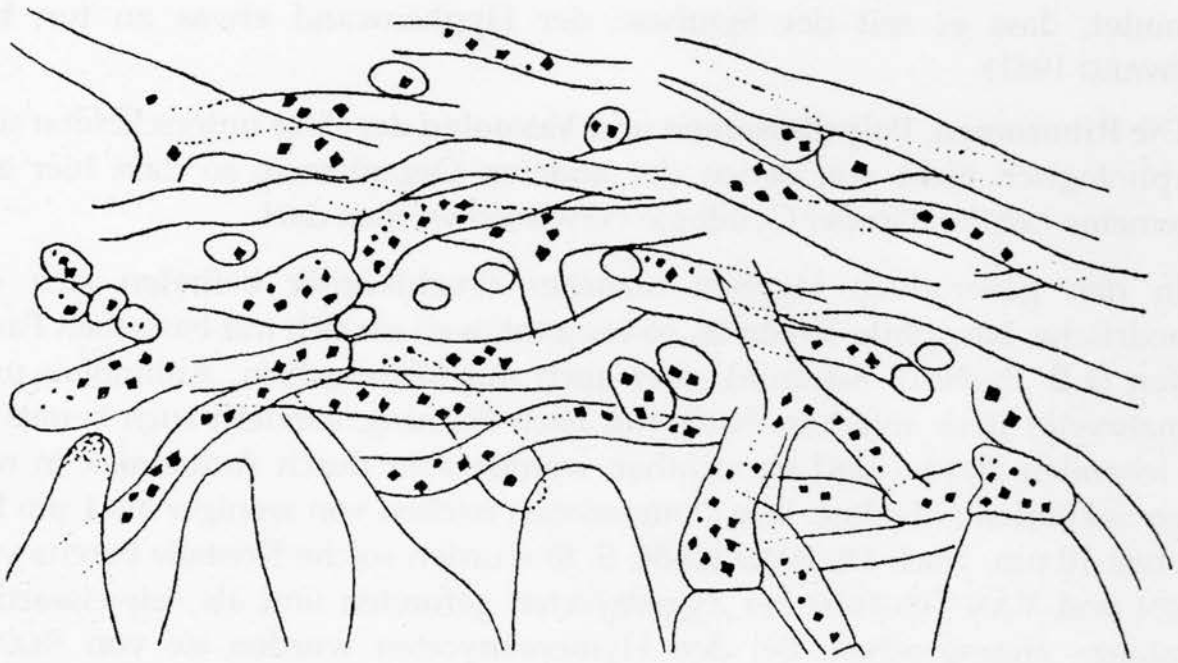
In den generativen Hyphen mancher Fruchtkörper befinden sich oft oktaedrische, **basophile Kristalle**, so benannt, weil sie sich mit basischen Farbstoffen (z.B. Fuchsin, Safranin), aber auch mit Säurefuchsin, Anilinblau und Hämatoxylin stark anfärben. Nicht nur nach Färbung, sondern auch bereits in der lebenden Hyphe sind sie sichtbar, werden aber durch Ammoniak in wenigen Sekunden aufgelöst. Ihre Dimensionen reichen von weniger als 1 µm bis zu etwa 10 µm. Nach DE BARY (1884, S. 8) wurden solche Kristalle bereits von KLEIN und VAN TIEGHEM bei Zygomyceten gefunden und als «eiweissartige Substanz» angesprochen. Bei den Hymenomyceten wurden sie von ROSEN (1893) entdeckt und ebenfalls als Eiweisskristalle betrachtet (Fig. 2.15). Von *Coprinus extinctorius* schreibt er: "Die dünnen, verzweigten Hyphen zeichnen sich dadurch aus, dass in ihnen kleine Krystalle vorkommen. Dieselben weisen



Figur 2.15: Basophile Kristalle von *Coprinus extinctorius*. Nach Rosen 1893, leicht verändert.

Figure 2.15: Basophilic crystals of *Coprinus extinctorius*.

bald rhombischen Umriss auf, bald erscheinen sie sechseckig oder rechteckig; sie müssen demnach wohl Oktaeder sein. Dass sie keinem Mineralsalz angehören, ergab sich schon aus dem Umstand, dass sie sehr leicht durch Altmann'sches Säurefuchsin gefärbt werden. Mit Jodjodkalium färben sie sich gelb, mit Millon'schem Reagens fleischroth, in verdünnter Kalilauge lösen sie sich rasch. Sie bestehen also aus Eiweiss und sind jedenfalls identisch mit den Mucorinkrystallen von Tieghem's. Bei *Coprinus extinctorius* finden sich die Eiweisskrystalle hauptsächlich im Stiel und nur bei jungen Exemplaren auch im Hutfleisch, sehr selten in der Trama. In ausgewachsenen sporenreifen Exemplaren des Pilzes sind sie nur sehr spärlich vertreten; am reichsten finden sie sich etwa einen Tag vor Eintritt der Sporenreife." Nach dieser Schilderung fügt ROSEN noch bei, dass diese Kristalle nicht auf *Coprinus* beschränkt sind, sondern auch bei *Oudemansiella mucida, Agaricus campestris* "und einer ganzen Reihe anderer Agaricinen" vorkommen. MAIRE (1902, Tf. VI fig. 34) bildet einen solchen als "cristal protéique fuchsinophile" in einer Hyphe des



Figur 2.16: Basophile Kristalle in den generativen Hyphen der Huttrama von *Mycena stylobates*. Nach Kühner 1938a, leicht verändert.

Figure 2.16: Basophilic crystals in the generative hyphae of the pileus trama of *Mycena stylobates*.

Gastromyceten *Calvatia excipuliformis* (als *Lycoperdon*) ab. BAMBEKE (1902) glaubte, sie als erster entdeckt zu haben und beschrieb sie von über 100 Basidiomyceten. KÜHNER (1938, 1945) fand, dass sie in den «hyphes connectives», also den dünnen, generativen Hyphen, viel häufiger vorkommen als in den «hyphes fondamentales», den turgeszent ausgeweiteten Hyphen (Fig. 2.16). Der Unterschied ist so gross, dass er die basophilen Kristalle als charakteristisch der «hyphes connectives» ansieht.

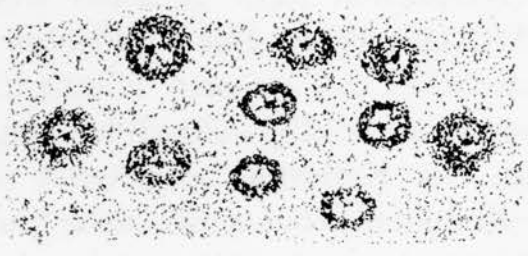
LOHWAG (1938b) nimmt an, dass auch die basophilen Kristalle des Hausschwammes *Serpula lacrimans* aus Proteinen bestehen. Moderne Untersuchungen zur physiologischen Rolle und zur chemischen Natur all dieser basophilen Kristalle fehlen allerdings.

DER KERN UND DIE MITOSE

Neben der Wand, den Septen mit dem Doliporus und dem Parenthesom, dem Spitzenkörper und den Mitochondrien sind lichtoptisch noch die **Kerne** gut erfassbar. In der lebenden und ungefärbten Hyphe sind sie in der Regel nur mit dem Phasenkontrast klar sichtbar. Im fixierten Material sind sie zwar färbbar, gehören aber zu den eher schwierigen Objekten. Der Kern besteht aus der Kernhülle, dem Chromatin, dem Nukleolus und dem Kern-assoziierten Organell NAO, oft auch "spindle pole body, SPB" genannt. Während der Kernteilung werden dazu noch Chromosomen und eine intranukleare Spindel sichtbar.

Die **Kernhülle** ist dem ER homolog. Die in manchen EM-Bildern deutlich sichtbare Kontinuität der Kernhülle mit dem ER ist nach GIRBARDT (1970) jedoch ein Fixierungsartefakt. Die Kernhülle besitzt zahlreiche Poren, die den Stoffaustausch zwischen dem Nukleoplasma und dem Cytoplasma erleichtern. Die Dichte beträgt 40-45 Poren pro μm^2 (GIRBARDT 1970), was für den 12 x 2,2 µm grossen Kern von *Trametes versicolor* zwischen 3300 und 3800 Poren ergibt.

Nach GIRBARDT besitzen die Basidiomyceten Ringporen. Der Ring hat einen äusseren Durchmesser von etwa 0,1 µm und umschliesst einen 40-50 nm breiten Porus, in dessen Zentrum meist ein Körnchen von 20-22 nm Durchmesser liegt. Von diesem verlaufen 8 oder 10 nur 3-4 nm dicke Fäden strahlig zum Ring (Fig. 2.17). Der Querschnitt des Porus beträgt 0,0013-0,002 μm^2, im Mittel 0,0016 μm^2. Die mittlere Gesamtfläche aller Poren zusammen beträgt damit 5-7 μm^2. Das sind rund



Figur 2.17: Ringporen in der Kernhülle von *Trametes versicolor* (nachgezeichnet nach einem Tangentialschnitt; nach Girbardt 1970).

Figure 2.17: Ringed pores in the nuclear envelope of *Trametes versicolor* (redrawn from a tangential section by Girbardt 1970).

8% der Kernoberfläche. Der gegenseitige Abstand der Ringporen liegt in der Grössenordnung des äusseren Ringdurchmessers.

Entgegen einer weit verbreiteten Meinung kann die Kernhülle trotz ihrer sehr geringen Dicke auch lichtmikroskopisch im Phasenkontrast gesehen werden, denn die Erkennbarkeitsgrenze stark kontrastierter Linien liegt weit unter dem Auflösungsvermögen des Mikroskopes (FRANÇON 1967: 31).

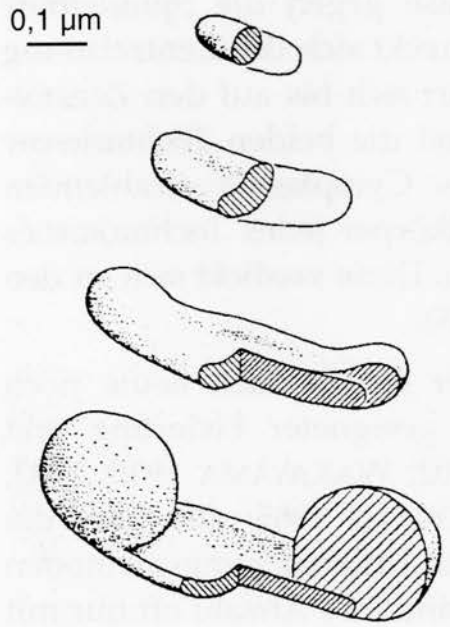
Das **Chromatin** enthält die DNS-haltige Substanz. Nach sorgfältiger Fixierung mit Glutaraldehyd erscheint das Chromatin im EM fast strukturlos aus sehr vielen, gleichmässig verteilten Partikeln zu bestehen. Das Erscheinungsbild des Chromatins im Lichtmikroskop hängt sehr stark von der Fixierung, Färbung und der Kernphase ab (GIRBARDT 1961, 1978). Nach Glutaraldehydfixierung kann das Chromatin infolge seines Gehaltes an Histonen mit Amidoblauschwarz schwach und gleichmässig angefärbt werden, aber nicht mit den herkömmlichen Kernfarbstoffen, die also den Nukleolus in einem hellen Hof erscheinen lassen. Nach den meisten koagulierenden Fixierungen erscheint das Chromatin auf die gleiche Weise granulär wie das Cytoplasma, von dem es dann kaum unterschieden werden kann, so dass es scheint, die Nukleoli lägen direkt im Cytoplasma. Solche Bilder sind in der älteren Literatur oft zu sehen (Fig. 2.7 A). Nach Chrom-Osmium-Fixierungen werden sowohl das Chromatin als auch der Nukleolus färbbar (Fig. 2.1, 2.8), zeigen aber keinerlei signifikante Strukturen und sind in den Interphasenkernen fast strukturlos. Auch das Phasenkontrastbild lebender, sich nicht teilender Kerne zeigt homogenes Chromatin. Das oft dargestellte «Chromatinnetz» der Interphasenkerne ist wahrscheinlich ein Fixierungsartefakt, nicht aber die Chromosomen, die während der Prophase der Meiose sichtbar werden.

Der **Nukleolus** ist im Lichtmikroskop leicht sichtbar (Fig. 2.1, 2.8), da er sich mit den meisten Fixier- und Färbemitteln im Gegensatz zum Chromatin gut darstellen lässt. Dementsprechend ist er von früheren Autoren oft für den eigentlichen Kern gehalten worden (z.B. RUHLAND 1901, BENSAUDE 1918, MÜLLER 1924). Der Nukleolus scheint ein zähflüssiges, passiv formveränderliches Sol zu sein (GIRBARDT 1960). In wandernden Interphasenkernen erscheint er ellipsoidisch bis langgezogen tropfenförmig und ist an einer Stelle an der Kernhülle angeheftet (P. HEIM 1954, GIRBARDT 1955). RUHLAND's «Kometenkerne» sind solche Nukleoli. In ruhenden Interphasenkernen ist der Nukleolus mehr oder weniger kugelig und ohne sichtbare Verbindung mit der Kernhülle (wie in der Figur 2.9 angedeutet). Der Nukleolus wird während der Kernteilung im Chromatin dispergiert (GIRBARDT 1978), was oft dazu geführt hat, dass er mit Chromosomen verwechselt wurde. Heute wissen wir, dass der Nukleolus der Basidiomyceten kleine Mengen DNS und viel RNS enthält (GIRBARDT 1963, 1978). Das EM zeigt uns einen vernetzten, fibrillären Teil (Nucleolonema) und einen granulären Teil (GIRBARDT 1970). Die Funktion des

Nukleolus der Pilzkerne ist wie bei allen Eukaryoten die Synthese ribosomaler RNS und Proteine. Er stellt also ein wesentliches Organell dar, dessen Rolle von der des Chromatins (DNS) verschieden ist.

Das **Kern-assoziierte Organell (NAO, SPB)** wurde als gut färbbares, dem Kern aufsitzendes Körnchen schon im letzten Jahrhundert abgebildet und seine Funktion während der Kernteilung beschrieben (HARPER 1895, bei *Peziza*, einem Ascomyceten), doch erst seit GIRBARDT (1971 a,b, 1973) und GIRBARDT & HÄDRICH (1975) ist dieses Organell besser bekannt geworden. Wegen seiner Assoziation mit der Kernspindel während der Kernteilung hat es mehrere Bezeichnungen erhalten, von denen heute meist nur noch «spindle pole body, (SPB)» und NAO verwendet werden. Der neutrale Ausdruck NAO (GIRBARDT & HÄDRICH 1975) wurde vorgeschlagen, nachdem die Permanenz dieses Organells während des ganzen Kernzyklus, also auch während der Interphase, festgestellt wurde. Das dem Interphasenkern anhaftende NAO besteht aus zwei globulären Einheiten und einer Mittelplatte (Figuren 2.9, 2.18). Es ist in diesem Zustand etwa 0,5 µm lang und 0,15 µm hoch, während die Mittelplatte knapp 0,025 µm dick ist.

Die **vegetative Kernteilung (Mitose)** der Basidiomyceten ist trotz guter Arbeiten (GIRBARDT 1962; ROBINOW & BAKERSPIGEL 1965; AIST 1969; HEATH 1978, 1981; KUBAI 1978) immer noch ungenügend bekannt. Zwar wissen wir, wie die intranukleare Spindel entsteht und wie sie aufgebaut ist, dass die Kernhülle während der Teilung bestehen bleibt, dass das Chromatin entlang dieser Spindel auf die Tochterkerne verteilt wird und dass keine Metaphasenplatte vorliegt, wie sie der klassischen Mitose ihr charakteristisches Bild verleiht. Aber wir wissen nicht mit Sicherheit, ob die ausserordentlich kleinen Körperchen, die aus dem Chromatin entstehen, mit den Chromosomen anderer Eukaryoten wirklich vergleichbar sind, und wir wissen nicht genau, was mit



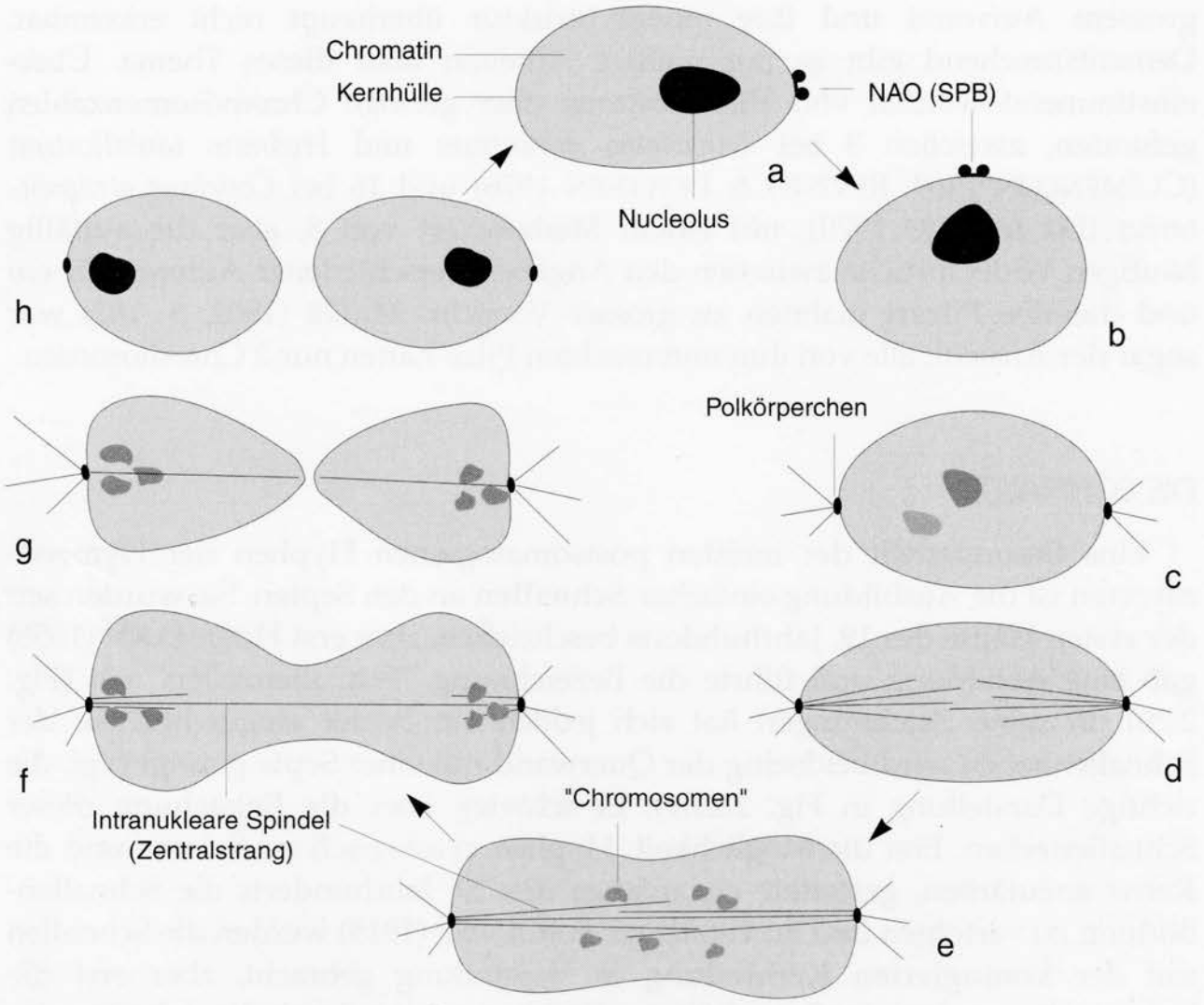
Figur 2.18: Schema der Bildung des kernassoziierten Organelles NAO (SPB) von *Trametes versicolor*. Zwischen den dargestellten Stadien liegen jeweils etwa 10 Minuten. Unmittelbar nach der Mitose ist ein kleines, wurstförmiges Körperchen vorhanden, das sich zur Mittelplatte verformt und an beiden Enden je eine neue kugelige Einheit bildet. In dieser letzten Form liegt es dem Interphasenkern mit der Mittelplatte an. Nach Girbardt & Hädrich 1975, verändert.

Figure 2.18: Diagrammatic representation of the nucleus associated organelle NOA (spindle pole body, SPB) of *Trametes versicolor*. Time intervals between the shown phases are about 10 minutes. Immediately following mitosis a small sausage-like body elongates and flattens to become the new middle plate. Then at either end of this middle plate a new globular entity forms. In the last shown form the NOA adheres to the interphase nucleus with its middle plate.

dem Nukleolus, der während der Kernteilung verschwindet, wirklich geschieht. Wiederholt wurde die Meinung vertreten, die Kernteilung der Pilze sei keine echte Mitose, aber auch diese Frage ist noch nicht eindeutig beantwortbar.

Die Mitose läuft wie folgt ab (Fig. 2.19): Die **NAO-Wanderung** und **Kernrotation** sind die ersten Anzeichen der Kernteilung. Das Kern-assoziierte Organell besteht aus einer Mittelplatte mit zwei kugeligen Einheiten, die sich nun trennen und voneinander weg wandern, um polar entgegengesetzte Stellungen auf dem Kern einzunehmen. Häufig liegt die so definierte Achse mehr oder weniger quer zur Hyphe, dreht sich aber bald in deren Längsrichtung. Eine Variation dieses Verhaltens besteht in einer Umkehrung dieser Sequenz, indem zuerst der Kern mit dem intakten NAO rotiert, dieses sich dann teilt, worauf die beiden kugeligen Einheiten zu den Polen wandern, die nun eine Achse parallel zur Längsrichtung der Hyphe definieren. Während der **Prophase** löst sich der Nukleolus ganz oder teilweise im Chromatin auf, das zunehmend heterogen wird. Die Kernhülle löst sich dann unter den kugeligen Einheiten des NAO auf (dies scheint eine Eigenart der Basidiomyceten zu sein), bleibt aber sonst bestehen. Die NAO-Kugeln werden so zu den Spindelpolen, die nun mit dem Aufbau von Mikrotubuli beginnen. Einige davon strahlen in das Cytoplasma aus, während die meisten in den Kernraum eindringen und die Teilungsspindel in Form des **Zentralstranges** bilden. In diesem gibt es neben durchgehenden, von Pol zu Pol laufenden Mikrotubuli auch solche, die nur in einem Pol verankert sind. An diese haften sich die aus dem Chromatin und dem Nukleolus durch Verdichtung entstandenen, sehr kleinen und scheinbar kompakt-strukturlosen Körperchen an. Diese als Chromosomen angesprochenen Körperchen sind über eine beträchtliche Strecke der Spindel verteilt und führen eine Zeitlang unregelmässige Hin- und Herbewegungen aus, bevor sie sich teilen, während der Anaphase gegen die Spindelpole wandern und dort verschmelzen. Anschliessend streckt sich der Zentralstrang während der **Telophase**, und die Kernhülle schnürt sich bis auf den Zentralstrang ein. Erst dann löst sich die Spindel auf, und die beiden Tochterkerne trennen sich voneinander. Während die in das Cytoplasma strahlenden Mikrotubuli verschwinden, löst sich auch der Polkörper jedes Tochterkernes (teilweise ?) auf, und die Mittelplatte bildet sich neu. Diese verdickt sich an den Enden wieder zu zwei kugeligen Einheiten (Fig. 2.18).

Die als **Chromosomen** angesprochenen Körper stellen auch heute noch schwierige Objekte dar. Zwar können sie nach geeigneter Fixierung und Färbung sichtbar gemacht werden (z.B. MAIRE 1902; WAKAYAMA 1930, 1932; KÜHNER 1937; BOIDIN 1958; DUNCAN & MACDONALD 1965; alle über die Meiose der Basidienkerne), aber trotz verbesserter Untersuchungsmethoden (DUNCAN & GALBRAITH 1973, LAANE & LIE 1975) sind ihre Anzahl oft nur mit



Figur 2.19: Schema der vegetativen Kernteilung (Mitose) eines Hymenomyceten.
a: Arbeitskern (Interphasekern) mit Nucleolus, homogenem Chromatin und NAO. **b**: Kern um etwa 90° gedreht. **c**: Die beiden kugeligen Einheiten des NAO haben sich getrennt und sind an die Kernpole gewandert. Extranukleare Mikrotubuli bilden sich, und der Nucleolus löst sich auf. **d**: Der Nucleolus ist aufgelöst. Intranukleare Mikrotubuli bilden den Zentralstrang. **e**: Chromosomen-ähnliche Körperchen ("Chromosomen") entstehen und legen sich dem Zentralstrang peripher an. Diese Körperchen sind in ständiger Bewegung. Der Kern wurde durch den sich verlängernden Zentralstrang gestreckt. **f**: Die "Chromosomen" wurden durch die Mikrotubuli des Zentralstranges an die Pole des Kernes gezogen. Der Kern schnürt sich ein. **g**: Der Kern hat sich bis auf den Zentralstrang durchgeschnürt, und die beiden Tochterkerne haben sich getrennt. **h**: Die Mikrotubuli und die "Chromosomen" sind verschwunden. Der Nucleolus hat sich wieder gebildet. Der Spindelpol ist noch einfach, wird aber in den nächsten 30-40 Minuten ein komplettes NAO bilden (vgl. Fig. 2.18). Die Kernhülle bleibt während des ganzen Zyklus bestehen, ausser unter den Polkörperchen.

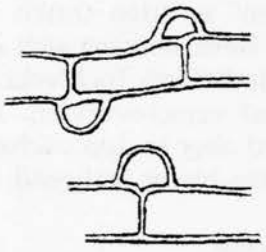
Figure 2.19: Diagram of the vegetative nuclear division (mitosis) of a Hymenomycete.
a: Interphase nucleus with homogeneous chromatin and complete NAO (SPB). **b**: Nucleus rotated. **c**: The subunits of the NAO separated and migrated to the nuclear poles. Nucleolus dissolves, extranuclear microtubuli are formed. **d**: The nucleolus has disappeared and intranuclear microtubuli form the spindle. **e**: Chromosome-equivalents ("chromosomes") arranged at the periphery of the spindle, but are in constant movement. The nucleus has been drawn out by the intranuclear spindle. **f**: The "chromosomes" have been pulled to the poles. The nucleus begins to divide. **g**: The nuclear envelope reached the central spindle, and the daughter nuclei are separated. **h**: The microtubuli and the "chromosomes" have disappeared. The new nucleolus has formed. The SPB is still simple, but will form a complet structure within 30-40 minutes (cf. fig. 2.18). The nuclear envelope remains intact throughout the entire cycle except under the spindle poles.

grossem Aufwand und ihre innere Struktur überhaupt nicht erkennbar. Dementsprechend gibt es nur wenige Arbeiten über dieses Thema. Übereinstimmend werden von allen Autoren eher geringe Chromosomenzahlen gefunden, zwischen 3 bei *Tricholoma aurantium* und *Hydnum umbilicatum* (CLÉMENÇON 1969; REVISTO & PETERSEN 1976) und 16 bei *Coprinus atramentarius* (LU & RAJU 1970), mit einem Medianwert von 8, aber die auffällig häufigen Widersprüche zwischen den Angaben verschiedener Autoren für ein und dieselbe Pilzart mahnen zu grosser Vorsicht. MAIRE (1902, S. 182) war sogar der Ansicht, alle von ihm untersuchten Pilze hätten nur 2 Chromosomen.

DIE SCHNALLEN

Eine Besonderheit der meisten postsomatogamen Hyphen der Hymenomyceten ist die Ausbildung einfacher **Schnallen** an den Septen. Sie wurden seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts beschrieben, aber erst HOFFMANN (1856) gab eine Abbildung und führte die Bezeichnung "Schnallenzellen" ein (Fig. 2.20). In seine Zeichnungen hat sich jedoch ein Fehler eingeschlichen: der Schnallenbogen wird beidseitig der Querwand mit einer Septe gezeigt (vgl. die richtige Darstellung in Fig. 2.21:9). Er schwieg über die Entstehung dieser Schnallenzellen. Erst die Möglichkeit, Hyphen cytologisch zu fixieren und die Kerne anzufärben, gestattete es, anfangs des 20. Jahrhunderts die Schnallenbildung zu verfolgen und zu verstehen. Seit KNIEP (1915) werden die Schnallen mit der **konjugierten Kernteilung** in Verbindung gebracht, aber erst die besseren Kenntnisse der Sexualität der Basidiomyceten durch die Arbeiten von BENSAUDE (1918) erlaubten ein tieferes Verständnis dieser Vorgänge.

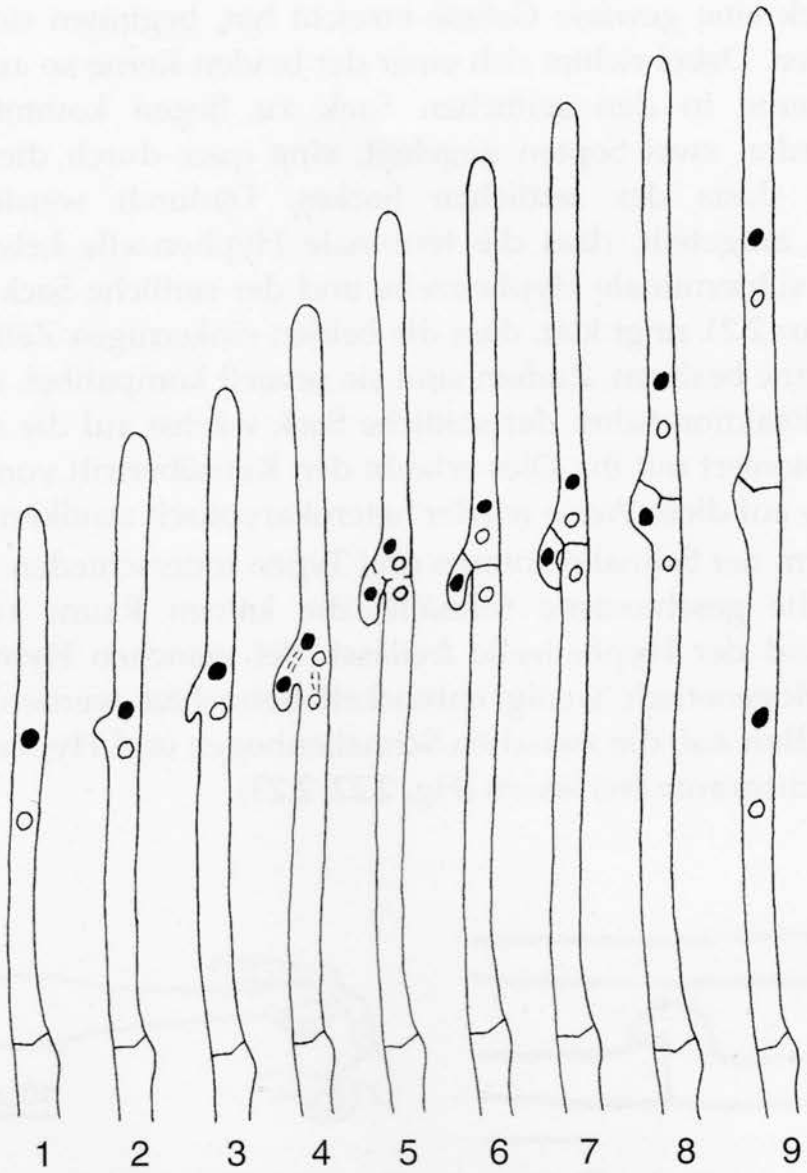
Die Schnallen dienen der Dikaryotisierung der vorübergehend einkernigen, subterminalen Hyphenzelle nach der Teilung der Hyphenspitzenzelle. Da die Kerne dikaryotischer Hyphen fast den ganzen Hyphendurchmesser ausfüllen, liegen sie in der Hyphe nicht nebeneinander, sondern übereinander und können sich kaum aneinander vorbei bewegen.



Figur 2.20: Die erste, noch fehlerhafte Abbildung von Schnallen durch Hoffmann 1856. *Mycena metata.*

Figure 2.20: The first but incorrect drawing of clamps by Hoffmann in 1856. *Mycena metata.*

Die Schnallenbildung ist in der Figur 2.21 schematisch dargestellt. Das erste Anzeichen der Zellteilung ist die seitliche Verzweigung der terminalen Hyphenzelle auf der Höhe des Kernpaares. Entgegen der Wachstumsrichtung der Hyphe richtet sich diese Verzweigung nach hinten. Dieser kurze, seitliche Sack zeigt ein apikales Wachstum und besitzt einen Spitzenkörper, der schon von KNIEP (1913, S. 616; Fig. 2.8) gesehen, gezeichnet und besprochen, jedoch nicht verstanden wurde. Sobald

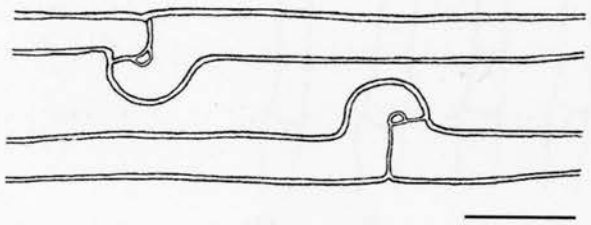


Figur 2.21: Halbschematische Darstellung der Schnallenbildung.
1: Dikaryotische Endzelle einer Hyphe. **2**: Erste Andeutung der Teilung: Seitliche Verzweigung auf der Höhe der Kerne. **3**: Die Verzweigung richtet sich nach hinten, entgegen der Wachstumsrichtung der Hyphe. **4**: Synchrone Kernteilungen («konjugierte Teilung»). Ein Tochterkern wandert in den seitlichen Sack. **5**: Querwandbildung. **6**: Dreizellstadium: Die Endzelle ist dikaryotisch, die Subterminalzelle und der seitliche Sack sind monokaryotisch. Die beiden monokaryotischen Zellen stellen ein kompatibles System dar. **7**: Durch sexuelle Reaktion biegt sich der seitliche Sack zur subterminalen Zelle hin und berührt diese schliesslich. **8**: Die Zellwände zwischen Sackspitze und subterminaler Zelle werden aufgelöst. Der im Sack gelegene Kern wandert daraufhin in die subterminale Zelle ein. **9**: Die beiden Zellkernpaare verlagern sich gegen die Zellmitten. In Anlehnung an Kniep 1915.

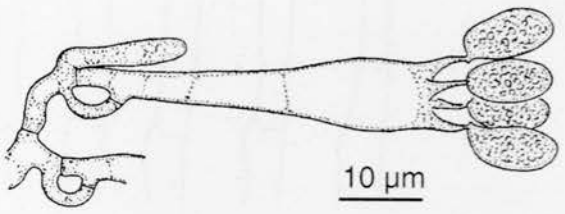
Figure 2.21: Semidiagrammatic representation of the formation of clamp connections.
1: Dikaryotic hyphal end cells. **2**: First indication of division: lateral ramification near the nuclei. **3**: The ramification grows backwards, opposite to the general growth direction of the hypha. **4**: Synchronous («conjugate») nuclear divisions. One of the daughter nuclei migrates into the lateral sack. **5**: Formation of septa. **6**: Phase of three cells: The terminal cell is dikaryotic, the subterminal cell and the lateral sack are monokaryotic and form a compatible system. **7**: By sexual reaction the lateral sack bends towards the subterminal cell until it touches the hypha. **8**: The walls between the tip of the sack and the subterminal cell are lysed. The nucleus in the sack migrates into the subterminal cell. **9**: Both nuclear pairs migrate towards the middle of the cells. Redrawn from Kniep 1915.

der seitliche Sack eine gewisse Grösse erreicht hat, beginnen sich die Kerne synchron zu teilen. Dabei richtet sich einer der beiden Kerne so aus, dass einer seiner Tochterkerne in den seitlichen Sack zu liegen kommt. Nach der Kernteilung werden zwei Septen angelegt, eine quer durch die Hyphe, die andere an der Basis des seitlichen Sackes. Dadurch werden die vier Tochterkerne so aufgeteilt, dass die terminale Hyphenzelle heterokaryotisch zweikernig, die subterminale Hyphenzelle und der seitliche Sack je einkernig werden. Die Figur 2.21 zeigt klar, dass die beiden einkernigen Zellen genetisch verschiedene Kerne besitzen. Zudem sind sie sexuell kompatibel, was rasch zu einer sexuellen Reaktion führt: der seitliche Sack wächst auf die subterminale Zelle zu und fusioniert mit ihr. Dies erlaubt den Kernübertritt vom Sack in die Hyphenzelle, die auf diese Weise wieder heterokaryotisch zweikernig wird.

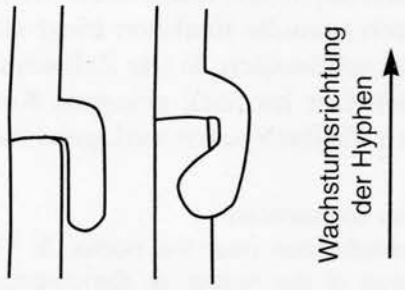
Nach der Form der Schnalle können drei Typen unterschieden werden. Am häufigsten ist die geschlossene Schnalle, die keinen Raum zwischen der Schnallenzelle und der Hyphenzelle freilässt. Bei manchen Hymenomyceten (die oft als phylogenetisch wenig entwickelt betrachtet werden), treten die **Medaillonschnallen** auf, die zwischen Schnallenbogen und Hyphenzelle einen deutlichen Zwischenraum frei lassen (Fig. 2.22, 2.23).



Figur 2.22: Medaillonschnallen bei *Plicatura nivea*. Nack Eriksson & al. 1981. Skala = 10 µm.
Figure 2.22: Medallion clamps in *Plicatura nivea*. Scale bar = 10 µm.



Figur 2.23: Weite Medaillonschnallen an den Basidien von *Clavaria tenuipes*. Nach Corner 1967, verändert.
Figure 2.23: Wide medallion clamps at the basidia of *Clavaria tenuipes*.

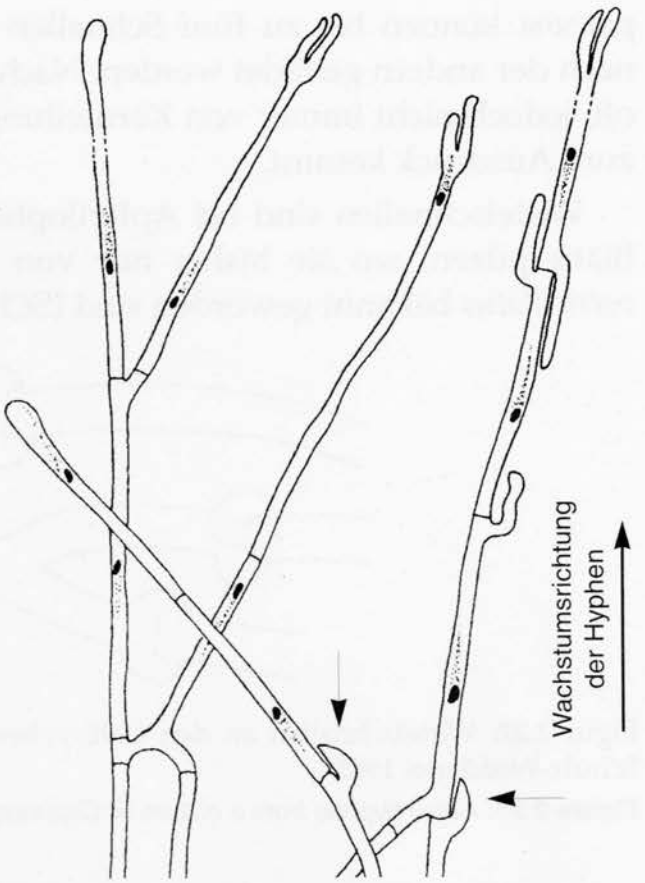


Figur 2.24: Pseudoschnallen bei *Coprinus fimetarius*. Nach Brunswik 1924, verändert.
Figure 2.24: Pseudoclamps in *Coprinus fimetarius*.

Von anderer Natur sind die bisweilen angetroffenen **Pseudoschnallen** (Fig. 2.24). Diese entstehen durch das genetisch bedingte Ausfallen der Fusion des seitlichen Sackes mit der Hyphenzelle. Sie sind charakteristisch für heterokaryotische Mycelien und Basidiome, die aus hemikompatiblen «common B» Fusionen hervorgegangen sind. Einige Arten der Gattungen *Pholiota* und *Coprinus* sind für ihre häufigen Pseudoschnallen bekannt.

Eine ganz **andere Art von Pseudoschnallen** wurde von LAMOURE in KÜHNER & al. (1962) beschrieben. In praesomatogamen und somit homokaryotischen Mycelien von *Hohenbuehelia longipes* treten an der wachsenden Hyphenspitze klammerartige Verzweigungen auf, aber nur ein Ast dieser Verzweigung wächst weiter. Der andere Ast rundet sich etwas ab und legt sich der Haupthyphe mehr oder weniger an, so dass er auf den ersten Blick eine Schnalle vortäuscht (Fig. 2.25).

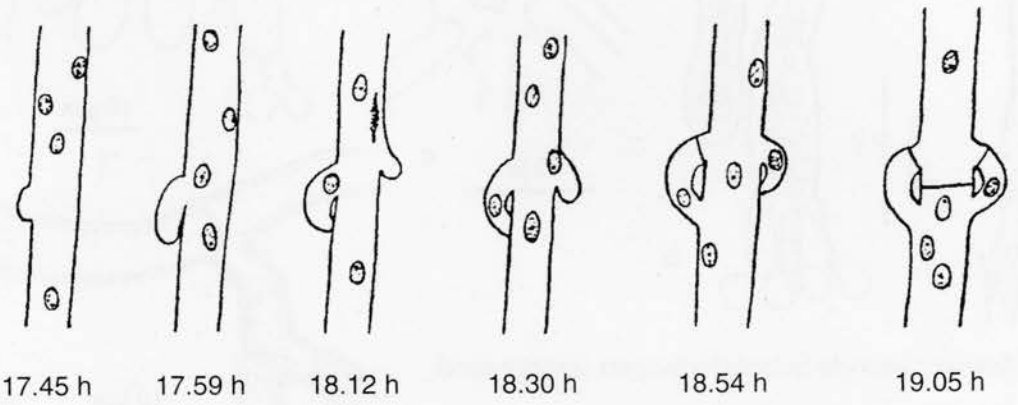
Die Unterschiede zu den "echten" Pseudoschnallen sind: 1. Sie treten am homokaryotischen Mycelium auf, die "echten" Pseudoschnallen am heterokaryotischen. 2. Sie haben die gleiche Wachstumsrichtung wie die Haupthyphe, die "echten" Pseudoschnallen haben eine entgegengesetzte Wachstumsrichtung. 3. Sie sind nicht eine Folge der "common-B" Genetik, da ja nur ein einziger Kern im Spiel ist.



Figur 2.25: Pseudoschnallen im Sinne von Lamoure (Pfeile). Homokaryotisches Mycel von *Hohenbuehelia longipes*. Nach Lamoure in Kühner & al. 1962, verändert.

Figure 2.25: Pseudoclamps in the sense of Lamoure (arrows). Homokaryotic mycelium of *Hohenbuehelia longipes*.

Vielkernige Hyphen bilden oft **Wirtelschnallen**, deren Beginn in der Figur 2.26 schematisch dargestellt ist. Solche Wirtelschnallen werden oft auch als verticillate oder vielfache Schnallen beschrieben. Beim Krustenpilz *Coniophora*

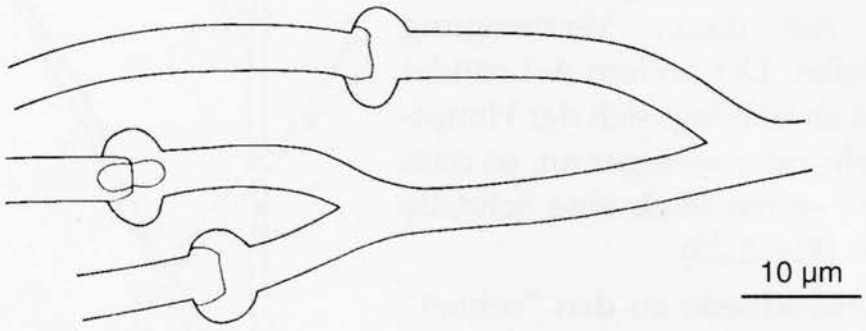


Figur 2.26: Zeitlicher Ablauf der Bildung der ersten zwei Schnallen eines Wirtels, *Coniophora puteana* in Kultur. Nach Greis 1937, verändert.

Figure 2.26: Time series of the formation of the two first clamps of a verticillium of clamp connections in a culture of *Coniophora puteana*.

puteana können bis zu fünf Schnallen in einem Wirtel vorkommen, die eine nach der andern gebildet werden. Nach GREIS (1937) ist diese Schnallenbildung oft, jedoch nicht immer von Kernteilungen begleitet, wie dies in der Figur 2.26 zum Ausdruck kommt.

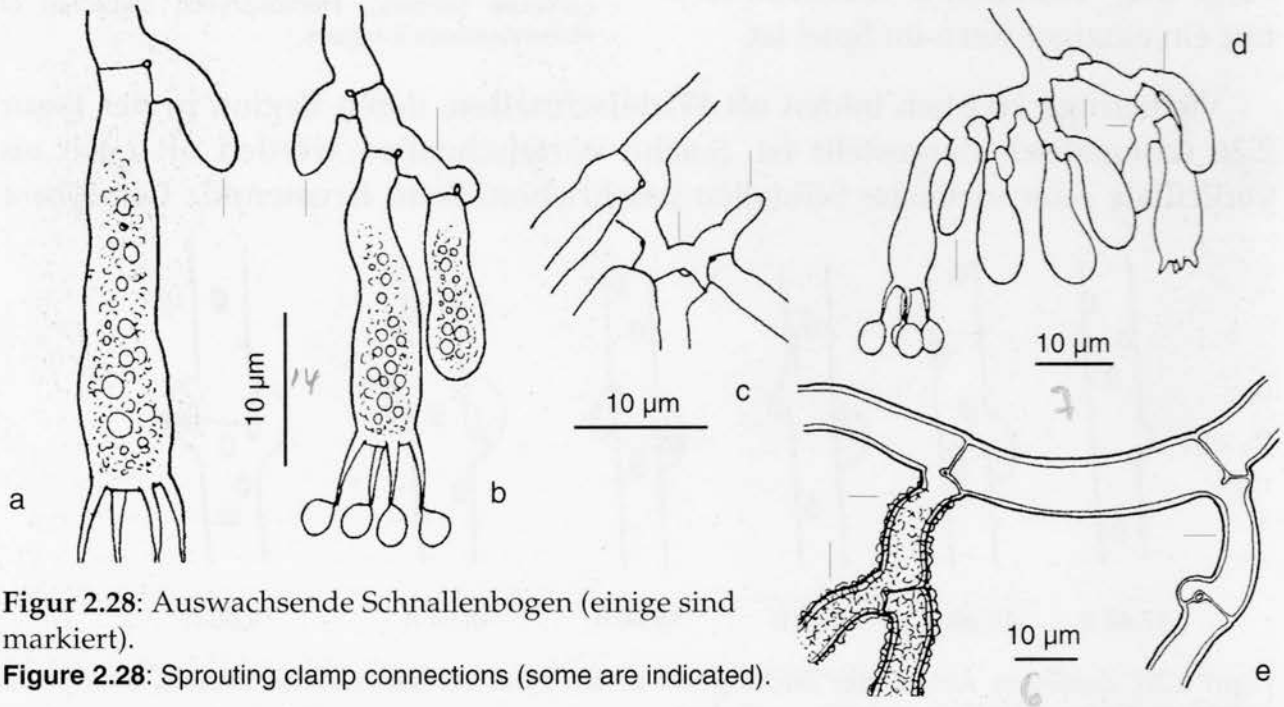
Wirtelschnallen sind bei Aphyllophoralen weit häufiger anzutreffen als bei Blätterpilzen, wo sie bisher nur von *Coprinus myceliocephalus* und *Coprinus verticillatus* bekannt geworden sind (SCHULZ-WEDDIGEN 1985).



Figur 2.27: Wirtelschnallen an den Lufthyphen einer Kultur von *Coprinus verticillatus*. Nach Schulz-Weddigen 1985.

Figure 2.27: Aerial hyphae from a culture of *Coprinus verticillatus* bearing verticillate clamps.

Der Schnallenbogen kann mit einer neuen Hyphe oder Basidiole auskeimen, was zu Bildern führt, die auf den ersten Blick verwirrend wirken, besonders wenn dies in dicht gedrängten Serien geschieht. Auswachsende Schnallen sind bei den Aphyllophoralen viel häufiger als bei den Blätterpilzen (Fig. 2.28).



Figur 2.28: Auswachsende Schnallenbogen (einige sind markiert).

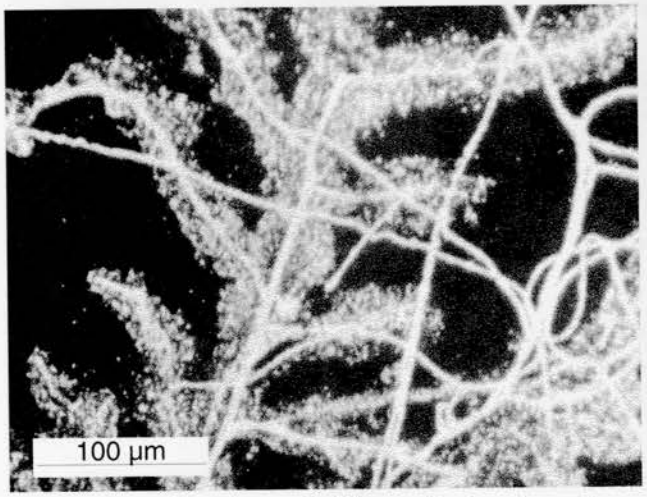
Figure 2.28: Sprouting clamp connections (some are indicated).

a: *Byssocorticium pulchrum*; **b**: *Byssocorticium atrovirens*; **c**: *Laxitextum bicolor* (Mycelkultur), **d**: *Athelia neuhoffii*; **e:** *Hypochnicium polonense*. a,b,d,e nach Eriksson & Ryvarden 1973, 1976. c nach Stalpers 1978. Verändert.

Hyphenscheiden

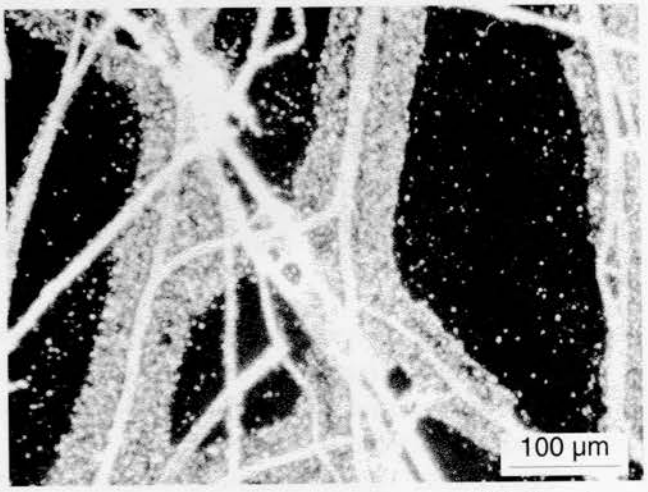
Die vegetativen, wachsenden Hyphen mancher holzabbauender Pilze scheiden Enzyme und Polysaccharide aus, die in weiten Gallertscheiden enthalten sind. Solche Scheiden wurden bei Hyphomyceten, Ascomyceten und Basidiomyceten gefunden und scheinen bei ligninolytischen Pilzen allgemein verbreitet zu sein (PECHAK & CRANG 1977, WHEELER & GANTZ 1979, DOWSETT 1981, EVANS & al. 1981, PALMER & al., 1983a, 1983b, BONFANTE-FASOLO & al., 1987, NILSSON & al., 1989). Unter den Hymenomyceten sind sie bisher bei *Coniophora arida, Coniophora puteana, Fomitopsis meliae, Gloeophyllum trabeum, Laetiporus sulphureus, Lentinus lepideus, Leucogyrophana arizonica, Leucogyrophana olivascens, Poria placenta* (Fig. 2.29), *Poria carbonica, Serpula himantioides, Serpula incrassata, Phanerochaete chrysosporium, Phellinus pini, Pycnoporus sanguineus, Trametes versicolor* und *Xylobolus frustulatus* (Fig. 2.30) nachgewiesen worden. Sie finden sich nur an jüngeren Hyphen, und bisweilen umschliesst eine Scheide mehrere Hyphen. In flüssigen Kulturen können sie nicht gefunden werden.

Die Scheide besteht aus schleimigen Polysacchariden und aus fein dispergierten Fibrillen, die von LEISE & SCHMID (1962, 1963) entdeckt und **Mycofibrillen** genannt wurden. Mycofibrillen wurden erst mit den aus Proteinen bestehenden Pili der Bakterien verglichen, aber sie scheinen eher aus Polysacchariden zu bestehen (LARSEN & GREEN, 1992, GREEN & al., 1992). Sie sind nur 10-50 nm dick, werden aber bis 25 µm lang. Die dickeren Mycofibrillen bestehen aus gebündelten und oft verdrehten Einzelfibrillen.



Figur 2.29: Hyphenscheiden, *Poria placenta*, auf festem Nährboden gewachsen. Kontrastiert mit Phosphorwolframsäure, mit Ethanol gewaschen und getrocknet, Reflektions-Lichtmikroskopie. Nach Palmer & al., 1983a, verändert und elektronisch umgezeichnet.

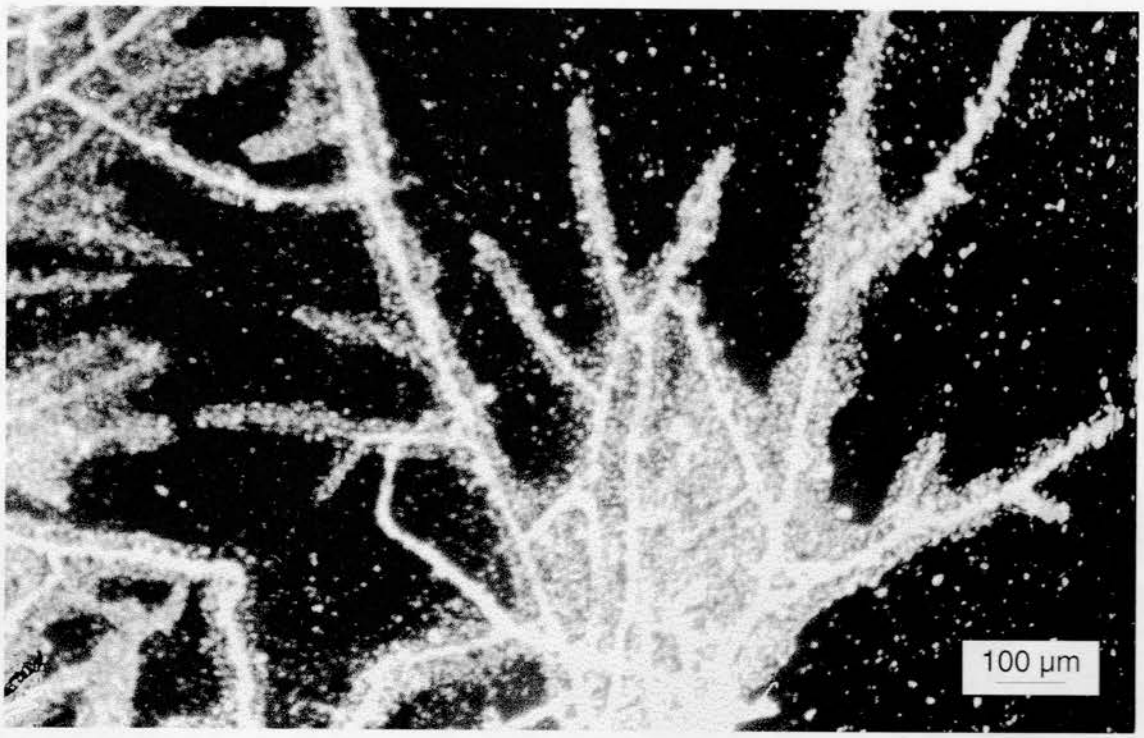
Figure 2.29: Hyphal sheaths of *Poria placenta* grown on a solid medium and made visible with reflectance light microscopy after treatment with phosphotungstic acid and drying.



Figur 2.30: Hyphenscheiden, *Xylobolus frustulatus*, auf festem Nährboden gewachsen. Kontrastiert mit Phosphorwolframsäure, mit Ethanol gewaschen und getrocknet, Reflektions-Lichtmikroskopie. Nach Palmer & al., 1983b, verändert und elektronisch umgezeichnet.

Figure 2.30: Hyphal sheaths of *Xylobolus frustulatus* grown on a solid medium and made visible with reflectance light microscopy.

Die Hyphenscheide enthält extrazelluläre Peroxidasen, Xylanase, Laminarinase, Carboxymethylcellulase und Mannanase. Diese Enzyme, die Mycofibrillen und die Glucan-Grundmasse spielen eine aktive Rolle beim Ligninabbau. Die Scheide sichert die Anheftung an das Holz und dient als Brücke zwischen der Hyphe und dem Substrat. Während des Holzabbaues wird auch die Glucanmasse hydrolysiert und liefert so das H_2O_2, das zum Ligninabbau durch die Peroxidasen nötig ist (RUEL & JOSELEAU, 1991). Die Mycofibrillen sollen die Pilze befähigen das Holz bis zu einer Entfernung von 25-30 µm von der Hyphe abzubauen (GARDINER & DAY, 1988).



Figur 2.31: Hyphenscheiden von *Phanerochaete chrysosporium*, auf festem Nährboden gewachsen. Kontrastiert mit Phosphorwolframsäure, mit Ethanol gewaschen und getrocknet, Reflektions-Lichtmikroskopie. Nach Palmer & al., 1983b, verändert und elektronisch umgezeichnet.

Figure 2.31: Hyphal sheaths of *Phanerochaete chrysosporium* grown on a solid medium and made visible with reflectance light microscopy.

MODIFIZIERTE HYPHEN

Alle bei den Hymenomyceten vorkommenden Hyphen können durch nur fünf Differenzierungen von der generativen Hyphe abgeleitet werden. Durch Kombination von Differenzierungen, wie etwa Endosekretion und Sklerifikation, können jedoch mehr als nur fünf sekundäre Hyphenarten entstehen. Das Auftreten verschiedener Differenzierungen entlang einer einzigen Hyphe zeigt, dass die anschliessend besprochenen Hyphentypen keine unüberbrückbare, sondern überlappende Kategorien darstellen. Diese können mit einer adaptativen Terminologie unterschieden werden.

Die **fünf Differenzierungen** sind:

1) Sklerifikation: die Hyphenwand wird verdickt. Die zusätzliche Wandsubstanz ist nicht gallertig, sondern fest. **Sklerohyphen** bilden das Stützgeflecht der holzig-harten Arten, z. B. der Porlinge. Es gibt chemisch recht verschiedenartige Wandverdickungen, wie deren unterschiedliches Verhalten gegenüber Farbstoffen oder Jod deutlich macht. Neben den eigentlichen Sklerohyphen mit mechanischer Stützfunktion oder Wehrfunktion können auch ausgeweitete oder endosekretorische Hyphen eine sklerifizierte Wand haben. Bei einigen wenigen Porlingen ist gezeigt worden, dass im Bedarfsfall die Wand enzymatisch abgebaut werden kann, um als Nährstoffquelle zu dienen (CORNER 1932a, SETLIFF 1988). Damit wird die Grenze zwischen Sklerohyphen und Speicherhyphen etwas verwischt; aber wir wissen nicht, wie weit diese Beobachtungen verallgemeinert werden dürfen.

2) Anlagerungen verdichteter Nährstoffe an die Wand finden sich bei den **Speicherhyphen** mancher Sklerotien, aber auch in Fruchtkörpern. Es handelt sich wohl in den meisten Fällen um Kohlenhydrate, die in einer in Wasser unlöslichen Form an die Wand angelagert werden. Später können sie durch Enzyme wieder abgebaut werden und als Nährstoffe dienen. Die Anlagerungen sind hart, oft massiv und sehr dick, weshalb sie mit mechanischen Wandverdickungen und die Speicherhyphen mit Sklerohyphen verwechselt werden können. Die Nährstoffdepots sind oft in kalter Kalilauge löslich.

3) Turgeszente Ausweitung («Aufblähung») führt zu gedehnten **Physalohyphen**, die an den Septen in der Regel den ursprünglichen Durchmesser beibehalten und dadurch oft "wurstförmig" eingeschnürt, spindelig, oder kettenförmig blasig erscheinen. Sie bilden das Stützgeflecht («tissu fondamental» von FAYOD 1889, S. 219) der fleischigen Arten, die durch Trocknen welken. Physalohyphen können bisweilen eine sklerifizierte Wand haben.

4) Gelifikation: Durch Verquellung der äusseren Hyphenwand, bisweilen begleitet von einem ständigen Nachschub von Wandmaterial aus dem Cytoplasma, entsteht eine schleimige bis gallertige Masse, in der die **geliferen Hyphen** meist eingebettet liegen. Bisweilen ist das Gel so dicht, dass es knorpelige Konsistenz annimmt und die Hyphen zu einer mechanisch festen

Einheit verklebt. In selteneren Fällen verkleben die verquollenen Hyphenwände nicht zu einer einheitlichen Masse, so dass jede einzelne Hyphe zwar eine dickere, gallertige Aussenschicht besitzt, die Hyphen aber nicht in einem gemeinsamen Gel liegen.

5) Endosekretion: Inhalt durch Anhäufung von Sekreten wesentlich verändert. Solche Hyphen werden **Sekrethyphen**, Endosekretionshyphen, exkretorische Hyphen oder (etwas unglücklich) Gefässhyphen genannt. Da Querwände oft nur in geringer Zahl vorhanden sind oder ganz fehlen, wurden sie früher oft als Leitungshyphen missverstanden. Aus diesem Grunde wird hier die Bezeichnung Gefässhyphe vermieden, denn sie erinnert zu stark an die Leitungsgefässe der Pflanzen; der Kürze halber wird Sekrethyphe vorgezogen. Die Wände der Sekrethyphen können verdickt sein.

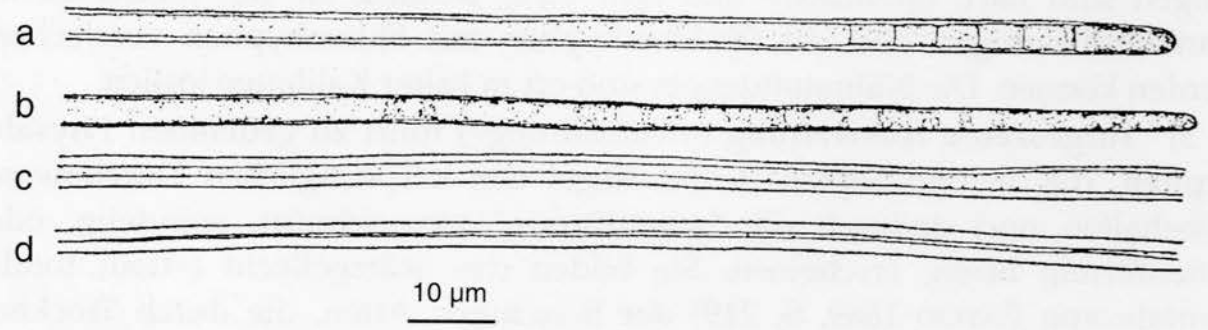
Die mit Exkreten inkrustierten Hyphen gehören nicht hierher, trotzdem die Inkrusten im Cytoplasma entstehen. Solche Exkrete können bei allen Hyphentypen auftreten. Sie bilden auch die «inkrustierenden Pigmente» mancher Physalohyphen vieler Agaricalen.

1. DIE SKLEROHYPHEN

Die ausdauernden, nicht welkenden Basidiome der Porlinge und vieler anderer Aphyllophorales verdanken ihre mechanische Festigkeit den Sklerohyphen. In dieser Funktion können drei Formen unterschieden werden: die Faserhyphen, die Bindehyphen und die Stützhyphen.

a) Faserhyphen (= «Skeletthyphen»)

In den Hyphensträngen von *Serpula lacrimans*, dem Hausschwamm, liegen zahlreiche, längs orientierte, sehr dickwandige, querwandlose, zylindrische Hyphen von nur 4-6 µm Durchmesser. Diese wurden zuerst von HARTIG (1885) beschrieben, dann von FALCK (1912) genauer untersucht und «Faserhyphen»



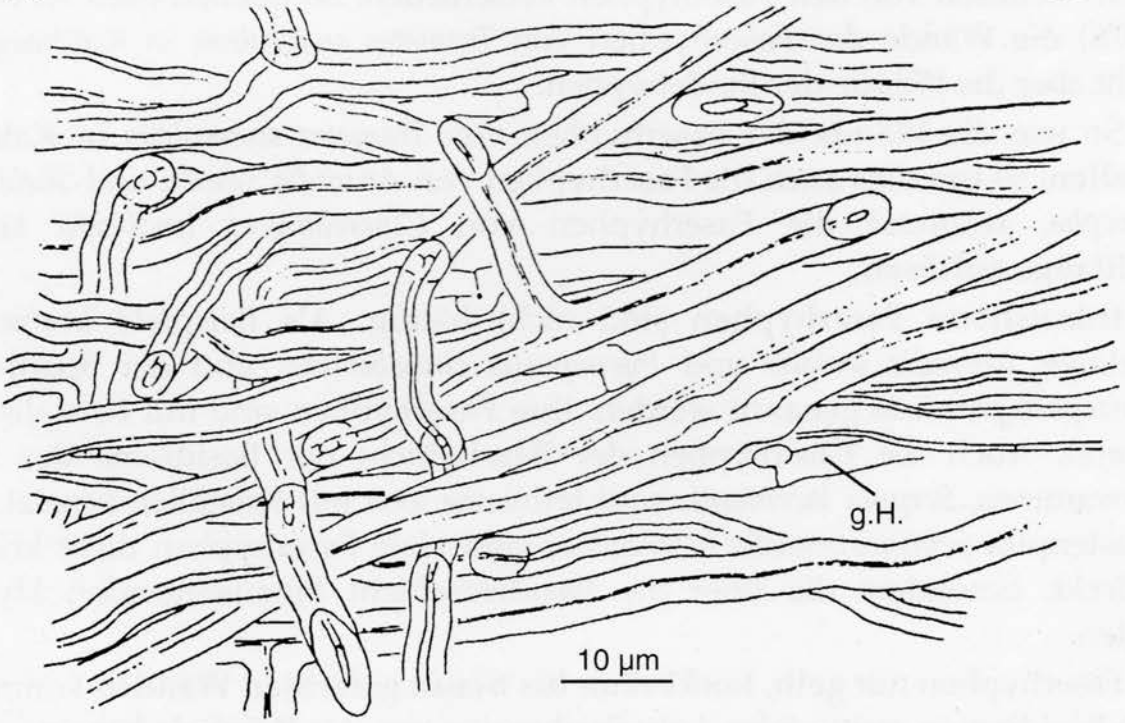
Figur 2.32: Faserhyphen von *Polystictus xanthopus*. **a:** Zylindrisches Hyphenende mit vergänglichen, falschen Septen. Faserhyphe vom Hut. **b-d:** Faserhyphen vom pfriemförmigen Primordium mit verjüngter, nicht septierter Spitze. b Apex, c etwa 300 µm weiter unten, d etwa 900 µm weiter unten. Nach Corner 1932a.

Figure 2.32: Fibre hyphae (skeletal hyphae) of *Polystictus xanthopus*. **a:** cylindrical apex with false temporary septa of a hypha from the pileus; **b-d:** parts of a hypha from the primordial shaft, b tapering apex, c about 300 µm back, d about 900 µm back.

benannt. Unabhängig davon und viel später hat dann CORNER (1932a) das Wort «Skeletthyphen» gebraucht, das von CUNNINGHAM (1954) aufgenommen wurde. Dies hat schliesslich dazu geführt, dass FALCK's Ausdruck ganz in Vergessenheit geraten ist. Da «Faserhyphen» nicht nur älter, sondern auch treffender ist, sollte diese Bezeichnung vorgezogen werden.

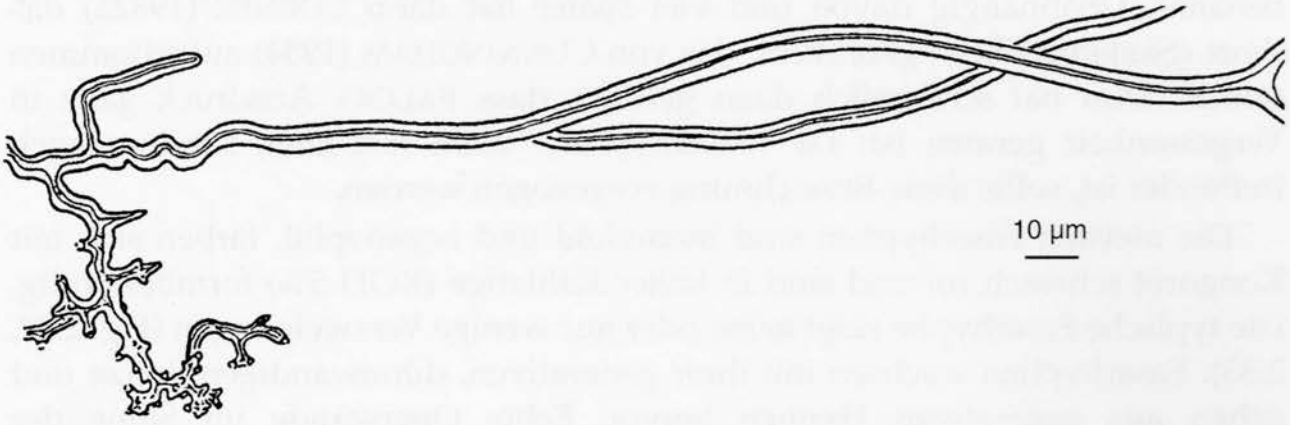
Die meisten Faserhyphen sind inamyloid und acyanophil, färben sich mit Kongorot schwach rot und sind in kalter Kalilauge (KOH 5%) formbeständig. Die typische Faserhyphe zeigt keine oder nur wenige Verzweigungen (Fig. 2.32, 2.33). Faserhyphen wachsen mit ihrer generativen, dünnwandigen Spitze und gehen aus generativen Hyphen hervor. Echte Querwände im Sinne der generativen Hyphen fehlen, doch treten oft «falsche» Septen auf. CORNER (1932a) hat solche in der Scheitelregion der Faserhyphen des Hutes von *Polystictus xanthopus* beschrieben (Fig. 2.32). Sie sind auf die terminalen 50-70 µm beschränkt und müssen demnach bald nach ihrer Ausbildung resorbiert werden. Solche Septen sind also vorübergehende Gebilde, aber ähnliche, jedoch bleibende Querwände werden gelegentlich weiter hinten in den Faserhyphen gefunden. Es handelt sich dann immer um sekundäre, nicht an das Hyphenwachstum gebundene, sehr zarte und dünne Septen.

Wenn die typische Faserhyphe unverzweigt ist, so zeigen doch viele Aphyllophorales auch reich verzweigte Faserhyphen (z.B. *Perenniporia fraxinea, Pachykytospora tuberculosa, Heterobasidion annosum*), wodurch sie sich den Bindehyphen nähern. In der Tat ist die Unterscheidung dieser beiden Hyphen-



Figur 2.33: Spärlich verzweigte, korkbraune Faserhyphen eines Fruchtkörpers von *Daedaleopsis confragosa*. Eingemischt sind einige generative Hyphen (g.H.), Nach Sautter 1978.

Figure 2.33: Sparsely ramified, cork brown fibre hyphae (skeletal hyphae) from the basidiome of *Daedaleopsis confragosa*. Some generative hyphae (g.H.) are also present.



Figur 2.34: Faserhyphen als Seitenzweige einer Bindehyphe. *Polystictus xanthopus*. Nach Corner 1932a, verändert.

Figure 2.34: Fiber hyphae as ramifications of a binding hypha. *Polystictus xanthopus*.

arten oft fraglich, was noch dadurch unterstrichen wird, dass Faserhyphen in Bindehyphen übergehen können (Fig. 2.34). Es gibt auch Pilze, deren Fruchtkörper in einigen Aufsammlungen Bindehyphen zeigen, in andern dagegen nicht. Ein solcher Fall kommt bei *Osmoporus odoratus* vor (RYVARDEN 1978). Deshalb werden die Faserhyphen und die Bindehyphen oft als zwei Extreme einer einzigen Kategorie aufgefasst, die etwas ungeschickt «vegetative Hyphen» genannt wird (RYVARDEN 1976).

Bei einigen Pilzen sind die Bindehyphen nicht nur morphologisch, sondern auch chemisch von den Faserhyphen verschieden. So quellen nach RYVARDEN (1978) die Wände der Faserhyphen von *Trametes suaveolens* in Kalilauge auf, nicht aber die Wände der Bindehyphen.

So wie die **Wände** der Faserhyphen von *Trametes suaveolens* **in Kalilauge quellen**, so tun dies auch die Faserhyphen von *Antrodia xantha* und *Skeletocutis amorpha*, während die Faserhyphen von *Cinereomyces lindbladii* sich **in Kalilauge auflösen**.

Inkrustierte Faserhyphen sind nicht häufig. Als Beispiele können die Porlinge *Antrodia serialis* und *Pycnoporus cinnabarinus* und der Spaltporling *Schizopora paradoxa* genannt werden. Ihre Faserhyphen sind mit Kristallen lose besetzt. Auch die Faserhyphen der Basalschicht der Basidiome des Hausschwammes, *Serpula lacrimans*, sind teilweise lose mit Kristallen besetzt. Beim Krustenpilz *Scytinostromella heterogenea* sind viele Faserhyphen dicht kristallin bedeckt, besonders die über die Basidienschicht hinausragenden Hyphenenden.

Faserhyphen mit **gelb, korkbraun bis braun gefärbten Wänden** kommen in den Basidiomen recht vieler Aphyllophoralen vor. Als Beispiele können *Amylostereum chailletii, Auriscalpium vulgare, Daedaleopsis confragosa, Datronia mollis, Gloeophyllum sepiarium, Ischnoderma resinosum* und *Phellinus ferruginosus* genannt werden, um nur einige wenige zu erwähnen.

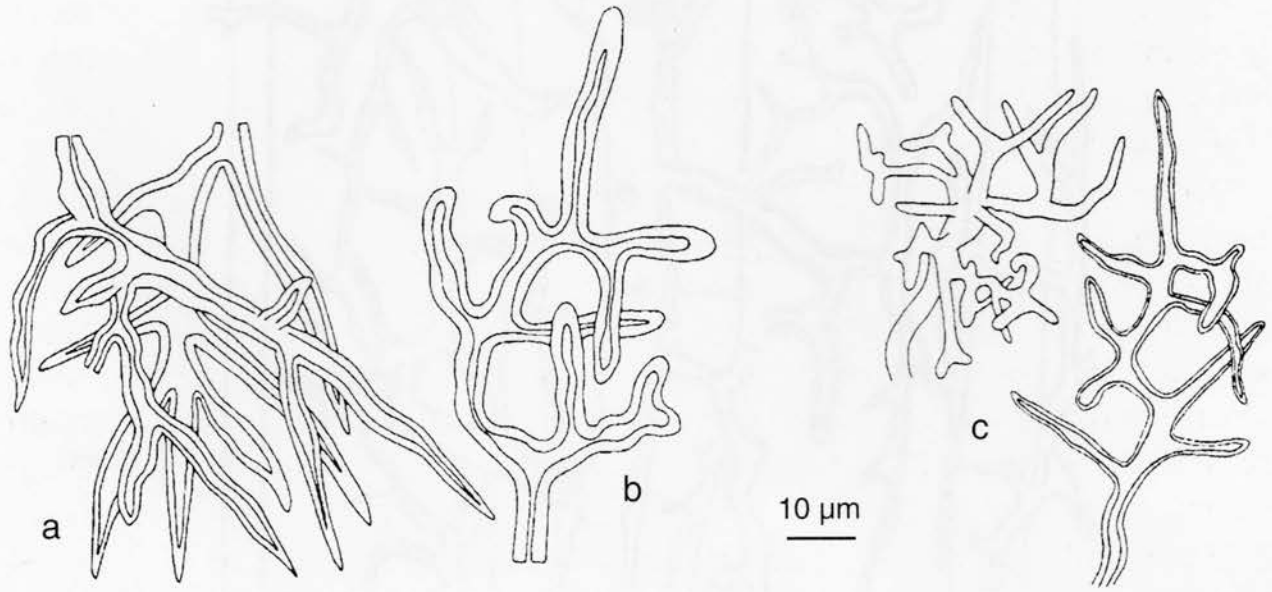
Die meisten Faserhyphen sind acyanophil, doch einige sind stark **cyanophil**, färben sich also tief blau mit einer Lösung von Baumwollblau in Milchsäure. Dazu gehören die Faserhyphen der resupinaten bis hütigen Porlinge der Gattungen *Diplomitoporus, Pachykytospora* und *Heterobasidion.*

In Kresylblau **metachromatische Faserhyphen** kommen bei *Skeletocutis alutacea* und *S. kuehneri, Bjerkandera adusta* und *B. fumosa, Heterobasidion annosum* und *Cinereomyces lindbladii* vor, dürften aber weiter verbreitet sein. **Orthochromatische** Faserhyphen finden sich bei *Daedalea quercina, Datronia mollis, Fomitopsis pinicola, Lenzites betulina* und *Polyporus varius,* aber auch sie dürften weite Verbreitung haben. Selten sind die **achromatischen** Faserhyphen, die sich mit Kresylblau nicht anfärben lassen. TORTIC (1977) erwähnt sie nur für *Piptoporus betulinus.*

Auch das Verhalten der Faserhyphen gegenüber Jod ist nicht einheitlich. Während die meisten keine Farbreaktion zeigen, also inamyloid sind, sind doch einige Arten mit **amyloiden** oder **dextrinoiden Faserhyphen** bekannt geworden. Schwach amyloide Reaktion zeigen *Antrodia xantha* und *Cinereomyces lindbladii,* dextrinoide Reaktion kommt bei *Merulicium fusisporum, Perenniporia fraxinea, Pachykytospora tuberculosa* und *Heterobasidion annosum* vor.

b) Bindehyphen (= ligative Hyphen, konjunktive Hyphen)

In seiner grundlegenden Arbeit hat CORNER (1932a) die «binding hyphae» als dickwandige, stark verzweigte, querwandlose, verwobene, dünne, nur 1-2,5 µm dicke, selten bis 3 µm dicke, oft koralloide und abgeflachte, knotige oder mit Spitzchen besetzte Hyphen mit engem oder gar fehlendem Lumen definiert

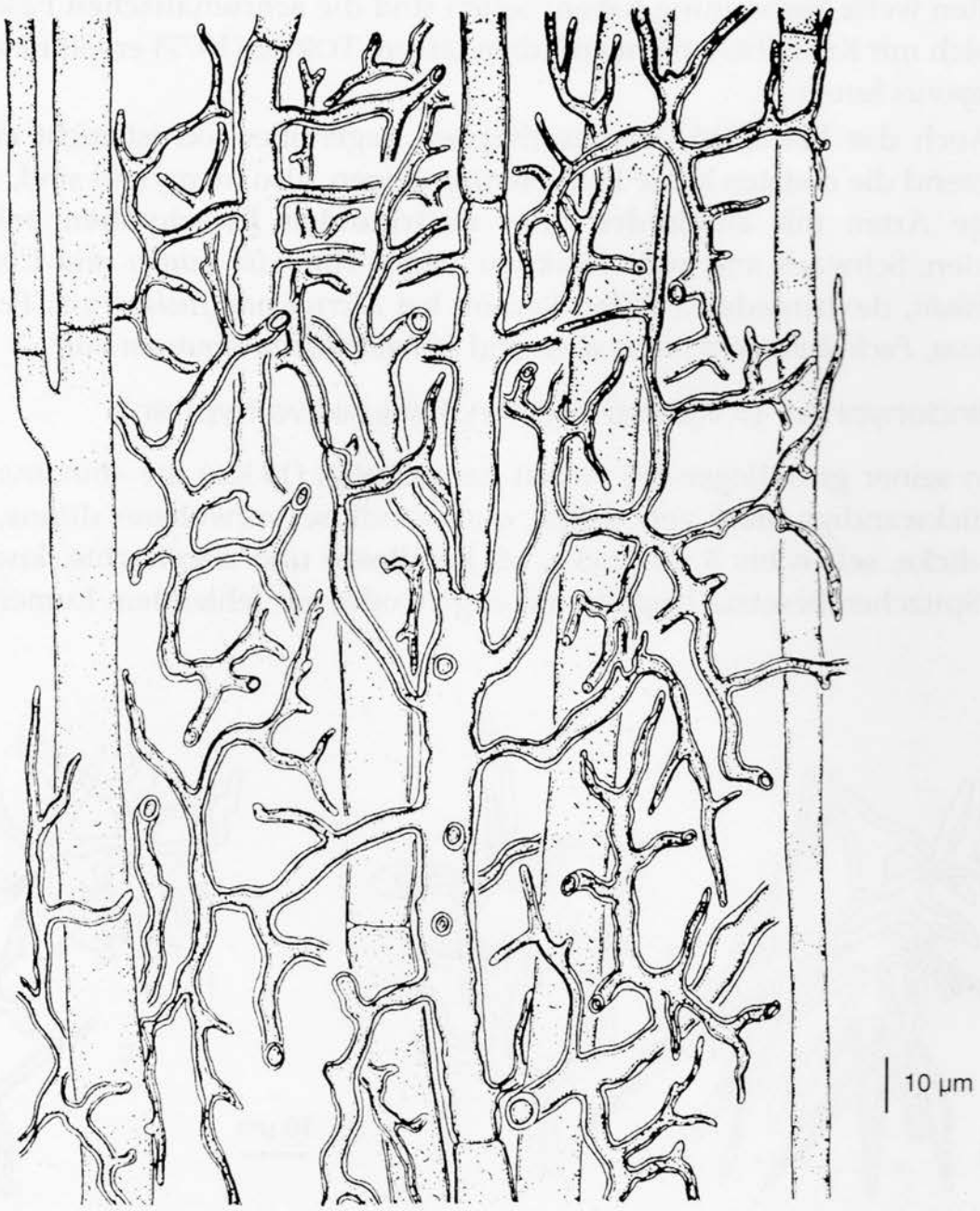


Figur 2.35: Beispiele von Bindehyphen. **a,b**: *Lenzites betulina,* a vom Subhymenium, b vom Hutgeflecht. **c**: *Trametes suaveolens.* Nach Ryvarden 1978, leicht verändert.

Figure 2.35: Examples of binding hyphae. **a,b**: *Lenzites betulina,* a from the subhymenium, b from the pileus context. **c**: *Trametes suaveolens.*

(Fig. 2.35). Er stellte sich vor, dass sie als zusammenhaltende Elemente dem Fruchtkörper erhöhte mechanische Festigkeit geben, wie dies schön in der Figur 2.36 zum Ausdruck kommt.

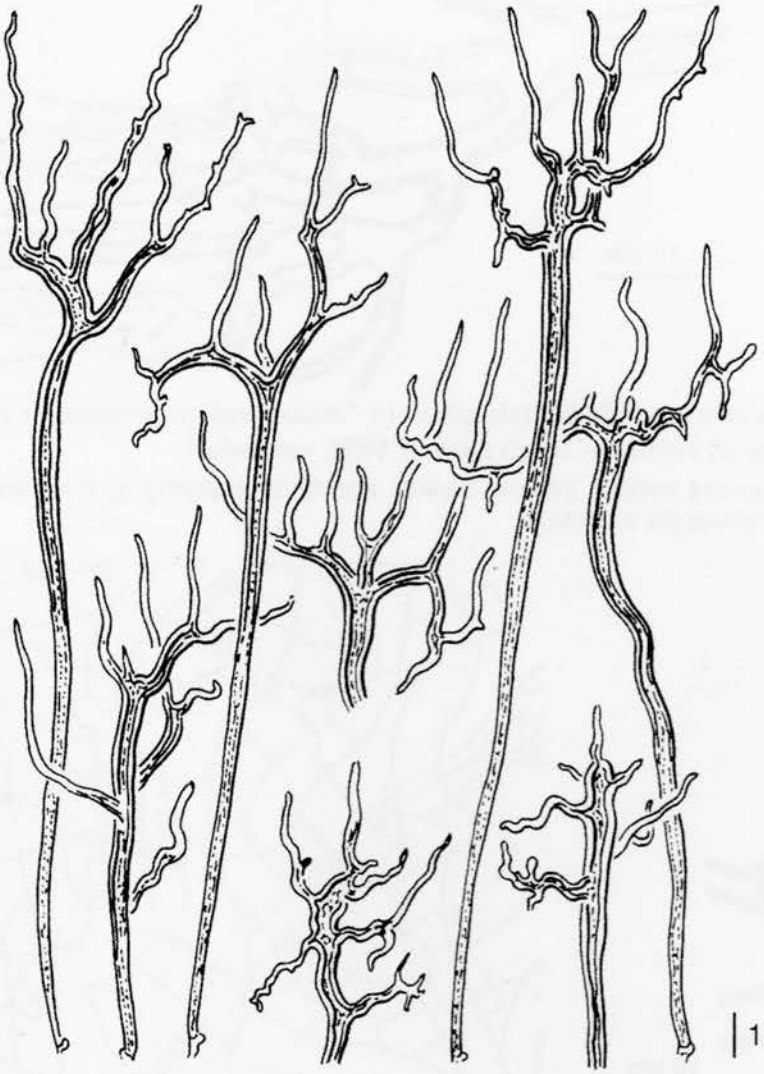
Wie bereits im vorigen Abschnitt besprochen, stellen die Bindehyphen keine gut gegen die Faserhyphen abgegrenzte Kategorie dar, denn sie sind nur graduell, nicht aber prinzipiell von diesen verschieden. Der "Unterschied" zwischen stark verzweigten Faserhyphen und wenig verzweigten Bindehyphen ist fiktiv und emotionell. In manchen Fällen, etwa bei einigen Porlingen der Gattungen *Amauroderma* und *Ganoderma*, spricht CORNER (1983)



Figur 2.36: Bindehyphen in der Fruchtkörpertrama von *Laetiporus sulphureus*. Nach Corner 1984, leicht verändert.

Figure 2.36: Binding hyphae in the context of the basidiome of *Laetiporus sulphureus*.

auch nur noch von "skeleto-binding hyphae" (Fig. 2.37). Doch sind Fälle bekannt geworden, wo die Bindehyphen nicht nur morphologisch, sondern auch chemisch von den Faserhyphen verschieden sind. Bereits erwähnt wurde der Fall von *Trametes suaveolens*, dessen Faserhyphen in KOH quellen, nicht aber die Bindehyphen. Ein anderer Unterschied findet sich nach RYVARDEN (1978) bei *Trametes foliacea-dentata*, deren Faserhyphen acyanophil, die Bindehyphen hingegen cyanophil sind.

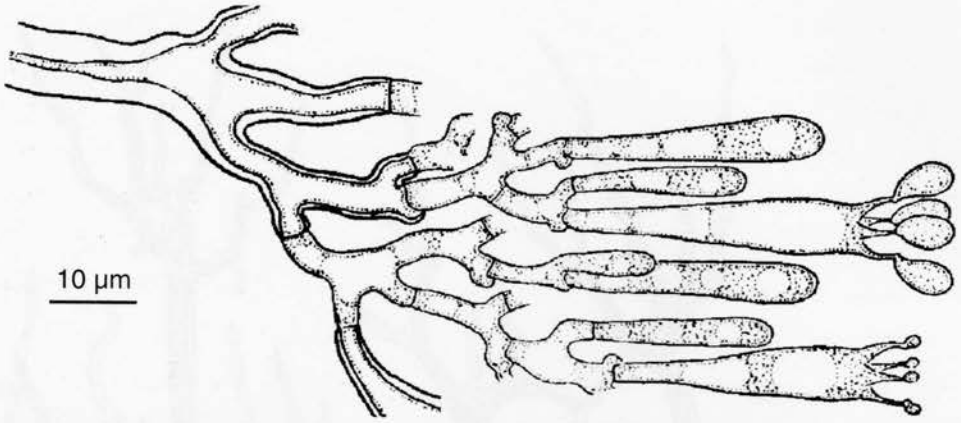


Figur 2.37: "Faser-Bindehyphen" von *Ganoderma williamsianum*. Nach Corner 1983.
Figure 2.37: "Skeleto-binding hyphae" in the context of the basidiome of *Ganoderma williamsianum*.

c) Stützhyphen (= «Skeletoide Hyphen»)

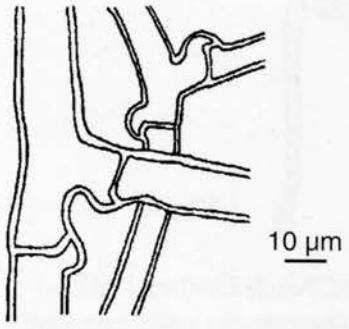
Stützhyphen unterscheiden sich von den andern Sklerohyphen durch ihre echten Septen. Diese sind durch eine Zellteilung entstanden und sind deshalb von den gelegentlichen Sekundärsepten der Faserhyphen verschieden. Es gibt sowohl schnallenlose als auch Schnallen tragende Stützhyphen (Fig. 2.39). Ähnlich wie die generativen Hyphen durch Differenzierung zu Faserhyphen

und Bindehyphen mit speziellen Funktionen werden können, so können sie auch durch Wandverdickung direkt zu strukturtragenden und stützenden Hyphen werden. Solche Stützhyphen werden meist als «dickwandige generative Hyphen», seltener als «skeletoide Hyphen» angesprochen. In der Tat ist es nicht selten, dass gewöhnliche, dünnwandige generative Hyphen dickwandige Abschnitte zeigen, oder dass Stützhyphen dünnwandig werden und sogar Basidien tragen (Fig. 2.38, 2.41). Die Stützhyphen stehen den dünn-



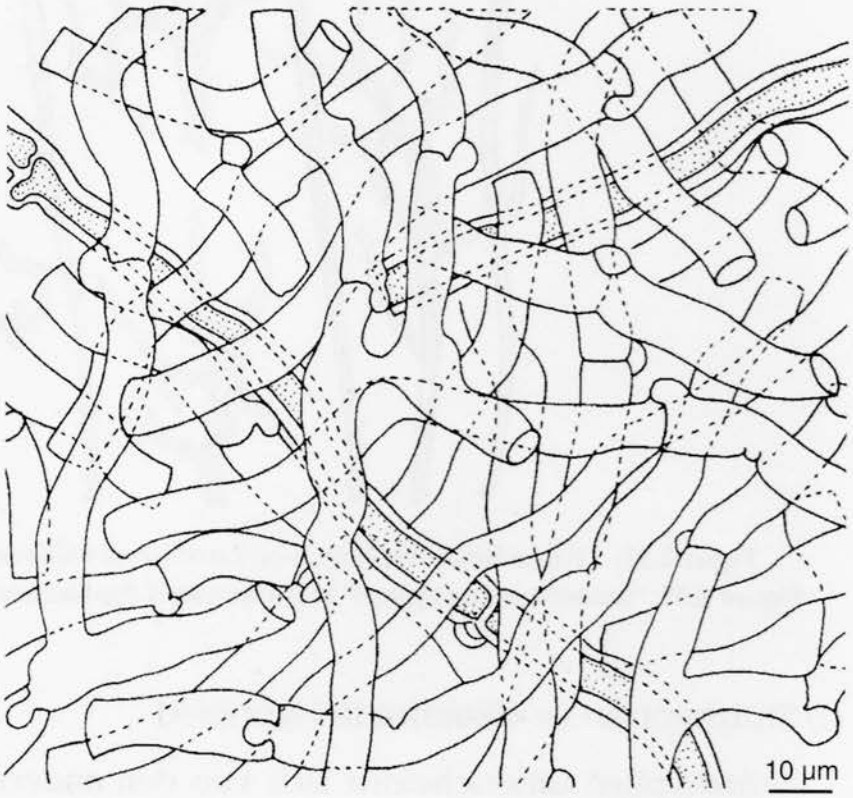
Figur 2.38: Basidientragende Stützhyphen (= "dickwandige generative Hyphen") des Keulenpilzes *Dimorphocystis capitatus*. Nach Corner 1950, verändert.

Figure 2.38: Supporting hyphae bearing basidia and thus qualifying as thick walled generative hyphae. Club fungus *Dimorphocystis capitatus*.



Figur 2.39: Schnallen tragende Stützhyphen ("dickwandige generative Hyphen") des Krustenpilzes *Tomentella olivacea*. Nach Christiansen 1960, verändert.

Figure 2.39: Clamped supporting hyphae of the crust fungus *Tomentella olivacea*.

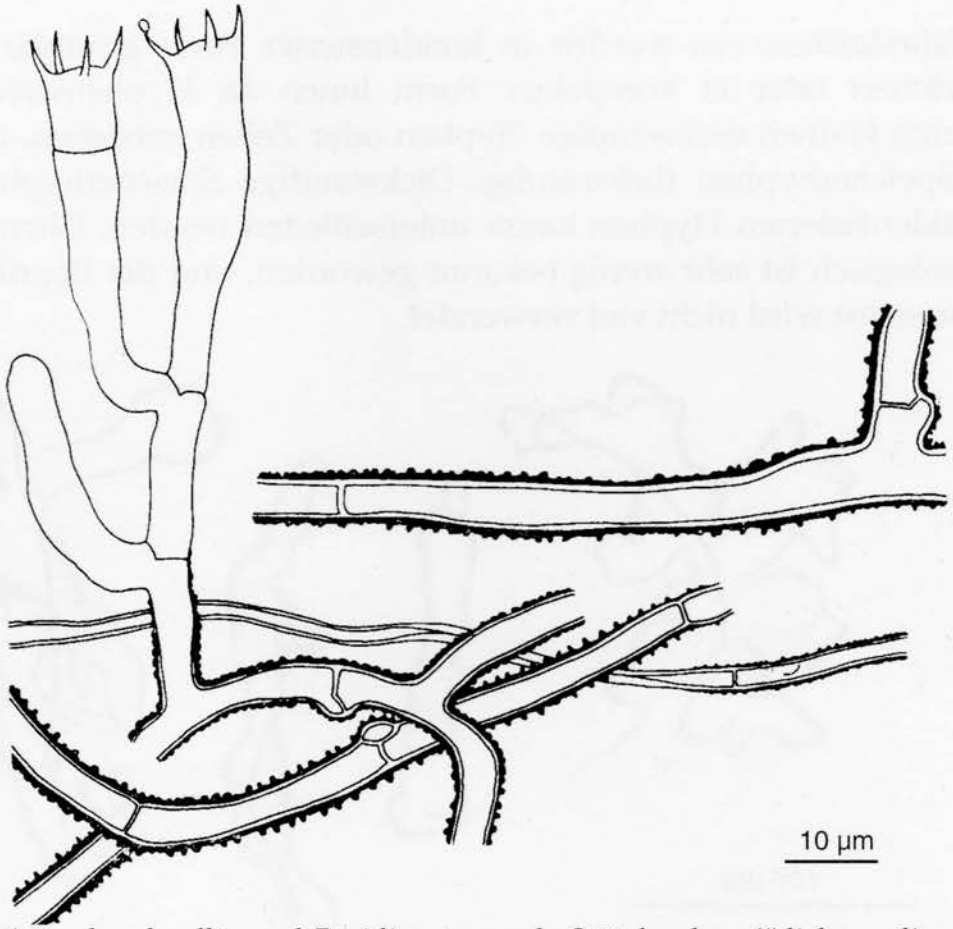


Figur 2.40: Eingestreute Stützhyphen in der Stielspitze des Blätterpilzes *Pleurotus ostreatus*. Nach Hilber 1982, verändert.

Figure 2.40: Dispersed supporting hyphae in the stipe apex of the gill fungus *Pleurotus ostreatus*.

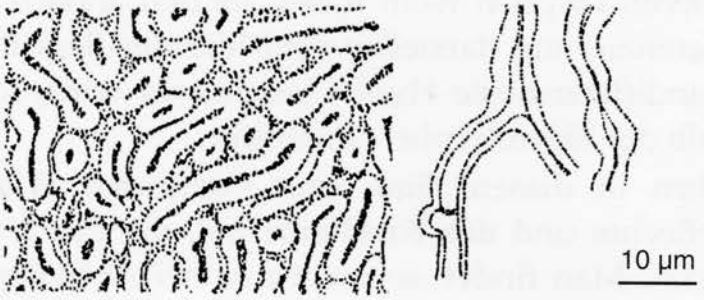
wandigen generativen Hyphen wohl näher als den andern Sklerohyphen; da sie aber eine Differenzierung darstellen und hier der Begriff der «generativen Hyphe» auf die undifferenzierte Hyphe beschränkt wird, scheint eine eigene Kategorie innerhalb der Sklerohyphen angezeigt.

Die Stützhyphen in diesem Sinn (mit verdickten Wänden) tragen zur Festigung der Geflechte und der Basidiome bei, die durch ihre Anwesenheit zäh bis hart werden. Man findet sie nicht nur bei Aphyllophoralen, sondern auch bei manchen Blätterpilzen, wo sie aber gelegentlich erst spät auftreten (Fig. 2.40). Sie sind oft als zusätzliche Stützelemente den andern Traghyphen beigemischt. Bei vielen Hymenomyceten, besonders den Blätterpilzen und Keulenpilzen, sind die hauptsächlichen tragenden Elemente turgeszent gespannte Hyphen (hier Physalohyphen genannt), die bei Wasserverlust zusammenfallen. Die einfachen Stützhyphen mit verdickten Wänden sind von den einfachen Physalohyphen mit dünnen Wänden klar verschieden, doch gibt es bei einer Reihe von Pilzen auch eine Kombination beider Funktionen, indem Physalohyphen dickwandig werden. Inkrustierte Stützhyphen sind recht verbreitet. Man findet deren viele in der Gattung *Tomentella* (Fig. 2.41).



Figur 2.41: Inkrustierte, beschnallte und Basidien tragende Stützhyphen ("dickwandige generative Hyphen") des Krustenpilzes *Tomentella neobourdotii*. Eine Basidie mit einer Sekundärsepte. Nach Larsen 1968, leicht verändert.

Figure 2.41: Clamped, incrusted and basidia bearing supporting hyphae ("thick walled generative hyphae") of the crust fungus *Tomentella neobourdotii*. One basidium with a secondary septum.

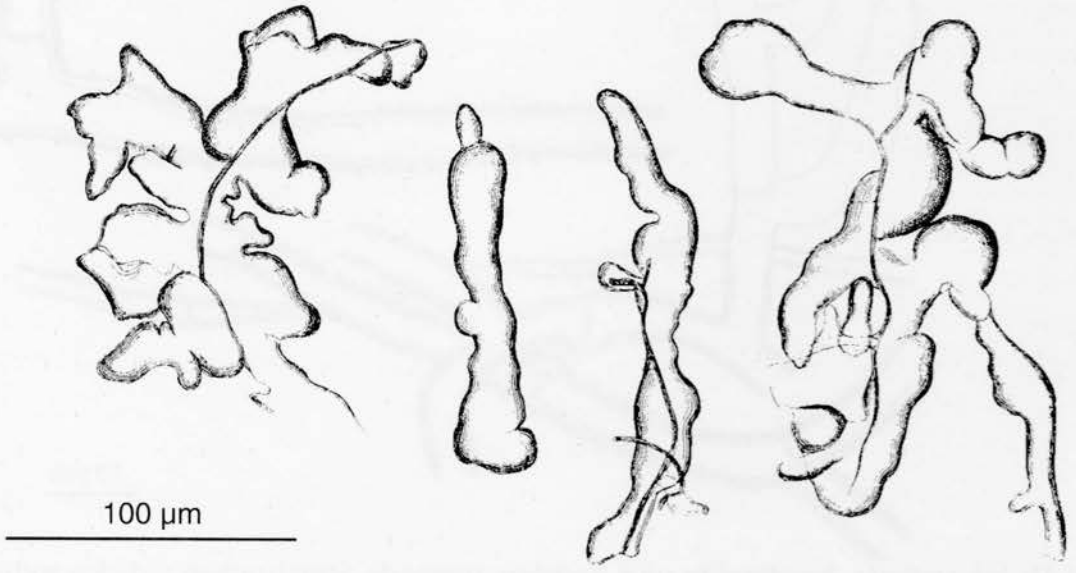


Figur 2.42: Gelatinöse Stützhyphen des Krustenpilzes *Peniophora pini*. Nach Eriksson 1958.
Figure 2.42: Gelatinized supporting hyphae from the corticioid fungus *Peniophora pini*.

Es gibt noch weitere Differenzierung der Stützhyphen, die sie von den generativen Hyphen unterscheiden lassen. So sind die Stützhyphen von *Amylocystis lapponicus* schwach amyloid, und die von *Peniophora (Sterellum) pini* sind gelatinisiert (Fig. 2.42). Letztere können deshalb auch als dickwandige gelifere Hyphen verstanden werden.

2. DIE SPEICHERHYPHEN

Nährstoffreserven werden in kondensierter Form granulär im Zellinnern gespeichert oder in kompakter Form innen an Hyphenwände angelagert. Dadurch können dickwandige Hyphen oder Zellen entstehen, doch sind nicht alle Speicherhyphen dickwandig. Dickwandige Speicherhyphen können oft von sklerifizierten Hyphen kaum unterschieden werden. Chemisch und auch physiologisch ist sehr wenig bekannt geworden, und der Begriff der Speicherhyphe selbst wird nicht viel verwendet.



Figur 2.43: Unregelmässig geformte Speicherhyphen des Sklerotiums von *Wolfiporia cocos (Pachyma cocos)*, teils mit, teils ohne Lumen. Nach Fischer 1891, verändert.

Figure 2.43: Irregularly formed storage hyphae from the sclerotium of *Wolfiporia cocos*. Some with, some without a central lumen.

10 µm

Figur 2.44: Unregelmässig geformte Speicherhyphen des Sklerotiums von *Lentinus tuberregium*. Nach Bommer 1896, als *Lentinus woermanni*, verändert.

Figure 2.44: Irregularly formed storage hyphae from the sclerotium of *Lentinus tuberregium*.

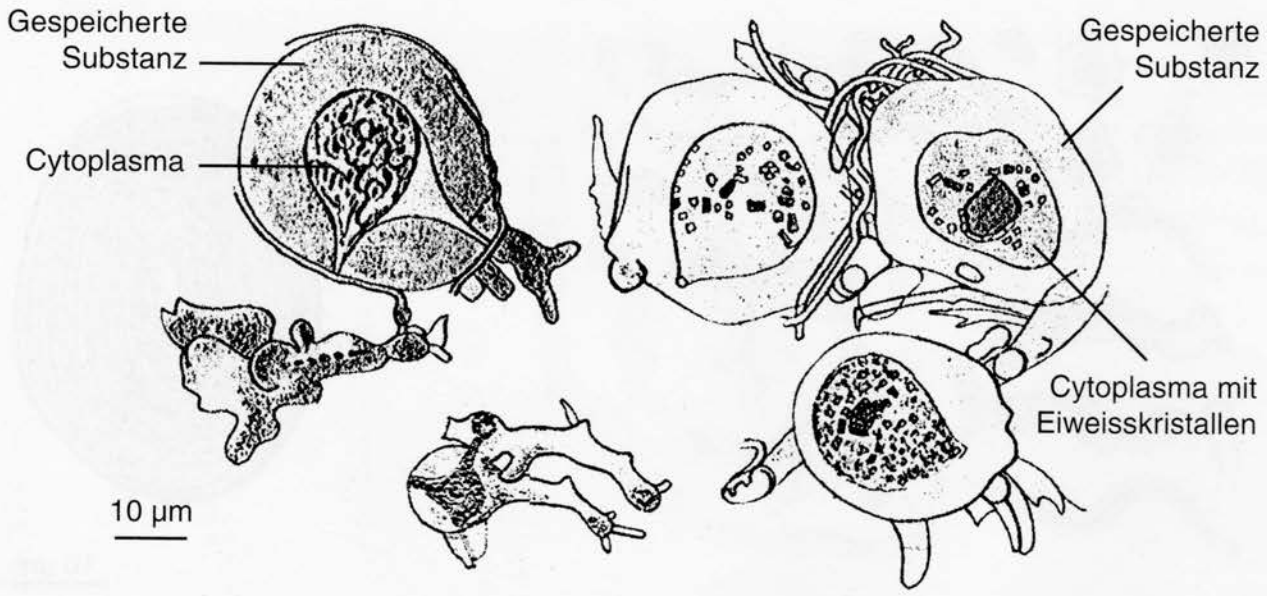
10 µm

Figur 2.45: Speicherzelle mit geschichteter Anlagerung. Sklerotium von *Lignosus sacer*. Nach Fischer 1891, verändert.

Figure 2.45: Storage cell from the sclerotium of *Lignosus sacer*.

Speicherhyphen treten in Sklerotien, seltener in Fruchtkörpern auf. In den Fruchtkörpern ist die Grenze zwischen Sklerohyphen und Speicherhyphen oft unscharf; denn es wurde wiederholt beobachtet, dass die Wand der Faserhyphen von Porlingen als Nährstoffreserve dienen kann (CORNER 1932a, SETLIFF 1988).

Einige wenige histochemische Arbeiten an Sklerotien zeigen, dass vier verschiedene Stoffklassen gespeichert werden: Polysaccharide, Lipide, Polyphosphate und sklerotiumeigene Proteine (ANTIBUS 1989, MOORE & al. 1991). Die Polysaccharide werden oft als komplexes Gemisch verschiedener Substanzen in dicken Schichten innen an die Wand angelagert (Fig. 2.43, 2.44). Solche Anlagerungen zeigen bisweilen eine Schichtung (Fig. 2.45), oder sie sind in Kalilauge löslich. Glycogen kommt feinkörnig im Cytoplasma vor, Polyphosphate werden meist mit Proteinen zusammen als metachromatisch färbende Körnchen im Plasma gespeichert, und Lipide treten als Fetttröpfchen im Plasma auf. Proteine (und Polyphosphate oder Polysaccharide?) werden auch oft in dichten Lagen an die innere Hyphenwand angelagert, doch können Proteine auch in Kristallen auftreten (Fig. 2.46). Die unregelmässigen Speicherzellen des Sklerotiums von *Wolfiporia cocos ("Pachyma cocos")* zeigen eine sehr starke Anlagerung des Polysaccharides «Pachyman» und wurden von FISCHER (1891) beschrieben: "Die sonderbarste Erscheinung am ganzen Pachyma Cocos sind aber jedenfalls die lichtbrechenden unregelmässig gestalteten Körper, welche den Hauptbestandtheil der weissen Innenmasse darstellen. Sie bestehen



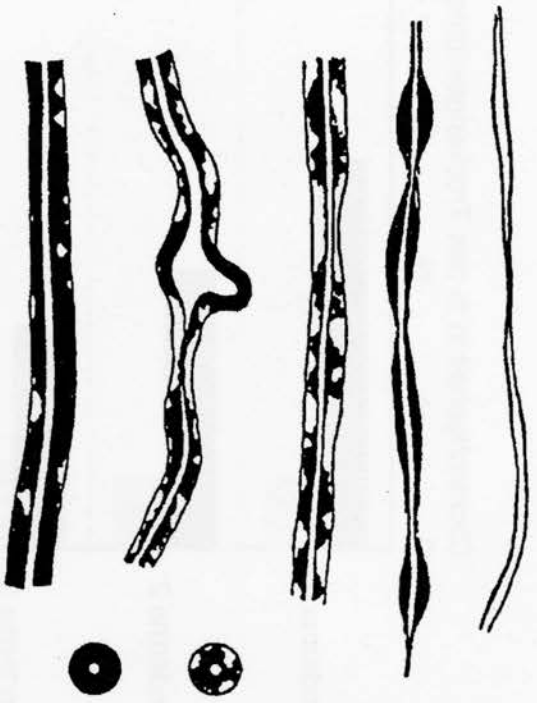
Figur 2.46: Dickwandige, koralloide bis blasige Speicherzellen und schlanke Hyphen aus dem Mark des Sklerotiums von *Leucoagaricus bresadolae*. Nach Bambeke 1902a (als *Lepiota meleagris*), verändert.

Figure 2.46: Thick walled, coralloïd to vesiculous storage cells from the medulla of the sclerotium of *Leucoagaricus bresadolae*.

meist aus einer homogenen, farblosen Substanz und zeichnen sich vor allem durch ihre sonderbare Gestalt aus: in den einen Fällen sind sie mehr oder weniger einfach, rundlich oder lang gestreckt, in anderen Fällen sind sie mit kurzen Wülsten oder Höckern versehen, oder sie erscheinen mehr oder weniger corallenartig verzweigt ... und weisen alle erdenklichen bizarren Gestaltungen auf, bald sind sie gekrümmt, bald gerade, u.s.w. Wie die Form, so variiren auch die Dimensionen, insbesondere der Durchmesser schwankt zwischen demjenigen der oben beschriebenen Hyphen und dem der später zu besprechenden Klumpen." ... "Das Verhalten dieser lichtbrechenden Körper ... gegen Reagentien ist folgendes: Während bei den Hyphen in Kalilösung nur eine schwache Quellung erfolgt, so tritt hier eine totale Verquellung, oder wohl besser gesagt, Lösung der Substanz ein; beim Zutritt des Reagens sieht man die Körper sich erst krümmen und winden und dann zerfliessen. Freilich verschwinden sie dabei nicht spurlos, sondern einerseits bleiben – freilich nicht immer – ... innere Membranschichten oder Inhaltsreste übrig, andrerseits findet man nach Verquellung noch ein ganz zartes dünnes Häutchen, in der Regel in Gestalt von unregelmässig verschrumpften Fetzen. Bei genauerer Betrachtung an etwas einfacher gestalteten kleineren Körpern sieht man, dass dieses Häutchen die Contour des ganzen Körpers – freilich in etwas collabirter Gestalt und an einzelnen Stellen zerrissen – wiedergiebt. Man muss also annehmen, dass die Oberflächenschicht des Körpers in Kali unverändert geblieben ist, während die inneren Theile herausgequollen sind." ... "Die lichtbrechenden Körper entstehen aus den Hyphen und zwar in der Weise, dass an einzelnen

Stellen, ganz local, unter der peripherischen Membranschicht eine Substanz auftritt, die in Kali löslich, in Methylenblau färbbar ist. Diese Masse nimmt mehr und mehr zu, erreicht aber auf den verschiedenen Punkten des Umfanges, sowie des Längsverlaufes der Hyphe, sehr ungleiche Mächtigkeit, wodurch die Gesammtgestalt der so umgewandelten Hyphe eine höchst unregelmässige wird."

Ähnliche Speicherzellen kommen auch im *Pachyma*-Typ Sklerotium von *Lentinus tuberregium* vor, das oft mit *Pachyma cocos* verwechselt wird (Fig. 2.44).

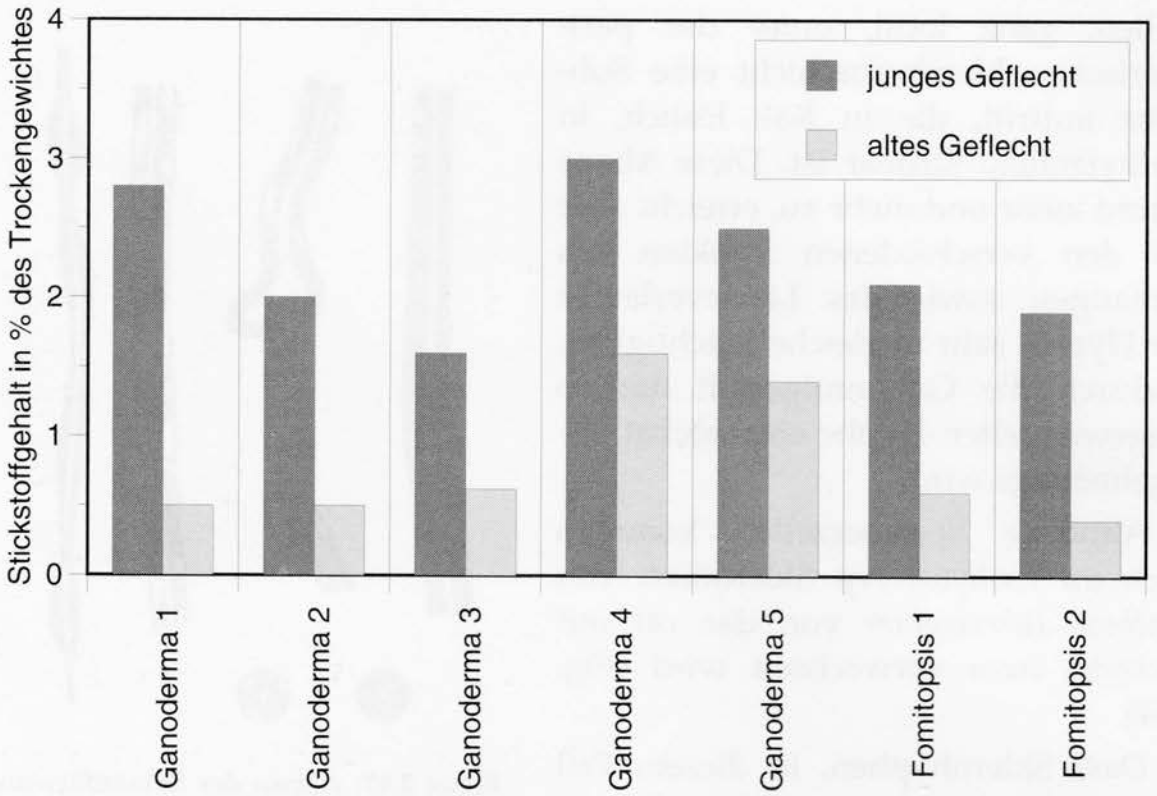


Figur 2.47: Abbau der Sekundärwand der Faserhyphen von ausgehungerten Basidiomen von *Polystictus xanthopus*. Aufeinanderfolgende Stadien der Erosion. Ganz rechts eine leere Hülle, bestehend aus der ursprünglichen Hyphenwand. Unten links: Querschnitt einer intakten Faserhyphe, rechts: Querschnitt einer von aussen teilweise erodierten Faserhyphe. Nach Corner 1932a, leicht verändert.

Figure 2.47: Fibre hyphae from a starved fruit body of *Polystictus xanthopus*, successive stages of wall erosion. Finally only the outer sheath remains. Below: cross sections of intact and partially eroded hyphae.

Dass Sklerohyphen, in diesem Fall Faserhyphen, auch als Nährstoffreserven dienen können, wurde von CORNER (1932a) bei *Polystictus xanthopus* festgestellt. Werden Fruchtkörper dieses tropischen Porlinges vom Substrat abgelöst und feucht gehalten, so dauert die Sporulation tagelang weiter, aber die Basidiome werden dünner und dünner, bis schliesslich die Sporenproduktion aufhört. Die Wände der Faserhyphen des Hutes, nicht aber der Hutbekleidung und der Röhren, werden abgebaut und das Material zur Sporenproduktion gebraucht. Dabei tritt schön in Erscheinung, dass die von innen an die ursprüngliche Hyphenwand angelagerte Sekundärwandmasse abgebaut wird, so dass schliesslich die ursprüngliche Wand zurückbleibt. Der Abbau wird wahrscheinlich durch extrazelluläre Enzyme hervorgebracht, denn die Sekundärwand wird von aussen her verwittert; die ersten Anzeichen treten gerade unter der ursprünglichen Hyphenwand auf (Fig. 2.47).

Unter natürlichen Bedingungen können Sklerohyphen wahrscheinlich auch als Nährstoffreserven dienen, vor allem als Stickstoffreservoir holzbewohnender Porlinge (Holz ist ein extrem stickstoffarmes Substrat). Der Abbau der Faserhyphen oder der Bindehyphen geht jedoch viel weniger weit als im eben geschilderten Fall von *Polystictus xanthopus*. SETLIFF (1988) hat an den aus-



Figur 2.48: Sklerohyphen als Stickstoffreserve in 5 Basidiomen von *Ganoderma applanatum* und 2 Basidiomen von *Fomitopsis pinicola*. Der Stickstoff der 2-7 Jahre alten Geflechte wurde abgebaut. Nach den Angaben von Setliff 1988.

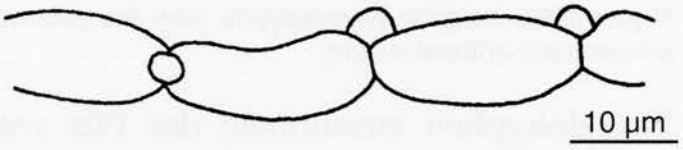
Figure 2.48: Sclerohyphae as nitrogen reserves in 5 basidiomes of *Ganoderma applanatum* and in 2 basidiomes of *Fomitopsis pinicola*. Two to seven years old plects have reduced nitrogen contents (white columns).

dauernden Porlingen *Ganoderma applanatum* und *Fomitopsis pinicola* mehrjähriges und einjähriges Geflecht aus dem gleichen Basidiom untersucht. Die Morphologie und der Kohlenstoffgehalt der Sklerohyphen bleiben erhalten, der Stickstoffgehalt des Geflechtes jedoch fällt auf etwa die Hälfte bis ein Fünftel des ursprünglichen Wertes (Fig. 2.48). Bei *Ganoderma* ist dieser Abbau von einer Verfärbung des Geflechtes von braun nach weisslich und von einem Sinken des spezifischen Gewichtes um etwa 40% begleitet, bei *Fomitopsis* jedoch nicht. Die Sklerohyphen aus den weisslichen, alten Zonen der Fruchtkörper von *Ganoderma applanatum* verquellen in Kalilauge, während dies bei jungen Faserhyphen aus den braunen Zonen nicht der Fall ist.

Im Jahr 1838 stellte TRIPIER fest, dass die Trama des Porlinges *Laetiporus sulphureus* in Jodtinktur unter der Lupe blau punktiert erscheint. Ein halbes Jahrhundert später beobachtete DE SEYNES (1888: 18) diese Reaktion mit dem Mikroskop und berichtete, dass die meisten Hyphen des Fruchtkörpers von *Laetiporus sulphureus* in Jodlösung gelb erschienen, einige jedoch an der Innenseite der Hyphenwand stellenweise eine blaue Färbung annahmen. Die blauende Substanz betrachtete er als gespeicherte Nährsubstanz.

3. DIE PHYSALOHYPHEN

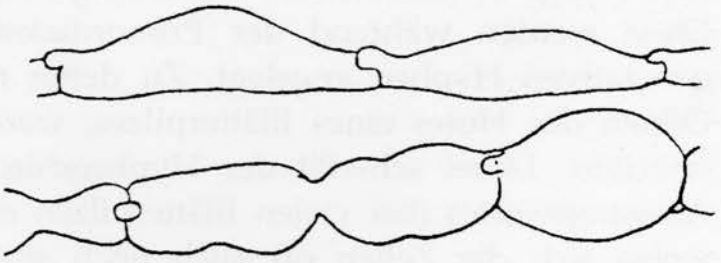
Die Zellen der vegetativen Hyphen können durch Vergrösserung der Vakuole beträchtlich schwellen. Dadurch nehmen die Länge und der Durchmesser der Hyphen um ein Vielfaches zu. Gleichzeitig steigt der Innendruck, und die Hyphen erreichen die mechanische Steifheit eines aufgeblasenen Ballons. Innendruck und Steifheit werden durch die osmotische Turgeszenz der Vakuole bedingt und sinken durch Wasserentzug ab. Die turgeszent erweiterten Hyphen werden Physalohyphen genannt (griechisch "physal-" = aufgeblasen, geschwollen). Sie kommen in Mycelien (Fig. 2.49-2.52), vor allem aber in Basidiomen vor. Ihre biologische Rolle in den Mycelien ist unbekannt, in saftig-fleischigen Basidiomen jedoch können sie die Struktur und Volumen gebenden Grundelemente der Trama oder auch der Aussenschichten bilden.



Figur 2.49: Physalohyphen in Mycelkulturen des Krustenpilzes *Phlebia livida*. Nach Lombard & al. 1975.

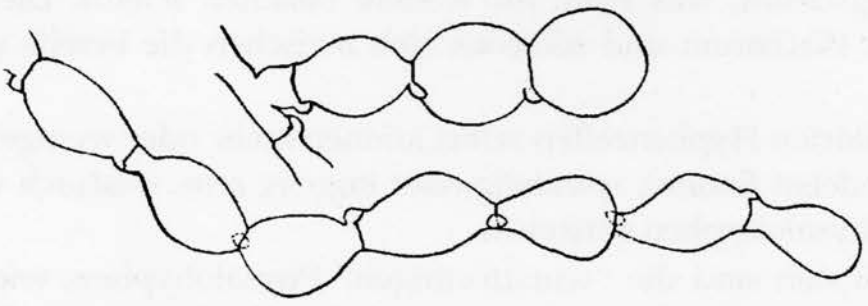
Figure 2.49: Physalohyphae in the culture of the corticiaceous fungus *Phlebia livida*.

Beim anatomischen Studium völlig aufgeschirmter Blätterpilze erkennt man, dass ein Grossteil der Hyphen aus turgeszent erweiterten Zellen besteht, deren Inneres von einer oder mehreren grossen Vakuolen eingenommen wird. Die mechanische Festigkeit des Fruchtkörpers wird durch den innern Druck dieser zu einer gewissen Steifheit "aufgeblasenen" Zellen erreicht. Entzieht man dem Blätterpilz das Wasser, etwa durch Trocknen, so fallen diese



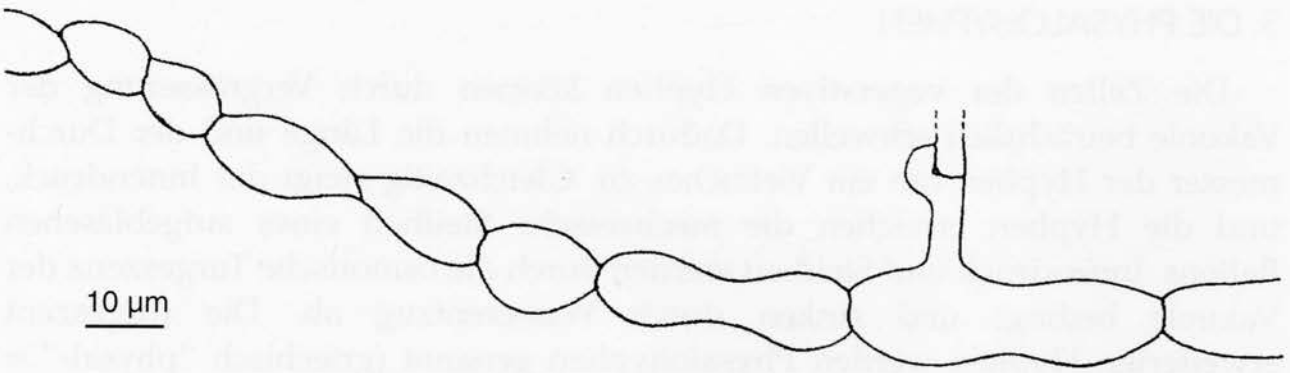
Figur 2.50: Physalohyphen in Mycelkulturen eines Krustenpilzes (wahrscheinlich *Hyphoderma pallidum*). Nach Boidin 1954, verändert.

Figure 2.50: Physalohyphae in the culture of a corticiaceous fungus tentatively identified as *Hyphoderma pallidum*.



Figur 2.51: Stark erweiterte Physalohyphen in Mycelkulturen des Krustenpilzes *Botryobasidium subcoronatum*. Nach Boidin 1954 (als *Pellicularia subcoronata*), verändert.

Figure 2.51 Physalohyphae in the culture of the corticiaceous fungus *Botryobasidium subcoronatum*.



Figur 2.52: Unregelmässig erweiterte, postsomatogame Physalohyphe aus einer Mycelkultur des Lamellenpilzes *Lentinus adhaerens*. Nach Kühner & al. 1962

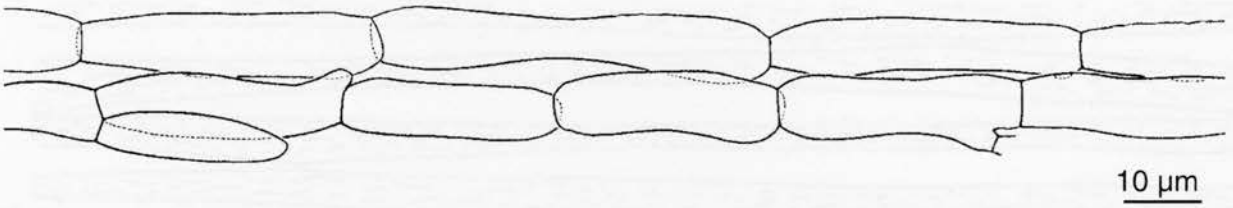
Figure 2.52: Irregular physalohypha from the postsomatogamic mycelium of the gill fungus *Lentinus adhaerens* in artificial culture.

Physalohyphen zusammen: der Pilz welkt und schrumpft beträchtlich, auf etwa einen Zehntel seines Gewichtes und Volumens. Die Physalohyphen sind also das Grundgeflecht, das "Fleisch" des Blätterpilzes, das von FAYOD (1889: 219) «tissu fondamental» genannt wurde, woraus sich auch «hyphes fondamentales» ableitet.

Der anatomisch-physiologische Sinn der Physalohyphen der Fruchtkörpertrama liegt in der raschen Entfaltung vorgebildeter Geflechte und Organe. Diese werden während der Primordialentwicklung aus nicht erweiterten generativen Hyphen angelegt. Zu deren raschen Vergrösserung, z. B. zum Öffnen des Hutes eines Blätterpilzes, werden dann die Hyphen turgeszent erweitert. Dabei schwillt der Hyphendurchmesser auf ein Mehrfaches des Ausgangswertes (bei vielen Blätterpilzen etwa um das fünf- bis zehnfache), wobei sich die Zellen oft auch noch strecken. Die so erreichte Volumenvergrösserung überträgt sich natürlich auf das ganze Organ. Das Aufschirmen eines Blätterpilzes ist vorwiegend auf dieses "Aufpumpen" mit Wasser, in viel geringerem Masse auf ein echtes Wachstum zurückzuführen. Die Physalohyphen erlauben eine rasche Vergrösserung des Volumens und der Oberfläche bei einer konstanten oder nur geringfügig erhöhten Biomasse. Wenn sich die Lamellen eines Blätterpilzes auf diese Weise vergrössern, wird auch das Hymenium gedehnt, was Platz für weitere Basidien schafft. Diese entstehen durch echtes Wachstum und schieben sich zwischen die bereits vorhandenen Basidien ein.

Die erweiterten Hyphenzellen selbst können mehr oder weniger zylindrisch (mit abgerundeten Enden), spindelig oder kugelig sein, wodurch verschiedene Typen von Physalohyphen entstehen.

Am häufigsten sind die "wurstförmigen" Physalohyphen, wie sie auch in der Lamellentrama des Kulturchampignons *Agaricus bisporus* vorkommen und deshalb **Agaricustyp** genannt werden können (Fig. 2.53). Sie sind aber auch in den Geflechten der meisten andern Agaricalen und zahlreicher weiterer

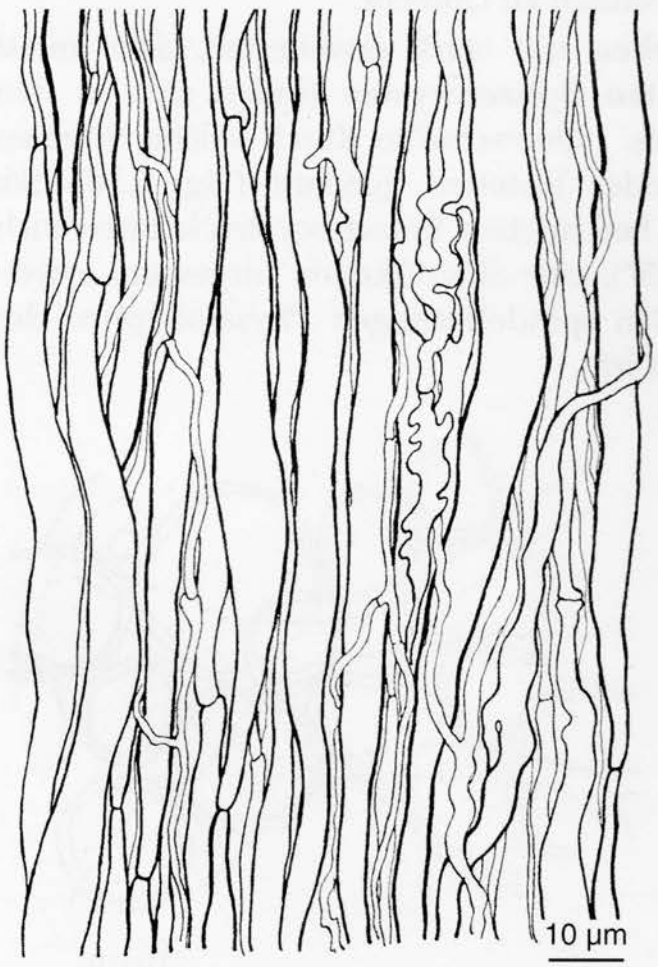


Figur 2.53: Physalohyphen des Agaricus-Typs aus der Lamellentrama von *Agaricus bisporus*. Hyphen ohne Schnallen. Nach Buller 1922, verändert.

Figure 2.53: Agaricus-type physalohyphae from the gill trama of *Agaricus bisporus*. Hyphae without clamps.

Hymenomyceten zu finden. Sie werden bisweilen als "eingeschnürte" Hyphen bezeichnet, was eigentlich falsch ist, denn diese Hyphen sind zwischen den Septen erweitert, nicht an den Septen eingeschnürt. Die Schnallen machen meist die Erweiterung nicht mit und sind deshalb oft leicht zu übersehen.

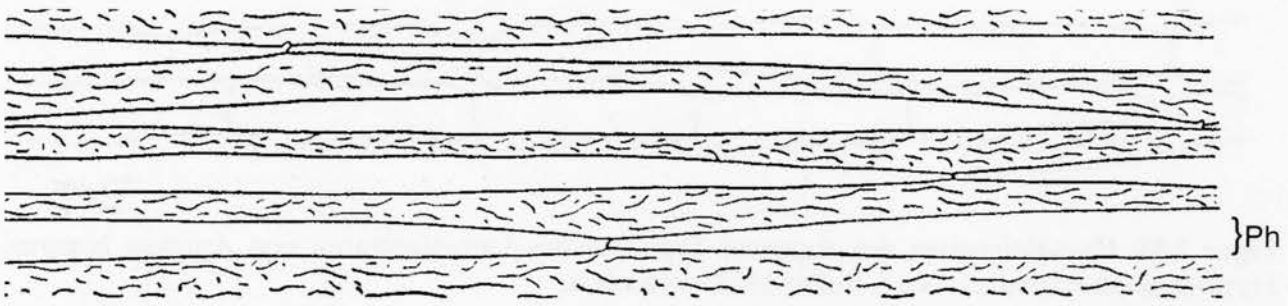
Bei verschiedenen Hymenomyceten ganz unterschiedlicher systematischer Stellung sind **spindelförmige Physalohyphen** bekannt geworden (Fig. 2.54, 2.55). Sie werden von KÜHNER (1980: 563) wegen ihrer Ähnlichkeit mit Spulwürmern «*Ascaris*-Hyphen» genannt. Sie können ausserordentlich lang sein (bis mehrere Millimeter!), so dass es oft schwierig ist, sie zeichnerisch oder fotografisch darzustellen. Dünnwandige spindelförmige Physalohyphen kommen bei vielen *Hygrocybe*-Arten vor, während nach REDHEAD (1986) spindelförmige Physalohyphen mit verdickten Wänden bei 16 Blätterpilz-Gattungen vorkommen. Sie sind die Grundlage der «sarcodimitischen» und «sarcotrimitischen» Geflechte (CORNER 1966b). Manchmal sind die spindelförmigen Physalohyphen mit einem wässerigen Saft gefüllt, der beim Verletzen der Pilze ausfliesst. Auf dieses Verhalten ist die Gattung *Hydropus* begründet.



Figur 2.54: Spindelförmige Physalohyphen im Stiel des Blätterpilzes *Megacollybia platyphylla*. Nach Knecht 1967 (als *Oudemansiella platyphylla*).

Figure 2.54: Fusiform physalohyphae in the stipe of the mushroom *Megacollybia platyphylla*.

Dieses Verhalten leitet zu den **Röhrenhyphen** über, die als Transporthyphen vor allem in Hyphensträngen auftreten. Es sind dies

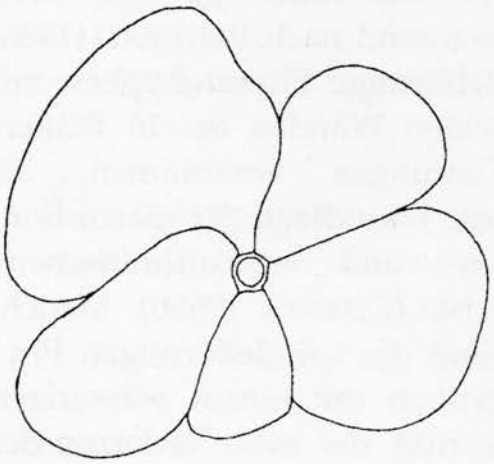


Figur 2.55: Diagramm der sarcodimitischen Struktur bestehend aus spindelförmigen Physalohyphen (Ph) mit leicht verdickten Wänden und verwobenen, dünnen generativen Hyphen (als einfache Striche angedeutet). Nach Corner 1966b, verändert.

Figure 2.55: Diagram of the sarcodimitic structure showing the elongate, fusiform, slightly thickwalled physalohyphae (Ph) and the narrow, interweaving generative hyphae (drawn as simple lines).

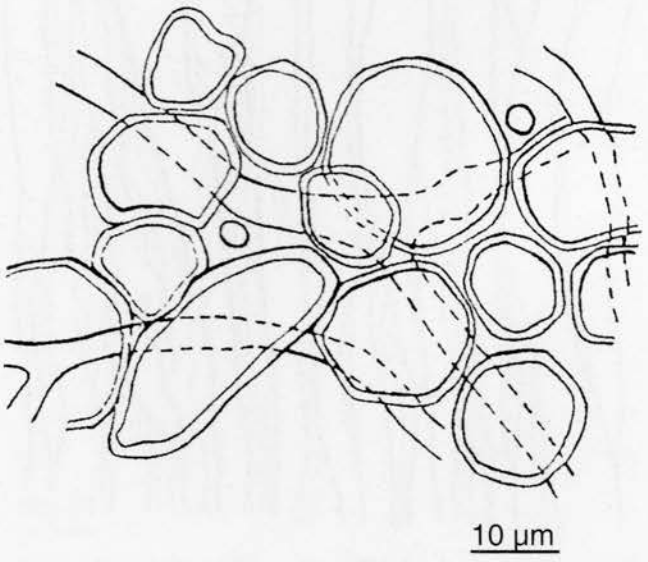
stark erweiterte, zylindrische Hyphen mit teilweise oder gänzlich abgebauten Querwänden. Sie sind klar von den «Gefässhyphen» oder «conducting hyphae» zu unterscheiden; denn diese sind sekretorische Hyphen und tragen die an Leitungsgefässe anklingenden Namen zu Unrecht.

Spiralig gewundene Physalohyphen mit stark erweiterten, aber meist durch gegenseitigen Druck **verformten Sphaerocysten** finden sich in den Fruchtkörpergeflechten der Russulales. Querschnitte durch solche Spiralen werden oft «Sphaerocystennester» oder Rosetten genannt (Fig. 2.56). Sie wurden bereits von BONORDEN (1858) beschrieben. Sphaerocysten können auch eine verdickte Wand besitzen (Fig. 2.57), eine Sklerifikation turgeszent erweiterter Hyphen, die uns bereits bei den spindelförmigen Physalohyphen der «sarcodimitischen» Geflechte begegnet ist.



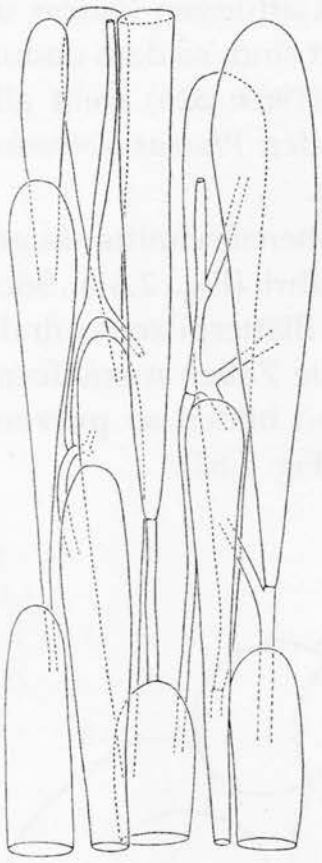
Figur 2.56:
Querschnitt durch eine spiralig um eine Hyphe gewundene Sphaerocystenhyphe, *Lactarius torminosus*, nach Kühner 1980.

Figure 2.56:
Cross section through a hypha of spherocysts wound around a central hypha. *Lactarius torminosus.*



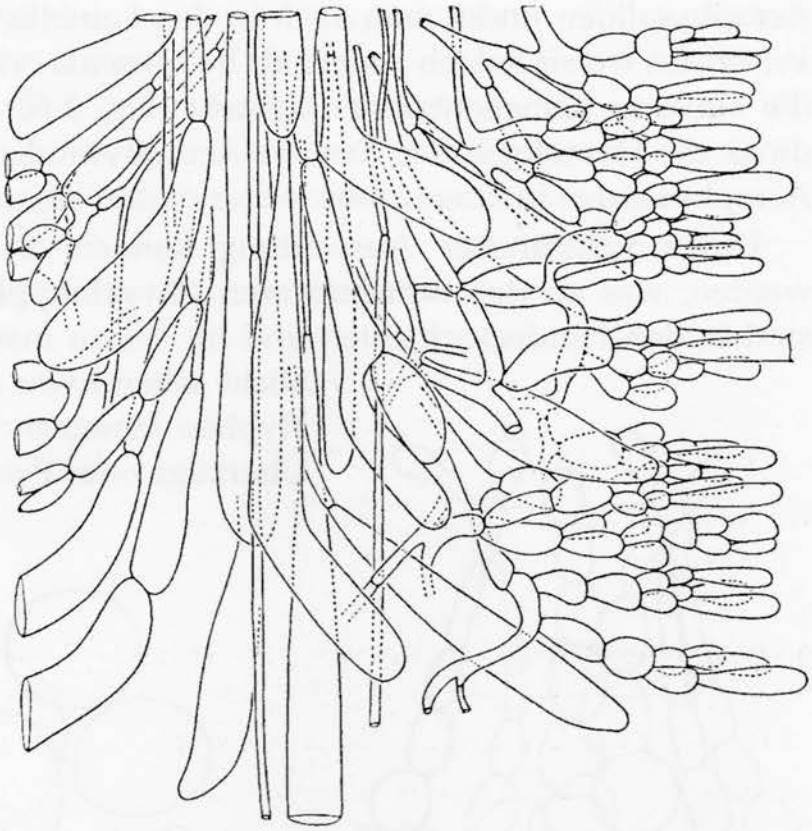
Figur 2.57: Dickwandige Sphaerocysten, *Russula coffeata*, nach Perreau 1983, verändert.

Figure 2.57: Thickwalled spherocysts of *Russula coffeata.*



Figur 2.58: Acrophysaliden im Stiel von *Amanita citrina*. Nach Bas 1969, leicht verändert.

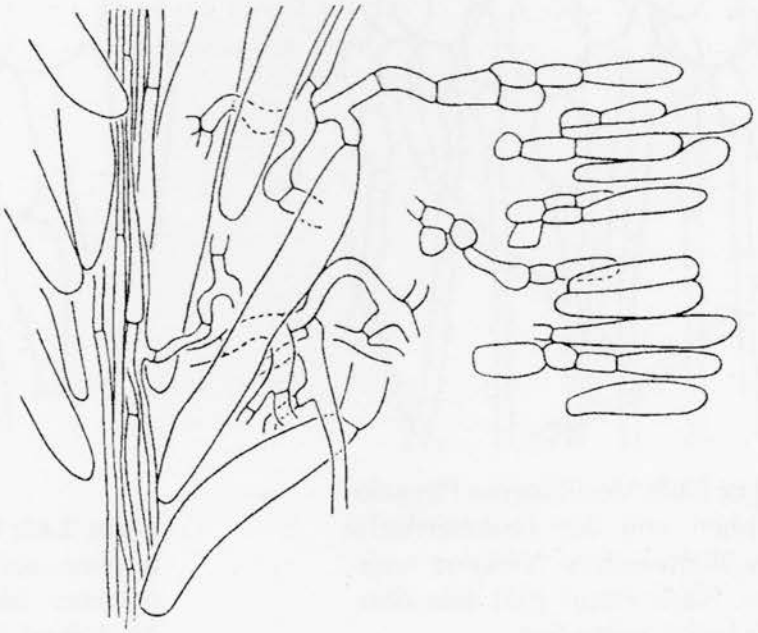
Figure 2.58: Acrophysalides in the stipe of *Amanita citrina*.



Figur 2.59: Acrophysaliden in der Lamellentrama von *Amanita citrina*. Nach Bas 1969, leicht verändert.

Figure 2.59: Acrophysalides in the gill trama of *Amanita citrina*.

Die im Stielgeflecht der Amaniten vorkommenden, blasigen Zellen wurden ebenfalls zuerst von BONORDEN (1858: 202, 209) beschrieben und abgebildet. BAS (1969: 325, 328) nannte sie erst «Druckzellen» («pressure cells»), später (1975) **Acrophysaliden**. Sie kommen nicht nur im Stiel, sondern auch im Hutgeflecht und in der Lamellentrama vor, wo sie die «bilaterale Struktur» bilden (Fig. 2.59). Solche

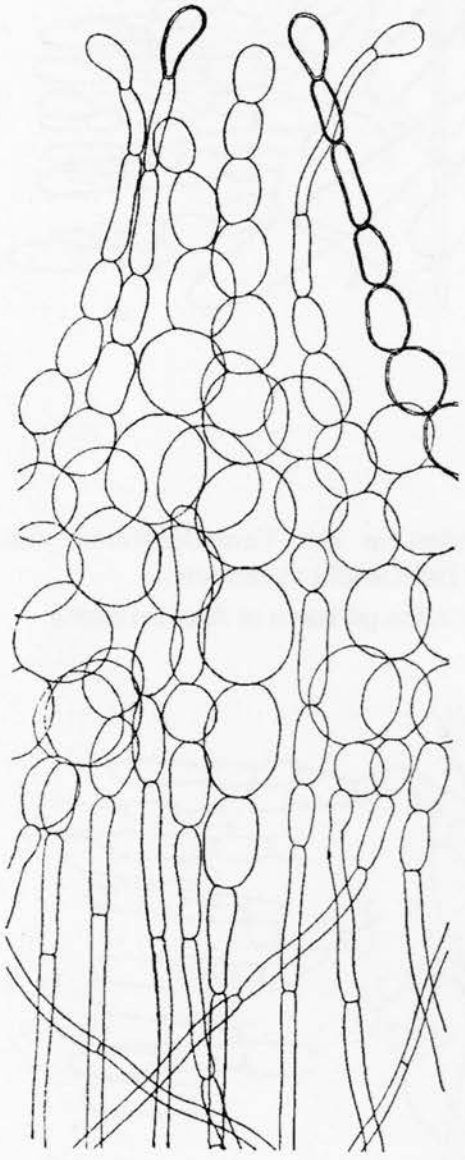


Figur 2.60: Acrophysaliden in der Lamellentrama von *Pluteus petasatus*. Nach Bas 1969, leicht verändert.

Figure 2.60: Acrophysalides in the gill trama of *Pluteus petasatus*.

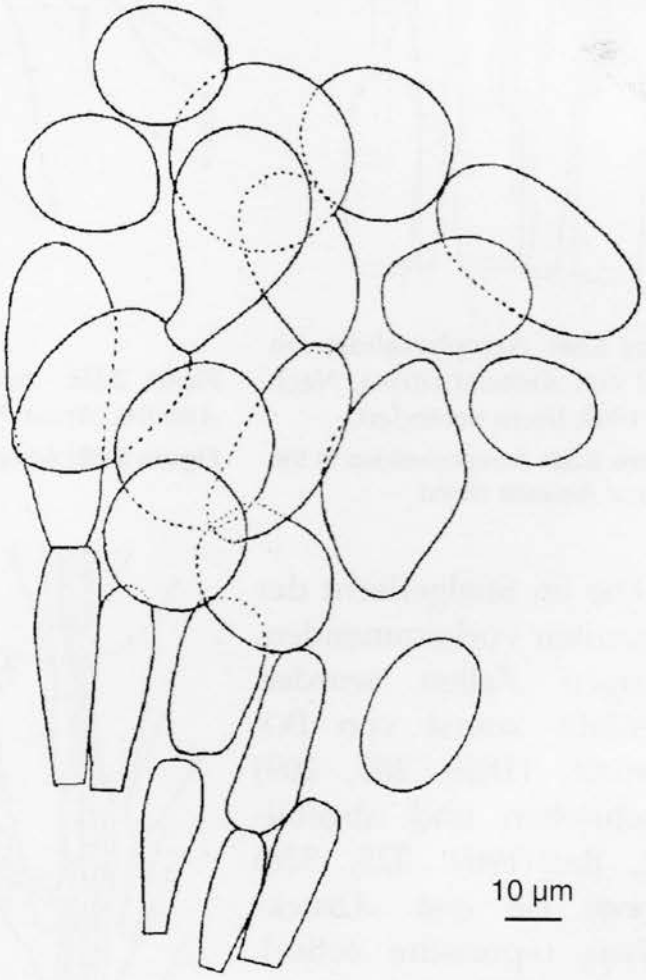
Acrophysaliden findet man auch in den Lamellen der Gattungen *Pluteus* und *Volvariella*, wo sie jedoch anders als bei *Amanita* orientiert sind, so dass dadurch die «inverse Lamellentrama» entsteht (Fig. 2.60). BAS (1969: 326) stellt allerdings die Homologie der *Amanita*-Acrophysaliden mit den *Pluteus-Volvariella*-Acrophysaliden in Frage, ohne weiter darauf einzugehen.

Durch vollständige Ausweitung können die Hyphenabschnitte kugelig werden, was zu den **moniliformen Physalohyphen** führt (Fig. 2.61). Solche sind in den Hutdeckschichten und im Velum mancher Blätterpilze zu finden. Nicht selten lösen sich die Zellen moniliformer Hyphen voneinander und bilden so **pulverige Überzüge oder Pusteln** (Fig. 2.62).



Figur 2.61: Moniliforme Physalohyphen von der Hutoberfläche des Blätterpilzes *Naucoria scolecina*. Nach Heim 1931 (als *Alnicola badia*), verändert.

Figure 2.61: Moniliform physalohyphae from the pileus surface of the agaric *Naucoria scolecina*.

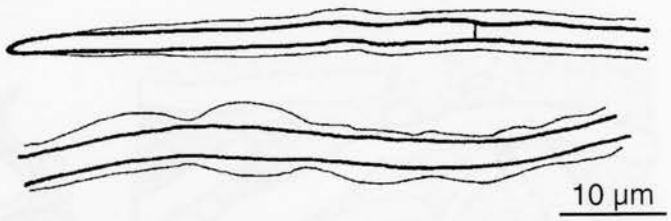


Figur 2.62: In Einzelzellen auflösende Physalohyphen auf dem Hut des Blätterpilzes *Leucocoprinus lilacinogranulosus* var. *subglobisporus*. Nach Reid 1989.

Figure 2.62: Fragmenting physalohyphae from the pileus surface of the agaric *Leucocoprinus lilacinogranulosus* var. *subglobisporus*.

4. DIE GELIFEREN HYPHEN

Schleim absondernde Hyphen sind häufig, doch bleiben die Schleimschichten oft dünn, oder der Schleim verdünnt sich so sehr, dass er kaum mehr gesehen werden kann. Gut sichtbare und deutlich begrenzte Schleimschichten individueller Hyphen sind selten (Fig. 2.63), meist fliessen die Schleimhüllen zu einer grösseren Masse zusammen. Dadurch werden sie auch makroskopisch besser sichtbar, wie zum Beispiel die Schleime der Pilzkulturen in flüssiger Nährlösung, wo sie die submers wachsenden Mycelien ganz einhüllen können.



Figur 2.63: Hyphen mit gut begrenzten Schleimhüllen in einer Kultur des Krustenpilzes *Phlebia livida*. Nach Lombard & al., 1975.

Figure 2.63: Hyphae with well delimited, individual gelatinous sheaths in a culture of the crust fungus *Phlebia livida*.

Auch auf Fruchtkörpern sind Schleime oft gut sichtbar, besonders wenn die Schleimschichten oder die schleimigen Geflechte makroskopische Dimensionen annehmen, wie dies zum Beispiel bei einer schmierigen Huthaut der Fall ist (Fig. 2.65).

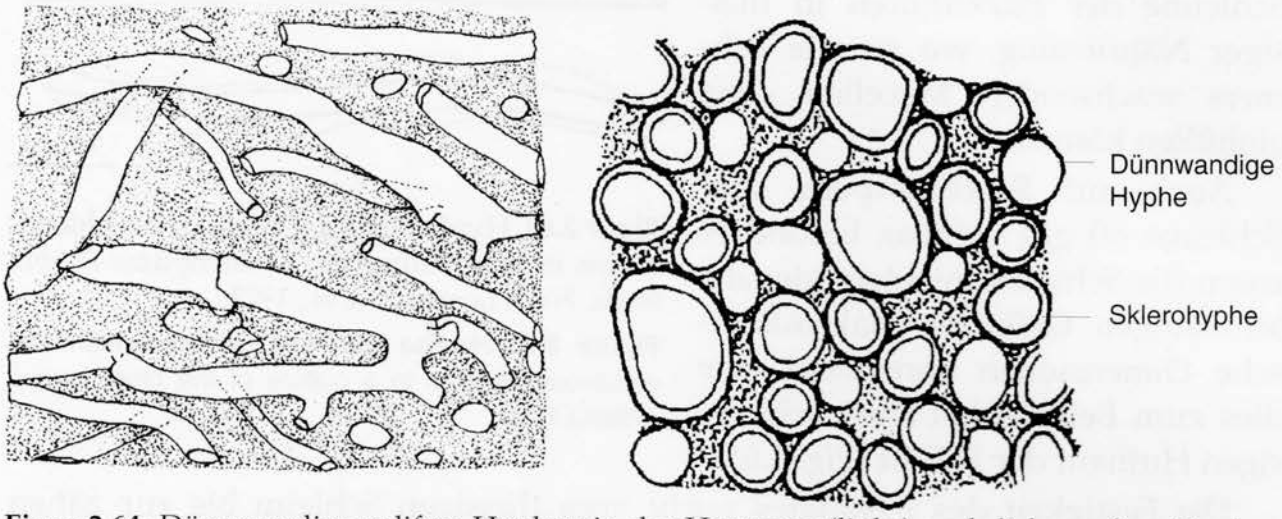
Die Festigkeit des Exsudates reicht vom flüssigen Schleim bis zur zähen Gallerte. Diese können als formgebende Geflechte auftreten und sind nicht auf die Oberfläche der Fruchtkörper beschränkt. Die Mächtigkeit des verschleimten oder gallertigen Geflechtes reicht von einigen Mikrometern bis zu einigen Millimetern.

Die Bildung von Gallerten und Schleimen geht auf die geliferen Hyphen zurück. Cytologie und Funktionsweise der Hymenomyceten-Geliferen sind noch weitgehend unbekannt, doch wird meist angenommen, dass der Schleim oder die Gallerte durch Verquellen der Hyphenwand gebildet wird (z.B. LOHWAG & PERINGER 1937: 318, SINGER 1986: 35, WATLING & LARGENT 1976: 571). Dabei kann die ganze Wand vollständig verschleimen, was bis zum völligen Auflösen der Hyphen gehen kann, oder es verschleimt nur die äussere Wandschicht. Inwieweit auch das Cytoplasma zur Gelifikation der Hyphen beiträgt, so wie dies für die Geliferen einiger Ascomyceten (MOORE 1965a,b) und für die Cystiden von *Baeospora* und *Suillus* nachgewiesen wurde (CLÉMENÇON 1972, 1975b), ist unbekannt.

In der Regel sind die geliferen Hyphen von geringem Durchmesser, zylindrisch, septiert und dünnwandig. Ob auch dickwandige Hyphen (z.B. im Stiel von *Micromphale foetidum*, KÜHNER 1933; Fig. 2.64) verschleimen können ist ungewiss. Zwar sind gelatinisierte Geflechte mit dickwandigen Hyphen bekannt geworden, aber es ist unbekannt, ob diese Hyphen erst Gallerte bilden und anschliessend ihre Wand verdicken, oder ob die bereits dickwandigen Hyphen noch Gallerte bilden können. Es wäre auch möglich, dass diese

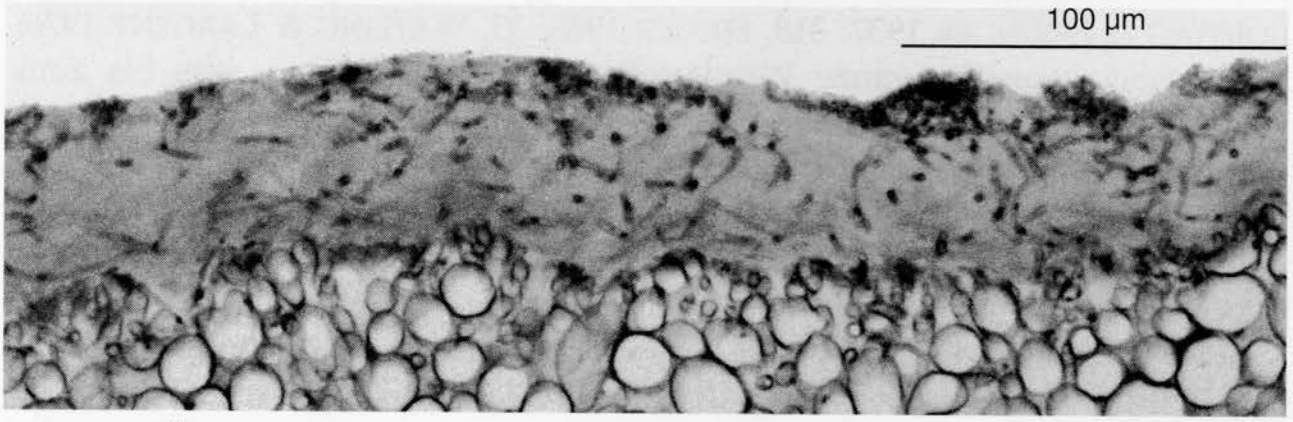
Sklerohyphen nie verschleimen, sondern in eine Gallerte eingebettet werden, die von dünnwandigen Geliferen gebildet wird.

Gallerten, Schleime und die Wand der geliferen Hyphen färben sich meist stark metachromatisch lila bis weinrot mit Kresylblau oder Toluidinblau, oft auch kräftig schwarzgrün mit Lichtgrün (KÜHNER 1933, LOHWAG & PERINGER 1937). Die chemische Zusammensetzung der Gallerten und Schleime wurde von QUILLET (1942) untersucht, doch fehlen moderne Analysen.



Figur 2.64: Dünnwandige gelifere Hyphen in der Huttrama (links) und dickwandige Hyphen (verschleimte Sklerohyphen oder sklerotisierte Geliferen?) im Stiel von *Micromphale foetidum*. Die punktiert dargestellte Gallerte ist in Wirklichkeit strukturlos homogen. - Nach Kühner 1933, leicht verändert.

Figure 2.64: Thinwalled geliferous hyphae in the pileus (left) and thickwalled sclerohyphae embedded in a gelatinous matrix (gelified sclerohyphae or sclerotized geliferous hyphae?) in the stipe of the agaric *Micromphale foetidum*. The gelatinous matter is in reality homogeneous.



Figur 2.65: Über dem grosszelligen Hutgeflecht von *Mycena epipterygia* liegt eine Ixocutis mit dünnen Geliferen. Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, Haemalaun nach schwefelsaurer Hydrolyse. Perradialer Schnitt.

Figure 2.65: The ixocutis of *Mycena epipterygia* is formed by thin geliferous hyphae in a gelatinous matrix. It covers the pileus trama made of very wide hyphae. Perradial section. Glutaraldehyde fixation, methacrylate embedding, stained with hemalum after hydrolysis with 20% sulfuric acid.

5. DIE SEKRETHYPHEN

Bei den Hymenomyceten kommen mehrere Typen von Sekrethyphen vor, die sich nach ihrem Aussehen und nach ihrem Verhalten in Farblösungen und Reagentien unterscheiden lassen. Leider findet man in der Literatur widersprüchliche Auffassungen zur Cytologie der Sekrethyphen und zu deren Einteilung in Typen. Einige der heute noch verwendeten Bezeichnungen sind anfechtbar, da sie auf falscher Interpretation beruhen und falsche Vorstellungen wecken oder von verschiedenen Autoren in unterschiedlichem Sinn verstanden werden (z.B. die «Oleiferen»), einige werden abgelehnt (z.B. die «Coscinoiden») und andere bleiben ohne Benennung (z.B. die stark gefärbten «Oleiferen» mancher Cortinariaceen).

Die sekretorischen Hyphen werden bisweilen auch «exkretorisch» genannt, doch sollte diese Bezeichnung für die Beseitigung von Abfallstoffen reserviert bleiben, während «sekretorisch» bedeutet, dass dem Sekret eine biologische Aufgabe im Dienste des Organismus zukommt. Dies ist bei den sekretorischen Hyphen wahrscheinlich der Fall.

GESCHICHTLICHES

In grossen Zügen zeigt die Geschichte unserer Kenntnisse der Sekrethyphen zuerst ein Ringen um das Verständnis ihrer Funktion im Fruchtkörper und erst später die Beschreibung verschiedener Typen und ihre taxonomische Auswertung. Wohl von der Anatomie der Blütenpflanzen beeinflusst, wurden die Sekrethyphen als Leitungssystem für Nährstoffe missverstanden, und wenn auch diese Interpretation aufgegeben wurde, so hielt sich doch die gedankliche Verknüpfung mit einem Leitungssystem mehr als ein ganzes Jahrhundert lang. Bei der Beschreibung verschiedener Typen von Sekrethyphen wurden oft voreilige Schlüsse über deren Inhalt gezogen. Leider sind dadurch Bezeichnungen entstanden, die der Wirklichkeit in keiner Weise Rechnung tragen. Glaubwürdige Untersuchungen zur Chemie und Cytologie einiger Sekrethyphen stammen erst aus den letzten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts, und so kann es denn nicht verwundern, dass heute noch keine befriedigende Kenntnisse vorliegen.

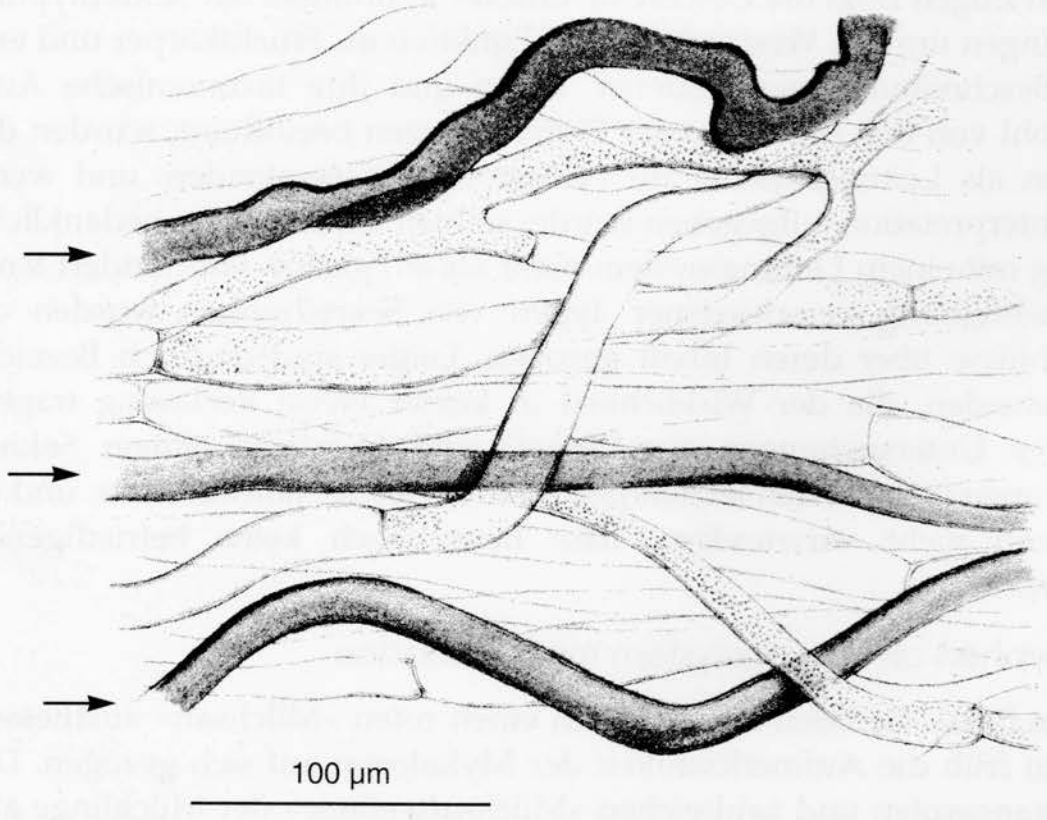
Die Sekrethyphen als Leitungssystem missverstanden

Fleischige Pilze, die beim Anschneiden einen roten «Milchsaft» ausfliessen lassen, haben früh die Aufmerksamkeit der Mykologen auf sich gezogen. Die auffallend orangeroten und zahlreichen «Milchsaftgefässe» der Milchlinge aus der Gruppe um *Lactarius deliciosus* wurden bereits 1833 von SCHULTZ erwähnt, der sie als langgezogene Latexbehälter, aber nicht als Leitungsgefässe verstand.

Im Jahre 1839 hatte CORDA in Fruchtkörpern der *"Russula foetens"* (heute ein Artenkomplex) Hyphen entdeckt, die mit einer homogenen, leicht gelblich

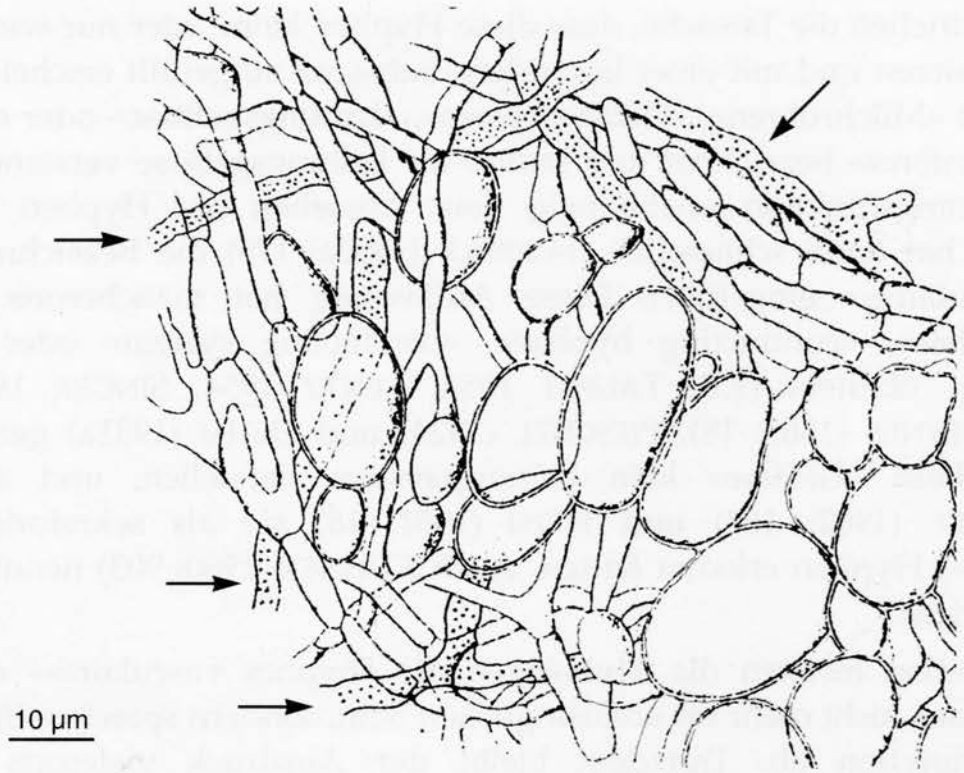
gefärbten Substanz prall aufgefüllt erschienen. Er verglich ihr Aussehen mit dem kleiner Glasstäbchen und hielt fest, keine Querwände gesehen zu haben. Dies führte ihn dazu, diese Hyphen als «wahre Circulationsgefässe» anzusprechen, in denen ein «Lebenssaft» fliesse. Er behauptete sogar, dieses Fliessen beobachtet zu haben. Damit wurde der Grundstein gelegt, die Sekrethyphen als Leitungssystem zu betrachten.

Die Auffassungen CORDA's wurden jedoch nicht allgemein angenommen. DE SEYNES (1863, 1874) bildete die opaleszierenden Laticiferen von *Fistulina hepatica* ab (Fig. 2.66) und fasste sie als statische Behälter ohne Leitungsfunktionen auf (1863: 18). Trotzdem erreichte die Auffassung der Sekrethyphen als Leitungssystem von Nährstoffen gegen das Ende des 19. Jahrhunderts ihren Höhepunkt. In einer längeren Arbeit untersuchte WEISS (1885) die «Milchröhren» oder «Milchgefässe» des *Lactarius deliciosus* (oder einer nahe verwandten Art, Fig. 2.67). Junge Pilze zeigen septierte «Milchröhren», ältere jedoch querwandlose, und er schreibt (S. 193): "Beim Verfolge der Entwicklung dieser Milchröhren zeigte sich, dass man es bei ihnen mit ganz typischen Fusionsbildungen, wie sie bisher nur die Gefässe höherer Pflanzen darstellen, zu thun habe." Im Jahre 1887 kam MASSEE zum Schluss, dass die Laticiferen



Figur 2.66: Historische Abbildung von Sekrethyphen: Rotbraune, opaleszierende Laticiferen (Pfeile) in der Huttrama von *Fistulina hepatica*. Nach De Seynes 1874, verändert.

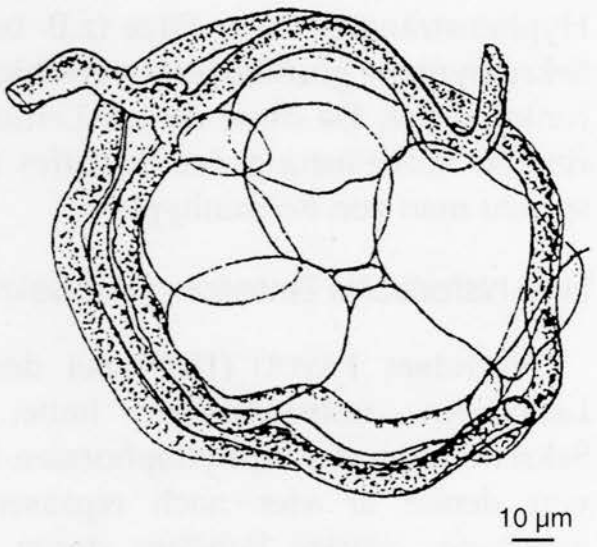
Figure 2.66: Historical drawing of secretion hyphae: red-brown opalescent laticiferous hyphae (arrows) in the fruit body context of *Fistulina hepatica*.



Figur 2.67: Historische Abbildung von Sekrethyphen: Orangefarbene Laticiferen (Pfeile) im Hutgeflecht eines Milchlings, nach Weiss 1885, verändert (als *Lactarius deliciosus*).

Figure 2.67: Historical drawing of secretion hyphae: Orange coloured laticiferous hyphae in the pileus context of a *Lactarius*.

echte, mit Glycogen erfüllte Leitungsgefässe seien, und 1891 schrieb ISTVANFFI "... je ne regarde pas comme un mélange de substances éliminées, le suc que la plupart renferment (par exemple les laticifères), mais comme des matériaux nécessaires à l'édification du corps de la fructification." ("Ich betrachte den Saft, den die meisten enthalten, zum Beispiel die Laticiferen, nicht als Gemisch ausgeschiedener Substanzen, sondern als Materialien, die für den Aufbau des Fruchtkörpers nötig sind." Mit ausgeschiedenen Substanzen spricht der Autor Exkrete an). Die «Saftgefässe» mehrerer Hymenomyceten wurden von ISTVANFFY & JOHAN-OLSEN (1887), FAYOD (1889), ISTVANFFY (1896) und besonders BAMBEKE (1892-1895) genauer untersucht und besprochen. Die meisten



Figur 2.68: Historische Abbildung von Sekrethyphen: Farblose Laticiferen im Hutgeflecht von *Lactarius glyciosmus* umspinnen eine Gruppe von Sphaerocysten. Nach Istvanffy 1896b, verändert.

Figure 2.68: Historical drawing of secretion hyphae: Colourless laticiferous hyphae in the pileus context of *Lactarius glyciosmus* wind around a group of spherocysts.

Autoren unterstrichen die Tatsache, dass diese Hyphen keine oder nur wenige Querwände besitzen und mit einer besondern Substanz aufgefüllt erscheinen. Sie wurden mit «Milchröhren», «Gefässhyphen», «Leitungsgefässe» oder auch «Vaisseaux laticifères» bezeichnet und immer als Leitungsgefässe verstanden. Um diese Leitungsfunktion unabhängig vom Aussehen der Hyphen klar auszudrücken, hat dann schliesslich BAMBEKE (1892a: 175) die Bezeichnung «Hyphes vasculaires» eingeführt. Diese Auffassung hat mancherorts als «vascular hyphae», «conducting hyphae», «conducting system» oder als «Gefässhyphen» überlebt (z.B. TALBOT 1954, LENTZ 1954, SINGER 1986), trotzdem DE SEYNES (1863: 18), PIESCHEL (1924) und OEHM (1931a) gezeigt haben, dass diese «Gefässe» kein Leitungssystem darstellen, und auch nachdem MAIRE (1902: 188) und HEIM (1931: 18) sie als sekretorische («exkretorische») Hyphen erkannt hatten. Auch KÜHNER (1980: 903) nennt sie "hyphes sécrétrices."

Heute verstehen meisten die Mykologen die «hyphes vasculaires» oder «vascular hyphae» nicht mehr im ursprünglichen Sinn, sondern sprechen ihnen eine Leitungsfunktion ab. Trotzdem bleibt der Ausdruck vielerorts im Gebrauch, wenn auch betont wird, dass «hyphe vasculaire» und «Gefäss» im Sinne eines statischen Behälters und nicht im Sinne einer Leitungshyphe verwendet werden. Diese Praxis ist verwirrlich und sollte nicht beibehalten werden. Denn einerseits werden die echten Leitungsröhren der Phanerogamen in der allgemeinen Botanik «Gefässe» genannt, und andrerseits kommen in den Hyphensträngen vieler Pilze (z.B. beim Hausschwamm) weitlumige, von den Sekrethyphen grundlegend verschiedene Hyphen mit einer echten Leitungsfunktion vor. Da diese echten Leitungshyphen wegen der mykologisch-historischen Vorbelastung des Begriffes nicht «Gefässe» genannt werden können, spricht man von Röhrenhyphen.

Eine historische Einteilung der Sekrethyphen

Nachdem FAYOD (1889) bei den Blätterpilzen die «Oleiferen» und die Laticiferen unterschieden hatte, versuchte ISTVANFFI (1896a,b) die Sekrethyphen der Aphyllophoralen in 6 morphologische Gruppen zu ordnen, von denen er vier nach repräsentativen Gattungen benannte: **I.** Wellig gebogene, röhrige Behälter, deren zugespitztes Ende aus dem Hymenium hervorragt: *Hymenochaete*-Typus. **II.** Röhrige Behälter im Innern des Fruchtkörpers. **III.** Röhrige Behälter, welche der Oberfläche parallel verlaufend in das Hymenium hinausbiegen, ihr Ende kaum oder gar nicht angeschwollen: *Stereum*-Typus. **IV.** Röhrige Behälter, welche vertical auf der Oberfläche stehen, oft in mehreren Zonen ausgebildet: *Thelephora*-Typus. **V.** Röhrige Behälter, deren Ende keulig aufgeschwollen ist und die in mehreren Schichten übereinander sitzen: *Corticium*-Typus. **VI.** Runde Behälter.

Diese Einteilung war jedoch unbefriedigend und geriet bald in Vergessenheit. Statt dessen wurde mehr Gewicht auf das Aussehen und die chemische Reaktivität des Inhaltes gelegt, die schliesslich zur gegenwärtigen Einteilung der Sekrethyphen führte. Diese enthält aber einige irreführende Bezeichnungen, auf die im folgenden aufmerksam gemacht wird.

Irreführende oder sinnentfremdend verwendete Bezeichnungen

FAYOD (1889) nannte die in sehr vielen Blätterpilzen vorkommenden, mit einer strukturlosen, gelblichen und stark lichtbrechenden Substanz aufgefüllten Hyphen «Oleiferen», weil er glaubte, in dieser Substanz Öl zu erkennen. Auf diesen Irrtum haben zwar bereits von BAMBEKE (1892a,c, 1894), KÜHNER (1938a) und SANDOR (1957) aufmerksam gemacht, aber die irreführende Bezeichnung ist leider weiter gebraucht worden und findet sich sogar in der modernen Literatur. Der Inhalt dieser Sekrethyphen löst sich nicht in Fettlösungsmitteln wie Alkohol, Aether oder Chloroform und färbt sich auch nicht mit den Fettfärbungen mit Sudan III, Sudan IV oder Sudanschwarz. ZOPF (1890) charakterisierte die «Oleiferen» als Gefässhyphen, "welche aber statt Milchsaft reichlich Harz führen," worauf BAMBEKE (1892a: 233) den Vorschlag machte, sie «hyphes vasculaires résinifères» zu nennen. Das Wort Harz (resina) hat jedoch heute einen recht engen Sinn, der sich kaum auf den Inhalt der «Oleiferen» anwenden lässt, schon alleine deshalb nicht, weil die echten Harze in Fettlösungsmitteln gut löslich sind (WAGNER 1982: 77).

Im Jahre 1889 (S. 429) führte KARSTEN seine Gattung *Gloeocystidium* ein, die er auf das Aussehen der für diese Krustenpilze eigenen Cystiden begründete: "Cystiderna framstickande, glesstående, grofva, kägelformiga, till större eller mindre del n. geléartade" ("Cystiden vorstehend, weit auseinander stehend, grob, kegelförmig, zum grösseren oder kleineren Teil ein wenig gelatinös"). KARSTEN's *Gloeocystidium exsudans* (= *Dacryobolus sudans*) zeichnet sich durch stark sekretorische Cystiden aus, die dadurch in eine zähe Flüssigkeit («gloios» = Harz) zu liegen kommen. Bald jedoch wurde der Gattungsname *Gloeocystidium* als Bezeichnung einer sekretorischen Cystide verwendet, und bereits 1902 gebrauchte SACCARDO «Gloeocystidium» im morphologischen Sinn. Zugleich fand auch eine Begriffserweiterung statt, die dazu führte, dass alle auffallend sekretorischen Cystiden Gloeocystiden genannt wurden, ob sie nun in ein zähes Sekret zu liegen kommen oder nicht. Da diese Gloeocystiden oft die Endzellen einer Hyphe vom gleichen sekretorischen Typ sind, lag es nahe, diese Hyphen ähnlich zu benennen. SINGER (1945) nennt sie "gloeo-vessels", DONK (1964: 232) "gloeocystidial hyphae" und später (1967: 49) "gloeoplerous hyphae." Damit ist der ursprüngliche Sinn durch einen neuen ersetzt worden, der heute weite Verbreitung gefunden hat.

HERKÖMMLICHE EINTEILUNG DER SEKRETHYPHEN

Die herkömmliche Einteilung der verschiedenen Sekrethyphen stützt sich auf die Häufigkeit der Querwände (häufig bis fehlend), auf das Aussehen des Inhaltes (milchig, ölig-harzig) und auf das Verhalten des Inhaltes und der Wand in Farblösungen und Reagentien. Eine unkonsequente Anwendung dieser drei Aspekte führte aber zu einer unharmonischen Terminologie, wie die folgende Diskussion zeigen dürfte.

Die klassische, historisch gewachsene Einteilung lässt auch leicht den Glauben aufkommen, bei den herkömmlich unterschiedenen Sekrethyphen-Typen handle es sich um chemisch und ontogenetisch klar geschiedene Hyphenklassen. Die von FAYOD (1889) eingeführte Aufteilung in Laticiferen mit flüssig-heterogenem Inhalt und "Oleiferen" mit gallertig-homogenem Inhalt, und die von KÜHNER (1980) gemachte Annahme, dass erstere lebend, letztere hingegen tot seien, haben die Idee der starren Kategorisierung der Sekrethyphen verstärkt. Danach wird oft geglaubt, dass zum Beispiel eine Laticifere als solche "von Anfang an" existiere und immer eine solche bleibe, ohne ihr Aussehen oder ihre chemische Zusammensetzung je zu ändern.

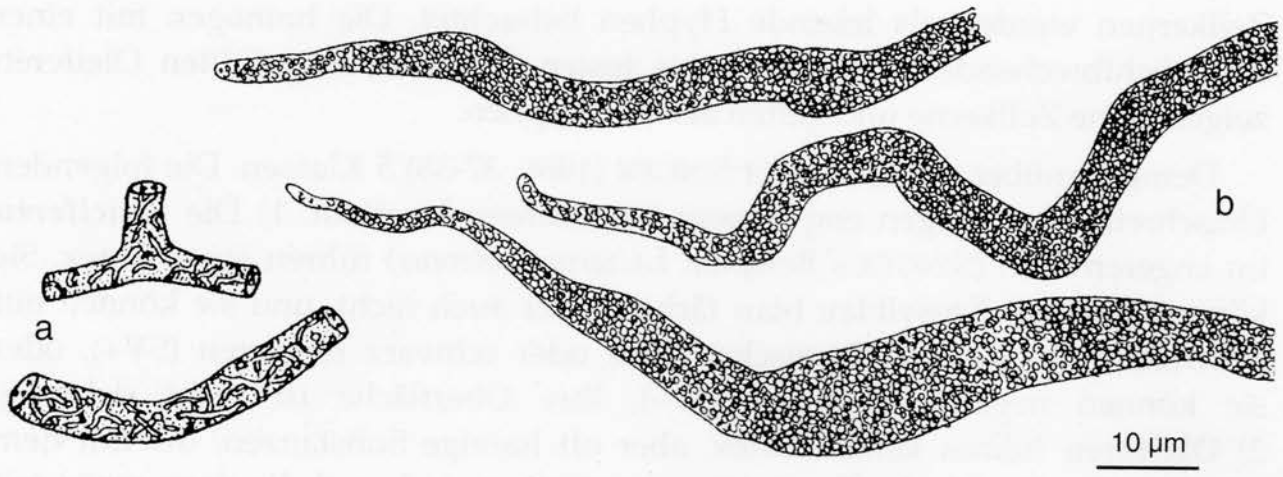
Die von CORDA (1839) eingeführte Auffassung eines querwandlosen Leitungssystems und die daraus entstandene Tradition haben dazu geführt, dass einige Autoren nur septenlose Hyphen in ihrer Terminologie berücksichtigten. So hielt DONK (1967) ausdrücklich fest, dass die gloeopleren Hyphen keine Querwände haben dürfen. Tatsache ist aber, dass sekretorische Hyphen jeden Types mehr oder weniger septiert sein können.

Das Aussehen des Inhaltes, zum Beispiel ob tropfig oder ölig-harzig, und die chemische Reaktivität wurden unabhängig voneinander als Kriterien zur Typisierung von Sekrethyphen benutzt. Dadurch können weitere Konfliktsituationen geschaffen werden. SINGER's Chryso-vascula sind durch ihr Gilben in Laugen gekennzeichnet; aber das Verhalten der Gloeopleren in "Sulfovanillin" (SV) wird nicht dazu benutzt, verschiedene Klassen zu unterscheiden. Der Inhalt von SINGER's Chryso-vascula kann tropfig oder homogen aussehen, wodurch es möglich ist, sie einmal als gloeoplere Hyphen, ein andermal als Oleiferen zu klassieren. Damit wurde eine Terminologie geschaffen, die einmal die Chemie, ein andermal die Morphologie der Sekrethyphen in den Vordergrund stellt, und die offen lässt, ob eine Hyphe nach diesem oder nach jenem Gesichtspunkt klassiert werden soll. Das Bezugssystem und die Bezeichnungen sind oft unglücklich gewählt oder durch unglücklichen Gebrauch widersinnig geworden. All dies erschwert ein sinnvolles Erfassen der Sekrethyphen.

KÜHNER (1980: 580, 903) vermeidet die Schwierigkeiten einer starken Aufteilung der Sekrethyphen in mehrere Typen und unterscheidet nur 2 Klassen. Die Laticiferen mit einem flüssigen, meist tropfigen Inhalt und vielen

Zellkernen werden als lebende Hyphen betrachtet. Die homogen mit einer stark lichtbrechenden, gallertigen bis festen Substanz ausgefüllten Oleiferen zeigen keine Zellkerne und gelten als tote Hyphen.

Demgegenüber unterscheidet SINGER (1986: 37-38) 5 Klassen. Die folgenden Umschreibungen folgen eng seinem (englischen) Wortlaut. 1) Die **Laticiferen** im engeren Sinn (SINGER's Beispiel: *Lactarius volemus*) führen einen Latex. Sie können sich mit Kresylblau blau färben, oder auch nicht, und sie können mit Schwefelsäure-Aldehyd-Gemischen blau oder schwarz reagieren (SV+), oder sie können negativ reagieren (SV–). Ihre Oberfläche ist nicht siebartig. 2) **Oleiferen** führen keinen Latex, aber oft harzige Substanzen, die mit dem scharfen Geschmack der Fruchtkörper assoziiert sind, und die dann meist mit Schwefelsäure-Aldehyd-Gemischen positiv (blau oder schwarz) reagieren (SINGER's Beispiel: *Russula emetica*). Als Beispiel negativ reagierender Oleiferen nennt SINGER *Amanita vaginata.* Wie das Beispiel von *Russula emetica* zeigt, schliesst SINGER's Begriff der Oleiferen auch Sekrethyphen mit tropfig-heterogenem Inhalt ein. KÜHNER (1980: 903) lehnt diese Interpretation jedoch ausdrücklich ab und spricht diese Hyphen als Laticiferen an, obschon verletzte Fruchtkörper von *Russula emetica* keine Milch entlassen. 3) **Gloeovascula** (gloeo-vessels) sind schlauchförmige, mit Gloeocystiden verbundene Elemente, deren Inhalt sich in Kresylblau tief blau färbt. Als Beispiel nennt SINGER *Favolaschia saccharina* und *Lactocollybia.* Er schliesst nicht aus, dass sie Latex führen können. 4) **Chrysovascula** (chryso-vessels) sehen wie Oleiferen oder Gloeovascula aus, besitzen aber den gleichen Inhalt wie die Chrysocystiden, der in Alkali gelb wird. SINGER's Beispiel: *Pholiota.* 5) **Coscinoiden** sind dunkel gefärbte Hyphen mit einer siebartigen Oberfläche, hervorgerufen durch tunnelartige, gekrümmte Perforationen und Löcher in einem sonst festen Inhalt. SINGER (1947) beschrieb diesen Sekrethyphentyp ursprünglich nach Herbarmaterial von *Linderomyces lateritius* (ein einziges, schlecht erhaltenes Exemplar in Kew Gardens). Er hob vor allem die siebartig alveolierte Oberfläche und den siebartigen bis schwammartigen Inhalt hervor (koskinon = Sieb), und fährt dann fort (aus dem Englischen übersetzt): "Die Perforationen der Oberfläche aber führen nicht wie erwartet zu einem röhrenförmigen Innenraum wie bei andern Leitungselementen; sie sind lediglich die Mündungen dicht gewundener Kanäle desselben Durchmessers wie die Mündungen, und durch eine tief braun gefärbte Wandsubstanz getrennt ... Die ganze Struktur kann deshalb mit einem fadenförmigen Schwamm verglichen werden". Coscinoiden kommen auch bei andern, systematisch nicht näher mit *Linderomyces* verwandten Hymenomyceten vor, z.B. bei den tropischen Röhrlingen der Gattung *Boletochaete.* Die Eigenständigkeit der Coscinoiden wird von mehreren Autoren bestritten. SINGER's fotografische Abbildung zeigt keine siebartige Oberfläche, und der Inhalt kann ebensogut als eine dichte



Figur 2.69: Zwei Zeichnungen von «Coscinoiden» vom gleichen Exemplar (!) von *Linderomyces lateritius*. a: nach Talbot 1954; b: nach Pegler 1986.

Figure 2.69: Two drawings of the «coscinoids» made from the same specimen (!) of *Linderomyces lateritius*. a: Talbot 1954; b: Pegler 1986.

Ansammlung kleiner, etwa kugeliger Partikel interpretiert werden. TALBOT (1954: 281) hat dasselbe Herbarexemplar in Kew Gardens untersucht und gibt eine halbschematische Zeichnung (Fig. 2.69a). Aber auch er zeichnet eine glatte, nicht perforierte Oberfläche. Es ist bemerkenswert, dass PEGLER (1986: 453) für dasselbe (!) Herbarmaterial ganz andere Zeichnungen gibt (Fig. 2.69b) und diese Sekrethyphen als gloeoplere Hyphen bezeichnet. Er bezieht sich dabei auf PETERSEN (1968), der ebenfalls dasselbe Herbarmaterial untersuchte und vermutet, dass SINGER's Konzept auf einer Fehlinterpretation beruht. PETERSEN (1968), CORNER (1969: 793), PEGLER (1986) und REIJNDERS & STALPERS (1992: 59) lehnen die Eigenständigkeit der Coscinoiden ab. In diesem Buch werden die Coscinoiden als Purpurascens-Typ der Heteropleren geführt.

DIE MODERNE BESCHREIBUNG DER SEKRETHYPHEN

Sekret enthaltende Stellen einer Zelle oder einer Hyphe können als **Deuteroplasma** verstanden werden (CLÉMENÇON 1994), eine Bezeichnung "für Sekret- und Reservestoffe in der Zelle, die am aktiven Leben weniger als das Protoplasma teilnehmen" (WERNER 1972). So scheint es angebracht, das Sekrethyphensystem eines Pilzes durch die Zustände und Ausdehnung seines Deuteroplasmas zu kennzeichnen. Dieses kann durch sein **Aussehen** (z.B. milchig, kristallin, schollig oder homogen) und durch seinen **Chemotyp** (z.B. metachromatisch, dextrinoid, gelb in KOH oder schwarz in Goldchlorid) beschrieben werden.

Beim Versuch, die Sekrethyphen zu kategorisieren dürfen folgende Tatsachen nicht vergessen werden: a) Jede Hyphenzelle kann sekretorisch werden, b) dies kann jederzeit sowohl im Mycelium, im Fruchtkörperprimordium und im älteren Fruchtkörper geschehen, c) die sekretorische Differenzierung kann

auf eine einzige Hyphenzelle beschränkt bleiben oder sich auf mehrere Zellen ausdehnen, d) das Sekret kann die ganze Zelle oder nur einen Teil der Zelle ausfüllen, e) die sekretorische Zelle kann lebend bleiben oder zu irgend einem Zeitpunkt absterben, f) lebende sekretorische Zellen können wachsen und sich weiter entwickeln, g) das Sekret kann flüssig oder gallertig, heterogen oder homogen sein und verschiedene chemische und färberische Eigenschaften besitzen, h) der Inhalt der sekretorischen Zellen kann seinen Zustand ändern, zum Beispiel vom körnigen zum kristallinen, vom tropfigen oder scholligen zum homogenen, oder vom flüssigen zum gallertigen Zustand, i) oft verändert sich auch die Hyphenwand, wird dicker oder sie färbt sich anders als die der übrigen Hyphen, oder sie soll bisweilen elastisch werden (dies ist allerdings neu zu überprüfen).

Vorhandensein oder Abwesenheit von Septen und Kernen und die mehr oder weniger ausgeprägte Elastizität der Hyphenwand können mangels genügender Kenntnisse heute noch nicht ausgewertet werden. Die Reduktion der Querwände spielte früher eine grosse Rolle in der Definition der Sekrethyphen, als diese noch als echte Leitungselemente verstanden wurden. In der modernen Einteilung dagegen herrscht die Natur des Deuteroplasmas vor, und die Häufigkeit der Septen spielt nur eine sehr untergeordnete Rolle. Tatsächlich liegen bei vielen Pilzen die Sekrete in Innern septierter Hyphen, und es sind sogar Laticiferen stark milchender Milchlinge (z.B. *Lactarius torminosus* mit unzweifelhaften Sekrethyphen) mit häufigen Septen bekannt geworden. Gelegentlich wurde versucht, das Färbeverhalten in Kresylblau als Kriterium zu verwenden (SINGER 1962: 41 glaubte, die blass violette Färbung der Wand sei ein untrügliches Merkmal der Gloeocystiden); aber neuere Erfahrungen zeigten, dass dieses Färbeverhalten keinen höheren Wert (auf dem Niveau der Klassen) hat und höchstens zur Charakterisierung von Typen innerhalb der Klassen herbeigezogen werden kann. Oft wurde angenommen, dass die Hyphenwand der Laticiferen elastisch gedehnt sei und so den Hypheninhalt unter Druck setze (WEISS 1885: 189; BAMBEKE 1892a: 195; OEHM 1931a: 128), aber diese Veränderung wurde nie zur Klassierung der Sekrethyphen benutzt, noch wurde sie je streng bewiesen. In der modernen Einteilung spielt die Elastizität der Hyphenwand keine Rolle. Kerne im Plasma der Laticiferen wurden bereits von WEISS (1895: 193) gefunden und von KÜHNER bestätigt, der sie zu einem zentralen Merkmal zur Unterscheidung der Laticiferen von den Oleiferen machte (KÜHNER 1980: 580, 903). Sie kommen ebenfalls in den opaleszierenden Laticiferen von *Fistulina hepatica* vor. Sie könnten vielleicht tatsächlich eine wertvolles Kriterium sein, doch sind unsere Kenntnisse der Kernverhältnisse der Sekrethyphen noch so sehr ungenügend, dass niemand dem Beispiel KÜHNER's folgte, und dass sie auch in der nachfolgenden modernen Einteilung nicht zur Klassierung benützt werden.

Das Aussehen des Deuteroplasmas

Wasserlösliche Sekrete sind im Zellsaft klar gelöst, aber bisweilen stark gefärbt. Die meisten Sekrethyphen jedoch speichern wasserunlösliche Sekrete in Form feinster Tröpfchen, Körnchen, Schollen oder Stäbchen. Meist sind diese Teilchen so zahlreich, dass eine milchartige Aufschwemmung entsteht, doch sind auch verdünnte Aufschwemmungen bekannt geworden, zum Beispiel in dern Gattungen *Entoloma* und *Lentinellus* (Fig. 2.82 S. 83). Eine flüssige Aufschwemmung kann aus der Hyphe ausfliessen und wird bisweilen am angeschnittenen Fruchtkörper als austretender **Latex** sichtbar, wie etwa in der Gattung *Lactarius.* Viele Aufschwemmungen bleiben aber zähflüssig und fliessen nicht oder nur in so geringen Mengen aus, dass die Pilze nicht milchen. Als Beispiel eines Pilzes mit solchen Sekrethyphen sei *Lentinellus cochleatus* genannt. Die feinen Teilchen eines Latex können oft innerhalb weniger Sekunden oder Minuten kristallisieren und gesamthaft einen ausgedehnten Kristallbrei bilden. Besonderes häufig ist dies bei den Milchlingen zu sehen.

Wird noch mehr unlösliches Sekret ausgeschieden, so fliessen die Tröpfchen zu einer einzigen Masse zusammen, werden fest oder kristallisieren. Beides erhöht die Zähflüssigkeit, und im Extremfall wird der Hypheninhalt gallertig bis fest, homogen oder schollig. Es ist wahrscheinlich, dass dabei die Hyphe abstirbt. Nicht selten treten zusätzliche, in der gallertigen Grundmasse eingebettete, feste, bisweilen kristalline Teilchen auf.

Das Aussehen des Hypheninhaltes reicht lückenlos von klar und dünnflüssig über tropfig-flüssig und tropfig-zähflüssig zu gallertig-fest, schollig und kristallin. Aus dieser Reihe können verschiedene, willkürlich gewählte Zustände des Deuteroplasmas herausgegriffen werden:

Hydromorph (wie Wasser geformt) wird ein klarer, flüssiger Inhalt genannt, der jedoch gefärbt sein kann, oder der sich beim Ausfliessen oder Trocknen verfärben kann.

Heteromorph (ungleichförmig) bezeichnet ein tropfiges oder fein körniges, milchiges oder opaleszierendes Deuteroplasma. Dieses kann dünnflüssig sein und bei Verletzung reichlich ausfliessen (und wird dann Latex genannt), oder es kann zähflüssig bis dickflüssig sein und kaum bis gar nicht ausfliessen.

Bemerkung: Da mit dem Lichtmikroskop nicht immer klar wird, ob sehr kleine Einschlüsse im Deuteroplasma flüssig, gelartig oder gar hart sind, und da wahrscheinlich flüssige und gelartige Teilchen gleichzeitig vorliegen, wird das heteromorphe Deuteroplasma als "tropfig oder feinkörnig" definiert.

Isomorph (gleichförmig) wird ein flüssiges, aber nicht tropfiges Sekret genannt, wie es meist aus dem Zusammenfliessen von Tröpfchen entsteht. Oft sieht man Teile eines heteromorphen Systems im isomorphen Zustand, besonders

in den dünneren Sekrethyphen. Isomorphes Deuteroplasma kann ausfliessen.

Diplomorph (zusammengefügt, zweiförmig) ist eine Sekrethyphe, deren flüssige, isomorphe Grundmasse weitere, meist kleine Tröpfchen enthält. Der Inhalt diplomorpher Sekrethyphen ist somit flüssig, sieht heterogen aus und kann ausfliessen.

Meromorph (teilchenförmig) wird der Zustand einer Sekrethyphe genannt, deren Sekret (fast) ausschliesslich in Form grösserer, fester, oft nicht kugeliger Teilchen, Schollen oder Kristalle im Deuteroplasma vorliegt. Die Tröpfchen mancher heteromorpher Hyphen können sich sehr rasch, oft in wenigen Sekunden, in Kristalle umwandeln, wodurch der heteromorphe Zustand in einen meromorphen übergeht. Diese Umwandlung wurde in der taxonomischen Literatur oft beschrieben und gezeichnet. Gallertige Schollen können sich zu grösseren Massen zusammenschliessen, die zum thrombomorphen Zustand überleiten. Oft zeigen solche Verbände ihre heterogene Struktur, besonders nach Färbungen.

Thrombomorph (geronnen, gelartig, dickflüssig) ist ein gelartiges, gallertiges bis festes Deuteroplasma, das farblos oder gefärbt sein kann. Bisweilen ist es inhomogen oder schliesst einige Kristalle ein. Solches Deuteroplasma fliesst bei Verletzung nicht aus, bildet aber oft kissenförmige Knöpfe. Die Hyphen sind wahrscheinlich abgestorben.

Veränderlichkeit des Deuteroplasmas

Sowohl das Aussehen wie auch das chemische Verhalten der Sekrethyphen eines bestimmten Pilzes können innerhalb eines einzigen Fruchtkörpers veränderlich sein (und sind es meist auch). Eine Hyphe mit flüssig-tropfigem Inhalt kann andernorts einen gallertigen, mehr oder weniger homogenen Inhalt zeigen. Oder es ist nicht selten, in einem einzigen Präparat, ja oft sogar entlang einer einzigen Hyphe oder einer einzigen Zelle "SV+" und "SV–" reagierende Stellen, tropfig dispergiertes und homogen-gallertiges Sekret zu sehen. Es wird dann vielfach angenommen, dass ein und derselbe Pilz gleichzeitig oder nacheinander verschiedene Sekrethyphentypen zeigen kann, und das, obwohl die «verschiedenen» Typen entlang einer einzigen Hyphe oder gar Zelle vorkommen können. Beispiele: a) Die Sekrethyphen von *Russula rosacea* sind teilweise tropfig oder schollig und erscheinen in Chlorzinkjod schwarzbraun, teilweise aber homogen und färben sich nicht mit Chlorzinkjod; b) Das Sekret vieler Russulaceen reagiert in einzelnen Zellen stark mit Piperonalschwefelsäure, in andern hingegen gar nicht; c) Die sekretorischen Cystiden von *Russula arcyospora* sind ebenfalls sehr wechselhaft: "Pseudocystidia either blueing in sulfovanillin and not in cresyl blue mounts (macrocystidia), or vice versa (gloeocystidia) or in both..." (Pseudocystiden in Sulfovanillin blauend, aber

nicht in Kresylblau [Macrocystiden], oder umgekehrt [Gloeocystiden], oder in beiden...; SINGER 1990: 32). Es ist also wahrscheinlich, dass es Sekrethyphen gibt, die je nach ihrem physiologischen Zustand verschieden reagieren, wie dies auch aus der Arbeit von LARSEN & BURDSALL (1976) hervorgeht.

EINE HIERARCHISCHE EINTEILUNG DER SEKRETHYPHEN

Prinzip der hierarchischen Einteilung: Die Sekrethyphen werden nach dem Aussehen (Zustand) des Deuteroplasmas in **Klassen** gegliedert, die ihrerseits nach einem zusätzlichen Merkmal in **Kategorien** aufgeteilt werden können, falls dies angebracht erscheint. Die Klassen oder Kategorien enthalten verschiedene **Typen**, die durch die Reaktivitäten und das Färbeverhalten des Deuteroplasmas bestimmt werden.

Übersicht:

1. Inhalt der Sekrethyphe flüssig und klar (alle Sekrete gelöst), bei Verletzung ausfliessend. Verletzte Pilze einen wässerigen Saft entlassend: Klasse der **HYDROPLEREN** (S. 73)

1* Inhalt anders: opaleszierend, milchig, tropfig, sandig, kristallin oder gallertig fest.

2. Inhalt flüssig, opaleszierend, milchig, tropfig, sandig oder kristallin und dann nur Zellsaft flüssig: Klasse der **HETEROPLEREN** (S. 75)

3. Hyphen turgeszent und Deuteroplasma dünnflüssig, deshalb bei Verletzung reichlich ausfliessend; verletzte Pilze meist milchend: Kategorie der **Laticiferen**

3* Deuteroplasma nicht oder nur mikroskopisch ausfliessend, verletzte Pilze nicht milchend: Kategorie der **Gloeopleren**

2* Inhalt (Deuteroplasma) gallertig-fest, homogen oder heterogen: Klasse der **THROMBOPLEREN** (S. 85)

Die Klassen und die Kategorien

Aus praktischen Gründen ist es einfacher, das Aussehen des Deuteroplasmas zur Grosseinteilung der Sekrethyphen zu benutzen, wie dies teilweise bereits in der herkömmlichen Einteilung getan wird. Allerdings werden die neuen Klassen anders umgrenzt und auch anders benannt.

Befindet sich das Sekret einer Hyphe vorwiegend im hydromorphen Zustand, kann diese Hyphe **Hydroplere** genannt werden; befindet es sich vorwiegend im heteromorphen Zustand, wird die Hyphe **Heteroplere** genannt, und befindet es sich vorwiegend im thrombomorphen Zustand, wird die Hyphe **Thromboplere** genannt. Die Klasse der Heteropleren umfasst die traditionellen Laticiferen und Gloeopleren, die zwar unscharf gegeneinander abgegrenzt sind, deren Anwendung aber so weite Verbreitung gefunden hat, dass sie als Kategorien beibehalten werden.

Da das Deuteroplasma sehr oft verschiedene morphologische (und wohl auch physiologische) Zustände zeigen kann, sind diese Klassen keine scharf getrennte Einheiten. Eine differenzierte Beschreibung erscheint deshalb angebracht, wie etwa "Thromboplere mit teilweise meromorphem Deuteroplasma" oder "Heteroplere mit thrombomorphem bis diplomorphem Deuteroplasma."

Die Typen

Es kann im Prinzip so viele verschiedene Sekrethyphentypen geben wie es Pilzarten mit Sekrethyphen gibt. Um all diese zu erfassen, wäre aber eine sehr grosse Anzahl Merkmale (Aussehen, chemisches Verhalten usw.) nötig. Dies ist weder erforderlich noch wünschenswert, sind doch die Sekrethyphen mancher Pilze einander so ähnlich, dass sie zu einem einzigen Typ zusammengefasst werden können. Bei verschiedenen Pilzarten angetroffene Zustandskombinationen eines bestimmten Sekrethyphensystems können nach einer beispielhaften, wenn immer möglich häufigen Art benannt werden. Die Deuteroplasmen von *Amanita vaginata, Amanita solitaria, Inocybe fibrosa, Megacollybia platyphylla* und *Thelephora caryophyllea* sind zwar nicht völlig identisch, aber doch so ähnlich, dass sie als Vaginata-Typ bezeichnet werden können. Falls zusätzlich entdeckte Eigenschaften des Deuteroplasmas einer dieser Arten eine Abtrennung nötig erscheinen lassen, kann jederzeit ein neuer Typ, z. B. ein Caryophyllea-Typ, beschrieben werden, der dann seine Verwandtschaft mit dem Vaginata-Typ durch seine Zugehörigkeit zur selben Kategorie oder zur selben Klasse anzeigt.

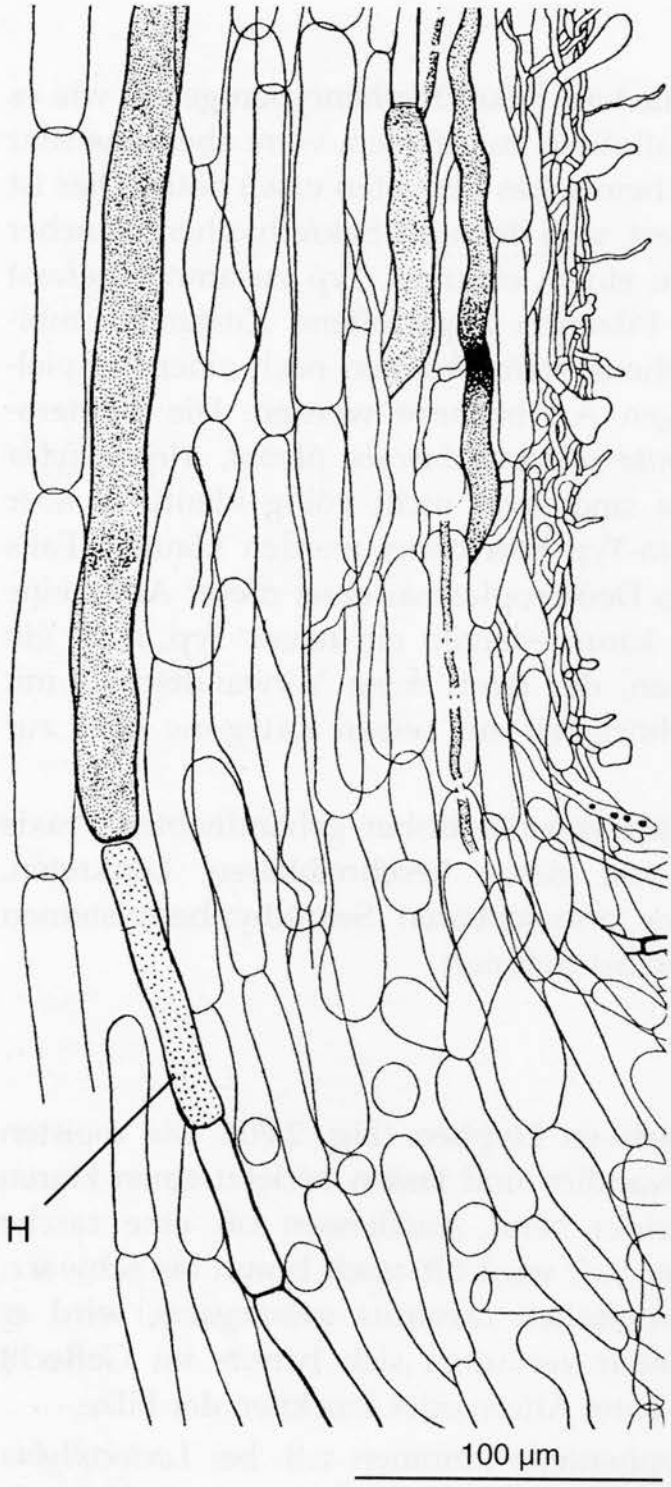
Diese Arbeitsweise ist grundsätzlich von der bisher gehandhabten Praxis verschieden und hat den Vorteil, von genau beschreibbaren, konkreten, jederzeit kontrollierbaren und weiter erforschbaren Sekrethyphensystemen auszugehen. Diese Typen sind damit selbst-definiert.

DIE HYDROPLEREN

Hydropleren entstehen aus generativen Hyphen (Fig. 2.70). Die meisten Hydropleren sind fast bis ganz querwandlos und lassen verletzt einen klaren Saft ausfliessen. Der klare Saft erleidet beim Ausfliessen oft eine rasche chemische Umwandlung. Wasserheller Saft wird oft rasch braun bis schwarz, und bei einigen Arten, z.B. beim tropischen *Lactarius melanogalus*, wird er zudem sehr scharf. Einige Hydropleren verfärben sich bereits im Geflecht spontan (Fig. 2.71), andere schwärzen beim Altern oder Trocknen der Pilze.

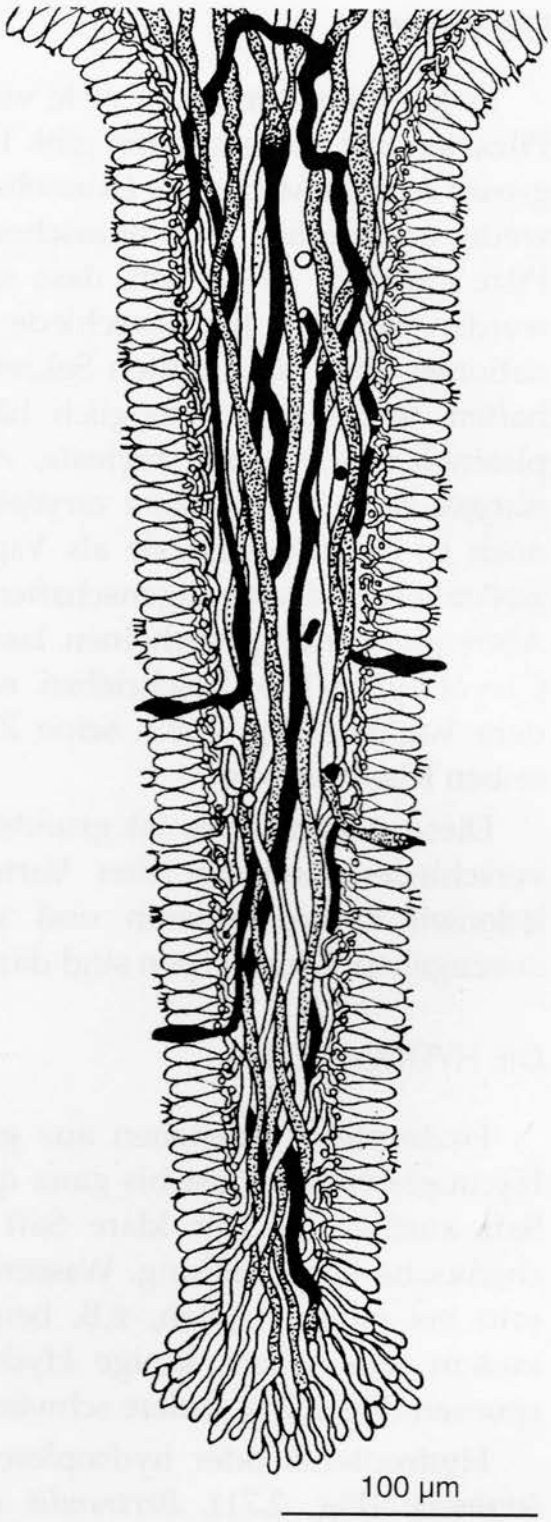
Hydropleren oder hydroplere Hyphenteile kommen z.B. bei *Lactocollybia lacrimosa* (Fig. 2.71), *Bertrandia astatogala* (HEIM 1936, bei SINGER 1986 als *Hygrocybe*), *Hygrocybe conica* und verwandten Arten (HALLER 1953), *Rhodophyllus lactifluus* (HEIM 1936), und *Lactarius melanogalus* (HEIM 1943a) vor, doch sind weder ihre Chemie noch ihre Cytologie bekannt.

Die Hydropleren werden von den meisten Autoren als Laticiferen verstanden, mit denen sie tatsächlich vieles gemeinsam haben. Der Unterschied besteht im Wesentlichen darin, dass die Hydropleren wasserlösliche Sekrete ausscheiden und daher ihr Inhalt hydromorph und klar, wenn auch bisweilen gefärbt ist. Die klaren Säfte von *Lactocollybia* und *Hydropus* werden zwar von



Figur 2.70: Entstehung einer Hydroplere (H) aus einer generativen Hyphe in der Stielbasis von "*Mycena atro violacea*" (= *Hydropus* oder *Lactocollybia* spec.). Nach Heim 1936, verändert.

Figure 2.70: A hydroplerous hypha (H) originating from a generative hypha in the base of the stipe of "*Mycena atro violacea*" (= *Hydropus* or *Lactocollybia* spec.).



Figur 2.71: Mehr oder weniger dunkel verfärbte Hydropleren in einer Lamelle von *Lactocollybia lacrimosa*. Einige Endzellen dringen als Pseudocystiden in das Hymenium. Nach Heim 1936, verändert.

Figure 2.71: More or less blackened hydroplerous hyphae in a gill of *Lactocollybia lacrimosa*. Some end cells penetrate into the hymenium (pseudocystidia).

SINGER (1986) Latex genannt; aber KÜHNER (1980: 778) zieht die neutrale Bezeichnung Saft vor. Ein klarer Saft ist keine Milch im üblichen Sinne, so dass in diesem Buch der Ausdruck Latex für diesen Saft vermieden wird.

Die Hydropleren können nur dann erkannt werden, wenn ihr Inhalt farbig ist, wenn er farbig wird, oder wenn er mit einem Reagens, z.B. mit Piperonalschwefelsäure, reagiert. Falls eine farblose, klare, unreaktive Hyphe keine (oder nur sehr wenige) Septen aufweist und zudem ihre Wand metachromatisch ist, besteht zwar Verdacht auf eine Hydroplere; aber es kann nicht mit Sicherheit darauf geschlossen werden.

Es wird angenommen, dass die Hydropleren Kerne enthalten und lebend sind, aber kritische Beobachtungen dazu fehlen. Die schwärzenden Hydropleren von *Hydropus atramentarius* enthalten vielleicht Kerne; aber ihr Nachweis mit UV-Fluoreszenz und DAPI wird durch das braune, UV-undurchlässige Pigment erschwert. Auch HEIM (1936) gelang es nicht, in den schwärzenden Hydropleren seiner *"Mycena atro violacea"* (= *Hydropus* oder *Lactocollybia* spec.) Kerne nachzuweisen.

Das chemische Verhalten der Hydropleren wurde noch kaum untersucht, und so wäre es verfrüht, Chemotypen aufzustellen.

DIE HETEROPLEREN

Die Heteropleren umfassen Sekrethyphen mit flüssigem Deuteroplasma, dessen Sekretstoffe fein aufgeschwemmt sind und dessen primäres Aussehen deshalb opaleszierend, milchig oder tropfig ist. Sie enthalten oft Kerne. Durch teilweise Verfestigung kann das Sekret sandig werden, oder die Tröpfchen können kristallisieren, wodurch ein dichter Filz aus nadelförmigen Kristallen entsteht.

Das Deuteroplasma vieler Heteropleren ist aus chemisch verschiedenartigen Tröpfchen zusammengesetzt, wie das schon BAMBEKE (1892a: 197, 1892c: 483) festgestellt hatte ("Après fixation par l'acide osmique et coloration par le mélange Ehrlich-Biondi, les unes sont de couleur grise, tandis que d'autres revêtent une couleur carminée ou rouge-pourpre plus ou moins foncée" und über *Lentinellus cochleatus* schreibt er: "... sur le trajet d'une hyphe donnée, la composition chimique du contenu n'est pas partout identique..."). Auch in Piperonalschwefelsäure zeigen viele Heteropleren positiv und negativ reagierende Sekretteilchen im gleichen Deuteroplasma.

Fliessen die Tröpfchen eines Sekrettypes zusammen, nicht aber die des andern, so ergibt sich ein diplomorphes, flüssiges Deuteroplasma, wie wir es bei den rotmilchenden Milchlingen finden.

Heteropleren können reich septiert sein, oder die Querwände können auf sehr weite Strecken fehlen. Starke turgeszenze, spärlich septierte Heteropleren

können bei Verletzung grössere Mengen flüssigen Inhaltes ausfliessen lassen, andere können das nicht. Einige fallen durch kräftige Farben auf, andere sind farblos oder weisslich.

So umschrieben umfassen die Heteropleren Sekrethyphen, die bisher als Laticiferen, gloeoplere Hyphen, «Gerbstoffhyphen» (grüne Reaktion mit Eisensalzen), «sanguinolente Hyphen» (rotbrauner, fast wässeriger Latex) oder «Chrysopleren» (nur soweit sie tropfigen Inhalt haben) bezeichnet wurden. Die «Chrysopleren» zeichnen sich durch ihre gelbe KOH-Reaktion aus, die sie mit einigen Thrombopleren gemeisam haben. Mit Ausnahme der Laticiferen und Gloeopleren werden diese alten Kategorien nicht mehr verwendet; die «sanguinolenten Hyphen» und die «Gerbstoffhyphen» werden mit den Laticiferen, die tropfigen «Chrysopleren» mit den Gloeopleren, die thrombomorphen «Chrysopleren» mit den Thrombopleren vereint.

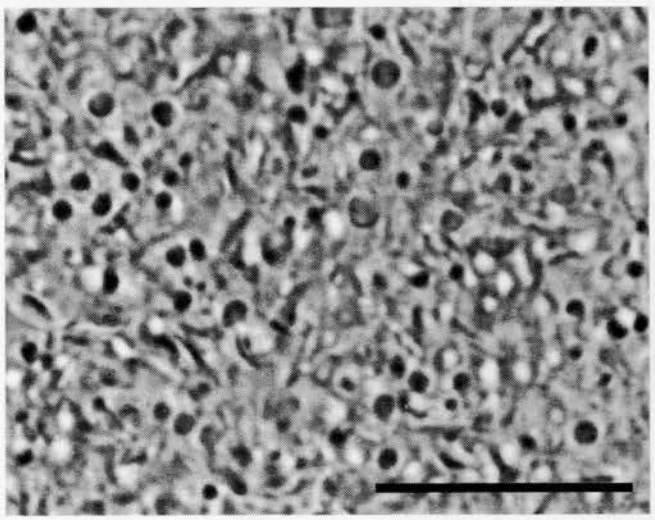
Die Heteropleren sind sehr formenreich und umfassen die **Laticiferen** und die **Gloeopleren** der herkömmlichen Einteilung. Da diese Bezeichnungen heute eine sehr weite Verbreitung finden und von den meisten Autoren fraglos angenommen werden, sollen sie in der hierarchischen Einteilung in der Klasse der Heteropleren als zwei historisch begründete **Kategorien** beibehalten werden. Diese sind allerdings schlecht gegeneinander abgegrenzt und zeigen eine erstaunliche morphologische und chemische Vielfalt. Der Unterschied zwischen den Laticiferen und den Gloeopleren beschränkt sich im Wesentlichen auf das Verhalten verletzter Hyphen. Der Inhalt der Laticiferen fliesst ungehindert aus und Pilze mit Laticiferen können milchen, wenn sie angebissen oder angeschnitten werden. Die gloeopleren Hyphen fliessen nicht oder nur in mikroskopischen Dimensionen aus, und Pilze mit gloeopleren Hyphen milchen nicht sichtbar. Das stark verringerte oder gar verhinderte Milchen ist vielleicht auf die Anwesenheit zahlreicher Septen, auf fehlende Elastizität der Hyphenwand oder auf die Zähflüssigkeit des Hypheninhaltes zurückzuführen. Die oft problematische Unterscheidung zwischen Laticiferen und Gloeopleren wird noch durch historisch bedingte Neigungen verschärft. Mykologen, die sich mit den "Aphyllophorales" befassen, sind geneigt, eine Sekrethyphe mit tropfigem Inhalt als gloeoplere Hyphe zu bezeichnen, während die Mykologen der "Agaricales" eher "Laticiferen" benützen. Die Sekrethyphen von *Lentinellus* und *Auriscalpium* werden von KÜHNER (1980: 643) Laticiferen, von JÜLICH (1981: 149,152) und BOIDIN (1958:440) hingegen gloeoplere Hyphen genannt, um nur zwei Beispiele zu nennen. Wie fragwürdig der Unterschied zwischen Laticiferen und den gloeopleren Hyphen sein kann, kommt auch deutlich im wechselhaften Verhalten einiger kleinerer *Lactarius*-Arten zum Ausdruck. Diese milchen gut, wenn sie bei warmem, feuchtem Wetter gesammelt werden; aber sie milchen schlecht oder gar nicht, wenn sie bei kaltem oder trockenem Wetter gesammelt werden. Andere Milchlinge lassen in der Jugend reichlich Milch

ausfliessen, nicht aber im Alter (z. B. *Lactarius serifluus, L. helvus,* nach NEUHOFF 1956). Es ist zwar technisch möglich, die Sekrethyphen solcher Pilze als "Laticiferen, die nur unter günstigen Verhältnissen milchen können" oder als "milchende Gloeopleren" zu bezeichnen; aber eine solche Lösung ist unbefriedigend. Sie Heteropleren zu nennen, also einen übergeordneten Begriff zu verwenden, umgeht diese Schwierigkeit.

Der Latex und die Laticiferen

Die Bezeichnung Laticiferen (gelegentlich auch «Lactiferen») stammt von französisch schreibenden Autoren (DE SEYNES 1863 «vaisseaux laticifères», 1874; BOUDIER 1866; PATOUILLARD 1887; FAYOD 1889) und wurde allgemein übernommen. Alle diese Autoren verstanden die Laticiferen als Leitungsgefässe im Sinne von CORDA (1839).

Wird ein frischer Fruchtkörper der Gattung *Lactarius* angeschnitten, so fliesst in der Regel ein milchartiger, manchmal farbiger **Latex** aus, der denn auch der Gattung zu ihrem Namen verhalf. Im Mikroskop zeigt sich ein milchiger, weisser Latex als Emulsion feinster, farbloser Kügelchen (und oft auch anders geformter Teilchen) von 0,3-1,5 µm Durchmesser (Fig. 2.72). Der Latex enthält neben den charakteristischen Teilchen noch Zellorganellen, von denen die Kerne am besten sichtbar gemacht werden können. KÜHNER (1980: 587) färbte Latex von *Mycena* wie Blutausstriche mit der Giemsa-Methode und konnte zahlreiche Kerne finden. Der ausgeflossene Latex mancher Milchlingsarten zeigt unter dem Mikroskop ein dynamisches Verhalten: Innerhalb weniger Sekunden bis Minuten nach dem Ausfliessen entstehen aus den Kügelchen kleine Kristalle. Diese Kristallisation ist nicht auf einen Wasserverlust zurückzuführen, denn sie findet auch in grossen Tropfen oder zwischen Objektträger und Deckglas statt, lange bevor der Latex austrocknet, oder sie kann auch im Innern von Heteropleren in Schnitten von Basidiomen beobachtet werden. Sie zeugt vielmehr von chemischen Umwandlungen. Solche wurden von CAMAZINE & LUPO (1984), STERNER & al. (1985) und STERNER & ANKE (1995) beschrieben und machen es wahrscheinlich, dass der Latex einen gewissen Schutz vor pilzfressenden Tieren bieten kann, da nach dem Ausfliessen der Milch scharf schmeckende



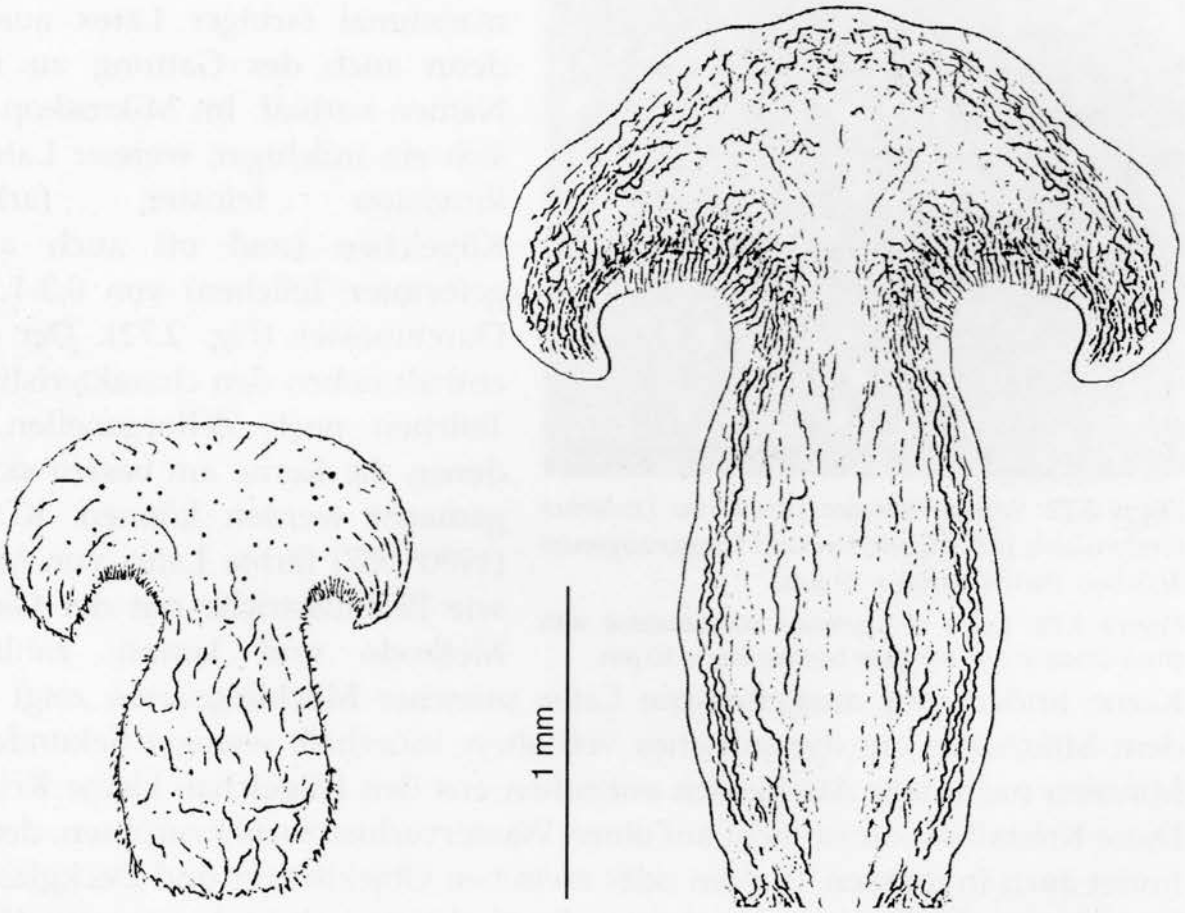
Figur 2.72: Ausgeflossener Latex von *Lactarius scrobiculatus* mit Kügelchen und langgezogenen Teilchen. Strichmarke = 10 µm.

Figure 2.72: Latex of *Lactarius scrobiculatus* with small droplets and elongate bodies. Bar = 10 µm.

und irritierende Substanzen synthetisiert werden. Deren Abwesenheit im intakten Pilzgeflecht schützt den Pilz vor einer Selbstschädigung. Bisweilen färbt sich der ausgeflossene Latex innerhalb weniger Sekunden oder Minuten gelb, orange, grün, rosa, rot, violett, braun oder schwarz, was ebenfalls bedeutet, dass im freigesetzten Latex chemische Umsetzungen ablaufen.

Nicht nur die Lactarien, sondern auch einige Arten von *Mycena, Stereum, Bondarzewia, Megalocystidium* und *Fistulina* lassen bei Verletzung einen milchartigen oder opaleszierenden Latex ausfliessen (Dies hängt allerdings stark vom physiologischen Zustand des Pilzes ab und kann oft ausbleiben, besonders bei den rasch austrocknenden Krustenpilzen). Alle diese Pilze besitzen Milchhyphen im engeren Sinn, für die die historische Bezeichnung **Laticiferen** beibehalten wird.

Die Laticiferen der meisten Milchlinge treten knapp unter den Oberflächen (Hut, Stiel und Lamellen) gehäuft auf. Figur 2.73 zeigt diese Anordnung der Laticiferen in einem jungen Fruchtkörper von *Lactarius resimus* in einer histo-



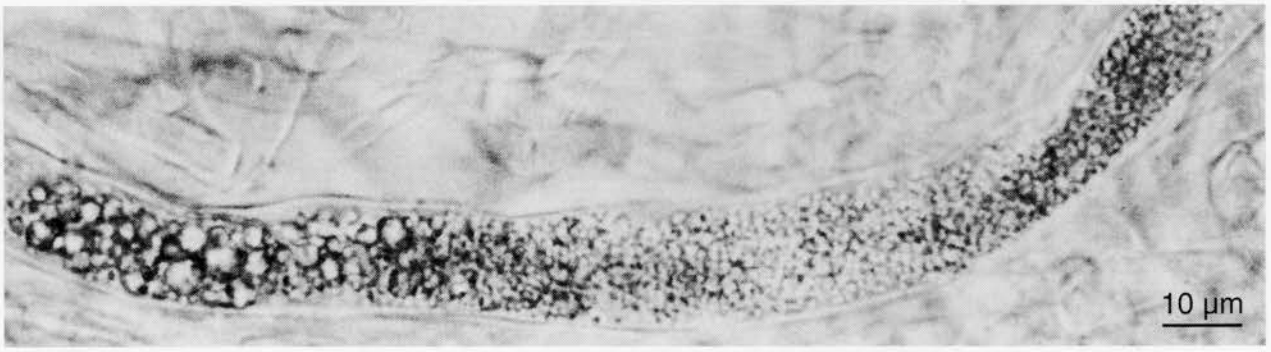
Figur 2.73: Anordnung der Laticiferen in einem ganz jungen und in einem etwas älteren Fruchtkörper von *Lactarius resimus* (oder *L. cilicioides*). Die Laticiferen sind erst etwa gleichmässig zerstreut angeordnet, später treten sie in einer subcorticalen Zone gehäuft auf. Historische Zeichnungen nach Istvanffi 1896, verändert.

Figur 2.73: Disposition of the laticiferous hyphae in a very young and in a somewhat older fruit body of *Lactarius resimus* (or *L. cilicioides*). At first the laticiferous hyphae are scattered throughout the context, later they are more frequent in a subcortical zone. Historical drawings.

rischen Abbildung. Bei älteren Fruchtkörpern wird die ungleiche Verteilung deutlicher. Im Extremfall werden die Heteropleren ganz auf die Oberfläche verlegt und das Deuteroplasma auf die Endzelle beschränkt. Solche Zellen werden dann oft "Dermatocystiden" genannt. Als Beispiel solchen Verhaltens können *Russula viscida* und *Russula integra* genannt werden, deren Stieloberflächen dicht von langgezogenen Zellen mit heteromorphem Deuteroplasma bedeckt sind, während die Stieltrama nur sehr wenige Heteropleren zeigt.

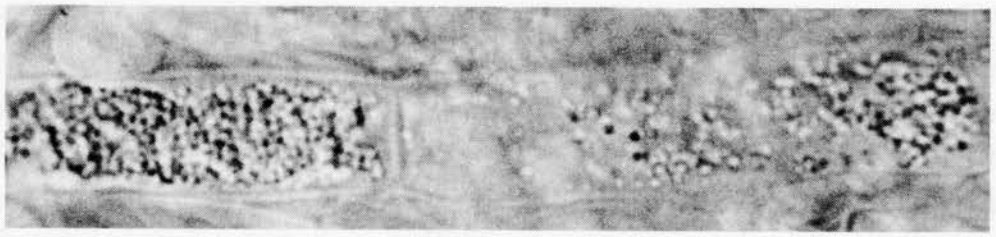
Das Deuteroplasma der Laticiferen (der Latex) ist mehr oder weniger dicht tropfig oder körnig und zugleich flüssig (Fig. 2.74-2.76). Die Zellkerne sind im Cytoplasma enthalten und können durch Färbung oder durch Anwendung anderer Methoden sichtbar gemacht werden (Fig. 2.77, 2.78). Der Inhalt der Laticiferen kann sich morphologisch verändern. So können die Tröpfchen durch Kristalle ersetzt werden, oder der Inhalt kann sich gelartig verfestigen, wobei oft Tröpfchen oder Kristalle in eine wolkige, oft leicht gelbliche Masse eingebettet werden. Seltener wird der tropfige Inhalt durch einen homogenen ersetzt. Dieses letzte Erscheinungsbild leitet zu den thrombopleren Hyphen mit homogen gallertigem Inhalt über. Es ist nicht ausgeschlossen, dass diese Veränderungen mit einem Absterben des betroffenen Hyphenteils einher gehen.

Der Inhalt der Laticiferen gerinnt nach DE BARY (1887: 299) beim Kochen oder wenn er mit Alkohol behandelt wird, und er kann mit mehreren Farb-



Figur 2.74: Lebende Laticifere von *Lactarius pubescens* mit tropfigem Deuteroplasma.
Figure 2.74: Living laticiferous hypha of *Lactarius pubescens* with guttulate deuteroplasma.

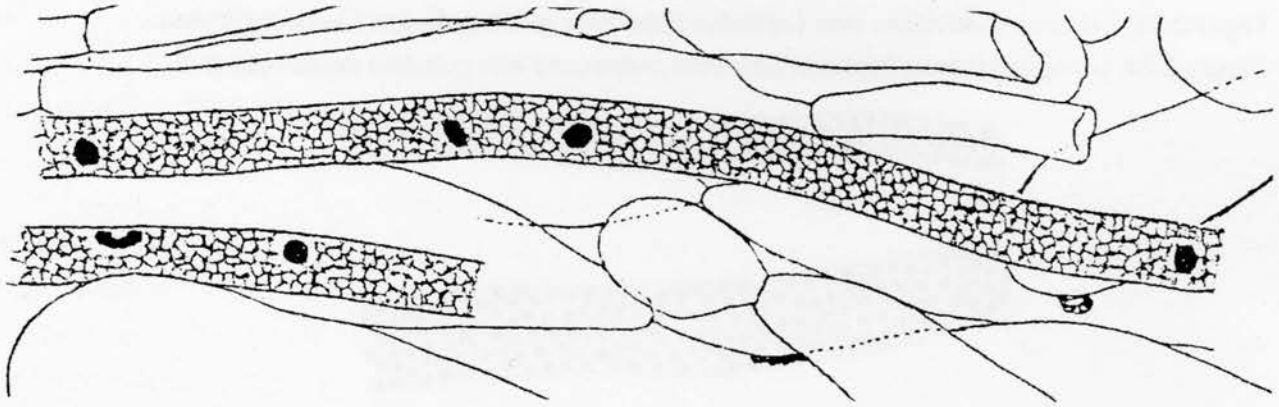
Figur 2.75: Mit Osmium imprägnierte Laticiferen von *Lactarius torminosus*, das tropfige Deuteroplasma zeigend. Nach Kühner 1980, verändert.
Figure 2.75: Osmium impregnated deuteroplasma of laticiferous hyphae of *Lactarius torminosus*.



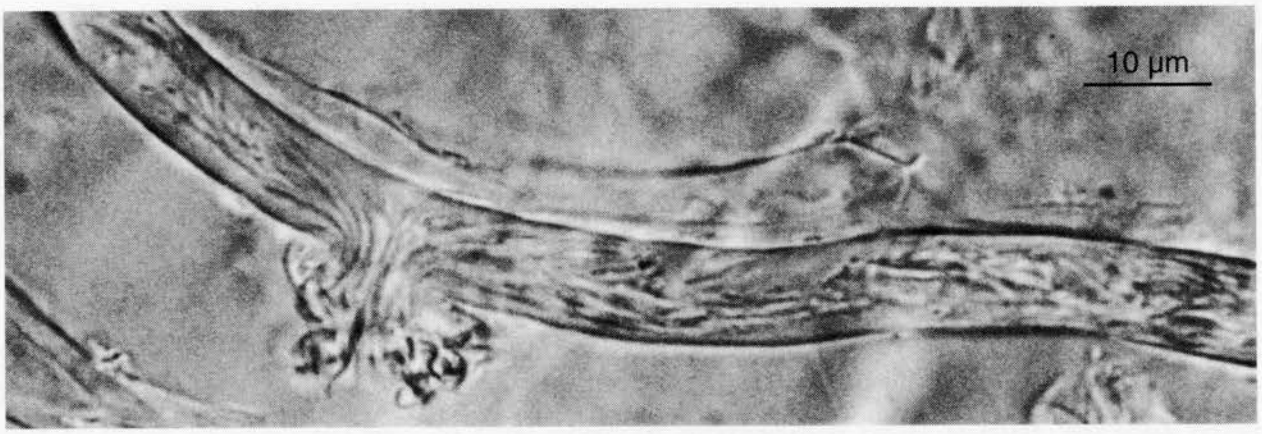
Figur 2.76: Lebende, septierte Laticifere, *Lactarius pubescens*.
Figure 2.76: Living, septate laticiferous hypha, *Lactarius pubescens*.

stoffen oder Reagentien angefärbt werden. BAMBEKE (1892a: 183-187) hat frische Handschnitte 5 bis 10 Minuten lang mit Osmiumtetroxid behandelt und nach Ehrlich-Biondi gefärbt. Die Laticiferen (und andere Sekrethyphen) färben sich nach dieser Methode rot und heben sich gut vom blass grün bis graugrün gefärbten Hintergrund ab; aber die Kerne sind nicht besonders hervorgehoben. So wie BAMBEKE fand auch KÜHNER (1980: 584), dass nur Osmiumtetroxid das körnige Aussehen der Laticiferen gut fixiert. Ein Aufenthalt von mindestens 24 Stunden in der Osmiumtetroxidlösung schwärzt den Inhalt, so dass die Tröpfchen auch ohne nachfolgende Färbung deutlich sichtbar werden (Fig. 2.75). Die Laticiferen der rotmilchenden Reizker (*Lactarius deliciosus* und verwandte Arten) färben sich sowohl in einer Jodlösung als auch in verdünnter Schwefelsäure dunkelbraun (WEISS 1885, MASSEE 1887) und in 1%iger Goldchloridlösung nach einigen Minuten blauschwarz (WEISS 1885), doch ist diese Reaktion etwas launisch.

Figur 2.77: Kernpaar in einer opaleszierenden Laticifere von *Fistulina hepatica*.
Figure 2.77: Paired nuclei in an opalescent laticiferous hypha of *Fistulina hepatica*.



Figur 2.78: Laticiferen aus dem Hut von *Mycena erubescens*, die Kerne durch Färbung sichtbar gemacht. Nach Kühner 1926, verändert.
Figure 2.78: Laticiferous hyphae from the pileus of *Mycena erubescens*, with stained nuclei.



Figur 2.79: Abgestorbene Laticifere mit verhärtetem und z.T. kristallinem Deuteroplasma, das durch eine kleine Verletzung der Hyphenwand nach aussen quillt und dadurch einen Innendruck anzeigt. *Lactarius pubescens.*

Figure 2.79: Dead laticiferous hypha with hardened and partially crystallized deuteroplasma oozing out through a puncture in the hyphal wall indicating a turgor pressure withing the cell. *Lactarius pubescens.*

Die Laticiferen sind oft, jedoch nicht immer auf lange Strecken querwandlos. Die Häufigkeit der Septen schwankt wohl von Art zu Art und auch mit dem Alter der Fruchtkörper. HOFFMANN (1861: 14) fand sie bei *Lactarius mitissimus*, nachdem der Latex ausgeflossen war, WEISS (1885: 193) sah "in ganz jungen" Fruchtkörpern eines rotmilchenden Reizkers ("*Lactarius deliciosus*" genannt) Laticiferen mit zahlreichen Septen, und KÜHNER (1980: 581) fand Septen bei *Lactarius torminosus*. Auch beim verwandten *L. pubescens* sind septierte Laticiferen häufig (Figur 2.76). Während WEISS der Meinung war, die reifen Laticiferen gingen aus Verschmelzung vieler Zellen unter Auflösung der Septen hervor, waren ISTVANFFI & JOHAN-OLSEN (1887) der Ansicht, dass die Septen "in einem späteren Alter" auftreten. Neuere Untersuchungen darüber fehlen, doch können in etwa 2 mm hohen Primordien von *Lactarius deterrimus* tatsächlich Laticiferen mit zahlreichen Septen gefunden werden. Diese liegen aber mit 31 bis 42 µm Abstand beträchtlich weiter auseinander, als WEISS für seine wahrscheinlich noch jüngeren Fruchtkörper angegeben hat (CLÉMENÇON, unveröffentlicht). Damit muss an die Möglichkeit gedacht werden, dass die Laticiferen durch enorme Zellstreckung entstehen, was das Vorkommen weit auseinanderliegender Septen in ausgewachsenen Milchhyphen zwangslos erklären würde.

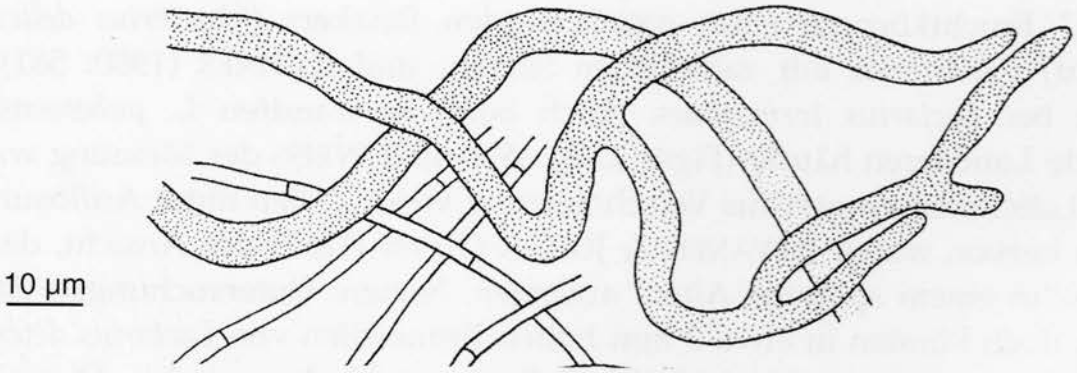
Die Wand der Laticiferen ist oft etwas dicker als die der generativen Hyphen und oft auch stärker metachromatisch, doch gibt es auch orthochromatische Laticiferenwände. KINDERMANN (1901) entdeckte, dass die Laticiferenwand von *Stereum rugosum* nach Behandlung mit kochender Kalilauge in Chlorzinkjod eine violettblaue Färbung annimmt, eine Reaktion, die den andern Hyphen dieses Pilzes fehlen soll (KINDERMANN hat seinen Pilz *Stereum sanguinolentum* genannt, aber nach HÖHNEL & LITSCHAUER (1908) soll es sich um *Stereum rugosum* gehandelt haben). Nach BONORDEN (1858),

HOFFMANN (1861: 14), WEISS (1885: 189), BAMBEKE (1892a: 195; 1892c: 475) und OEHM (1931a: 128) ist die Wand elastisch und durch einen Innendruck gespannt gedehnt; aber auch hier fehlen kritische Beobachtungen. Wird ein Basidiom angebissen oder angeschnitten, so entleeren sich die verletzten Laticiferen, wobei ihr Durchmesser abnehmen soll.

Gloeoplere Hyphen

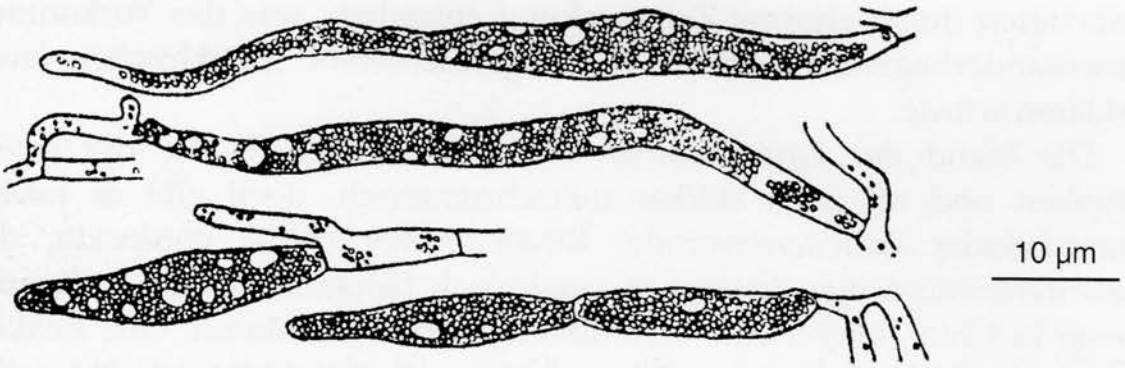
DONK (1967: 49) möchte seinen Ausdruck gloeoplere Hyphen auf die septenlosen Gloeopleren beschränken: "These hyphae should not be confused with septate, thin-walled generative hyphae that in certain species may at first be filled with a similar or even the same contents as gloeoplerous hyphae, although intermediate forms are known to exist." PETERSEN (1975: 15) nennt deshalb die septierten Gloeopleren "gloeoplerisierte generative Hyphen". Dieser Unterschied wird aber von den meisten Autoren nicht mehr gemacht. Unseptierte und septierte Gloeopleren kommen sowohl in Mycelien (Fig. 2.80 - 2.82) als auch in Fruchtkörpern vor.

Das Deuteroplasma der meisten Gloeopleren ist dicht heteromorph, seltener ist es verdünnt (Fig. 2.82). Das dichte Sekret der Gloeopleren ist zäher und



Figur 2.80: Unseptierte, fein tropfige Gloeopleren in Mycelkulturen von *Phellinus ralunensis*. Links einige vegetative Hyphen. Nach Adaskaveg & al. 1991, verändert.

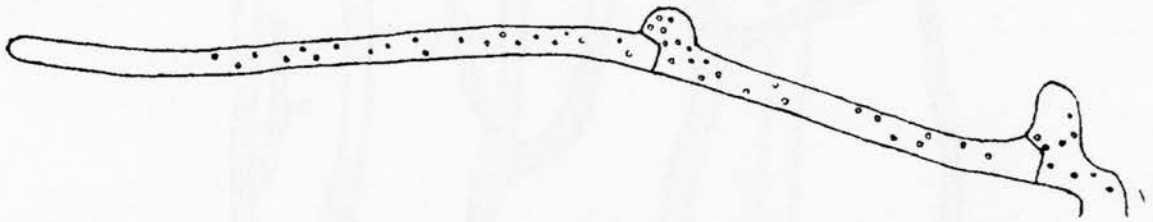
Figure 2.80: Densely guttulate, non-septate gloeoplerous hyphae from a mycelial culture of *Phellinus ralunensis*. Some vegetative hyphae in the lower left.



Figur 2.81: Septierte Gloeopleren in Mycelkulturen von *Auriscalpium vulgare*. Nach Chu 1950, verändert.

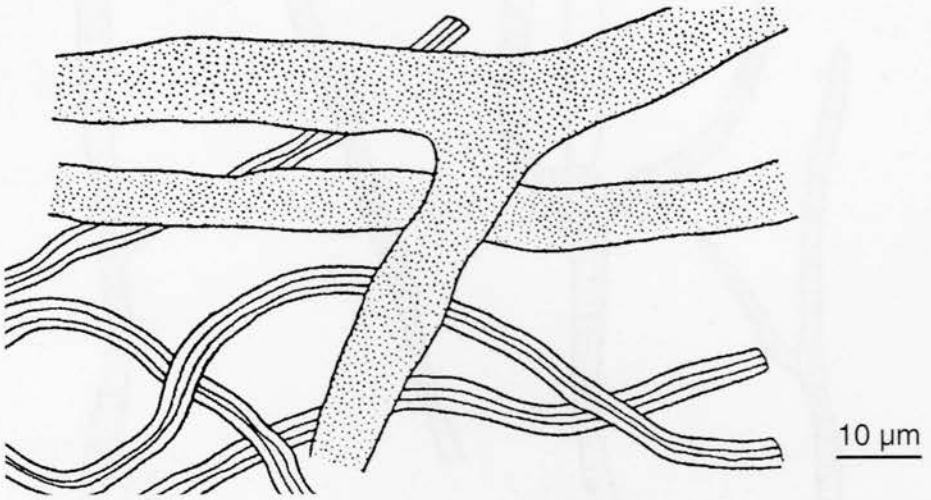
Figure 2.81: Septate gloeoplerous hyphae in a mycelial culture of *Auriscalpium vulgare*.

dickflüssiger als das der Laticiferen. Bei Verletzung der Hyphenwand fliesst es nur spärlich, meist nur in mikroskopischen Dimensionen aus (Fig. 2.84). Soweit bekannt enthalten die Gloeopleren Kerne (Fig. 2.86, 2.87).



Figur 2.82: Gloeoplere Hyphe mit verdünntem Deuteroplasma im Mycelium von *Lentinellus castoreus* Nach Kühner 1980, verändert. Ähnliche Heteropleren kommen auch in Fruchtkörpern der Gattung *Entoloma* vor.

Figure 2.82: Gloeoplerous hypha with dilute deuteroplasma from the mycelium of *Lentinellus castoreus.* A similar type of heteroplerous hyphae also occurs in the fruit bodies of the genus *Entoloma.*

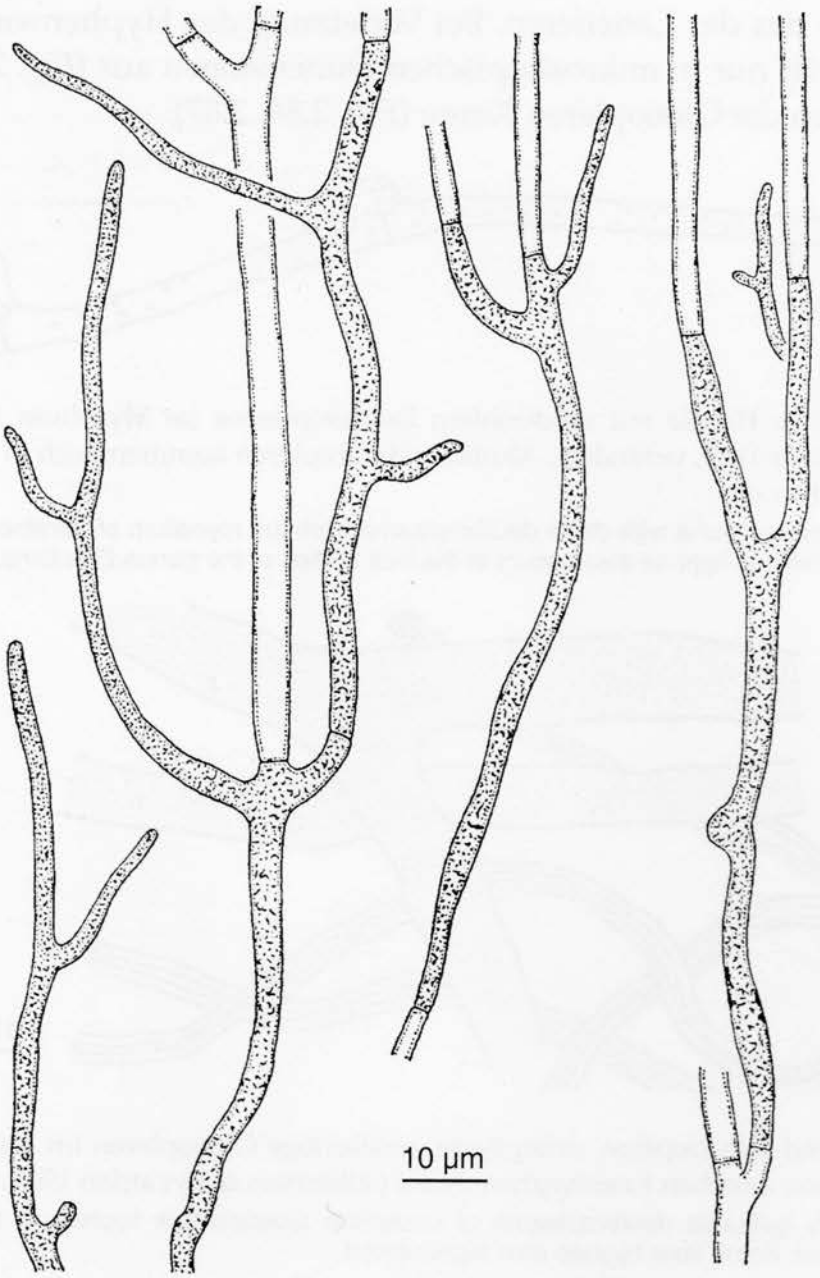


Figur 2.83: Dicht und fein tropfige, unseptierte, weitlumige Gloeopleren im Fruchtkörper von *Wrightoporia avellanea*, daneben Faserhyphen. Nach Gilbertson & Ryvarden 1987, verändert.

Figure 2.83: Densely guttulate deuteroplasma of unseptate gloeoplerous hyphae in the fruit body of *Wrightoporia avellanea.* Some fibre hyphae also represented.

Figur 2.84: Das zähflüssige Deuteroplasma ist aus einer gebrochenen gloeopleren Hyphe von *Lentinellus cochleatus* ausgeflossen. Phasenkontrast.

Figure 2.84: A broken gloeoplerous hypha of *Lentinellus cochleatus* releases some of its subgelatinous deuteroplasma. Phase contrast.

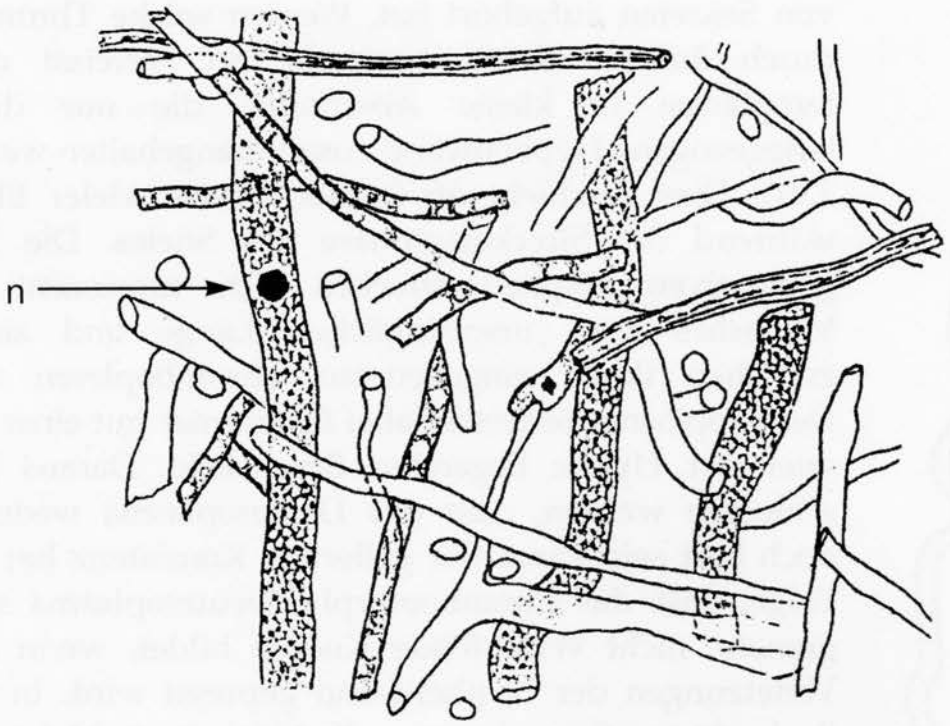


Figur 2.85: Gloeoplere Hyphenabschnitte im Fruchtkörper von *Gomphus flabellatus*. Nach Corner 1966 b.

Figure 2.85: Gloeoplerous hyphal segments in the fruit body of *Gomphus flabellatus*.

Figur 2.86: Durch Färbung mit Bisbenzimid und UV-Fluoreszenzmikroskopie sichtbar gemachte Kerne in einer gloeopleren Hyphe von *Lentinus adhaerens*.

Figure 2.86: Nuclei in a gloeoplerous hypha of *Lentinus adhaerens*. UV-fluorescence after staining with bisbenzimide.



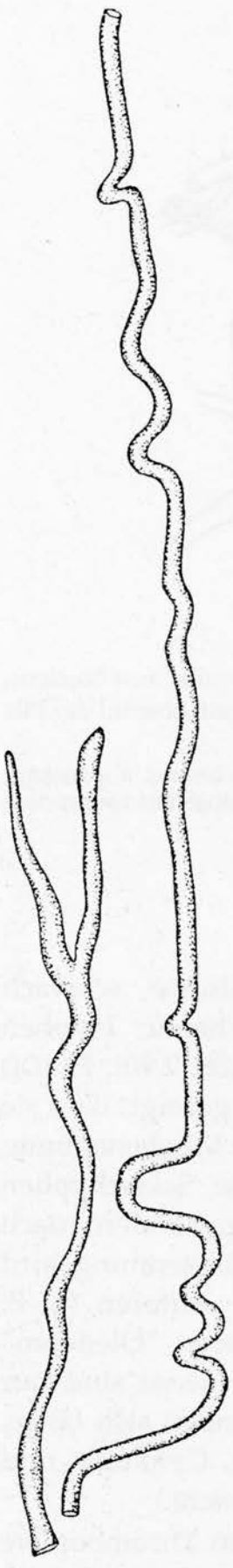
Figur 2.87: Nicht septierte Gloeopleren in der Huttrama von *Lentinellus ursinus*. n = Nucleus, Haematoxylinfärbung. Nach Kühner 1926 (der diese Hyphen Laticiferen nennt, obwohl der Pilz nicht milcht).

Figure 2.87: Non septate gloeoplerous hyphae from the pileus trama of *Lentinellus ursinus*. n = nucleus, stained with hematoxylin. From Kühner 1926 who calls these hyphae laticiferae, although this fungus does not bleed when bruised.

DIE THROMBOPLEREN

Bei vielen Agaricalen werden im Fruchtkörpergeflecht dünne, schwach gelbliche, oft krampfaderartig gewundene, stark lichtbrechende Hyphen angetroffen, die aussehen, als wären sie mit Öl gefüllt (Fig. 2.88, 2.90). FAYOD (1889) hat sie deshalb "Oleiferen" genannt; aber bald hat sich gezeigt, dass sie keine nachweisbare Mengen Öl führen. Um diese oft bedauerte Missbenennung zu korrigieren, hat CLÉMENÇON (1994) vorgeschlagen, diese Sekrethyphen nicht nach ihrer vermuteten chemischen Zusammensetzung, sondern nach ihrem gelartigen Inhalt "Thrombopleren" zu nennen. Eine Neubenennung wird auch durch den Umstand gerechtfertigt, dass verschiedene Autoren (z. B. GLUCHOFF & al. 1983) ölführende, aber heterogene Heteropleren "Oleiferen" nennen, so dass dieser Ausdruck zweideutig geworden ist. Meist sind nur kürzere Hyphenabschnitte thrombopler geworden, seltener finden sich lange, querwandlose Hyphen. Es ist sehr wenig über die Chemie, Cytologie und Funktion der Thrombopleren bekannt. Verletzte Pilze milchen nicht.

Das homogene, thrombomorphe Deuteroplasma einer reifen Thromboplere ist gelartig starr. Solche Thrombopleren gelten als abgestorbene Hyphen, da in ihnen keine Kerne nachgewiesen werden können, und da die Ausscheidung



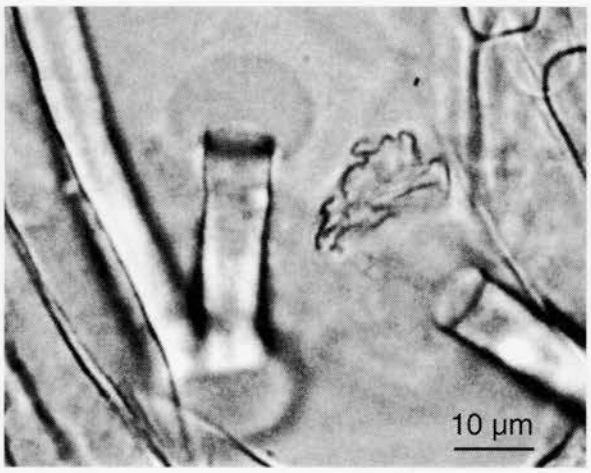
von Sekreten aufgehört hat. Werden solche Thrombopleren durch äussere Kräfte gestreckt, so zerreisst das Deuteroplasma in kleine Abschnitte, die nur durch die langgezogene Hyphenwand zusammengehalten werden (Fig. 2.91). Dies geschieht oft in den Stielen vieler Blätterpilze während der Streckungsphase des Stieles. Die lebenden, generativen Hyphen strecken sich turgeszent um ein Vielfaches ihrer ursprünglichen Länge und ziehen die zwischen ihnen eingebetteten Thrombopleren mit. Das Deuteroplasma zerreisst dabei fast immer mit einer scharfen, quer zur Hyphe liegenden Bruchstelle. Daraus kann geschlossen werden, dass das Deuteroplasma weder flüssig, noch hart sein kann. Die gallertige Konsistenz hat auch zur Folge, dass das thrombomorphe Deuteroplasma scharf begrenzte, nicht verlaufende Knöpfe bildet, wenn es durch Verletzungen der Hyphenwand gepresst wird. In gewissen Beobachtungsflüssigkeiten, z.B. Milchsäure, Melzer und oft auch Kalilauge, platzt die Hyphenwand mancher Thromboplere quer auf. An solchen Stellen tritt das thrombomorphe Deuteroplasma kissenförmig oder knopfförmig nach aussen, was wiederum darauf hindeutet, dass ein gewisser Innendruck herrscht und dass das Sekret gallertig ist (Fig. 2.89, 2.92).

Bei den thrombopleren Hyphen tritt besser als bei allen andern Sekrethyphen zu Tage, dass meist nicht ganze Hyphen, sondern nur Hyphenabschnitte, ja oft sogar nur Teile einer Hyphenzelle sekretorisch sind. Oft wird dabei deutlich, dass das homogene Sekret durch Zusammenfliessen von Tröpfchen oder Körnchen zustande gekommen ist. In solchen Zellen wechselt das Aussehen des Deuteroplasmas von heteromorph oder meromorph zu thrombomorph, und zugleich wechselt oft auch das chemische und färberische Verhalten.

Thrombomorphes Deuteroplasma ist selten farblos (z.B. bei *Panaeolus semiovatus*); meist reicht seine Farbe von blass gelblich über falb, ocker und braun zu dunkelbraun (z.B. bei *Inocybe jurana* und *Cortinarius hemitrichus*), oder von grünlich gelb zu leuchtend zitronengelb (z.B. *Tricholoma sulphureum*).

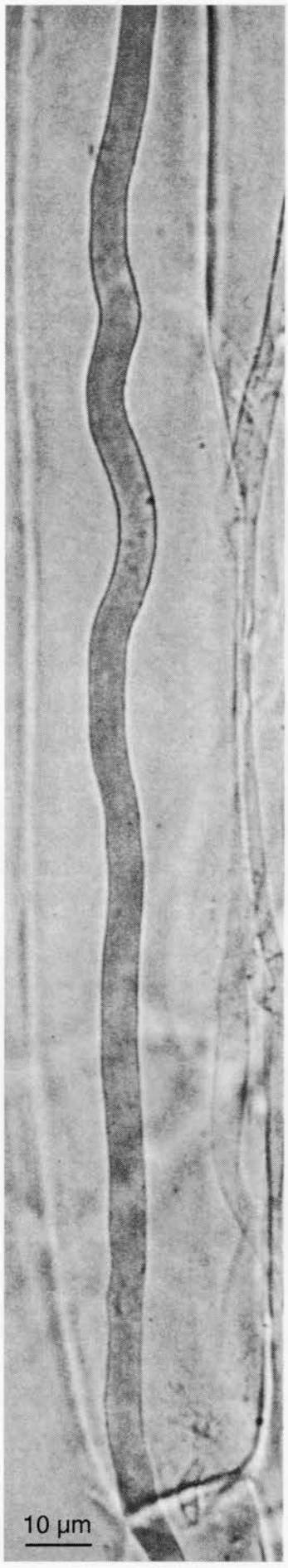
Figur 2.88: Thromboplere Hyphen im Basidiom von *Phaeocollybia lugubris*. Nach Heim 1931, verändert.

Figure 2.88: Thromboplerous hyphae in the basidiome of *Phaeocollybia lugubris*.



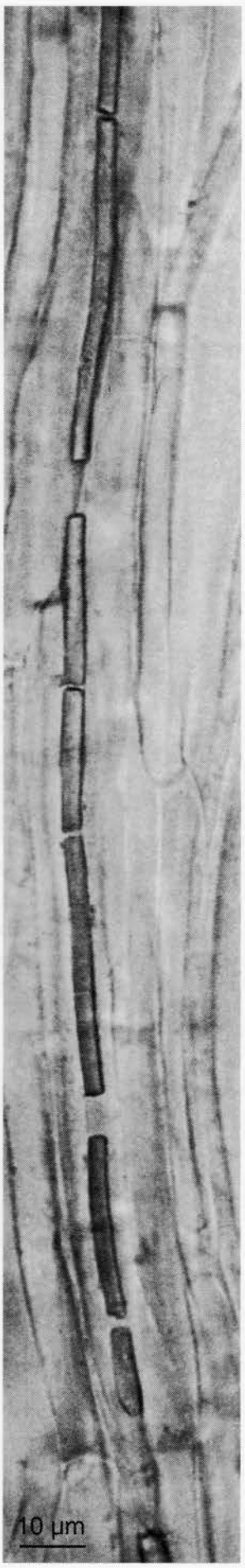
⇑ **Figur 2.89**: Zerbrochene Thromboplere mit kissenförmig herausgequollenem, gallertigem, farblosem Deuteroplasma. *Chroogomphus helveticus*, KOH 5%.

Figure 2.89: Broken thromboplerous hypha with colourless, gelatinous deuteroplasma oozing out. *Chroogomphus helveticus*. KOH 5%



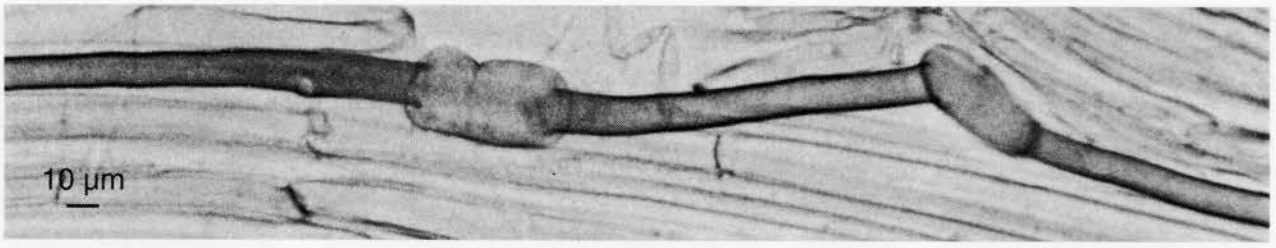
⇐ **Figur 2.90**: Blass bräunliche Thromboplere mit homogenem bis stellenweise leicht heterogenem Deuteroplasma, Stielmitte, *Mycena inclinata*. KOH 5%.

Figure 2.90: Pale brown thromboplerous hypha with homogeneous to slightly heterogeneous deuteroplasma, from the stipe of *Mycena inclinata*, KOH 5%.



⇒ **Figur 2.91**: Thromboplere mit gelbem, gallertigem, quer zerrissenem Deuteroplasma, dessen Fragmente durch die (hier unsichtbare) Hyphenwand zusammengehalten werden. Stiel, *Tricholoma sulphureum*, in Wasser beobachtet.

Figure 2.91: Thromboplerous hypha from the stipe of *Tricholoma sulphureum* with yellow, gelatinous deuteroplasma transversely broken into discrete fragments hold together by the (invisible) hyphal wall. Observed in water.

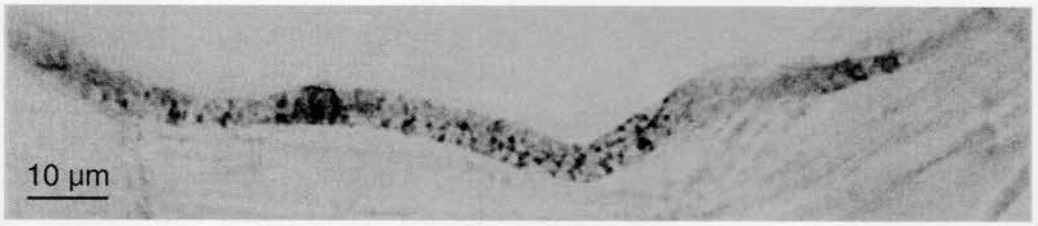


Figur 2.92: Thromboplere aus dem Stiel von *Oudemansiella radicata* (= *Xerula radicata*) in Melzers Lösung beobachtet: Die Hyphenwand ist stellenweise geplatzt und das gallertige Deuteroplasma aufgequollen.

Figure 2.92: Thromboplerous hypha from the stipe of *Oudemansiella (Xerula) radicata* in Melzer's solution: the hyphal wall is locally broken allowing the gelatinous deuteroplasma to swell considerably.

Figur 2.93: Thromboplere Hyphe aus dem Stiel von *Amanita citrina* mit fast farblosem Deuteroplasma mit Übergang vom thrombomorphen (th) zum meromorphen (me), körnigen Zustand. In Wasser beobachtet.

Figure 2.93: Thromboplerous hypha from the stipe of *Amanita citrina* showing a gradual change from a thrombomorphic (th) to a meromorphic (me), granular condition of the deuteroplasma. Observed in water.



Figur 2.94: Meromorphes, körniges, braunes Deuteroplasma einer Thromboplere vom Stiel von *Cortinarius hemitrichus*, in Wasser beobachtet.

Figure 2.94: Granular, meromorphic, brown deuteroplasma in a thromboplerous hypha from the stipe of *Cortinarius hemitrichus*, observed in water.

CHEMISCHES UND FÄRBERISCHES VERHALTEN DES DEUTEROPLASMAS

Verschiedene chemische Reaktivitäten sind bekannt geworden, und es werden immer wieder weitere entdeckt. Sie entsprechen wahrscheinlich physiologischen Anpassungen an verschiedene Umweltfaktoren im Laufe der phylogenetischen Entwicklung. Im mykologischen Laboratorium werden sie aber durch unnatürliche Reaktionen sichtbar gemacht, die keine Beziehung zur biologischen Wirklichkeit haben, z.B. durch die Farbreaktion mit Aldehyd-Schwefelsäuregemischen, mit Jodlösungen oder mit Toluidinblau. Die chemische Reaktivität mit ein und demselben Reagens geht von fehlend über schwach zu ausgeprägt. Die verschiedenen Kombinationen der Reaktionsresultate erlauben eine grosse Anzahl Chemotypen zu unterscheiden, doch zeichnen sich einige **allgmeine Tendenzen** ab. **A)** Die Tröpfchen des heteromorphen Deuteroplasmas zeigen oft eine positive Reaktion mit Goldchlorid, Chlorzinkjod, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure, und sie färben sich kaum mit Toluidinblau, Baumwollblau und Patentblau, jedoch oft mit Sudan III. Die Grundsubstanz des Deuteroplasmas verhält sich oft anders und färbt sich oft mit Toluidinblau, Baumwollblau und Patentblau, nie aber mit Sudan III. **B)** Das thrombomorphe Deuteroplasma zeigt selten eine postive Reaktion mit Goldchlorid, Chlorzinkjod, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure. Es färbt sich meist mit Toluidinblau, Baumwollblau und Patentblau, jedoch nie mit Sudan III. **C)** Rutheniumrot färbt heteromorphes und thrombomorphes Deuteroplasma mit wenigen Ausnahmen stark rot.

Melzers Lösung: Der Inhalt der Sekrethyphen kann olivbraun oder goldbraun bis schwarzbraun werden, die Wand kann amyloid, dextrinoid oder ampelochroid sein. Eine gelbe Färbung infolge Anreicherung des Jodes wird als negative Reaktion gewertet.

Beispiele: Das Deuteroplasma von *Lactarius deterrimus* und *L. semisanguifluus* wird dunkelbraun bis schwarzbraun, von *Lactarius salmonicolor* olivbraun.

Ungefärbt bleibt das Deuteroplasma der allermeisten untersuchten Arten, z. B. *Amanita muscaria, Boletus cavipes, Clavulina cristata, Clitocybe pithyophila, Collybia butyracea, Coprinus atramentarius, Hygrophorus pustulatus, Hypholoma fasciculare, Inocybe geophylla, Lactarius glyciosmus, L. mitissimus, L. rufus, L. volemus, Lentinellus cochleatus, Megacollybia platyphylla, Pluteus atricapillus, Russula emetica, R. ochroleuca, Sarcodon imbricatum, Tricholomopsis rutilans.*

Chlorzinkjod (Schulzes Lösung): Das Deuteroplasma kann goldbraun bis schwarzbraun werden, die Wand kann amyloid, dextrinoid oder ampelochroid sein. Eine gelbe Färbung infolge Anreicherung des Jodes wird als negative Reaktion gewertet. Schulze und Melzer sind nicht gleichwertig; denn sie geben oft verschiedene Resultate.

Beispiele: *Chroogomphus helveticus* zeigt in Chlorzinkjod rotbraunes Deuteroplasma, und die Wand der Sekrethyphen ist oft amyloid inkrustiert.

Das Deuteroplasma der folgenden Arten zeigt tabakbraune bis dunkelbraune Sekrettropfen oder Schollen: *Lactarius alpinus, L. controversus, L. glyciosmus, L. mitissimus, L. piperatus, L. pubescens, L. rufus, L. subdulcis, Lentinellus cochleatus, L. flabelliformis, Russula cyanoxantha, R. emetica, R. integra, R. mairei, R. nana, R. norvegica, R. ochroleuca, R. queletii, R. rosacea, R. viscosa.*

Ungefärbt bleibt das Deuteroplasma von *Amanita vaginata, Clitocybe gibba, Coprinus atramentarius, Collybia butyracea, Sarcodon imbricatum, Lactarius picinus, L. scrobiculatus, L. volemus, Mycena pelianthina, Russula chloroides.*

Kalilauge (5% KOH): Das Deuteroplasma der meisten Sekrethyphen ändert sein Aussehen in Laugen nicht, selten wird es in Kalilauge gelb. Der blass grünlich gelbe Inhalt der Thrombopleren von *Hypholoma sublateritium* wird fast augenblicklich aufgelöst, nicht aber derjenige von *Hypholoma capnoides, H. epixanthum, H. fasciculare* und *H. marginatum*, der eine intensiv gelbe, zitronengelbe, goldgelbe oder löwengelbe Farbe annimmt, wie dies auch die Thrombopleren von *Stropharia semiglobata* und mancher Arten der Gattung *Pholiota* tun. Die Thrombopleren von *Pholiota spumosa* hingegen werden in Lauge kräftig rotbraun. Alle genannten Pilze sind Strophariaceen; aber die gelbe KOH-Reaktion ist nicht auf diese Familie beschränkt. Die Thrombopleren von *Inocybe pudica* (Cortinariaceen) werden in Laugen ebenfalls intensiv zitronengelb.

Eisen(III)chlorid gibt oft eine olivliche, braungrüne bis graugrüne, seltener rötlich-falbe Färbung des Deuteroplasmas. Gelbe Färbung gilt als negativ.

Beispiele: Der Inhalt der Sekrethyphen von *Collybia butyracea, Clavariadelphus pistillaris, Fistulina hepatica* und *Stereum sanguinolentum* wird graugrünlich oder blass olivlich; das thrombomorphe Deuteroplasma von *Inocybe pudica* wird rötlich falb und ist von der Eigenfarbe deutlich verschieden.

Ungefärbt bleibt das Deuteroplasma der allermeisten untersuchten Arten, z.B. *Amanita muscaria, Boletus cavipes, Clavulina cristata, Clitocybe pithyophila, Coprinus atramentarius, Hygrophorus pustulatus, Hypholoma fasciculare, Inocybe geophylla, Lactarius glyciosmus, L. mitissimus, L. rufus, L. volemus, Lentinellus cochleatus, Megacollybia platyphylla, Pluteus atricapillus, Russula emetica, R. ochroleuca, Sarcodon imbricatum, Tricholomopsis rutilans.*

Goldchlorid (eigentlich Tetrachlorgoldsäure) wird von einigen Sekreten zu kolloidalem Gold reduziert, so dass der Hypheninhalt mehr oder weniger dunkelblau bis schwarz feinkörnig wird. Die Reaktion ist aber oft launisch und gelingt meist nur bei ganz frischen Pilzen, oft nur nach Erhitzen.

Beispiele: Diese Reaktion wurde von WEISS (1885) bei einem rotmilchenden *Lactarius* entdeckt, ist aber recht verbreitet. Sie findet sich auch bei *Lactarius acerrimus, L. chrysorrheus, L. circellatus, L. deterrimus, L. salmonicolor, L. subdulcis, L. rufus, Lentinellus cochleatus* (rasch, auch bereits bei Zimmertemperatur), *Mycena pelianthina, Russula integra, R. mairei, R. rosacea, R. viscosa.*

Die meisten untersuchten Arten bleiben ohne solche Reaktion mit Goldchlorid, z.B. *Amanita vaginata, Boletinus cavipes, Clitocybe gibba, Collybia butyracea, Coprinus atramentarius, Hypholoma fasciculare, Lactarius scrobiculatus, L. volemus, Pluteus atricapillus, Russula cyanoxantha, R. emetica, R. ochroleuca, Sarcodon imbricatum.*

Silberammin wird von einigen heteromorphen oder thrombomorphen Sekreten zu kolloidalem Silber reduziert, wodurch das Deuteroplasma lederbraun, rotbraun, dunkelbraun oder fast schwarz wird. Meist ist kurzes Aufkochen des Präparates nötig, um die Reaktion deutlich werden zu lassen.

Beispiele von Pilzen mit braun färbendem Deuteroplasma sind: *Amanita muscaria, A. solitaria, A. vaginata, A. virosa, Collybia butyracea, Cortinarius mucosus, C. splendens, Gymnopilus hybridus, Hygrophorus pustulatus, Hypholoma capnoides, H. sublateritium, Inocybe fibrosa, I. jurana, Lactarius alpinus, L. bresadolianus, L. chrysorrheus, L. picinus, L. pterosporus, L. rufus, L. volemus, Megacollybia platyphylla, Mycena inclinata, M. pelianthina, M. sanguinolenta, Pholiota spumosa, Russula cyanoxyntha, R. emetica, R. queletii, R. viscosa, Sarcodon imbricatum, Stropharia semiglobata, Tricholoma sulphureum.*

Beispiele von Pilzen mit nicht färbendem Deuteroplasma sind: *Amanita crocea, Boletinus cavipes, Chroogomphus helveticus, Clavulina cristata, Clitocybe gibba, C. pithyophila, Coprinus atramentarius, Cortinarius caninus, C. favrei, Gomphidius glutinosus, Hygrocybe konradii, Hypholoma epixanthum, H. fasciculare, H. marginatum, Inocybe friesii, I. geophylla, I. pudica, Lactarius acerrimus, L. circellatus, L. controversus, L. deterrimus, L. glyciosmus, L. mitissimus, L. nanus, L. piperatus, L pseudouvidus, L. salmonicolor, L. scrobiculatus, L. subdulcis, L. pubescens* (einige Sekrethyphen stellenweise braun), *Leucoagaricus pudicus, Mycena metata, M. viscosa, Panaeolus semiovata, Pluteus atrocapillus, Russula chloroides, R. integra, R. nana, R. norvegica, R. ochroleuca, R. rosacea.*

Kaliumpermanganat ist ein weiteres Reagens auf reduzierendes Deuteroplasma. Die dunkelviolette Lösung färbt innerhalb einiger Minuten Hyphenwand und Inhalt durch Ablagerung von Braunstein mehr oder weniger braun, wobei der Farbton von gelbbraun bis schwarzbraun reicht. Unreaktives Material wird meist gelbbraun bis ockerbraun gefärbt, stärker reduzierendes Deuteroplasma erscheint dunkelbraun bis schwarzbraun und hebt sich gut vom blasser gefärbten Grund ab. Untersucht wird anschliessend in KOH 5%.

Beispiele: Dunkelbraun reagierendes Deuteroplasma findet man bei *Clavariadelphus pistillaris*, tabakbraun und gut differenziert erscheinen die Sekrethyphen von *Hypholoma sublateritium*. Die Grundsubstanz der Laticiferen von *Lactarius deterrimus* und *L. subsalmoneus* wird braun, das heteromorphe Deuteroplasma dunkelbraun; die Grundsubstanz der Heteropleren von *Russula queletii* wird braun; aber die heteromorphen Einschlüsse bleiben farblos.

Unreaktives Deuteroplasma findet man bei *Russula rosacea, Collybia butyracea* und *Inocybe geophylla.*

Rutheniumrot (Ruthenium-ammonium-sesquichlorid) färbt den Inhalt vieler Sekrethyphen mehr oder weniger stark rot bis orange an, ob thrombo-

morph, meromorph oder heteromorph. Bereits SANDOR (1956) hat darauf hingewiesen, dass Rutheniumrot die Sekrethyphen stark anfärbt. Es wird empfohlen, nach der Färbung in Kalilauge 5% zu untersuchen, da hier der Farbton leuchtend karminrot wird.

Beispiele rot färbenden Deuteroplasmas: *Amanita crocea, A. solitaria, A. vaginata, Boletinus cavipes, Clavulina cristata, Clavariadelphus pistillaris, Clitocybe gibba, C. pithyophila, Coprinus atramentarius, Cortinarius mucosus, C. splendens, C. favrei, C. hemitrichus, Gomphidius glutinosus, Gymnopilus hybridus, Hygrocybe konradii, Hygrophorus pustulatus, Hypholoma capnoides, H. epixanthum, H. marginatum, H. fasciculare, Inocybe fibrosa, I. friesii, I. geophylla, Lactarius acerrimus, L. azonites, L. bresadolianus, L. chrysorrheus, L. circellatus, L. glyciosmus, L. mitissimus, L. nanus, L. obscuratus, L. picinus, L. piperatus, L. pseudouvidus, L. pterosporus, L. pubescens, L. rufus, L. salmonicolor* (oranges Sekret bleibt orange), *L. scrobiculatus, L. subdulcis, Lentinellus cochleatus, Leucoagaricus pudicus, Megacollybia platyphylla, Macrocystidia cucumis, Mycena inclinata, M. metata, M. pelianthina, M. viscosa, Panaeolus semiovatus, Pholiota spumosa, Pluteus atricapillus, Russula chloroides, R. cyanoxantha, R. emetica, R. integra, R. mairei, R. nana, R. norvegica, R. ochroleuca, R. queletii, R. rosacea, R. viscosa, Sarcodon imbricatum, Stropharia semiglobata, Tricholoma sulphureum, Tricholomopsis rutilans, Thelephora caryophyllea.*

Beispiele ungefärbt bleibenden Deuteroplasmas: *Collybia butyracea, Cortinarius caninus, Lactarius volemus, Hypholoma sublateritium* (bisweilen schwach gefärbt).

Aldehyd-Schwefelsäure (die frische Lösung eines Aldehydes in Schwefelsäure), z.B. Piperonalschwefelsäure oder Vanillinschwefelsäure.

Die Sekrethyphen der scharf schmeckenden Arten der Gattungen *Russula* und *Lactarius* nehmen in diesem Reagens oft eine blaue bis graublaue Färbung an, während die milden Arten diese Reaktion meist nicht zeigen. Diese beiden Chemotypen werden üblicherweise als "Sulfoaldehyd+" und "Sulfoaldehyd–" bezeichnet und kommen bei sehr vielen Hymenomyceten vor. Die charakteristischen Farben hängen sowohl vom verwendeten Aldehyd als auch vom Sekret ab. Am häufigsten werden Vanillin und Piperonal benutzt, deren Lösungen meist "Sulfovanillin" (SV) und "Sulfopiperonal" (SP) genannt werden, obschon sie besser mit Vanillinschwefelsäure und Piperonalschwefelsäure bezeichnet werden. Diese Lösungen geben mit den Proteinen des normalen Zellinhaltes eine rosa Färbung (die als Kontrolle der Wirksamkeit gebraucht werden kann), mit gewissen Sekreten eine mehr oder weniger dunkel graue bis blaue Reaktion. Oft färbt sich der Grund der Sekrethyphen blass lila bis lilagrau und die Sekretteile bleiben farblos, heben sich aber durch starken Kontrast gut vom Grund ab, so dass die Sekrethyphe bei schwacher Vergrösserung gut auffällt.

Beispiele "Sulfoaldehyd positiver" Heteropleren sind: *Auriscalpium vulgare, Gloeocystidiellum heimii, Gl. leucoxanthum, Gl. porosum, Lactarius blennius, L. rufus, L. scrobiculatus, L. torminosus, L. piperatus, Lentinellus cochleatus, Megalocystidium lactescens, M. luridum, Peniophora aurantiaca, P. incarnata, P. rufa, Russula foetens, R. integra, R. nigricans, R. ochroleuca, R. sardonia, R. emetica.*

Beispiele häufiger Arten mit "Sulfoaldehyd negativem" Deuteroplasma sind: *Amanita vaginata, Boletinus cavipes, Chondrostereum purpureum, Clitocybe gibba, Collybia butyracea, Coprinus atramentarius, Gomphidius glutinosus,* alle *Hericium*-Arten, *Hypholoma fasciculare, Lactarius picinus, L. volemus, L. pterosporus, Laxitextum bicolor, Megacollybia platyphylla, Mycena pelianthina, Panaeolus semiovatus, Pluteus atricapillus, Russula chloroides, R. cyanoxantha, R. rosacea, Stropharia semiglobata, Thelephora caryophyllea.*

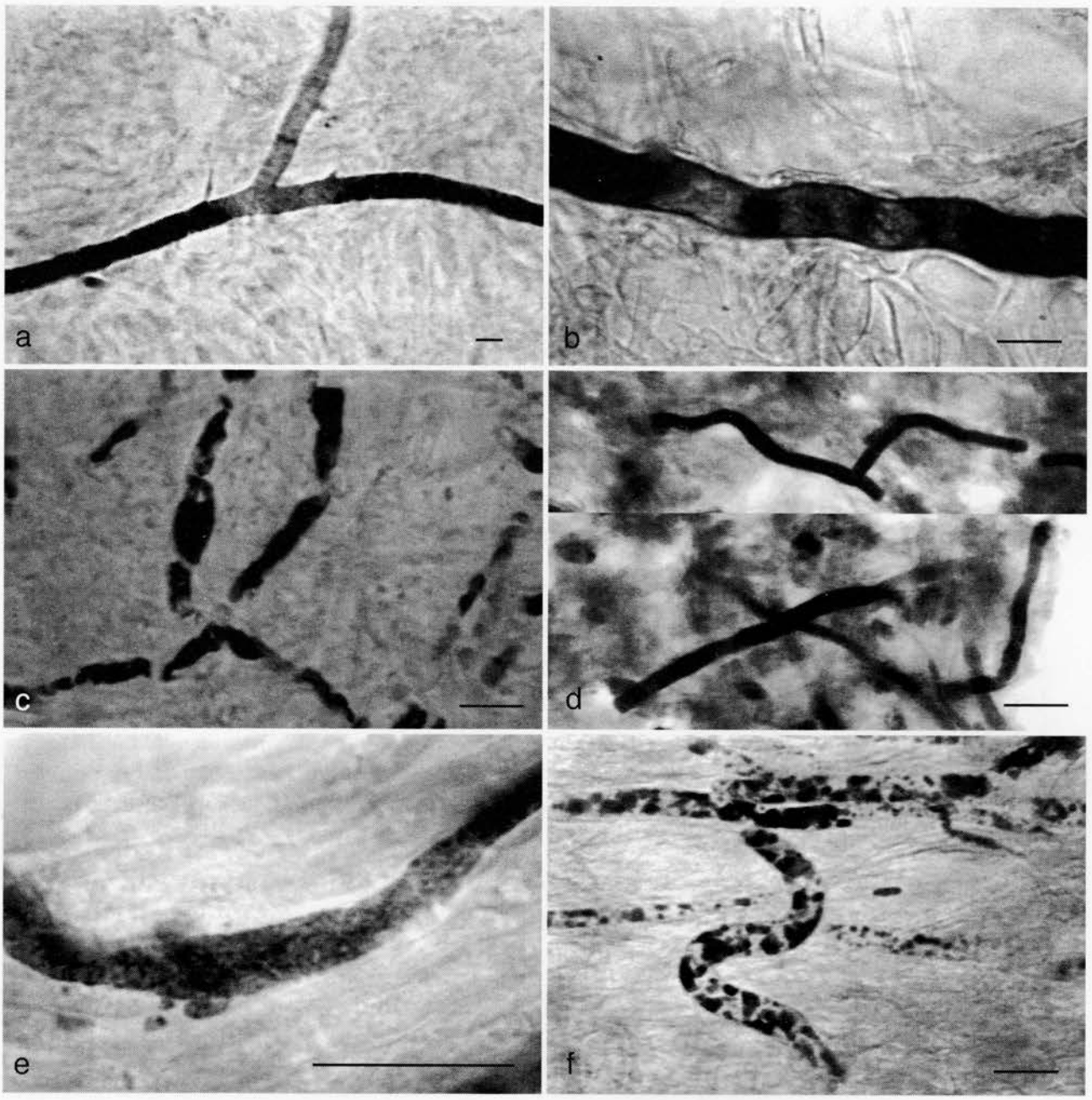
Schwefelsäure (70 vol%) gibt bei Pflanzen mit manchen Zellinhalten eine rote bis violette Färbung (MOLISCH 1923: 315). Bei Pilzen können gewisse Deuteroplasmen in Schwefelsäure eine mehr oder weniger braune Färbung annehmen.

Beispiele bräunender Deuteroplasmen: *Lactarius alpinus, L. controversus, L. deterrimus, L. piperatus, L. rufus, L. salmonicolor, L. scrobiculatus, L. subdulcis, Lentinellus flabelliformis, Russula integra, R. ochroleuca.*

Beispiele von Pilzen mit nicht verfärbendem Deuteroplasma: *Amanita vaginata, Clitocybe gibba, Collybia butyracea, Coprinus atramentarius, Gomphidius glutinosus, Lactarius picinus, L. volemus, Lentinellus cochleatus, Megacollybia platyphylla, Panaeolus semiovatus, Pluteus atricapillus, Russula emetica.*

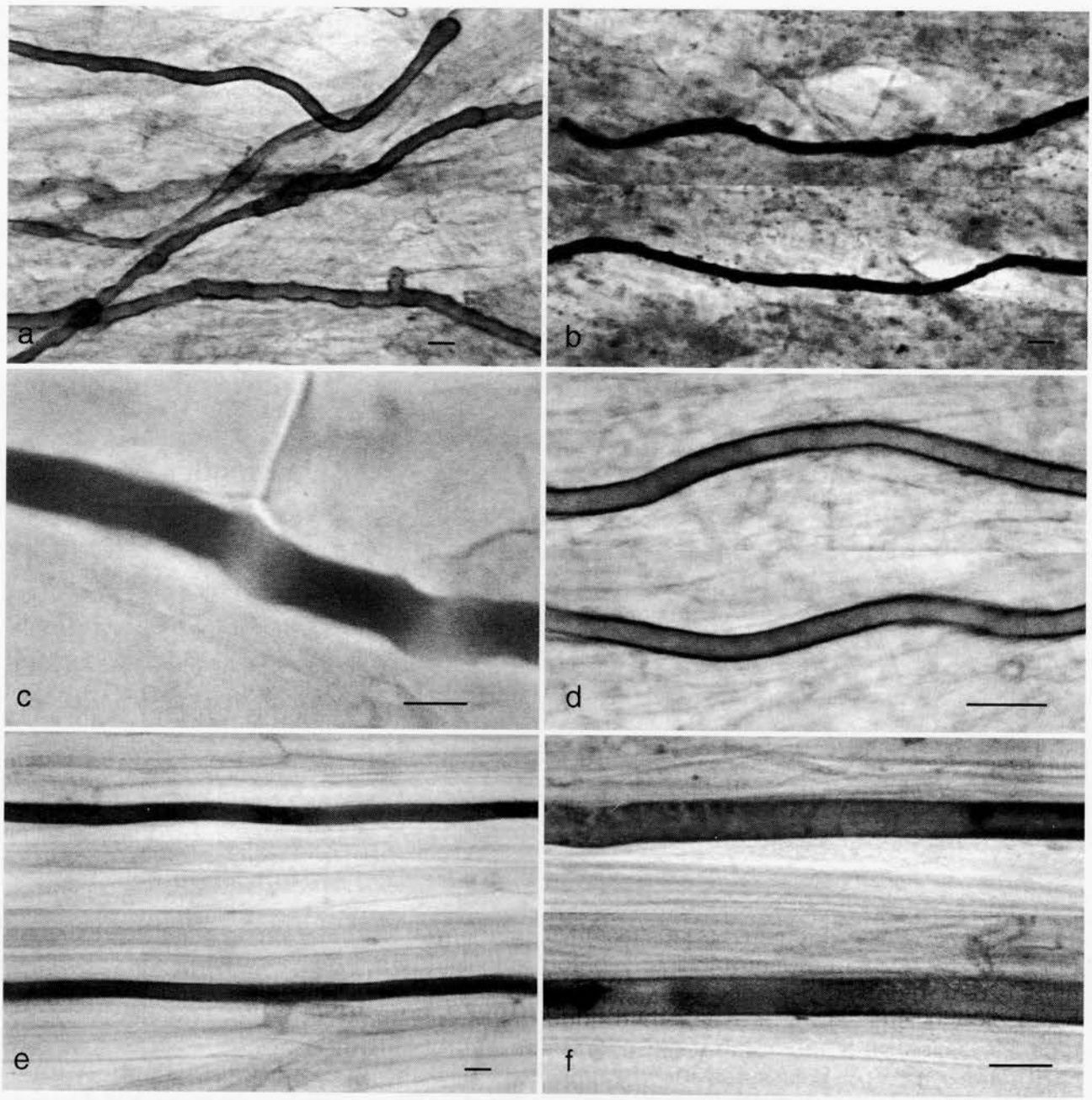
Toluidinblau und **Kresylblau** geben, soweit bekannt, die gleichen Färbungen. Beide können orthochromatisch blau oder metachromatisch lila bis rot färben.

Falls das Sekret bereits eine Eigenfarbe aufweist (oft gelb oder braun), so entsteht in der Regel eine Mischfarbe aus der Eigenfarbe und dem Blau. Die zitronengelben Thrombopleren von *Tricholoma sulphureum* werden türkis, und die gelbgrünen Thrombopleren von *Cortinarius splendens* nehmen eine grasgrüne Farbe an. Oft färben sich nicht die Sekretteilchen, sondern der Zellsaft, in dem sie aufgeschwemmt sind. Dieses Verhalten findet man bei *Clavariadelphus pistillaris, Hypholoma fasciculare, Lentinellus cochleatus* und bei manchen Arten der Gattungen *Russula* und *Lactarius*. Der Inhalt der Thrombopleren von *Amanita crocea, Cortinarius mucosus* und *Inocybe fibrosa* färbt sich dunkel lila bis lilablau. Dunkel graublau färben sich die Thrombopleren von *Amanita muscaria, Armillaria obscura, Clavulina cristata* und die Sekretteilchen der Laticiferen von *Lactarius rufus*. Himmelblau bis tief blau werden die Thrombopleren von *Amanita solitaria, A. vaginata, A. virosa, Boletinus cavipes, Clitocybe gibba, C. pithyophila, Collybia butyracea, Coprinus atramentarius, Gomphidius glutinosus, Hygrocybe konradii, Hypholoma capnoides, H. marginatum, Inocybe friesii, I. geophylla, I. pudica, Leucoagaricus*



Figur 2.95: Verhalten einiger Heteropleren in weniger üblichen Reagenslösungen.
a: *Lactarius circellatus*, Schwefelsäure 70%; Deuteroplasma schwarzbraun, stellenweise opak.
b: *Lactarius rufus*, Silberammin; unregelmässig schwarzbraun.
c: *Russula mairei*, Chlorzinkjod; körnig schwarz oder dunkelbraun bis schwarz und opak.
d: *Lactarius salmonicolor*, Kaliumpermanganat; sehr dunkel braun, stellenweise opak.
e: *Lentinellus cochleatus*, kaltes Goldchlorid; feine schwarze Körner auf dunkelbraunem Grund.
f: *Russula queletii*, Sudan III für Fette; leuchtend rot.
Strichmarken = 10 µm.

Figure 2.95: Chemical reactivities of some heteroplerous hyphae in some more unusual solutions.
a: *Lactarius circellatus*, sulphuric acid 70%; deuteroplasm blackish brown, sometimes opaque.
b: *Lactarius rufus*, silver ammine; blackish brown, irregular.
c: *Russula mairei*, zinc chloride-iodine; black grains on dark brown background, opaque.
d: *Lactarius salmonicolor*, potassium permanganate; very dark brown, sometimes opaque.
e: *Lentinellus cochleatus*, gold chloride (cold); rapid, black grains on dark brown background.
f: *Russula queletii*, Sudan III for lipids; brilliant red.
Bars = 10 µm.



Figur 2.96: Verhalten einiger Thrombopleren in Reagenslösungen.
a: *Gymnopilus hybridus,* Patentblau V; leuchtend türkisblau.
b: *Gymnopilus hybridus,* Silberammin; schwarzbraun, opak.
c: *Inocybe geophylla,* Baumwollblau; himmelblau, mit zwei "gepufften" und blassen Stellen.
d: *Leucoagaricus pudicus,* Kaliumpermanganat, kalte Lösung; tabakbraun.
e: *Oudemansiella radicata,* Rutheniumrot; leuchtend kirschrot.
f: *Oudemansiella radicata,* Toluidinblau; ungleichmässig blau.
Strichmarken = 10 µm.

Figure 2.96: Chemical reactivities of some thromboplerous hyphae in some solutions.
a: *Gymnopilus hybridus,* patent blue V; brilliant blue-green.
b: *Gymnopilus hybridus,* silver ammine; opaque blackish brown.
c: *Inocybe geophylla,* cotton blue; sky blue, with two "puffed", pale sites.
d: *Leucoagaricus pudicus,* potassium permanganate, cold solution; tobacco brown.
e: *Oudemansiella radicata,* ruthenium red; brilliant cherry red.
f: *Oudemansiella radicata,* toluidine blue; irregularly blue.
Bars = 10 µm

pudicus, Megacollybia platyphylla, Panaeolus semiovatus, Pluteus atricapillus, Stropharia semiglobata.

Baumwollblau in konzentrierter Milchsäure (Diese Färbung verändert oft das Aussehen der Sekrethyphen. Der Inhalt der Heteropleren kann kristallisieren oder zu grossen Massen zusammenfliessen, und die Wand der Thrombopleren zeigt sehr häufig Querrisse oder gepuffte Stellen, an denen der Hypheninhalt herausquillt).

a) Der Zellsaft der **Heteropleren** der Russulaceen färbt sich in der Regel blau, während das Sekret farblos bleibt. Bei *Russula cyanoxantha* und *Lentinellus flabelliformis* hingegen färbt sich weder der Zellgrund noch das Sekret.

b) Der Grad der Anfärbung der **Thrombopleren** hängt von der Eigenfarbe des Deuteroplasmas ab. Farblose, gelbliche oder blass bräunlich gefärbte Thrombopleren werden in der Regel himmelblau bis tief blau gefärbt. Es seien nur einige häufige Arten genannt: *Amanita muscaria, A. vaginata, Armillaria obscura, Boletinus cavipes, Chroogomphus helveticus, Clitocybe pithyophila, Coprinus atramentarius, Gomphidius glutinous, Inocybe geophylla, Leucoagaricus pudicus, Megacollybia platyphylla, Mycena metata, Pluteus atricapillus.*

Die **gelben Thrombopleren** der untersuchten *Hypholoma*-Arten, von *Tricholoma sulphureum* und *Tricholomopsis rutilans* färben sich ebenfalls blau.

Die **braunen Thrombopleren** von *Clavariadelphus pistillaris, Cortinarius favrei, C. hemitrichus, Mycena inclinata* und *Inocybe jurana* nehmen kein Baumwollblau auf und zeigen ihre Eigenfarbe. Die Eigenfarbe der Thrombopleren von *Cortinarius favrei* und *Mycena inclinata* reicht von farblos zu dunkelbraun, und es ist interessant festzustellen, dass die farblosen und blassen Deuteroplasmen das Baumwollblau gut aufnehmen, die dunkler gefärbten jedoch nicht. Ein etwas anderes Verhalten zeigen die löwenbraun gefärbten Thrombopleren von *Pholiota spumosa*, die das Bauwollblau in verschiedenem Mass aufnehmen. Dadurch entstehen Mischfarben von opak türkis bis dunkelblau.

Patentblau V kann den Inhalt einiger Thrombopleren grün, türkis oder blau anfärben, anderer hingegen ungefärbt lassen. Türkis werden die Sekrethyphen von *Amanita muscaria, A. virosa, Boletinus cavipes, Chroogomphus helveticus* (leuchtend gefärbt), *Clavulina cristata, Clitocybe gibba, Collybia butyracea, Coprinus atramentarius, Gymnopilus hybridus, Hygrophorus pustulatus, Hypholoma capnoides, H. marginatum, Inocybe geophylla, Leucoagaricus pudicus, Megacollybia platyphylla, Mycena inclinata, M. viscosa, Oudemansiella radicata* (blass), *Panaeolus semiovatus, Stropharia semiglobata, Thelephora caryophyllea, Tricholoma sulphureum* (leuchtend grün). Beispiele von Pilzen mit blau färbenden Thrombopleren sind *Amanita vaginata, Gomphidius*

glutinosus (stark gefärbt) und *Pluteus atricapillus*. Die Heteropleren von *Lactarius controversus, L. deterrimus, L. glyciosmus, L. mitissimus, L. pubescens, L. volemus, Lentinellus cochleatus, L. flabelliformis, Russula chloroides, R. integra, R. mairei, R. ochroleuca, R. rosacea* und die Thrombopleren von *Sarcodon imbricatum* bleiben farblos. Die Laticiferen von *Lactarius acerrimus, L. pseudouvidus* und die Heteropleren von *Russula emetica* zeigen blau bis türkis gefärbten Zellsaft mit farblosen Sekrettröpfchen. Die Gloeopleren von *Russula cyanoxantha* bleiben farblos, die Thrombopleren hingegen färben sich türkis.

Sudan III und Sudan IV dienen zum Nachweis von Ölen und Fetten, die diesen Farbstoff bevorzugt aufnehmen und dadurch orangerot bis leuchtend rot werden. Das ist aber leider kein eindeutiger Beweis für das Vorhandensein von Lipiden. Öltropfen in Hyphen und Sporen werden gut angefärbt; aber auch der Inhalt gewisser Sekrethyphen reichert Sudan an, ohne dass damit die Anwesenheit von Fetten bewiesen wäre. Um die Tröpfchen oder Teilchen einer Heteroplere mit Sudan zu färben, empfiehlt es sich, die Pilze in kochendes Wasser zu werfen und etwa 3 Minuten lang zu kochen. Dadurch gerinnt der Inhalt, der sich dann mit einer alkoholischen Lösung von Sudan gut färben lässt. Da Alkohol ein gutes Lösungsmittel ist, darf die Färbedauer nicht über etwa 10-15 Minuten ausgedehnt werden, da sonst die sich anfärbenden Substanzen (wohl meist Fette) ausgezogen werden und die Heteropleren trotz anfänglich guter Färbung farblos erscheinen.

Beispiele: Sudan-positive Heteropleren zeigen *Lactarius acerrimus, L. alpinus, L. azonites, L. chrysorrheus, L. circellatus, L. controversus, L. deterrimus, L. picinus, L. piperatus, L. pseudouvidus, L. pubescens, L. scrobiculatus, L. subdulcis, L. volemus, Lentinellus chochleatus, L. flabelliformis, Russula chloroides, R. emetica, R. mairei, R. ochroleuca, R. queletii, R. rosacea, R. viscosa, Auriscalpium vulgare, Peniophora rufa, P. incarnata, Gloeocystidiellum porosum.*

Sudan-negative Heteropleren zeigen *Chondrostereum purpureum, Dacryobolus sudans, Hyphoderma tenue, H. radula, Peniophora albobadia.* Alle untersuchten **Thrombopleren** zeigten sich Sudan-negativ. Einige Beispiele: *Amanita muscaria, Boletinus cavipes, Clitocybe gibba, Coprinus atramentarius, Cortinarius caninus, Gomphidius glutinosus, Hygrophorus pustulatus, Hypholoma fasciculare, Inocybe geophylla, Leucoagaricus pudicus, Megacollybia platyphylla, Mycena inclinata, Oudemansiella radicata, Sarcodon imbricatum, Stropharia semiglobata, Thelephora caryophyllea, Tricholomopsis rutilans.*

Tabelle 2.1: Chemisches und färberisches Verhalten einiger Heteropleren und Thrombopleren.
Table 2.1: Chemical properties of some heteroplerous and thromboplerous hyphae.

KLASSE	Kategorie	Eine Auswahl: A selection only: Typus:	Eigenfarbe *	Geschmack**	Goldchlorid	Silberammin	Kaliumpermanganat	Melzers Lösung	Chlorzinkjod ***	Kalilauge ****	Eisen(III)chlorid *****	Aldehyd-Schwefelsäure	Schwefelsäure	Toluidinblau	Baumwollblau	Patentblau V	Ruthenium rot	Sudan III
HETEROPLEREN	Laticiferen	Volemus	.	m	(+)	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
		Mitissimus	.	k	.	.	.	.	+	.	.	.	.	(+)	.	.	+	(+)
		Subdulcis	.	k	(+)	.	?	.	+	.	.	+	+	.	.	(+)	+	+
		Chrysorrheus	.	k	+	+	?	.	+	.	.	(+)	+	.	.	.	(+)	+
		Scrobiculatus	.	s	(+)	(+)	?	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+
		Deterrimus	o	k	+	.	+	+	+	.	.	+	+	.	.	.	(+)	+
	Gloeopleren	Cochleatus	.	m	+	(+)	.	.	(+)	.	.	+	.	.	.	.	+	
		Cyanoxantha h/t	.	m	.	-/+	.	.	+/-	.	.	.	.	.	.	.	+	.
		Integra	.	m	(+)	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.
		Rosacea	.	m	(+)	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	+	+
		Ochroleuca h/t	.	k	.	.	.	.	+/-	.	.	+/-	+/-	-/+	.	.	+	+/-
		Emetica	.	s	.	(+)	(+)	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	+
		Mairei	.	s	+	(+)	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+
		Nana	.	s	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	+	.
THROMBOPLEREN		Gibba	.	m	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.
		Semiovatus	.	m	.	.	.	.	W	.	.	.	.	+	+	+	+	.
		Helveticus	.	m	.	.	.	.	DW	.	.	.	.	+	+	+	+	.
		Sulphureum	zg	m	.	(+)	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.
		Vaginata	.	m	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.
		Pelianthina	.	m	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.
		Butyracea	.	m	.	+	.	.	.	.	ol	.	.	+	+	+	.	.
		Glutinosus	.	m	.	.	.	.	.	.	ol	.	.	+	+	+	(+)	.
		Pudica	f	m	.	.	.	.	.	ge	rf	.	.	+	+	+	+	.
		Sublateritium	g	m	.	+	.	.	.	lsl	.	.	.	+	+	+	(+)	.
		Capnoides	g	m	.	+	.	.	.	go	.	.	.	+	+	+	+	.
		Spumosa	f	m	.	+	.	.	.	rb	.	.	.	(+)	+	.	+	.
		Hemitrichus	b	m	.	+	.	+	.	.	.	.	.	(+)	.	.	+	.
		Imbricatum	f	m	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
		Pistillaris	f	k	.	.	+	(+)	.	.	ol	.	.	.	.	.	+	.

* Eigenfarbe des Deuteroplasmas: b = braun; f = falb; g = (chrom-)gelb (Styrylpyrone); o = orange; r = rot, rotbraun; zg = zitronengelb bis gelbgrün (Anthrachinoide).
** Geschmack: k = kratzend; m = mild; s = scharf (Latex oder Fruchtkörpergeflecht).
*** Chlorzinkjod: + = braun bis schwärzlich; W = Wand weinrot, Deuteroplasma inamyloid; DW = Deuteroplasma dextrinoid, Wand inamyloid mit amyloiden Inkrusten.
**** Kalilauge: ge = gelb; go = goldgelb; lsl = löslich; rb = rotbraun.
***** Eisenchlorid: ol = olivgrünlich (oft blass); rf = blass rötlichfalb.
h/t heteromorphes und thrombomorphes Deuteroplasma in grösseren Mengen vorhanden.

EINIGE TYPEN DER SEKRETHYPHEN (Tabelle 2.1)

A) Laticiferen

Die Kategorie der Laticiferen umfasst wahrscheinlich sehr viele Typen, von denen nur einige Beispiele aufgeführt werden. Durch Aufkochen (den ganzen Pilz in siedendes Wasser werfen und 3 Minuten lang kochen oder während etwa 30 Sekunden in einem Mikrowellenofen "trocken" kochen) gerinnt das Deuteroplasma und wird meist grobkörnig, aber viele Reaktionen bleiben erhalten. Die Sudanfärbung gelingt an aufgekochtem Material meist weit besser als an frischem.

Volemus-Typ: Silberammin+, Sudan+. Nach *Lactarius volemus* benannt.

Dicht heteromorph, farblos, reichlich ausfliessend, Latex weiss, mild. Septen selten. Silberammin (erhitzt) färbt die Tropfen rotbraun bis schwarzbraun und Sudan III färbt sie leuchtend rot, aber sonst bleibt das Deuteroplasma auffallend reaktionsarm und kaum färbbar. Baumwollblau färbt die Grundsubstanz blau, nicht aber das Sekret. In den folgenden Reagentien bleibt das Deuteroplasma ohne Reaktionen: Melzer, Chlorzinkjod, Kalilauge, Eisenchlorid, Goldchlorid, Kaliumpermanganat, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure, und es färbt sich nicht mit Rutheniumrot, Toluidinblau und Patentblau V.

Mitissimus-Typ: Chlorzinkjod+, Piperonalschwefelsäure(+), Toluidinblau(+), Sudan(+). Nach *Lactarius mitissimus* benannt.

Frisches Deuteroplasma grob und dicht heteromorph, farblos, flüssig; ältere Sekrethyphen mit erstarrtem Deuteroplasma aufgefüllt. In Chlorzinkjod goldbraun bis dunkelbraun, in Piperonalschwefelsäure farbloses Sekret auf blass lilagrauem Grund. Ohne Reaktionen in Goldchlorid, Silberammin, Eisenchlorid, Kalilauge, Schwefelsäure und Melzer. In Toluidinblau erscheint das Deuteroplasma scheckig trüb blau mit farblosen Einschlüssen, in Baumwollblau kristallin farblos auf blauem Grund, in Patentblau farblos, in Rutheniumrot auf kirschrotem Grund mit dunkler kirschrotem Sekret, z.T. auch fast farblos. Sudan IV: Frischer Pilz: nicht angefärbt; gekochter Pilz: einige wenige rote Tröpfchen in einigen Laticiferen.

Subdulcis-Typ: Goldchlorid(+), Piperonalschwefelsäure+, Chlorzinkjod+, Sudan+, Schwefelsäure+. Nach *Lactarius subdulcis* benannt.

Deuteroplasma dicht heteromorph, farblos bis leicht gelblich, mild, aber bald kratzend. In Goldchlorid nach Erhitzen mit vielen kleinen schwarzblauen Körnchen; etwas erratisch: einige Hyphen gut gefärbt, andere gar nicht oder nur teilweise gefärbt. Piperonalschwefelsäure gibt eine graue Reaktion des Sekretes und des Hintergrundes. Chlorzinkjod färbt schollig dunkelbraun, Schwefelsäure braun bis graubraun. Silberammin, Melzer, Kalilauge und Eisenchlorid sind negativ. Toluidinblau und Baumwollblau färben das Sekret

nicht an, nur der Hintergrund wird blass blau, Patentblau hingegen färbt das Sekret auf fast farblosem Hintergrund blass türkis an. Rutheniumrot lässt das Sekret farblos auf tief rotem Grund, Sudan III färbt einige Tropfen kräftig rot. Die Wand ist schwach metachromatisch und färbt sich mit Toluidinblau blass lila.

Chrysorrheus-Typ: Goldchlorid+, Silberammin+, Chlorzinkjod+, Piperonalschwefelsäure(+), Schwefelsäure+, Rutheniumrot(+), Sudan+. Nach *Lactarius chrysorrheus* benannt.

Deuteroplasma farblos und flüssig, in den dünnen Sekrethyphen isomorph, in den dickeren heteromorph. In Goldchlorid erhitztes Material (frisch oder gekocht) zeigt zahlreiche, dicht gedrängte, dunkelblaue, feine Körnchen in den Sekrethyphen. Sudanfärbung gelingt gut mit Material, das vorher in Wasser aufgekocht wurde, schlecht bis gar nicht mit frischem Material. Frisches Material in Silberammin erhitzt wird rotbraun, im aufgekochten Material werden nur einige Sekrethyphen blass braun, andere bleiben farblos. Chlorzinkjod gibt mit Frischmaterial eine blaugrüne, olivgrüne bis braune Reaktion, mit gekochtem Material eine intensiv schwarzbraune. Piperonalschwefelsäure färbt die Grundsubstanz graulila und lässt das Sekret farblos, gesamthaft ist die Sekrethyphe gut kontrastiert. Frisches Material reagiert etwas kräftiger als aufgekochtes. Schwefelsäure 70%: In Wasser gekochtes Material: Sekret blass ockerbraun; frisches Material zeigt veränderliches Verhalten: a) Grund himmelblau und Sekret dunkelblau, b) braun, c) ungefärbt. Zum Teil verschiedene Reaktionen entlang ein und derselben Hyphe. Sudan III in Alkohol: gekochtes Material zeigt viele Laticiferen mit stark rot gefärbtem Inhalt. Frischmaterial zeigt keine solche Hyphen. Nach Extraktion mit Ethanol 96% bei Raumtemperatur während 5 Stunden ist keine Sudanfärbung mehr möglich, die Laticiferen erscheinen leer. Eisenchlorid, Melzer und Kalilauge rufen keine Farbreaktionen hervor. In Baumwollblau verhalten sich frisches und gekochtes Material gleich: in einer homogen himmelblauen Grundsubstanz finden sich nadelige, farblose Kristalle, die Tröpfchen wurden durch Kristalle ersetzt. Toluidinblau und Patentblau färben das Sekret nicht oder nur sehr schwach, Rutheniumrot färbt wechselhaft, oft schwach, bisweilen aber kräftig körnig rot.

Scrobiculatus-Typ: Goldchlorid(+), Silberammin(+), Piperonalschwefelsäure+, Schwefelsäure+, Toluidinblau+, Sudan+. Nach *Lactarius scrobiculatus* benannt.

Deuteroplasma dicht heteromorph, farblos, scharf, in Goldchlorid nach Erhitzen grau bis graugrünlich, in Silberammin nach Erhitzen bernsteinbraun, in Piperonalschwefelsäure schwarze Sekrettropfen auf blauem bis dunkelblauem Grund, einige Hyphen farblos, in Schwefelsäure braun. In Melzer und Chlorzinkjod, Eisenchlorid und Kalilauge negativ. Toluidinblau färbt das Sekret blau und die Wand lila, Baumwollblau und Patentblau lassen ungefärbt. Rutheniumrot färbt leuchtend rot. Sudan III färbt gut.

Deterrimus-Typ: diplomorph, oranges Sekret heteromorph bis isomorph, unfärbbar und unrekativ; blasses Sekret heteromorph, Melzer+, Chlorzinkjod+, Goldchlorid+, Schwefelsäure+, Sudan+. Nach *Lactarius deterrimus* benannt.

Septen selten bis (scheinbar?) fehlend. Deuteroplasma meist diplomorph mit orangefarbigen, oft zu grossen Massen zusammengeflossenen Tropfen und blasseren bis farblosen Tröpfchen, aber dünne Sekrethyphen oft nur mit der orangen Flüssigkeit gefüllt; Latex orange oder rot, ausfliessend, oft etwas bitter bis unangenehm schmeckend. Das **orange Sekret** ist auffallend unreaktiv und unfärbbar: mit Melzer, Chlorzinkjod, Eisenchlorid, Kalilauge, Piperonalschwefelsäure, Schwefelsäure, Silberammin, Kaliumpermanganat und Goldchlorid nicht reagierend, bleibt orange in Rutheniumrot, Baumwollblau, Toluidinblau und Patentblau V. Die kleinen, **blassen Sekret-Tröpfchen** sind etwas reaktiver: schwarzbraun in Melzer und in Chlorzinkjod, dunkelblau bis schwarzblau in Goldchlorid (nur bei frisch geernteten Pilzen), braunschwarz in Schwefelsäure. Unreaktiv mit Eisenchlorid und Silberammin, teilweise rot in Rutheniumrot und Sudan III, farblos in Toluidinblau, Baumwollblau und Patentblau V.

Fistulina-Typ: Opaleszierend heteromorph, rotbraun, Eisenchlorid+, Jod+, sonstiges Verhalten noch unbekannt.

Die mit einem rotbraunen, opaleszierenden Saft gefüllten Hyphen von *Fistulina hepatica* wurden von DE SEYNES (1863, 1874) als «réservoirs à suc propre» oder «réservoirs à suc propre chromogènes» abgebildet und diskutiert. Er unterschied sie nach ihrem weniger milchigen Aussehen klar von den Milchröhren der Lactarien. Man kann sie "opaleszierende Laticiferen" nennen. DE SEYNES (1874: 46) entdeckte, dass sie sich mit Eisensalzen "schwarz" färben, und dass der Latex in alkoholischer Jodlösung und in Alkali dunkel braun, in Säuren gelb wird. Die Laticiferen von *Fistulina hepatica* enthalten paarig angeordnete Kerne (Fig. 2.77) und sind sehr spärlich septiert.

Aus der "schwarzen" Reaktion des Deuteroplasmas mit Eisenchlorid schloss DE SEYNES (1874: 46) auf die Anwesenheit von Tannin. Da sich die braunen Laticiferen des Krustenpilzes *Stereum rugosum* in Eisenchloridlösung tief dunkelgrün färben, sollen auch sie nach KINDERMANN (1901) Gerbstoffe enthalten, weshalb er sie «Gerbstoffhyphen» nannte. Ob die Sekrethyphen dieses Pilzes zum Fistulina-Typ gehören, bleibt noch zu untersuchen.

B) Gloeopleren

HEIM (1945: 53) fand, dass sich der Inhalt der sekretorischen Hyphen und der Cystiden einiger tropischer *Favolaschia*-Arten mit Kresylblau tief dunkel blau, die Wand hingegen rot-malvenfarbig färbt. SINGER (1945: 176) bestätigte dieses Verhalten und fand auch, dass diese Hyphen und Cystiden zugleich sulfoaldehyd-negativ sind, und er machte dieses Reaktionsverhalten zum

wesentlichen Bestandteil seiner Definition der Gloeocystiden und der «gloeovessels». Nun sind aber die heteropleren Hyphen weit variabler und lassen sich nicht so einfach zusammenfassen, ganz abgesehen davon, dass das Verhalten vieler Sekrethyphen in Kresylblau noch gar nicht genau bekannt ist.

Die Kategorie der Gloeopleren umfasst wahrscheinlich sehr viele Typen, von denen nur einige Beispiele aufgeführt werden.

Cochleatus-Typ: Goldchlorid+, Piperonalschwefelsäure+, Sudan+, Rutheniumrot+, Silberammin(+), Chlorzinkjod(+). Nach *Lentinellus cochleatus* benannt.

Deuteroplasma heteromorph, stellenweise thrombomorph, farblos, mild. In Chlorzinkjod und Silberammin ungleichmässig, oft gleichzeitig mit goldgelben bis schwarzbraunen Tropfen. Auffallend stark reagieren die Tropfen mit Goldchlorid, bei Raumtemperatur sind sie bereits nach 10 Minuten schwarz, beim Erhitzen schwärzen sie augenblicklich. In Piperonalschwefelsäure wird der Grund graurosa, und die Tropfen nehmen eine blaugraue Farbe an, wobei sie oft auch zusammenfliessen. In Melzer, Kalilauge, Eisenchlorid und Schwefelsäure kann keine Farbreaktion beobachtet werden. Baumwollblau und Patentblau V färben nicht, in Toluidinblau wird der Grund blass blau, aber die Tropfen färben sich nicht. Sudan III und Rutheniumrot färben die Tropfen leuchtend rot, thrombomorphe Stellen hingegen nicht.

Cyanoxantha-Typ: Ein System aus Gloeopleren und Thrombopleren. Goldchlorid–, Chlorzinkjod+/–, Silberammin-/+. Sudan–. Wand beider Typen stark metachromatisch. Nach *Russula cyanoxantha* benannt.

a) Das **Deuteroplasma** der **Gloeopleren** und der **Cystiden** (Lamellen) heteromorph, farblos bis gelblich. In Chlorzinkjod körnig dunkelbraun, in Rutheniumrot kräftig körnig rot. Silberammin, Goldchlorid, Eisenchlorid, Kalilauge, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure ohne Reaktion. In alkoholhaltiger Toluidinblaulösung und in Baumwollblau-Milchsäure sind im Deuteroplasma keine Tröpfchen mehr sichtbar, Patentblau und Sudan färben nicht.

b) Das **thrombomorphe Deuteroplasma** ist farblos. In heissem Silberammin kräftig rotbraun. Goldchlorid , Chlorzinkjod, Eisenchlorid, KOH, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure ohne Reaktion. Toluidinblau färbt das Deuteroplasma blau und die Wand rotlila, Baumwollblau färbt das Deuteroplasma himmelblau, Patentblau türkis und Rutheniumrot kräftig rot. In Sudan III ungefärbt.

Integra-Typ: Chlorzinkjod+, Goldchlorid(+), Piperonalschwefelsäure+, Schwefelsäure+, Rutheniumrot+. Nach *Russula integra* benannt.

Deuteroplasmatische Zellen an der Stieloberfläche häufig ("Dermatocystiden"), in der Trama selten; Deuteroplasma körnig-heteromorph, farblos. In Chlorzinkjod werden die Grana dunkelbraun, in kalter Goldchloridlösung

keine Reaktion, nach Erhitzen fein und dicht schwarzkörnig, in Piperonalschwefelsäure wird der Zellsaft graurosa, die Grana färben sich schwärzlich; in Schwefelsäure werden die Grana tabakbraun. Negative Reaktionen mit Melzer, Kalilauge, Eisenchlorid, Silberammin, Kaliumpermanganat. In Toluidinblau und Baumwollblau erscheint der Zellsaft blass blau, die granulären Einschlüsse aber bleiben farblos; Patentblau V und Sudan III färben nicht.

Rosacea-Typ: Chlorzinkjod+, Goldchlorid(+), Rutheniumrot+, Sudan+, Toluidinblau+. Nach *Russula rosacea* benannt.

Deuteroplasma meist fein bis grob heteromorph, seltener stellenweise thrombomorph, farblos. Chlorzinkjod: heteromorphes Deuteroplasma granulär schwarzbraun, thrombomorpher Teil ungefärbt; Goldchlorid: heteromorpher Teil mit einigen wenigen schwarzblauen Körnchen nach Erhitzen. Negative Reaktionen mit Melzer, Kalilauge, Eisenchlorid, Silberammin, Kaliumpermanganat, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure. Rutheniumrot: kräftig rot; Toluidinblau: trüb blau, thrombomorpher Teil oft scheckig; Baumwollblau: blass blau; Sudan III: heteromorpher Teil kräftig rot. Ungefärbt in Patentblau V.

Ochroleuca-Typ: Chlorzinkjod+. Schwefelsäure+, Piperonalschwefelsäure+, Sudan+. Nach *Russula ochroleuca* benannt.
Dieser Typ zeigt alle Übergänge von heteromorphem zu thrombomorphem Deuteroplasma. Die Reaktionen sind an den Zustand des Sekretes gebunden:
a) Heteromorphes Deuteroplasma: In Piperonalschwefelsäure bleibt der Zellsaft blass grau, Sekret wird etwas dunkler grau, die grossen Tropfen bleiben innen farblos; in Chlorzinkjod schollig dunkelbraun, in Schwefelsäure rehbraun. Goldchlorid, Silberammin, Eisenchlorid, Melzer, Kalilauge alle negativ. In Toluidinblau erscheinen die Tropfen farblos auf blauem Grund, in Baumwollblau ist das Deuteroplasma nicht mehr tropfig, sondern alles ist einförmig blau, Patentblau färbt nicht. Rutheniumrot färbt das Sekret rot, und in Sudan III erscheinen viele stark rot gefärbte Tropfen.
b) Das thrombomorphe Deuteroplasma ist reaktionsarm, indem auch Chlorzinkjod, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure keine Farbreaktionen mehr hervorrufen. In Toluidinblau färbt es sich lila bis rot, in Baumwollblau homogen blau, mit Patentblau und Sudan III keine Färbungen.

Emetica-Typ: Silberammin+/−, Chlorzinkjod+, Piperonalschwefelsäure(+), Rutheniumrot+, Sudan+. Nach *Russula emetica* benannt.

Deuteroplasma dicht und fein heteromorph, stellenweise thrombomorph farblos, nicht ausfliessend, scharf. Septen häufig. Chlorzinkjod färbt die Tropfen dunkelbraun, Melzer hingegen nicht. Mit Kaliumpermanganat und mit heissem Silberammin zum Teil farbloses, zum Teil braunes Deuteroplasma. In Piperonalschwefelsäure bleibt die Grundsubstanz des Deuteroplasmas farblos, die Tropfen hingegen werden grau. In Kalilauge, Eisenchlorid, Goldchlorid,

Schwefelsäure und kaltem Silberammin keine Farbreaktion. In Rutheniumrot und in Sudan III bleibt die Grundsubstanz farblos, aber die Tropfen färben sich intensiv rot, während in Toluidinblau, Baumwollblau und Patentblau V die Grundmasse blau wird, die Tropfen hingegen farblos bleiben.

Mairei-Typ: Goldchlorid+, Silberammin(+), Chlorzinkjod+, Sudan+. Nach *Russula mairei* benannt.

Im Deuteroplasma dieses Typus liegen die reaktiven Tropfen in engen, quer liegenden, ziemlich regelmässig entfernten Banden. Unter dem Deckglas beginnt das Deuteroplasma oft zu fliessen, wodurch sich diese Banden rasch verwischen. Die nun mehr oder weniger gleichmässig verteilten Tropfen können in wenigen Sekunden kristallisieren und einen Brei aus Kristallnadeln bilden. Das tropfige Deuteroplasma zeigt folgende Reaktionen: In kalter Goldchloridlösung nach 30 Minuten noch keine Färbung, erhitzt aber rasch schwarzblau körnig. In heissem Silberammin farblos bis löwenbraun, in Chlorzinkjod schollig schwarzbraun. In Piperonalschwefelsäure sind die Gloeopleren gut sichtbar, trotzdem die Reaktion fast negativ verläuft: Zellgrund farblos bis ganz leicht graulich, Sekret farblos, der Kontrast beruht auf dem hohen Brechungsindex. Melzer, Eisenchlorid, Schwefelsäure, Kaliumpermanganat und Kalilauge sind negativ. Toluidinblau und Patentblau färben weder den Zellgrund noch das Sekret, Baumwollblau färbt den Zellgrund blau, lässt aber das Sekret farblos. In Rutheniumrot werden die Tröpfchen tief rot. In Sudan III erscheint das Deuteroplasma stark rot und grob getropft, als ob viele Tröpfchen zusammengeflossen wären.

Nana-Typ: Heteromorph bis thrombomorph, blass gelblich, scharf; Chlorzinkjod+, Piperonalschwefelsäure(+), Toluidinblau+, Sudan–. Nach *Russula nana* benannt.

Das Deuteroplasma ist reaktionsarm, färbt sich aber mit Toluidinblau. Trotz des scharfen Geschmackes reagiert es mit Piperonalschwefelsäure nur ganz schwach, indem der Zellgrund blass grau wird und das Sekret farblos bis gelblich bleibt oder nur selten ein wenig grau wird. Deuteroplasma in Chlorzinkjod körnig dunkelbraun. Goldchlorid, Silberammin, Melzer, Eisenchlorid, Kalilauge und Schwefelsäure geben keine Reaktionen. Toluidinblau färbt das Sekret blau an, Baumwollblau zeigt farbloses Sekret auf blauem Grund und Patentblau färbt überhaupt nicht. Rutheniumrot färbt das Sekret kräftig rot, aber in Sudan III bleibt alles farblos. **Anmerkung:** Das Deuteroplasma der Cystiden (Lamellen) wird in Chlorzinkjod körnig dunkelbraun.

Purpurascens-Typ: Im herkömmlichen System mit "Coscinoiden" bezeichnet und als eigene Klasse verstanden. Erstarrtes, blasses bis braunes, heteromorphes und stellenweise thrombomorphes Deuteroplasma; Baumwollblau+, Toluidinblau+, Patentblau+, Rutheniumrot+, Melzer(+); übriges chemisches Verhalten grösstenteils unbekannt. Nach *Gloeocantharellus purpurascens* benannt.

Trockenmaterial hat die folgenden Eigenschaften: In Baumwollblau und in Toluidinblau wird die Grundsubstanz blau, die Körner bleiben farblos. In Patentblau färbt sich die Grundsubstanz kräftig türkis bis grün, die Körner bleiben ungefärbt, in Rutheniumrot färbt sich die Grundsubstanz kräftig rot, die Körner bleiben ungefärbt oder färben sich nur blass rot. Mit Kongorot und mit Sudan III färbt sich das Deuteroplasma nicht. In Schwefelsäure und in Chlorzinkjod bleiben sowohl die Grundsubstanz als auch die Körnchen unverändert; in Melzer wird die Grundsubstanz blass rotbraun, die Körnchen bleiben farblos.

Ein "**kongophiler Typ**" wurde von PETERSEN (1975: 14) erwähnt, welcher ein unterschiedliches Verhalten der heteropleren Hyphen in Kongorot meldet. Einige Arten der Gattung *Ramaria* sollen kongophilen, die meisten aber kongophoben Sekrethypheninhalt besitzen. Leider nennt PETERSEN weder Beispiele noch weitere Eigenschaften der kongophilen Gloeopleren.

C) Thrombopleren

Gestützt auf unsere Beobachtungen kann ein **Grundtypus** wie folgt definiert werden: Deuteroplasma thrombomorph, farblos, mild; färbt sich blau mit Toluidinblau und Baumwollblau, türkis mit Patentblau V und rot mit Rutheniumrot, aber nicht mit den Sudanfarbstoffen; völlig unreaktiv: Melzer und Chlorzinkjod geben eine gelbe Farbe (blosse Anreicherung von Jod), Piperonalschwefelsäure lässt das Sekret farblos, gibt aber bisweilen eine blass rosa Reaktion (diese gilt als negatives Resultat, denn sie tritt bei allen Proteinen auf), Schwefelsäure, Goldchlorid, Eisenchlorid und Silberammin geben keine Farbreaktionen, das Deuteroplasma wird durch Kaliumpermanganat nicht stärker gebräunt als die andern Hyphen, und es ist in Kalilauge beständig und verändert darin auch seine Farbe nicht. Diesen Grundtypus finden wir bei *Clitocybe gibba* und kann daher **Gibba-Typ** genannt werden.

Abweichungen vom Grundtypus: Je dunkler die Eigenfarbe, desto weniger lässt es sich in der Regel mit den blauen Farbstoffen anfärben. Gelbes Deuteroplasma gibt es in mindestens zwei Chemotypen, die sich in ihrem Verhalten in Kalilauge unterscheiden. Das blass chromgelbe Sekret wird in Lauge tief goldgelb (z.B. bei *Hypholoma capnoides*), oder das zitronengelbe bis grüngelbe Sekret bleibt in Lauge unverändert (z.B. bei *Tricholomopsis rutilans*). Beide nehmen die blauen Farbstoffe auf und zeigen dann eine grüne Mischfarbe.

Die Reakivität des thrombomorphen Deuteroplasmas mit üblichen Lösungen schwankt in grossen Grenzen. Völlig unreaktives Sekret ist selten (z.B. *Clitocybe gibba*), meist gibt das eine oder andere Reagens eine positive Reaktion. Zusammen mit den Färbungen können sie eine Vielzahl von Chemotypen definieren. Da nur sehr wenige Arten der Hymenomyceten auf das Verhalten des Deuteroplasmas untersucht wurden, sind unsere Kenntnisse noch sehr lückenhaft.

Grössere Abweichungen vom Normalverhalten und die natürliche Eigenfarbe des Deuteroplasmas kennzeichnen verschiedene **Chemotypen**, die wahrscheinlich sehr zahlreich sind, von denen aber nur einige Beispiele aufgeführt werden können:

Semiovatus-Typ: Farblos; Chlorzinkjod Wand +. Nach *Panaeolus (Anellaria) semiovatus* benannt.

Das farblose, rein thrombomorphe Deuteroplasma färbt sich mit den vier Farbstoffen in der üblichen Weise: in Toluidinblau blau, in Patentblau türkis, in Bauwollblau blau und in Rutheniumrot rot, aber es bleibt farblos in Sudan III, Chlorzinkjod, Melzer, Goldchlorid, Silberammin, Eisenchlorid, Piperonalschwefelsäure, Schwefelsäure und Kalilauge. Auffallend ist das Verhalten der Wand in Jod: in Melzer bleibt sie farblos, in Chlorzinkjod hingegen nimmt sie eine intensiv weinrote Farbe an.

Helveticus-Typ: meromorph bis thrombomorph, farblos bis blass gelb. Melzer- (Wd +); Chlorzinkjod+ (Wd+). Nach *Chroogomphus helveticus* benannt.

Dieser Typ ist durch die dextrinoide Reaktion des Deuteroplasmas in Chlorzinkjod (nicht aber in Melzer) und durch die amyloiden Inkrusten der Sekrethyphenwand gekennzeichnet. Alle andern Reagenzien ohne Farbreaktion. Das Deuteroplasma färbt sich in Toluidinblau grün bis scheckig blau, in Patentblau leuchtend türkis, in Baumwollblau kräftig himmelblau, in Rutheniumrot blass und unregelmässig rot. Sudan III färbt nicht.

Sulphureum-Typ: Stark zitronengelb gefärbte Thrombopleren; Silberammin(+), KOH-. Nach *Tricholoma sulphureum* benannt. Dies ist eine gelbe Thromboplere mit teilweise meromorphem Deuteroplasma, das in KOH beständig und unveränderlich ist.

In heissem Silberammin ockerbraun. In Toluidinblau türkis, in Patentblau V leuchtend grün, in Baumwollblau tief himmelblau. In Rutheniumrot intensiv rot. Sekret in KOH beständig mit Eigenfarbe. Chlorzinkjod und Melzer sind negativ, wie auch Goldchlorid, Eisenchlorid, KOH, Permanganat, Aldehyd-Schwefelsäure und Schwefelsäure. Sudan III färbt nicht.

Weitere Verbreitung und Varianten: *Cortinarius mucosus* ist ganz ähnlich; *Cortinarius splendens* mit stärkerer, rosskastanienbrauner Silberamminreaktion und grüner Färbung mit Baumwollblau; *Tricholomopsis rutilans* mit stärkerer Silberamminreaktion, aber blasseren Färbungen mit den 4 Farbstoffen; *Gymnopilus hybridus* mit starker Silberamminreaktion und weniger grünen Färbungen.

Vaginata-Typ: Silberammin+. Nach *Amanita vaginata* benannt.

Deuteroplasma thrombomorph, farblos, mild. Thrombopleren septiert. Das Sekret färbt sich im heissen Silberammin hell rotbraun, gibt aber mit allen andern Reagenzien (Melzer, Chlorzinkjod, Kalilauge, Eisenchlorid, Goldchlorid, Kaliumpermanganat, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure)

negative Resultate. Es färbt sich sehr kräftig rot mit Rutheniumrot, blau mit Toluidinblau und Baumwollblau und wird nur blass blau in Patentblau V. Sudan III färbt gar nicht.

Pelianthina-Typ: Goldchlorid+, Silberammin(+), nach *Mycena pelianthina*.

Auffallend an diesem farblosen Thromboplerentyp ist die dunkel graublaue Reaktion des Deuteroplasmas mit heisser Goldchloridlösung. Im heissen Silberammin werden die Sekrethyphen blass graubraun (der Inhalt der Cystiden wird schollig schwarzbraun). Melzer, Chlorzinkjod, Eisenchlorid, Kalilauge, Aldehyd-Schwefelsäure und Schwefelsäure bleiben ohne Farbreaktionen. Toluidinblau und Baumwollblau färben blau, aber bisweilen etwas schwach, Patentblau V färbt türkis, Sudan III färbt nicht.

Butyracea-Typ: Eisenchlorid(+), Silberammin(+), Rutheniumrot –. Nach *Collybia butyracea* benannt.

Thrombopleren farblos, septiert; Deuteroplasma thrombomorph, farblos, nicht ausfliessend, mild. Gekennzeichnet durch die blass olive Reaktion mit Eisenchlorid, die blass graubraune Farbe in heissem Silberammin und die schwache bis fehlende Anfärbung durch Rutheniumrot. Melzer, Chlorzinkjod, Kalilauge, Goldchlorid, Kaliumpermanganat, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure geben keine Farbreaktionen; Toluidinblau färbt himmelblau bis dunkelblau, Patentblau V färbt blass türkis und Baumwollblau färbt blau. Sudan III färbt gar nicht.

Glutinosus-Typ: Eisenchlorid(+), Rutheniumrot – bis (+). Nach *Gomphidius glutinosus* benannt.

Thrombopleren farblos, septiert, Deuteroplasma meist thrombomorph, aber meromorphe Stellen häufig, farblos, mild. Sekret in Melzer und Chlorzinkjod goldgelb, in Eisenchlorid blass graugrün, in Kaliumpermanganat löwengelb bis braun, in Piperonalschwefelsäure blass rosa; ungefärbt in Kalilauge, Goldchlorid, Schwefelsäure und Silberammin (Trama sehr rasch dunkel graubraun, Sekrethyphen jedoch farblos). Rutheniumrot färbt das Deuteroplasma nur schwach und ungleichmässig rot, Sudan III lässt es ungefärbt, Toluidinblau, Baumwollblau und Patentblau V färben himmelblau bis tief blau.

Pudica-Typ: KOH+, Eisenchlorid+. Nach *Inocybe pudica* benannt.

Eine falb gefärbte Thromboplere mit recht viel scholligem bis tropfigem Deuteroplasma, das in Kalilauge rasch zitronengelb wird und in Eisenchlorid einen rötlich-falben, deutlich von der Eigenfarbe verschiedenen Ton annimmt. In Toluidinblau wird das Sekret dunkelblau, in Patentblau V blass türkis, in Baumwollblau himmelblau und in Rutheniumrot blass bis intensiv rot. Ohne Farbveränderung, also nur die Eigenfarbe zeigend, bleibt das Deuteroplasma in Goldchlorid, Silberammin, Kaliumpermanganat, Piperonalschwefelsäure, Schwefelsäure, Chlorzinkjod, Melzer und Sudan III.

Sublateritium-Typ: Deuteroplasma in KOH sofort aufgelöst, Silberammin+. Nach *Hypholoma (Naematoloma) sublateritium (= H. lateritium)* benannt.

Thrombopleren septiert, Deuteroplasma thrombomorph, blass grünlich gelb. Deuteroplasma in Kalilauge und in Ammoniak augenblicklich aufgelöst, in Chlorzinkjod, Melzer, Eisenchlorid, Goldchlorid, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure ohne Farbreaktion, in erhitztem Silberammin rotbraun, in Kaliumpermanganat nicht besonders hervorgehoben (tabakbraun), in Toluidinblau hellblau bis türkis oder grün, in Baumwollblau hellblau, in Patentblau V grün, in Sudan III nur mit der Eigenfarbe. Rutheniumrot färbt nicht oder nur schwach (je gelber das Deuteroplasma, desto schwächer wird es angefärbt).

Capnoides-Typ: KOH+, Silberammin+. Nach *Hypholoma (Naematoloma) capnoides* benannt.

Thromboplere mit Septen. Deuteroplasma thrombomorph, seltener etwas meromorph, farblos bis blass gelb, in Kalilauge intensiv gelb, nicht aufgelöst, in Silberammin (kalt) ungleichmässig kräftig rotbraun, in Kaliumpermanganat nicht besonders hervorgehoben (löwenbraun), in Melzer, Chlorzinkjod, Eisenchlorid, Goldchlorid, Piperonalschwefelsäure und Schwefelsäure ohne Farbreaktion, in Rutheniumrot graurot bis dunkel trüb rot, in Toluidinblau kräftig himmelblau bis dunkel graublau, in Baumwollblau himmelblau, in Patentblau V türkis bis grün, in Sudan III mit Eigenfarbe, ohne jede Spur einer Anfärbung.

Weitere Verbreitung: *Stropharia semiglobata.*

Spumosa-Typ: Thromboplere mit dicht granulärem bis thrombomorphem Deuteroplasma und oft mit blassen, färbbaren Kristallen; löwenbraun; Patentblau–, KOH+, Silberammin+. Nach *Pholiota spumosa* benannt.

In KOH 5% wird das Sekret kräftig rotbraun, in kaltem Silberammin nach bereits 1 Minute stark rotbraun. Goldchlorid, Eisenchlorid, Permanganat, Melzer und Chlorzinkjod sind alle negativ. In Toluidinblau wird das Sekret olivgrün oder behält seine Eigenfarbe, die Kristalle werden kräftig blau, Patentblau V färbt das Sekret nicht an, wohl aber die Kristalle kräftig grün. Baumwollblau färbt himmelblau bis dunkelblau oder opak türkis. In Rutheniumrot wird das Sekret dunkel braunrot, die Kristalle färben sich rot. In Schwefelsäure 70% behält das Deuteroplasma seine Eigenfarbe. Die Kristalle werden nicht aufgelöst und nehmen eine giftig gelbe Farbe an. In Piperonalschwefelsäure wird das Deuteroplasma kräftig rosa, in Sudan III behält es seine Eigenfarbe.

Hemitrichus-Typ: Melzer+, Silberammin+, Baumwollblau–, Patentblau–. Nach *Cortinarius hemitrichus* benannt.

Braunes, thrombomorphes oder meromorphes Deuteroplasma, das in Baumwollblau, Patentblau V und Sudan III die Eigenfarbe behält, in Toluidinblau scheckig dunkel graublau bis graugrün und in Rutheniumrot dunkel

braunrot wird. In Melzer wird es rotbraun (deutlich von der Eigenfarbe verschieden), behält aber die Eigenfarbe in Chlorzinkjod. Goldchlorid und Kaliumpermanganat werden nicht reduziert (keine Farbänderung); aber in Silberammin wird das Sekret bereits bei Raumtemperatur nach nur 5 Minuten dunkel rotbraun. Schwefelsäure lässt das Deuteroplasma etwas blasser werden, Kalilauge verdunkelt die braune Eigenfarbe etwas, wobei stellenweise eine körnige Struktur sichtbar wird.

Imbricatum-Typ: Meist thrombomorph, bisweilen etwas meromorph, blass braun. Silberammin braun, Toluidinblau-, Patentblau-, Baumwollblau-, Rutheniumrot+. Nach *Sarcodon imbricatum* benannt.

Nur kurze Hyphenabschnitte deuteroplasmatisch, aber solche Stellen häufig und in der ganzen Trama verteilt. Diese Thromboplere fällt durch ihr eingeschränktes Färbeverhalten in den üblichen Farbstoffen auf: Baumwollblau und Patentblau V färben das Deuteroplasma nicht, Toluidinblau färbt nicht oder nur blass blaugrün, Rutheniumrot hingegen färbt stark rot. Auch die Reaktionsfähigkeit ist eher schwach, denn nur in heissem Silberammin wird das Deuteroplasma braun. Goldchlorid, Eisenchlorid, Kaliumpermanganat, Kalilauge, Aldehyd-Schwefelsäure, Schwefelsäure, Melzer und Chlorzinkjod verändern es nicht. Sudan III färbt nicht, wie das für Thrombopleren üblich ist.

Das eingeschränkte Färbeverhalten schliesst nicht aus, dass andere Farbstoffe vom Deuteroplasma aufgenommen werden. In der Tat kann dieses mit Trypanblau (in Lactophenol), Nilblau und Methylenblau gefärbt werden.

Pistillaris-Typ: Falb bis ocker, dicht meromorph bis thrombomorph; Toluidinblau–, Baumwollblau–, Patentblau–, Rutheniumrot+; Eisenchlorid+, Kaliumpermanganat+, Melzer (+?). Nach *Clavariadelphus pistillaris* benannt.

Dieses licht braune Deuteroplasma färbt sich nicht oder nur schwer und unregelmässig mit den blauen Farbstoffen und mit Sudan III, nimmt aber Rutheniumrot gut auf. Es wird in Eisenchlorid blass grünlichgrau, in Kaliumpermanganat dunkelbraun und in Melzer etwas dunkler braun als die Eigenfarbe (vielleicht nur durch Jodaufnahme). Chlorzinkjod, Goldchlorid, Silberammin, Piperonalschwefelsäure, Schwefelsäure und KOH haben keine Farbveränderung zur Folge.

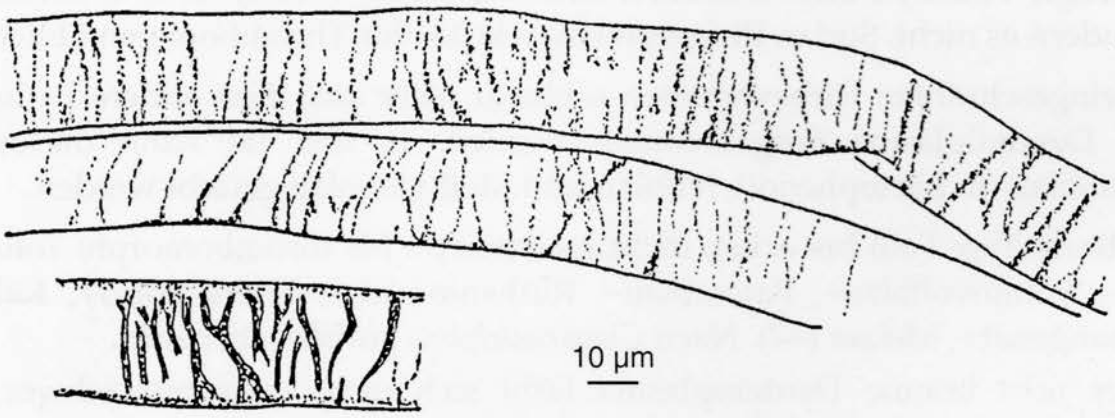
Filamentosus-Typ: Costifer oder tropfig an der Innenseite der Hyphenwand angeheftet, blass bis leicht bräunlich, löslich in Schwefelsäure, sonst unreaktiv. Toluidinblau–, Rutheniumrot–, Kongorot+, in KOH 5% beständig.

Bei *Paxillus*-Arten, vor allem bei *Paxillus filamentosus* (Morphotypus), hat CLÉMENÇON (1983) neben Thrombopleren mit thrombomorphem Deuteroplasma auch Thrombopleren mit schwach bis deutlich quer gebändertem Deuteroplasma beschrieben. Wegen dieser Bänderung wurden sie **costifere Hyphen** genannt (costa =Rippe). Es ist wahrscheinlich, dass sie aus Thrombo-

pleren mit bräunlichem, homogenem Inhalt entstehen. Reife Costiferen von *Paxillus* sind hohl, etwa zylindrisch, septiert, tragen Schnallen und zeigen die charakteristischen Rippen und Bogen, seltener Tropfen auf der inneren Seite der Hyphenwand.

Die Rippen färben sich stark mit Kongorot und Calcofluor Weiss M2R, aber nur schwach mit Baumwollblau. Sie bleiben ungefärbt in Toluidinblau, Eosin, Eisen-Karminessigsäure, Alcianblau und Rutheniumrot. Sie werden in konzentrierter Schwefelsäure augenblicklich aufgelöst, widerstehen aber 1%iger Chromsäure und 5%iger Kalilauge während 24 Stunden bei 70° C. Sie sind auch in Lactophenol und in konzentrierter Chloralhydratlösung beständig.

Die Dicke der Rippen, und damit auch ihre Beobachtbarkeit, wechseln stark von Hyphe zu Hyphe. Die zartesten Rippen sind nur im Phasenkontrast sichtbar; aber die voll entwickelten Rippen fallen bereits bei mittlerer Vergrösserung und ohne Färbung im Hellfeld auf.



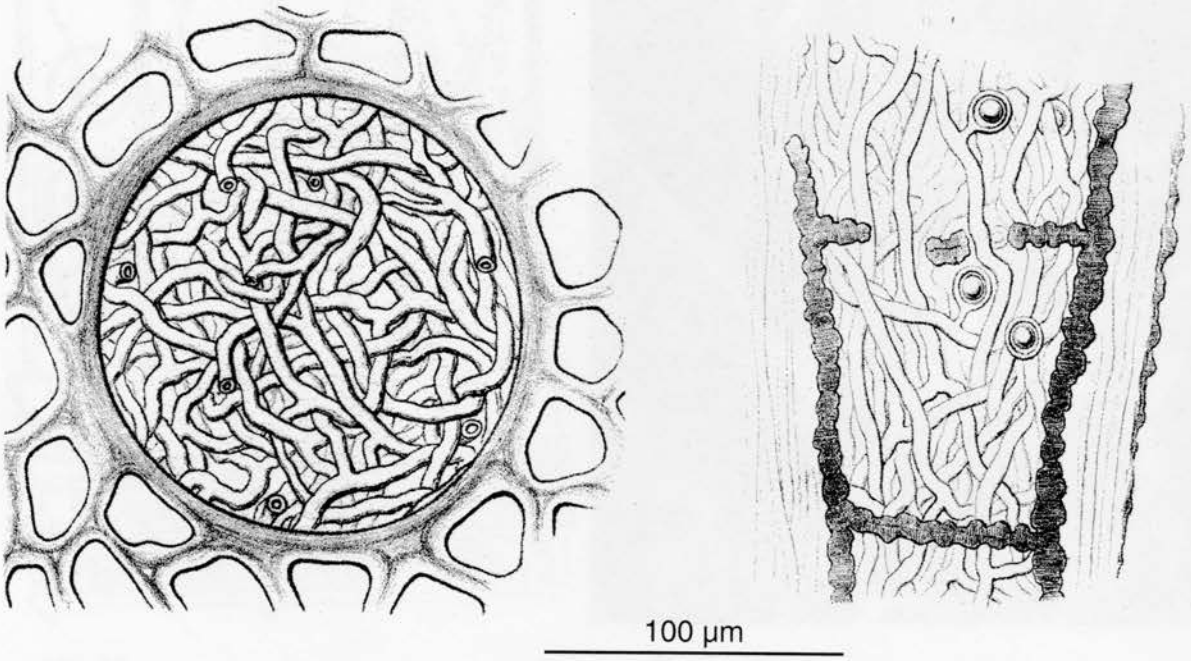
Figur 2.97: Costifere Thrombopleren ("Costifere Hyphen") von *Paxillus filamentosus*. Nach Clémençon 1983, verändert.

Figure 2.97: Costiferous thromboplerous hyphae ("costiferous hyphae") in *Paxillus filamentosus*.

3
DAS MYCELIUM

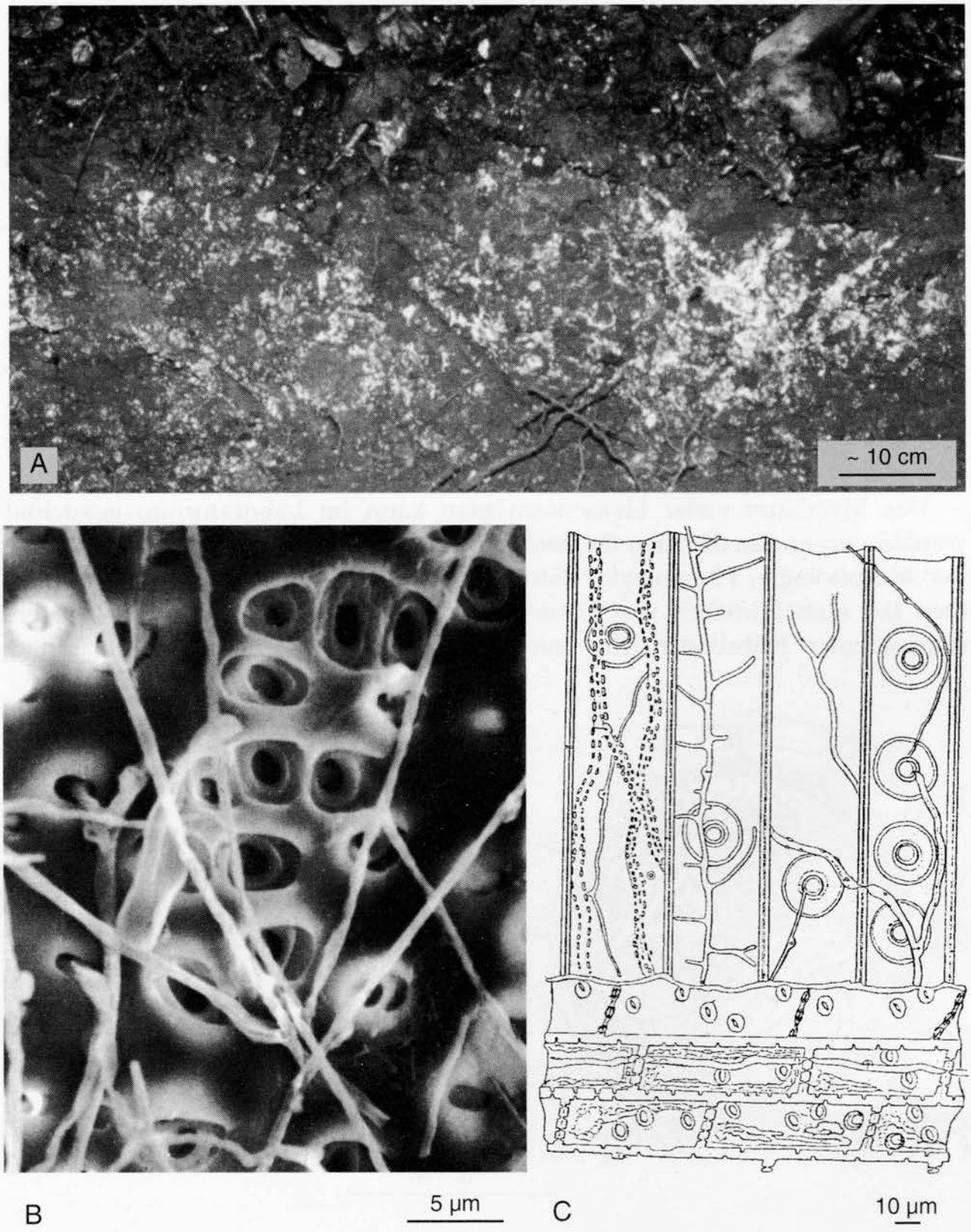
Das wenig differenzierte Hyphengeflecht, das oft zu Beginn der Fruchtkörperbildung auf dem Substrat und auch an der Basis mancher Blätterpilze zu sehen ist, wurde von NECKER (1783) Carcithium genannt, doch kam dieser Ausdruck nie in allgemeinen Gebrauch. Die heute übliche Bezeichnung Mycelium, die auch die vegetativen Hyphen im Inneren des Substrates mit einschliesst (Fig. 3.1, 3.2), geht auf TRATTINNICK (1805) zurück.

Das Mycelium vieler Hymenomyceten kann im Laboratorium gezüchtet werden, wo es der direkten Beobachtung zugänglich wird. Unsere Kenntnisse der Morphologie, Physiologie, Biochemie und Genetik des Myceliums stammen fast ausschliesslich von Untersuchungen an Kulturen auf strukturlosen, transparenten Nährböden. Um von einem Hymenomyceten eine Mycelkultur



Figur 3.1: Frühe Darstellung eines Myceliums in seinem natürlichen Substrat. Die Hyphen von *Laetiporus sulphureus* füllen die weiten Tracheiden des Holzes von *Castanea sativa* aus. Links Querschnitt, rechts Längsschnitt (mit einigen Chlamydosporen). Nach De Seynes 1888, verändert.

Figure 3.1: Early drawings of a mycelium in its natural substrate. The hyphae of *Laetiporus sulphureus* fill the cavity of the tracheids of the wood of *Castanea sativa*. Left: cross section, right: longitudinal section (with some chlamydospores).



Figur 3.2: Mycelien im natürlichen Substrat. **A:** *Macrolepiota rhacodes* im Boden unter Laubstreu. Bodenprofil und Foto N. Sagara. **B:** *Lentinula edodes* in Holz von *Quercus serrata*. Nach Nakai 1986. **C:** *Serpula lacrimans* in *Picea excelsa*. Nach Hartig 1885.

Figure 3.2: Mycelia in natural substrates. **A:** *Macrolepiota rhacodes* in soil under leaf litter, shown in a vertical cut. **B:** *Lentinula edodes* in wood of *Quercus serrata*. **C:** *Serpula lacrimans* in the wood of *Picea excelsa*.

zu erhalten, können drei Methoden zur Anwendung kommen. **Monosperme Kulturen** gehen auf eine einzige Spore zurück. Sie sind in der Regel homokaryotisch, schnallenlos und stellen die präsomatogame Phase des Pilzes dar. **Polysperme Kulturen** entstehen, wenn viele Sporen gleichzeitig auf den gleichen Nährboden ausgestreut werden. Sie sind heterokaryotisch, meist schnallentragend und das Produkt multipler Somatogamie junger Keimlinge. **Geflechtskulturen** erhält man durch Übertragen steriler Fragmente eines Basidioms auf einen Nährboden, wo sie dann auskeimen und ein neues vegetatives Mycel bilden können. Sie sind ebenfalls heterokaryotisch und postsomatogam, aber im Gegensatz zu den polyspermen Kulturen meist nur oligoheterokaryotisch (oft nur dikaryotisch), da die Fruchtkörper, aus denen sie abgeimpft wurden, wahrscheinlich von einem ausgelesenen, genetisch ausgewogenen und stabilen, postsomatogamen Mycelium gebildet wurden (RAYNER & TODD 1979, 1982; BARRETT & USCUPLIC 1971).

Die traditionellen, seit FALCK (1909) unterschiedenen Myceltypen, das **primäre**, das **sekundäre** und das **tertiäre** Mycelium, wurden ursprünglich nicht auf die Somatogamie und die damit verbundenen Kernverhältnisse, sondern auf ihr Erscheinungsbild in Kulturen und in Plecten begründet. Die Sexualität der Hymenomyceten und deren Beziehung zu den FALCK'schen Myceltypen wurden ja erst von BENSAUDE (1917, 1918) richtig erkannt und beschrieben, und erst seither wird dem Primärmycel und dem Sekundärmycel eine sexuell begründete Interpretation gegeben, so dass sie mehr oder weniger einer präsomatogam-monokaryotischen und einer postsomatogam-dikaryotischen Phase entsprechen.

Vor FALCK hat bereits FAYOD (1889: 187) ein primäres und ein sekundäres Mycel unterschieden, allerdings mit einer ganz anderen Definition. FAYOD's Primärmycel entsteht aus einer Spore oder aus einem älteren Mycel, sein Sekundärmycel aus dem Geflecht eines Basidioms. Unsere Geflechtskulturen sind also Sekundärmycelien im Sinne von FAYOD. Diese Anwendung von primär und sekundär ist zwar prioritär, aber trotzdem verloren gegangen.

Da die Terminologie von FALCK oder BENSAUDE der Wirklichkeit nicht ganz gerecht wird und zudem im Widerspruch zu Fayod steht, wird ihre weitere Verwendung in diesem Buch vermieden. Da sie aber heute noch weite Verbreitung geniesst, und da sie morphologische und historische Beachtung verdient, wird sie in der rein morphologischen Auffassung von FALCK in der Fassung von BENSAUDE (1918: 35) vorgestellt:

"Das Primärmycel entsteht unmittelbar durch Keimung einer Basidiospore. Der Hyphendurchmesser nimmt mit der Entfernung vom Keimschlauch graduell ab und erreicht einen kleinen Endwert, der für Primärmycelien charakteristisch ist. Die Hyphen wachsen ohne vorherrschende Richtung durcheinander und anastomosieren häufig, so dass das Primärmycel ein

Netzmycel wird. Das Primärmycel kennt keine klare Differenzierung in Haupt- und Nebenhyphen, da die Tochterhyphen in Durchmesser und Form ganz oder fast ganz den Elternhyphen entsprechen. Das Primärmycel bildet nie Schnallen." Wir wissen heute, dass dieser letzte Punkt für viele Keimmycelien nicht gilt, da diese bereits heterokaryotisch sein können. Hier liegt ein wichtiger Grund, die traditionelle Terminologie nicht weiter zu verwenden.

"Das Sekundärmycel ist ein uniformes System besonders differenzierter Hyphen konstanter Dimensionen und regelmässiger Verzweigungen. Die Hyphen besitzen Schnallen an den Septen. Das Sekundärmycel kann im allgemeinen weitere und komplexere Differenziationen bilden." Wir sehen, dass die Sexualität nicht in die Beschreibung aufgenommen wurde. Zudem sind postsomatogame, heute als sekundär bezeichnete Mycelien ohne Schnallen bekannt.

"Das Tertiärmycel hat eine weitere Differenzierung erfahren. Es besteht aus sehr verschiedenen Elementen und bildet die «Mycelgewebe» (falsche Gewebe) der komplexen Organe (Fruchtkörper, Sklerotien, Rhizomorphen, Stränge u.s.w.) der höheren Pilze." In diesem Sinn wird das Tertiärmycel heute noch gebraucht. FALCK und auch BENSAUDE haben impliziert, dass es aus einem Sekundärmycel hervorgeht, da nach diesen Autoren Primärmycelien keine Fruchtkörper bilden. Wir wissen aber heute, dass auch dies nicht immer stimmt.

Die wesentlichsten Eigenschaften eines vegetativen Myceliums sind das ausschliessliche Spitzenwachstum der Hyphen, die perforierten Septen, Kernwanderung, vegetative und sexuelle Anastomosen, sowie die Schnallen polykaryotischer Mycelien. Ein junges Mycelium ist nicht aus autonomen Zellen aufgebaut, sonderen stellt ein vielkerniges, kontinuierliches Cytoplasma in einem System kommunizierender Röhren dar. Oft sind junge Mycelien cœnocytisch (Fig. 1.4, S. 5), wenn aber Septen vorhanden sind, so stellen sie nur unvollständige Barrieren dar, und die Kerne sind oft ungleichmässig auf die Hyphenabschnitte verteilt. Allerdings werden die Hyphenabschnitte älterer oder basidiombildender, postsomatogam-polykaryotischer Mycelien meist zweikernig und weisen einen Mechanismus zur Aufrechterhaltung dieses Zustandes auf (AYLMORE & TODD 1984, RAYNER & al. 1984). Deshalb hat sich für solche Mycelien die Bezeichnung «dikaryotisch» eingbürgert.

Die BOIDIN'schen Organisationsstufen der Mycelien

Im einfachsten Fall, der auch in allen elementaren Lehrbüchern dargestellt wird, keimt die einkernige Basidiospore zu einem Mycelium aus, dessen Kerne alle durch Mitose vom Sporenkern stammen und daher identische Genstruktur besitzen. Das Keimmycel ist von Anfang an durch Querwände in Hyphen-

Tabelle 3.1: Kern- und Schnallenverhältnisse bei Hymenomyceten

Table 3.1: Nuclei and clamp connections of some selected Hymenomycetes

Typ	Homokaryon Mycel Keimling	Homokaryon Mycel älter	Heterokaryon Mycel Kerne	Heterokaryon Mycel Schnallen	Heterokaryon Basidiom Kerne	Heterokaryon Basidiom Schnallen	Beispiele	Nu/Sp
Normal: 58%	1	1	2	+	2	+	*Hyphoderma radula, Resinicium bicolor, Amylostereum chailletii, Clitocybe gibba, Collybia dryophila, Ripartites tricholoma*	1
							Schizophyllum commune	2
					∞	—	*Strobilurus esculentus*	1
			2	—	2	—	*Dendrothele griseocana*	
							Hymenochaete rubiginosa	1
Subnormal: 4%	∞	1	2	+	2	+	*Peniophora incarnata*	
							Galzinia pedicellata	2
			2	—	2	—	*Megalocystidium lactescens*	2
Heterocytisch: 7%	∞	∞	2	+	2	+	*Hapalopilus aurantiacus*	1
							Pulcherricium coeruleum, Vuilleminia comedens; Pholiota astragalina, Galerina triscopa	2
					2	—	*Vararia ochroleuca*	2
					∞	+	*Agrocybe praecox*	
							Bolbitius vitellinus	2
					∞	—	*Coprinus congregatus*	
							Leccinum aurantiacum	2
Astatocoenocytisch: 6%	∞	∞	2 ↑↓ ∞	+ —	2	+	*Mycoacia uda, Mycoacia stenodon, Phlebia radiata, Hapalopilus nidulans, Merulius tremellosus*	1
							Lopharia spadicea, Cerrena unicolor, Bjerkandera fumosa	2
Holocoenocytisch: 24%	∞	∞	∞	—	2	—	*Hymenochaete tabacina*	
							Scopuloides rimosa	1
							Heterobasidion annosum	
							Aleurodiscus amorphus	2
			∞	+(V)	2	—	*Meruliopsis taxicola*	1
					∞	—	*Stereum hirsutum*	2
haplo-diploid	1	1	2/1	+/—	1/2	—/+	*Armillaria obscura, A. mellea*	1

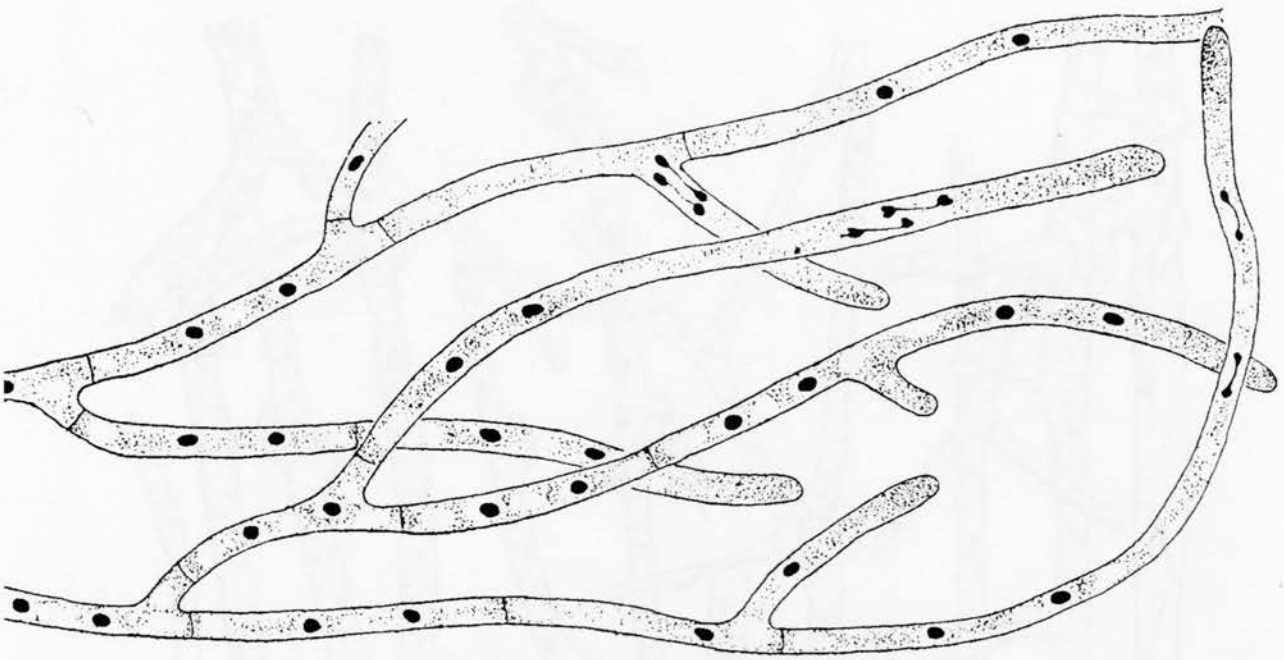
∞ bedeutet mehrere bis viele Kerne pro Hyphenzelle, wenigstens am Hyphenende.
+(V): Schnallen verticillat (= in Wirteln). Nu/Sp = Anzahl Kerne pro Spore.
Astatocoenocytisch: Kernzahl und Schnallen vom Kohlendioxidgehalt abhängig: Oberflächenhyphen und Lufthyphen zweikernig, mit Schnallen; die in das Kulturmedium eindringenden Hyphen mehr oder weniger coenocytisch und schnallenlos. **Bemerkung:** Diese Tabelle umfasst rund 99% der untersuchten, etwas mehr als 400 Arten. Zusammengestellt nach den Angaben von Boidin (1958, 1971), Kühner (1958), Yen (1949), Korhonen (1980) und Lamoure & Guillaumin (1985).

abschnitte (Artikel, Hyphenzellen) gegliedert, und alle Abschnitte sind einkernig. Solche Mycelien sind sowohl homokaryotisch (alle Kerne sind genetisch gleich), als auch monokaryotisch (alle Hyphenzellen besitzen einen einzigen Kern), und ein solches Mycelium bildet keine Schnallen aus. Es wird oft einfach Homokaryon oder Monokaryon, bisweilen aber auch Primärmycel genannt. Treffen zwei kompatible Mycelien solcher Beschaffenheit aufeinander, so fusionieren einige ihrer Hyphen. Dies gestattet gegenseite Kernübertritte, so dass jedes Mycel beide Kerntypen besitzt (kompatible, homokaryotische Mycelien haben immer genetisch verschiedene Kerne). Solche postsomatogame Mycelien sind sowohl heterokaryotisch (die Kerne sind genetisch verschieden) als auch dikaryotisch (es sind nur zwei genetisch verschiedene Kerntypen vorhanden, und jede Hyphenzelle besitzt ein heterogenetisches Kernpaar), und solche Mycelien bilden meist Schnallen aus. Ein solches Mycelium wird oft Heterokaryon oder Dikaryon, bisweilen auch Sekundärmycelium genannt.

Das Heterokaryon bildet nun Basidiome. Alle Hyphen des Basidioms sind dikaryotisch und schnallentragend; die junge Basidie ist dikaryotisch, und ihre beiden Kerne sind genetisch verschieden.

Dieser einfache Fall trifft bei weitem nicht auf alle Basidiomyceten und nur auf etwa die Hälfte der Hymenomyceten zu. Er gehört aber zum Grundwissen jedes Biologen und wird deshalb oft als «Normalfall» betrachtet. Dies ist wohl der Grund, weshalb BOIDIN (1971) dieses Verhalten, zusammen mit einigen Varianten, als «normal» bezeichnete. Daneben existieren aber noch einige weitere Kernverhaltensmuster und andere Schnallenverhältnisse, die BOIDIN in vier weitere Fälle zusammenfasst, von denen jeder noch gewisse Variationen zeigt (Tabelle 3.1). BOIDIN's fünf Kategorien zeichnen eine Entwicklung ab, die vom eben beschriebenen «einfachsten Fall» ausgehend, die Anzahl der Kerne im Keimmycelium und in den Hyphenzellen des älteren Homokaryons, des heterokaryotischen Myceliums und der Basidiome auf ein Vielfaches anwachsen lässt.

Der **Normalfall** ist durch ein einkerniges Keimmycel, einkernige Zellen des Homokaryons und dikaryotische Zellen des Heterokaryons gekennzeichnet. Die meisten Arten dieser Kategorie folgen dem «einfachsten Fall», indem sie auch einkernige Basidiosporen und dikaryotische Basidiomhyphen besitzen und alle ihre heterokaryotischen Hyphen Schnallen tragen. Die in der Tabelle 3.1 aufgeführten Beispiele (von *Hyphoderma radula* bis *Ripartites tricholoma*) sind nur eine kleine Auswahl. In der Tat gehören die meisten weißsporigen Hymenomyceten mit einfachen Sporenwänden hierher. Die Variationen des Normalfalles betreffen die Anzahl der Kerne in den Basidiosporen (2 bei *Schizophyllum commune*) und in den Hyphen der Fruchtkörper (viele Kerne pro Hyphenabschnitt in manchen Blätterpilzen, z. B. *Strobilurus esculentus*), sowie das Ausbleiben der Schnallen in den heterokaryotischen Hyphen sowohl des



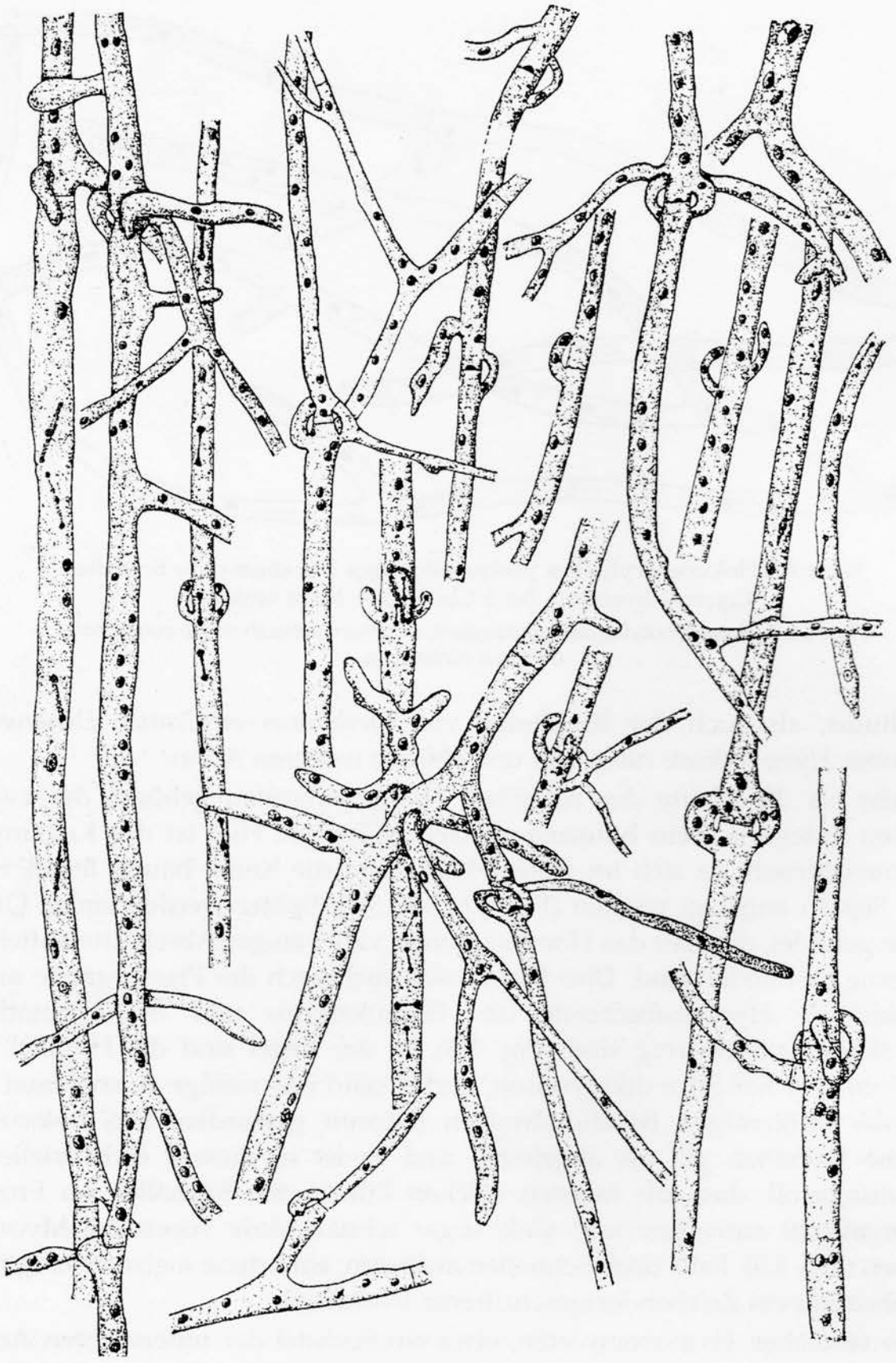
Figur 3.3: Holocoenocytisches, postsomatogames Mycelium ohne Schnallen. *Coprinus domesticus.* Nach Chow 1934, leicht verändert.

Figure 3.3: Holocoenocytic, postsomatogamic mycelium withouth clamp connections, *Coprinus domesticus.*

Myceliums, als auch der Basidiome von *Strobilurus esculentus, Dendrothele griseocana, Hymenochaete rubiginosa* und einigen weiteren Arten.

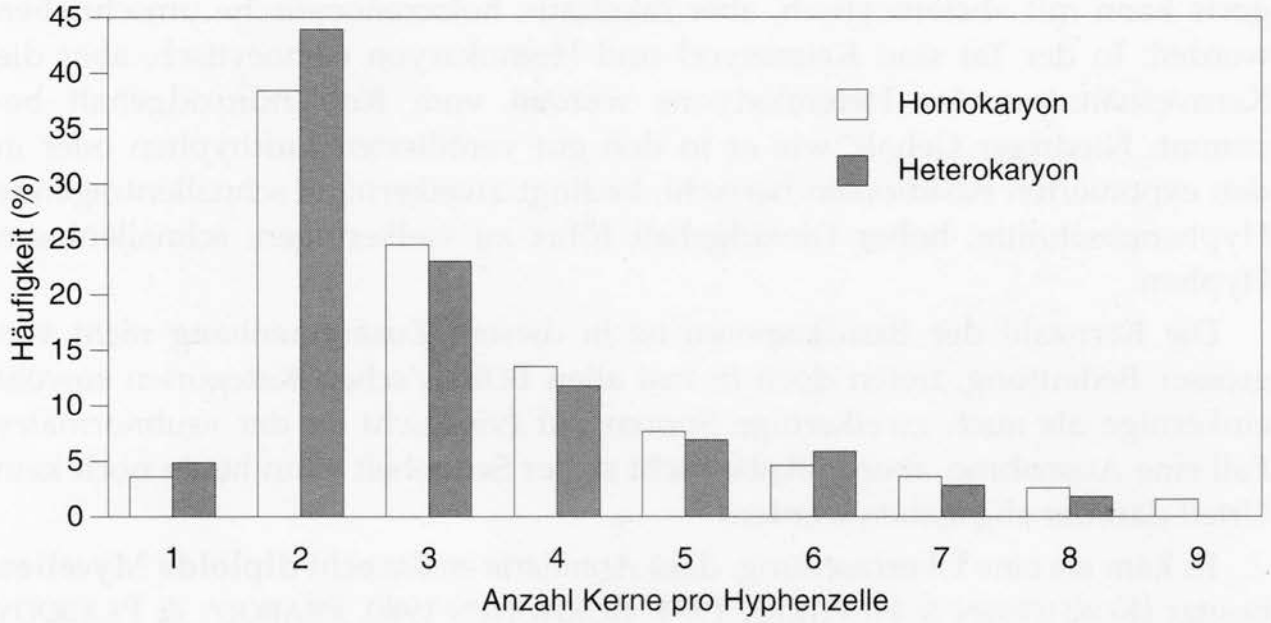
Mehr als die Hälfte der restlichen Hymenomyceten gehören der zweitgrössten Kategorie, dem **holocœnocytischen Typ** an. Hier ist das Keimmycel echt cœnocytisch, da sich im frühen Wachstum die Kerne häufig teilen, aber keine Septen angelegt werden (Fig. 1.6, 3.3, 3.4). Später werden einige Querwände gebildet, die aber das Homokaryon in viel weniger Abschnitte aufteilen, als Kerne vorhanden sind. Dies ändert sich auch nach der Plasmogamie nicht, so dass die Hyphenabschnitte des Homokaryons und des vegetativen Heterokaryons vielkernig sind (Fig. 3.5). In der Regel sind die Hyphen der Basidiome solcher Pilze dikaryotisch, und es sind nur wenige Ausnahmen mit ebenfalls vielkernigen Basidiomhyphen bekannt geworden. Das holocœnocytische Verhalten gilt als abgeleitet, und es ist in diesem Licht vielleicht bedeutungsvoll, dass die meisten solchen Pilze keine Schnallen im Fruchtkörpergeflecht aufweisen und viele sogar schnallenlose vegetative Mycelien besitzen (Fig. 3.3). Falls doch Schnallen auftreten, sind diese meist wirtelig (Fig. 3.4), ebenfalls ein Zeichen fortgeschrittener Evolution.

Die restlichen Hymenomyceten, etwa ein Sechstel der untersuchten Arten, gehören zu einer der drei intermediären Kategorien auf dem Weg vom normalen zum holocœnocytischen Verhalten. Das erste Anzeichen einer Entwicklung in Richtung vielkerniger Homokaryen ist das Auftreten eines cœnocytischen Keimmycels, das dann aber später in einkernige Hyphen-



Figur 3.4: Bildung von Wirtelschnallen im coenocytischen Mycelium von *Coniophora puteana*. Nach Greis 1937, leicht verändert.

Figure 3.4: Formation of verticillate clamp connections of the coenocytic mycelium of *Coniophora puteana*.



Figur 3.5: *Phellinus igniarius:* Beispiel eines holocoenocytischen Porlings, dessen Kerne pro Hyphenzelle im homokaryotischen und im heterokaryotischen Mycelium die gleichen Häufigkeitsverteilungen zeigen. Es herrscht eine deutliche Tendenz, zweikernige Zellen zu bilden. Nach den Angaben von Hennon & Hansen 1987.
Die Häufigkeiten folgen einer POISSON-Verteilung. Da die Kerne in den Hyphen uniform verteilt sind (mittlerer Abstand zwischen den Kernen etwa konstant), folgen die Längen der Hyphenzellen der gleichen POISSON-Verteilung. Dies bedeutet, dass die Verteilung der Septen entlang der Hyphen zufällig ist. Dies ist eine Eigenschaft vieler coenocytischer Mycelien.

Figure 3.5: *Phellinus igniarius*, an example of a holocoenocytic polypore whose distributions of the number of nuclei per hyphal cell are the same in the homokaryotic and the heterokaryotic mycelium. There is a strong tendency to form binucleate cells.
The frequencies of the nuclei follow a POISSON-distribution. Since the nuclei are uniformely distributed (mean distance between nuclei roughly constant) the lengths of the hyphal cells follow the same distribution. This means that the distribution of the septa is random, and this is a characteristic of many coenocytic mycelia.

abschnitte aufgeteilt wird. Dieses vielkernige Keimmycel ist der einzige Unterschied zum «normalen» Typ und wird von BOIDIN (1971) **subnormal** genannt. Auch hier, wie im «normalen» Fall, können Pilze mit und solche ohne Schnallen, sowohl im vegetativen Mycel als auch im Fruchtkörpergeflecht, unterschieden werden. Im nächsten (phylogenetischen?) Schritt wird der vielkernige Zustand auf das ganze Homokaryon ausgedehnt, so dass sich dieses wie bei den holocœnocytischen Pilzen verhält. Das Heterokaryon hingegen teilt seine Hyphen in regelmässig zweikernige Abschnitte auf, ganz so wie das «normale» und «subnormale» Pilze tun. Solche Pilze werden **heterocytisch** genannt. Wie in den bisher besprochenen Kategorien treten auch hier schnallentragende und schnallenlose Arten auf. Interessant ist das Verhalten der Fruchtkörperhyphen einiger heterocytischer Blätterpilze; denn diese sind wiederum vielkernig, wie wir das schon beim «normalen» *Strobilurus esculentus* angetroffen haben. Die letzte, **astatocœnocytische** Kate-

gorie kann mit «heterocytisch, aber fakultativ holocœnocytisch» umschrieben werden. In der Tat sind Keimmycel und Homokaryon cœnocytisch; aber die Kernverhältnisse des Heterokaryons werden vom Kohlendioxidgehalt bestimmt. Niedriger Gehalt, wie er in den gut ventilierten Lufthyphen oder in den exponierten Basidiomen herrscht, bedingt zweikernige, schnallentragende Hyphenabschnitte; hoher Dioxidgehalt führt zu vielkernigen, schnallenlosen Hyphen.

Die Kernzahl der Basidiosporen ist in diesem Zusammenhang nicht von grosser Bedeutung, treten doch in fast allen BOIDIN'schen Kategorien sowohl einkernige als auch zweikernige Sporen auf (vielleicht ist der «subnormale» Fall eine Ausnahme, aber in Anbetracht seiner Seltenheit kann heute noch kein Urteil darüber abgegeben werden).

Es kam als eine Überraschung, dass *Armillaria mellea* echt **diploide Mycelien** besitzt (KORHONEN & HINTIKKA 1974, KORHONEN 1980, PEABODY & PEABODY 1984, ULLRICH & ANDERSON 1978, LAMOURE & GUILLEMIN 1985). Diploide und triploide Kerne in vegetativen Mycelien sind schon seit den genetischen Untersuchungen an *Schizophyllum commune, Coprinus cinereus* und *Coprinus radiatus* bekannt, treten dort aber nur vorübergehend und in sehr kleinen Anteilen von 1:1000 bis 1:10'000 auf, wo sie vermutlich eine parasexuelle Rolle spielen (PARAG 1964; CASSELTON 1965; PRUD'HOMME 1965). Es ist möglich, dass holocœnocytische, schnallenlose Mycelien neben haploiden Kernen auch diploide oder gar polyploide Kerne in grossen Mengen enthalten, wie dies von BOLLAND & al. (1983) für *Phellinus noxius* wahrscheinlich erachtet wurde. Nach HENNON & HANSEN (1987) könnte dies vielleicht auch für *Phellinus arctostaphyli, Ph. igniarius* und *Ph. tremulae* zutreffen.

Dynamik des jungen Myceliums

Eine statische Beschreibung kann dem Wesen des Myceliums nur annähernd gerecht werden und muss durch einige Aspekte seines Verhaltens ergänzt werden. Der Zielsetzung des Buches entsprechend beschränken wir uns auf die Morphologie und Cytologie und gehen nicht auf die Physiologie und Biochemie ein.

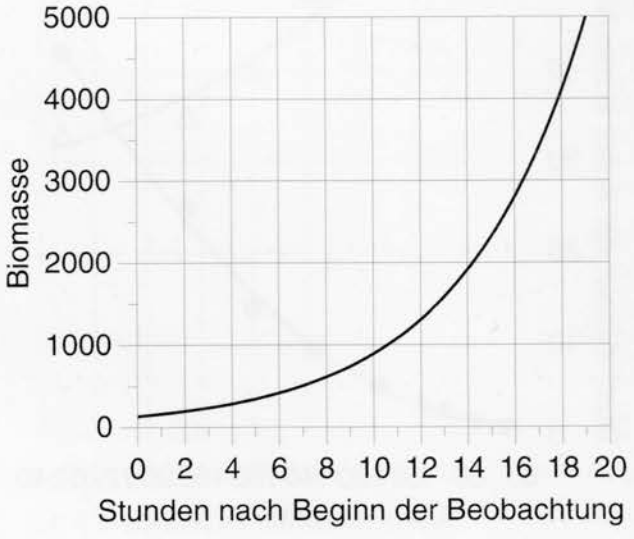
Das wachsende Mycelium wurde von LANGERON (1945: 32) wie folgt beschrieben: "Un champignon est une masse cytoplasmique nucléée qui se déplace dans le sens centrifuge, soit librement, soit à l'intérieur de tubes qu'elle construit au fur et à mesure de sa progression périphérique. En même temps que ces tubes s'allongent sous la poussée cytoplasmique, le champignon quitte peu à peu la partie centrale du thalle, dont les éléments se vacuolisent progressivement, puis se vident et meurent. De sorte qu'un thalle fongique, quelle que soit sa forme, comprend toujours une zone périphérique vivante, d'accroissement continu, et une zone centrale squelettique, formée de tubes

vides et morts. (Ein Pilz ist eine cytoplasmatische, kernführende Masse mit zentrifugaler Wanderung entweder in freier Form oder im Innern von Röhren, die fortlaufend mit der randwärts gerichteten Verlagerung aufgebaut werden. Gleichzeitig mit der Verlängerung der Röhren durch cytoplasmatischen Druck verlässt der Pilz nach und nach die innern Teile des Thallus, deren Elemente sich fortschreitend vakuolisieren und leeren, und die schliesslich sterben. Auf diese Weise besteht ein Pilz, wie auch immer seine Form sei, aus einer lebenden Randzone mit fortwährendem Wachstum und einer Innenzone aus leeren und toten Röhren)."

Diese qualitative Beschreibung eines Myceliums wurde seither durch zahlreiche Beobachtungen ergänzt und quantifiziert, sowohl in Morphologie und Cytologie als auch in Physiologie, Biochemie, Molekularbiologie und Autœkologie. Der Thematik des Buches entsprechend beschränken wir uns hier auf die Morphologie und Cytologie.

Das Mycelwachstum

Es wurden nur wenige Hymenomyceten wachstumskinetisch untersucht. Die folgende Besprechung stützt sich im wesentlichen auf Beobachtungen an Mycelkulturen von *Coprinus cinereus, Coprinus disseminatus, Coprinus sterquilinus, Polyporus arcularius, Schizophyllum commune, Sistotrema brinkmannii* und *Trametes (Coriolus) versicolor.*



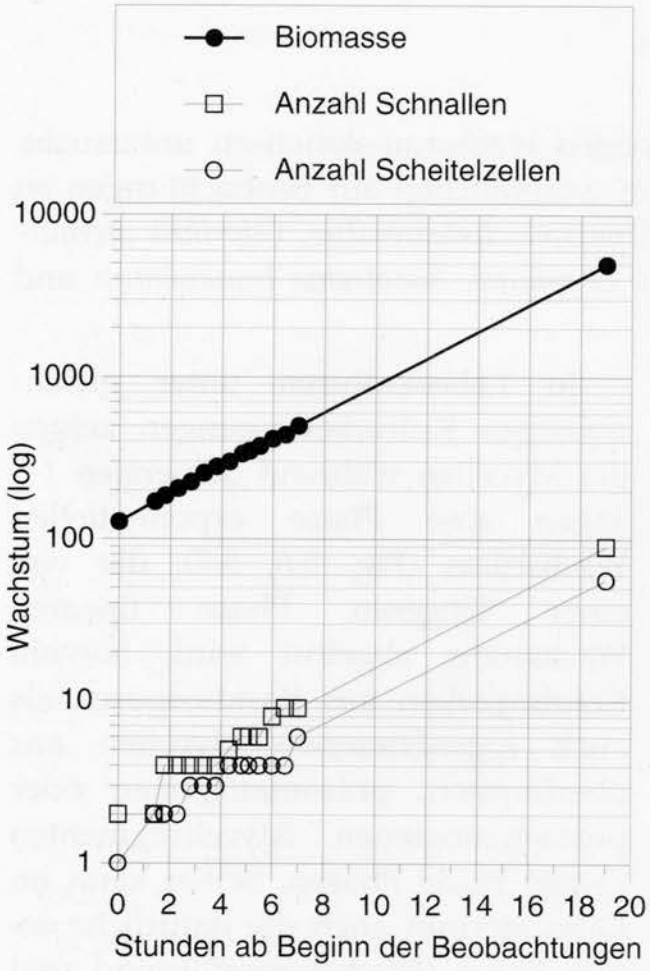
Figur 3.6: Exponentielles Wachstum eines jungen Myceliums von *Coprinus cinereus*. Biomasse ausgedrückt als totale Länge aller Hyphen in µm. Nach den Angaben von Butler 1984.

Figure 3.6: Exponential growth of a young mycelium of *Coprinus cinereus*. The biomass is expressed as the total length of the hyphae in µm.

In Laborkulturen unter gleichmässigen Kulturbedingungen zeigen die Mycelien während der ersten 1-3 Tagen eine Phase exponentiellen Wachstums (Fig. 3.6, 3.7), die von einer längeren Phase linearen Wachstums abgelöst wird. Sowohl Keimmycelien aus Basidiosporen als auch regenerierende Mycelien aus überimpften, präsomatogamen oder postsomatogamen Mycelfragmenten zeigen beide Phasen. Selten kann im Laboratorium auch die natürliche senile Phase (Wachstumsstillstand und Absterben) beobachtet werden; denn meist sind die Kulturgefässe viel zu klein, und das Mycelium stösst an seine physikalischen Grenzen, lange bevor es seine biologischen Grenzen erreicht hat, oder (und) die Beobach-

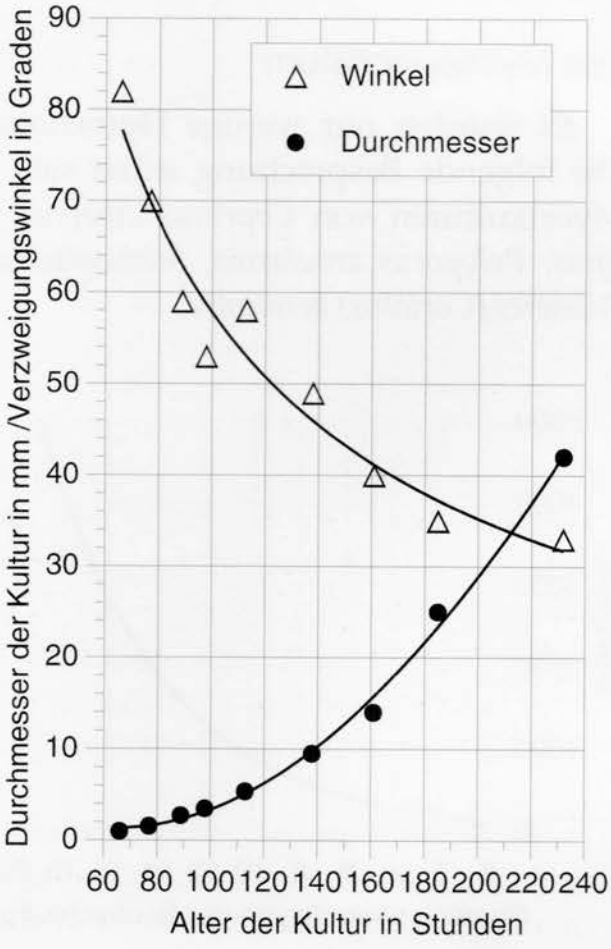
tungsdauer ist viel zu kurz, leben doch die Mycelien der meisten Hymenomyceten in der Natur viele Jahre lang und können viele Meter Durchmesser erreichen.

Die exponentielle Phase – Die Hyphen eines Keimmycels oder eines überimpften Mycels wachsen zunächst langsam, aber ihre Wachstumsgeschwindigkeit nimmt stetig zu. Dies ist die "Anlaufphase" oder "Beschleunigungsphase" des Mycelwachstums. Die zunehmende Wachstumsgeschwindigkeit führt zu einem exponentiellen Wachstum, das sich sowohl in der Biomasse (ausgedrückt als die Summe aller Hyphenlängen), als auch im Durchmesser der Kolonie und in der Anzahl Verzweigungen ausdrückt (Fig. 3.7, 3.8). Der Verzweigungswinkel ist bei Keimmycelien anfangs weit offen, oft zwischen 80 und 90 Grad, nimmt aber mit zunehmendem Alter exponentiell ab (Fig. 3.8). Hyphenfusionen fehlen oder sind selten.



Figur 3.7: Exponentielles Wachstum eines jungen Myceliums von *Coprinus cinereus*. Die Biomasse dieses Myceliums wurde bereits in der Figur 3.6 dargestellt. Nach den Angaben von Butler 1984.

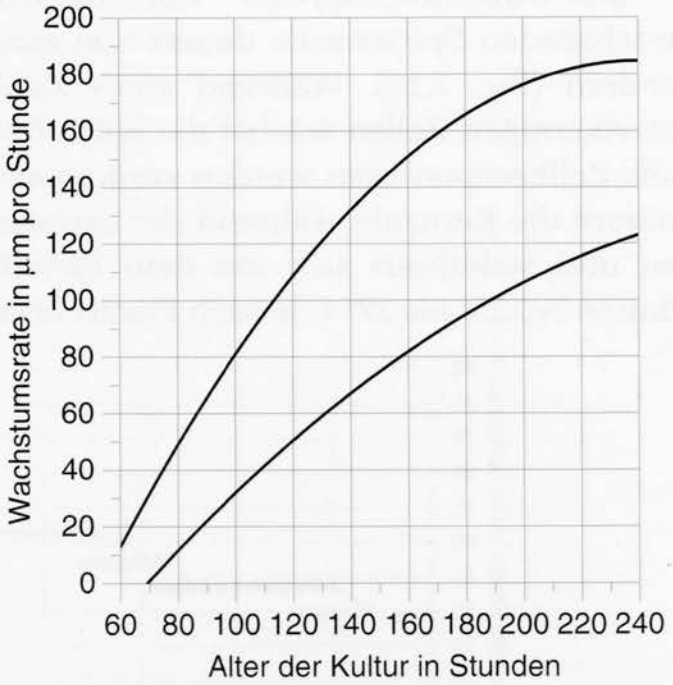
Figure 3.7: Exponential growth of a young mycelium of *Coprinus cinereus*. The biomass of this mycelium is also graphed in figure 3.6.



Figur 3.8: Zunahme des Myceldurchmessers und Abnahme des Verzweigungswinkels eines jungen Mycels von *Coprinus disseminatus*. Nach den Angaben von Butler 1984.

Figure 3.8: Increase of the diameter of the mycelium and decrease of the ramification angle in a young mycelium of *Coprinus disseminatus*.

Während der exponentiellen Phase werden Haupt- und Nebenhyphen differenziert. Haupthyphen zeigen eine stärkere Wachstumsbeschleunigung und stossen vorwiegend in radialer Richtung in noch unbesiedeltes Gebiet vor. Nebenhyphen zeigen eine geringere Beschleunigung und erreichen damit auch eine kleinere Wachstumsgeschwindigkeit als die Haupthyphen (Fig. 3.9). Sie zweigen (oft weit) hinter der Spitze einer Haupthyphe ab und zeigen oft einen etwas geringeren Durchmesser. Die Nebenhyphen können ihrerseits Nebenhyphen zweiter Generation bilden, die noch langsamer wachsen. Mit fortschreitendem radialem Wachstum der Haupthyphen nimmt der gegenseitige Abstand ihrer Spitzenzellen ab. In den freien Raum können Nebenhyphen einwachsen und zu Haupthyphen werden. Ihre Wachstumsgeschwindigkeit gleicht sich dann derjenigen der Haupthyphen an, und sie dringen wie diese in noch unbesiedeltes Gebiet vor.



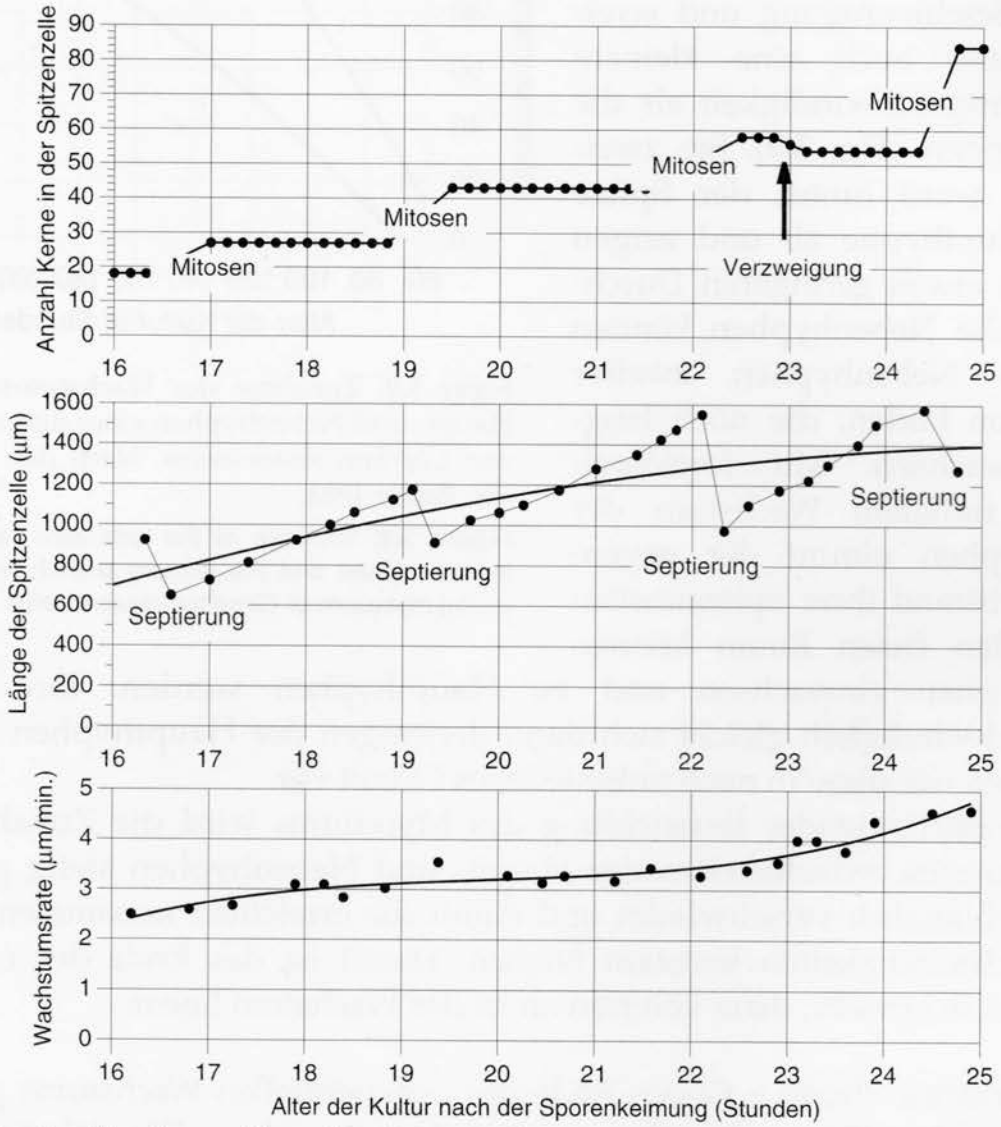
Figur 3.9: Zunahme der Wachstumsraten der Haupt- und Nebenhyphen eines jungen Mycels von *Coprinus disseminatus*. Nach den Angaben von Butler 1984.

Figure 3.9: Increase of the extension rates of the leader hyphae and the primary branch hyphae in a young mycelium of *Coprinus disseminatus*.

Mit fortschreitender Entwicklung des Myceliums wird die Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeiten der Haupt- und Nebenhyphen stetig geringer, bis sie schliesslich verschwindet und damit die erreichten maximalen Wachstumsgeschwindigkeiten konstant bleiben. Damit ist das Ende der exponentiellen Phase erreicht, denn von nun an ist das Wachstum linear.

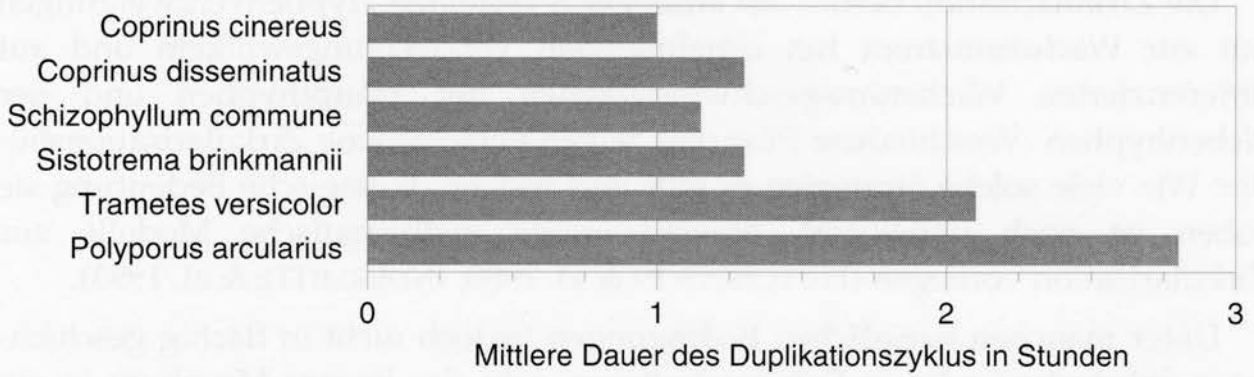
Die lineare Phase – Gegen Ende des exponentiellen Wachstums geht das Mycel in die Phase des linearen Wachstums über. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Haupthyphen bleibt konstant, und die Verzweigungswinkel bleiben auf ihrem minimalen Wert. Zwar findet die unmittelbare Auszweigung einer Nebenhyphe immer in einem recht offenen Winkel statt; aber die Hyphe gleicht rasch ihre Wachstumsrichtung den andern Hyphen an, so dass der schliesslich eingenommene Winkel eng wird. Die Hyphen zeigen auch ein verändertes Verhalten, indem sie bei Begegnungen oft Fusionsbrücken bilden. Dadurch entsteht ein Netzwerk anastomosierender Hyphen, besonders in den innern, älteren Zonen des Myceliums (Fig. 3.14, S. 127).

Der Duplikationszyklus – Ein Duplikationszyklus (TRINCI 1978, 1979) einer wachsenden Spitzenzelle dauert von einer Querwandbildung (Septation) zur andern (Fig. 3.10). Während eines Zyklus eines normalen Myceliums mit zweikernigen Zellen wächst die Spitzenzelle etwa um ihre eigene Länge, und alle Zellkomponenten werden verdoppelt. Bei coenocytischen Mycelien jedoch nimmt die Kernzahl während der exponentiellen Phase von Zyklus zu Zyklus zu und stabilisiert sich mit dem Erreichen der linearen Phase. Ein Zyklus dauert bei 25° bis 27° C je nach Pilzart etwa 1 bis 3,5 Stunden (Fig. 3.11).



Figur 3.10: Duplikationszyklen der Spitzenzelle einer Haupthyphe eines jungen, coenocytischen Myceliums von *Polyporus arcularius* während der exponentiellen Phase. Die Anzahl Kerne nimmt von Zyklus zu Zyklus zu, bei der Verzweigung jedoch etwas ab, da einige Kerne in die neue Zelle abwandern. Die Länge der Spitzenzelle nimmt ebenfalls zu (die eingezeichnete Regression steigt deutlich an). Die Wachstumsrate nimmt ebenfalls zu ("Anlaufwachstum"), wenn auch nicht linear. Nach den Angaben von Valla 1973a,b.

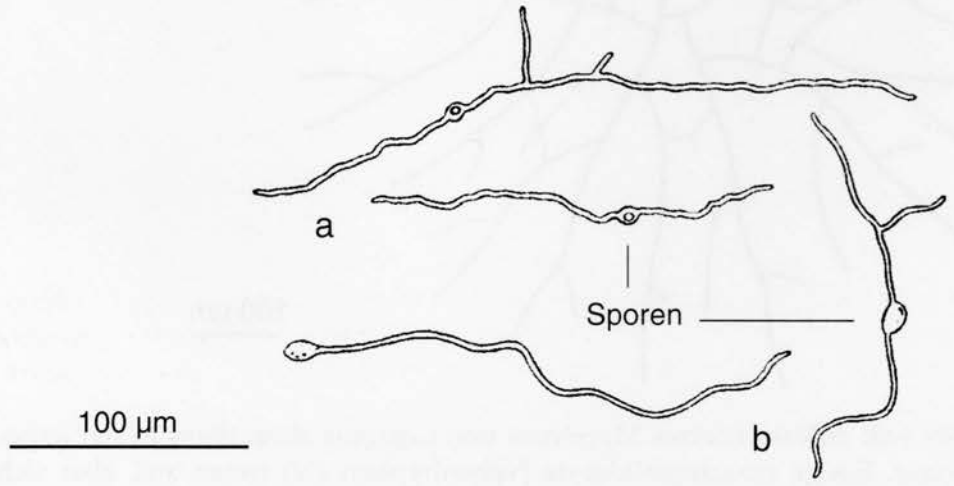
Figure 3.10: Duplication cycles of an apical cell of a leader hypha of a young, coenocytic mycelium of *Polyporus arcularius* in its exponential phase. The number of nuclei increases from cycle to cycle but reduces when ramification occurs because some nuclei migrate into the new cell. The length of the cell also increases regularly (the regression line climbs). The extension rate of the apical cell also increases, but not linearly with time.



Figur 3.11: Mittlere Dauer einiger Duplikationszyklen. Nach den Angaben von Butler 1984 und Valla 1973a,b.

Figure 3.11: Mean durations of duplication cycles of different fungi.

Zirkularisation und Sphaerisation des Keimmyceliums – Auf der Oberfläche eines Nährbodens keimt eine Spore mit einem oder zwei Keimschläuchen, so dass ganz junge Mycelien im wesentlichen eine lineare Struktur zeigen (Fig. 3.12). Ein etwas älteres Mycelium hingegen zeigt eine mehr oder weniger kreisförmige Wachstumsfront und dehnt sich zweidimensional aus (die dritte Dimension kann zunächst vernachlässigt werden, da die Hyphen entlang der Oberfläche des Nährbodens wachsen, kaum in das Substrat eindringen und noch keine Lufthyphen bilden). Die Ausbildung einer rundum geschlossenen Wachstumsfront ist die Zirkularisation des Myceliums, deren Zweck die Suche der günstigsten Wachstumsrichtung ist. Da in den meisten Laborkulturen isotrope Nährböden vorliegen, gibt es keine besonders günstige Richtung, und das Mycelium bleibt auch mit zunehmendem Alter annähernd kreisförmig. In der Natur hingegen ist das Substrat meist anisotrop, und der Pilz kann in der günstigsten Richtung wachsen.



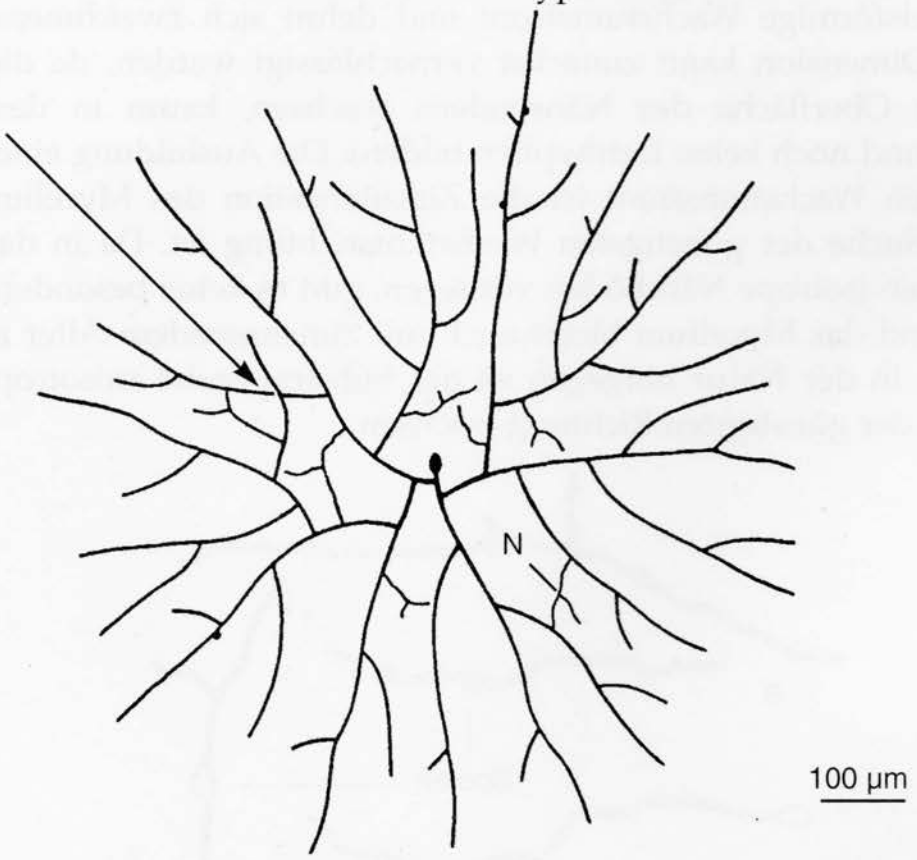
Figur 3.12: Quasi lineare Keimmycelien. a: *Tricholoma terreum*; b: *Cantharellus lutescens*. Nach Fries 1943, verändert.

Figure 3.12: Quasi linear mycelia just after germination. a: *Tricholoma terreum*, b: *Cantharellus lutescens.*

Die Zirkularisation beruht auf strategisch verteilten Hyphenverzweigungen mit zur Wachstumsfront hin abnehmenden Verzweigungswinkeln und auf differenzierten Wachstumsgeschwindigkeiten der Haupthyphen und der Nebenhyphen. Verschiedene Pilzarten zeigen verschiedene Zirkularisationsbilder. Wie viele solche Strategien es gibt und welche ökologische Bedeutung sie haben ist noch unbekannt, obwohl einige mathematische Modelle zur Zirkularisation vorliegen (HUTCHINSON & al. 1980, INDERMITTE & al. 1993).

Unter manchen natürlichen Bedingungen (jedoch nicht in flächig geschichteten Substraten) oder in Submerskulturen geht das lineare Mycelium in ein kugeliges Mycelium über. Die günstigste Wachstumsrichtung kann damit in drei Dimensionen gesucht werden. Sphaerisation und Zirkularisation beruhen auf dem gleichen Prinzip und werden durch die gleichen Mechanismen erreicht.

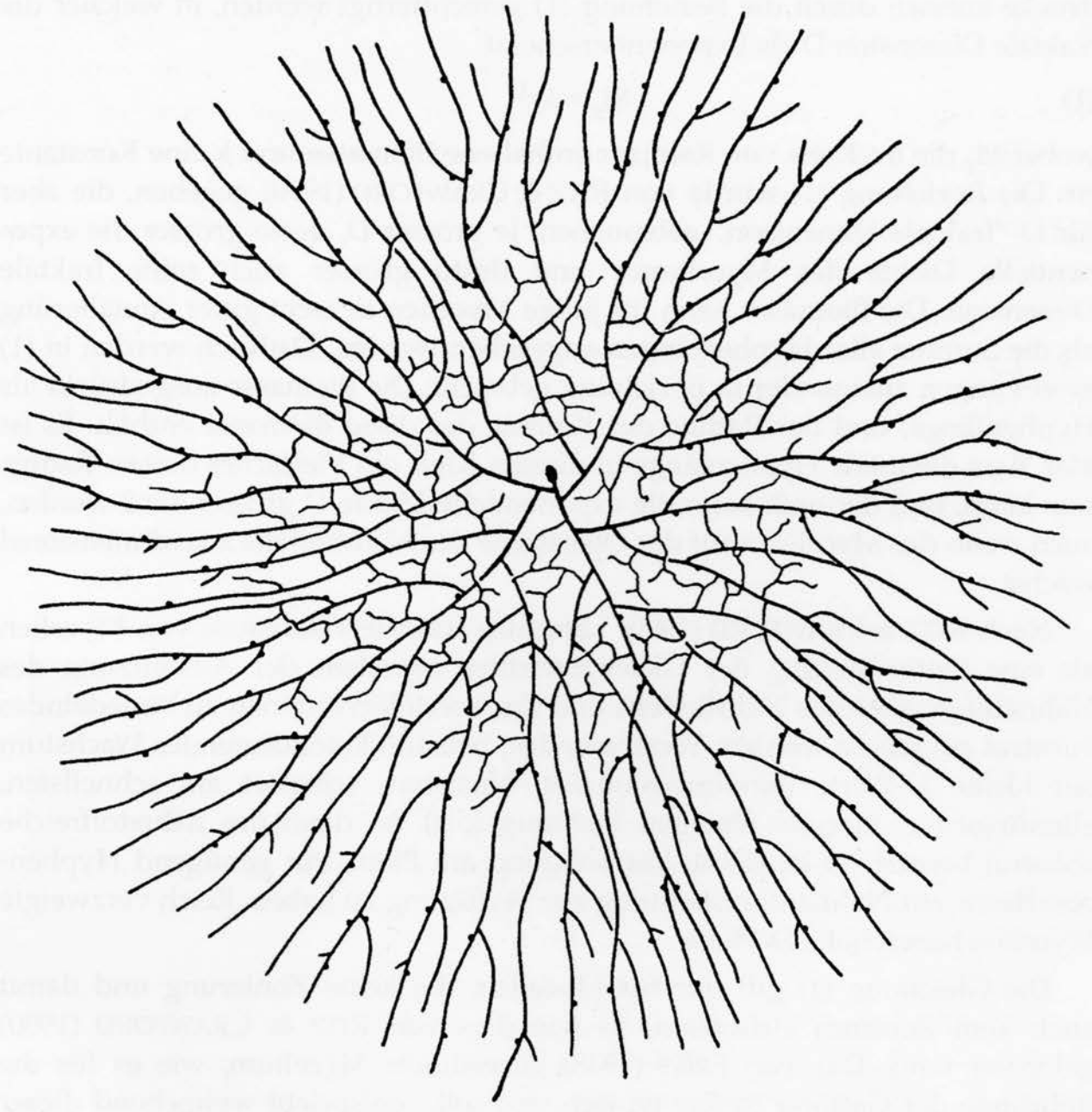
In den ersten Phasen der Zirkularisation oder der Sphaerisation, während der Phase der Erforschung des Substrates, können sich die Hyphen gegenseitig überwachsen ohne Anastomosen durch Hyphenfusion zu bilden. In älteren



Figur 3.13: Junges, bereits voll zirkularisiertes Mycelium von *Coprinus sterquilinus* in der exponentiellen Wachstumsphase. Einige maschenbildende Nebenhyphen (N) treten auf, aber sich kreuzende Haupthyphen fusionieren nicht (Pfeil). Nach Buller 1931, verändert. Massstab annähernd.

Figure 3.13: A young mycelium of *Coprinus sterquilinus* in the exponential phase already showing a circular growth front. Secondary hyphae (N) begin to produce a network, but the primary hyphae do not fuse (arrow). The scale bar is an approximation.

Teilen des Mycels treten jedoch Fusionen und Maschenbildungen auf (Fig. 3.14). Diese Anastomosen erleichtern die Zirkulation des Cytoplasmas und die Wanderung der Zellorganellen entlang der Hyphen und von einer Hyphe zur andern. Ein älteres Mycelium kann deshalb wenigstens teilweise mit einem Netz kommunizierender Adern verglichen werden.



Figur 3.14: Das Mycelium aus der Figur 3.13, etwas älter. Der innere Teil (bis etwa zum halben Radius) ist durch Maschenbildung durch Nebenhyphen stark vernetzt und stellt die Zone der Substratausbeutung dar. Die äussere Zone besteht nur aus Haupthyphen (die nicht fusionieren) mit etwa radialem Wachstum zur Substratbesiedelung. Nach Buller 1931, verändert.

Figure 3.14: Same mycelium as in figure 3.13, but slightly older. Die inner part (up to about half the radius) is a network of secondary and primary hyphae and represents the zone of substrate exploitation. The outer zone consists of primary hyphae alone (that do not fuse) growing more or less radially to colonise new substrate.

Die fraktalen Dimensionen des jungen Myceliums

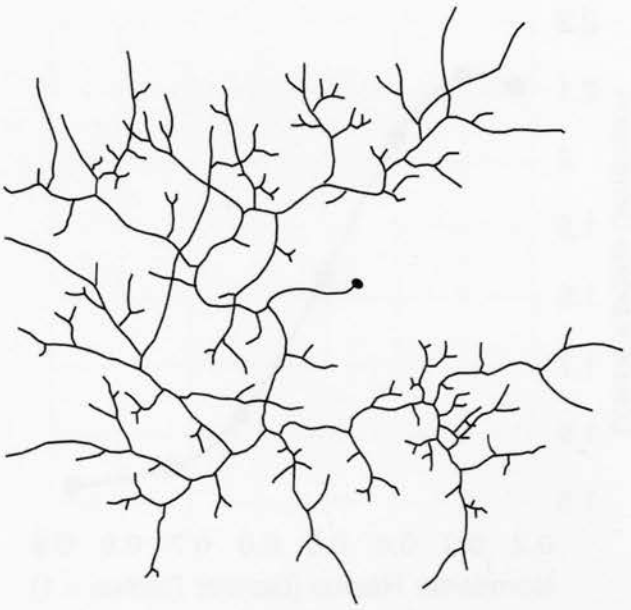
Der Ausdruck "fraktale Dimension" stösst auf psychologischen Widerstand und kann mit der vertrauten Euklidischen Geometrie nicht in Einklang gebracht werden. Er wird aber etwas zugänglicher, wenn an seiner Stelle "Dichteexponent" oder "exponentielle Dichte" gebraucht wird. Diese Ausdrücke können durch die Beziehung (1) gerechtfertigt werden, in welcher die fraktale Dimension D als Exponent erscheint.

(1) $$M_r = kr^D$$

wobei M_r die im Kreis von Radius r enthaltene Biomasse und k eine Konstante ist. Die Beziehung (1) wurde von RITZ & CRAWFORD (1990) gegeben, die aber für D "fraktale Dimension" gebrauchen. Je grösser D, desto grösser die exponentielle Dichte des Myceliums, und desto grösser auch seine fraktale Dimension. Die Biomasse kann für junge Mycelien in recht guter Annäherung als die Summe aller Hyphenlängen angegeben werden. Dadurch werden in (1) zwei Längen zueinander in Beziehung gebracht: Die Biomasse ausgedrückt als Hyphenlänge, und der Radius des Kreises, der diese Biomasse enthält. Es ist klar, dass die totale Hyphenlänge in diesem Kreis ein Vielfaches dessen Radius sein kann, und dadurch kann die exponentielle Dichte D grösser als 2 werden, auch wenn das Mycelium auf der Oberfläche des Nährbodens zweidimensional wächst.

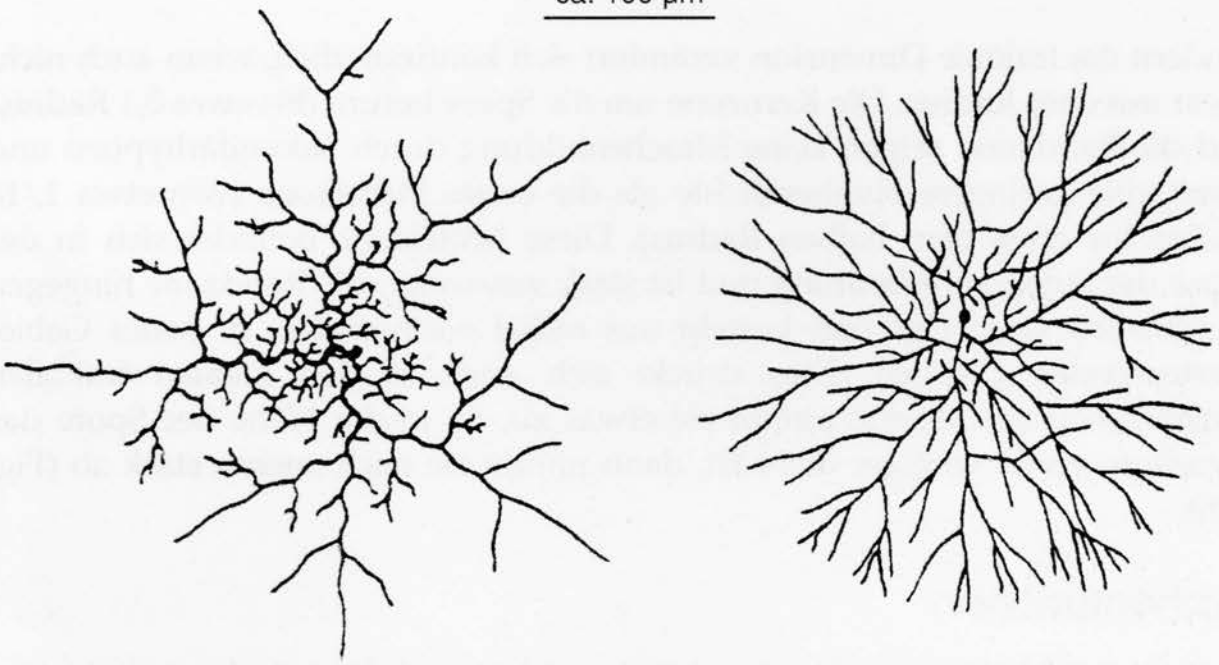
Nach RITZ & CRAWFORD (1990) kann das fraktale Wachstum von Mycelien als eine Optimisierung des Gleichgewichtes zwischen der Ausnützung des Nährstoffgehaltes des Nährbodens und des Vorstossens in neu zu besiedelndes Substrat aufgefasst werden. Vorstossendes, Substrat kolonisierendes Wachstum hat kleine D-Werte (eindimensionales Wachstum schreitet am schnellsten, allerdings nur in einer einzigen Richtung fort). Ist dann das nährstoffreiche Substrat besetzt, so ist reiche Verzweigung am Platz, um genügend Hyphenoberfläche zur Nährstoffausbeutung zur Verfügung zu haben. Reich verzweigte Mycelien haben hohe D-Werte.

Die Gleichung (1) gilt nur für Mycelien, die keine Zonierung und damit auch kein Zentrum aufweisen, so wie dies von RITZ & CRAWFORD (1990) gefordert wird. Das von FRIES (1943) gezeichnete Mycelium, wie es für die Röhrlinge der Gattung *Suillus* typisch sein soll, entspricht weitgehend dieser Forderung (Figur 3.15). Bei den Hymenomyceten sind solche Mycelien aber nicht die Regel, wie die Beispiele der Figuren 3.15 und 3.16 deutlich zeigen. Ein dichterer Kern wird von einer weniger dichten Randzone umgeben; die Hyphendichte und damit die fraktale Dimension nimmt von innen nach aussen ab. Der innere Teil des älteren Keimmycels von *Coprinus sterquilinus* der Figur 3.14 zeigt Dimension 2,1, die Randzone die Dimension 1,5. Der Übergang vom dichteren Innenteil zur weniger dichteren Randzone ist aber nicht brüsk,



Suillus spec.
Fraktale Dimension = 2,0

ca. 100 µm

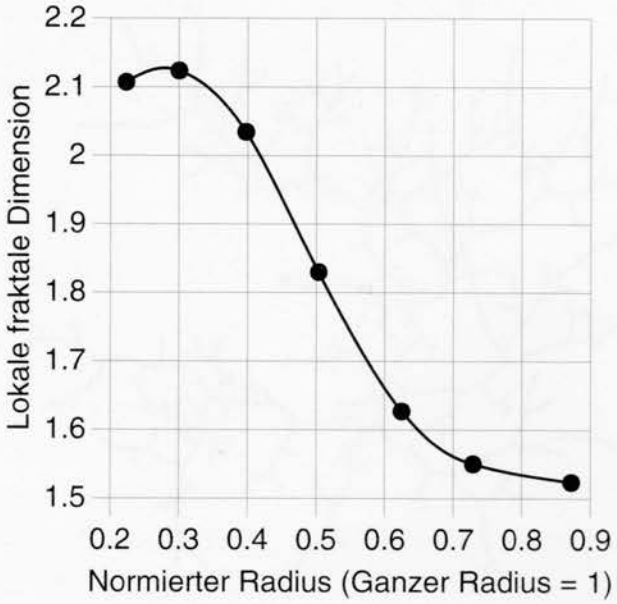


Amanita rubescens
Fraktale Dimension der Kernzone = 1,8
Fraktale Dimension der Randzone = 1,1

Tricholoma spec.
Fraktale Dimension der Kernzone = 2,3
Fraktale Dimension der Randzone = 1,7

Figur 3.15: Ältere Keimmycelien von *Suillus* spec. (oben) ohne Zentrum und ohne Zonierung; *Amanita rubescens* (links) und *Tricholoma* spec. (rechts) mit deutlicher Differenzierung in eine dichtere Kernzone und eine weniger dichte bis lockere Randzone. Nach Fries 1943, verändert; die fraktalen Dimensionen neu berechnet.

Figure 3.15: Older germ mycelia of *Suillus* spec. (top) without a centre and without differentiated zones; *Amanita rubescens* (left) and *Tricholoma* spec. (right) showing a denser central zone and a less dense marginal zone each. The higher values of the fractal dimensions characterize the denser cores, the lower ones the less dense marginal zones.



Figur 3.16: Lokale fraktale Dimensionen des älteren Keimmycels von *Coprinus sterquilinus* der Fig. 3.14, S. 127.

Figure 3.16: Local fractal dimensions of the older germ mycelium of *Coprinus sterquilinus* from figure 3.14, p. 127.

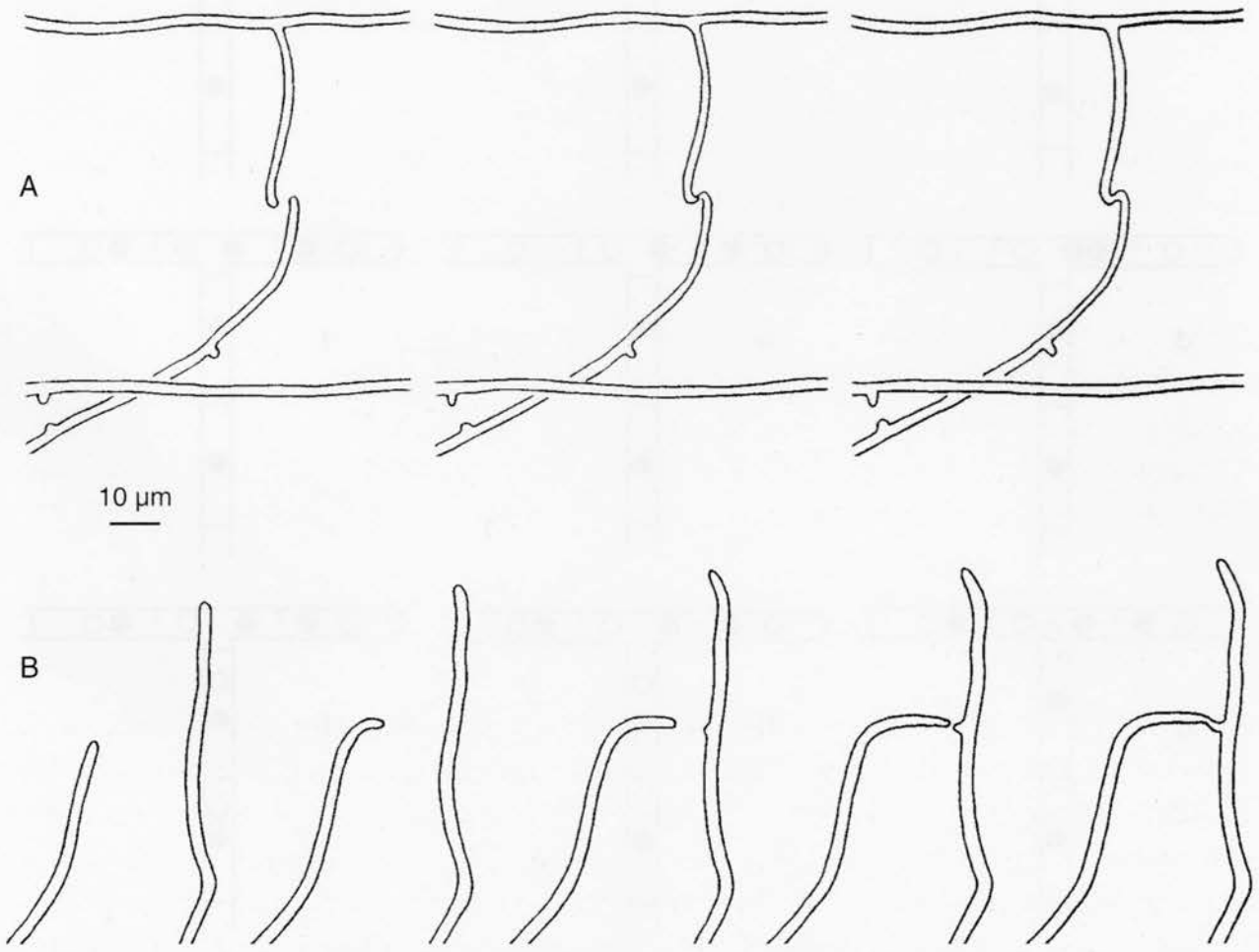
sondern die fraktale Dimension verändert sich kontinuierlich, wenn auch nicht linear mit dem Radius. Die Kernzone um die Spore herum (bis etwa 0,1 Radius) und die Randzone zeigen keine Maschenbildung durch Sekundärhyphen und damit eine geringere Hyphendichte als die breite Mittelzone (von etwa 1/10 Radius bis etwa dem halben Radius). Diese Mittelzone befindet sich in der Phase der Substratausbeutung und ist stark verzweigt, die Randzone hingegen ist schwach verzweigt und besteht aus radial wachsenden, in neues Gebiet vorstossenden Hyphen. Dies drückt sich auch in den lokalen fraktalen Dimensionen aus. Zuerst nimmt sie etwas zu, da in der Nähe der Spore das Mycelium etwas weniger dicht ist, dann nimmt sie nach aussen stark ab (Fig. 3.16).

Hyphenfusionen

Zwei sich begegnende Hyphen können sich je nach Umständen verschieden verhalten. Häufig tritt keine Wechselwirkung ein, und die Hyphen wachsen ungestört weiter, wie dies etwa während der exponentiellen Wachstumsphase oder in der Randzone eines sich ausbreitenden Mycels der Fall ist. Es ist jedoch auch möglich, dass nach der Berührung eine Hyphenfusion eintritt, und das sowohl zwischen verträglichen als auch zwischen unverträglichen Hyphen. Fusionen zwischen unverträglichen Hyphen führen zum Tod oder zu einem Wachstumsstillstand der betroffenen Zellen. Die Fusionen sind nicht auf arteigene Mycelien beschränkt, sondern sie kommen bisweilen auch zwischen artverschiedenen Mycelien vor (KÖHLER 1929, 1930, VASCO DE GARCIA CABRAL

1951, NELSON 1963, BODDY & RAYNER 1983). Verträglichkeit und Unverträglichkeit werden erst nach der Hyphenfusion beim Kontakt der zwei Cytoplasmen wirksam. Liegen plasmatisch verträgliche Fusionen vor, können Kerne und Mitochondrien von einem Mycel in das andere übertreten.

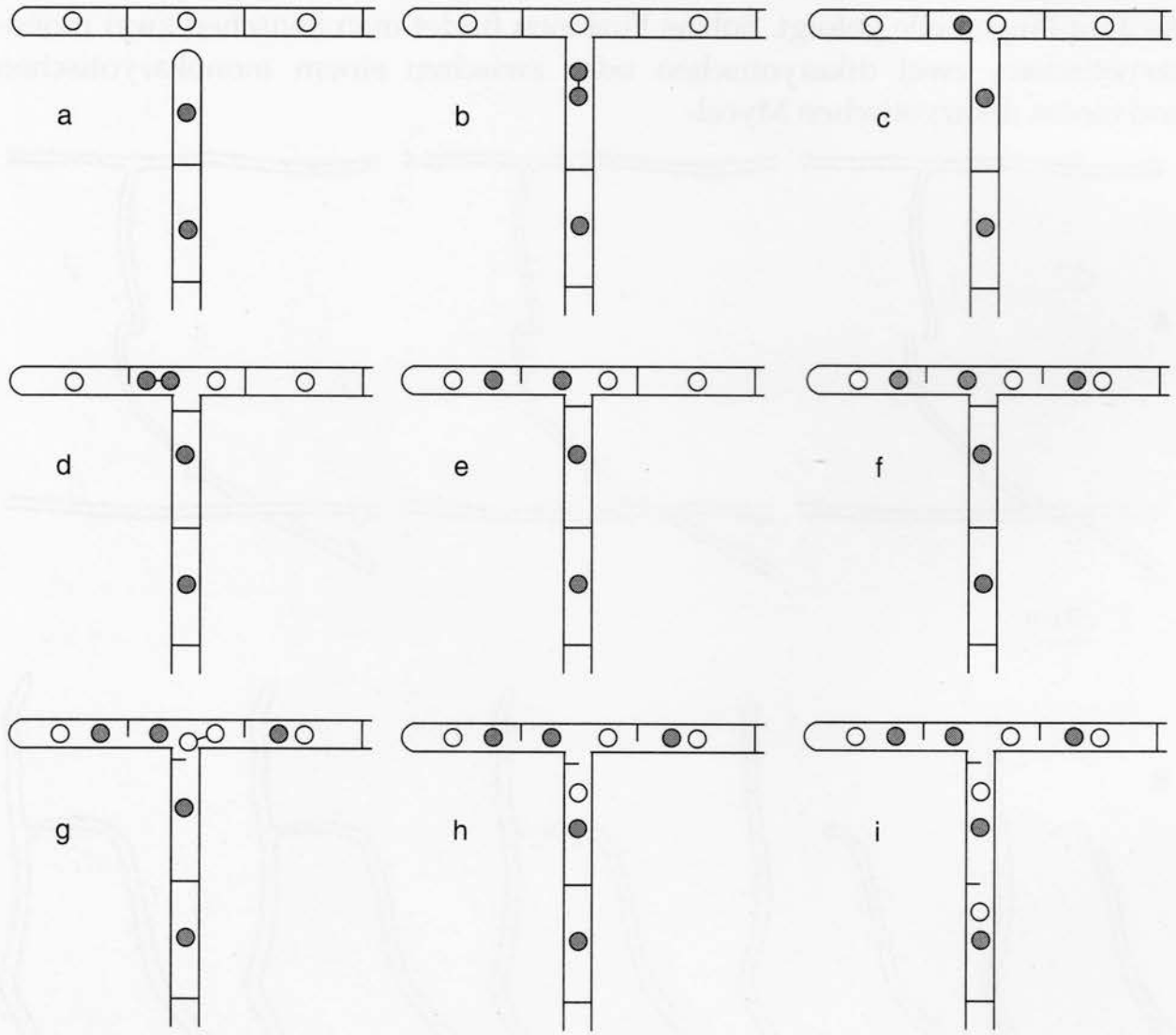
Seit BENSAUDE (1918) werden sexuelle und vegetative Hyphenfusionen unterschieden. **Sexuelle Fusionen** finden zwischen zwei genetisch verschiedenen aber kompatiblen Mycelien (derselben Art) statt und sind von gegenseitigen oder einseitigen Kernübertritten gefolgt. Dabei dikaryotisieren sich zwei präsomatogame, monokaryotische Mycelien gegenseitig, oder ein Monokaryon wird von einem Dikaryon dikaryotisiert. **Vegetative Fusionen** finden zwischen Hyphen eines einzigen Myceliums oder zwischen Hyphen zweier genetisch identischer Mycelien statt. Die Kernübertritte sind fast immer von einer Kernersatzreaktion durch Auflösung der Kerne (oder des Kernes) der Empfängerzelle gefolgt. Solche Fusionen findet man zwischen zwei monokaryotischen, zwei dikaryotischen oder zwischen einem monokaryotischen und einem dikaryotischen Mycel.



Figur 3.17: Apikale Hyphenfusionen. A) «Tip-to-tip» Fusion zweier Hyphenspitzen (*Coprinus cinereus*). B) «Tip-to-peg» Fusion. Die sich nähernde Hyphe löst die Bildung eines kurzen Seitenastes («peg») aus. (*Coprinus sterquilinus*). Nach Buller 1933, verändert.

Figure 3.17: Apical hyphal fusions. A) tip-to-tip fusion (*Coprinus cinereus).* B) tip-to-peg fusion (*Coprinus sterquilinus).*

Morphologisch werden zwei Begegnungstypen unterschieden (AYLMORE & TODD 1984). Bei der «**tip-to-tip**» **Fusion** treffen zwei Hyphenspitzen mehr oder weniger frontal aufeinander und fusionieren etwa frontal (Fig. 3.17). Die Hyphenspitzen können die Spitzen zweier Haupthyphen oder kurzer Nebenzweige («peg») sein, die erst durch die Annäherung der kompatiblen Hyphen induziert wurden. Bei der «**tip-to-side**» **Fusion** trifft die Hyphenspitze auf die Seitenwand einer andern Hyphe, die aber keinen Seitenast («peg») bildet (Fig. 3.18). Die wachsende Spitze kann wiederum einer Haupthyphe oder einer Nebenhyphe angehören. Eine Fusion ist auf eine kleine Berührungsfläche beschränkt, wo die beiden Hyphenwände aufgelöst werden und die Cytoplasmen in Kontakt treten. Etwa 15-20 Minuten nach dem Hyphenkontakt bildet sich in den Wänden ein Loch von etwa 0,3-0,5 µm Durchmesser, das sich



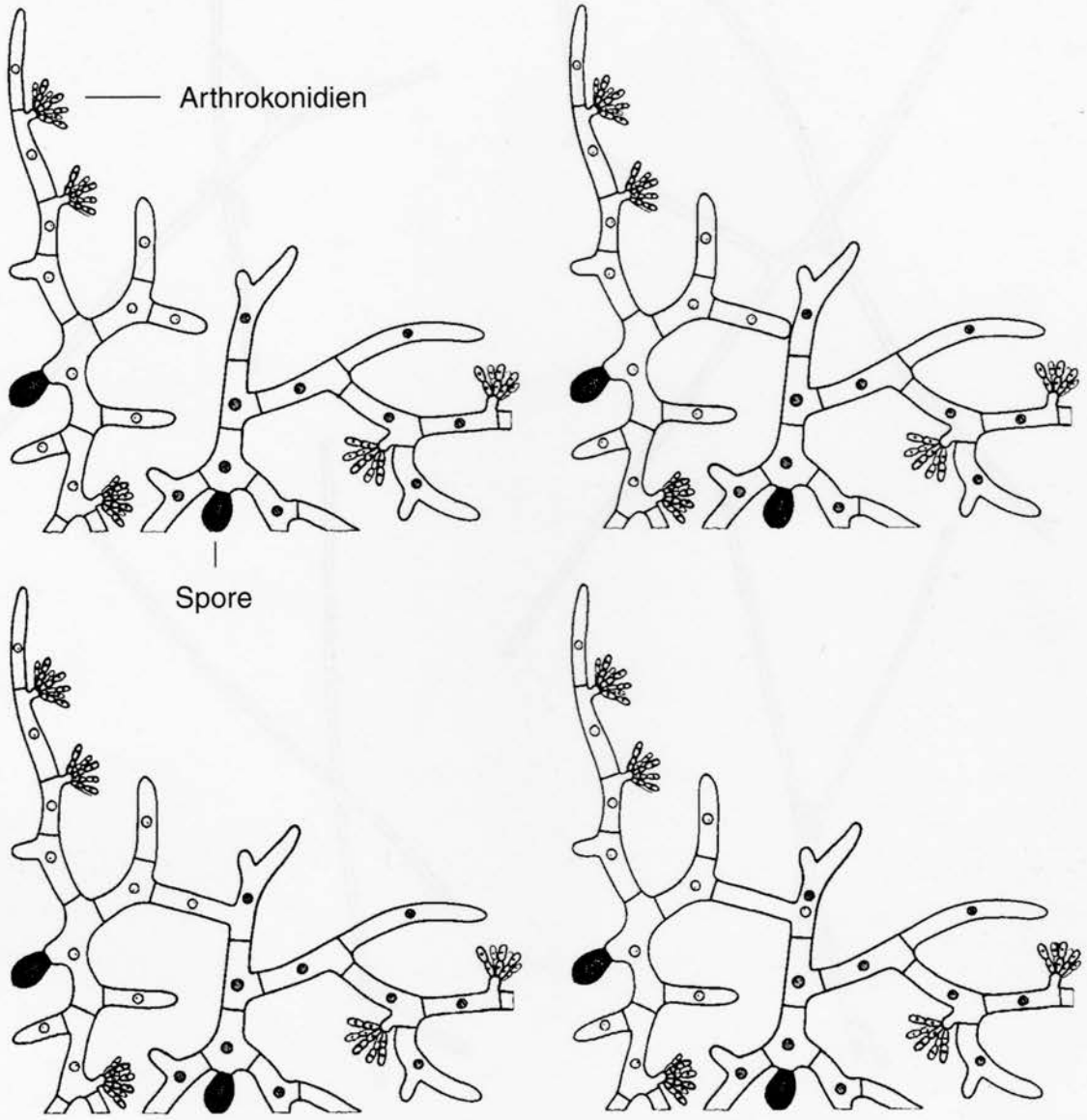
Figur 3.18: Schema des gegenseitigen Kernaustausches zwischen zwei monokaryotischen Mycelien nach einer sexuellen «tip-to-side» Fusion. Nach Buller 1931, neu gezeichnet und leicht verändert.

Figure 3.18: Diagram to illustrate the mutual nuclear exchange between two monokaryotic mycelia after a sexual «tip-to-side fusion».

während den nächsten 10-15 Minten ausweitet, bis es etwa die Grösse des Hyphendurchmessers erreicht hat.

Fusionen zwischen zwei monokaryotischen Hyphen ("mon-mon mating")

BENSAUDE (1918) und BULLER (1931: 182, 277) untersuchten das Verhalten der Kerne in **sexuellen** Fusionen zweier monokaryotischer Hyphen von *Coprinus* und fanden, dass zwei monokaryotische Mycelien sich gegenseitig dikaryotisieren (Fig. 3.18, 3.19). Es wird angenommen, dass alle Zellen beider Mycelien dikaryotisiert werden und dass die übergetretenen Kerne in den Empfänger-Mycelien von Zelle zu Zelle wandern und dabei durch teilweise



Figur 3.19: Beginn der Dikaryotisation bei einem sexuellen «mon-mon mating» zweier präsomatogamer Mycelien von *Coprinus cinereus*. Nur ein Kernübertritt gezeichnet. Beide Keimmycelien bilden Büschel von Arthrokonidien. Nach Buller 1931 (als *Coprinus lagopus*), verändert .

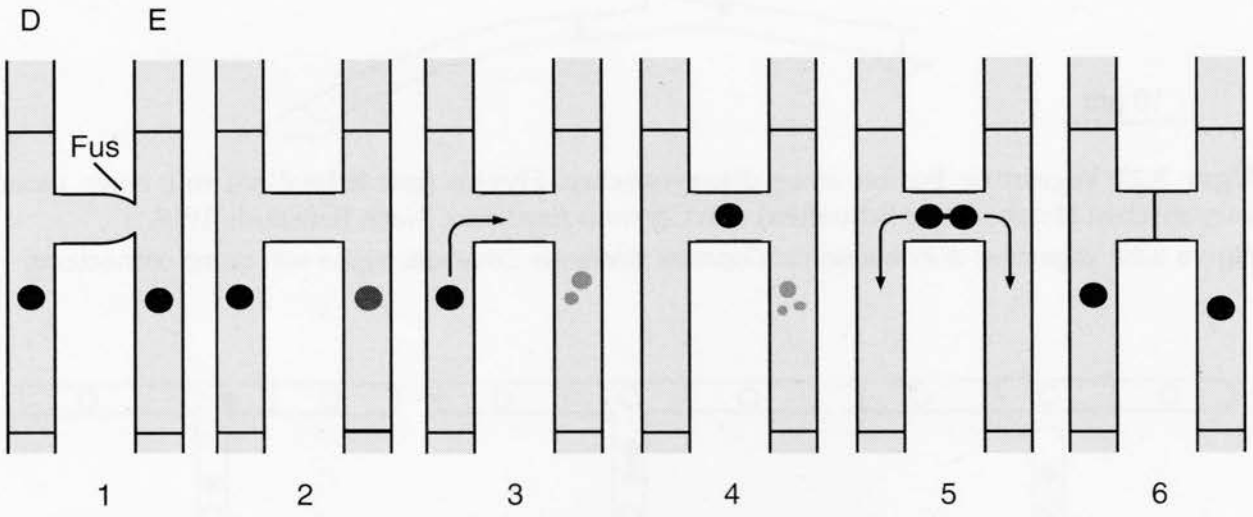
Figure 3.19: Beginning of the dikaryotisation during a sexual «mon-mon mating» of two presomatogamic mycelia of *Coprinus cinereus*. Only one nuclear migration is shown. Both mycelia produce chains of arthroconidia.

abgebaute Querwände treten. Diese Annahmen wurden später bestätigt, wenn auch gezeigt wurde, dass die Kerne durch den erweiterten Doliporus wandern können (vgl. RAPER 1966: 13-21 und die dort zitierte Literatur). Eine realistische Darstellung sexueller «mon-mon Fusionen» wurde von HARNACK (1931) gegeben (Fig. 3.20).

Figur 3.20: Sexuelle Fusionsbrücken zwischen monokaryotischen Hyphen zweier präsomatogamer Mycelien von *Collybia tuberosa* (Somatogamie). Nach Harnack 1931, leicht verändert.

Figure 3.20: Sexual fusion bridges between monokaryotic, compatible hyphae of two presomatogamic mycelia of *Collybia tuberosa* (somatogamy).

LANGE (1966) und AYLMORE & TODD (1984) fanden, dass **vegetative** Fusionen zweier monokaryotischer Mycelien von *Trametes versicolor* von einer Auflösung des Kernes der Empfängerhyphe gefolgt sind. Diese Kernersatz-Reaktion ist in Figur 3.21 dargestellt.

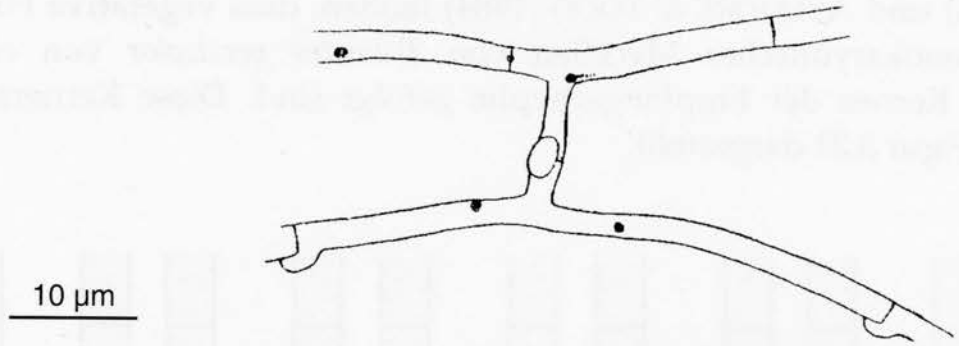


Figur 3.21: Kernersatz-Reaktion nach einer vegetativen Fusion zweier monokaryotischer, genetisch identischer Hyphen. Donatorhyphe D links, Empfängerhyphe E rechts, Fusionsstelle Fus eines kurzen Seitenastes der Donatorhyphe mit der Empfängerhyphe. **1**: Fusion. **2**: Der Kern der Empfängerzelle beginnt seine Auflösung. **3**: Der Kern der Donatorhyphe tritt in die Verbindungsbrücke; der Kern der Empfängerhyphe setzt seine Auflösung fort. **4**: Der Kern der Donatorhyphe hält in der Verbindungsbrücke an; der andere Kern löst sich ganz auf. **5**: Der Kern der Donatorhyphe teilt sich, und die Tochterkerne wandern in die beiden Hyphen. **6**: Eine Querwand wird in der Verbindungsbrücke angelegt. Zwischen 1 und 6 vergehen etwa 5-6 Stunden. Nach den Angaben von Aylmore & Todd 1984.

Figure 3.21: Nuclear replacement reaction after a vegetative «mon-mon mating» between genetically identical hyphae. Donor hypha D, recipient hypha E, fusion Fus of a lateral peg of the donor hypha with the recipient hypha. **1:** Fusion. **2**: After fusion the nucleus of the recipient hypha begins lysis. **3**: The nucleus of the donor hypha enters the fusion bridge; the nucleus of the recipient hypha continues desintegration. **4**: The nucleus of the donor hypha stops within the fusion bridge; the other nucleus desintegrates completely. **5**: The nucleus of the donor hypha divides within the fusion bridge. The daughter nuclei migrate into the hyphae. **6**: A cross wall appears in the fusion bridge. Time required from phase 1 to phase 6 approximately 5-6 hours.

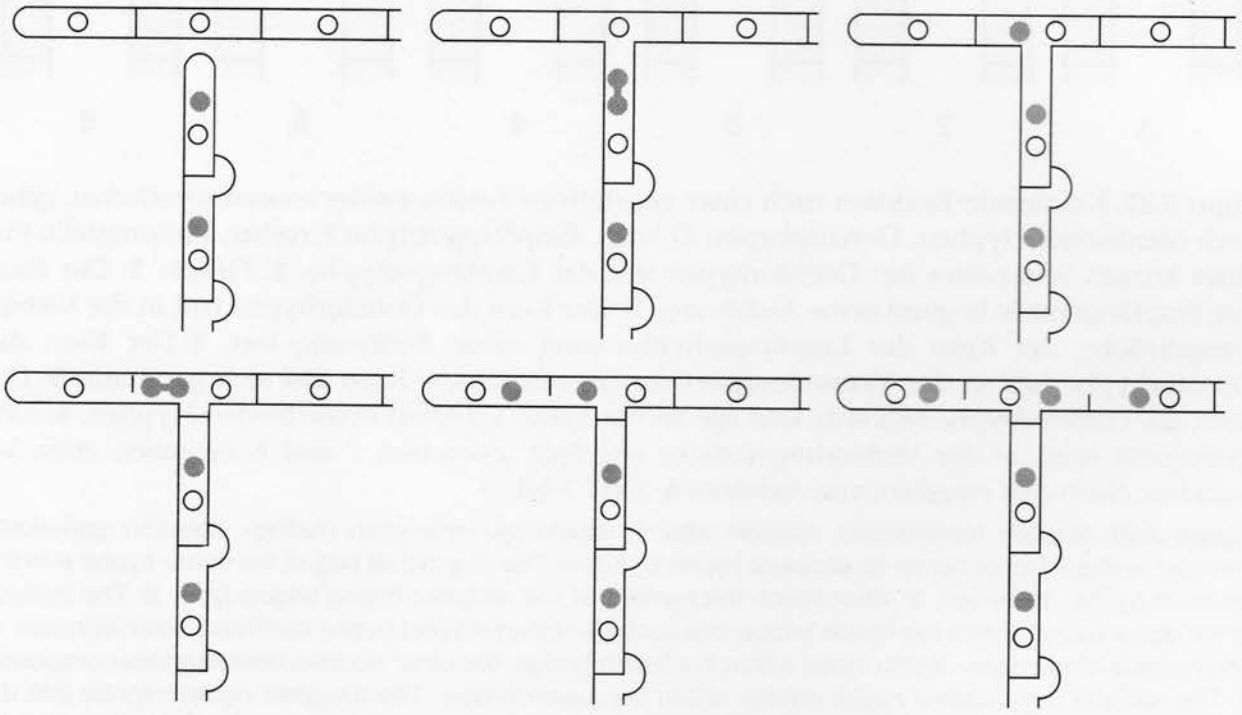
Fusionen zwischen einer dikaryotischen und einer monokaryotischen Hyphe ("Bullerphänomen", "di-mon mating")

BENSAUDE (1918: 61) hatte die vegetative Fusion einer dikaryotischen Hyphe mit einer monokaryotischen Hyphe abgebildet (Fig. 3.22), und BULLER (1931: 204) gilt als Entdecker der sexuellen «di-mon» Fusion. Er beschrieb, wie monokaryotische Mycelien nicht nur von andern monokaryotischen Mycelien, sondern auch von dikaryotischen Hyphen Kerne erhalten können, und 1937 hat QUINTANILHA diese Dikaryotisierung eines Monokaryons «Bullerphänomen» genannt (Fig. 3.23-25).



Figur 3.22: Vegetative Fusion einer dikaryotischen Hyphe (mit Schnallen) mit einer monokaryotischen Hyphe (ohne Schnallen) von *Coprinus fimetarius*. Nach Bensaude 1918.

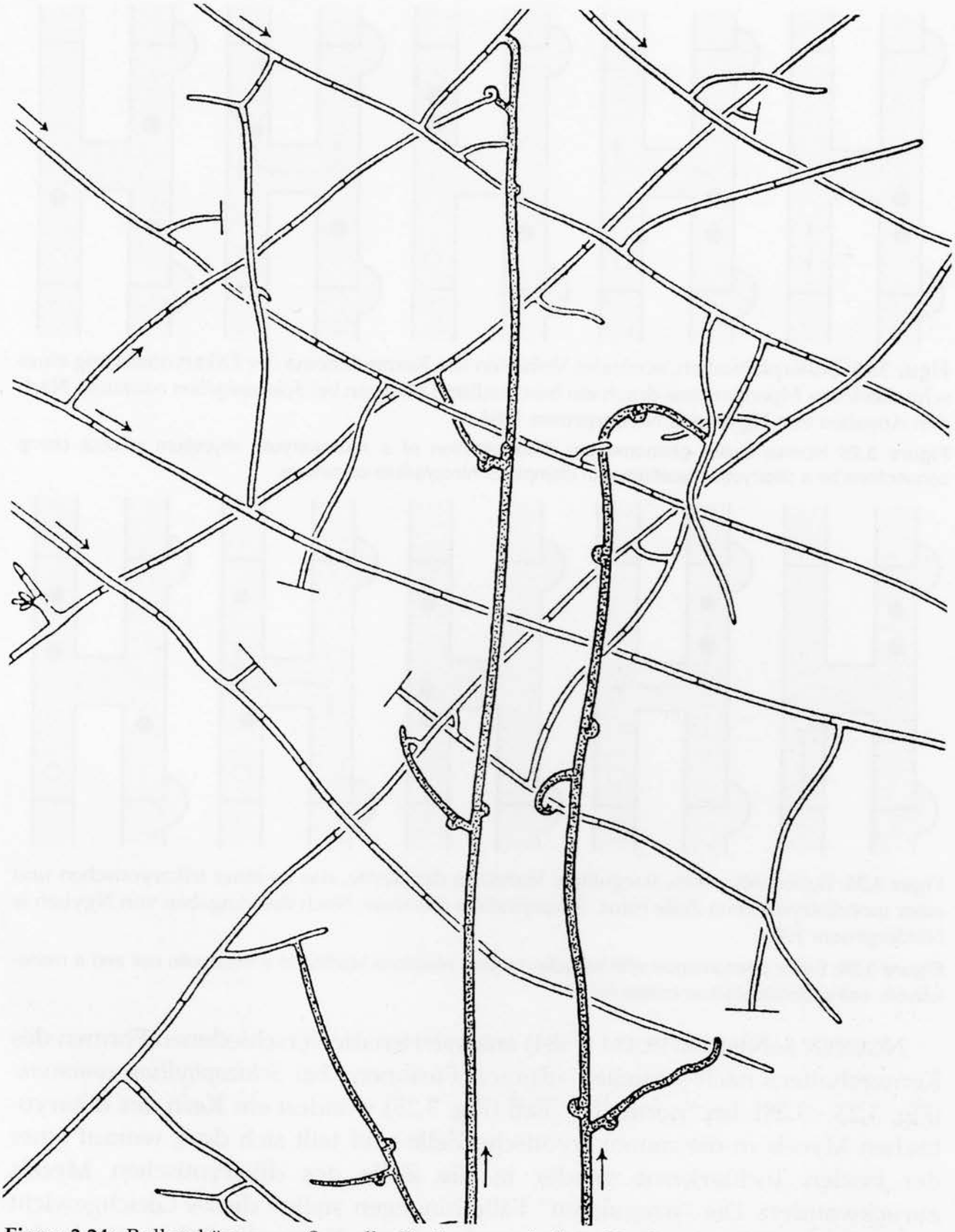
Figure 3.22: Vegetative di-mon fusion in *Coprinus fimetarius*. Dikaryotic hypha with clamp connections.



Figur 3.23: Bullerphänomen: Schema der Dikaryotisierung eines Monokaryons durch ein Dikaryon nach einer sexuellen Fusion einer dikaryotischen Hyphe (mit Schnallen) mit einer monokaryotischen Hyphe (ohne Schnallen). Nach Buller 1931, neu gezeichnet und leicht verändert.

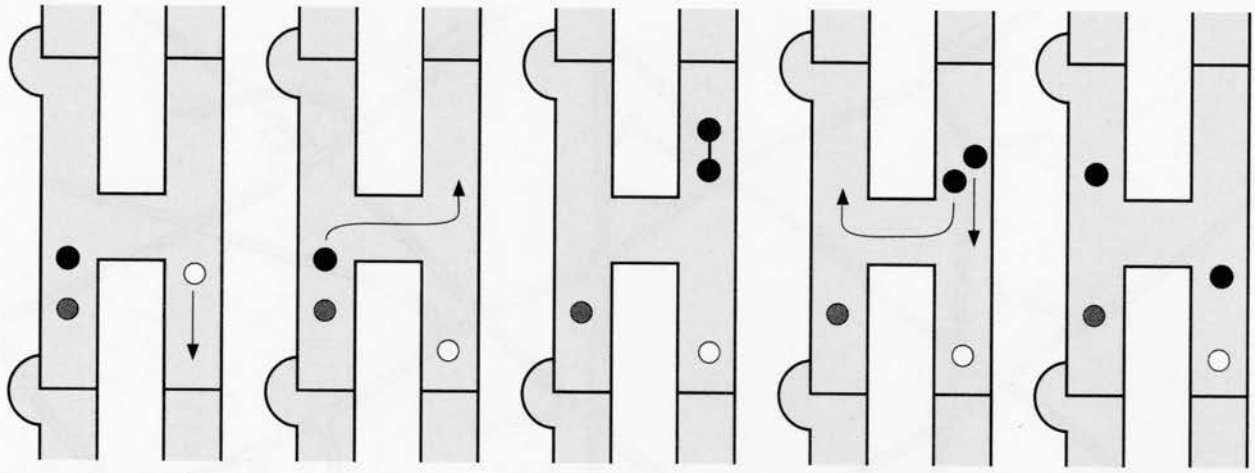
Figure 3.23: Buller phenomenon: Dikaryotisation of a monokaryon by a dikaryon after a sexual di-mon fusion. Dikaryotic hypha with clamp connections.

Kernübertritte und Folgerekationen bei "di-mon matings" wurden von DICKSON (1934, *Coprinus sphaerosporus*), QUINTANILHA (1937, 1939, *Coprinus 'lagopus'*), TEREKAWA (1957, *Pleurotus ostreatus*), KIMURA (1958, *Coprinus macrorhizus, Psilocybe coprophila*), PREVOST (1962, *Coprinus radiatus*), CROWE (1963, *Schizophyllum commune)*, ELLINGBOE (1964, *Schizophyllum commune*), RAPER (1966, hauptsächlich *Schizophyllum commune*), BISTIS (1970, *Clitocybe truncicola*) besprochen.



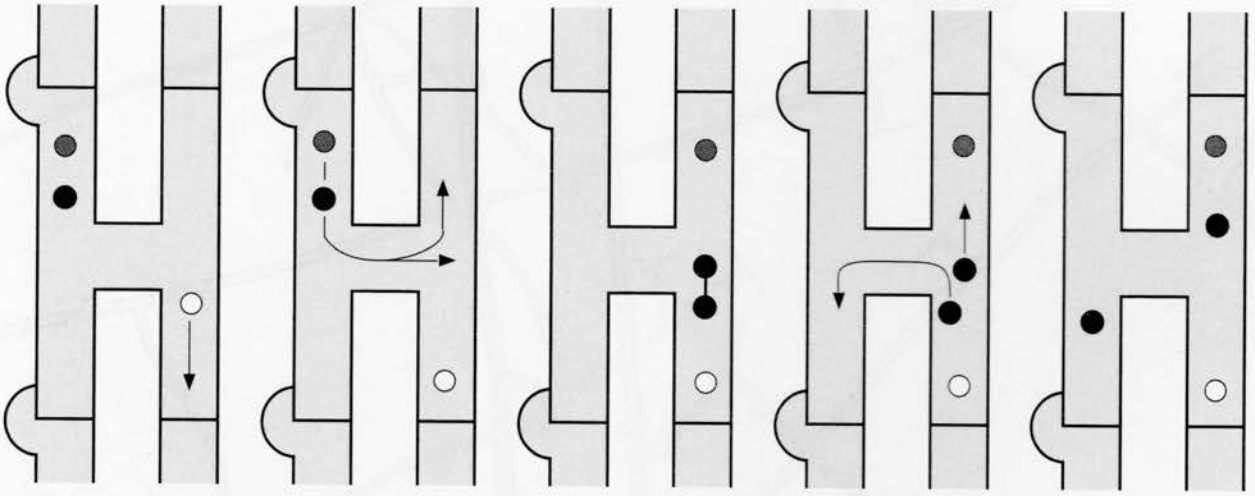
Figur 3.24: Bullerphänomen: Sexuelle Fusionen zwischen Hyphen eines postsomatogamen Mycels mit Schnallen und präsomatogamen Hyphen ohne Schnallen von *Coprinus cinereus*. Die Pfeile geben die Wachstumsrichtungen der Hyphen an. Nach Buller 1931, leicht verändert.

Figure 3.24: Buller phenomenon in *Coprinus cinereus*: Sexual hyphal fusions between a postsomatogamic mycelium (hyphae with clamps) and a presomatogamic mycelium (hyphae without clamps). The arrows indicate the direction of growth of the hyphae.



Figur 3.25: Bullerphänomen, normales Verhalten der Kerne: Schema der Dikaryotisierung eines schnallenlosen Monokaryons durch ein beschnalltes Dikaryon bei *Schizophyllum commune*. Nach den Angaben von Ngyuen & Niederpruem 1984.

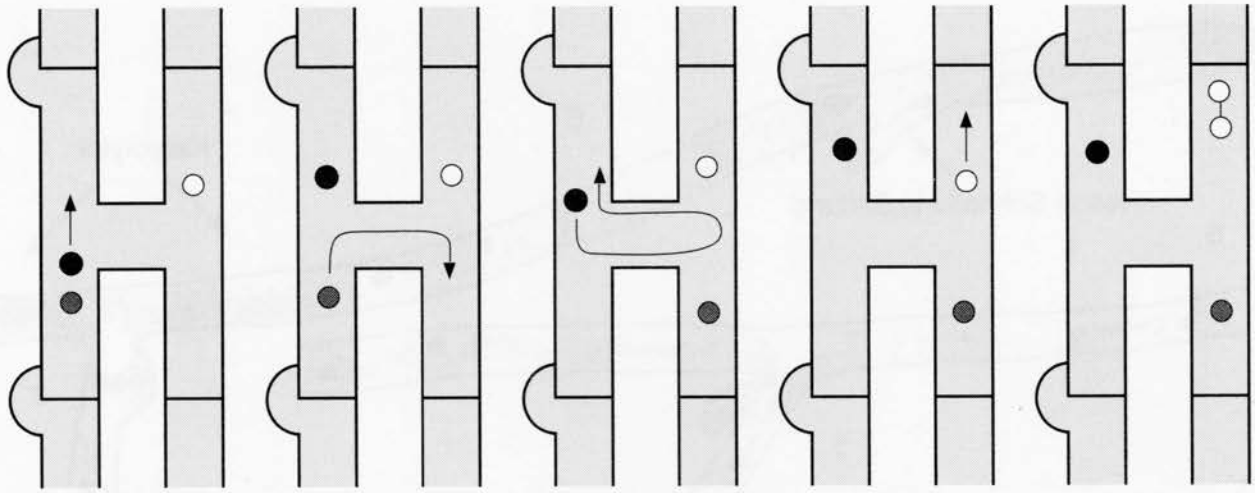
Figure 3.25: Normal Buller phenomenon: dikaryotisation of a monokaryotic mycelium without clamp connections by a dikaryotic mycelium with clamps. *Schizophyllum commune*.



Figur 3.26: Bullerphänomen, irreguläres Verhalten der Kerne, das zu einer trikaryotischen und einer monokaryotischen Zelle führt. *Schizophyllum commune*. Nach den Angaben von Ngyuen & Niederpruem 1984.

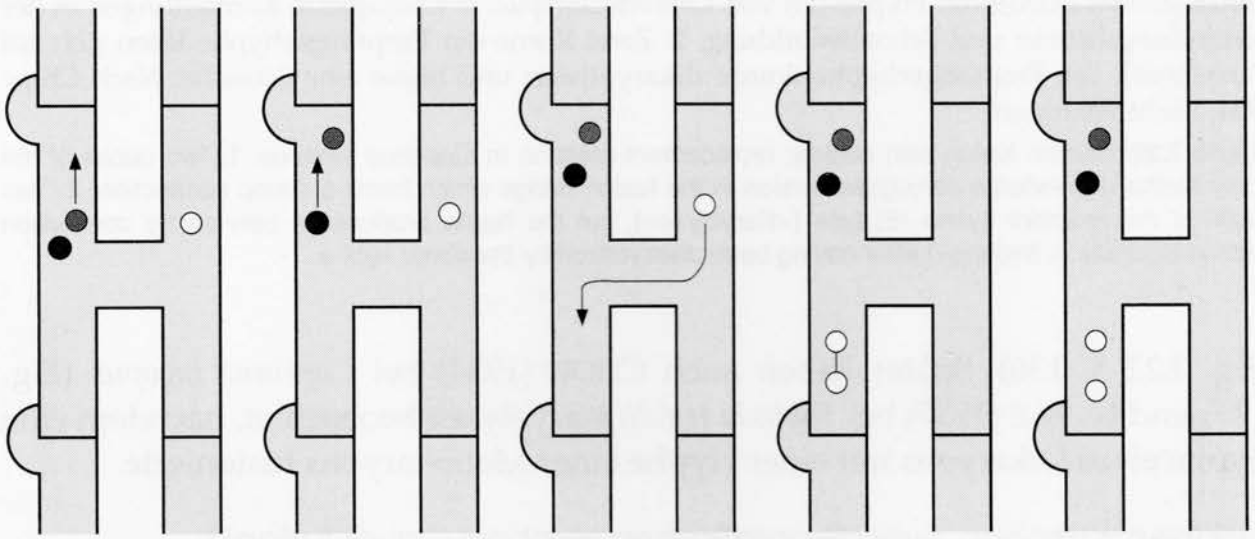
Figure 3.26: Buller phenomenon with irregular nuclear reactions leading to a trikaryotic cell and a monokaryotic cell in *Schizophyllum commune*.

NGUYEN & NIEDERPRUEM (1984) analysierten die verschiedenen Formen des Kernverhaltens nach sexuellen «di-mon Fusionen» bei *Schizophyllum commune* (Fig. 3.25 - 3.28). Im "normalen" Fall (Fig. 3.25) wandert ein Kern des dikaryotischen Mycels in die monokaryotische Zelle und teilt sich dort, worauf einer der beiden Tochterkerne wieder in die Zelle des dikaryotischen Mycels zurückwandert. Die "irregulären" Fälle hingegen stellen dieses Gleichgewicht nicht her. Im Falle der Figur 3.26 wandern beide Kerne des Dikaryons in das Monokaryon. Dadurch wird die Zelle des Dikaryons vorübergehend akaryotisch, nach Zurückwandern eines Tochterkernes aber monokaryotisch. Die Zelle des Monokaryons wird trikaryotisch. Im Falle der Figur 3.27 wandern zunächst beide Kerne des Dikaryons in die monokaryotische Zelle, so dass diese



Figur 3.27: Bullerphänomen, irreguläres Verhalten der Kerne, das zu einer dikaryotischen und einer monokaryotischen Zelle führt. *Schizophyllum commune*. Nach den Angaben von Ngyuen & Niederpruem 1984.

Figure 3.27: Buller phenomenon with irregular nuclear reactions leading to a dikaryotic cell and a monokaryotic cell in *Schizophyllum commune*.

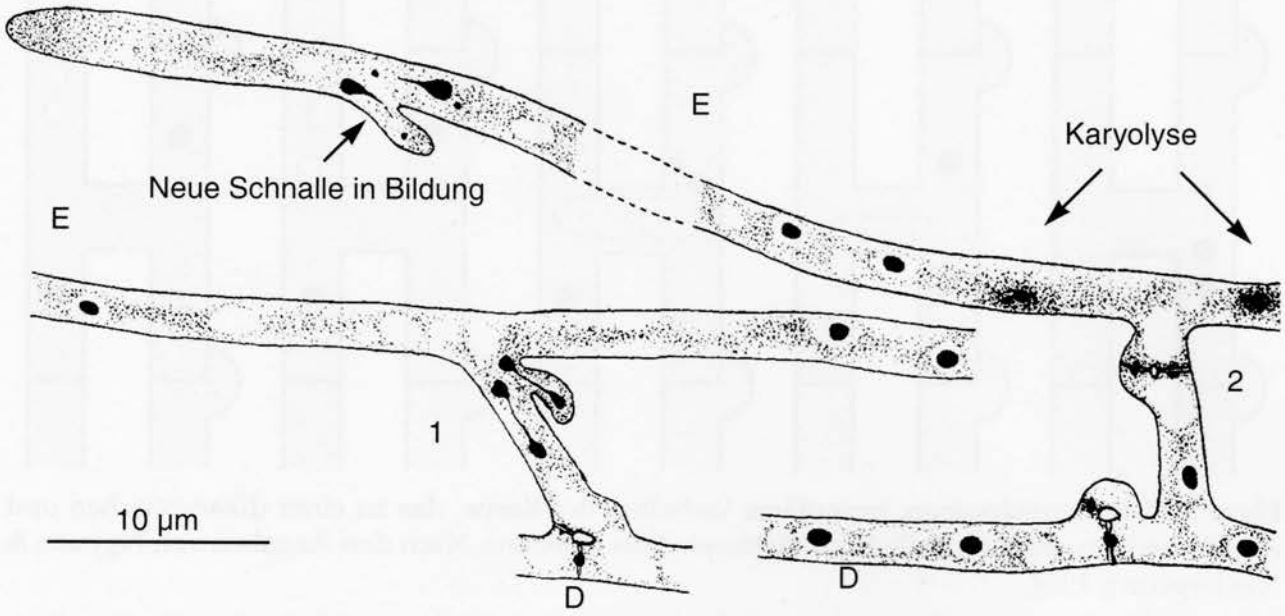


Figur 3.28: Bullerphänomen, irreguläres Verhalten der Kerne, das zu einer trikaryotischen und einer akaryotischen Zelle führt. Donatorhyphe ist das Monokaryon. *Schizophyllum commune*. Nach den Angaben von Ngyuen & Niederpruem 1984.

Figure 3.28: Buller phenomenon with irregular nuclear reactions leading to a trikaryotic cell and an akaryotic cell in *Schizophyllum commune*. Donor hypha is the monokaryon.

vorübergehend trikaryotisch ist. Nun wandert einer der eingewanderten Kerne wieder zurück. Dadurch wird die Zelle des dikaryotische Mycels monokaryotisch, und die Zelle des monokaryotischen Mycels wird dikaryotisch. Seltener tritt das Monokaryon als Kerndonator auf, wodurch die Zelle des Dikaryons trikaryotisch und die Zelle des Monokaryons akaryotisch wird (Fig. 3.28).

Dass die **vegetative** Fusion eines Dikaryons mit einem Monokaryon zu einer Auflösung eines oder mehrerer Kerne und damit zu einer Kernersatzreaktion führen kann, wurde bereits von BENSAUDE (1918: 61, 115) beobachtet



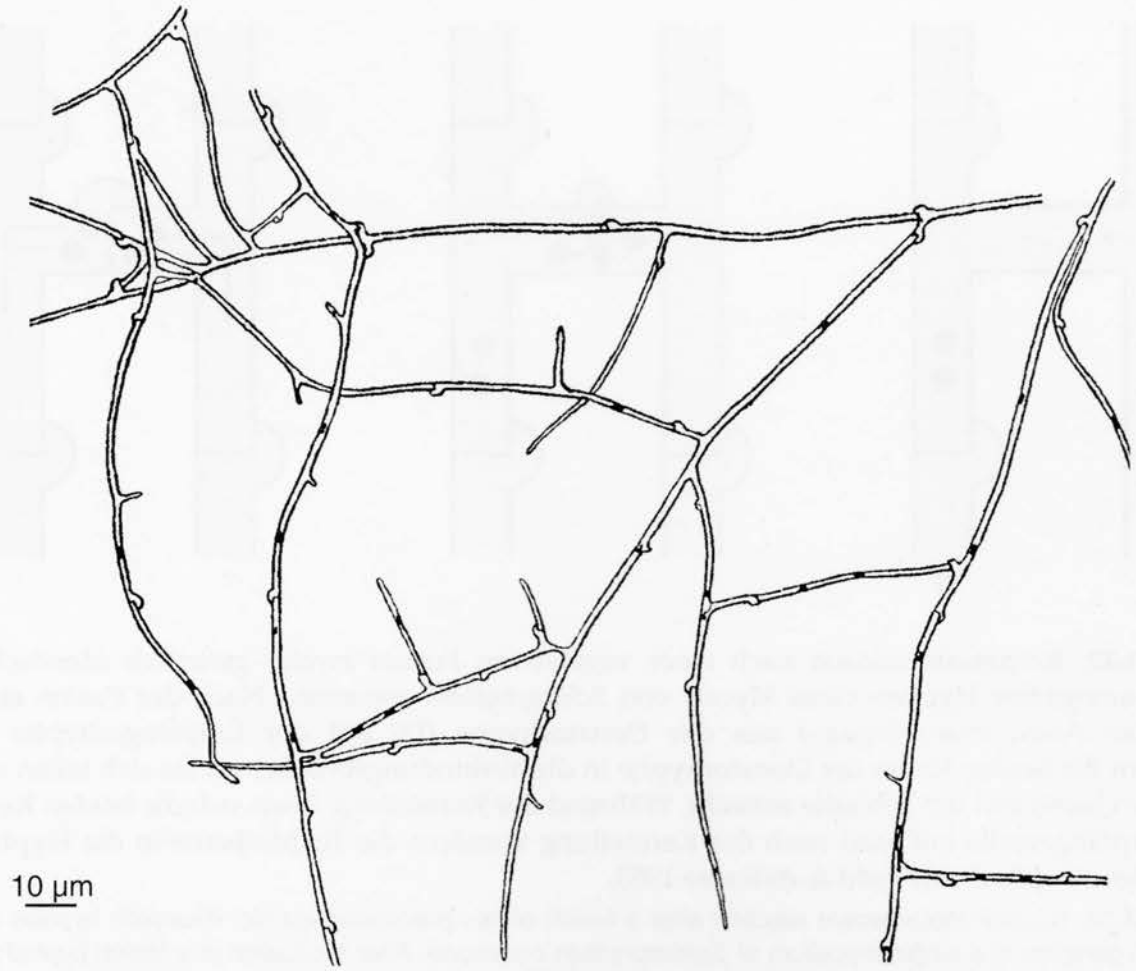
Figur 3.29: Fusion zwischen einer präsomatogamen Empfänger-Hyphe (E) und einer postsomatogamen Donatoren-Hyphe (D) von *Coprinus lagopus*. **1**: Konjugierte Kernteilungen in der Verbindungsbrücke und Schnallenbildung. **2**: Zwei Kerne der Empfängerhyphe lösen sich auf (Karyolyse). Die Empfängerhyphe wurde dikaryotisiert und bildet eine Schnalle. Nach Chow 1934, leicht verändert.

Figure 3.29: Di-mon fusion with nuclear replacement reaction in *Coprinus lagopus*. **1**: Two nuclei of the donor hypha (D) undergo conjugate division in the fusion bridge which forms a clamp connection. **2**: Two nuclei of the recipient hypha (E) lyse («Karyolyse»), but the hypha produces a new clamp connection («Neue Schnalle in Bildung») after having been dikaryotized by the donor hypha.

(Fig. 3.22 S. 136). Später haben auch CHOW (1934) bei *Coprinus lagopus* (Fig. 3.29) und NOBLE (1937) bei *Typhula trifolii* Karyolysen beobachtet, nachdem eine Hyphe eines Dikaryons mit einer Hyphe eines Monokaryons fusionierte.

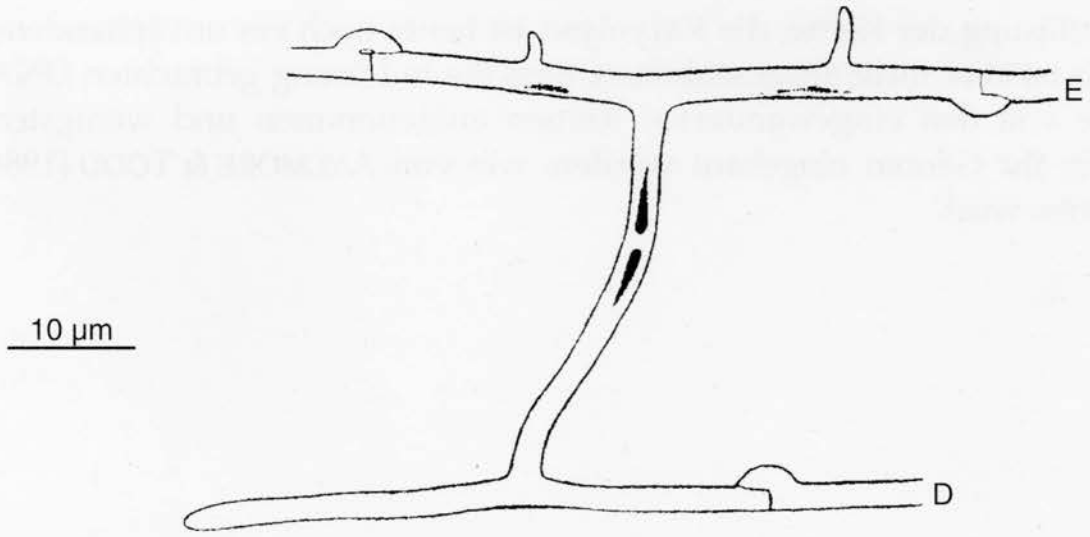
Fusionen zwischen zwei dikaryotischen Hyphen ("di-di fusion")

Nach einer Fusion zweier postsomatogamer (dikaryotischer) Hyphen artgleicher Mycelien sterben die betroffenen Hyphenteile oft ab, auch wenn die entsprechenden präsomatogamen Mycelien verträglich sind (RAYNER & TODD 1979). Falls keine lethale Reaktion erfolgt, scheint jedoch Kernauflösung in der Rezeptorzelle häufig zu sein, wie dies bereits von BENSAUDE (1918, *Lepista nuda;* Fig. 3.30, 3.31) und NOBLE (1937, *Typhula trifolii*) beschrieben wurde. Bis heute sind allerdings nur sehr wenige Folgereaktionen nach di-di Fusionen untersucht worden. Am besten bekannt sind die Arbeiten von AYLMORE & TODD (1984) mit *Trametes versicolor* und von TODD & AYLMORE (1985) mit *Schizophyllum commune*. Nach einer Fusion lösen sich die beiden Kerne einer der beiden Zellen auf, und die beiden Kerne der andern dikaryotischen Zelle wandern in die vorübergehend kernlose Zelle ein (Fig. 3.32). Es spielt sich also ein Kernersatz ab, deren Sinn noch unbekannt bleibt.



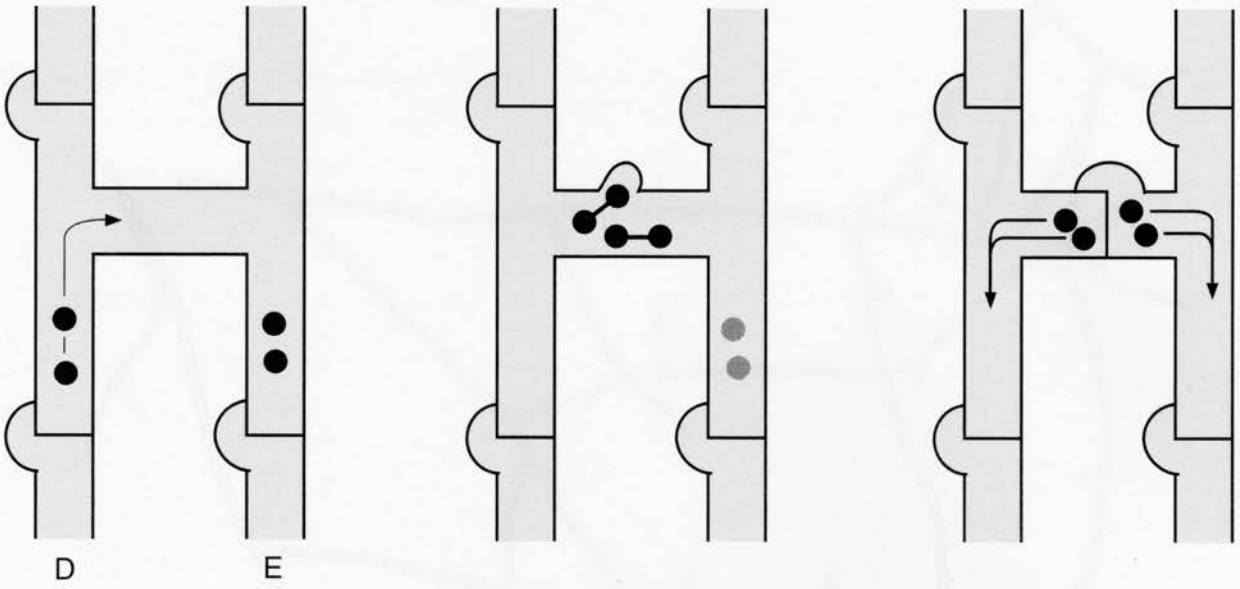
Figur 3.30: Zahlreiche vegetative Fusionen zwischen Hyphen eines postsomatogamen, dikaryotischen Myceliums von *Lepista nuda*. Nach Bensaude 1918.

Figure 3.30: Numerous vegetative fusions between postsomatogamic hyphae of a mycelium of *Lepista nuda*.



Figur 3.31: Vegetative Fusion zwischen zwei postsomatogamen, dikaryotischen Hyphen eines Myceliums von *Lepista nuda*. Die Kerne der Empfängerhyphe (E) lösen sich auf, die Kerne der Donatorenhyphe teilen sich in der Fusionsbrücke. Nach Bensaude 1918.

Figure 3.31: Vegetative fusion between postsomatogamic hyphae of a mycelium of *Lepista nuda*. The nuclei of the recipient hypha (E) desintegrate, the nuclei of the donor hypha divide in the fusion bridge.



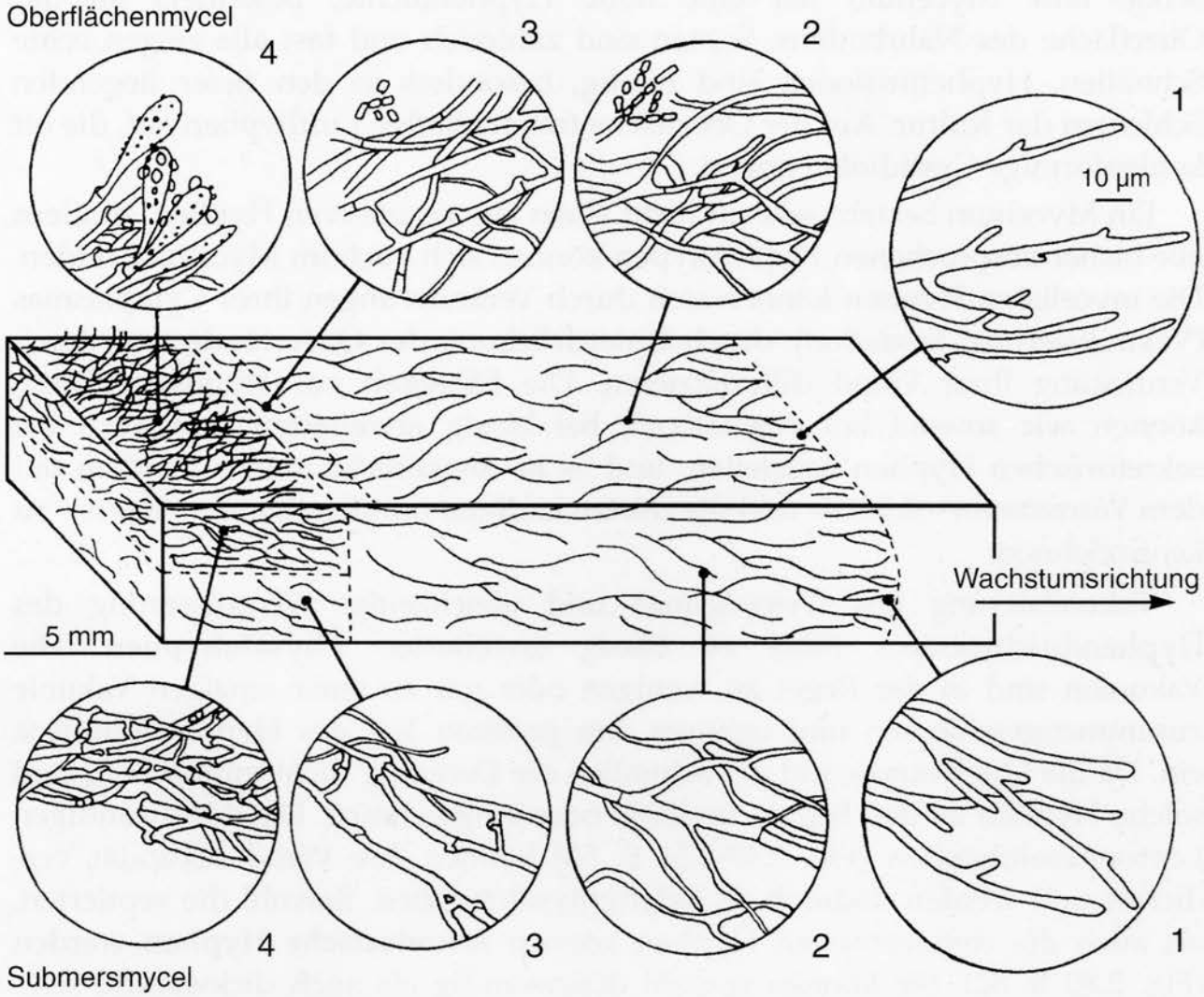
Figur 3.32: Kernersatzreaktion nach einer vegetativen Fusion zweier genetisch identischer, postsomatogamer Hyphen eines Mycels von *Schizophyllum commune*. Nach der Fusion eines seitlichen Auswuchses («peg») aus der Donatorhyphe (D) mit der Empfängerhyphe (E) wandern die beiden Kerne der Donatorhyphe in die Verbindungsbrücke, wo sie sich teilen und wo eine Querwand mit Schnalle entsteht. Während der Kernteilung lösen sich die beiden Kerne der Empfängerzelle auf, und nach der Kernteilung wandern die Tochterkerne in die Hyphen. Nach den Angaben von Todd & Aylmore 1985.

Figure 3.32: Nuclear replacement reaction after a fusion of two postsomatogamic, dikaryotic hyphae with identical genetics of a single mycelium of *Schizophyllum commune*. After the fusion of a lateral hyphal peg formed by the donor hypha (D) with the recipient hypha (E) the nuclei of the donor hypha migrate into the fusion bridge where they divide. During nuclear division the two nuclei of the recipient cell degenerate and lyse. After nuclear division the fusion bridge becomes septate and forms a clamp connection, and the daughter nuclei migrate into the cells.

Die Auflösung der Kerne, die Karyolyse, ist heute noch ein unverstandener Prozess. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass die in Lösung gebrachten DNA-Fragmente von den eingewanderten Kernen aufgenommen und wenigstens teilweise in ihr Genom eingebaut werden, wie von AYLMORE & TODD (1984) angenommen wird.

Morphologie und Differenzierungen des reifen Myceliums

Ältere Mycelien zeigen meist eine charakteristische Strukturierung. Eine solche wurde von BODDY & RAYNER (1983) von *Phlebia radiata* beschrieben und soll hier als Beispiel dienen (Fig. 3.33). Das postsomatogame Mycelium dieses astatocoenocytischen Krustenpilzes zeigt einen 3-5 mm breiten Rand submerser, querwandloser (coenocytischer), verzweigter Hyphen, die sich kreuzen können, die aber keine Fusionen bilden. Etwa 5 mm hinter der



Figur 3.33: Differenzierte Morphologie eines reifen Myceliums von *Phlebia radiata* in Kultur. **1**: Wachstumsfront; keine Septen; keine Anastomosen. **2**: Beginn der Septation; keine Anastomosen; Oberfläche mit Arthrokonidien («Oidien»). **3**: Beginn der Anastomosen; Septen häufiger; Oberfläche mit Arthrokonidien und einigen falschen Schnallen; Submersmycel mit Schnallen. **4**: Septen sehr häufig, fast immer mit Schnallen; mit Anastomosen; Oberfläche mit «Cystidiolen». Nach Boddy & Rayner 1983, leicht verändert. Längenangaben annähernd.

Figure 3.33: Differentiated morphology of a mature mycelium of *Phlebia radiata* in culture. **1**: Growth front without septa, without anastomoses. **2**: Beginning of septation; no anastomoses; surface mycelium with arthroconidia («oidia»). **3**: Beginning of anastomoses; septa more numerous; surface with arthroconidia and some false clamps; submersed mycelium with true clamps **4**: Septa very numerous and almost always with true clamps; with anastomoses; surface mycelium with «cystidioles». Scale bars approximate.

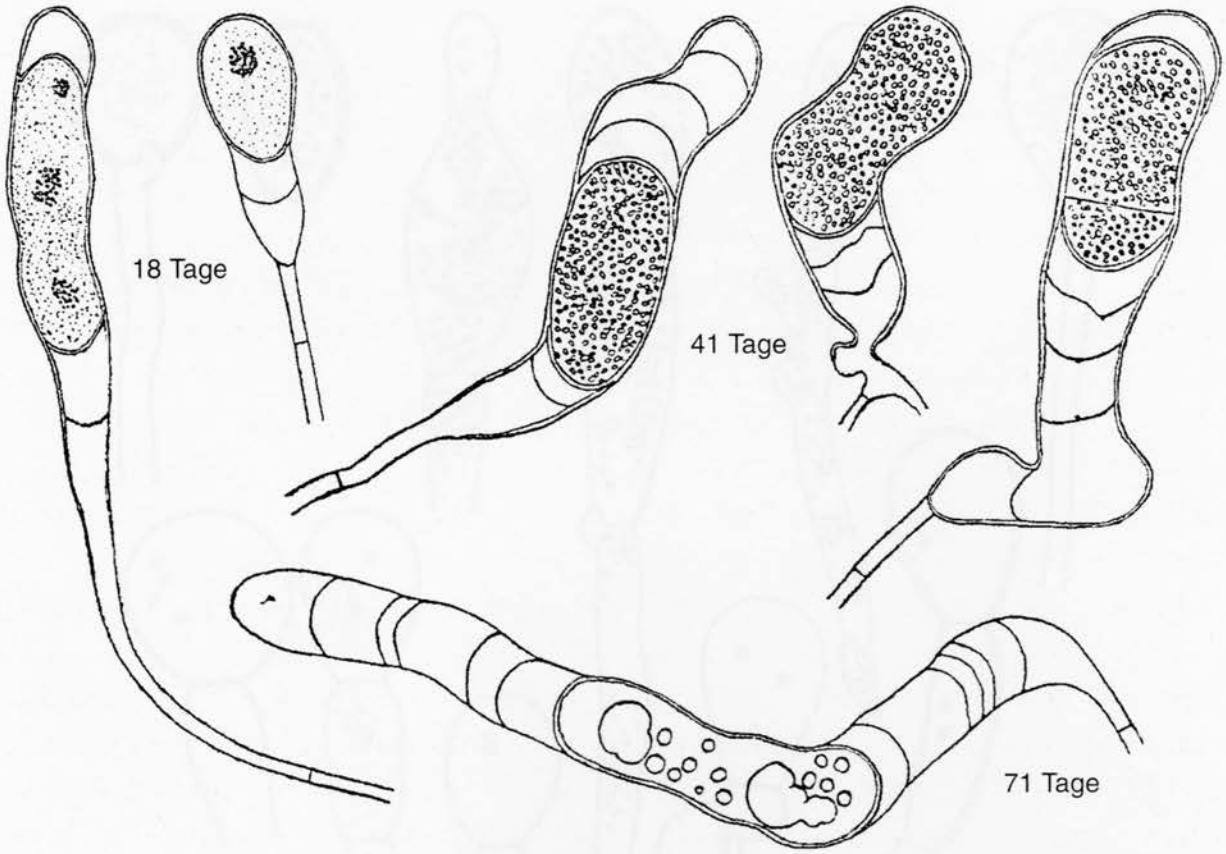
Wachstumsfront beginnt eine etwa 10-12 mm breite Zone unregelmässig septierter Hyphen, die immer noch keine Fusionen bilden. Die entlang der Oberfläche des Nährbodens wachsenden Hyphen bilden Arthrokonidien («Oidien»). Die inneren 1-2 mm dieser Arthrokonidien-Zone bilden den Übergang zum reifen Mycelium. In dieser schmalen Übergangszone treten die ersten Hyphenfusionen und Schnallen auf. Die Hyphen der Oberfläche zeigen neben einfachen Septen auch solche mit falschen Schnallen, die tiefer im Nährboden wachsenden Hyphen zeigen echte Schnallen. Das innen anschliessende reife Mycelium hat eine hohe Hyphendichte, besonders an der Oberfläche des Nährbodens. Septen sind zahlreich und fast alle zeigen echte Schnallen. Hyphenfusionen sind häufig, besonders in den tiefer liegenden Schichten der Kultur. Auf der Oberfläche treten häufige Lufthyphen auf, die oft keulenförmige Cystidiolen tragen.

Ein Mycelium besteht sehr oft nicht allein aus vegetativen Hyphen, sondern alle bisher besprochenen Hyphentypen können sich auch im Mycelium finden. Die mycelialen Hyphen können sich durch Veränderungen ihres Cytoplasmas (Vakuolisierung, Sekretion), durch Unterdrückung der Querwände und durch Verdickung ihrer Wand differenzieren. Die Fähigkeit zur Wandverdickung können wir sowohl bei vegetativen, bei blasig erweiterten und auch bei sekretorischen Hyphen feststellen, und es ist angebracht, solche Hyphen mit dem Wortstamm «sklero-» und die dünnwandigen mit dem Stamm «lepto-» zu kennzeichnen.

Vakuolisierung des Cytoplasmas und gleichzeitige Vergrösserung des Hyphendurchmessers führt zu blasig erweiterten **Physalohyphen**. Die Vakuolen sind in der Regel zu wenigen oder gar zu einer einzigen Vakuole zusammengeschlossen und nehmen den grössten Teil des Hyphenvolumens ein. Da die Querwände und die Schnallen die Dehnung nicht mitmachen, sind solche Hyphen an den Septen verjüngt oder eingeschnürt. Die dünnwandigen Leptophysalohyphen (Fig. 2.49-2.51 S. 53) können ihre Wand sekundär verdicken und werden dadurch zu Sklerophysalohyphen. Sowohl die septierten, als auch die cœnocytischen Hyphen können **sekretorische Hyphen** werden (Fig. 2.80 S. 82). Sie können sowohl dünnwandig als auch dickwandig sein. Seltener treten in Mycelien **Faserhyphen** auf. FALCK (1912) fand sie in mycelialen Hyphensträngen von *Serpula lacrimans*, BOIDIN (1954) in Mycelien von *Peniophora pithya*, SIEPMANN (1969) bei *Stereum rugosum* und *Poria expansa* und SIEPMANN (1970) bei *Hymenochaete rubiginosa* und *Tyromyces fissilis* (hier nur im Mycelium, deshalb vom Autor nicht als Faserhyphe angesprochen).

Allocysten

Endständige, blasenförmige Zellen mit dichtem, körnigem oder tropfigem Inhalt wurden von KÜHNER (1946a: 6; 1946b: 152) Allocysten genannt (allos = anders, verschieden). Ihre Cytologie und Funktionen sind nur sehr lückenhaft

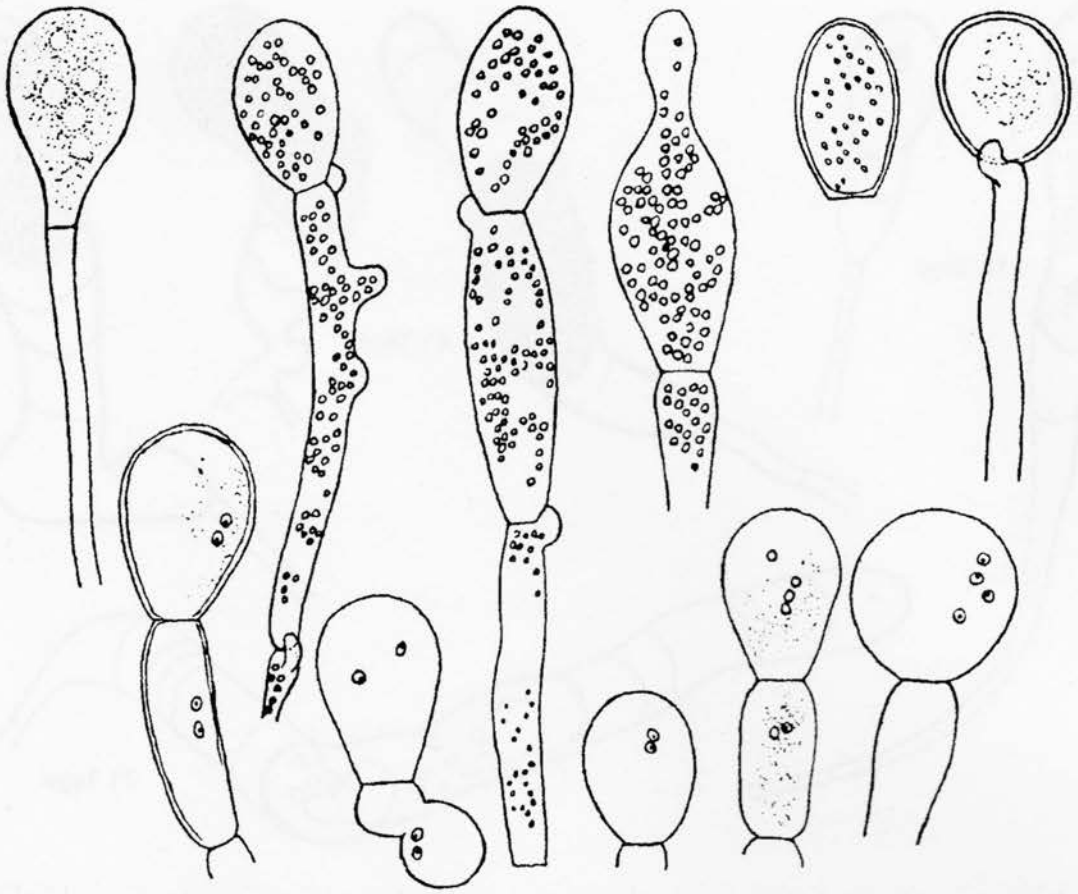


Figur 3.34: Allocysten in drei verschiedenen Altersstadien in Mycelkulturen von *Coprinus radians*. Die Zahlen geben das Alter des Myceliums. Die älteren Allocysten liegen in einem System aufeinanderfolgender Sekundärsepten. Die älteste Allocyste ist tot. Nach Kühner 1946b, verändert.

Figure 3.34: Allocysts of three different ages in mycelial cultures of *Coprinus radians*. The ages of the mycelia are indicated in days. The older allocysts are accompanied by some secondary septa. The oldest allocyst is dead.

bekannt. Es könnte sich um eine Art heteroplerer (wahrscheinlich gloeoplerer) Zellen handeln; denn ihr Cytoplasma hat den Charakter eines Deuteroplasmas. Es kommt gelegentlich auch vor, dass sich eine Allocyste interkalar entwickelt. Endständige Allocysten wurden in der älteren Literatur «Cystiden» oder «Chlamydosporen» genannt, doch sind sie weder mit den Cystiden noch mit den Chlamydosporen vergleichbar, wie KÜHNER (1946b) überzeugend argumentiert hat.

Allocysten wurden von KÜHNER ursprünglich in Mycelkulturen von *Coprinus radians* (Morphotypus der Allocysten, Fig. 3.34), *Pholiota gummosa* (Fig. 3.35), *P. alnicola* und *P. conissans* gefunden, doch treten sie auch bei anderen Hymenomyceten auf. CHU (1950) beschreibt sie nicht nur von *Coprinus radians*, sondern auch von *Coprinus gonophyllus, Auriscalpium vulgare* und *Spongipellis spumeus*, und STALPERS (1978: 18) erwähnt sie für *Chondrostereum purpureum, Climacodon septentrionalis,* verschiedene *Hyphodontia*-Arten, *Schizopora paradoxa, Phellinus contiguus* und *Ph. ferrugineus.*



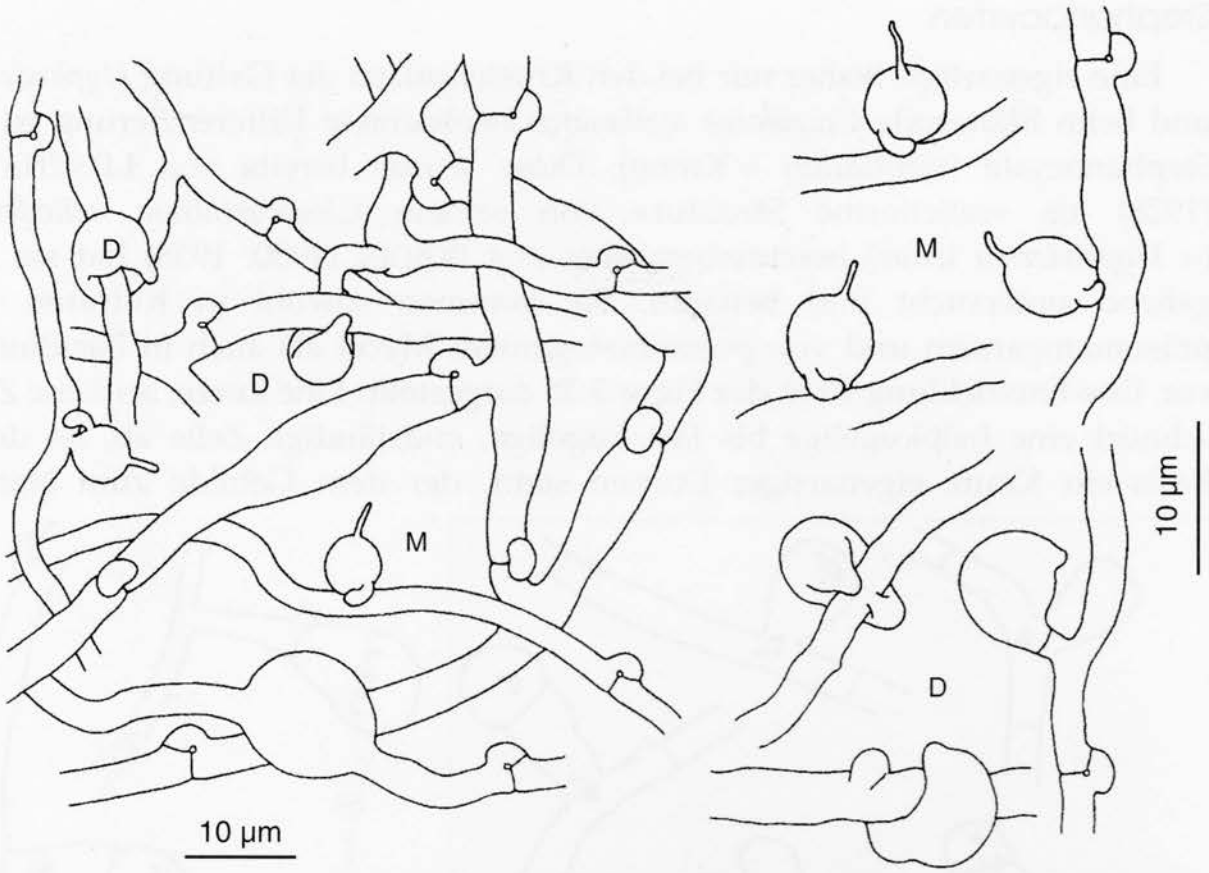
Figur 3.35: Allocysten in einer Mycelkultur von *Pholiota gummosa*. Die fünf Allocysten der unteren Reihe zeigen 2-4 Kerne nach Färbung. Nach Kühner 1946a, verändert.

Figure 3.35: Allocysts in a mycelial culture of *Pholiota gummosa*. The five allocysts in the bottom row show 2-4 nuclei after staining.

Drepanocysten und Malocysten

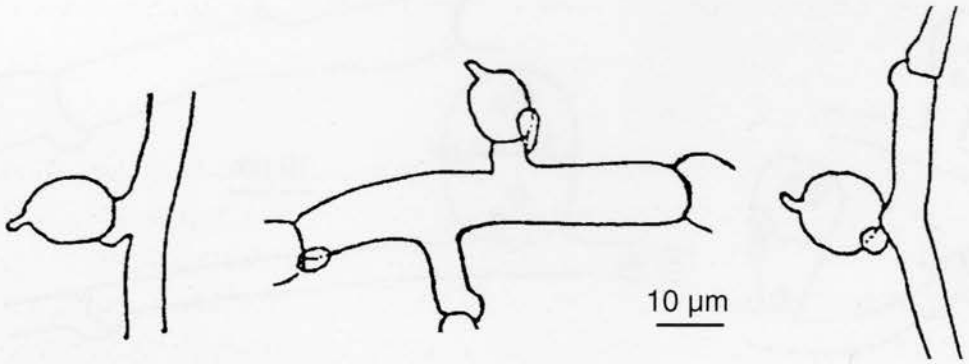
Die endständigen, oft auf kurzen Seitenhyphen sitzenden **Drepanocysten** sind bisher nur von einigen Krustenpilzen bekannt geworden. Sie sind plump sichelförmig gekrümmt (drepanon = Sichel) und umgürten oft eine vegetative Hyphe. Sie wurden von HASSAN KASIM & DAVID (1983) benannt und bei *Chaetoporellus* (*Hyphodontia*?) *latitans* (Morphotypus der Drepanocysten, Fig. 3.36), *H. barba-jovis*, *H. efibulata* und 7 weiteren europäischen *Hyphodontia*-Arten gefunden, die, mit zwei Ausnahmen, alle auch Malocysten zeigen. Die von LANGER & al. (1992) aus Taiwan beschriebene *Hyphodontia serpentiformis* bildet ebenfalls Drepanocysten, jedoch keine Malocysten in Kultur aus. Cytologie und Funktion der Drepanocysten sind unbekannt.

Die **Malocysten** wurden zuerst von BOIDIN (1950) abgebildet, der sie als «aberrante Formen» der Stephanocysten des Krustenpilzes *Hyphoderma tenue* betrachtete (Fig. 3.37). HASSAN KASIM & DAVID (1983) haben diese Zellen dann auch bei einigen Arten von *Hyphodontia* und bei *Chaetoporellus latitans* (Morphotypus der Malocysten, Fig. 3.36) gefunden und ihnen den Namen Malocysten gegeben. Es sind auf vegetativen Hyphen seitlich sitzende, etwa



Figur 3.36: Mycelium von *Chaetoporellus latitans* mit Drepanocysten (D) und Malocysten (M). Nach Hassan Kasim & David 1983.

Figure 3.36: Mycelium of *Chaetoporellus latitans* with drepanocysts (D) and malocysts (M).



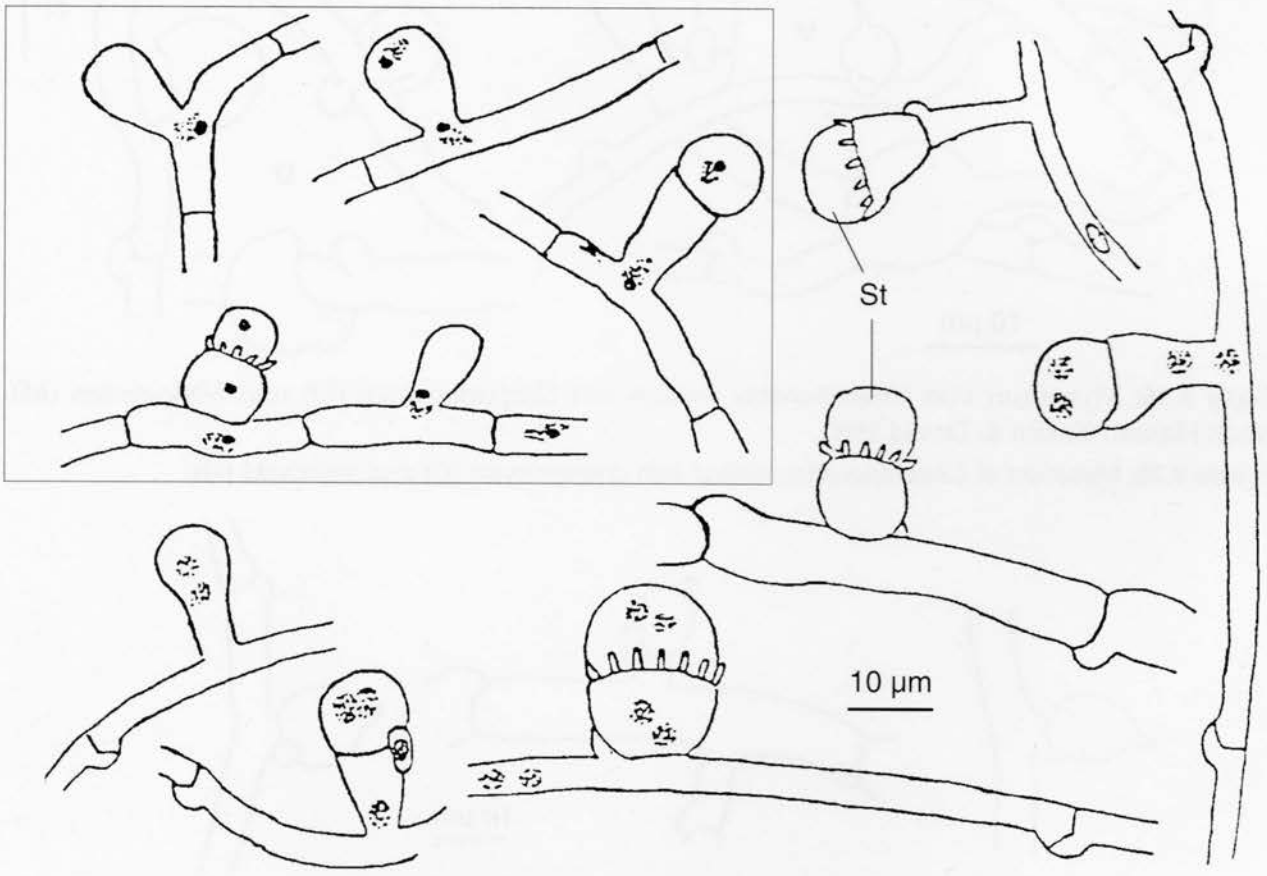
Figur 3.37: Malocysten im Mycelium von *Hyphoderma tenue*, von Boidin als aberrante Stephanocysten angesprochen. Nach Boidin 1950, verändert.

Figure 3.37: Malocysts in the mycelium of *Hyphoderma tenue*, originally interpreted as aberrant stephanocysts by Boidin 1950.

kugelige Zellen, die auf ihrem Scheitel ein dünnes Anhängsel tragen. Dadurch erinnern sie an die Umrisse eines Apfels (malus = Apfel). An der Basis tragen sie einen Haken, der an eine Schnalle erinnert, umso mehr, als dieser Haken bei den Malocysten präsomatogamer Mycelien fehlt. Es steht jedoch nicht fest, ob es sich um eine Schnalle oder um einen mit der Basiszelle nicht verbundenen Haken handelt. Cytologie und Funktion der Malocysten sind unbekannt.

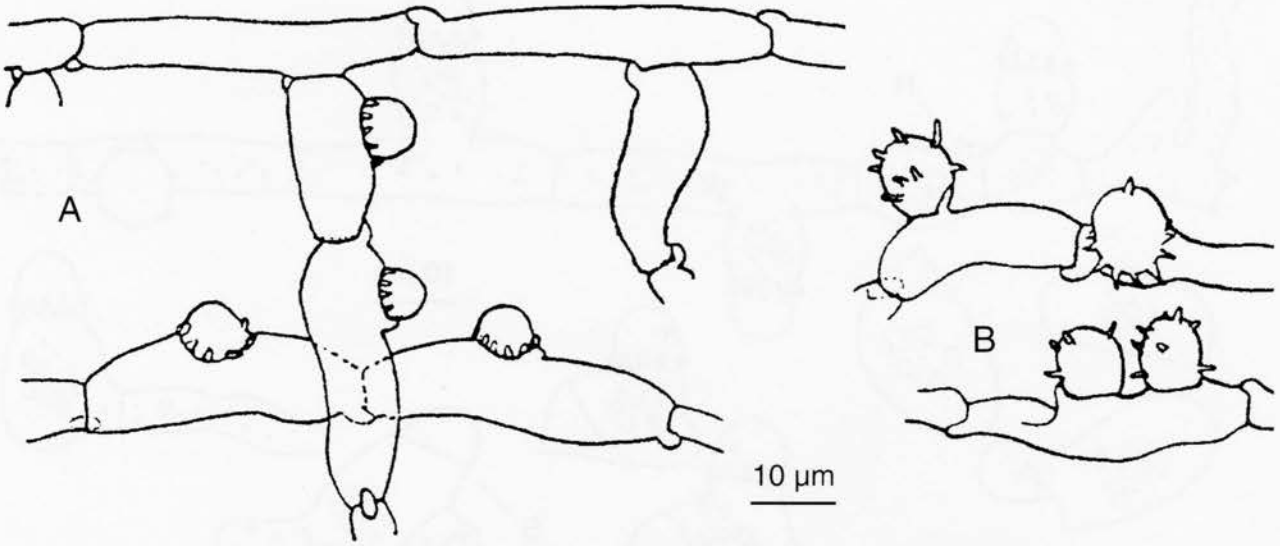
Stephanocysten

Eine eigenartige, bisher nur bei den Krustenpilzen der Gattung *Hyphoderma* und beim Blätterpilz *Crepidotus applanatus* beobachtete Differenzierung ist die Stephanocyste (stephanon = Krone). Diese wurde bereits von LITSCHAUER (1928) als «caliciforme Struktur» von seinem *Gloeocystidium caliciferum* (= *Hyphoderma tenue*) beschrieben; aber erst BOIDIN (1950, 1958) hat sie eingehend untersucht und benannt. Sie kommen sowohl in Kulturen von präsomatogamem und von postsomatogamem Mycel als auch in Basidiomen vor. Ihre Entwicklung ist in der Figur 3.38 dargestellt. Eine kurze, seitliche Zelle schnürt eine halbkugelige bis fast kugelige, endständige Zelle ab, an deren Basis ein Kranz eigenartiger Dornen steht, der dem Gebilde zum Namen



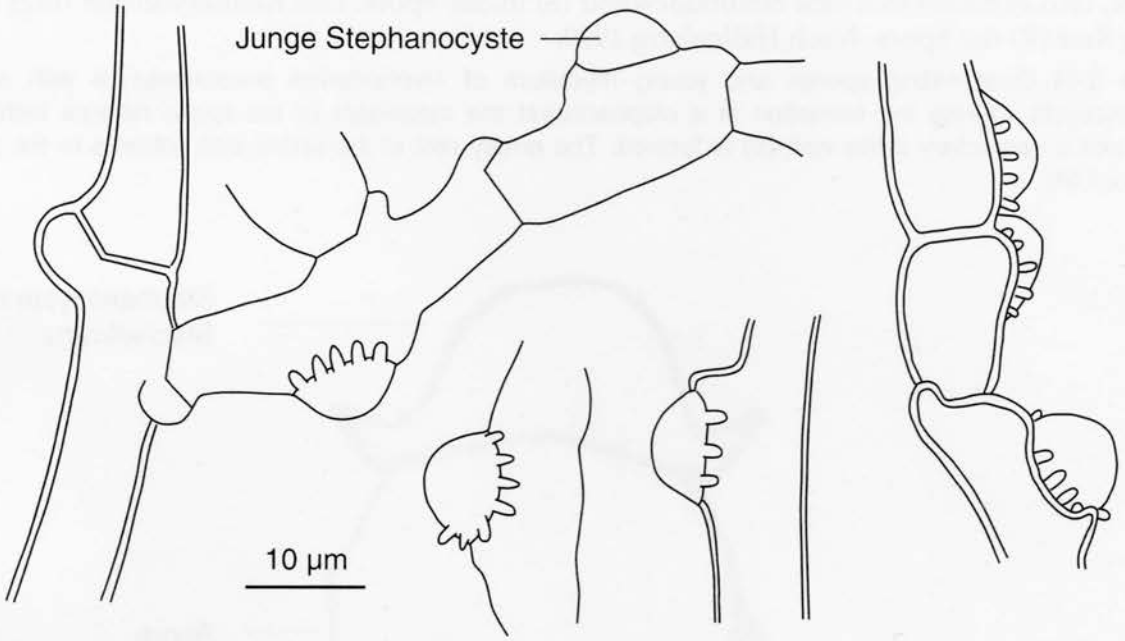
Figur 3.38: Entwicklung gestielter Stephanocysten in Mycelkulturen von *Hyphoderma tenue*. **Eingerahmt**: präsomatogames Mycelium, sonst postsomatogames Mycelium. - Eine seitliche Verzweigung erhält beim präsomatogamen Mycelium einen einzigen, beim postsomatogamen Mycelium zwei Kerne durch Mitosen. Diese seitliche, etwa kugelige Trägerzelle kann direkt eine Stephanocyste tragen oder erst einen Stiel bilden, der dann die kugelige Trägerzelle trägt. Der Stachelkranz wird von der apikalen Stephanocyste gebildet, nicht von der subapikalen Trägerzelle (vgl. Fig. 3.42). St = Stephanocyste. Nach Boidin 1950, verändert.

Figure 3.38: Development of pedunculate stephanocysts in a mycelial culture of *Hyphoderma tenue*. **Within the box**: presomatogamic mycelium, outside postsomatogamic mycelium. - A lateral branch receives one nucleus (in the presomatogamic mycelium) or two nuclei (postsomatogamic mycelium) formed by mitosis. This lateral, subspherical suspensor cell either bears a stephanocyst or forms a pedicel which in turn bears the suspensor cell. Note that the spines are formed by the apical stephanocyst, not by the subapical suspensor cell (see also figure 3.42).



Figur 3.39: **A**: Sitzende Stephanocysten von *Hyphoderma puberum*. **B**: Stephanocysten mit unregelmässig verteilten Stacheln von *Hyphoderma pallidum*. Nach Boidin 1954, verändert.

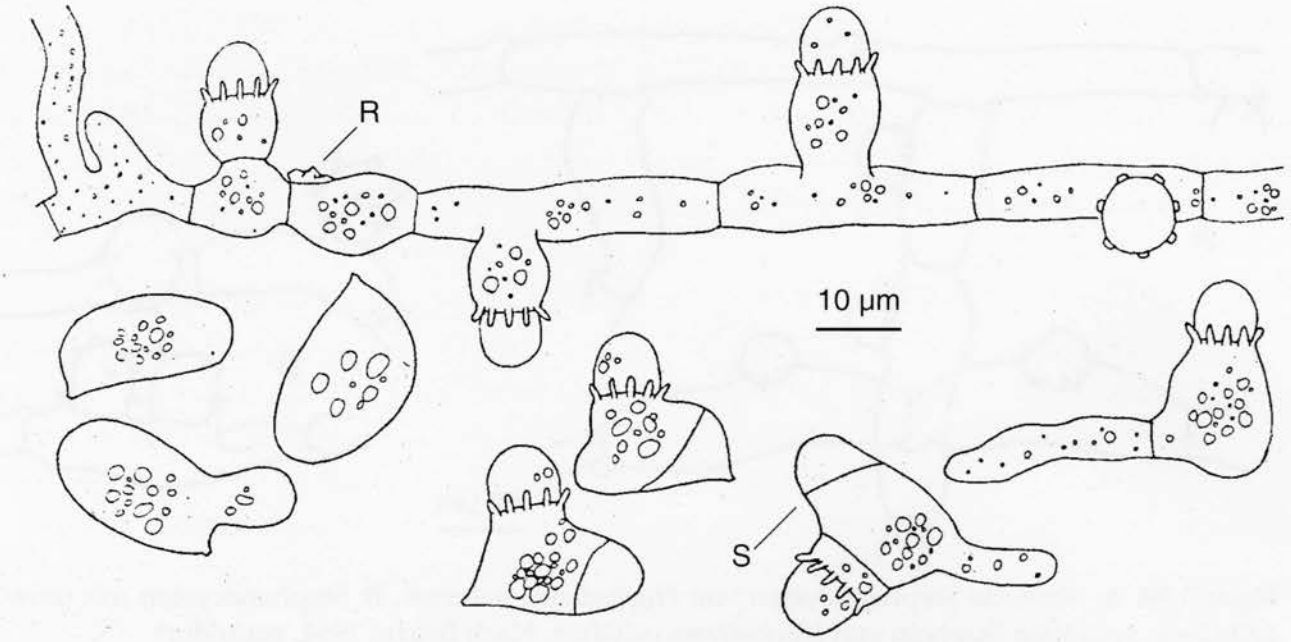
Figure 3.39: **A**: Sessile stephanocysts of *Hyphoderma puberum*. **B**: Stephanocysts of *Hyphoderma pallidum* with irregularly distributed spines.



Figur 3.40: Sitzende Stephanocysten im Mycelium von *Hyphoderma guttuliferum*. Die Stephanocysten sitzen auf dickwandigen oder auf dünnwandigen Hyphen. Ihr Stachelkranz ist nach oben oder nach unten gerichtet. Nach Lentz & McKay 1976, stark verändert.

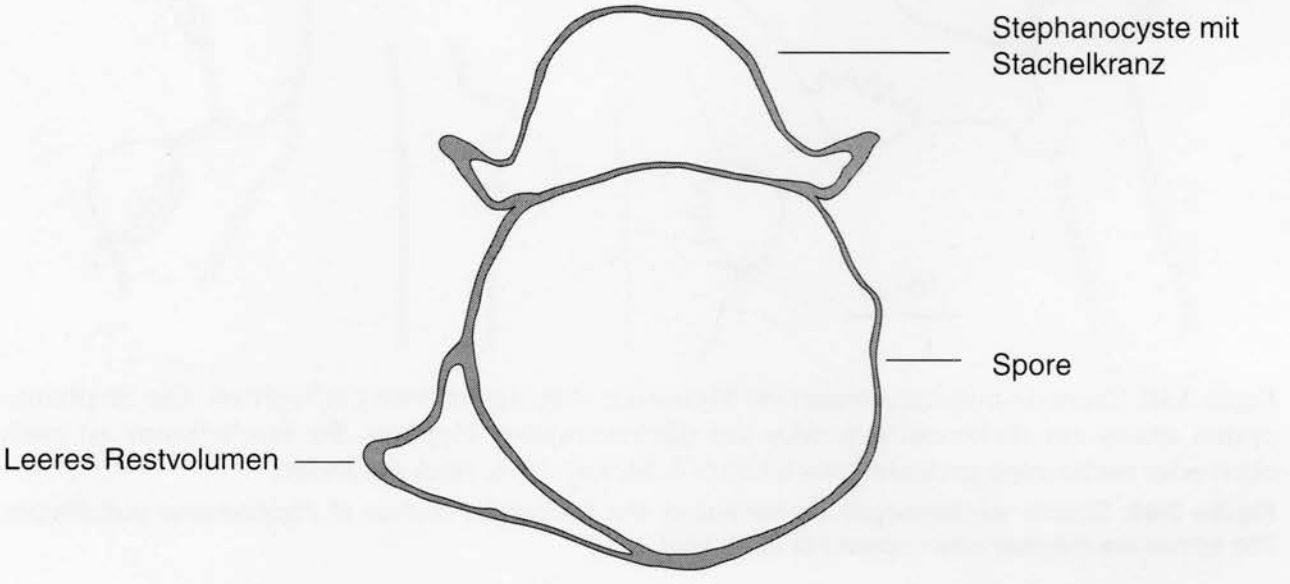
Figure 3.40: Sessile stephanocysts on thinwalled and thickwalled hyphae of *Hyphoderma guttuliferum*. The spines are directed either upward or downward.

verhalf. BOIDIN (1950) und BURDSALL (1969) wenden den Begriff auf das zweizellige Gebilde an, wie es in der Fig. 3.38 dargestellt ist, während BOIDIN (1958) und auch LENTZ & MCKAY (1976) die Stephanocyste auf die endständige Zelle beschränken. In der Tat fehlt die Basalzelle manchen Stephanocysten, die somit direkt auf der Hyphenzelle sitzen, wie das in den Fig. 3.39 und 3.40 gezeigt ist. Stephanocysten entwickeln sich auch direkt auf keimenden Sporen



Figur 3.41: Keimende Sporen und Keimmycelium von *Hyphoderma praetermissum* mit Stephanocysten. Bei der Bildung der Stephanocysten zieht sich das Cytoplasma teilweise aus der Spore zurück, und es bildet sich eine Sekundärwand (S) in der Spore. Das Keimmycelium trägt einen leeren Rest (R) der Spore. Nach Hallenberg 1990.

Figure 3.41: Germinating spores and young mycelium of *Hyphoderma praetermissum* with sessile stephanocysts. During the formation of a stephanocyst the cytoplasm of the spore retreats within the spore and a secondary cross wall (S) is formed. The empty rest of the spore wall adheres to the young mycelium (R).



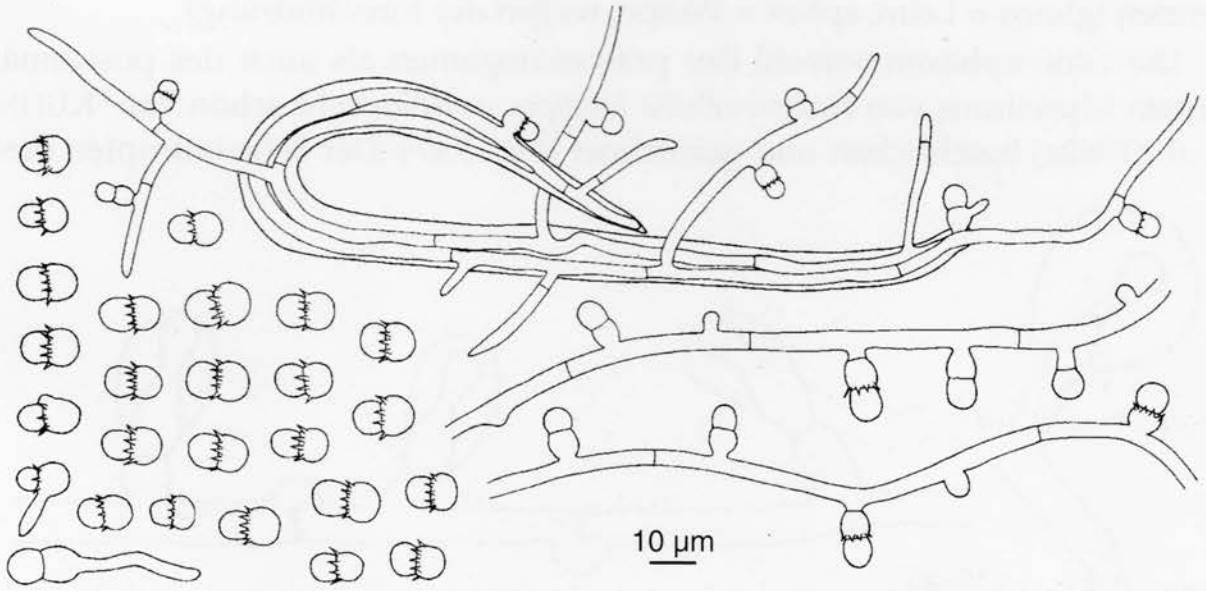
Figur 3.42: Wandverhältnisse im Schnitt durch eine sitzende Stephanocyste und eine Spore, deren Cytoplasma sich teilweise zurückgezogen hat. Die Stacheln sind dickwandig, aber hohl und sind Teil der Stephanocyste. Gezeichnet nach einer elektronenoptischen Aufnahme von Hallenberg 1990, *Hyphoderma praetermissum*.

Figure 3.42: A stephanocyst sitting on a spore with partially retreated cytoplasm. The spines are thick-walled but hollow and are part of the stephanocyst. Tracing of the walls, drawn after an electron micrograph by Hallenberg 1990; *Hyphoderma praetermissum.*

von *Hyphoderma praetermissum* und sind bei jungen Keimmycelien dieses Pilzes sehr häufig (Fig. 3.41; HALLENBERG 1990). Der gleiche Autor hat auch elektronenoptisch gezeigt, dass die Stacheln von der apikal sitzenden Stephanocyste gebildet werden (Fig. 3.42), auch wenn lichtoptisch oft der Eindruck entsteht, die subapikale Trägerzelle bilde die Stacheln. Die Stacheln sind dickwandig aber hohl, und die Wand zwischen der Spore und der Stephanocyste hat einen Doliporus (in der Fig. 3.42 nicht sichtbar).

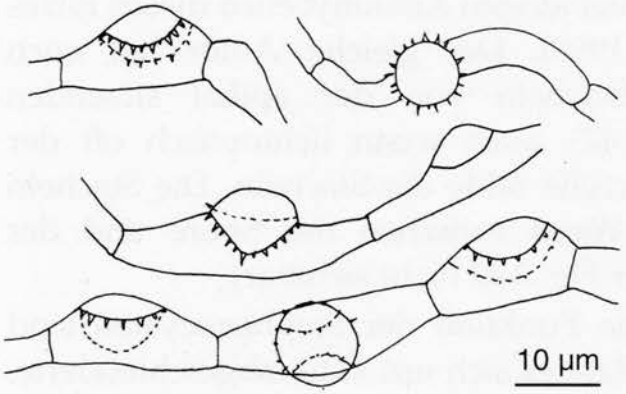
Die Cytologie dieser Dornen und die Funktion der Stephanocysten sind unbekannt. BURDSALL (1969) vermutet, dass es sich um aktiv abgeschleuderte, der Verbreitung dienenden Zellen handelt. HALLENBERG (1990) vermutet eher eine Funktion zur Nahrungsaufnahme, und LIOU & TZEAN (1992) beobachteten, dass sich abgelöste Trägerzellen mit ihren Stephanocysten an lebende Nematoden anheften und mit einer Keimhyphe in diese eindringen können. Sie beschrieben auch, wie das Mycel pilzbefallener Nematoden Stephanocysten bildet und schliessen aus ihren Beobachtungen, dass Stephanocysten oder ihre Trägerzellen als infektiöse Einheiten dienen können (Fig. 3.43).

Es war eine Überraschung, als SENN-IRLET & SCHEIDEGGER (1994) typische Stephanocysten auch bei *Crepidotus applanatus* fanden (Fig. 3.44). Bisher ist das der einzig bekannt gewordene Lamellenpilz mit diesen Zellen, auch alle andern in Kultur gehaltenen Arten der Gattung *Crepidotus* zeigten sie nicht. Interessant war die Abhängigkeit der Häufigkeit der Stephanocysten vom Stickstoffgehalt des Nährbodens (Fig. 3.45).



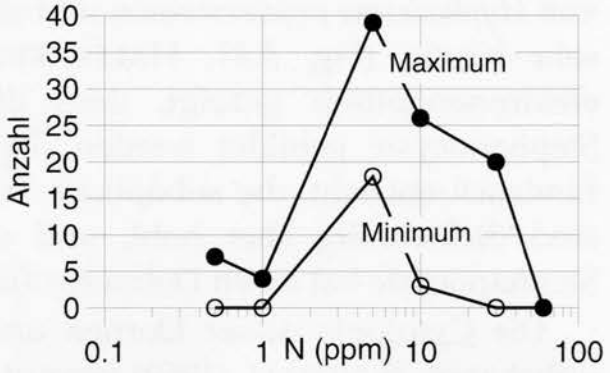
Figur 3.43: Abgelöste, zum Teil keimende Stephanocysten (links unten) und Stephanocysten in verschiedenen Entwicklungsstadien auf Hyphen eines Nematoden parasitierenden, nicht identifizierten Pilzes (möglicherweise eine *Hyphoderma*-Art). Nach Liou & Tzean 1992.

Figure 3.43: Detached stephanocysts, two of them germinating (lower left). Hyphae of an unidentified fungus (possibly a *Hyphoderma*) growing as a parasite in nematodes and bearing stephanocysts in various developmental phases.



Figur 3.44: Stephanocysten im Mycelium des Lamellenpilzes *Crepidotus applanatus*. Nach Senn-Irlet & Scheidegger 1994, verändert.

Figure 3.44: Stephanocysts in the mycelium of the agaric *Crepidotus applanatus*.



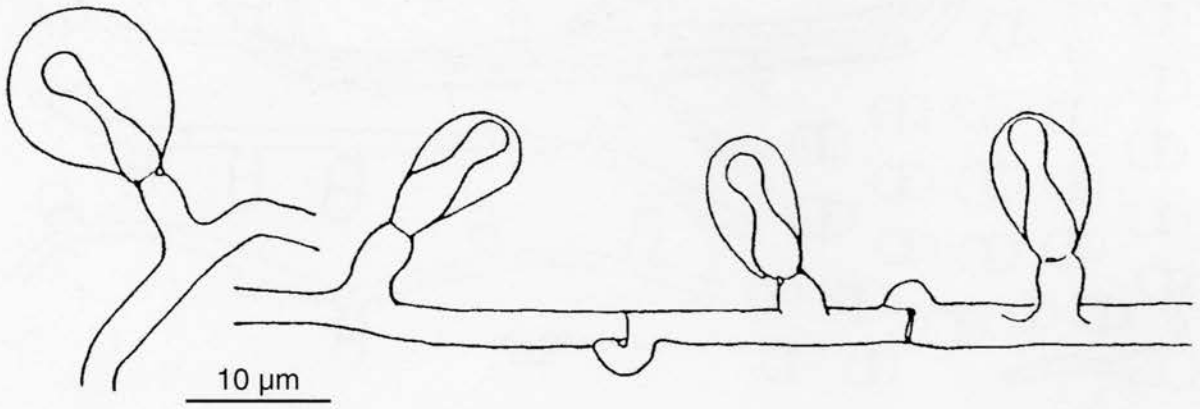
Figur 3.45: Einfluss des Stickstoffgehaltes auf die Anzahl Stephanocysten pro 20 mm^2 nach 40 Tagen Kultur. Nach den Angaben von Senn-Irlet & Scheidegger 1994.

Figure 3.45: Influence of nitrogen concentration of the medium on the number of the stephanocysts per 20 mm^2 after 40 days of culture.

Gloeosphexen, Toxocysten und Digitocysten

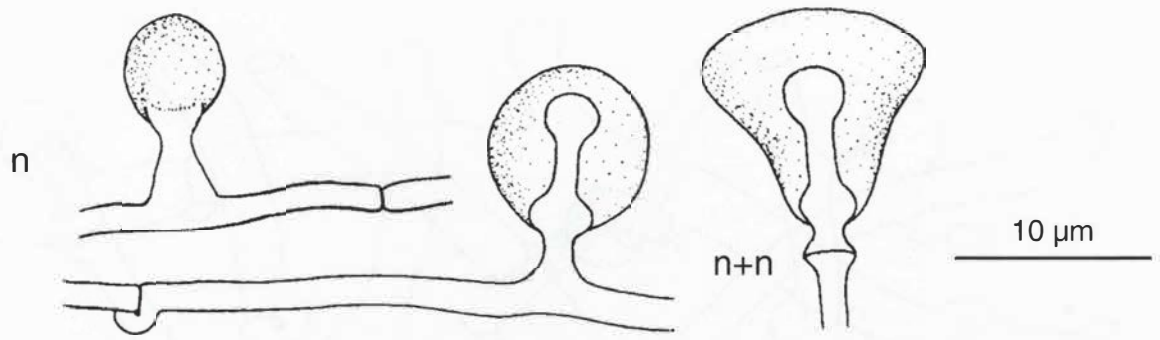
Als DRECHSLER (1941, 1949) unter dem Namen *Nematoctonus* Deuteromyceten beschrieb, die mit Hilfe klebriger Knöpfe Nematoden fangen, vermutete er bereits, dass es sich um Basidiomyceten handle, denn das Mycel dieser Pilze zeigt Schnallen. THORN & BARRON (1986) fanden die gleichen klebrigen Knöpfe in den Mycelien verschiedener *Hohenbuehelia*-Arten und zeigten, dass *Nematoctonus* das Anamorphstadium dieser Lamellenpilze ist (Fig. 3.46). In derselben Arbeit (S. 371) schlagen die Autoren vor, die klebrigen Knöpfe **Gloeosphex** zu nennen (gloios = Leim; sphex = Wespe, wegen der Einschnürung).

Die Gloeosphexen sowohl des präsomatogamen als auch des postsomatogamen Myceliums von *Hohenbuehelia longipes* wurden sehr schön von KÜHNER & al. (1962a) beschrieben und gezeichnet (Fig. 3.47). Der Schleimtropfen dieser



Figur 3.46: Gloeosphexen in Kultur des Lamellenpilzes *Hohenbuehelia portegna*. Die eingeschnürten Zellen sind von einem Tropfen klebrigen Sekretes umgeben, mit dem sie Nematoden fangen können. Nach Thorn & Barron 1986, leicht verändert.

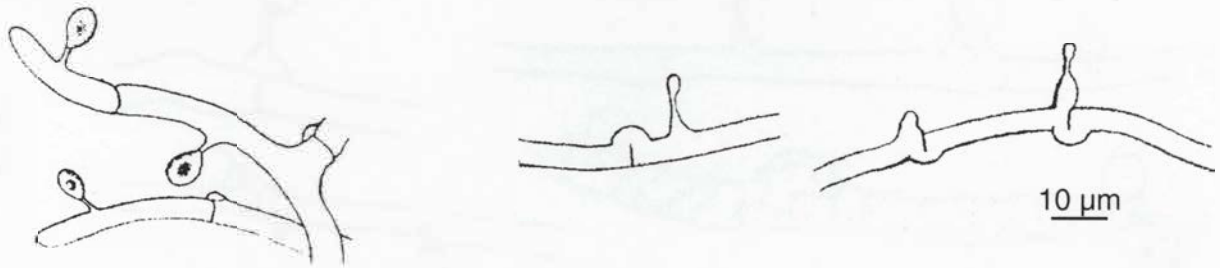
Figure 3.46: Gloeosphexes in a culture of the agaric *Hohenbuehelia portegna*. These structures exude a drop of adhesive material to catch nematodes.



Figur 3.47: Gloeosphexen von *Hohenbuehelia longipes*, n: auf einem präsomatogamen Mycelium, n+n: auf einem postsomatogamen Mycelium. Nach Kühner & al. 1962a, leicht verändert.
Figure 3.47: Gloeosphexes of *Hohenbuehelia longipes*. n: presomatogamic mycelium, n+n: postsomatogamic mycelium.

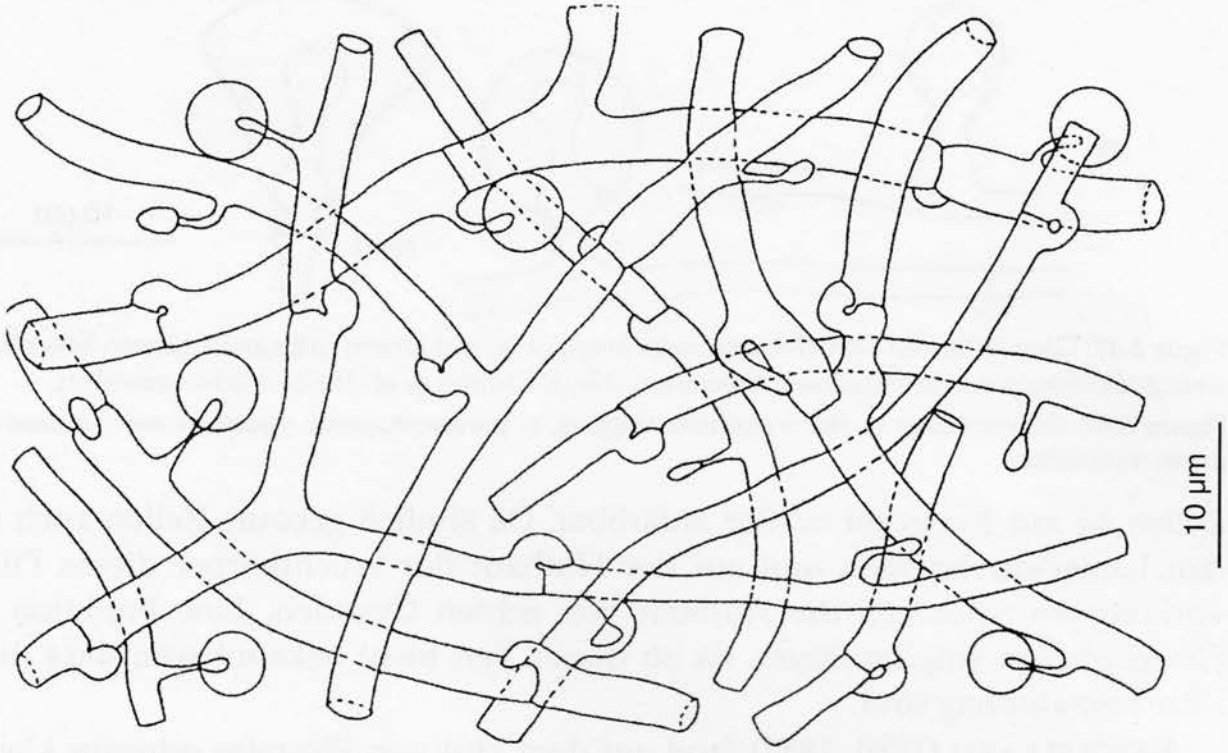
Zellen ist mit Kongorot kräftig anfärbbar. Da ähnlich gebaute Zellen auch auf den Lamellenschneiden und auf der Huthaut der Fruchtkörper dieses Pilzes vorkommen, sprachen die Autoren von echten Cystiden. Eine Funktion als Gloeosphexen entging ihnen, da zu dieser Zeit nicht bekannt war, dass diese Pilze nematophag sind.

PATOUILLARD (1880, 1887) fand auf dem Hut von *Pleurotus ostreatus* kleine, gestielte Knöpfe, die er für einfache Konidien hielt (Fig. 3.48), und HILBER (1982) zeichnete solche Knöpfe, die er auf den Hyphen des Myceliums von *Pleurotus eryngii* fand und die auch er als Konidien ansprach. Aber HILBER zeichnete eine ganze Anzahl dieser "Konidien" von einem kugeligen Tropfen umgeben, ohne näher darauf einzugehen (Fig. 3.49). THORN & BARRON (1986) zeigten dann, dass diese Tropfen für Nematoden giftig sind und lähmend wirken und dass *Pleurotus ostreatus* nematophag ist. SAIKAWA & WADA (1986) und THORN & TSUNEDA (1993) haben dies bestätigt und die kleinen Knöpfe mit ihrer giftigen Ausscheidung ebenfalls abgebildet. Da die sekretorischen, nematotoxischen Zellen von *Pleurotus* nicht die mediane Einschnürung der *Hohenbuehelia*-Gloeosphexen zeigen und das Sekret nicht klebrig sondern toxisch ist, wird hier für diese Zellen die Bezeichnung **Toxocysten** vorgeschlagen. Wie die Gloeosphexen kommen auch die Toxocysten nicht nur im Mycelium, sondern auch auf den Fruchtkörpern vor.



Figur 3.48: Toxocysten von *Pleurotus ostreatus*. Links: Auf dem Hut, von Patouillard (1887) als Konidien angesprochen. Rechts: Im Mycelium, von Matruchot (1897) Pseudokonidien genannt. Leicht verändert.

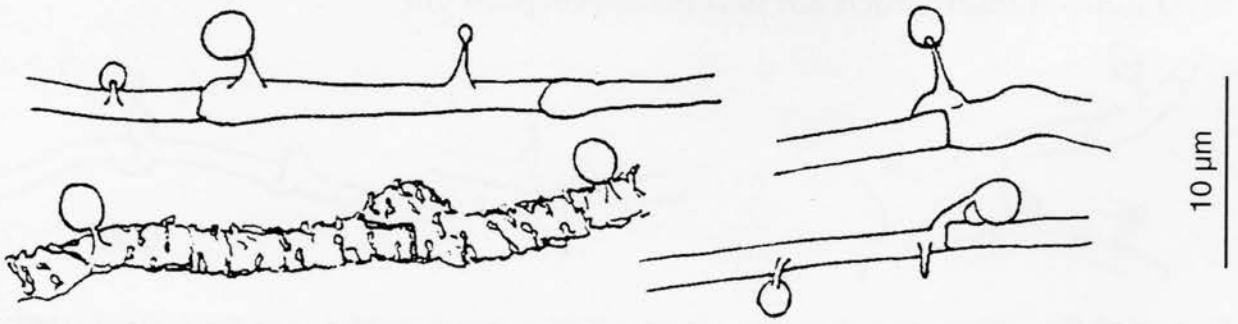
Figure 3.48: Toxocysts of *Pleurotus ostreatus*. Left: on the cap, named conidia by Patouillard (1887). Right: On hyphae of the mycelium, named pseudoconidia by Matruchot (1897).



Figur 3.49: Toxocysten im Mycelium von *Pleurotus eryngii*. Nach Hilber 1982, verändert.
Figure 3.49: Toxocysts on mycelial hyphae of *Pleurotus eryngii*.

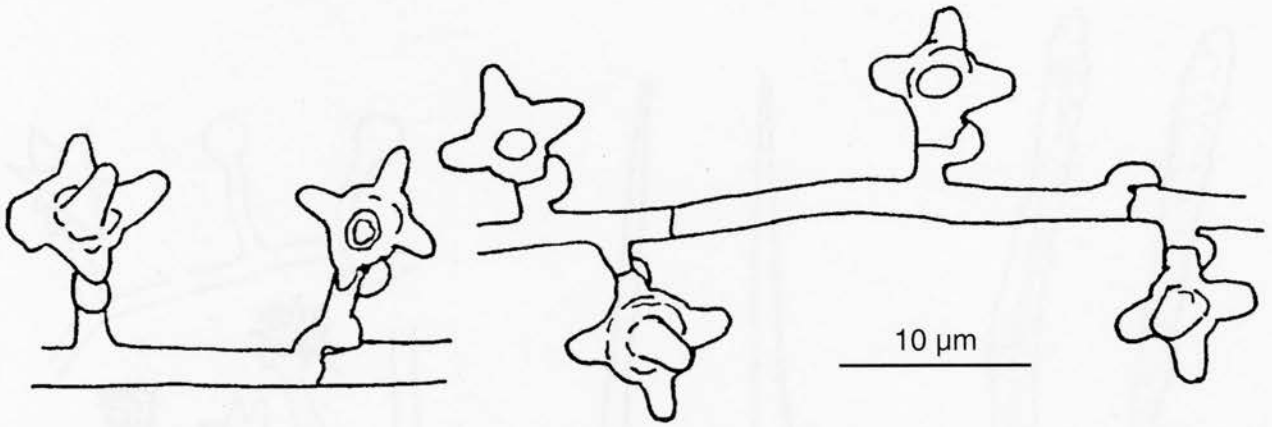
In die taxonomische Verwandtschaft von *Pleurotus* und *Hohenbuehelia* gehört auch die "reduzierte" Gattung *Stigmatolemma*. Nach THORN & BARRON (1986) ist auch sie befähigt Nematoden zu fangen und auszuwerten, und auch bei diesen Pilzen findet man Toxocysten auf dem Fruchtkörper und auf dem Mycelium. Die Figur 3.50 zeigt solche Toxocysten vom Fruchtkörper von *Stigmatolemma poriaeforme*, aber die gleichen Zellen wurden auch im natürlichen Mycelium dieses Pilzes beobachtet (das sich nicht kultivieren liess).

In die gleiche taxonomische Verwandtschaft gehört auch der resupinate Lamellenpilz *Resupinatus*, und auch dieser Pilz soll nach THORN & BARRON (1986) Nematoden fangen können. Er tut dies mit spezialisierten Zellen, die



Figur 3.50: Toxocysten vom Fruchtkörper von *Stigmatolemma poriaeforme*. Solche Zellen wurden auch im Mycelium beobachtet. Nach Thorn & Barron 1986, verändert.

Figure 3.50: Toxocysts from the fruitbodies of *Stigmatolemma poriaeforme*. Similar cells also occur in the mycelium of this fungus.



Figur 3.51: Digitocysten aus einer Mycelkultur von *Resupinatus applicatus*. Diese Zellen sind wahrscheinlich auf den Fang von Nematoden spezialisiert. Nach Thorn & Barron 1986.

Figure 3.51: Digitocysts from a mycelial culture of *Resupinatus applicatus*. These cells probably are specialized for the capture of nematodes.

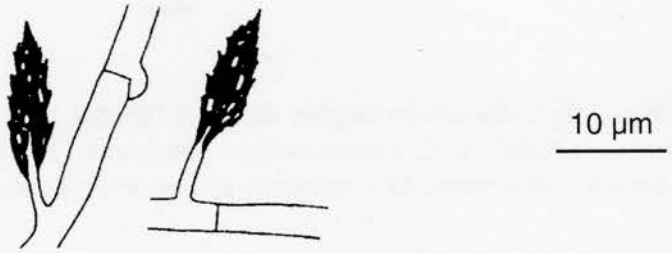
durch fingerförmige Auswüchse gekennzeichnet sind und für die deshalb die Bezeichnung **Digitocysten** vorgeschlagen wird (Fig. 3.51). Die Funktionsweise dieser Digitocysten ist noch unbekannt.

Lagenocysten und Mycelcystiden

So wie nematodenfangende Zellen sowohl auf dem Basidiom als auch im Mycelium vorkommen können, können auch Cystiden an beiden Orten auftreten. Mycelcystiden sind allerdings seltener und erst viel später als Fruchtkörpercystiden beschrieben worden. Bisweilen haben beide die gleiche Morphologie, oft aber sind die Mycelcystiden etwas polymorpher gestaltet.

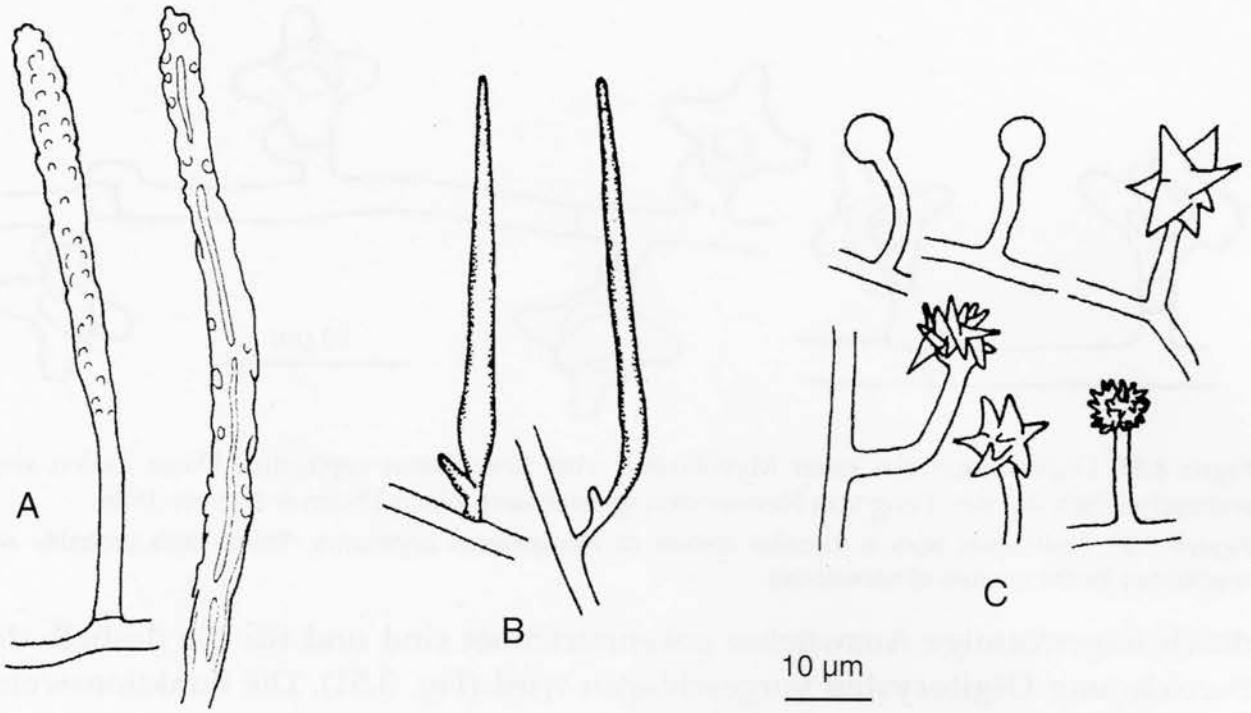
Die auffallenden, schlanken und inkrustierten Seitenzweige im vegetativen Mycelium von *Hyphodontia alutaria* sind Mycelcystiden, die von HASSAN KASIM & DAVID (1983) **Lagenocysten** genannt wurden (Fig. 3.52).

Sekretorische Endzellen werden oft als myceliale Cystiden bezeichnet. Gloeocystiden treten in den Mycelkulturen der Russulalen und verschiedener Aphyllophoralen auf, deren Basidiome ebenfalls Glœopleren besitzen, zum Beispiel *Vararia gallica, V. ochroleuca, Phlebia radiata, Hericium erinaceum, H. coralloides, Auriscalpium vulgare, Laxitextum bicolor, Peniophora rufa, P. pini, Asterostroma medium, Gloeocystidiellum citrinum, G. humila, Resinicium furfuraceum* und *Lentinellus castoreus*.



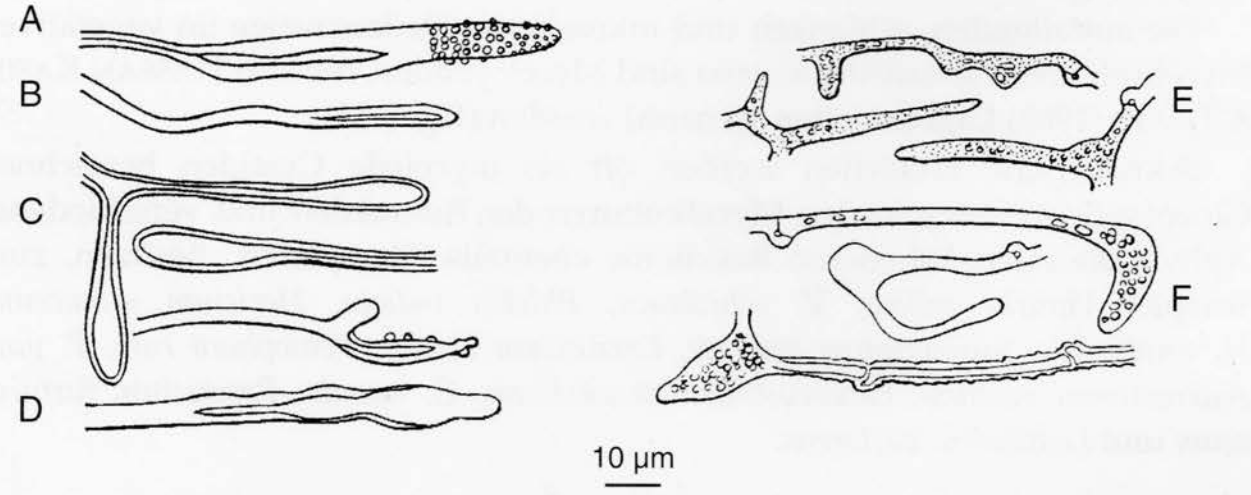
Figur 3.52: Lagenocysten von *Hyphodontia alutaria*. Nach Hassan Kasim & David 1983.

Figure 3.52: Lagenocysts (a kind of mycelial cystidia) of *Hyphodontia alutaria*.



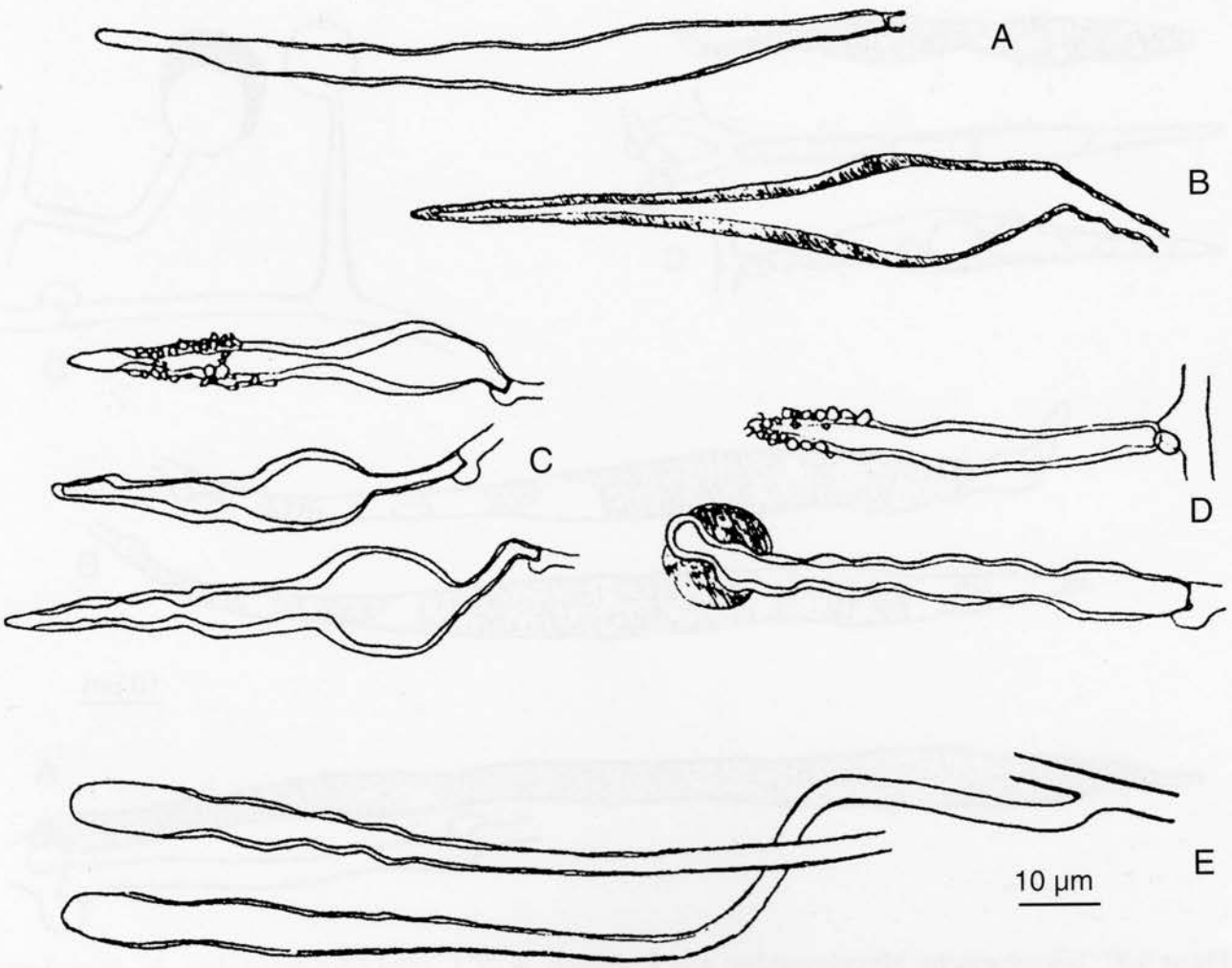
Figur 3.53: Mycelcystiden aus Kulturen. **A**: *Amylostereum areolatum*; **B**: *Hymenochaete rubiginosa*; **C**: *Resinicium bicolor*, zwei Cystiden ohne Kristallschopf, die andern mit einem sternförmigen Schopf von Calciumoxalat. Nach Siepmann & Zycha 1968, Siepmann 1970, verändert. Massstab annähernd.

Figure 3.53: Mycelial cystidia from cultures. **A**: *Amylostereum areolatum*; **B**: *Hymenochaete rubiginosa*; **C**: *Resinicium bicolor*, two cystidia without crystals, the other four cystidia with clusters of calcium oxalate.



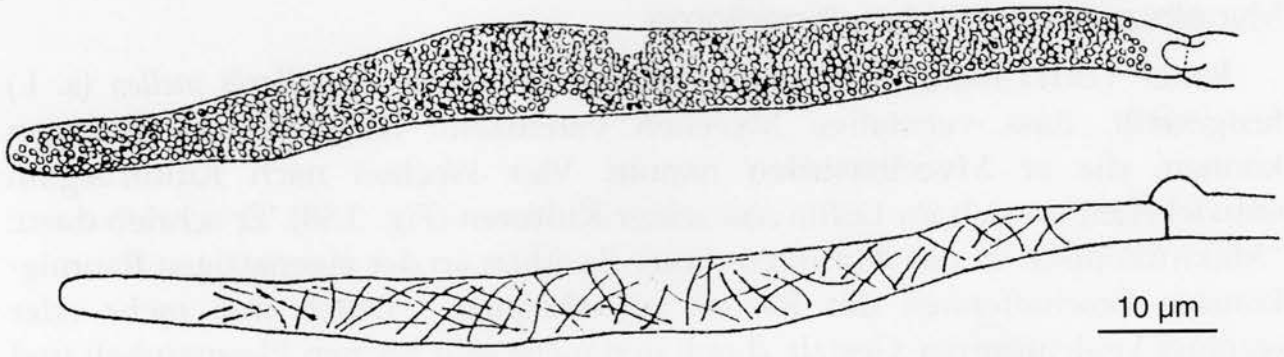
Figur 3.54: Myceliale Differenzierungen, die von Nobles (1965) als Cystiden gewertet werden (Nomenklatur nach Nobles). **A**: *Echinodontium tinctorium*; **B**: *Stereum sanguinolentum*; **C**: *Stereum sulcatum*; **D**: *Stereum abietinum*; **E**: *Peniophora pithya*; **F**: *Peniophora pseudopini*. Nach Nobles 1965, verändert.

Figure 3.54: Mycelial cells called cystidia by Nobles (1965). The names of the fungi are those used by Nobles. **A**: *Echinodontium tinctorium*; **B**: *Stereum sanguinolentum*; **C**: *Stereum sulcatum*; **D**: *Stereum abietinum*; **E**: *Peniophora pithya*; **F**: *Peniophora pseudopini*.



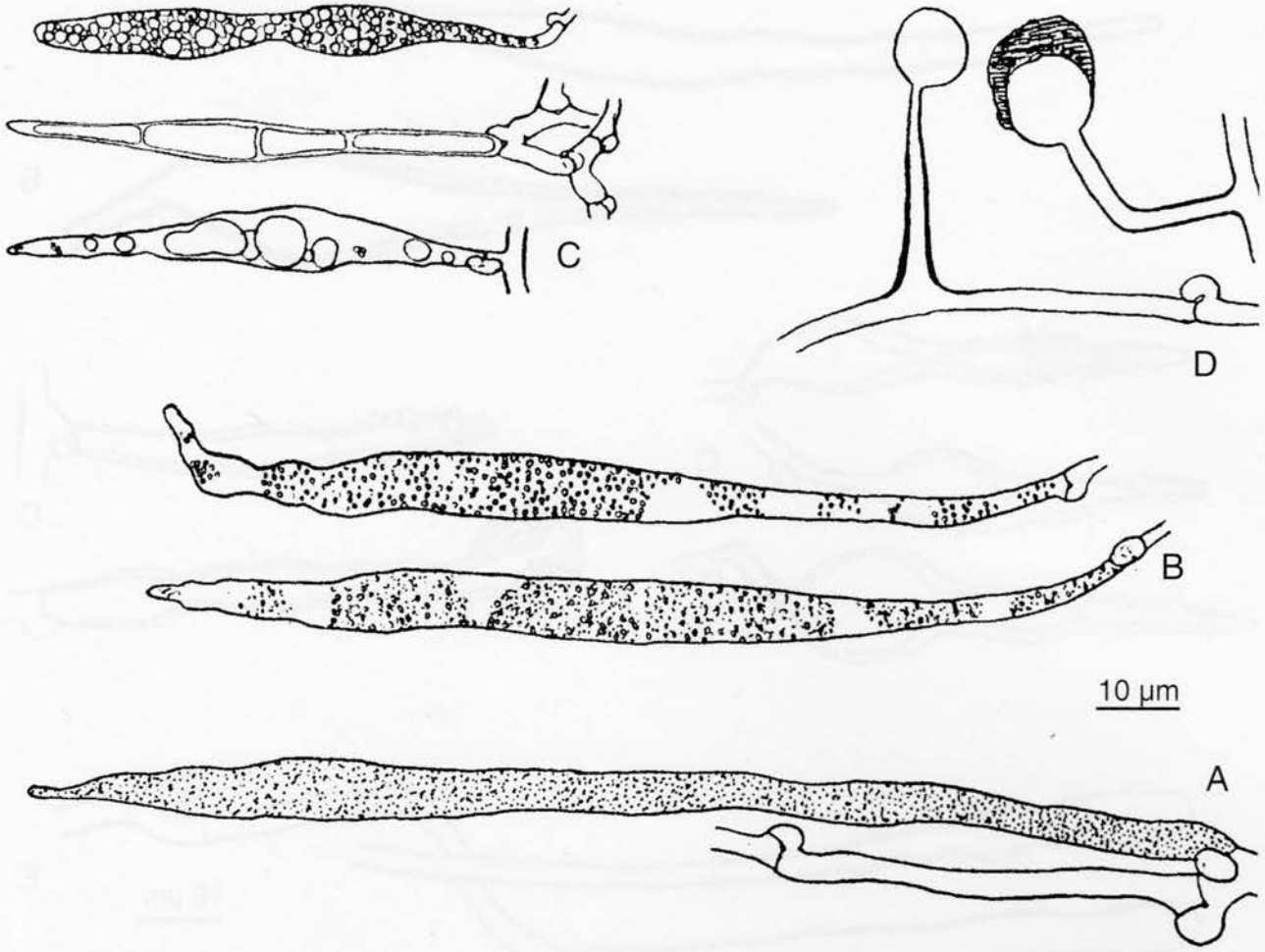
Figur 3.55: Mycelcystiden aus Kulturen. **A**: *Peniophora eichleriana* ss. Bourd. & Galz. **B**: *Hymenochaete mougeotii;* **C**: *Lopharia spadicea;* **D**: *Amylostereum chailletii;* **E**: *Stereum sanguinolentum.* Nach Boidin 1954, verändert.

Figure 3.55: Mycelial cystidia from cultures. **A**: *Peniophora eichleriana* ss. Bourd. & Galz. **B**: *Hymenochaete mougeotii;* **C**: *Lopharia spadicea;* **D**: *Amylostereum chailletii;* **E**: *Stereum sanguinolentum.*



Figur 3.56: Myceliale Gloeocystiden aus einer Kultur von *Lentinellus castoreus*. Die obere Zelle ist lebend; da wo die Kerne liegen, weist das Deuteroplasma zwei klare Stellen auf. Die untere Zelle ist tot, und das Sekret ist in Nadeln auskristallisiert. Nach Didier-Fichet & Kühner 1967, verändert.

Figure 3.56: Mycelial gloeocystidia from a culture of *Lentinellus castoreus*. The upper cell is alive, the two clear spots indicate the locations of the nuclei. The lower cell is dead and the secreted substance has crystallized in long needles.

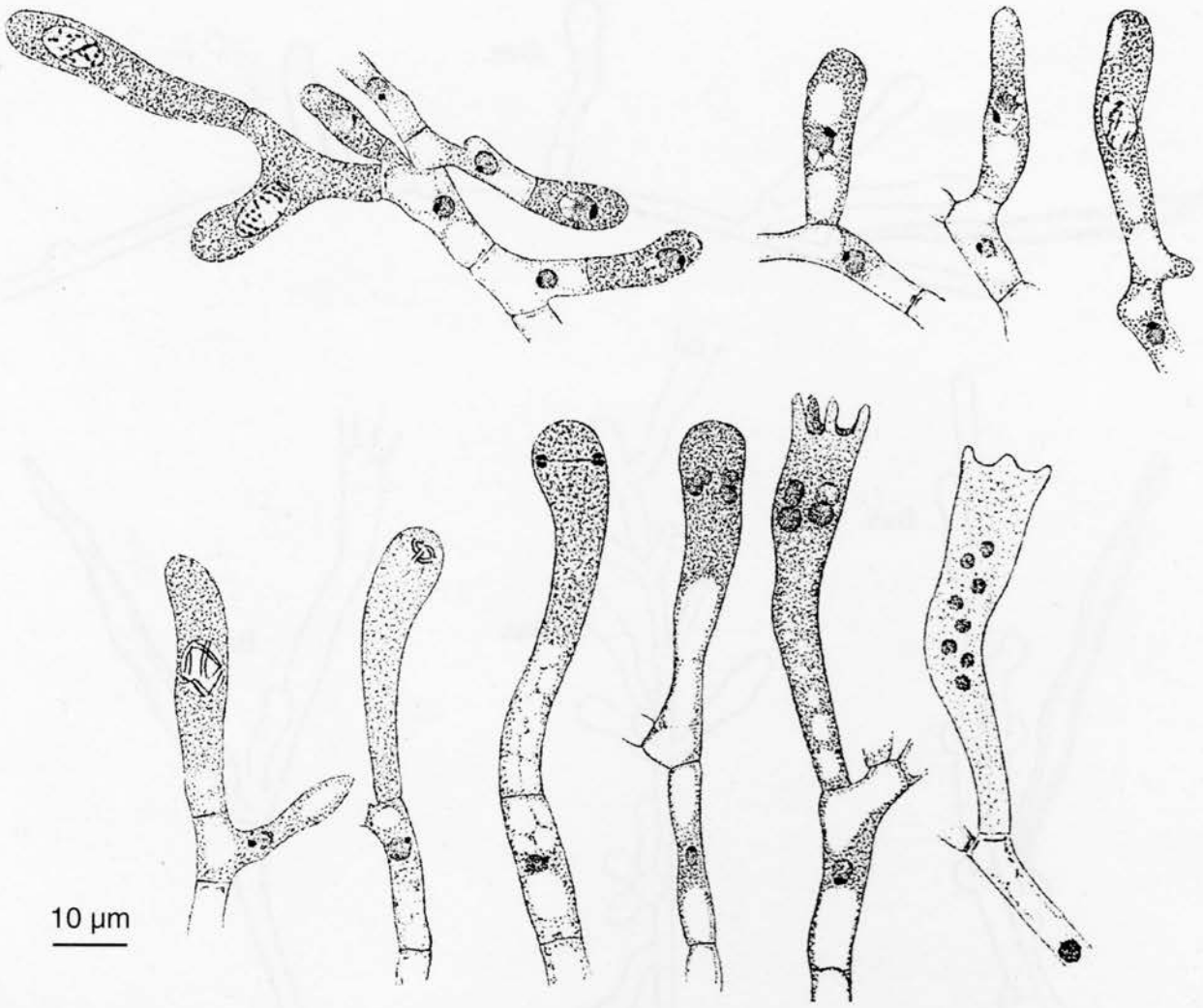


Figur 3.57: Sekretorische Mycelcystiden aus Kulturen. A, B, C sind Gloeocystiden. **A**: *Hericium erinaceum*; **B**: *Hericium coralloides*; **C**: *Laxitextum bicolor*; **D**: *Xenasma pruinosum*. Nach Boidin 1954, verändert.

Figure 3.57: Secretory mycelial cystidia from cultures. A, B, C are gloeocystidia. **A**: *Hericium erinaceum*; **B**: *Hericium coralloides*; **C**: *Laxitextum bicolor*; **D**: *Xenasma pruinosum*.

Mycelbasidien und Mycelbasidiome

KNIEP (1911) hatte in Reinkulturen des Hutpilzes *Armillaria mellea* (s. l.) festgestellt, dass vegetative Mycelien vereinzelte Basidien hervorbringen können, die er **Mycelbasidien** nannte. Vier Wochen nach Kulturbeginn entwickelten sie sich im Luftmycel seiner Kulturen (Fig. 3.58). Er schrieb dazu: "Makroskopisch ist das Auftreten dieser Basidien an der eigenartigen flaumig-krausen Beschaffenheit des Rasens zu erkennen... Durch ihre mehr oder weniger keulenförmige Gestalt, durch den meist sehr reichen Plasmainhalt und den ungemein grossen Kern lassen sich die Basidien schon in frühen Entwicklungsstadien leicht als solche erkennen." Die Mycelbasidien von *Armillaria* bilden vier normale Sporen und sind in Aussehen und Karyologie den Hutbasidien so ähnlich, dass KNIEP die Hypothese diploider Mycelien bei *Armillaria* ernsthaft in Betracht zog. Heute wissen wir, dass er damit auf der richtigen Fährte war (KORHONEN & HINTIKKA 1974; LAMOURE & GUILLAUMIN



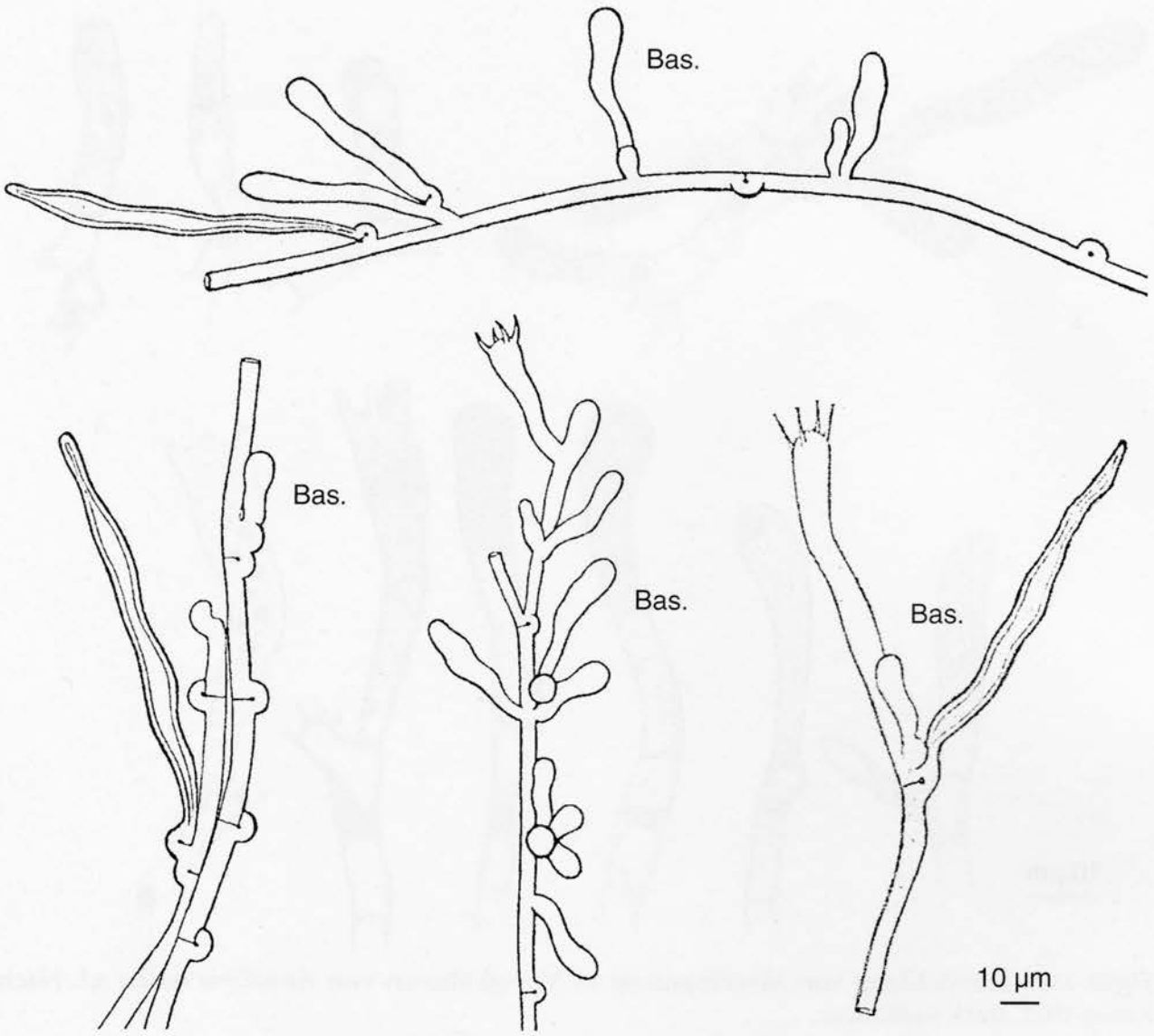
Figur 3.58: Entwicklung von Mycelbasidien in Mycelkulturen von *Armillaria mellea* s.l. Nach Kniep 1911, stark verändert.

Figure 3.58: Development of mycelial basidia in a culture of *Armillaria mellea* s.l.

1985). KNIEP's Beobachtungen bedeuten also, dass es für diesen Pilz nicht nötig ist, Fruchtkörper zu bilden um Basidien zu produzieren.

KNIEP war nicht, wie er meinte, der erste, der Mycelialbasidien bei Hymenomyceten beobachtet hatte. ISTVANFFI (1896: 424) erwähnt ihr Vorkommen in Kulturen von *Peniophora violaceo-livida*, ohne jedoch näher darauf einzugehen. Dann hatte FALCK (1909) myceliale Basidien in Kulturen des Porlings *Gloeophyllum abietinum* beschrieben (Fig. 3.59). Wie KNIEP hat auch er von einer «hypochnoiden» Form der sonst ganz anders gestalteten Fruchtkörper gesprochen, und wie bei *Armillaria* stellen die basidienführenden Mycelien zwar Basidiome, aber keine Fruchtkörper dar.

Mycelbasidien sind wahrscheinlich weiter verbreitet als angenommen wird. BOIDIN (1958) zeichnete und beschrieb Mycelbasidien in Kulturen von *Peniophora eichleriana, Trechispora farinacea* und *Xenasma pulverulentum* (Fig. 3.60), SCHROEDER & FRENCH (1964) fanden sie in Kulturen von *Asterostroma cervicolor,*

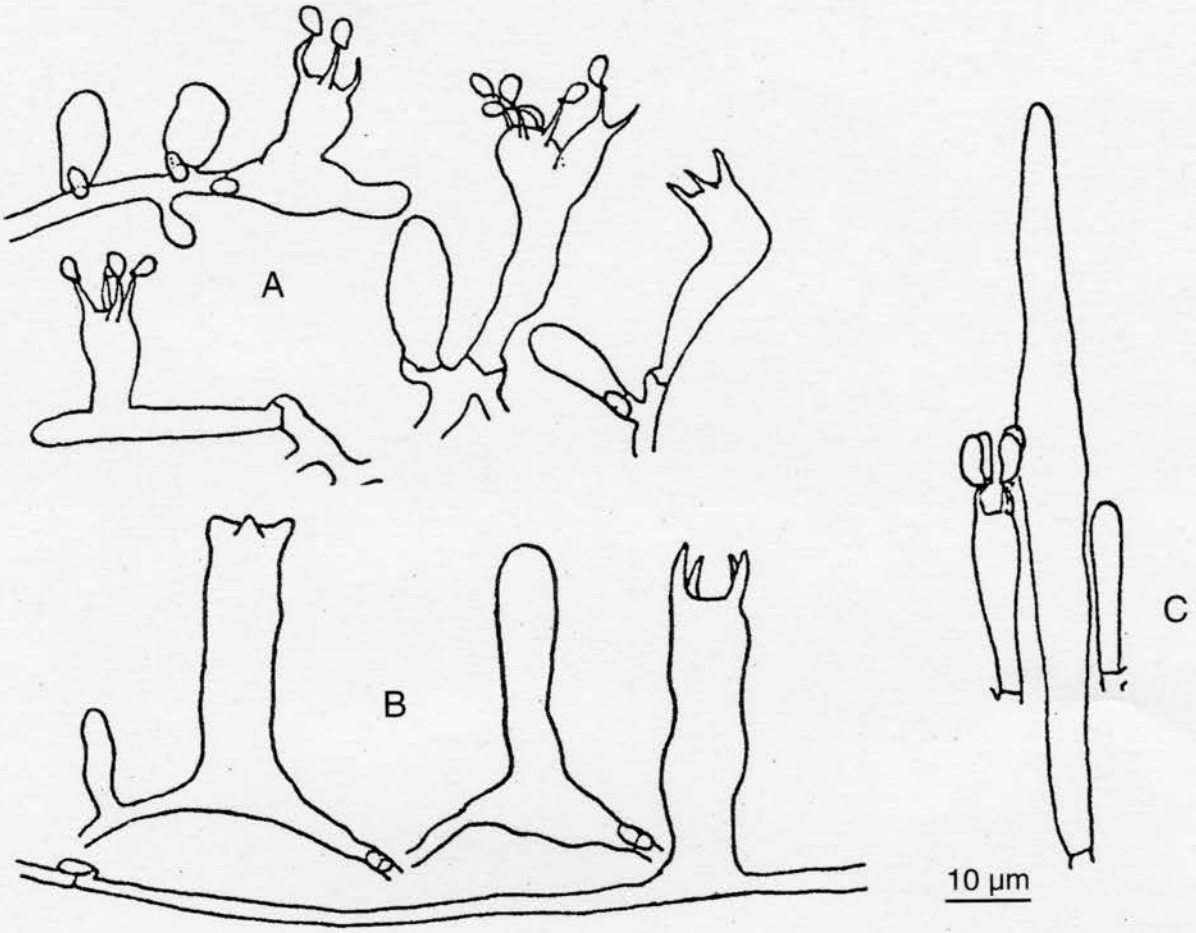


Figur 3.59: Dickwandige Mycelcystiden und fertile Mycelbasidien aus einer Kultur von *Gloeophyllum abietinum*. Mycelbasidien (Bas.) in verschiedenen Entwicklungsstadien. Nach Falck 1909, verändert.

Figure 3.59: Thickwalled mycelial cystidia and fertile mycelial basidia (Bas.) in different developmental stages from a culture of *Gloeophyllum abietinum*.

UCHIDA & al. (1986) bei einer nicht näher bestimmten Art von *Ceratobasidium* und YAMANAKA & SAGARA (1990) in Kulturen der Japanischen Rasse des Blätterpilzes *Lyophyllum tylicolor*. In allen Fällen bildeten sich die Basidien an den Lufthyphen und produzierten Sporen, die denjenigen der Fruchtkörper völlig gleich sahen. Die Fruchtkörper einiger Keulenpilze sind an ihrer Basis von basidienführendem Mycel begleitet, das ein vom Fruchtkörper unterschiedliches, oft krustenförmiges Basidiom bildet (PILAT 1958: 132, leider ohne Angabe der Arten; PARMASTO 1986: 6).

Da die Mycelbasidien nicht zusammen mit einer plectologischen Neubildung (wie etwa einem flächigen Subiculum, einem kolonnenförmigen Synnema oder einer napfförmigen Cyphelle) auftreten und auch kein



Figur 3.60: Myceliale Basidien und Sporen in Kulturen dreier Krustenpilze. **A**: *Trechispora farinacea*, zwei Basidien mit seitlich aussprossenden Nebenbasidien. **B**: *Xenasma pulverulentum*, myceliale Pleurobasidien. **C**: *Peniophora eichleriana*, in der Mitte eine Cystide. Nach Boidin 1958.

Figure 3.60: Mycelial basidia of some corticiaceous fungi: **A**: *Trechispora farinacea*, two basidia with budding sub-basidia. **B**: *Xenasma pulverulentum*, pleurobasidia. **C**: *Peniophora eichleriana*, with a big cystidium.

Hymenium bilden, sind sie keine Fruchtkörper im üblichen Sinn. Da der Begriff Basidiom ursprünglich vorgeschlagen wurde, um das Wort Fruchtkörper im üblichen Sinn zu ersetzen, kann er nicht ohne weiteres auf Mycelbasidien angewendet werden. Deshalb wird hier für basidienführende Mycelien oder Mycelteile der Ausdruck **Mycelbasidiom** vorgeschlagen.

Manche Krustenpilze fruktifizieren in Kulturen auf Agar oder sterilisiertem Holz. Die Hymenien sind oft zuerst unzusammenhängend und watteartig «hypochnoid», und das Basidiom besteht aus locker verstreuten Gruppen von Mycelbasidien. Durch Neubildung von Basidien und durch Vergrösserung der einzelnen Basidiengruppen schliessen sich die Mycelbasidiome zu einem dichten, zusammenhängenden Mycel zusammen. Dies ist in Kulturen von Krustenpilzen oft der Fall, wie etwa bei *Sistotrema brinkmannii* oder *Athelia rolfsii* (TU & al. 1992), und wurde auch von *Phanerochaete magnoliae* beschrieben (AINSWORTH & RAYNER 1991). Der Übergang von Mycelbasidiom zu Fruchtkörperbasidiom ist in solchen Fällen fliessend.

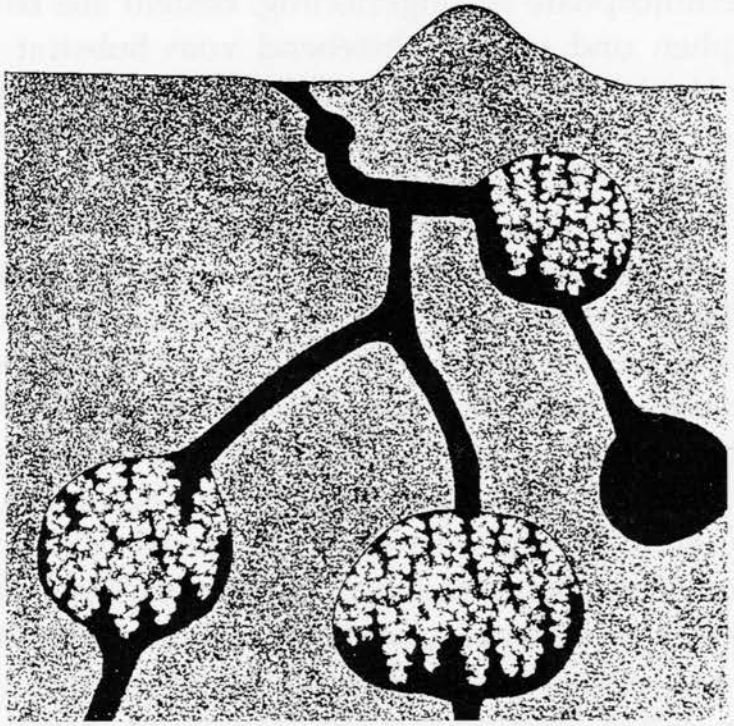
Bromatien, Gongylidien und Termitosphären

Der mit Blattschneider-Ameisen der heissen Länder vergesellschaftete Blätterpilz *Leucoagaricus gongylophora* bildet in den Ameisennestern **Bromatien** aus (Fig. 3.62). Diese bestehen aus einem Knäuel zylindrischer Hyphen, die in blasig aufgeschwollenen **Gongylidien** enden ("I would suggest that the globular swellings of the hyphae be called gongylidia and the grape-like clusters which they form, bromatia." WHEELER 1907). Die Gongylidien sind vielkernig und glycogenhaltig und werden von den Ameisen gefressen (DECHARME & ISSALY, 1980). Die Bromatien entwickeln sich in speziellen «Pilzgärten» (MÖLLER 1893) in den Ameisennestern und werden von den Insekten regelrecht gepflegt (Fig. 3.63). Als Wachstumssubstrat dient eine durchgekaute Masse eingebrachter Pflanzenteile (oft Pilzkuchen genannt). Das Mycel durchwächst dieses Substrat sehr rasch und bildet auf dessen Oberfläche die Bromatien.

Analoge Pilzgärten trifft man in den Nestern einiger Termiten an. Die ersten Berichte über Termitenpilze stammen von KÖNIG und SMEATHMAN (Verhandl. Berlin Ges. Naturf. Freunde 4: 1-28, 1779; Linn. Entom. 10: 65, 1781; nach HOLTERMANN 1899 zitiert), doch erst HOLTERMANN (1899) hat bewiesen, dass eine physiologische Beziehung zwischen den Insekten und den Pilzen besteht. Auch hier sind die Pilze Vertreter der Agaricalen. Alle gehören zu den Gattungen *Termitomyces* und *Sinotermitomyces* mit zusammen etwa zwei

Figur 3.62: **Links:** Stück eines Pilzgartens mit zahlreichen Bromatien der Blattschneiderameise *Acromyrmex striatus*, schwach vergrössert. Nach Goetsch & Stoppel 1940, verändert. **Mitte:** Ein Bromatium mit zahlreichen Gongylidien aus einem Pilzgarten einer Blattschneiderameise. **Rechts:** Ein Gongylidium auf einer Hyphe. Nach Möller 1893, verändert.

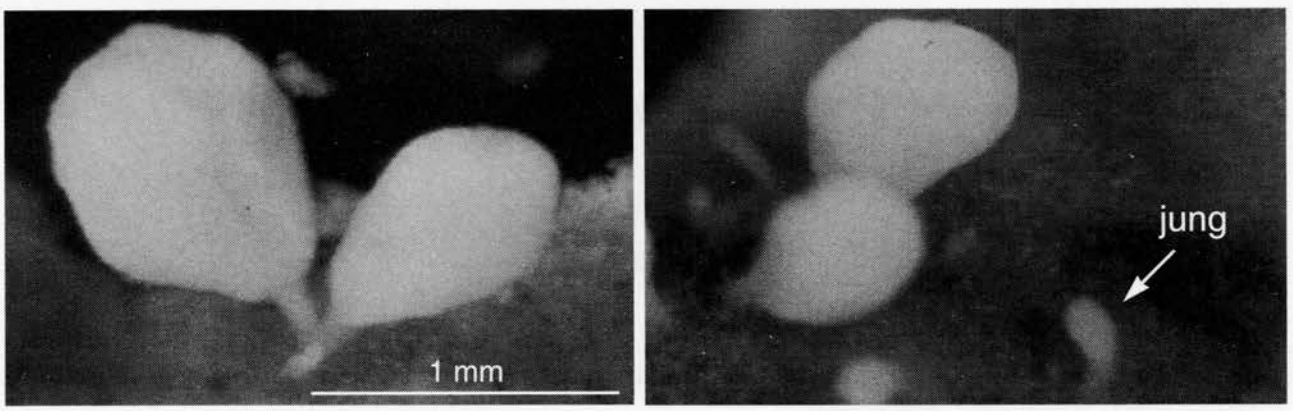
Figure 3.62: **Left:** Part of the fungus garden of the leaf cutter ant *Acromyrmex striatus* with numerous bromatia, low magnification. **Middle:** A bromatium with numerous gongylidia from a fungus garden of a South American leaf cutter ant. **Right:** A gongylidium on top of a hypha.



Figur 3.63: Erdnestdiagramm der Blattschneiderameise *Trachymyrmex obscurior.* In drei Kammern hängen die Pilzgärten. Nach Wheeler 1907, verändert.

Figure 3.63: Diagram of the earth-nest of the leaf cutter ant *Trachymyrmex obscurior.* Three chambers with fungus gardens hanging from the ceiling.

Dutzend Arten (HEIM 1942, 1977; ZANG 1981; VAN DER WESTHUIZEN & EICKER 1990). Die Pilze durchwuchern charakteristisch strukturierte Pilzkuchen (oft auch «meules» genannt), auf deren Oberfläche kleine, kurz und fein gestielte Kügelchen wachsen (Fig. 3.64, 3.65). Diese wurden Mycelköpfe (DÖFLEIN 1905), Spheren (RANT 1923), mycotêtes (HEIM 1977) oder Sporodochien (BOTHA & EICKER 1991a, 1991b) genannt. CIFFERI (1935) hat diese Kügelchen als Anamorphstadium verstanden und ihnen den Gattungsnamen *Termitosphaeria* gegeben. Deshalb werden sie in diesem Buch **Termitosphären** (im morphologischen Sinn) genannt. Diese Bezeichnung hat den Vorteil neutral zu sein und das von RANT (1923) gebrauchten Wort aufzugreifen.



Figur 3.64: Termitosphären von *Termitomyces* spec. aus einem Nest von *Macrotermes bellicosus.*

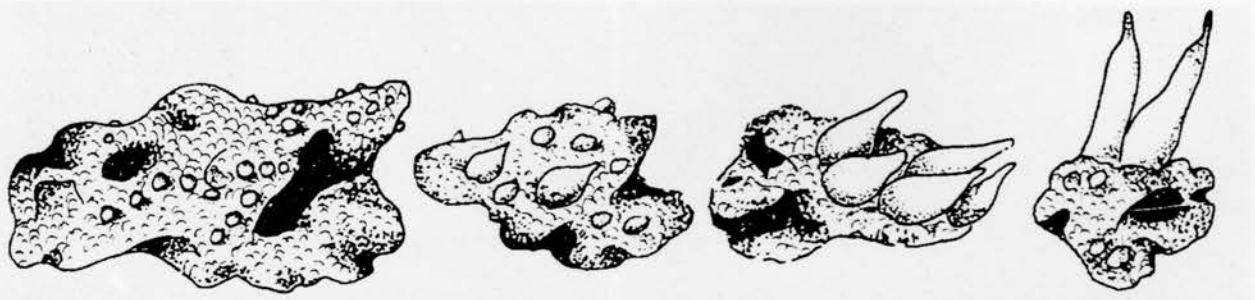
Figure 3.64: Termitospheres of *Termitomyces* spec. from a nest of *Macrotermes bellicosus.*

Eine junge Termitosphäre ist fingerförmig, besteht aus einem Bündel leicht verwobener Hyphen und wächst abstehend vom Substrat weg. Am oberen Ende biegen die Hyphen leicht auseinander. Durch garbenförmiges Wachstum entsteht ein keuliges Köpfchen, das schliesslich die Form einer aufgestellten Birne erreicht. Durch weiteres Dickenwachstum nimmt die Termitosphäre mehr und mehr die Form eines Apfels an, dessen unterer Rand schliesslich um den feinen Stiel herum dem Substrat aufsitzt. Bei oberflächlicher Betrachtung kann dadurch der Eindruck eines dicken, sitzenden Polsters entstehen, was wohl dazu beigetragen hat, diese Bildungen für Sporodochien zu halten. Die garbenförmige plectologische Struktur erinnert auch an ein Koremium, wie es etwa bei *Pleurotus cystidiosus* und *Collybia racemosa* vorkommt, nur dass der Stiel sehr kurz ist und das Koremienköpfchen schliesslich sessil scheint. («Sporodochium» und «Koremium» sind alte, in der Mykologie der Deuteromyceten oft gebrauchte Bezeichnungen für kissenförmige bis kugelige, mit breiter Basis sitzende oder gestielte, konidientragende Stromata.)

Die Hyphen der reifen Termitosphären sind tonnenförmig und kurzzellig. Die letzten paar Zellen verdicken leicht ihre Wand, bleiben jedoch farblos. Diese Oberflächenzellen keimen leicht auf Malzagar, auch nachdem sie von einer Termite gefressen und wieder ausgeschieden wurden, weshalb sie als Konidien angesprochen werden. Sie dienen der Infektion des neu eingebrachten Pflanzenmaterials durch die Termiten.

Da die Termitosphären zu Primordien und Fruchtkörpern auswachsen können (Fig. 3.65), dürfen sie als gehemmte Primordialanlagen (Noduli) betrachtet werden und unterscheiden sich damit scharf von den Sporodochien und Koremien.

Es besteht in der Literatur eine gewisse terminologische Uneinheitlichkeit bezüglich der bei Termiten und Ameisen gefundenen Pilzstrukturen. In zoologischen Veröffentlichungen werden oft die ganzen Termitosphären «Konidien» genannt, was offensichtlich falsch ist. Die *Leucoagaricus*-Bromatien werden von DECHARME & ISSALY (1980) Staphylae genannt. Diese Autoren verwenden auch



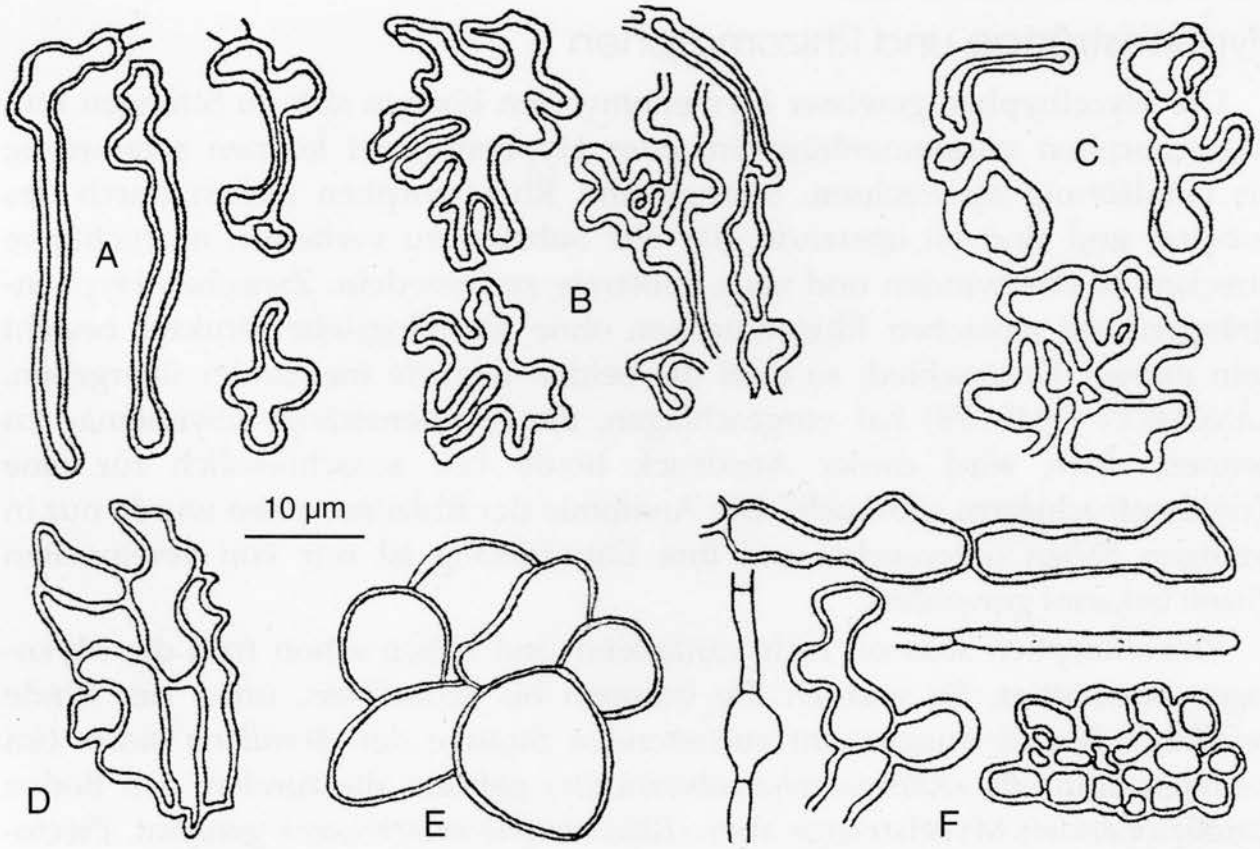
Figur 3.65: Pilzkuchen mit normalen (links) und zu Primordien auswachsenden Termitosphären aus dem Nest der afrikanischen Termite *Pseudacanthotermes militaris*. Etwa natürliche Grösse. Nach Heim 1977, verändert.

Figure 3.65: Fungus gardens of the African termite *Pseudacanthotermes militaris* with normal termitospheres (left) and with termitospheres that developed into fruitbody primordia.

den Namen *Leucocoprinus* statt *Leucoagaricus* für den Ameisenpilz, aber dies ist eine Frage der mykologischen Nomenklatur (siehe SINGER 1986). KREISEL (1972) schliesslich nennt die Bromatien Gongylidien und die Gongylidien Bromatien und hat für den Ameisenpilz den Namen *Attamyces* vorgeschlagen (*Atta* ist eine Gattung der Blattschneiderameisen).

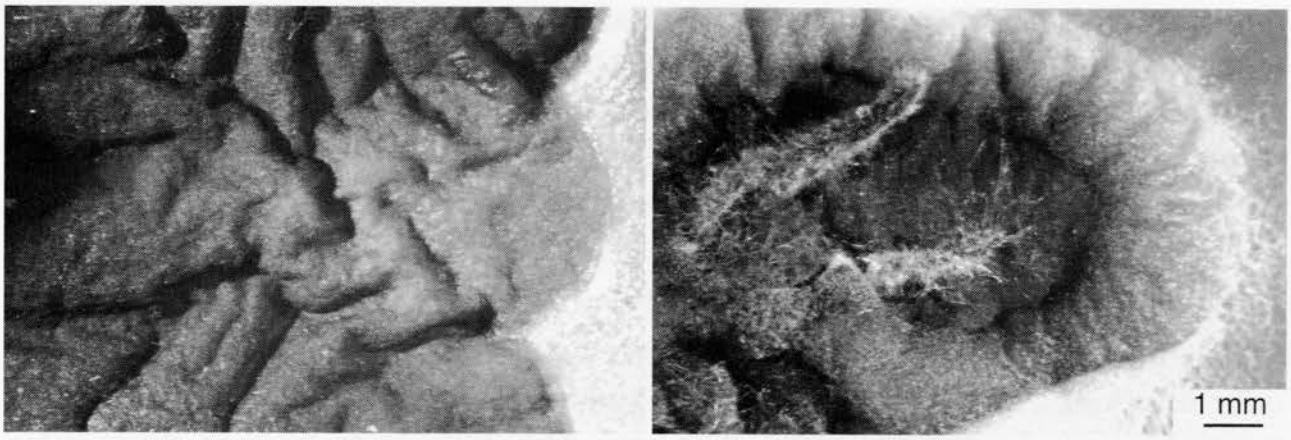
Kutikulare Zellen und pseudoparenchymatische Krusten

Die kutikularen Zellen sind nach STALPERS (1978: 18) "endständige, seitliche oder interkalare Schwellungen oder Schwellungs-Komplexe, die eine pseudoparenchymatische Kruste bilden (können). Die Zellwände können dünn oder dick, farblos oder bräunlich sein." MILLER (1971b) zeichnet solche Zellen für mehrere Blätterpilze (Fig. 3.66). Sehr schöne, dunkelbraune pseudoparenchymatische Krusten entwickeln sich in den Kulturen der *Armillaria*-Arten (Fig. 3.67).



Figur 3.66: Kutikulare Zellen in Mycelkulturen von Blätterpilzen. **A**: *Xeromphalina brunneola*, **B**: *Xeromphalina kauffmanii*, **C**: *Xeromphalina campanella*, **D**: *Panellus ringens*, **E**: *Armillaria tabescens*, **F**: *Armillaria mellea*. Nach Miller 1971b, verändert.

Figure 3.66: Cuticular cells in mycelial cultures of agarics. **A**: *Xeromphalina brunneola*, **B**: *Xeromphalina kauffmanii*, **C**: *Xeromphalina campanella*, **D**: *Panellus ringens*, **E**: *Armillaria tabescens*, **F**: *Armillaria mellea*.



Figur 3.67: Pseudoparenchymatische Krusten und Rhizomorphe in Kulturen von *Armillaria cepistipes*. **Links**: Rand einer reifen, stark runzeligen, dunkelbraunen Kruste mit einem jüngeren, helleren Teil in der Mitte der Front, die an das weisse, flockige Mycel grenzt. **Rechts**: Rand einer kleinen Kruste aus deren Mitte eine weiss behaarte Rhizomorphe in die Luft ragt.

Figure 3.67: Pseudoparenchymatous crusts and rhizomorph in cultures of *Armillaria cepistipes*. **Left**: Margin of a mature, wrinkled, dark brown crust with a younger, lighter part in the middle of the front which borders the white, flocculose mycelium. **Right**: Margin of a smaller crust from which emerges an aerial rhizomorph covered with white hairs.

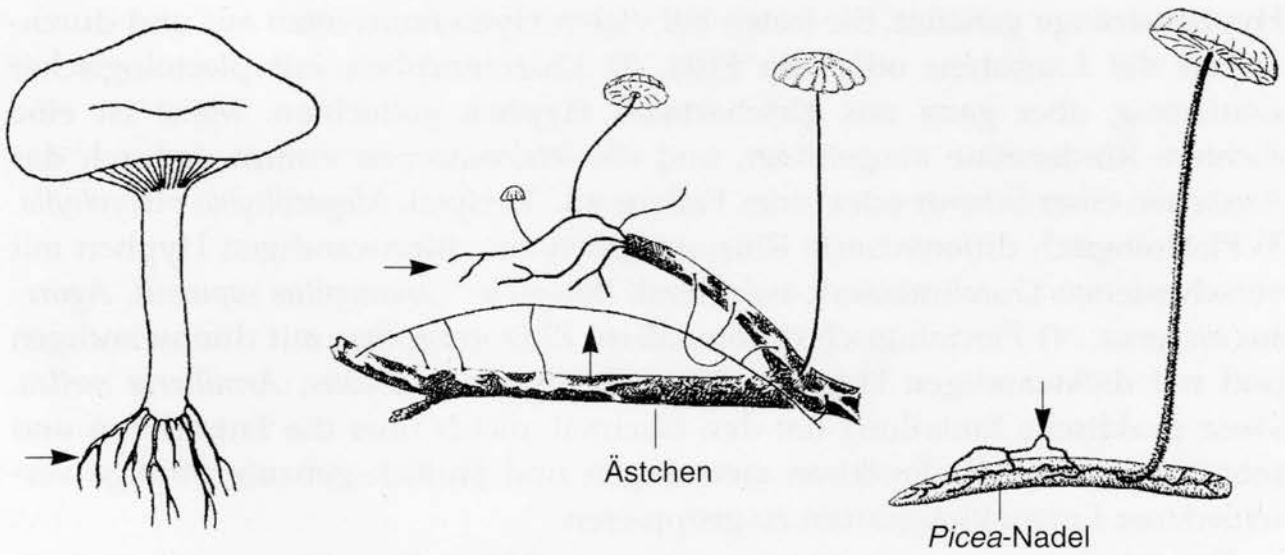
Hyphenstränge und Rhizomorphen

Die Mycelhyphen gewisser Hymenomyceten können sich zu Strängen und Rhizomorphen zusammenbündeln, oder Hyphenknäuel können schnurartig bis bandförmig auswachsen. Stränge und Rhizomorphen ziehen durch das Substrat und sind oft imstande, das alte Substrat zu verlassen, unfruchtbare Strecken zu überwinden und neue Substrate zu besiedeln. Zwischen Hyphensträngen und einfachen Rhizomorphen ohne plectologische Struktur besteht kein grosser Unterschied, so dass die beiden Begriffe ineinander übergehen. LANGERON (1945: 78) hat vorgeschlagen, die Hyphenstränge «Synnema» zu nennen, doch wird dieser Ausdruck heute fast ausschliesslich für eine Konidienfruchtform gebraucht. Die Anatomie der Rhizomorphen wurde nur in wenigen Fällen untersucht, und ihre Entwicklung ist nur von vereinzelten Pilzen bekannt geworden.

Rhizomorphen sind oft recht auffallend und haben schon früh die Mykologen beschäftigt. So wurden die braunen bis schwarzen, unter der Rinde befallener Bäume ausgedehnt auftretenden Stränge der *Armillaria mellea* (im weiteren Sinn) als «*Rhizomorpha subcorticalis*» geführt, die runden, den Boden durchziehenden Mycelstränge aber «*Rhizomorpha subterranea*» genannt. Plectologisch weniger deutlich differenzierte Hyphenstränge wurden als selbständige Gattungen *Ozonium* oder *Himantia* geführt. Man weiss heute, dass manche dieser «Mycelia sterilia» Mycelzustände von Hymenomyceten sind.

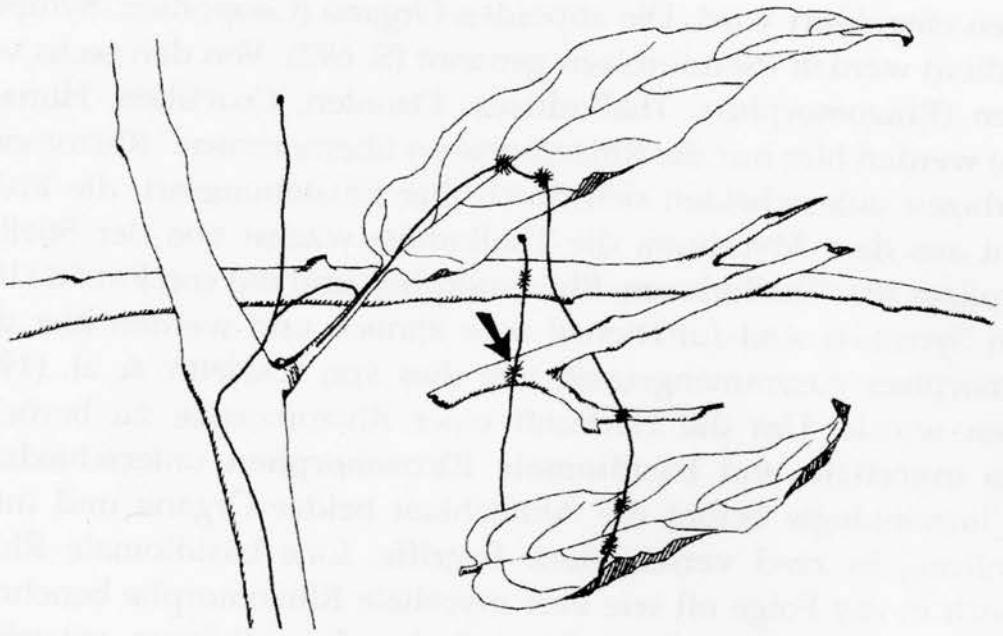
JACQUES-FÉLIX (1967) hat versucht die historisch gebildeten Namen morphologisch zu umschreiben. Vor allem verdient ihre Unterscheidung zwischen «stipoiden» und «vegetativen» Organen eine weitere Beachtung, da damit sowohl eine morphologische als auch eine funktionelle Trennung in zwei

Gruppen eingeführt wird. Die stipoiden Organe (Geopodien, Sympodien und Telepodien) werden Pseudorhizen genannt (S. 692). Von den sechs vegetativen Organen (Rhizomorphen, Thallorhizen, Ozonien, Coactilien, Himantien und Byssus) werden hier nur die Rhizomorphen übernommen. Rhizomorphen und Thallorhizen unterscheiden sich durch ihre Entstehungsart; die Rhizomorphe entsteht aus dem Mycelium, die Thallorhize wächst von der Stielbasis eines Blätterpilzes aus. Thallorhizen, Rhizomorphen und die von FALCK (1912) eingeführten Syrrotien sind funktionell sehr ähnlich und werden hier deshalb als Rhizomorphen zusammengefasst, wie dies von CAIRNEY & al. (1991) vorgeschlagen wurde. Um die Herkunft einer Rhizomorphe zu berücksichtigen, können **myceliale** und **basidiomale Rhizomorphen** unterschieden werden. Diese Terminologie betont die Ähnlichkeit beider Organe und mindert ihre Aufspaltung in zwei verschiedene Begriffe. Eine basidiomale Rhizomorphe kann sich in der Folge oft wie eine myceliale Rhizomorphe benehmen, durch das Substrat ziehen und an ihren Enden Fruchtkörper entstehen lassen. Rhizomorphen stellen im natürlichen Substrat ein wichtiges System zur Nahrungserschliessung (Fig. 3.68, 3.69, 3.75) und zur Besiedelung neuer Substrate dar (CAIRNEY 1991). Sie verlassen bisweilen das Substrat und können unfruchtbares Gelände wie etwa Lehm, Geröll und Mauern durchdringen (Fig. 3.76, 3.78), eine Glasplatte überqueren (BUTLER 1957) oder als **"Luftrhizomorphen"** neue Substrate finden (Fig. 3.69).



Figur 3.68: Rhizomorphen (Pfeile) dreier Blätterpilze. Nach Josserand 1983 und Jacques-Félix 1967.

Figure 3.68: Rhizomorphs (arrows) of three agaric species.



Figur 3.69: Eine "Luftrhizomorphe" von *Marasmius nigrobrunneus* in einem tropischen Wald in Ecuador. Die Rhizomorphe wächst von Substrat zu Substrat und heftet sich mit Mycelmatten an (Pfeil). Nach Hedger 1990.

Figure 3.69: An aerial rhizomorph of *Marasmius nigrobrunneus* in a tropical forest in Ecuador grows from substrate to substrate and fixes itself with a mycelial adhesion pad (arrow).

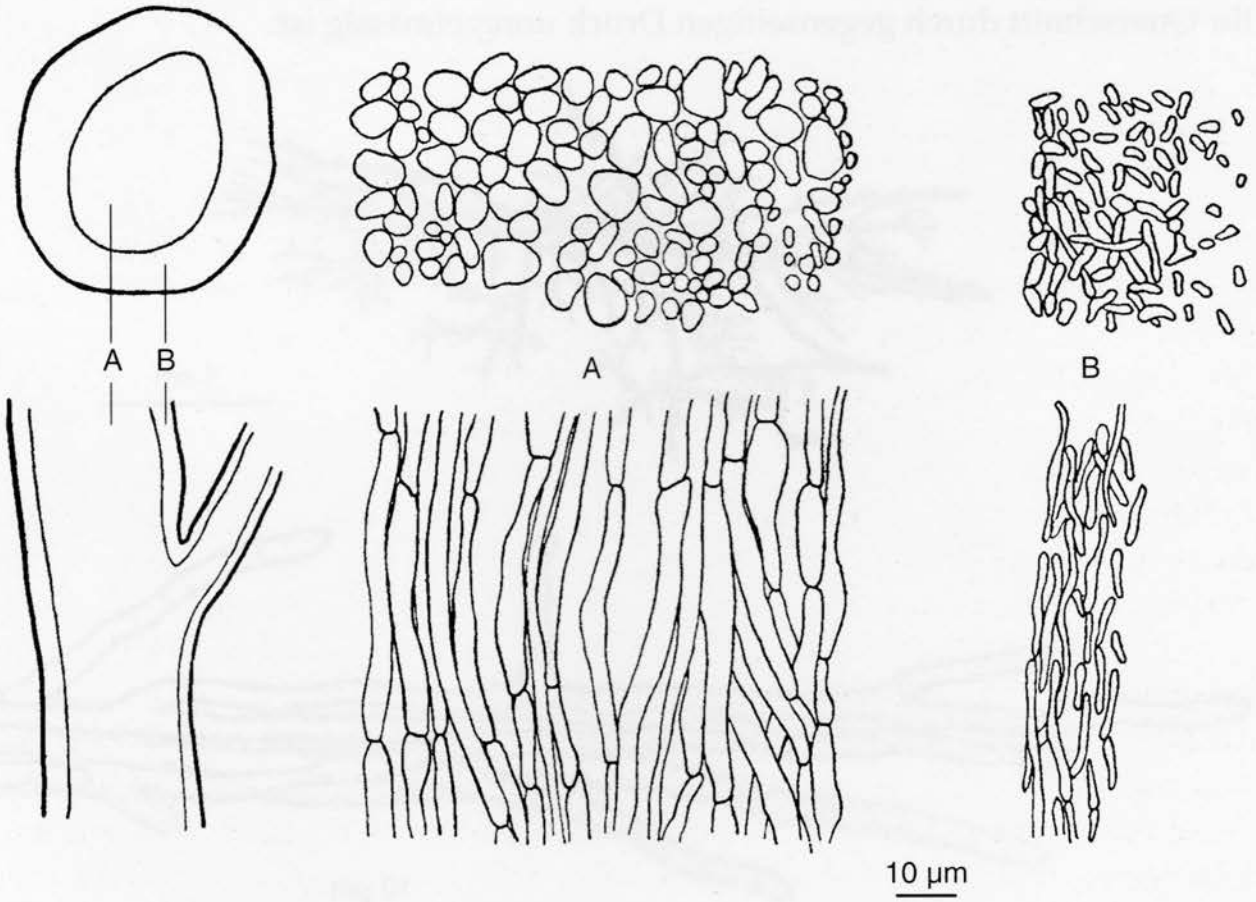
Anatomie einiger Rhizomorphen

TOWNSEND (1954) hat die Rhizomorphen nach ihrem mikroskopischen Bau eingeteilt: 1) Undifferenzierte Rhizomorphen, von gleichartigen Hyphen ohne plectologische Zonierung aufgebaut. Solche Rhizomorphen werden oft einfach Hyphenstränge genannt. Sie treten bei vielen Hymenomyceten auf und durchziehen die Laubstreu oder die Erde. 2) Rhizomorphen mit plectologischer Zonierung, aber ganz aus gleichartigen Hyphen geflochten. Meist ist eine dichtere Rindenzone ausgebildet, und die Rhizomorphe nimmt dadurch das Aussehen einer Schnur oder eines Fadens an. Beispiel: *Megacollybia platyphylla.* 3) Plectologisch differenzierte Rhizomorphen aus dünnwandigen Hyphen mit verschiedenen Durchmessern aufgebaut. Beispiele: *Gymnopilus sapineus, Agaricus bisporus.* 4) Plectologisch differenzierte Rhizomorphen mit dünnwandigen und mit dickwandigen Hyphen. Beispiel: *Serpula lacrimans, Armillaria mellea.* Diese praktische Einteilung hat den Nachteil, nichts über die Entstehung und sehr wenig über die Funktion auszusagen und ähnlich gebaute Stränge verschiedener Entwicklungsarten zu gruppieren.

Das Mark der meisten Rhizomorphen enthält neben dünnen, vegetativen Hyphen auch weitlumige **Röhrenhyphen** mit unvollständigen oder gar gänzlich abgebauten Septen. (Die Bezeichnung «Gefässhyphen» sollte für diese Leitungshyphen vermieden werden, da dieser Ausdruck oft für Sekrethyphen gebraucht wird). Die Hyphen können dünnwandig oder dickwandig sein, und gelegentlich treten deuteroplasmatische Hyphen oder Hyphenabschnitte auf.

Einige Rhizomorphen besitzen sehr dickwandige Faserhyphen ohne Septen. Auf der Oberfläche findet man vielfach dünnwandige, dicht mit Kristallen besetzte Hüllhyphen, die entweder vereinzelt auftreten oder die eine dichtere Hülle bilden.

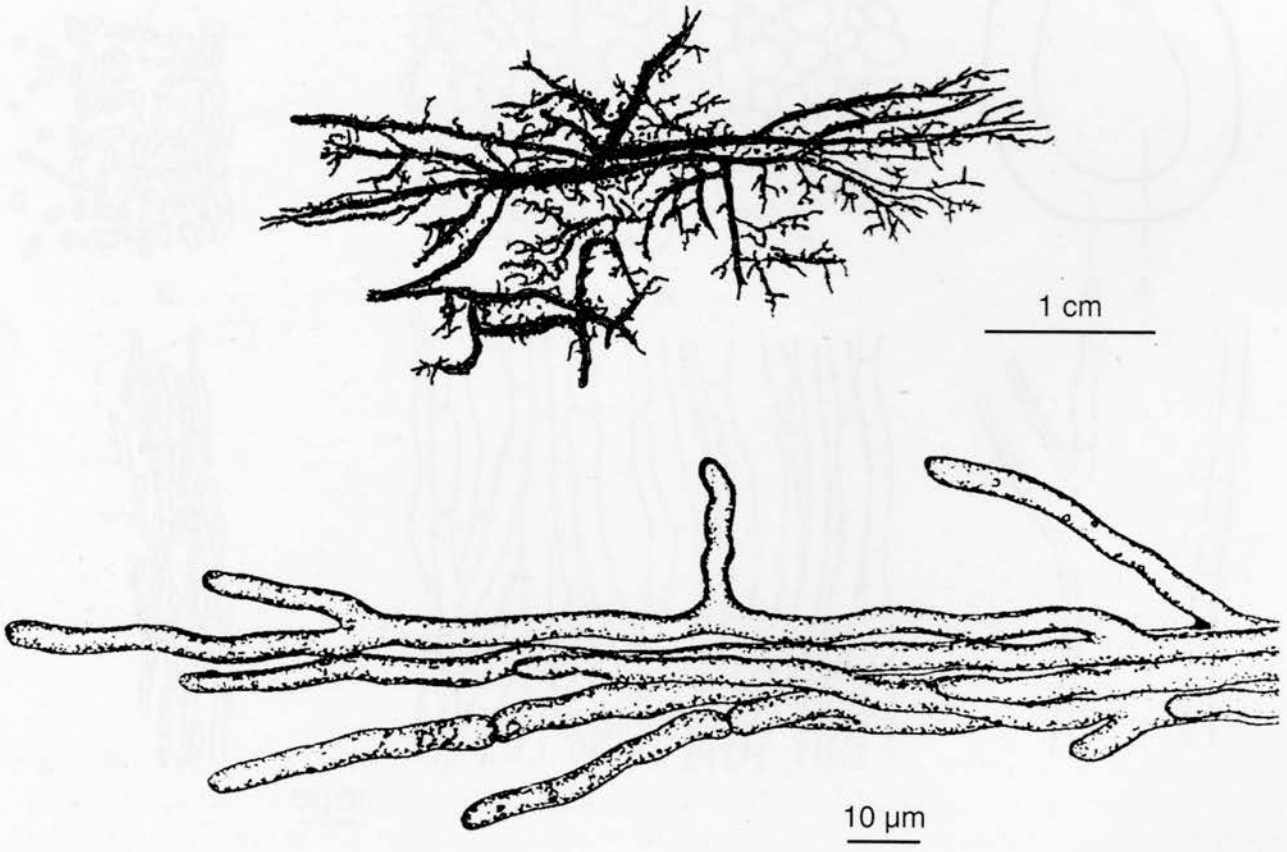
Gymnopilus sapineus – Aus nur zwei Zonen bestehen die basidiomalen Rhizomorphen von *Gymnopilus sapineus* (Fig. 3.70). Das Mark (A) besteht grösstenteils aus längsgerichteten, dünnwandigen, septierten und weitlumigen Hyphen und ist von einer weiten, aus dünneren Hyphen locker geflochtenen Rindenzone (B) umgeben. Auch hier fehlen sowohl dickwandige als auch deuteroplasmatische Hyphen, und eigentliche Röhrenhyphen werden auch nicht gebildet. Somit sind diese Rhizomorphen von einem sehr einfachen Typ, und eine grössere mechanische Festigkeit fehlt ihnen.



Figur 3.70: Einfach organisierte Rhizomorphen von *Gymnopilus sapineus* mit einem Mark aus längs laufenden, nicht sehr gedrängten, dünnwandigen Hyphen mit sehr verschiedenen Durchmessern und einer einfachen, lockeren, dünnhyphigen Rinde. Links Schema mit den Zonen A und B. Oben: Querschnitte. Unten: Die entsprechenden Längsschnitte. Nach Townsend 1954.

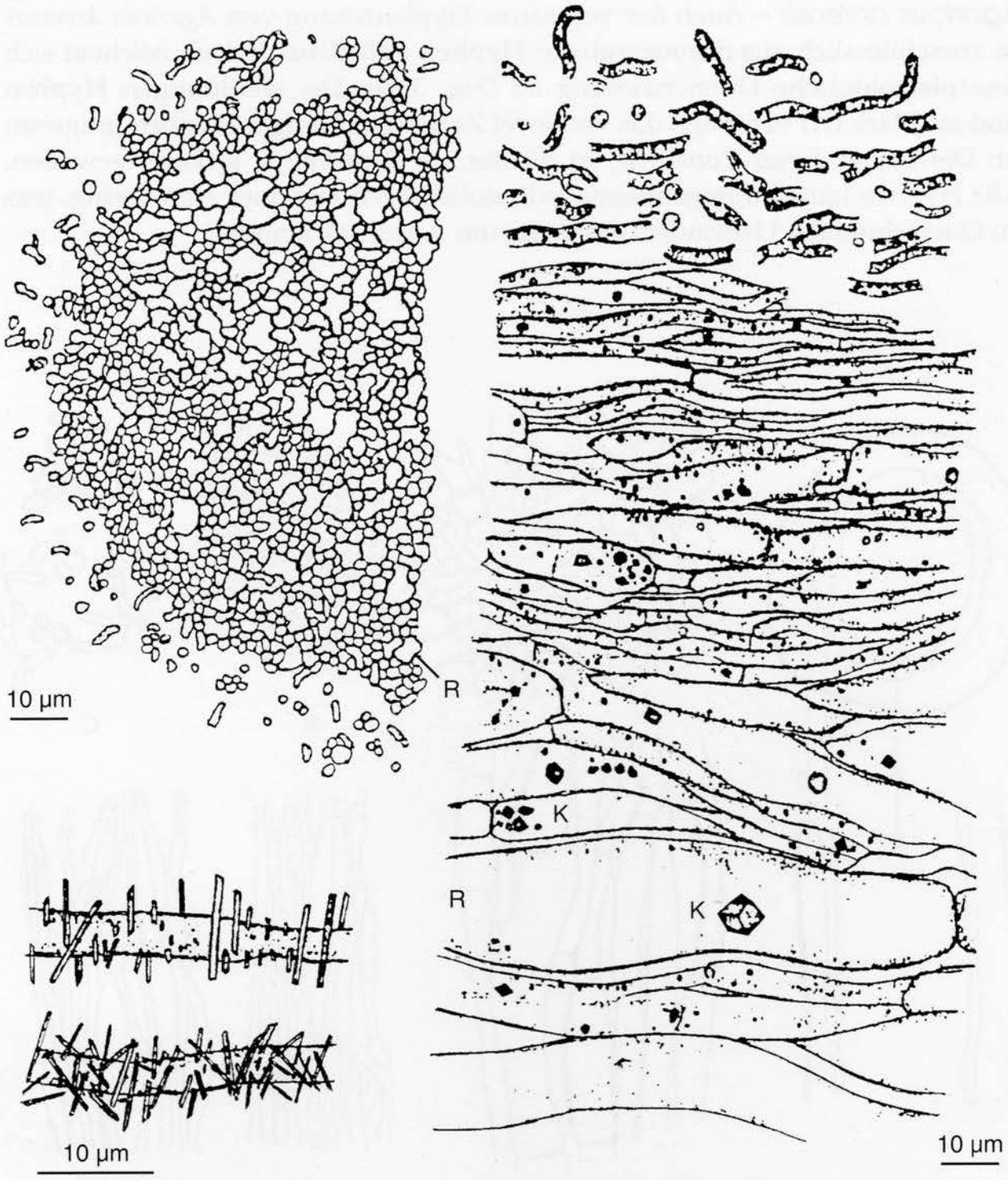
Figure 3.70: Simple rhizomorph of *Gymnopilus sapineus* with a core of broad hyphae surrounded by a loose rind of narrow hyphae. Transversal sections (top) and corresponding longitudinal sections (bottom).

Agaricus bisporus – Einfach gebauten Rhizomorphen begegnen wir beim Zuchtchampignon (Fig. 3.71, 3.72). Nach HEIN (1930, als *A. campester*) legen sich Mycelhyphen parallel aneinander und bilden so die Stränge. Deren Dicke nimmt durch Hinzukommen weiterer Hyphen und durch turgeszente Ausweitung der Markhyphen zu und erreicht 2-5 mm. Die äussersten Hyphen sind von feinen Kristallen dicht besetzt. Dickwandige Hyphen fehlen. Das Mark enthält sehr zahlreiche weitlumige und bisweilen kristallführende Hyphen, die dem Stofftransport dienen. Einige Septen dieser Hyphen werden teilweise aufgelöst, andere bleiben bestehen, so dass diese Hyphen unvollständige Röhrenhyphen sind. Die weitlumigen Hyphen zeigen brüske Veränderungen ihres Durchmessers entlang ihrer Achsen und können zudem seitlich dünne Hyphen abzweigen lassen. Da alle diese Hyphen nicht streng parallel zur Strangachse verlaufen, sondern leicht verwoben sind, ergibt sich im Längsschnitt ein etwas verworrenes Bild. Der Querschnitt lässt erkennen, dass die weitlumigen Hyphen nicht im Zentrum des Stranges gehäuft sind und dass ihr Querschnitt durch gegenseitigen Druck unregelmässig ist.



Figur 3.71: Myceliale Rhizomorphen (oben) und Spitze einer Rhizomorphe von *Agaricus bisporus*. Die Rhizomorphe entsteht durch Aneinanderlegen von Mycelhyphen und paralleles Wachstum. Einige Verzweigungen können sich jedoch vom Hyphenstrang lösen. Nach Hein 1930 (als *Agaricus campester*), leicht verändert.

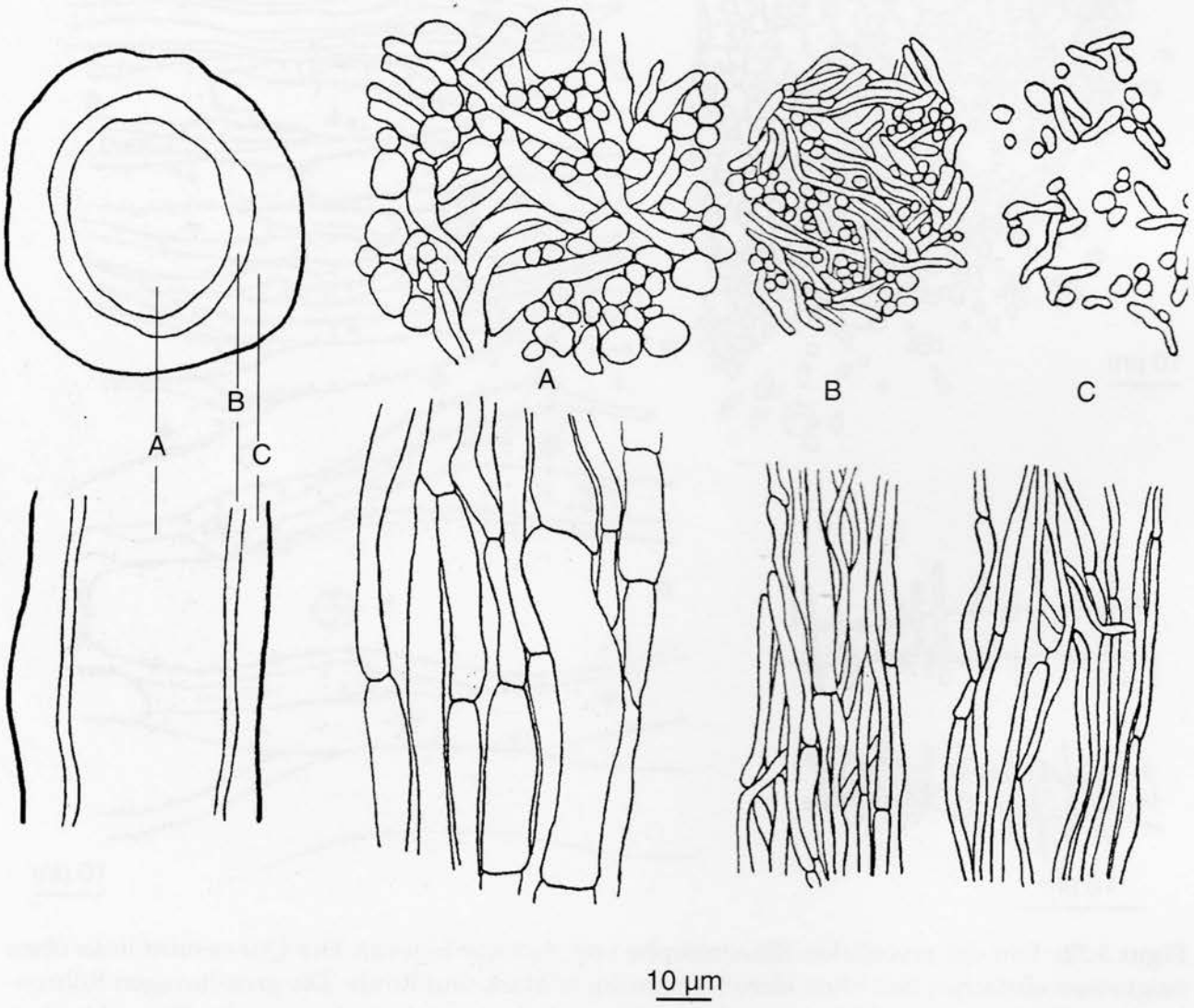
Figure 3.71: Habit sketch of mycelial rhizomorphs (above) and apex of a rhizomorph of *Agaricus bisporus*. The rhizomorph is formed by the parallel growth of hyphae in close contact, but some surface hyphae branch away.



Figur 3.72: Bau der mycelialen Rhizomorphe von *Agaricus bisporus*. Der Querschnitt links oben zeigt einen einfachen Bau ohne klare Gliederung in Mark und Rinde. Die grosslumigen Röhrenhyphen (R) mit unregelmässigem Querschnitt sind unregelmässig verteilt. Diese Hyphen zeigen auch reichliche Proteinkristalle (K) im Längsschnitt (rechts). Aussen ist die Rhizomorphe von sehr locker geflochtenen, dünnen Hyphen umgeben, die oft dicht gedrängte Kristallnadeln tragen (links unten). Nach Hein 1930 (als *Agaricus campester*), verändert.

Figure 3.72: Anatomy of the mycelial rhizomorph of *Agaricus bisporus*. The cross section (upper left) shows a simple architecture without a clear separation of rind and core. The wide tubular hyphae (R) are scattered throughout the section and show some protein crystals (K, longitudinal section at right). The rhizomorph is loosely covered with some thin hyphae sometimes bearing numerous long crystals (lower left).

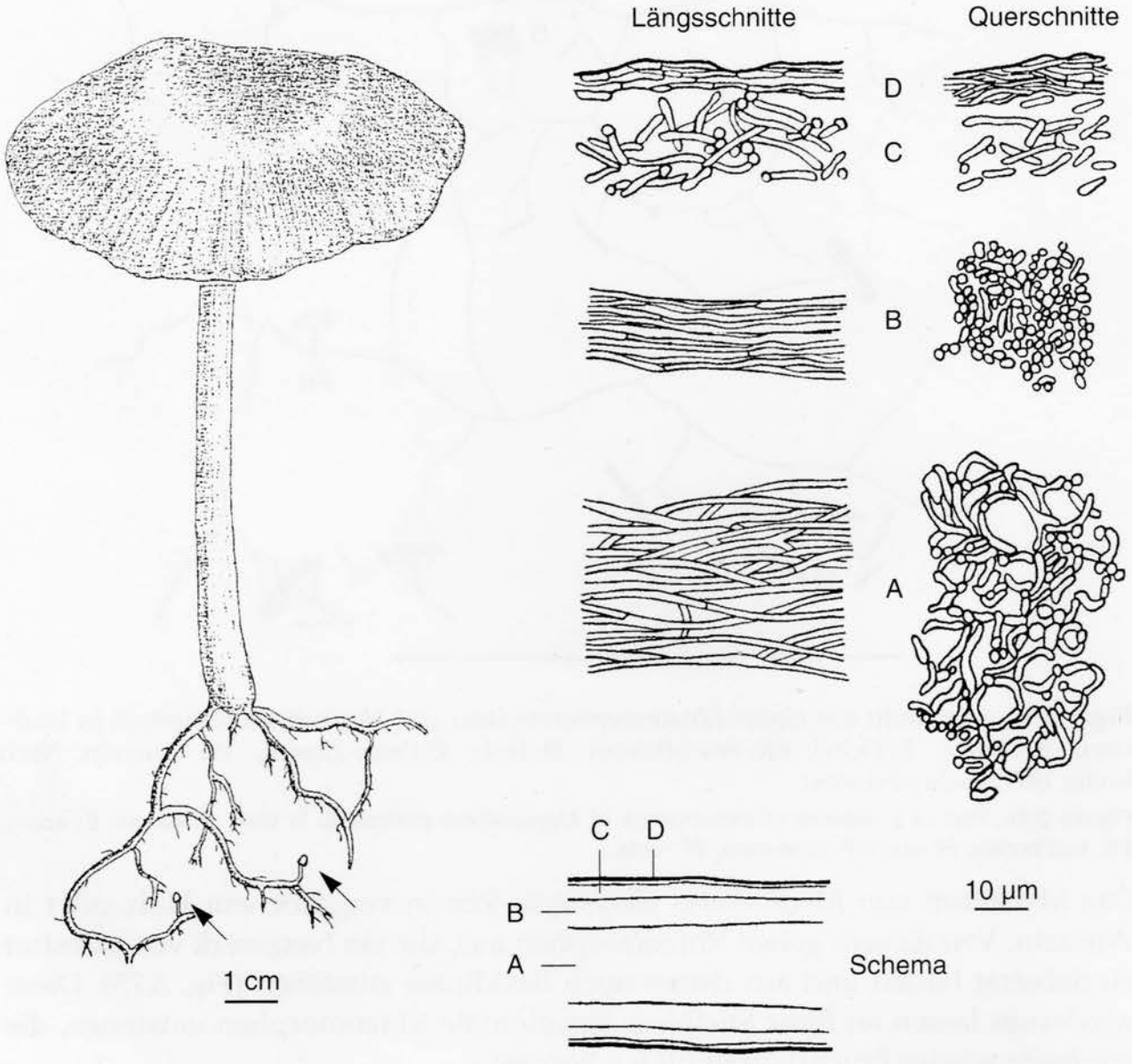
Agaricus arvensis – Auch der vegetative Hyphenstrang von *Agaricus arvensis* ist ausschliesslich aus dünnwandigen Hyphen aufgebaut, jedoch zeichnet sich eine plectologische Differenzierung ab (Fig. 3.73). Die weitlumigen Hyphen sind im Mark (A) vereinigt, das von zwei Zonen englumiger Hyphen umgeben ist. Die innere dieser Zonen (B) ist dichter, die äussere (C) lockerer gewoben. Alle Hyphen laufen unregelmässig axil, stellenweise fast quer zum Strang, was im Querschnittsbild besonders deutlich zum Ausdruck kommt.



Figur 3.73: Bau der deutlich aus drei Zonen aufgebauten mycelialen Rhizomorphe von *Agaricus arvensis*. Links Schema mit den Zonen A, B und C. Oben Querschnitte. Unten die entsprechenden Längsschnitte. **A**: Unregelmässig geflochtenes Mark mit grosslumigen Hyphen; **B**: Dichtere Rinde; **C**: lockeres Hyphengeflecht der Oberfläche. Nach Townsend 1954.

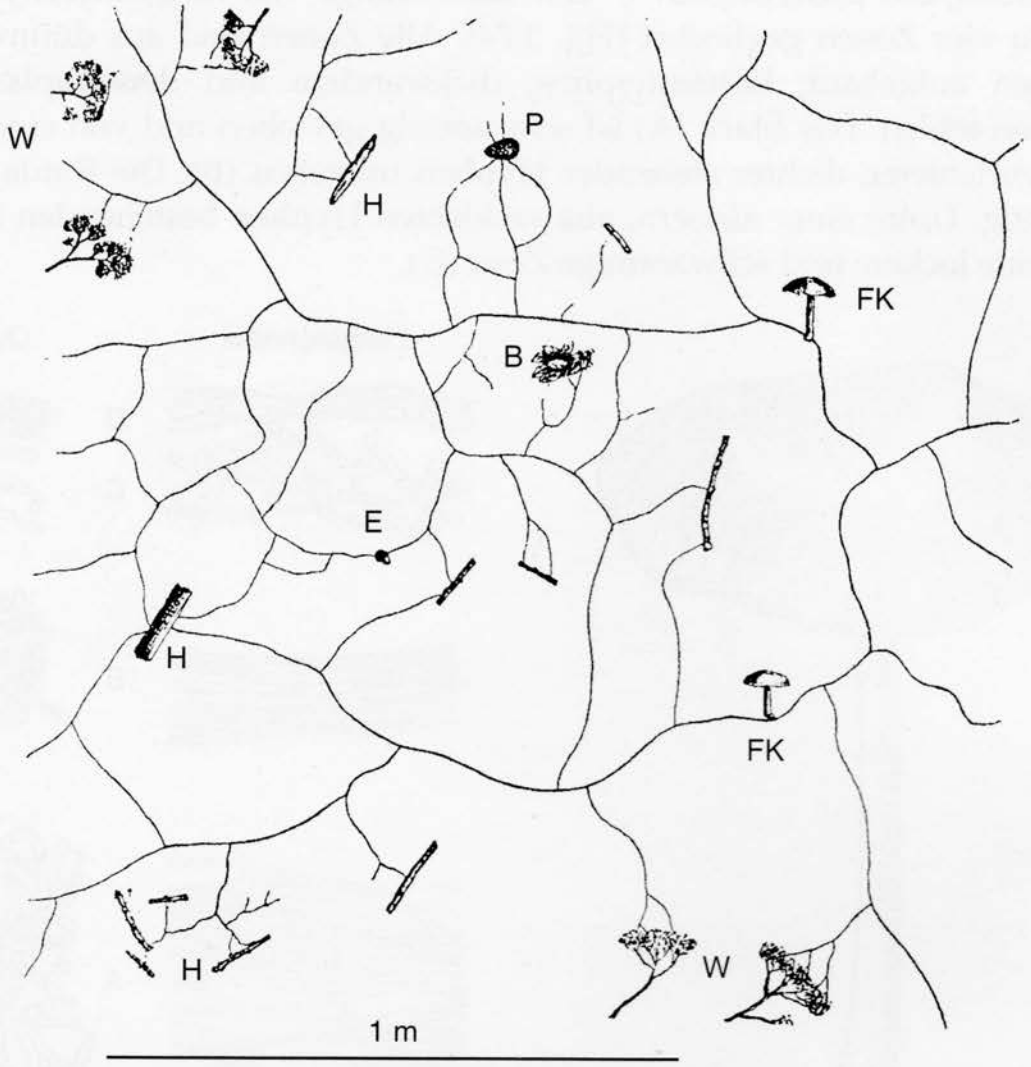
Figure 3.73: Anatomy of the mycelial rhizomorph of *Agaricus arvensis*. Diagram (left) to identify the 3 zones; the cross section (upper half) and the corresponding longitudinal sections (lower half). **A**: irregular core with some wide tubular hyphae; **B** denser inner rind; **C** loose web of surface hyphae.

Megacollybia platyphylla – Die Basalstränge von *Megacollybia platyphylla* sind in vier Zonen gegliedert (Fig. 3.74). Alle Zonen sind aus dünnwandigen Hyphen aufgebaut; Röhrenhyphen, dickwandige und deuteroplasmatische Hyphen fehlen. Das Mark (A) ist schwammig gewoben und von einer Schicht längsgerichteter, dichter stehender Hyphen umgeben (B). Die Rinde ist zweischichtig. Unter einer äussern, aus verklebten Hyphen bestehenden Hülle (D) liegt eine lockere und schwammige Zone (C).



Figur 3.74: Rhizomorphen mit einem reifen und zwei jungen Fruchtkörpern (Pfeile) von *Megacollybia platyphylla*. Anatomie der Rhizomorphe: **A**: Mark mit locker verwobenen, dünnwandigen Hyphen; **B**: Dichtere, innere Schicht der Rinde; **C**: Lockere Mittelschicht der Rinde; **D**: Dichte, dünne Aussenschicht der Rinde. Fruchtkörper nach Patouillard 1883; Anatomie der Rhizomorphen nach Townsend 1954, verändert.

Figure 3.74: Rhizomorphs bearing a mature and two young fruit bodies (arrows) of *Megacollybia platyphylla*. Anatomy of the rhizomorph: **A**: Central core of narrow hyphae in a reticulate, more or less longitudinal arrangement; **B**: Inner cortical layer of compactly arranged hyphae running longitudinally; **C**: Middle cortical layer of loosely arranged hyphae; **D**: Outer, dense cortical layer.

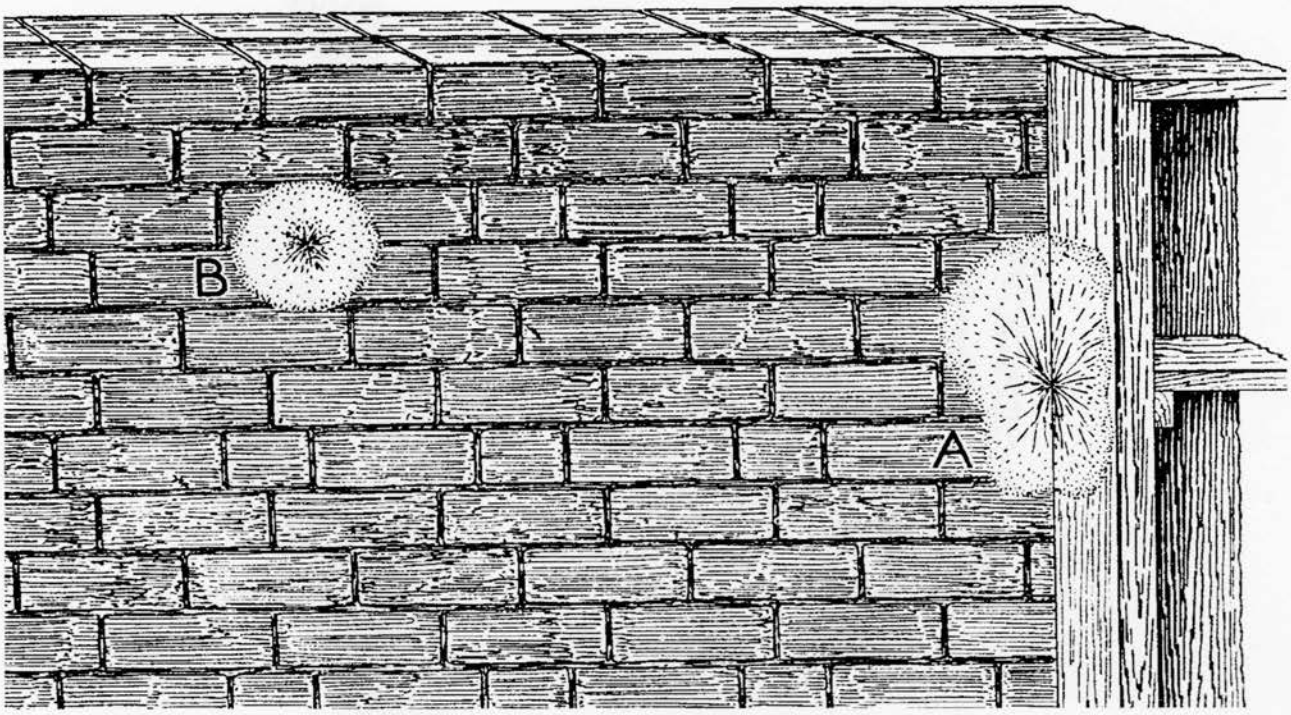


Figur 3.75: Ausschnitt aus einem Rhizomorphen-System von *Megacollybia platyphylla* in Laubstreu. **B**: Blätter; **E**: Eichel; **FK**: Fruchtkörper; **H**: Holz; **P**: *Pinus*-Zapfen; **W**: Wurzeln. Nach Buller 1971, leicht verändert.

Figure 3.75: Part of a network of rhizomorphs of *Megacollybia platyphylla* in litter. **B**: leaves; **E**: acorn; **FK**: fruit bodies; **H**: wood; **P**: pine cone; **W**: roots.

Das Mycelium von *Megacollybia platyphylla* lebt in vergrabenem Holz oder in Wurzeln. Von diesem gehen Rhizomorphen aus, die ein Netzwerk von Substrat zu Substrat bilden und aus denen auch Basidiome entstehen (Fig. 3.75). Diese wiederum lassen an ihrer Stielbasis basidiomale Rhizomorphen entstehen, die ihrerseits wieder Fruchtkörper bilden können.

Serpula lacrimans – Durch das Auftreten dickwandiger Faserhyphen und deuteroplasmatischer Hyphen sind die Rhizomorphen von *Serpula lacrimans* noch etwas komplexer gebaut als die der bisher besprochenen Pilze. Der Hausschwamm, *Serpula lacrimans* (= *Merulius lacrymans, Gyrophana lacrymans*), ist ein aktiver Holzzerstörer, der leicht auf Bauholz übertritt und auch Mauern durchdringen kann (Fig. 3.76). Er kann sich sowohl im Innern als auch auf der Oberfläches des Substrates ausbreiten, wo sich bei günstigen Wachstumsver-

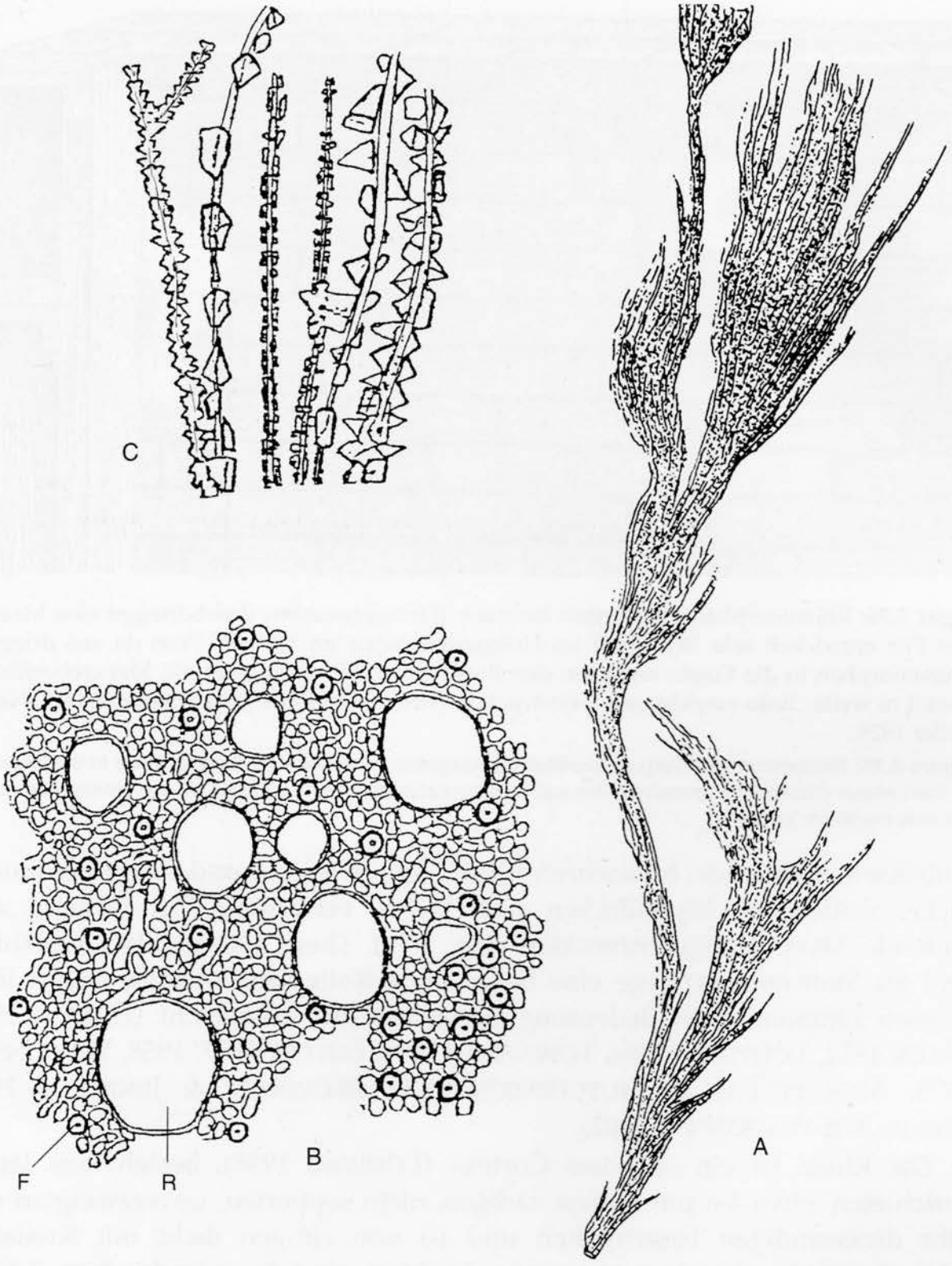


Figur 3.76: Rhizomorphen von *Serpula lacrimans* (Hausschwamm) durchdringen eine Mauer. Der Pilz entwickelt sein Mycelium im Holzgestell rechts im Bild (A). Von da aus dringen Rhizomorphen in die Fugen zwischen den Backsteinen. Ein Strang hat die Maueroberfläche etwa 1 m weiter links erreicht und breitet sich in Form eines Myceliums wieder aus (B). Nach Buller 1924.

Figure 3.76: Rhizomorphs of *Serpula lacrimans* penetrate a brick wall. The fungus grows in the wood at A, from where rhizomorphs penetrate the wall in the mortar between the bricks. At the emergence point B a new mycelium appears.

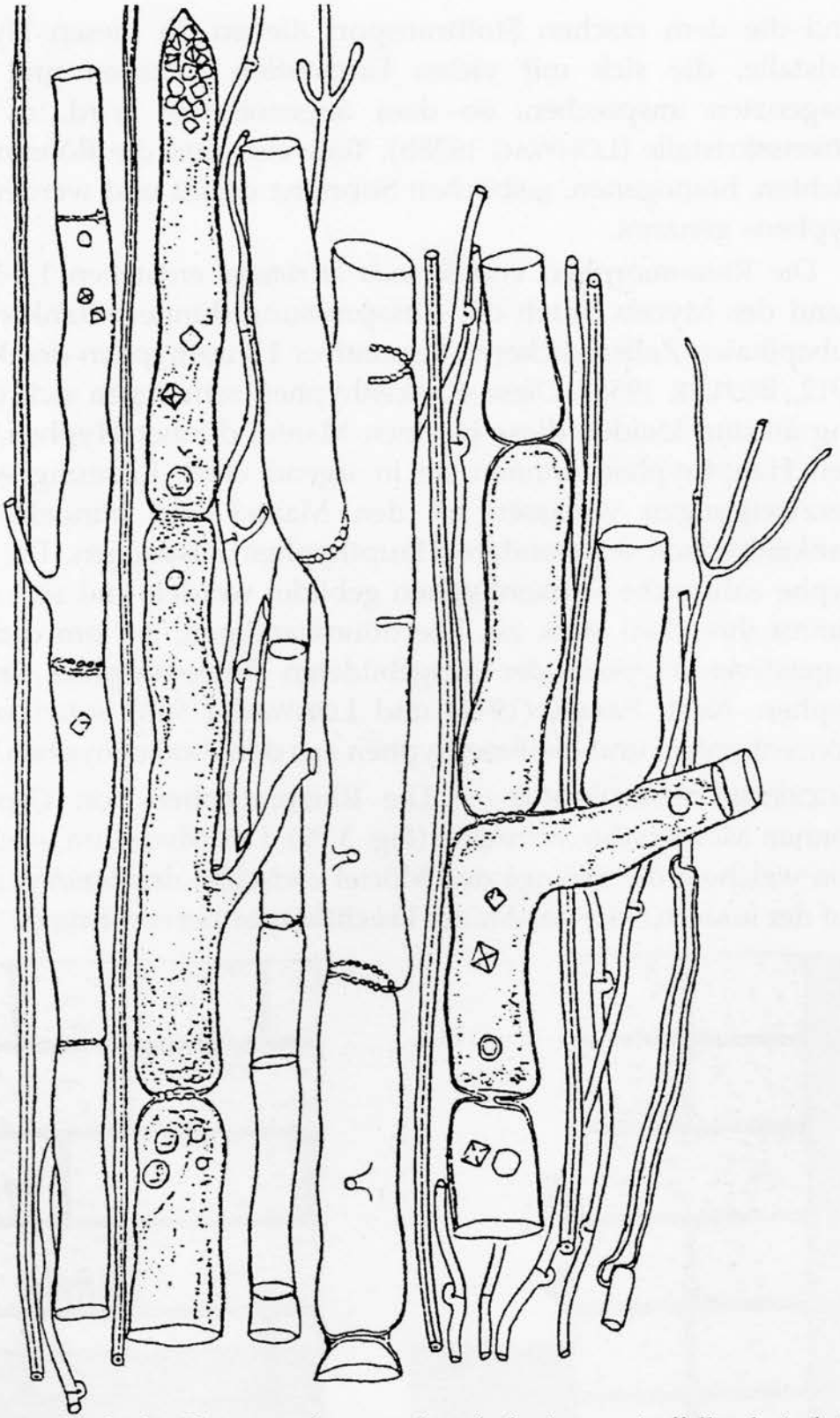
hältnissen auffallende, bis mehrere Quadratmeter grosse und einige Zentimeter dicke, watteartige Myceldecken und breite, verzweigte, oft fächerig auslaufende Mycelstränge entwickeln (Fig. 3.76). Diese spielen als «Ausläufer» und als Stofftransportwege eine bedeutende Rolle und wurden wegen ihrer grossen ökonomischen Bedeutung besonders gut untersucht (HARTIG 1885, FALCK 1912, LOHWAG 1938a, TOWNSEND 1954, BUTLER 1957, 1958, WATKINSON 1975, ABOU-HEILAH & HUTCHINSON 1978, BROWNLEE & JENNINGS 1981, JENNINGS & WATKINSON 1982).

Die Rinde ist ein «fibröser Cortex» (LOHWAG 1938), besteht aus längsgerichteten, etwa 4-6 µm dicken, fädigen, nicht septierten, unverzweigten und sehr dickwandigen Faserhyphen und ist von einigen dicht mit Kristallen inkrustierten Hyphen lose überzogen. Im Mark sind die zylindrischen, 3-6 µm dicken, septierten und Schnallen tragenden vegetativen Hyphen am zahlreichsten. Deren Wand bleibt meist dünn, kann aber streckenweise auch verdickt sein. Der zweite Hyphentyp des Markes sind Faserhyphen, die denen der Rinde völlig gleich sind. In Chlorzinkjod färben sie sich nach Behandlung mit Kalilauge violett (FALCK 1912). Am auffallendsten sind die 10-50 µm dicken Röhrenhyphen, deren Septen durchlöchert und schliesslich aufgelöst werden,



Figur 3.77: Rhizomorphe von *Serpula lacrimans* (Hausschwamm). **A**: Eine fächerig ausstrahlende, flache Rhizomorphe auf der Substratoberfläche, etwas verkleinert. **B**: Querschnitt. Zwischen zahlreichen 3-6 µm dicken, dünnwandigen, vegetativen Hyphen befinden sich vereinzelte, dickwandige, ebenfalls 4-6 µm dicke Faserhyphen (F) und weitlumige, 30-50 µm dicke Röhrenhyphen (R). **C**: Kristallbesetzte Hyphen der Oberfläche. Nach Hartig 1885.

Figure 3.77: Rhizomorph of *Serpula lacrimans*. **A**: Flattened ends on the surface of a substrate. **B**: Cross section with vegetative hyphae 3-6 µm wide, fibre hyphae (F) and wide tubular hyphae 30-50 µm wide (R). **C**: Hyphae from the surface, with crystals.



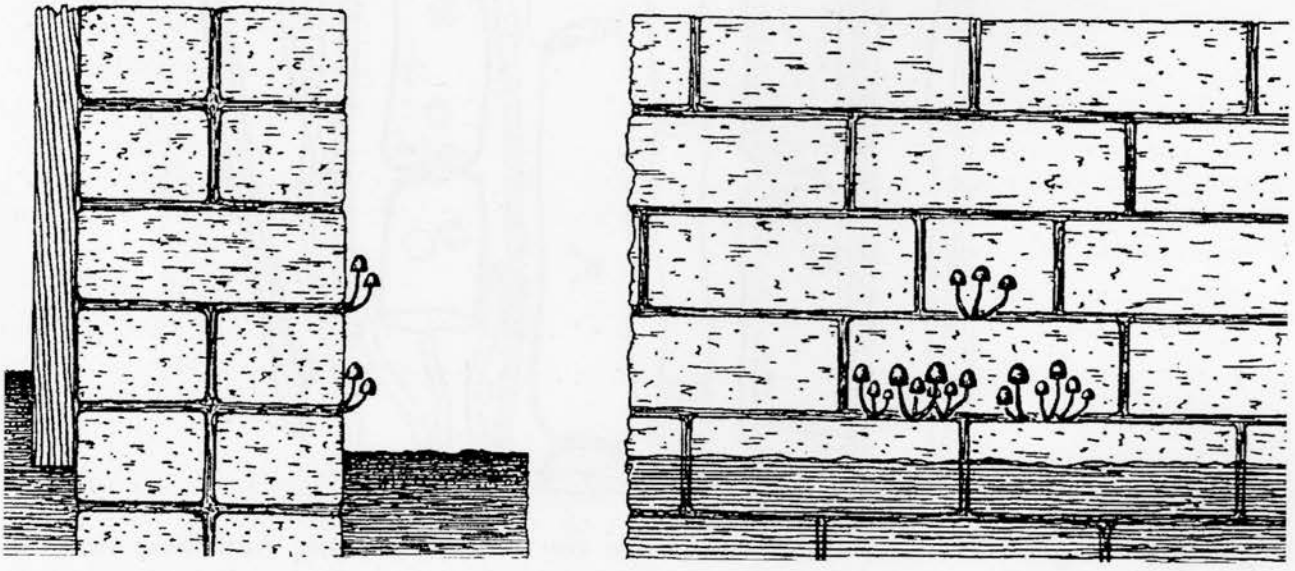
Figur 3.78: Längsschnitt durch die Rhizomorphe von *Serpula lacrimans*. Auffallend sind die weitlumigen Röhrenhyphen mit Kristallen und teilweise abgebauten Septen. Von diesen zweigen dünne Hyphen ab. Im Bild sind vier sehr dickwandige Faserhyphen eingezeichnet (eine ganz links). Die beschnallten, dünnen Hyphen sind vegetative Hyphen. Die vegetative Hyphe ganz rechts zeigt eine dickwandige Zelle. Nach Hartig 1885.

Figure 3.78: Longitudinal section through a rhizomorph of *Serpula lacrimans* showing fibre hyphae, vegetative hyphae and broad tubular hyphae with some crystals. The vegetative hypha at the extreme right shows a cell with thickened walls.

und die dem raschen Stofftransport dienen. In diesen Hyphen findet man Kristalle, die sich mit vielen Farbstoffen anfärben und die auf Proteinreagenzien ansprechen, so dass angenommen wird, es handle sich um Eiweisskristalle (LOHWAG 1938b). Teilweise sind die Röhrenhyphen von einer dichten, homogenen, gelblichen Substanz erfüllt und werden dann «Schlauchhyphen» genannt.

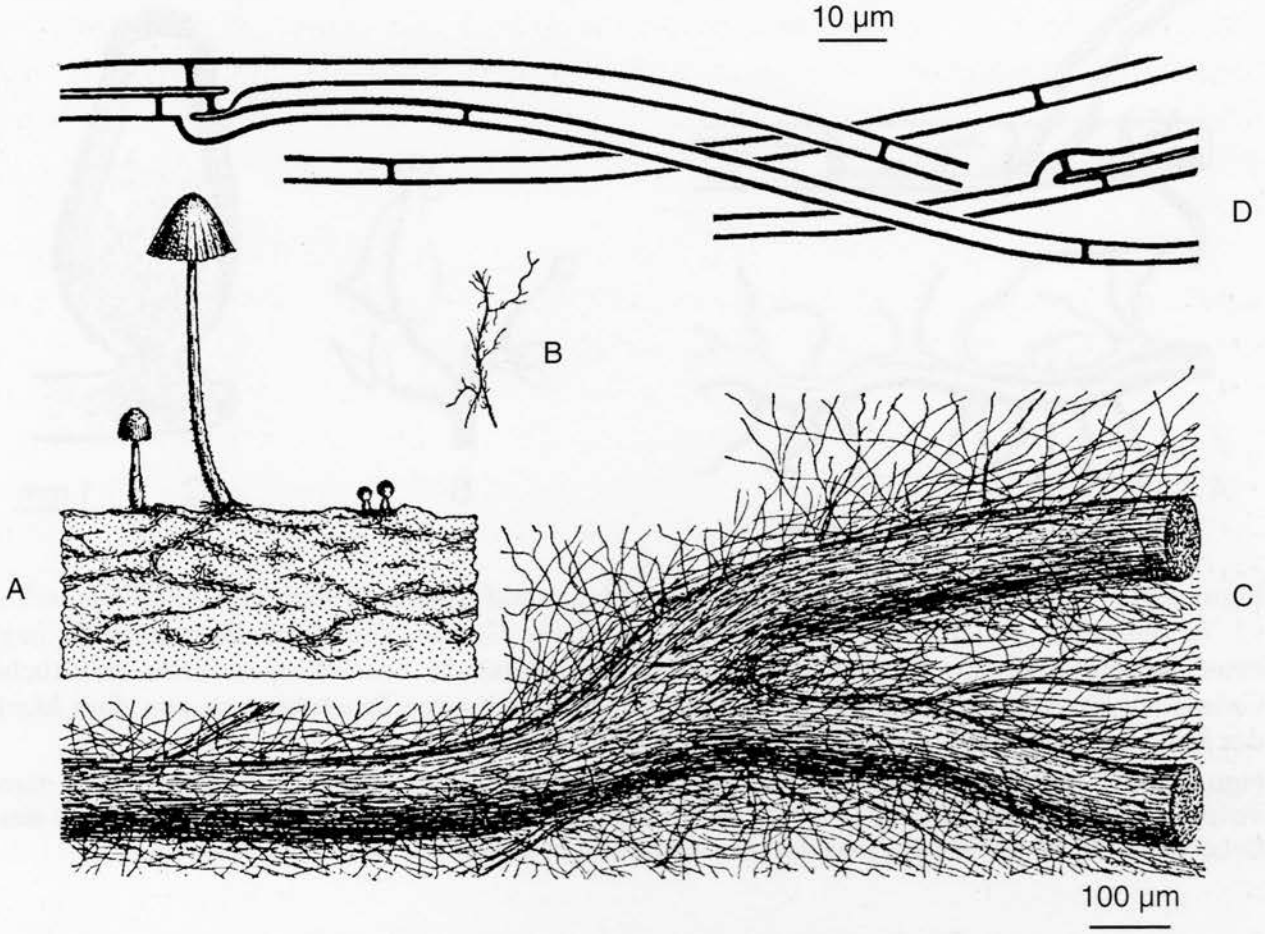
Die Rhizomorphen von *Serpula lacrimans* entstehen 1,5-5 mm hinter dem Rand des Mycels durch die Aussprossung dünner «Rankenhyphen» aus den subapikalen Zellen dickerer, vegetativer Haupthyphen des Myceliums (FALCK 1912, BUTLER 1958). Diese Rankenhyphen schmiegen sich den Haupthyphen eng an und kleiden diese in einen Mantel dünner Hyphen. Im Gegensatz zu den Haupthyphen können sie in irgend einer Richtung wachsen, und ihre Verzweigungen verlassen oft den Mantel und bündeln sich mit andern Rankenhyphen oder andern Haupthyphen zusammen. Da von jeder Haupthyphe zahlreiche Rankenhyphen gebildet werden und sich diese verzweigen, nimmt ihre Zahl stark zu. Die dünnwandigen, 3-6 µm dicken, beschnallten, vegetativen Hyphen der ausgebildeten Rhizomorphen sind diese Rankenhyphen. Nach FALCK (1912) und LOHWAG (1938) entwickeln sich auch die Röhrenhyphen und die Faserhyphen aus den Rankenhyphen.

Coprinus disseminatus – Die Rhizomorphen von *Coprinus disseminatus* können Mauern durchdringen (Fig. 3.79). Das Mycelium wächst in einem Brett, von welchem die Stränge den Mörtel zwischen den Steinen durchdringen und auf der andern Seite der Mauer Fruchtkörper hervorbringen.



Figur 3.79: *Coprinus disseminatus*. Das Mycelium wächst im Brett links der Mauer. Die Hyphenstränge durchdringen die Mauer in den Fugen zwischen den Backsteinen und bringen Fruchtkörper auf der andern Seite hervor. Nach Buller 1924, verändert.

Figure 3.79: *Coprinus disseminatus*. The mycelium grows in a wooden board left of the wall. The rhizomorphs penetrate the wall in the mortar between the bricks and produce fruit bodies on the other side of the wall.



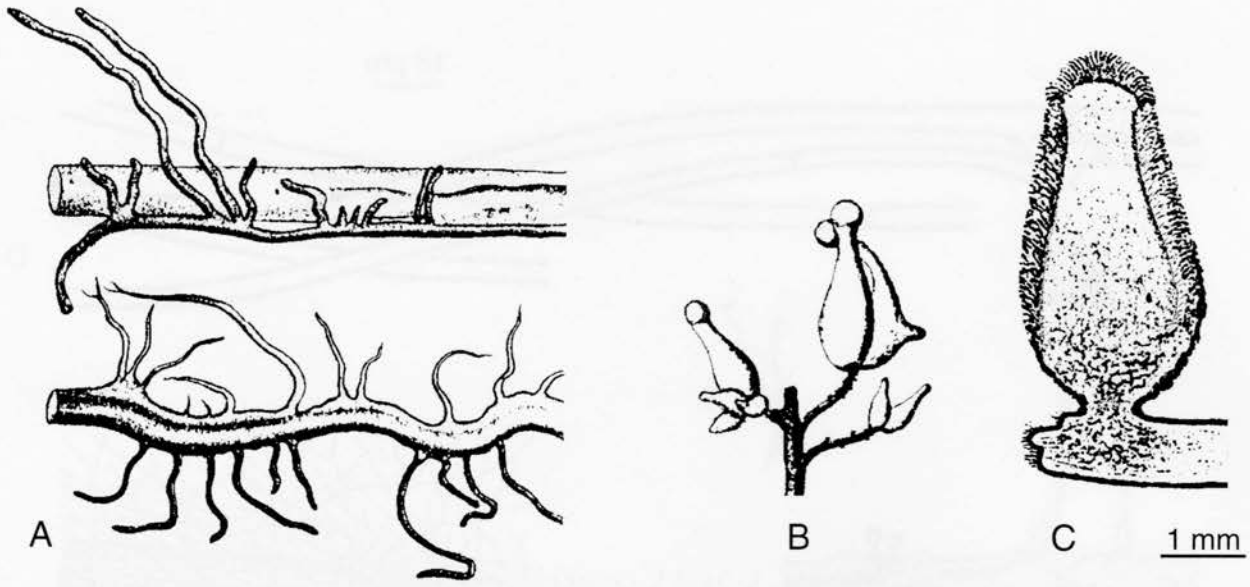
Figur 3.80: Rhizomorphen von *Coprinus disseminatus*. Das Mycel wächst in einem Baumstrunk links (nicht gezeichnet) und sendet Stränge nach rechts durch den Boden. Auf den Strängen entwickeln sich Fruchtkörper. **A**: Rhizomorphen im Boden und einige Fruchtkörper. **B**: Rhizomorphe, etwa natürliche Grösse. **C**: Rhizomorphe. **D**: Dickwandige generative Hyphen ohne Schnallen. Nach Buller 1924, verändert.

Figure 3.80: Rhizomorphs of *Coprinus disseminatus*. The mycelium grows in a tree stump at the left (not shown) and the rhizomorphs are penetrating the surrounding soil (**A**), where fruit bodies develop. Figure **B** shows the rhizomorphs in about their natural size, **C** enlarged, so that the fibrous coating can be seen. In **D** the thickwalled, clampless hyphae of this coating.

Die Rhizomorphen von *Coprinus disseminatus* bestehen nach BULLER (1924) aus Hyphen mit dicken, braunroten Wänden ohne Schnallen (Fig. 3.80).

Armillaria mellea (im weiteren Sinn) – Die morphologisch und physiologisch best bekannten Rhizomorphen sind die von *Armillaria mellea* und der nächst verwandten Arten (Fig. 3.81), die in forstökologischen und physiologischen Arbeiten meist nicht auseinandergehalten wurden. Da diese Pilze häufige, weit verbreitete und gefürchtete Baumparasiten sind, wurde ihnen und ihren Rhizomorphen grosse Aufmerksamkeit zuteil.

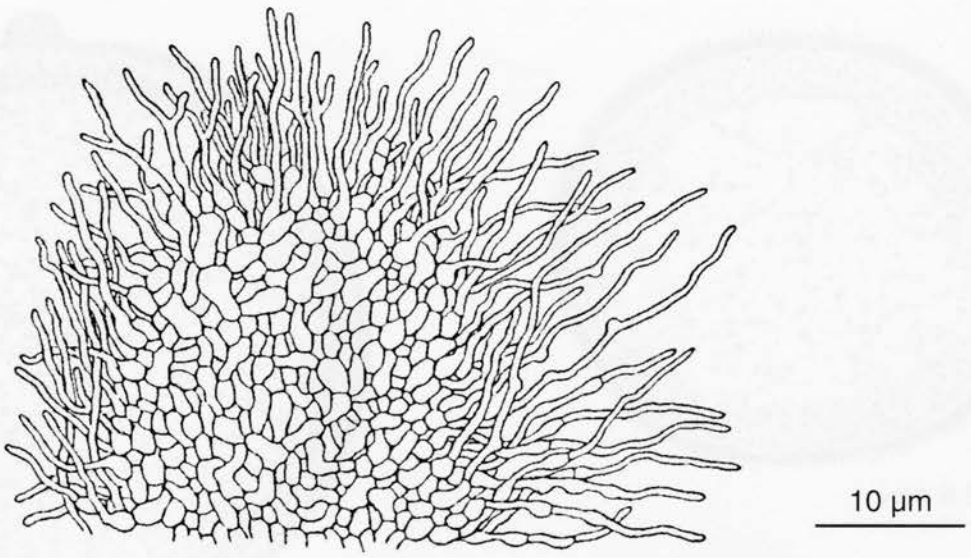
Die erste gründliche morphologische Untersuchung der *Armillaria*-Rhizomorphen stammt von SCHMITZ (1843), aber ohne dass dieser Autor den



Figur 3.81: Rhizomorphen und Fruchtkörperanlagen auf Rhizomorphen von *Armillaria mellea* s.l. **A**: Teilstücke von Rhizomorphen, etwa natürliche Grösse. Die obere Rhizomorphe liegt einer Baumwurzel an. **B**: Aus Rhizomorphen entstehende Fruchtkörper. Etwa natürliche Grösse. **C**: Ein Längsschnitt, der die Entwicklung eines jungen Fruchtkörpers aus dem Mark der Rhizomorphe zeigt. Nach Hartig 1874.

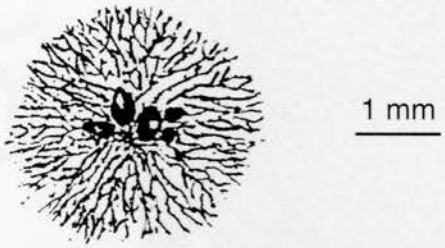
Figure 3.81: Rhizomorphs and fruit bodies rising from them, *Armillaria mellea* s.l. **A**: Fragments of rhizomorphs, the upper one clinging to a root. **B**: Fruit bodies attached to rhizomorphs, about natural size. **C**: Longitudinal section showing the origin of a young fruit body from the core of the rhizomorph.

Zusammenhang mit der *Armillaria* erkannt hätte. Die Stränge wurden *Rhizomorpha fragilis* genannt, ihr Aufbau aus Hyphen erkannt, ihr Wachstum untersucht und ihre Biolumineszenz eingehend beschrieben. HARTIG (1873, 1874) hat dann als Forstfachmann in direkten Naturbeobachtungen den Zusammenhang zwischen den Rhizomorphen und den Blätterpilzen erkannt und die Entwicklung von Rhizomorphen-Enden zu *Armillaria*-Basidiomen beschrieben (Fig. 3.81). Diese Arbeiten hatten in der Folge BREFELD (1877) angeregt, Laborarbeiten in Angriff zu nehmen die experimentell bewiesen, dass aus *Armillaria*-Sporen ein Mycel hervorgeht, das bald rasch wachsende Rhizomorphen bildet. Dieses Unternehmen ist geschichtlich bedeutsam, stellt es doch die erste erfolgreiche, aus Basidiosporen entstandene Reinkultur eines Blätterpilzes dar. BREFELD selbst glaubte zunächst nicht an einen Erfolg und war dann umso mehr überrascht, als das Experiment gelang: "Mit unendlich geringem Vertrauen in ein Gelingen der Versuche unternahm ich die Cultur des Pilzes. ... Wider alles Erwarten ist die künstliche Cultur des *Agaricus melleus* gelungen. Einer unserer Pilzriesen ist von der einzelnen Spore ausgehend in dem Gange der morphologischen Differenzirung Zug um Zug verfolgt worden. Das letzte Hinderniss, welches die Grösse, die massigen Formen eines Pilzes seither der exacten Methode entgegensetzten, ist nunmehr in einem ersten Falle, in dem *Agaricus melleus*, siegreich überwunden worden." Die in diesen Texten mit-



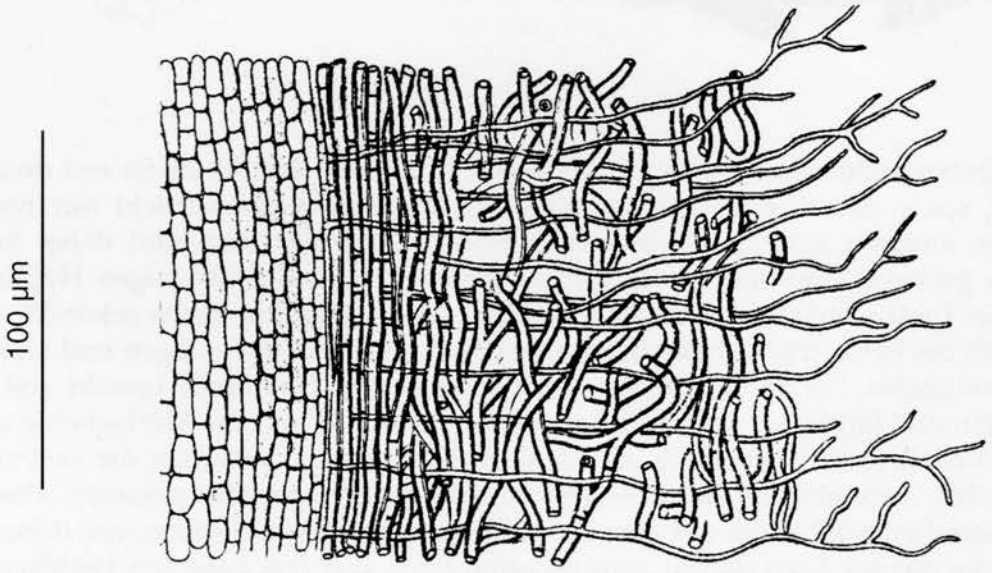
Figur 3.82: Schnitt durch das erste Stadium einer Rhizomorphenanlage einer *Armillaria*-Art der *mellea*-Gruppe. Der dichte, pseudoparenchymatische Kern ist von einem abstehenden Haarfilz bedeckt. Die ganze Anlage ist farblos. Nach Brefeld 1877, verändert.

Figure 3.82: Section through a young, still colourless button of a rhizomorph of *Armillaria* (group *mellea*). The pseudoparenchymatic core is covered with more or less erect hairs.



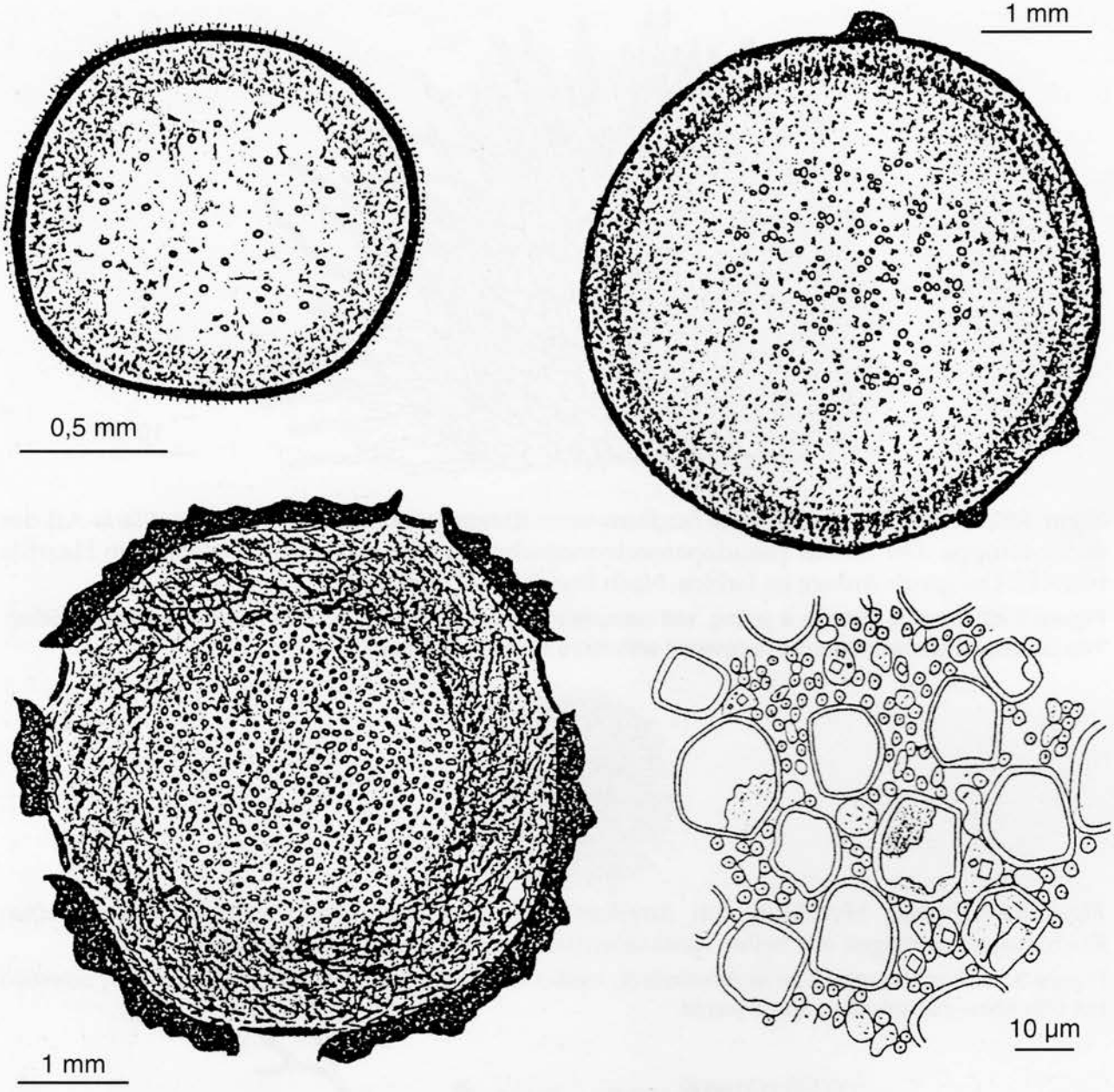
Figur 3.83: Junges Mycelium von *Armillaria* cf. *mellea* mit einigen schwach sklerifizierten Rhizomorphenanlagen mit heller, nicht sklerifizierter Spitze. Nach Brefeld 1877.

Figure 3.83: A young mycelium of *Armillaria* cf. *mellea* with some buttons of rhizomorphs slightly sclerified but with white, not sclerified apical points.



Figur 3.84: Rinde einer *Armillaria*-Rhizomorphe mit gallertigem Hyphenfilz und abstehenden Haaren. Nach Hartig 1874.

Figure 3.84: Rind of an *Armillaria*-rhizomorph with a gelatinized covering of erect hairs.



Figur 3.85: Querschnitte durch Rhizomorphen von *Armillaria*. Die Rinde ist erst dreischichtig (oben links), später durch das Verschwinden der äusseren Schleimschicht nur noch zweischichtig. Die innerste, mächtigste Zone umschliesst das Mark (und wird daher manchmal Markscheide genannt) und besteht aus dünnwandigen, blassen, weitlumigen Hyphen. Diese können später (unten links) dickwandig und braun werden und so einen sekundären Cortex bilden. Die Markscheide trägt aussen den dunkelbraunen, aus dickwandigen und kleinzelligen Hyphen bestehenden Cortex, der später schollig aufbricht. Das **Mark** besteht erst nur aus dünnen, zarten und farblosen, vom apikalen Meristemoid und von der Markscheide stammenden Primärhyphen (und wird daher oft Primärmark genannt), zwischen die sich später die Sekundärhyphen einschieben, bis diese schliesslich das Primärmark ersetzen. Das so entstandene Sekundärmark besteht aus vorwiegend längs gerichteten Hyphen, von denen es zwei Sorten gibt: die nur 1-1,5 µm dicken, sehr dickwandigen aber fast farblosen Faserhyphen und die weitlumigen, dünnwandigen bis schwach dickwandigen Röhrenhyphen (in stärkerer Vergrösserung unten rechts gezeichnet). Die drei vollständigen Querschnitte zeigen das Fortschreiten der Bildung des Sekundärmarkes. Nach Goffart 1903.

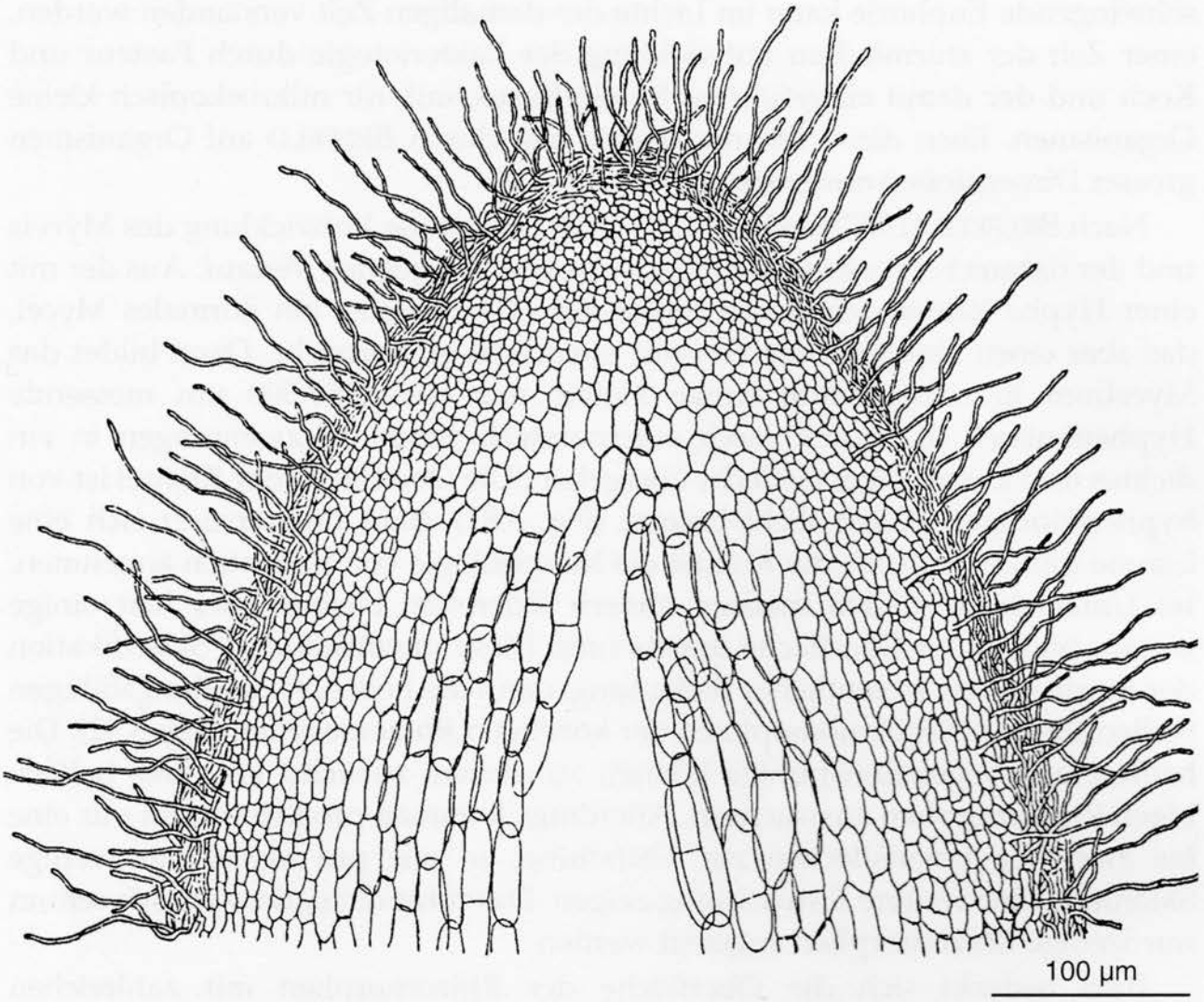
schwingende Euphorie kann im Lichte der damaligen Zeit verstanden werden, einer Zeit der stürmischen Entwicklung der Bakteriologie durch Pasteur und Koch und der damit eingeführten Reinkulturtechnik für mikroskopisch kleine Organismen. Eben diese Technik wurde nun durch BREFELD auf Organismen grosser Dimensionen ausgedehnt.

Nach BREFELD (1877) und SNIDER (1959) nimmt die Entwicklung des Mycels und der daraus hervorgehenden Rhizomorphen folgenden Verlauf: Aus der mit einer Hyphe keimenden Spore entwickelt sich zunächst ein normales Mycel, das aber einen Durchmesser von nur etwa 5-10 mm erreicht. Dann bildet das Mycelium in seiner Mitte einige kleine, nur etwa 150-500 µm messende Hyphenknäuel, die durch rasch aufeinanderfolgende Verzweigungen in ein dichtes und kurzzelliges Geflecht übergehen. Die Oberfläche der Knäuel ist von hyphenförmigen Zellen dicht besetzt (Fig. 3.82). Bald differenziert sich eine braune Rinde, wodurch die Knäuel die Morphologie von Sklerotien annehmen. Im Unterschied zu den meisten andern Sklerotien bleiben aber hier einige wenige Stellen der Oberfläche ungebräunt. Diese unvollständige Sklerifikation der Rinde ist von wesentlicher Bedeutung; denn die hellen, fortbildungsfähigen Stellen sind die Vegetationsspitzen der künftigen Rhizomorphen (Fig. 3.83). Die hellfarbigen Vegetationspunkte können zu dicken, zunächst ebenfalls hellfarbigen Rhizomorphen auswachsen. Allerdings kommen pro Sklerotium nur eine bis zwei Vegetationsflecken zur Entfaltung, so wie pro Mycel nur wenige Sklerotien eine weitere Entwicklung zeigen. Das führt dazu, dass pro Mycelium nur wenige Rhizomorphen angelegt werden.

Bald bedeckt sich die Oberfläche der Rhizomorphen mit zahlreichen hyphenförmigen Haaren, die von den Rindenzellen aussprossen und die sich zu einem dichten Filz entwickeln (Fig. 3.84). Von den Haaren schreibt BREFELD (1877: 146) weiter: "Auffallend an diesen Fäden war die Neigung, ihre Membranen zu vergallerten. Diese Gallerte wurde später so massenhaft, dass die Hyphen in einer Grundmasse von Gallerte zu verlaufen schienen." Mit zunehmendem Alter verkümmern die Haare der Oberfläche. Dies führt schliesslich dazu, dass die Rinde von einer dichten, haarlosen Gallertschicht umgeben ist, die später eintrocknet und bei alten Rhizomorphen verschwindet.

Gleichzeitig mit der Haar- und Gallertbildung erfolgt eine Bräunung und Sklerifikation der Rindenzellen. Diese beginnt einige Zellen unter der Ober-

Figure 3.85: Cross sections through rhizomorphs of *Armillaria*. The rind is first composed of three layers (upper left), but later the outer gelatinous layer disappears. The innermost layer is very thick, consists of pale, thinwalled and voluminous hyphae. The walls of these hyphae become brown in age and thus form a secondary cortex. The outer layer is brown and sclerified and later breaks up into scales. The **medulla** at first consists only of non sclerified, colourless primary hyphae and is therefore called the primary medulla. Later secondary hyphae grow longitudinally between the primary hyphae and gradually replace the primary medulla by the secondary medulla composed of some vegetative hyphae, many fibre hyphae and many tubular hyphae (lower right). The three complete cross sections show the formation of the secondary medulla.



Figur 3.86: Längsschnitt durch die Spitze einer rasch wachsenden Rhizomorphe von *Armillaria*. Die abstehenden Haare entspringen einer gelatinösen Schicht liegender, verwobener Hyphen. Unter dieser befindet sich die kleinzellige, noch nicht sklerifizierte Rinde, die in das grosszellige Primärmark übergeht. Dieses weist einen zentralen Hohlzylinder auf. Künstliche Kultur. Nach Brefeld 1877.

Figure 3.86: Longitudinal section through the apex of a rapidly growing rhizomorph of *Armillaria* in culture. The erect hairs emerge from a gelatinous layer of repent and interwoven hyphae covering a rind composed of small cells with walls not yet sclerified. The hyphae of this rind gradually enlarge to form the primary medulla. There is a cavity in the centre of the medulla.

fläche und umfasst zunächst 3-5 Zellschichten. Später setzt sich die Bräunung nach aussen und nach innen fort, bis die ganze Rinde dunkelbraun ist. Der innere, hellfarbige Teil der Rhizomorphen ist das primäre Mark. Es unterscheidet sich von der Rinde nicht nur durch seine Farbe, sondern auch durch seine Struktur aus grosszelligen Physalohyphen. Im Innern der Rhizomorphen läuft ebenfalls eine Differenzierung ab. Das primäre Mark verdickt sich nicht, sondern spaltet sich entlang der Achse, wodurch ein zentraler Hohlraum entsteht. Bei rasch wachsenden Rhizomorphen tritt dieser Hohlraum schon so früh

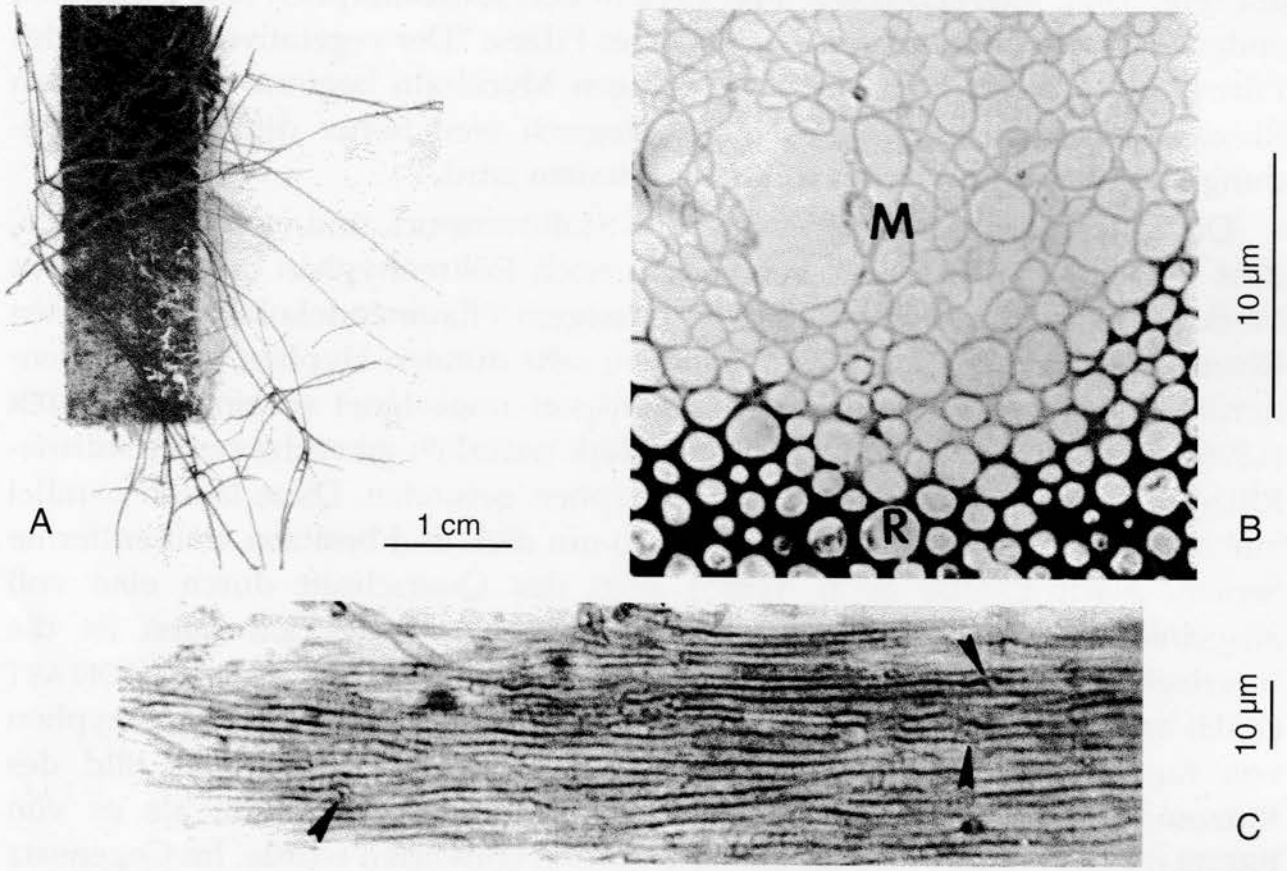
auf, dass er fast bis zur Spitze der Stranges reicht (Fig. 3.86). Dieser Hohlraum wird anschliessend durch fädige Hyphen ausgefüllt, die von den innern Zellen des primären Markes ausspriessen. Dieses Hyphengeflecht wird zum dichten, sekundären Mark der Rhizomorphen. In abgestorbenen Rhizomorphen verschwindet auch dieses. Diese Entwicklung brachte BREFELD (1877: 144) dazu, die Rhizomorphen als "fortwachsende sclerotiale Bildungen ... als Sclerotien mit Vegetationsspitzen" zu bezeichnen.

BREFELD (1877) hat in seinen *Armillaria*-Kulturen noch eine weitere Erscheinung festgestellt und beschrieben. Starke Haarbildung führt dazu, dass ein umfangreicher Haarfilz entsteht. Wo dieser die Oberfläche der Nährlösung erreicht, tritt die gleiche Sklerifikation auf, wie an der Oberfläche der Rhizomorphen. Es bildet sich eine dichte Lage brauner Zellen, die pseudoparenchymatische Kruste. Eine solche tritt regelmässig auf festen Nährböden auf (Fig. 3.67). BREFELD (1877: 144) sieht in den Rhizomorphen eine prinzipiell andere Form des vegetativen Thallus eines Pilzes: "Der vegetative Zustand des Pilzes, der erst mit dem einfachen fadigen Mycelium beginnt, geht mit den Rhizomorphen in ein zweites morphologisch weit höher differenzirtes Bildungsstadium über, welches fortan beibehalten wird."

Die Rhizomorphen dienen auch dem Stofftransport, und es ist erstaunlich, dass BREFELD (1877) weder Leithyphen noch Röhrenhyphen beschreibt. Das Mark seiner in künstlicher Kultur in flüssigem Pflaumendekokt gewachsenen Rhizomorphen besteht aus verflochtenen, sehr dünnen Hyphen, deren Orientierung und Durchmesser zum Stofftransport ungeeignet scheinen. BOMMER (1896) und GOFFART (1903) haben das Mark natürlich gewachsener *Armillaria*-Rhizomorphen untersucht und Röhrenhyphen gefunden. Diese laufen parallel zur Achse der Rhizomorphen, sind 10-30 µm dick und besitzen weit entfernte Septen. Nach EAMUS & al. (1985) zeigt der Querschnitt durch eine voll ausgebildete Rhizomorphe 700 bis 1120 Röhrenhyphen. Zuweilen ist die Innenseite der Wand der Gefässhyphen unregelmässig inkrustiert. GOFFART (1903) hat im Mark sehr dickwandige, parallel zur Achse laufende Faserhyphen von nur etwa 1,5 µm Durchmesser gefunden, so dass sich das Bild des Rhizomorphenmarkes doch wesentlich differenzierter darstellt, als es von BREFELD (1877) aufgrund künstlicher Kulturen entworfen wurde. Im Gegensatz zu den älteren Autoren fand GOFFART (1903) keine Haare an der Oberfläche der Rhizomorphenspitze, sondern eine durchgehende Schleimkappe ohne abstehende Hyphen, und er stellte an älteren, noch lebenden und markhaltigen Strängen fest, dass die äussere Rindensicht abschilfern kann. Die Anatomie reifer *Armillaria*-Rhizomorphen nach GOFFART (1903) ist in der Figur 3.85 festgehalten. Eine neuere Studie von CAIRNEY & al. (1988) mit dem Elektronenmikroskop bestätigt im Wesentlichen das Bild GOFFART's.

Xeromphalina campanella – Dieser häufige Blätterpilz bewohnt meist Baumstrünke, wo er oft massenhaft fruktifiziert. Mehrere Strünke können von einem einzigen Individuum kolonisiert werden, wobei sich der Pilz mit Hilfe von Rhizomorphen von Strunk zu Strunk fortpflanzt (RIZZO & al. 1990). Diese Rhizomorphen sind braun und nur 0,1-0,2 mm dick (Fig. 3.87). Unter der Rinde des Baumstrunkes können sie auffächern und blass werden.

Die Rhizomorphen bestehen aus parallelen, längs laufenden Hyphen mit Schnallen. Der Querschnitt zeigt, dass eine dichte Rinde ein lockeres Mark aus farblosen Hyphen umschliesst. Die Rinde besteht aus englumigen Hyphen, deren Wände zu einer gemeinsamen, braunen (melanisierten?) Masse verschmolzen sind. Es ist diese Rinde, die der Rhizomorphe ihre mechanische Festigkeit verleiht und ihr das Aussehen einer dünnen Saite gibt.



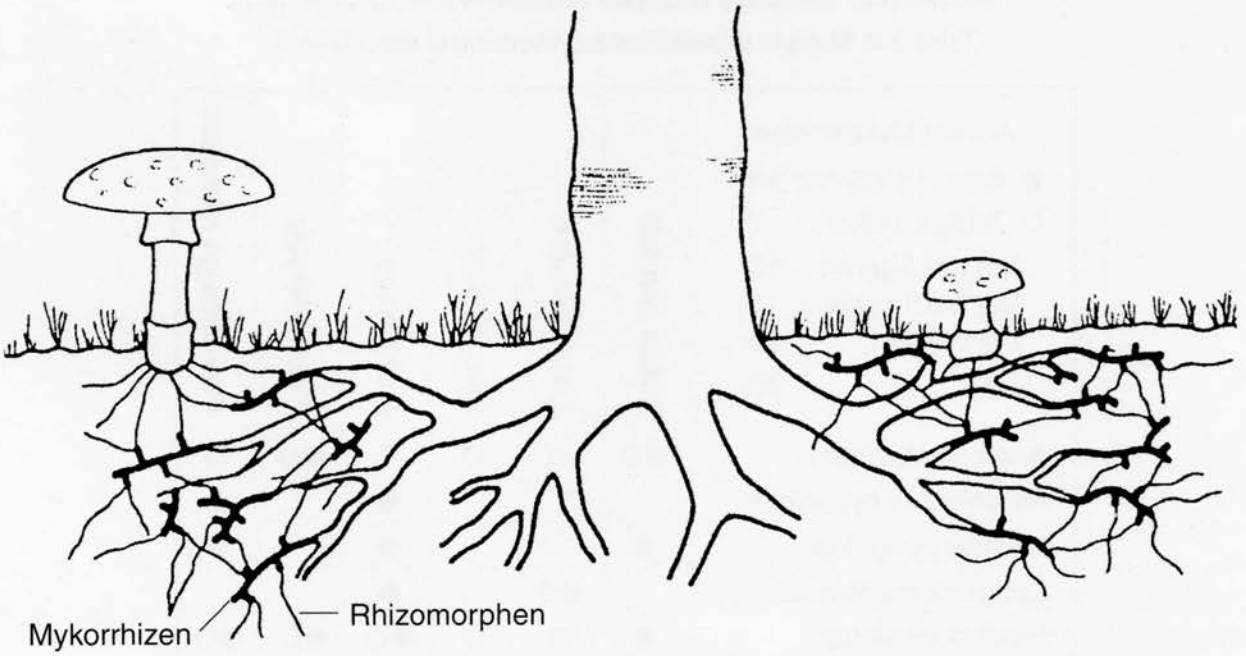
Figur 3.87: Rhizomorphen von *Xeromphalina campanella*. **A**: in Reinkultur auf Koniferenholz; **B**: Querschnitt mit Mark (M) und Rinde (R). Die Hyphen laufen parallel zur Achse der Rhizomorphe und sind daher alle im Querschnitt getroffen. In der Rinde sind sie in eine gemeinsame Matrixmasse eingebettet. **C**: Längsschnitt durch eine wachsende Spitze. Die Pfeile zeigen Schnallen. Elektronisch kopierte Fotografien von Rizzo & al., 1990, verändert.

Figure 3.87: Rhizomorphs of *Xeromphalina campanella*. **A**: Pure culture on balsam fir wood. **B**: Cross section with medulla (M) and rind (R). The hyphae run parallel to the axis of the rhizomorph and are cut transversely. The hyphae of the rind are embedded in a tough matrix. **C**: Longitudinal section through a growing tip. The arrows indicate clamp connections.

Mykorrhiza

Viele Pilze, nicht nur Hymenomyceten, haben mit Samenpflanzen, Farnen oder Moosen ein Zusammenleben entwickelt, das nicht nur physiologische und ökologische Bedeutung hat, sondern das sich auch in anatomischen und morphologischen Neubildungen ausdrückt. Im Gegensatz zu den parasitischen Pilzen schädigen diese symbiontischen Pilze ihre pflanzlichen Partner nicht, sondern scheinen ihnen nützlich, oft sogar unentbehrlich zu sein. In den meisten Fällen dringen Pilzhyphen in Wurzeln ein und bilden ein anatomisch wohl strukturiertes Organ, das FRANK (1885) "Mykorrhiza" nannte (griechisch: "Pilzwurzel"). Dieser Begriff wird oft auf alle physiologisch oder anatomisch vergleichbaren Beziehungen zwischen einem Pilz und einer Pflanze ausgedehnt, auch wenn das Pflanzenorgan nicht eine Wurzel, sondern ein Rhizom oder ein Moosthallus ist. Anstelle von "Rhizom-Mykorrhiza" sollte "Mykorrhizom" und anstelle von "Moos-Mykorrhiza" sollte besser "Mykothallus" gebraucht werden, auch wenn dies nur selten geschieht (z.B. KELLEY 1950, BOULLARD 1957, 1968; STRULLU 1985).

Eine grosse Anzahl Mykorrhizen, Mykorrhizomen und Mykothallen werden von Ascomyceten, Zygomyceten und Gastromyceten gebildet; aber in diesem Buch werden nur die Hymenomyceten-Mykorrhizen berücksichtigt. Vollständigere Behandlungen wurden von RAYNER (1927), KELLEY (1950), HARLEY (1959, 1969, 1984), BOULLARD (1968), MARKS & KOZLOWSKI (1971), HARLEY & SMITH (1983), JACKSON & MASON (1984), STRULLU (1985), GIANINAZZI–PEARSON & GIANINAZZI (1986) und ALLEN (1991) veröffentlicht.



Figur 3.88 Schema einer Ektomykorrhiza. Die Wurzelenden des Baumes sind mit einem Mantel aus Hyphen umgeben (schwarz dargestellt). Nach Jackson & Mason 1984.

Figure 3.88: Diagram showing sheathing mycorrhizal association (mantles black).

Ökologische Aspekte der Mykorrhiza

Pilzmycelien sind in der Rhizosphäre der Pflanzen stärker entwickelt als ausserhalb des Wurzelbereiches, was auf die Ausscheidung organischer Substanzen durch die Pflanzen zurückgeführt werden kann (HILTNER 1904, HARLEY 1959). Viele Pilze folgen diesen Substanzen bis auf ihren Ursprung und stossen so auf die Wurzeln, die sie mit ihren Hyphen umspinnen oder in die sie eindringen. Für den Pilz dürfte der Anreiz zur Infektion einer Wurzel wohl die grosse Nährstoffreserve der Samenpflanzen sein, und es ist wahrscheinlich, dass er auch kleine Mengen unentbehrlicher Wirkstoffe von der Pflanze bezieht (ALLEN 1991, MARKS & KOZLOWSKI 1971, WERNER 1992). Die Pflanze ihrerseits hat gelernt, den Pilz zu nutzen. Erhöhte Nährstoffaufnahme und grössere Resistenz gegen Trockenheit, Gifte und Erreger von Wurzelkrankheiten wurden wiederholt nachgewiesen (z.B. TROFAST 1976). Die Vorteile für die Pflanzen scheinen beachtlich zu sein, gehen doch etwa drei Viertel aller Samenpflanzen solche Verbindungen mit Pilzen ein.

Die Infektion der Pflanze durch den Pilz ist zunächst von einem Angriff parasitischer Natur kaum unterscheidbar, auf den die Pflanze mit einer Abwehrreaktion antwortet. Doch bald stellt sich ein Gleichgewicht zwischen Angriff und Verteidigung her. Möglicherweise hat sich dieser Zustand im Laufe der Entwicklung unserer Pflanzenwelt als physiologisch-ökologisches Gleichgewicht zwischen Angriff und Verteidigung eingespielt und ist genetisch fixiert worden. Dabei haben sich verschiedene Abhängigkeitsgrade zwischen Pilz und Pflanze herausgebildet. So gibt es heute Pilze, für die das Zusammenleben

Tabelle 3.2: Beispiele multipler Mykorrhiza-Möglichkeiten
Table 3.2: Multiple possibilities for mycorrhizal associations

Anzahl Mykorrhizen: ● Agerer 1987-92: 23 ○ Trappe 1962: 17 Nur bei Agerer: 13 Nur bei Trappe: 7 Bei beiden: 10 Total: 30	*Betula pendula*	*Fagus silvatica*	*Larix decidua*	*Picea abies*	*Pinus silvestris*	*Pseudotsuga menziesii*
Amanita muscaria	●○	○	○	○	●○	○
Amphinema byssoides				●		●
Inocybe petiginosa	●			●		●
Lactarius camphoratus		●○		●		
Paxillus involutus	●	○	○	●○	●○	●○
Piloderma croceum		●		●○	○	
Russula ochroleuca	●○	●○	●	●○	●	
Thelephora terrestris	●			●	●	

fakultativ ist (z. B. *Laccaria, Xerocomus*), während andere obligatorisch darauf angewiesen sind (z. B. *Boletus, Amanita*). Die Mehrheit der Pilze können mit verschiedenen Pflanzenarten zusammenleben (z. B. *Laccaria, Xerocomus* und mehrere Arten der Gattungen *Amanita, Cortinarius, Lactarius*), während andere wahrscheinlich auf eine einzige Pflanzenart beschränkt sind (z. B. *Boletinus cavipes, Suillus plorans*). Die Pflanzenarten ihrerseits können meist mit verschiedenen Pilzen in Verbindung treten, und die grösseren Pflanzen, wie etwa Sträucher und Bäume, tun dies in der Regel auch. Es ist somit möglich, dass mehrere Bäume, Sträucher und Kräuter eines Waldes durch mehrere Pilze miteinander physiologisch verknüpft sind (ALLEN 1991: 122) und ein komplexes, delikat ausgewogenes "Ökomosaik" bilden. Um dies zu illustrieren gibt WERNER (1992: 343) für *Pinus silvestris* 27 Pilze, darunter *Amanita muscaria*, und für *Amanita muscaria* 28 Bäume (darunter natürlich auch *Pinus silvestris*) als Mykorrhizapartner an. Wenn auch nicht alle diese Bäume in einem natürlichen Wald zusammen auftreten (es werden 10 *Eucalyptus*-Arten und 11 *Pinus*-Arten genannt), so zeigt die Zusammenstellung doch viele Möglichkeiten an, die durch unspezifische Mykorrhizabildungen entstehen können. Die Tabelle 3.2 stellt ein realistisches Beispiel möglicher Verknüpfungen dar, da alle erwähnten Pilze und Bäume in vielen unserer Wälder zusammen vorkommen (wenn sie auch oft angepflanzt sind). Im "Ökomosaik" können Nährstoffe und Wirkstoffe via Pilz von Pflanze zu Pflanze fliessen.

Die Mykorrhiza ist nicht immer eine Symbiose mit gegenseitigen Vorteilen, wie dies allzuoft dargestellt wird. Viele Orchideen und einige chlorophyllfreie Pflanzen, z. B. *Monotropa hypopitys*, parasitieren den Pilz, der aus diesem Verhältnis wahrscheinlich keinen Nutzen ziehen kann. Der Pilz, z. B. ein *Xerocomus* oder eine *Armillaria*, wird angelockt und dringt in die Pflanzen ein, wie wenn er eine Symbiose eingehen könnte. Er wird aber von der Pflanze ausgebeutet, indem die vordringenden Hyphen abgetötet und verdaut werden. Ein parasitierter *Xerocomus* kann mit einer Fichte in einer symbiontischen Mykorrhiza leben, wodurch ein Fluss der Nährstoffe vom Baum über den Pilz zur parasitischen Pflanze (*Monotropa*) entsteht (BJÖRKMAN 1960).

Einteilung der Mykorrhizen

Im Laufe der Entwicklung unserer Pflanzenwelt wurde nicht nur die Physiologie des Zusammenlebens spezialisiert, sondern auch die Morphologie der Wurzelsymbiose stark diversifiziert. FRANK (1885) hat nach dem Verhalten des Pilzes zwei Mykorrhiza-Typen unterschieden, die er die ectotrophe und die endotrophe Mykorrhiza nannte, je nachdem der Pilz die Wurzel äusserlich einhüllte, oder ob er tief in die Wurzelzellen eindrang, ohne einen Hyphenmantel um die Wurzel zu legen. Diese beiden Bezeichnungen blieben während drei Forschergenerationen in Gebrauch, bis die angesammelten Informationen zeigten, dass die Terminologie geändert werden sollte

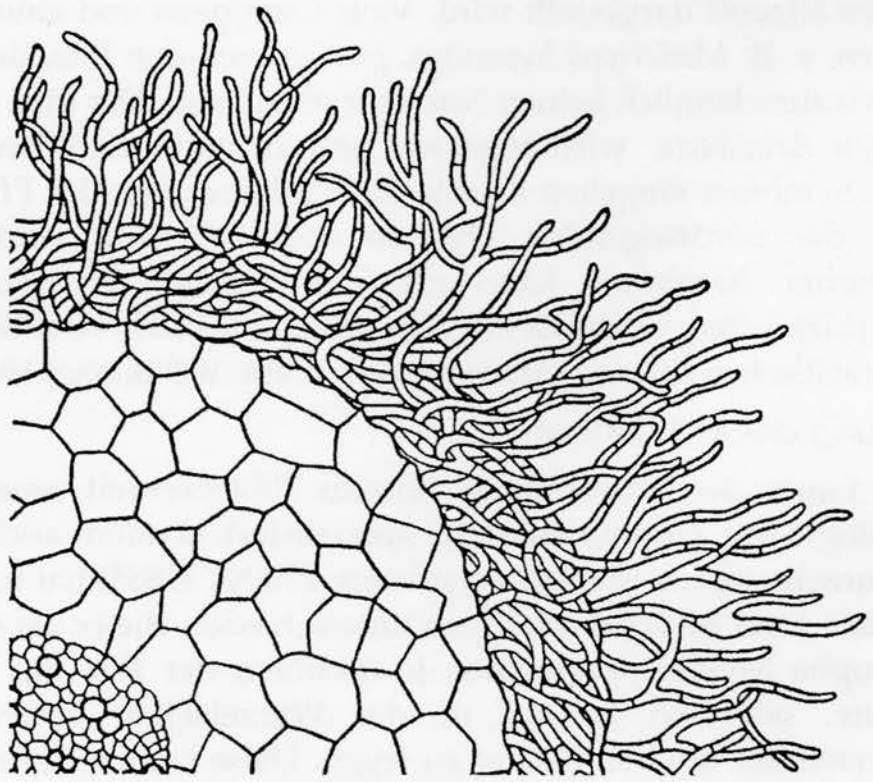
(PEYRONEL & al. 1969; z. B. "ektotrophe Mykorrhiza" wird "Ektomykorrhiza") und dass mehrere Mykorrhiza-Typen unterschieden werden müssen. Diese werden nach dem morphologischen Verhalten des Pilzes in **vier Klassen** zusammengefasst, die von umsponnenen Wurzeln ohne endophytische Hyphen zu nackten Wurzeln mit intrazellulären Hyphen führen (Fig. 3.89, 3.90).

1. Mit Mantel.
   2. Ohne Hartigsches Netz; ohne intrazelluläre Hyphen: **Perimykorrhiza**
   2* Mit Hartigschem Netz.
      3. Ohne intrazelluläre Hyphen: **Ektomykorrhiza**
      3* Mit intrazellulären Hyphen: **Ektendomykorrhiza**
         4. Intrazelluläre Hyphen kurz, nicht in Knäueln: Monotropoide Ektendomykorrhiza
         4* Intrazelluläre Hyphen in Knäueln: Arbutoide Ektendomykorrhiza

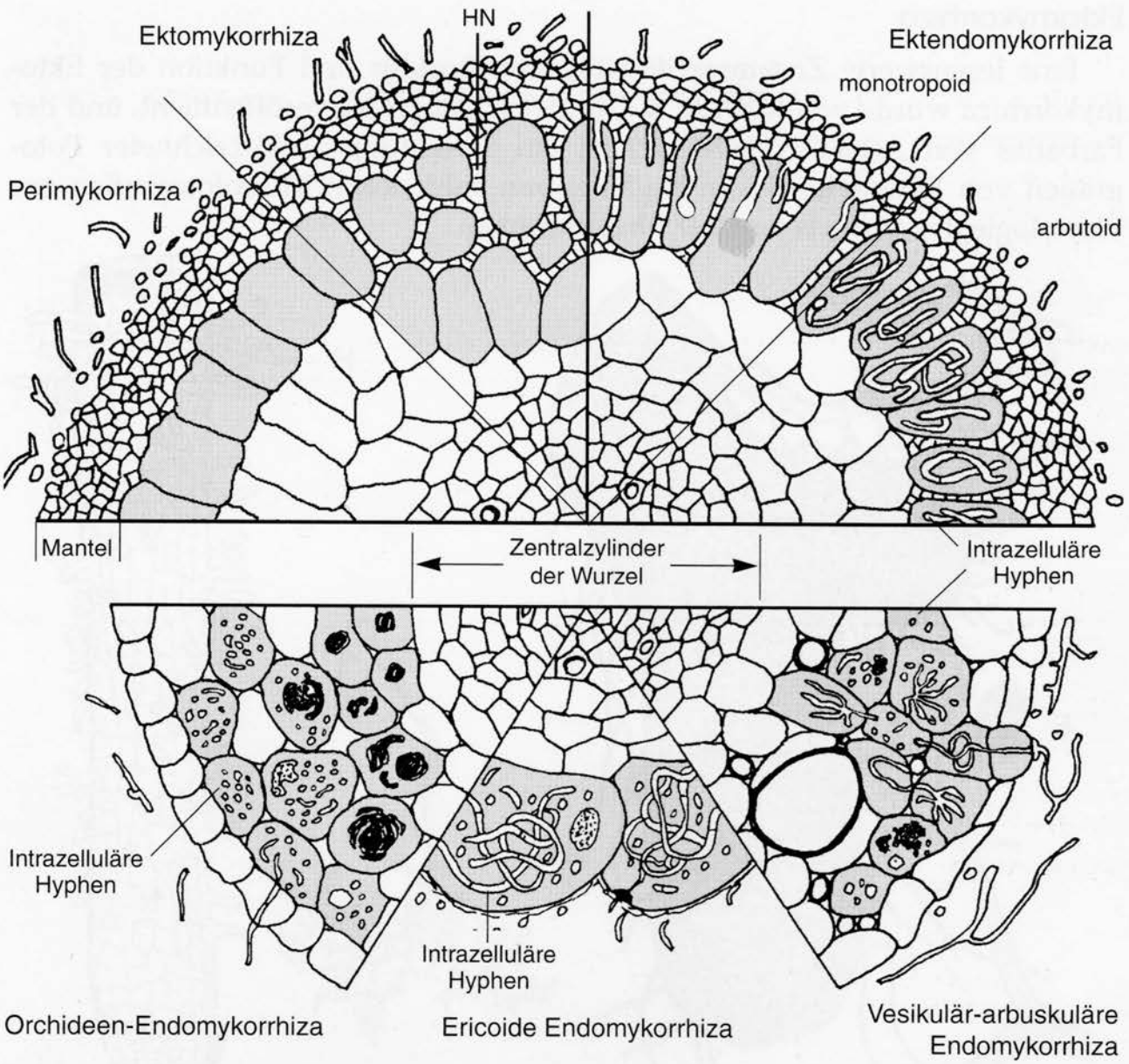
1* Ohne Mantel.
   5. Ohne Hartigsches Netz; mit intrazellulären Hyphen: **Endomykorrhiza**
      6. Intrazelluläre Hyphen gänzlich verdaut. Bei Orchideen: Orchideen-Endomykorrhiza
      6* Intrazelluläre Hyphen nicht verdaut. Bei Ericales: Ericoide Endomykorrhiza
      6**Anders (Phycomyceten, hier nicht behandelt): Vesikulär-arbuskuläre Endomykorrhiza
   5* Mit Hartigschem Netz: Aberrante Mykorrhizen, vielleicht als eigene Klassen zu führen:
      7. Ohne intrazelluläre Hyphen: "mantellose Ektomykorrhiza"
      7* Mit intrazellulären Hyphen: "mantellose Ektendomykorrhiza"

Perimykorrhiza

Der Pilz umspinnt die Wurzel, ohne in diese einzudringen, nicht einmal zwischen die äussersten Epidermiszellen (Fig. 3.89). Solche Fälle wurden von JAHN (1934) peritrophe Mykorrhiza genannt. Viele Mykologen und Mykorrhizaforscher betrachten diesen Begriff als überflüssig (z.B. HARLEY 1959: 9),



Figur 3.89: Schema einer Perimykorrhiza. Birke (*Betula*), Pilz unbekannt. Nach Lobanow 1960.
Figure 3.89: Diagrammatic drawing of a perimycorrhiza of birch (*Betula*) with an unknown fungus.



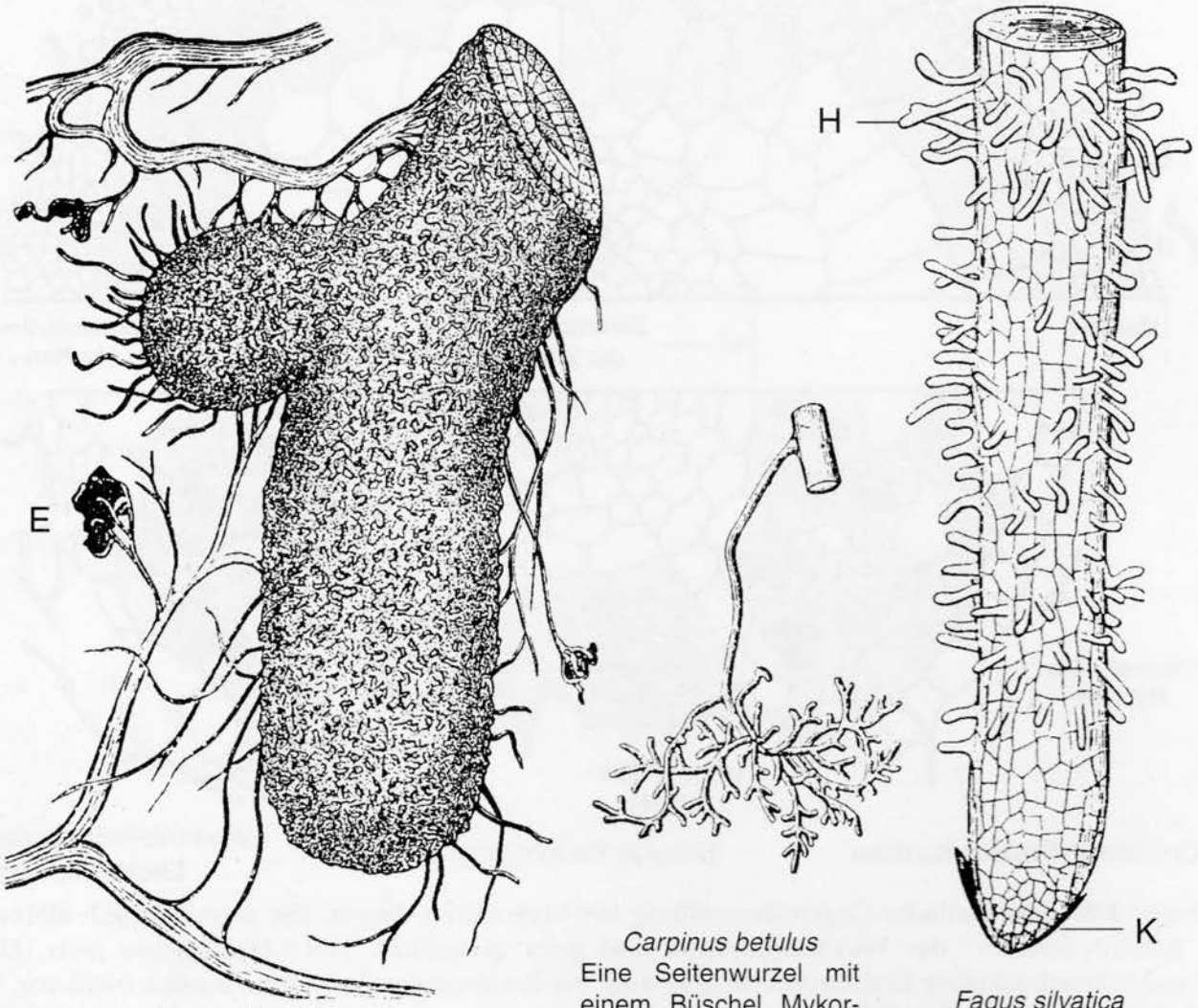
Figur 3.90: Schematische Gegenüberstellung der Mykorrhiza-Typen. Die physiologisch aktiven "Austauschzellen" der Wurzelepidermis sind grau gezeichnet. HN = Hartigsches Netz. Die vesikulär-arbuskuläre Endomykorrhiza kommt bei Basidiomyceten wahrscheinlich nicht vor. In Anlehnung an Strullu 1985, stark verändert.

Figure 3.90: Diagrammatic comparison of mycorrhizal types. The physiologically active "exchange cells" are highlighted in grey. HN = Hartig net. The vesicular-arbuscular endomycorrhiza probably does not occur within the basidiomycetes.

andere befürworten seinen Gebrauch (z.B. BOULLARD 1968). Angesichts der Synthese einer Perimykorrhiza durch GRUHN & al. (1992) ist es wohl angebracht, JAHN's Begriff beizubehalten. GRUHN und seine Mitarbeiter versuchten in Reinkulturen eine Mykorrhiza zwischen dem amerikanischen Röhrling *Boletinellus merulioides* und dem japanischen Nadelbaum *Pinus densifolia* zu erreichen. Dabei stellten sie zwar fest, dass die Baumwurzeln die gedrungene und dichotom verzweigte Form ektomykorrhizierter Wurzeln annahmen und von einem Hyphenfilz umgeben waren, dass aber der Pilz nicht in die Wurzelepidermis eindrang.

Ektomykorrhiza

Eine lesenswerte Zusammenfassung der Struktur und Funktion der Ektomykorrhiza wurde von KOTTKE & OBERWINKLER (1986) veröffentlicht, und der Farbatlas von AGERER (1987-1992) ist ein Sammlung ausgezeichneter Fotografien von Ektomykorrhizen begleitet von zahlreichen Mikrofotografien zur Plectologie des Mantels und der Rhizomorphen.



Fagus silvatica
Mykorrhizierte Wurzel mit Mantel und zahlreichen Rhizomorphen.
Lupenvergrösserung.

Carpinus betulus
Eine Seitenwurzel mit einem Büschel Mykorrhizen.
Etwa natürliche Grösse.

Fagus silvatica
Nicht mykorrhizierte Wurzel mit zahlreichen Wurzelhaaren H und Kalyptra K.
Lupenvergrösserung.

Figur 3.91: Ektomykorrhiza bei *Fagus silvatica* und *Carpinus betulus*. **Links:** Ektomykorrhiza, Wurzelspitze von einem Hyphenmantel umgeben; der Dickenunterschied zur mantellosen Wurzel (rechts) beruht auf dem Hyphenmantel. Von diesem gehen zahlreiche Rhizomorphen ab. Bei E ein Erdklümpchen. **Mitte:** Ektomykorrhiza bei *Carpinus*, Habitusbild. **Rechts:** Experimentelle Kontrolle: Eine unverpilzte *Fagus*-Wurzel in einem pilzfrei gemachten Humus gewachsen, mit Wurzelhaaren H und Wurzelhaube (Kalyptra) K. Nach Frank 1885, verändert.

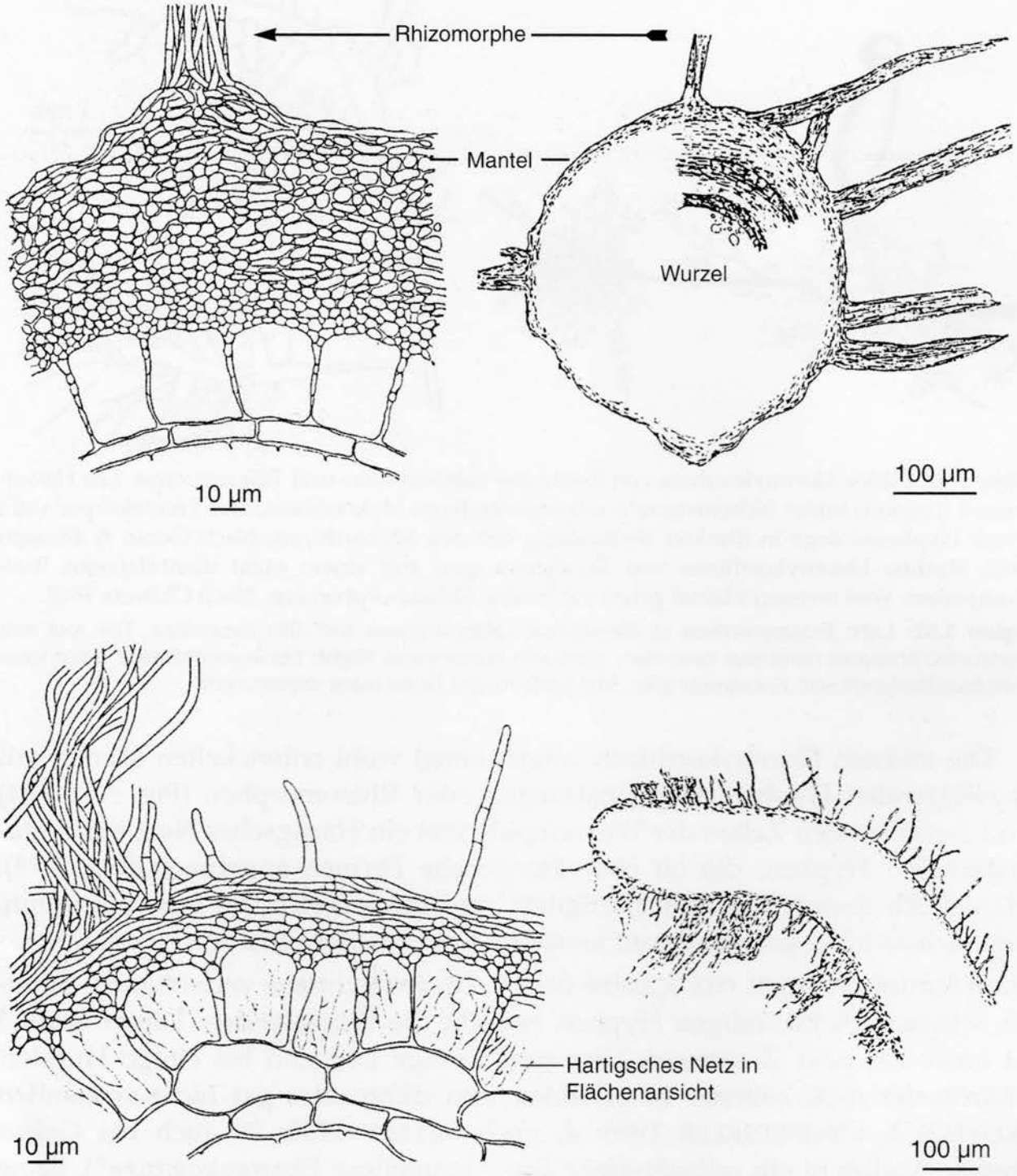
Figure 3.91: Ectomycorrhizae of *Fagus silvatica* and *Carpinus betulus*. **Left:** Natural ectomycorrhiza of *Fagus* with fungus sheath and rhizomorphs. The thicker diameter (as compared to the naked root at the right) is due to the sheath. Earth particles at E. Enlarged. **Middle:** Aspect of ectomycorrhiza of *Carpinus betulus*. About natural size. **Right:** A root of *Fagus* aseptically grown (devoid of fungal sheath) produces root hairs H and calyptra K. Enlarged.

Figur 3.92: Links: Ektomykorrhiza von *Xerocomus subtomentosus* und *Tilia tomentosa*. Die Hauptwurzel (liegend) bildet Nebenwurzeln mit endständigen Mykorrhizen. Der Fruchtkörper steht durch Hyphenstränge in direkter Verbindung mit den Mykorrhizen. Nach Ceruti & Bussetti 1962. **Rechts:** Ektomykorrhizen von *Eucalyptus* spec. mit einem nicht identifizierten Basidiomyceten. Vom weissen Mantel gehen zahlreiche Rhizomorphen aus. Nach Chilvers 1968.

Figure 3.92: Left: Ectomycorrhiza of *Xerocomus subtomentosus* and *Tilia tomentosa*. The root axis (horizontal) produces numerous secondary roots with mycorrhizae. **Right:** Ectomycorrhizae of a non identified basidiomycete with *Eucalyptus* spec. The white mantle bears many rhizomorphs.

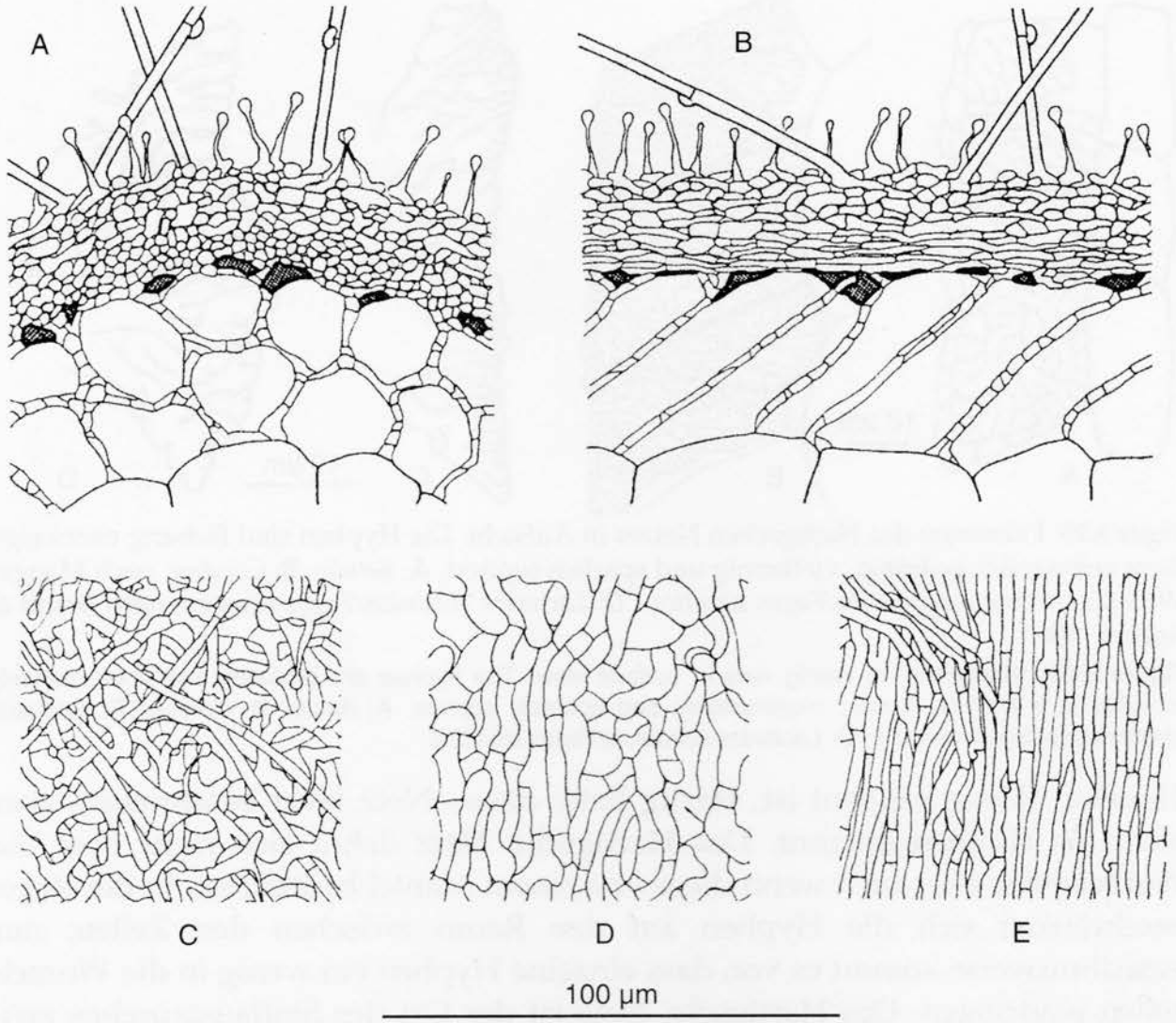
Die meisten Ektomykorrhizen zeigen einen wohl entwickelten Mantel mit abzweigenden Hyphen, Hyphensträngen oder Rhizomorphen (Fig. 3.91-3.94) und zwischen den Zellen der Wurzelepidermis ein Hartigsches Netz aus dichtgedrängten Hyphen, die oft charakteristische Formen annehmen (Fig. 3.95). Mantel, Rhizomorphen und Hartignetz sind formenreich, für eine bestimmte Mykorrhiza hingegen genügend konstant, um eine Identifikation zu erlauben.

Der Mantel und das Hartigsche Netz - Ein Geflecht aus verwobenen, dünn- bis schwach dickwandigen Hyphen bedeckt die Wurzelenden. Dieser Mantel ist meist ein paar Zentimeter lang und wenige Dutzend bis einige Hundert Mikrometer dick; seltener ist er locker und dünn oder gar nicht vorhanden (KOTTKE & OBERWINKLER 1986: 4; nach KELLEY 1950: 26 auch bei *Cedrus deodara*. Vielleicht ein selbständiger Typ, "mantellose Ektomykorrhiza"). Seine Farben reichen von weisslich zu braun, gelb, orange oder rosa, doch findet man auch schwärzliche Mäntel, die aber in der Regel nicht von Hymenomyceten gebildet werden. Es sind die natürlichen Farben des Mantels und der Rhizomorphen und deren Fluoreszenzfarben im UV-Licht, welche in Ausgrabungen oft erlauben, die Ektomykorrhiza mit Fruchtkörpern in direkte Verbindung zu bringen, so wie dies in den Fig. 3.88 und 3.92 dargestellt ist. Die Manteloberfläche ist entweder filzig oder glatt, und bisweilen trägt sie Cystiden, Haare oder Chlamydosporen (Fig. 3.94). Die Hyphen des Mantels sind ent-



Figur 3.93: Verbindung zwischen Mantel und Rhizomorphen, gezeigt an zwei Ektomykorrhizen der tropischen *Brachystegia laurentii* (Cesalpiniaceae). (Pilze nicht identifiziert, vielleicht nicht einmal Basidiomyceten, da keine Schnallen an den Hyphen auftreten). Nach Fassi & Fontana 1962, verändert.

Figure 3.93: Connections of the mantle with rhizomorphs, as illustrated by two ectomycorrhizae of the tropical *Brachystegia laurentii* (Cesalpiniaceae) with unidentified fungi (perhaps not even basidiomycetes, since the hyphae are not clamped).

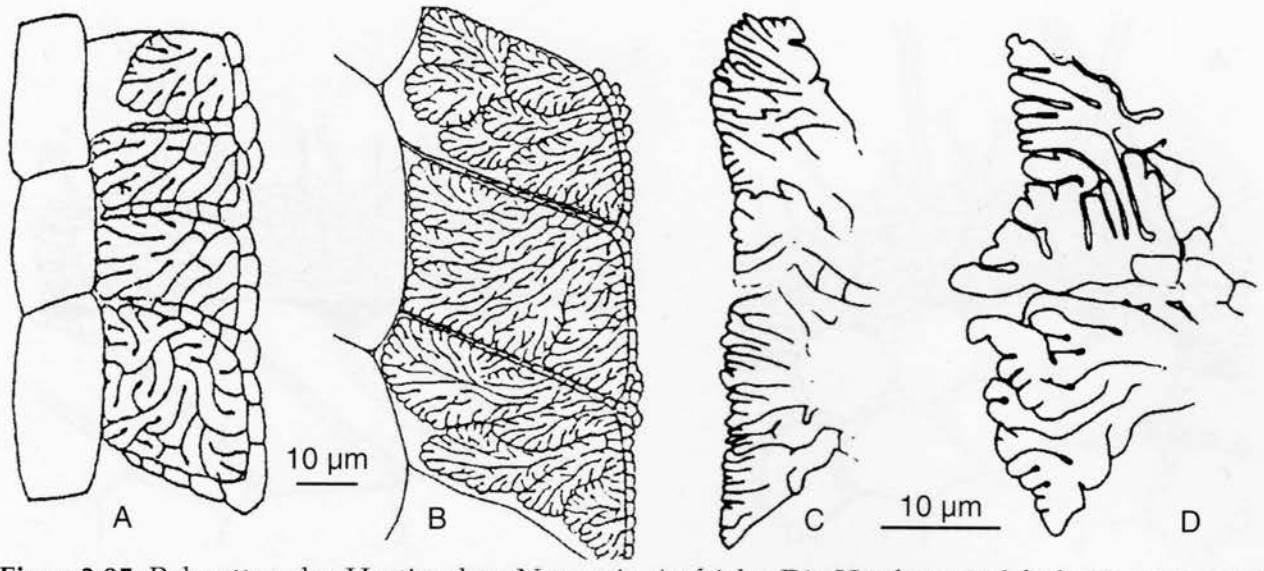


Figur 3.94: Plectologische Struktur des Mantels der Ektomykorrhiza von *Eucalyptus* der Figur 3.92. Der Mantel trägt abziehende Hyphen und kopfige Cystiden oder Toxocysten. **A**: Querschnitt. **B**: Längsschnitt. **C**: Aufsicht der Oberfläche. **D**: Mittlere Lage. **E**: Untere Fläche in Kontakt mit der Wurzelepidermis. Nach Chilvers 1968, verändert.

Figure 3.94: Plectological structure of the mantle of the ectomycorrhiza of *Eucalyptus* of figure 3.92. The mantle bears cystidia or toxocysts and emanating hyphae. **A**: Cross section. **B**: Longitudinal section. **C**: Surface view; **D**: Main tissue; **E**: Inner surface in contact with the root epidermis.

weder dicht verflochten und als fädige Strukturen erkennbar, oder sie sind kurzzellig und durch gegenseitigen Druck vieleckig geworden. Tiefere Schichten des Mantels zeigen oft mehrere verschiedene plectologische Strukturen (Fig. 3.94, 3.98). Im Mantelgeflecht und in den Rhizomorphen liegen oft deuteroplasmatische Hyphen, z. B. Laticiferen.

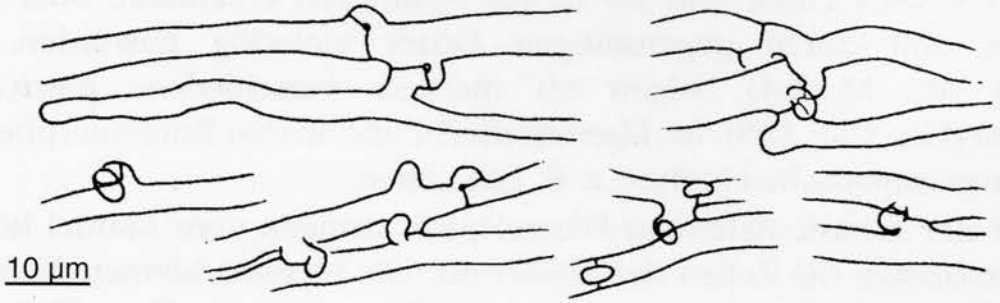
Hinter der meristematischen Wurzelspitze dringen vom Mantel her einige Hyphen zwischen die Zellen der Epidermis. Die Hyphen können die äusseren Wurzelzellen auf allen Seiten ganz einhüllen, so dass diese Zellen keine Verbindung mit dem Wurzelgewebe mehr haben. Trotzdem scheinen sie einen regen Stoffwechsel zu besitzen. Die Hyphen bilden in der Wurzelepidermis ein räumliches Netzwerk, das nach dem Forstfachmann und Phytopathologen



Figur 3.95: Palmetten des Hartigschen Netzes in Aufsicht. Die Hyphen sind fächerig verzweigt, dicht aneinander gedrängt, vielkernig und spärlich septiert. **A**: *Betula;* **B**: *Corylus;* nach Mangin 1910. **C**: *Laccaria amethystina/Fagus silvatica.* **D**: *Lactarius subdulcis/Fagus silvatica;* nach Brand & Agerer 1986.

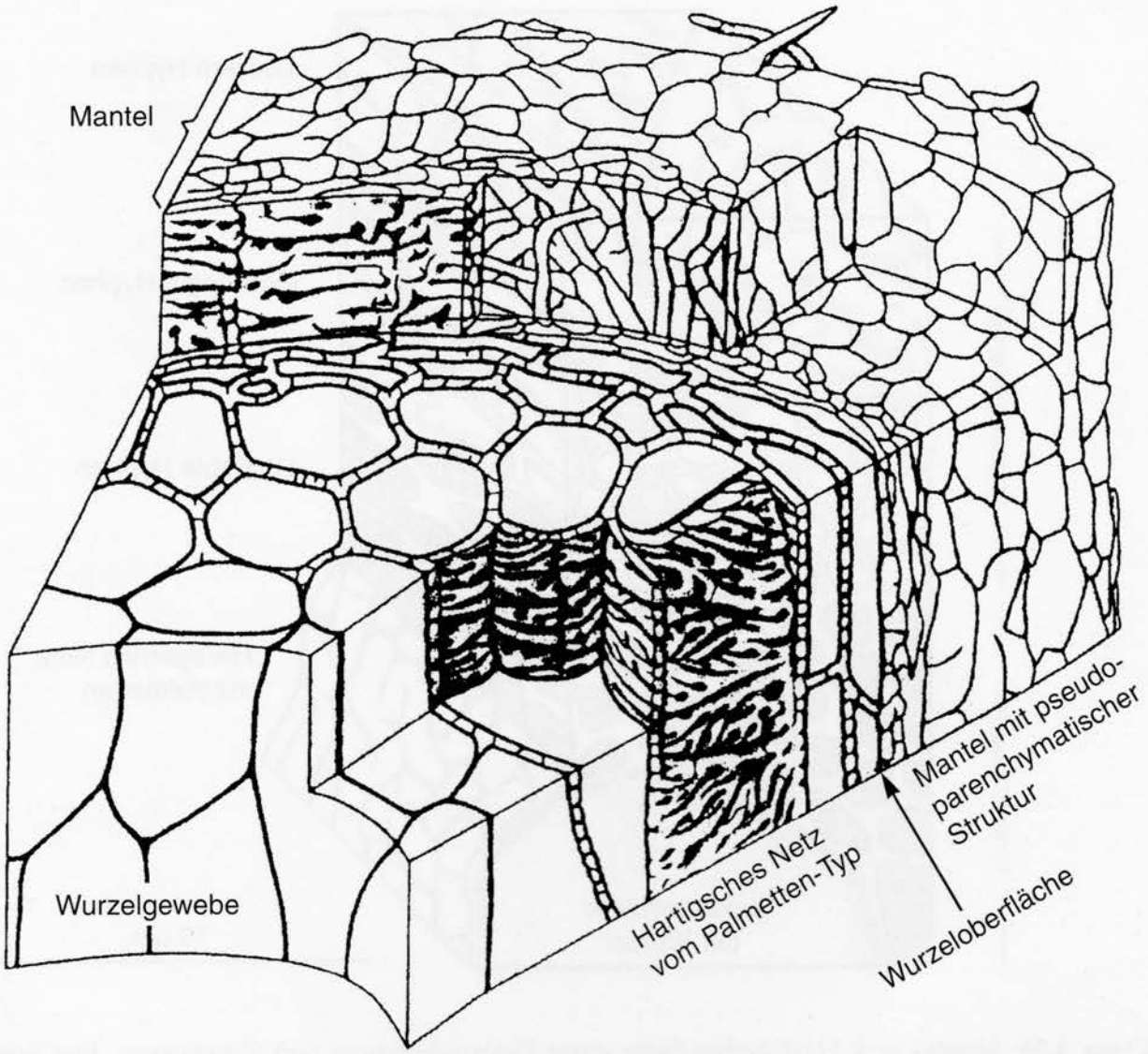
Figure 3.95: "Palmettes" of Hartig nets in surface view. The hyphae are profusely branched, densely crowded in a fan-like fashion, multinucleate and sparsely septate. **A**: *Betula;* **B:** *Corylus;* **C**: *Laccaria amethystina/Fagus silvatica.* **D**: *Lactarius subdulcis/Fagus silvatica.*

Theodor Hartig benannt ist. Hartig hatte dieses Netz zwar beschrieben, aber nicht als Hyphen erkannt. Das **Hartigsche Netz** dehnt sich nicht über die Wurzelspitze aus, auch wenn diese von einem Mantel bedeckt ist. In der Regel beschränken sich die Hyphen auf den Raum zwischen den Zellen; nur ausnahmsweise kommt es vor, dass einzelne Hyphen ein wenig in die Wurzelzellen eindringen. Das Hartigsche Netz ist der Ort des Stoffaustausches zwischen Pflanze und Pilz. Es dringt bis zur Endodermis der Wurzel vor, wo es aufgehalten wird. Nur in wenigen Fällen, zum Beispiel bei *Fagus silvatica/Lactarius vellereus,* besteht das Hartigsche Netz aus "einzelnen, wenig verzweigten und grosslumigen Hyphen, die nur ein lockeres, unregelmässiges Netz um die äusseren Rindenzellen formen" (AGERER & al. 1986). Meist aber schliessen sich die Hyphen im Hartigschen Netz zu **Palmetten** zusammen



Figur 3.96: Kontaktschnallen der Ektomykorrhiza *Picea abies/Cortinarius obtusus.* Nach Agerer 1987b.

Figure 3.96: "Contact clamps" of emanating hyphae of the ectomycorrhiza *Picea abies/Cortinarius obtusus.*

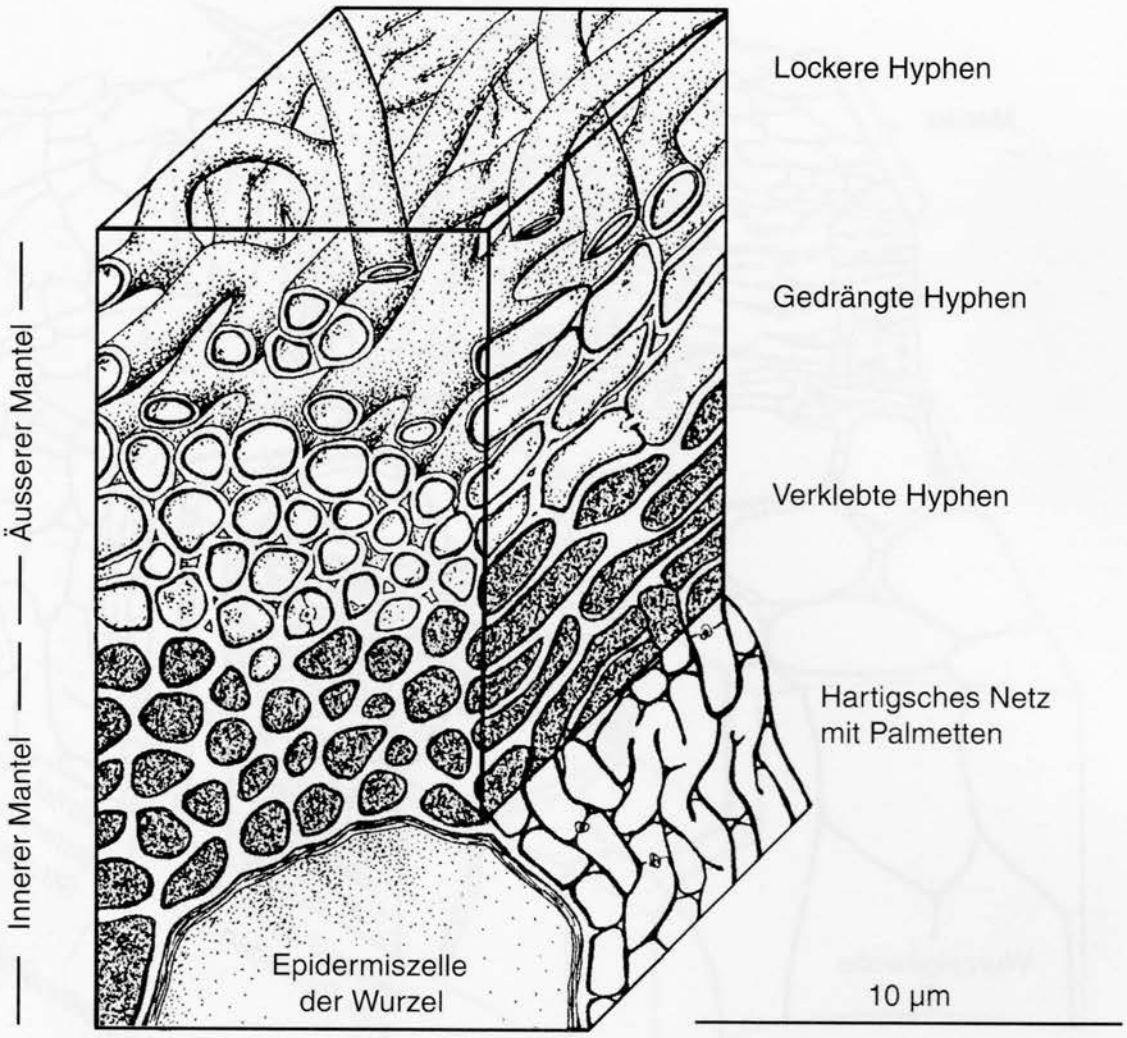


Figur 3.97: Blockdiagramm einer Ektomykorrhiza, die Geflechte in verschiedenen Ansichten zeigend. Der Mantel hat eine pseudoparenchymatische Struktur, aber die innersten Schichten nahe der Wurzeloberfläche (Pfeil) sind hyphig geflochten. Nach Blasius & al., 1986, verändert.

Figure 3.97: Diagram of an ectomycorrhiza showing the tissues in different views. The main body of the sheath has a pseudoparenchymatous structure, whereas the inner layers of the mantle near the root surface (arrow) are woven from filamentous hyphae.

("palmettes", MANGIN 1910). In Flächenansicht zeigen sich die Palmetten als eine lückenlose Schicht zusammengeschlossener, oft fächerförmig verzweigter Hyphen (Fig. 3.95, 3.97, 3.104). KOTTKE & OBERWINKLER (1986) haben als erste gezeigt, dass die Palmetten vielkernig sind.

Die von der Manteloberfläche abziehenden Hyphen und Rhizomorphen mancher Ektomykorrhizen der Blätterpilzgattungen *Cortinarius* (Untergattungen *Telamonia* und *Leprocybe*) und *Dermocybe* (oft auch als Untergattung von *Cortinarius* geführt) auf *Picea abies* zeigen eigenartige **"Kontaktschnallen"** (AGERER 1987a,b), die an die Schnallen der Hyphenbrücken der Hyphenfusionen erinnern (S. 140-142). Die biologische Rolle dieser Kontaktschnallen ist unbekannt. Einige solche Schnallen sind in der Figur 3.96 abgebildet.



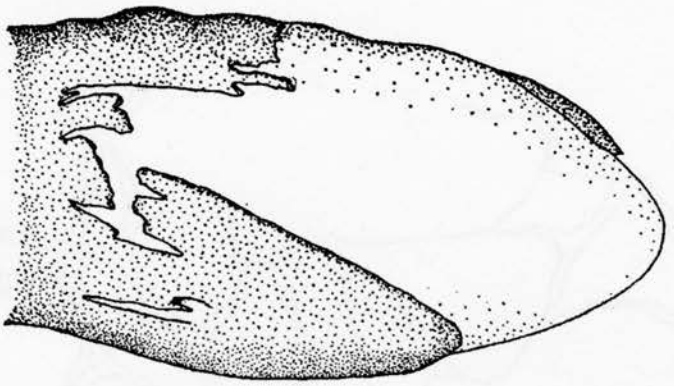
Figur 3.98: Mantel und Hartigsches Netz einer Ektomykorrhiza von *Pseudotsuga*. Von aussen nach innen verändert sich die plectologische Struktur des Mantels von einem lockeren Geflecht zu einer verklebten Masse. Nach Strullu 1979, aus Strullu 1985.

Figure 3.98: Mantle and Hartig net of an ectomycorrhiza of *Pseudotsuga*. From the outer to the inner parts the pletcological structure of the mantle changes from free hyphae to a cartilaginous mass of glued hyphae.

Cortinarius venetus und *Russula xerampelina* zeigen in den Hyphen um den Mykorrhizamantel kleine, mit Eisen-Karminessigsäure stark färbbare Körnchen, die AGERER (1986, 1987b) **"siderophile Grana"** nennt. Ob diese mit den siderophilen Grana der *Lyophyllum*-Basidie identisch sind, ist noch unbekannt, da noch keine elektronenoptischen Untersuchungen gemacht worden sind.

Entwicklungsphasen - Jede einzelne Ektomykorrhiza eines Wurzelsystems hat eine Lebensdauer von etwa 1-3 Jahren. Im Laufe dieser Zeit ändert sich deren Anatomie. Die Entwicklung durchläuft verschiedene Stadien, und es gibt aktive und passive Phasen, die je etwa 1-2 Monate dauern (DOWNES & al. 1992).

Die Infektion der Wurzel findet immer hinter der Wurzelspitze statt, dort wo sich voll ausgereifte Epidermiszellen befinden (KOTTKE & OBERWINKLER



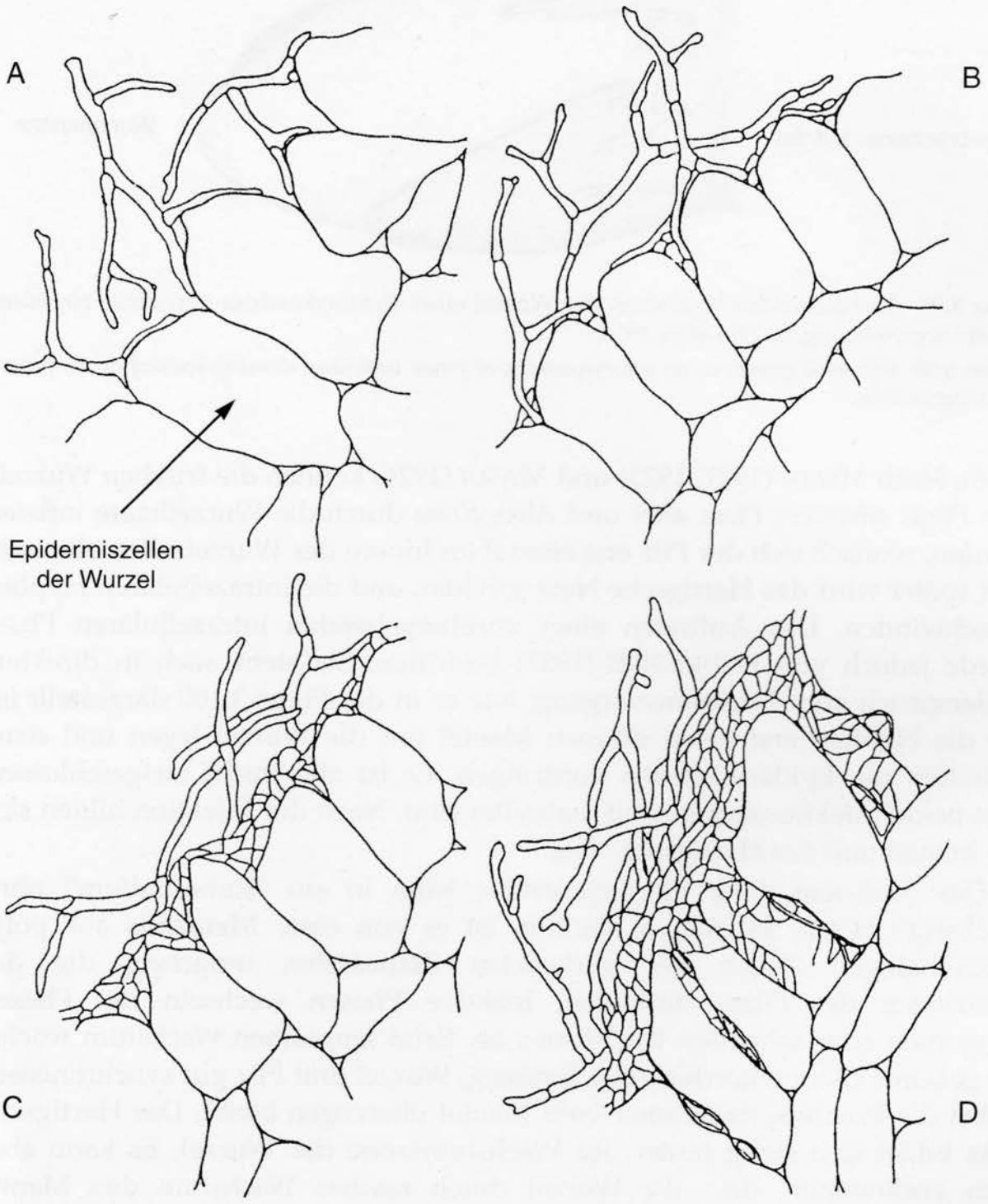
Figur 3.99: Ausbrechendes Wachstum der Wurzel einer Ektomykorrhiza von *Pinus virginiana*. Lupenvergrösserung. Nach Kelley 1950.

Figure 3.99: Renewed growth of an ectomycorrhiza of *Pinus virginiana* showing splitting of the mantle. Low magnification.

1986). Nach MELIN (1921, 1923) und MASUI (1926) können die frischen Wurzeln von *Pinus silvestris, Picea abies* und *Abies firma* durch die Wurzelhaare infiziert werden, wonach sich der Pilz erst einmal im Innern der Wurzelzellen einnistet. Erst später wird das Hartigsche Netz gebildet, und die intrazellulären Hyphen verschwinden. Das Auftreten einer vorübergehenden intrazellulären Phase wurde jedoch von ENDRIGKEIT (1937) bestritten. Sie steht auch in direktem Widerspruch zum Infektionsvorgang, wie er in der Figur 3.100 dargestellt ist, wo die Hyphen erst einen dünnen Mantel um die Wurzel legen und dann zwischen die Epidermiszellen vordringen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass beide Infektionstypen weit verbreitet sind. Nach der Infektion bilden sich der Mantel und das Hartigsche Netz.

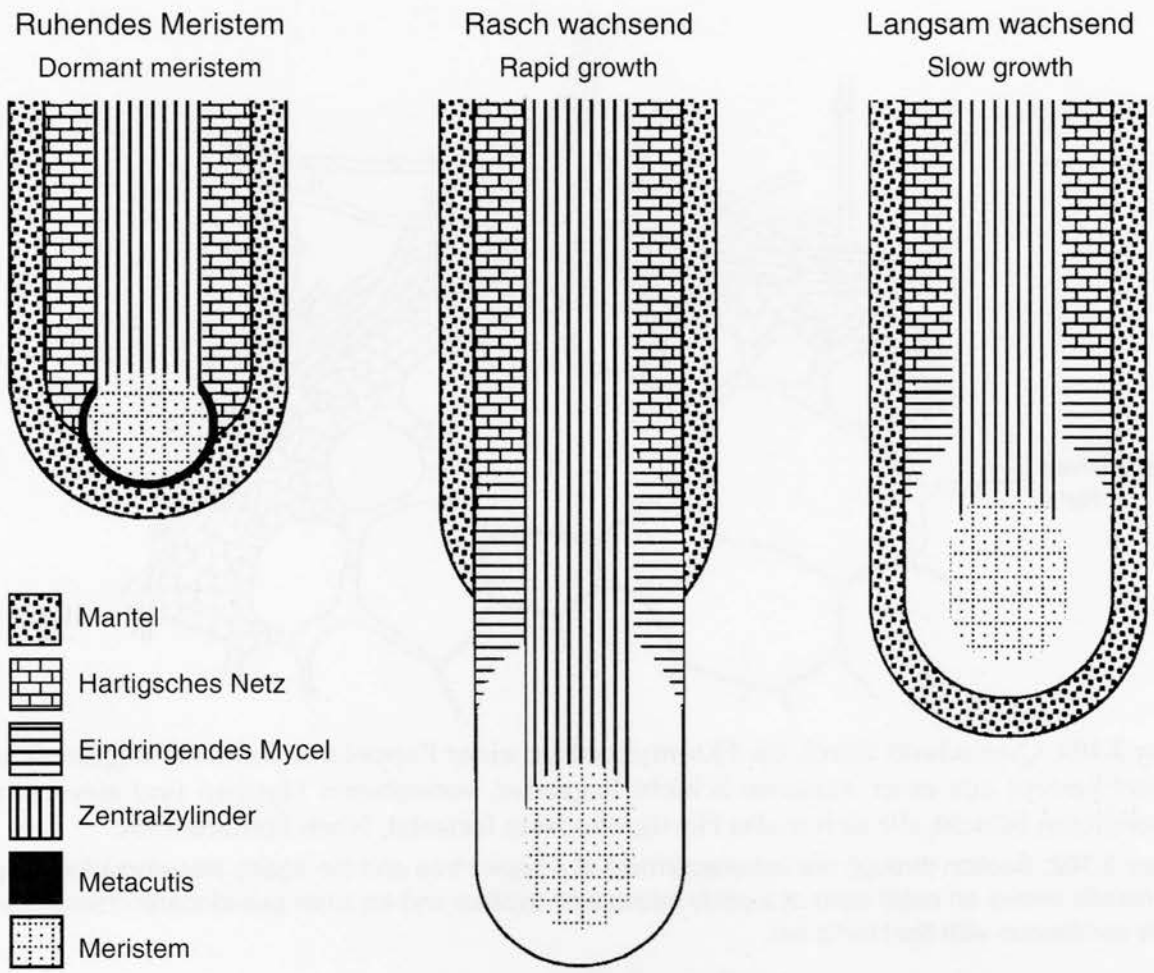
Das Meristem einer Ektomykorrhiza kann in ein "Ruhestadium" ohne Wachstum treten. In diesem Stadium ist es von einer **Metacutis** aus polyphenolhaltigen Zellen mit verkorkten Zellwänden umgeben, die das Vordringen des Pilzes aufhalten. Inaktive Phasen wechseln mit Phasen langsamen oder schnellen Wachstums ab. Beim langsamen Wachstum wächst die gesamte Ektomykorrhiza gleichmässig, Wurzel und Pilz gut synchronisiert, wobei die Wurzelspitze immer vom Mantel überzogen bleibt. Das Hartigsche Netz bildet sich stetig hinter der Wachstumszone der Wurzel. Es kann aber auch vorkommen, dass die Wurzel durch rasches Wachstum den Mantel durchbricht und davonwächst (Fig. 3.99, 3.101). Der Mantel wächst langsamer oder überhaupt nicht. Die ausbrechende Wurzel wird von Hyphen infiziert, die vom alten Mantel auswachsen, und wohl auch von Pilzen, die im Substrat vorhanden sind. Nach etwa 1-3 Jahren stirbt der Mantel, und seine Hyphen werden von Bodenpilzen befallen.

Benennung der Ektomykorrhizen - Es wurden sehr viele Mykorrhizen beschrieben, ohne dass der Pilz identifiziert werden konnte. Falls Wirtspflanze



Figur 3.100: Entwicklungsstadien der Mantelbildung einer Ektomykorrhiza *Betula pendula/Paxillus involutus* in vitro. Hyphen wachsen auf die Wurzeloberfläche zu (A), sammeln sich in den oberflächlichen Interzellularräumen (B), bilden den Mantel (C) und das Hartigsche Netz (D). Nach Grellier & al. 1984, aus Strullu 1985.

Figure 3.100: Development of the ectomycorrhiza *Betula pendula/Paxillus involutus* in vitro. Hyphae grow on the surface of the root (A), accumulate in the superficial intercellular spaces (B), form the mantle (C) and the Hartig net (D).

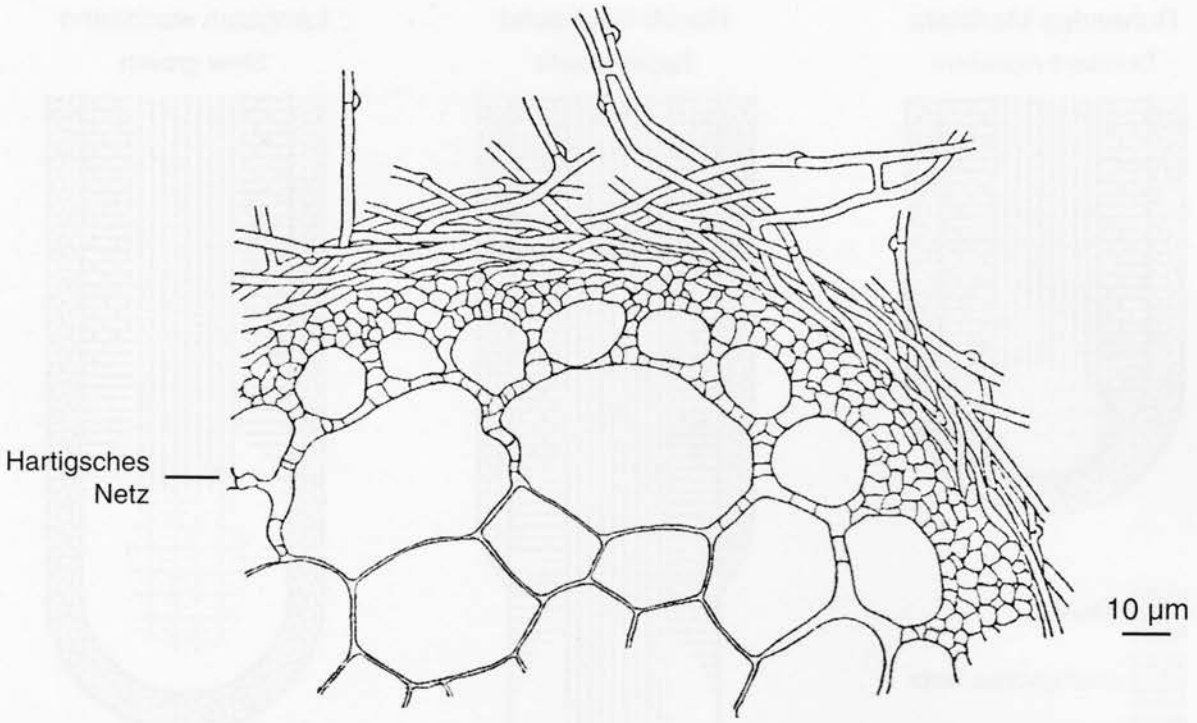


Figur 3.101: Verschiedene Zustände einer Ektomykorrhiza. Bei **ruhendem Meristem** wächst weder die Wurzel noch der Mantel. Das Wurzelmeristem ist von der Metacustis umgeben und wird dadurch vor einem Eindringen des Pilzes geschützt. Beim **raschen Wachstum** durchbricht die Wurzel den Mykorrhizamantel, wird aber kurz hinter seiner Spitze neu verpilzt. Die eindringenden Hyphen stammen vom Mantel oder aus dem Substrat. Der Mantel wächst langsam nach. Beim **langsamen Wachstum** verlängern sich Wurzel und Hyphenmantel in synchroner Weise. In Anlehung an Kottke & Oberwinkler 1986.

Figure 3.101: Different phases in the life of an ectomycorrhiza. When the meristem is **dormant** there is neither root growth nor sheath growth. The meristem is protected from hyphal invasion by the metacutis consisting of cells filled with tannins and surrounded by suberized cell walls. During **rapid growth** the root tip escapes from the mantle but is mycorrized by hyphae from the mantle or from the substrate. The mantle grows more slowly. During **slow growth** the root tip and the mantle grow in a synchronized fashion.

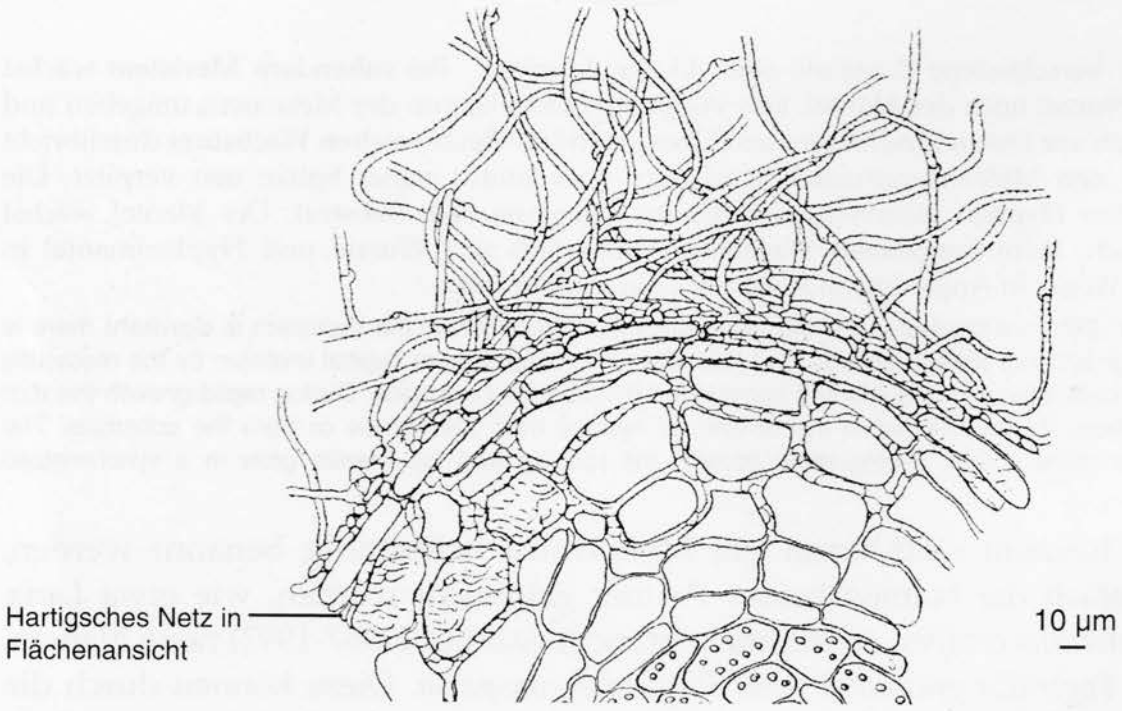
und Pilz bekannt sind, kann die Mykorrhiza vollständig benannt werden, indem einfach die Namen beider Partner gebraucht werden, wie etwa *Larix decidua/Boletinus cavipes.* Andernfalls braucht AGERER (1987-1992) neue Namen, wie etwa *Fagirhiza granulosa* oder *Piceirhiza conspicua.* Diese können durch die vollständige Bezeichnung ersetzt werden, sobald der Pilz identifiziert wird. So zeigte es sich, dass die *Fagirhiza granulosa* = *Fagus silvatica/Russula fellea* ist (AGERER 1987-1992).

Drei weitere Beispiele – *Populus/Hebeloma longicaudum* (ein Blätterpilz). Der Mantel besteht aus einer äusseren Schicht liegender, verwobener Hyphen und



Figur 3.102: Querschnitt durch die Ektomykorrhiza einer Pappel mit *Hebeloma longicaudum*. Der Mantel besteht aus einer äusseren Schicht liegender, verwobener Hyphen und einer inneren, kleinzelligen Schicht, die sich in das Hartigsche Netz fortsetzt. Nach Fontana 1961.

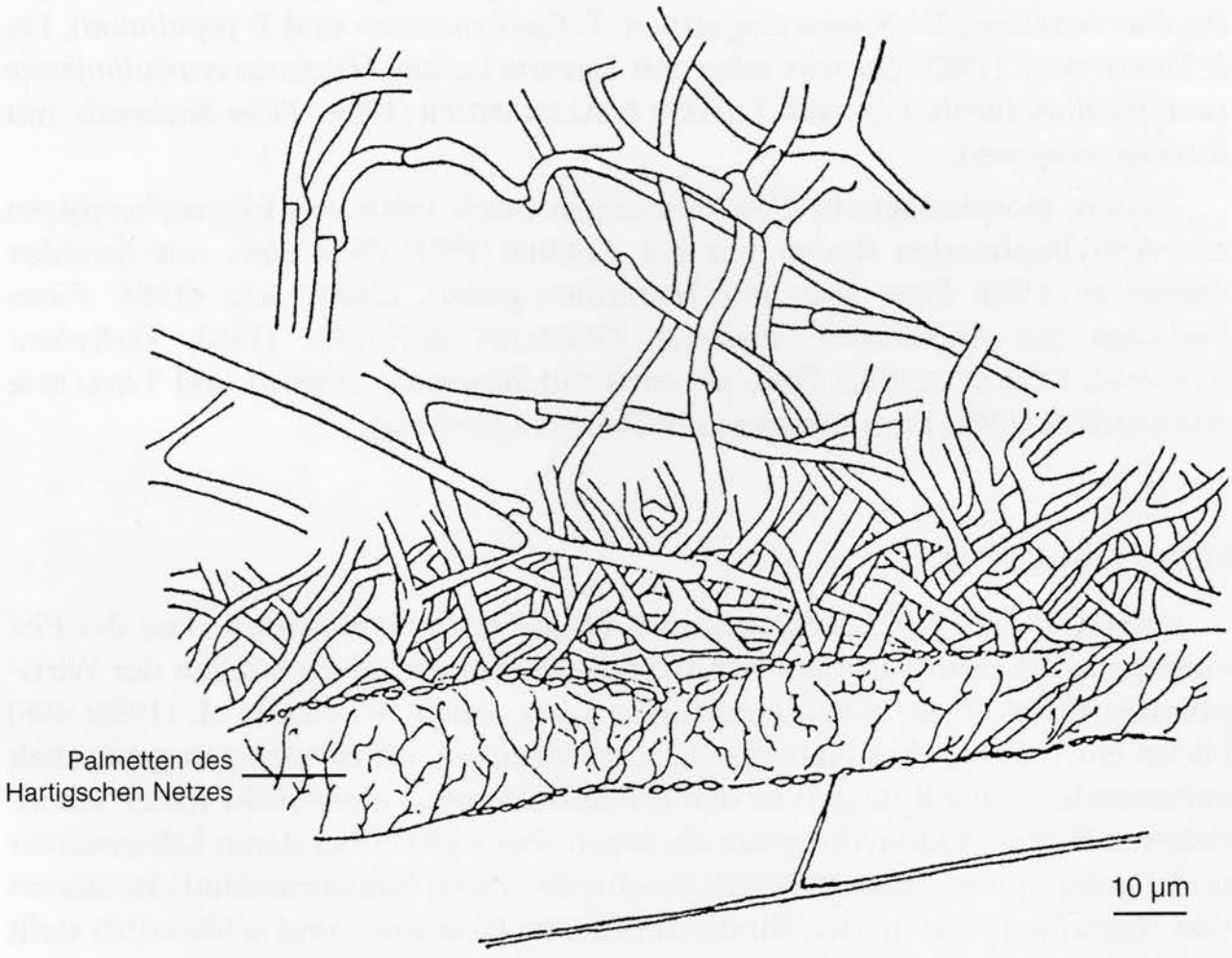
Figure 3.102: Section through the ectomycorrhiza of a poplar tree and the agaric *Hebeloma longicaudum*. The mantle shows an outer layer of loosely interwoven hyphae and an inner pseudoparenchymatous layer that is continuous with the Hartig net.



Figur 3.103: Ektomykorrhiza von *Pinus strobus* mit dem Krustenpilz *Amphinema byssoides*. Der sehr dünne und kleinzellige Mantel ist von einem lockeren Hyphenfilz umgeben. Das Hartigsche Netz dringt 4-5 Zellschichten tief in die Wurzel. Nach Fassi & De Vecchi 1962, verändert.

Figure 3.103: Ectomycorrhiza of *Pinus strobus* with the crust fungus *Amphinema byssoides*. The very thin pseudoparenchymatous mantle is surrounded by a loose weft of hyphae. The Hartig net penetrates 4-5 cell layers deep into the root.

einer inneren, kleinzelligen Schicht, die sich in das Hartigsche Netz fortsetzt. Vom Mantel ziehen zahlreiche "Kommunikationshyphen" weg, die nicht zu Strängen vereint sind (Fig. 3.102). Diese Kommunikationshyphen nehmen Wasser und Mineralsalze vom Boden auf und ersetzen die Wurzelhaare. Ähnlich ist auch die Mykorrhiza *Pinus strobus/Amphinema byssoides* (ein Krustenpilz) gebaut. Die kleinzellige, pseudoparenchymatische Mantelschicht ist sehr dünn und von einem lockeren Hyphenfilz umgeben. Das Hartigsche Netz dringt 4-5 Zellschichten tief in die Wurzelepidermis ein und bildet um jede Zelle Palmetten (Fig. 3.103). Die Figur 3.104 stellt einen tangentialen Längsschnitt durch die Blätterpilzmykorrhiza *Populus nigra/Lepista nuda* dar, der die Palmetten des Hartigschen Netzes besonders deutlich zeigt.



Figur 3.104: Tangentialer Längsschnitt der Ektomykorrhiza *Populus nigra/Lepista nuda*. Der Mantel besteht aus einem dichten Hyphenfilz. Der Schnitt zeigt die Palmetten der ersten Zellschicht der Wurzelepidermis. Nach Fontana 1961, verändert.

Figure 3.104: Tangential longitudinal section through the ectomycorrhiza *Populus nigra/Lepista nuda*. The mantle consists of densely interwoven hyphae. The "palmettes" of the Hartig net around the first layer of the epidermal cells are shown.

Neuere morphologische Beschreibungen (nach 1980) von Ektomykorrhizen mit Blätterpilzen finden wir bei AGERER (1986: *Picea abies* mit *Lactarius deterrimus, L. picinus, Russula ochroleuca* und *R. xerampelina;* 1987: *Picea abies* mit *Cortinarius obtusus* und *C. venetus*), ALEXANDER (1981: *Picea sitchensis* mit *Lactarius rufus*), BOUGHER & MALAJCZUK (1991: *Eucalyptus diversicolor* und *E. marginata* mit *Descolea maculata*), BRAND & AGERER (1986: *Fagus silvatica* mit *Lactarius subdulcis, L. vellereus* und *Laccaria amethystina*), DEBAUD & al. (1981: *Dryas octopetala* mit *Hebeloma alpinum* und *H. marginatum*), GODBOUT & FORTIN (1983: *Alnus crispa* und *A. rugosa* mit *Cortinarius* spec., *Hebeloma crustuliniforme, Laccaria laccata, Leccinum holopus, L. subleucophaeum* und *Paxillus involutus;* 1984: *Populus tremuloides* mit *Amanita brunnescens, A. citrina, A. flavoconia, A. muscaria, Cortinarius alboviolaceus, C.* cf. *subporphyropus, Hebeloma crustuliniforme, H. cylindrosporum, H. mesophaeum, H.* cf. *velutipes, Laccaria bicolor, Lactarius hibbardae, L. pubescens, Leccinum aurantiacum, L. griseonigrum, L. holopus, L. insige, Paxillus involutus, Tricholoma cingulatum, T. flavobrunneum* und *T. populinum*), LEI & DEXHEIMER (1987: *Quercus robur* mit *Laccaria laccata, Hebeloma crustuliniforme* und *Paxillus involutus*) und TAYLOR & ALEXANDER (1989: *Picea sitchensis* mit *Russula aeruginea*).

Neuere morphologische Beschreibungen (nach 1980) von Ektomykorrhizen mit Aphyllophoralen finden wir bei AGERER (1991: *Picea abies* mit *Sarcodon imbricatus;* 1993: *Picea abies* mit *Hydnellum peckii*), DANIELSON (1984: *Pinus banksiana* mit *Amphinema byssoides*), GODBOUT & FORTIN (1983: *Thelephora terrestris*), KÖLJALG (1992: *Pinus silvestris* mit *Tomentella crinalis*) und TAYLOR & ALEXANDER (1991: *Picea sitchensis* mit *Tylospora fibrillosa*).

Ektendomykorrhiza

Sowohl MELIN (1921, 1923) als auch MASUI (1926) berichteten, dass der Pilz einer jungen Ektomykorrhiza vorübergehend in die Epidermiszellen der Wirtspflanze (*Pinus, Picea, Abies*) eindringen kann. Auch AGERER & al. (1986: 498) bilden ein "Hartigsches Netz mit bläschenförmigen, oft zu wenigen gebüschelt auftretenden Einstülpungen in das Rindenzellumen" einer nicht näher identifizierten Buchen-Ektomykorrhiza ab, sagen aber nichts über deren Lebensdauer und Funktion aus. AGERER (1993) beschreibt solche haustorienähnliche Blasen von *Hydnellum peckii* in den Rindenzellen von *Picea abies*, und schliesslich stellt STRULLU (1985: 165) fest, dass der Pilz der Ektomykorrhizen der Pinaceen und Betulaceen abgestorbene (vom Pilz getötete?) Wurzelzellen befällt, aber dass die Wirtszellen im Lichtmikroskop oft noch lange unbeschädigt aussehen. Zwar wurde der Begriff der «ektendotrophen Mykorrhiza» von MELIN (1923) gerade für eine Birkenmykorrhiza vorgeschlagen, aber STRULLU (1985) möchte ihn nur dann gebrauchen, wenn die infizierte Wirtszelle lebend bleibt. Dies

scheint für die Mykorrhiza von *Pinus silvestris* mit *Tomentella crinalis* der Fall zu sein, deren Mantel aber einige Monate nach der Infektion stark zurückgebildet wird (KÖLJALG 1992), und es ist sicher bei den arbutoiden und monotropoiden Ektendomykorrhizen der Fall, wie sie bei den Ericales (Ericaceen und Pyrolaceen) auftreten. Es muss allerdings gleich betont werden, dass in beiden Familien neben den beiden erwähnten Ektendomykorrhizen auch die «ericoide» Endomykorrhiza auftritt, die weder Hartigsches Netz noch Mantel zeigt (Fig. 3.90).

Die **arbutoide Ektendomykorrhiza** wurde vor allem bei den Gattungen *Arbutus* und *Arctostaphylos* (Ericaceen) untersucht. Der Mantel ist nicht pseudoparenchymatisch, sondern zeigt klar seinen Aufbau aus Hyphen, und das Hartigsche Netz ist gut entwickelt. Die langen intrazellulären Hyphen sind verzweigt und bilden Knäuel. Sie durchbrechen die Zellwand der Wirtszelle, nicht aber deren Plasmalemma. Dieses umhüllt die Hyphen allseitig und lagert eine homogene, dünne Isolierschicht auf der Hyphenwand ab. Die Pilzhyphen treten deshalb nie in direkten Kontakt mit dem Cytoplasma der Wirtszelle, auch dann nicht, wenn sie sehr tief in diese eindringen. Nach einiger Zeit werden die Hyphen von der Pilzzelle verdaut. Schöne Bilder der Mykorrhiza von *Arbutus menziesii* mit *Cortinarius zakii* wurden von ZAK (1974) veröffentlicht, und die Feinstruktur der Mykorrhiza *Arbutus unedo / Laccaria amethystina* wurde von MÜNZENBERGER & al. (1992) untersucht. Aufgrund ihrer Ergebnisse wird die arbutoide Mykorrhiza als Verbindungsglied zwischen der Ektomykorrhiza und der ericoiden Endomykorrhiza aufgefasst.

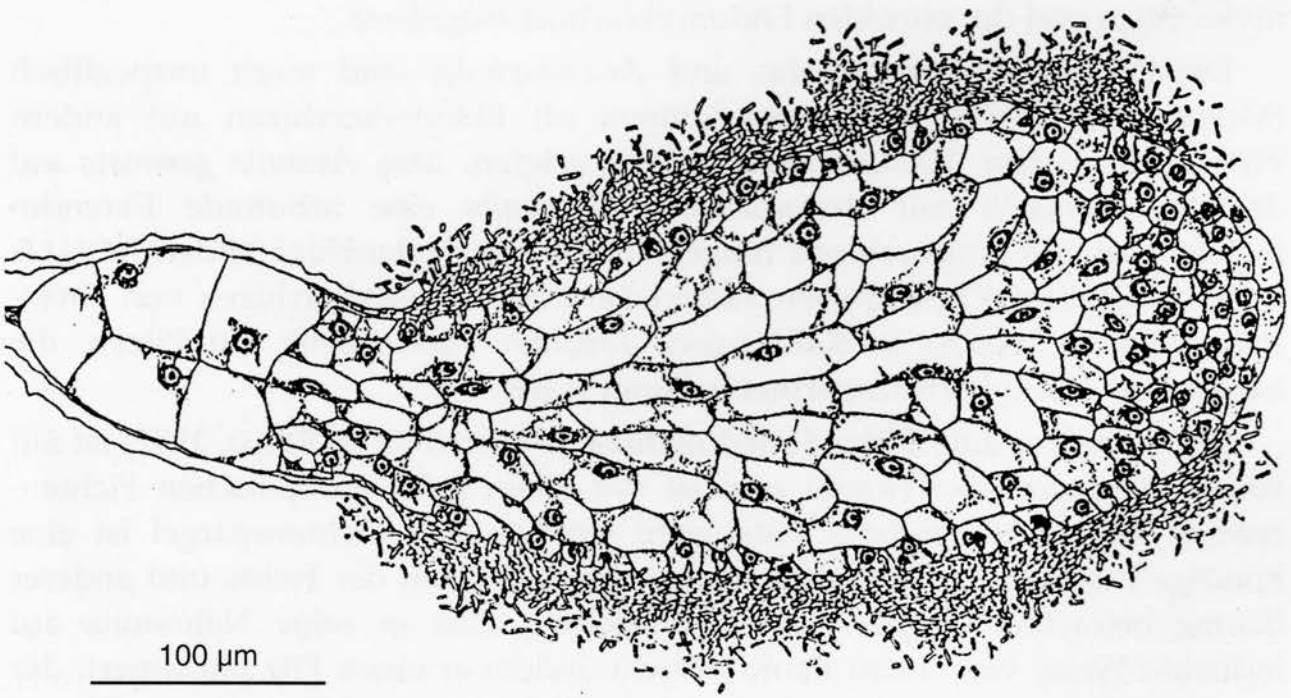
Die Pilzpartner von *Arbutus* und *Arctostaphylos* sind meist unspezifisch (MOLINA & TRAPPE 1982) und können oft Ektomykorrhizen mit andern Pflanzen eingehen. LARGENT & al. (1980) zeigten, dass *Amanita gemmata* auf den Samoa-Inseln mit *Arctostaphylos manzanita* eine arbutoide Ektendomykorrhiza, mit *Pinus contorta* hingegen eine Ektomykorrhiza bildet. ACSAI & LARGENT (1983a,b) beschrieben zahlreiche arbutoide Mykorrhizen von *Arctostaphylos* und *Arbutus* in Kalifornien, darunter auch solche mit Pilzen, die bereits als Ektomykorrhizapartner bekannt waren.

Die **monotropoide Ektendomykorrhiza** (DUDDRIDGE & READ, 1982) ist auf einige Pyrolaceen beschränkt und ist vor allem beim europäischen Fichtenspargel *Monotropa hypopitys* untersucht worden. Der Fichtenspargel ist eine krautige Pflanze ohne Chlorophyll, die erst als Parasit der Fichte und anderer Bäume betrachtet wurde. Heute ist bekannt, dass er seine Nährstoffe auf indirekte Weise von einem Baum bezieht, indem er einen Pilz parasitiert, der mit dem Baum eine Mykorrhiza bildet (BJÖRKMAN, 1960). Dieser Pilz ist wahrscheinlich ein Röhrling der Gattung *Xerocomus*.

Die *Monotropa*-Mykorrhiza wurde anatomisch eingehend von FRANCKE (1934) untersucht. Der Keimling von *Monotropa* wird bald vom Mycel des

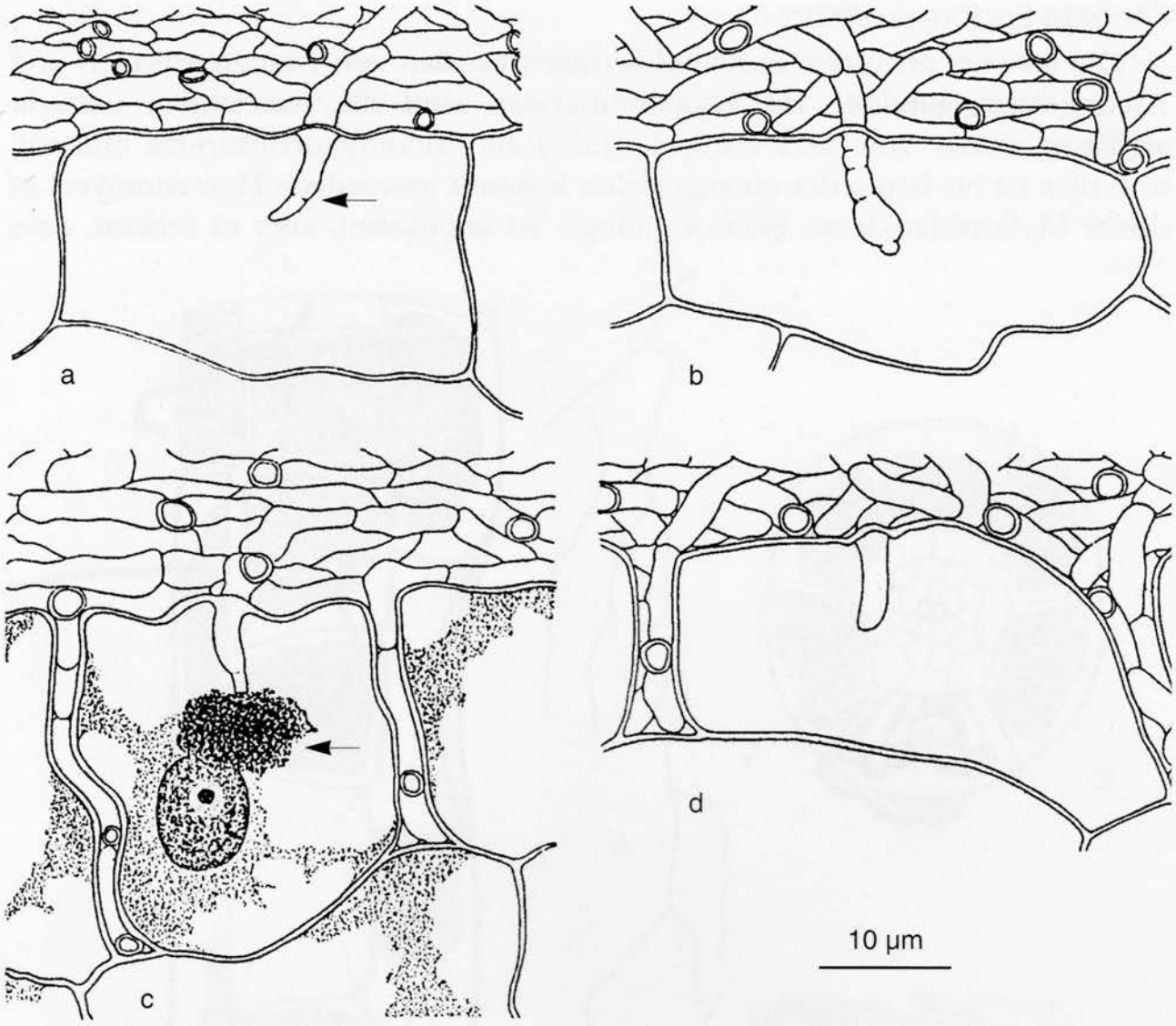
Pilzes umwachsen. Dieser Mantel ist durchschnittlich etwa 65 µm dick, lässt aber die Spitze des Keimlings frei (Fig. 3.105). Er besteht im inneren Teil aus dichteren, im äusseren aus lose verbundenen, schnallenlosen Hyphen, welche einzeln oder zu Strängen verbunden in den Boden auslaufen. Der Pilz dringt zwischen die Epidermiszellen des älteren Keimlings und der Wurzeln und bildet ein Hartigsches Netz (Fig. 3.106 c,d). Einige der inneren Mantelhyphen dringen in die Epidermiszellen ein, und zwar fast stets durch deren Aussenwand. Nur ausnahmsweise kann ein Durchbohren der radialen Wände durch die Hyphen des Hartigschen Netzes beobachtet werden. Septen sind an diesen eingedrungenen Hyphen nicht zu erkennen. Niemals hat FRANCKE zwei oder mehrere Hyphen in einer Zelle gefunden. Sehr bald nach der Infektion erscheint die Hyphenwand durch eine Substanzauflagerung verdickt, die etwa die basale Hälfte einnimmt, während der terminale Teil frei aus dieser Scheide hervorragt (Fig. 3.106 a). Die eindringende Hyphe schwillt terminal an, platzt und entlässt einen Tropfen Pilzcytoplasma in die *Monotropa*-Zelle. Dieses Plamsa wird restlos verdaut und dient so der Ernährung der *Monotropa* (Fig. 3.106 b,c).

Die Hyphen des Mantels sowie des Hartigschen Netzes sind 3,5 - 5,5 µm dick und zeigen schnallenlose Septen in regelmässigen Abständen von etwa 50 µm. Junge Hyphen lassen nach Fixierung und Färbung deutlich Kernpaare erkennen, während in den älteren Hyphen die Kernzahl durch sekundäre



Figur 3.105: Keimling von *Monotropa hypopitys* mit dichtem Hyphenmantel eines Röhrlings der Gattung *Xerocomus*. Die Spitze des Keimlings bleibt frei. Nach Francke 1934.

Figure 3.105: Germling of *Monotropa hypopitys* surrounded by a dense mantle of hyphae of a species of the bolete genus *Xerocomus*.



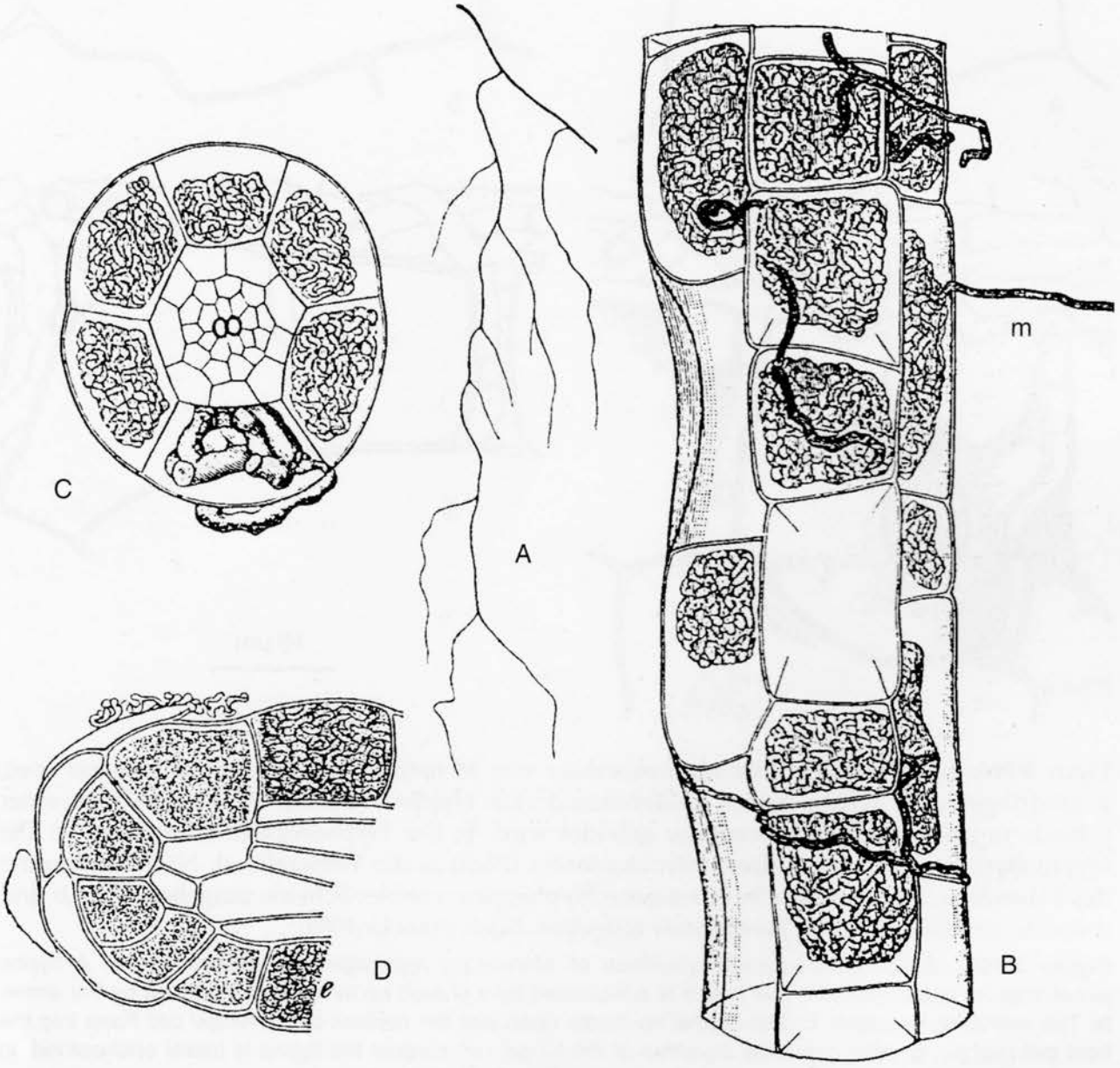
Figur 3.106: Monotropoide Ektendomykorrhiza von *Monotropa hypopitys* mit *Xerocomus* spec. **a**: Eindringen einer Hyphe in eine Epidermiszelle. Die Hyphe ist bis zur Marke (Pfeil) von einer Scheide umgeben, die von *Monotropa* gebildet wird. **b**: Die Hyphenspitze schwillt an. **c**: Die Hyphenspitze platzt und entleert Pilzcytoplasma (Pfeil) in die Wirtszelle. **d**: Nach Verdauung des Plasmaklumpens ist die eingedrungene Hyphe ganz von der Scheide umgeben. Bei a,b und d wurde der Zellinhalt mit Javelwasser aufgelöst. Nach Francke 1934.

Figure 3.106: Monotropoid ectendomycorrhiza of *Monotropa hypopitys* with *Xerocomus*. **a**: A hypha penetrates an epidermal cell. The hypha is surrounded by a sheath up to the limit indicated by the arrow. **b**: The hyphal tip enlarges. **c**: The hyphal tip bursts open and the content of the fungal cell flows into the host cell (arrow). **d**: After complete digestion of the fungal cell content the hypha is totally ensheathed. In a,b and d the cell content has been dissolved using "Eau de Javel."

Teilungen erhöht ist. Die Mykorrhiza der *Monotropa* wird also durch ein postsomatogames Mycel eines Basidiomyceten gebildet. FRANCKE (1934) hat den Mykorrhizapilz in Reinkultur isoliert und stellte eine auffallende Ähnlichkeit zwischen Kulturen von *Xerocomus badius* und denen des Pilzes der *Monotropa* fest. Farbe des Mycels, Hyphendicke, Verzweigungsart, Wachstumsgeschwindigkeit, Ausscheidung des braunen Farbstoffs und Geruch waren in beiden Fällen gleich.

Ericoide Endomykorrhiza

Die meisten ericoiden Endomykorrhizen werden von Deuteromyceten und Ascomyceten gebildet, die Hymenomyceten sind die Ausnahme. *Clavaria argillacea* wurde von SEVIOUR & al. (1973) als Endomykorrhizapilze erkannt, und dies ist bis heute der einzige sicher bekannt gewordene Hymenomycet in dieser Mykorrhizaklasse. Seine Cytologie ist unbekannt, aber es scheint, dass



Figur 3.107: **Historische Zeichnung:** Ericoide Endomykorrhiza bei *Andromeda polifolia*. **A**: Wurzel mit haardünnen Mykorrhizen, etwa natürliche Grösse. **B**: Ausschnitt einer Wurzel. In den meisten Epidermiszellen ist ein Hyphenknäuel enthalten. Bei **m** eine Mycelhyphe, die vom Mycel her auf die Wurzel gelangt und in die Zelle eindringt. **C**: Wurzel im Querschnitt; Hyphenknäuel in den Zellen der Epidermis. **D**: Längsschnitt durch die Wurzelspitze mit Wurzelhaube (links). Nach Frank 1885.

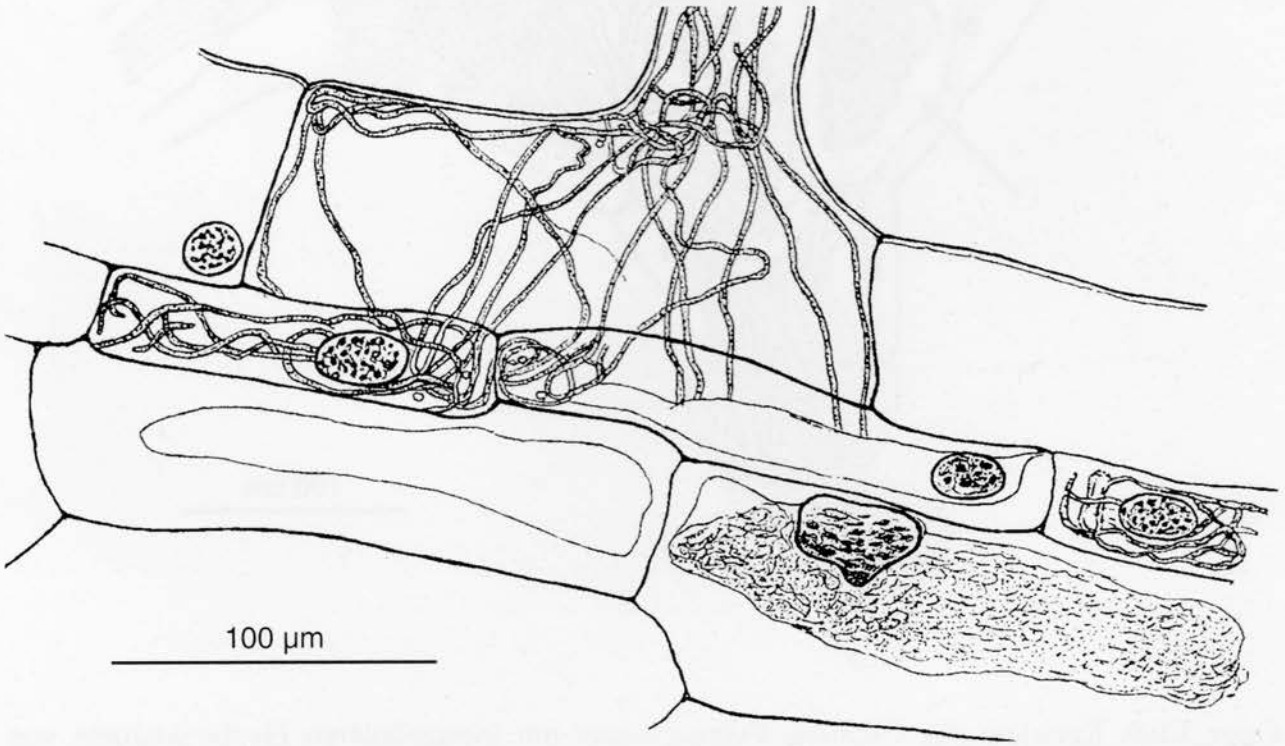
Figure 3.107: **Historical drawings** of ericoïd endomycorrhiza of *Andromeda polifolia*. **A**: Root with hair-like mycorrhizae, about natural size. **B**: Part of a root. Most cells of the epiderm contain hyphal knots. At **m** a mycelial hypha enters an epidermis cell. **C**: Cross section of a root with a hyphal knot in each cell of the epiderm. **D**: Longitudinal section through a root tip with root cap (left).

die intrazellulären Hyphen langsam verdaut werden, ohne dass es zu einem Ausfliessen des Pilzcytoplasmas kommt. Eine weitere Art, *Clavaria oronoensis*, fruktifiziert stets mit *Vaccinium*, so dass sie vielleicht auch eine ericoide Mykorrhiza bildet (PETERSEN & LITTEN 1989).

Orchideen-Endomykorrhiza

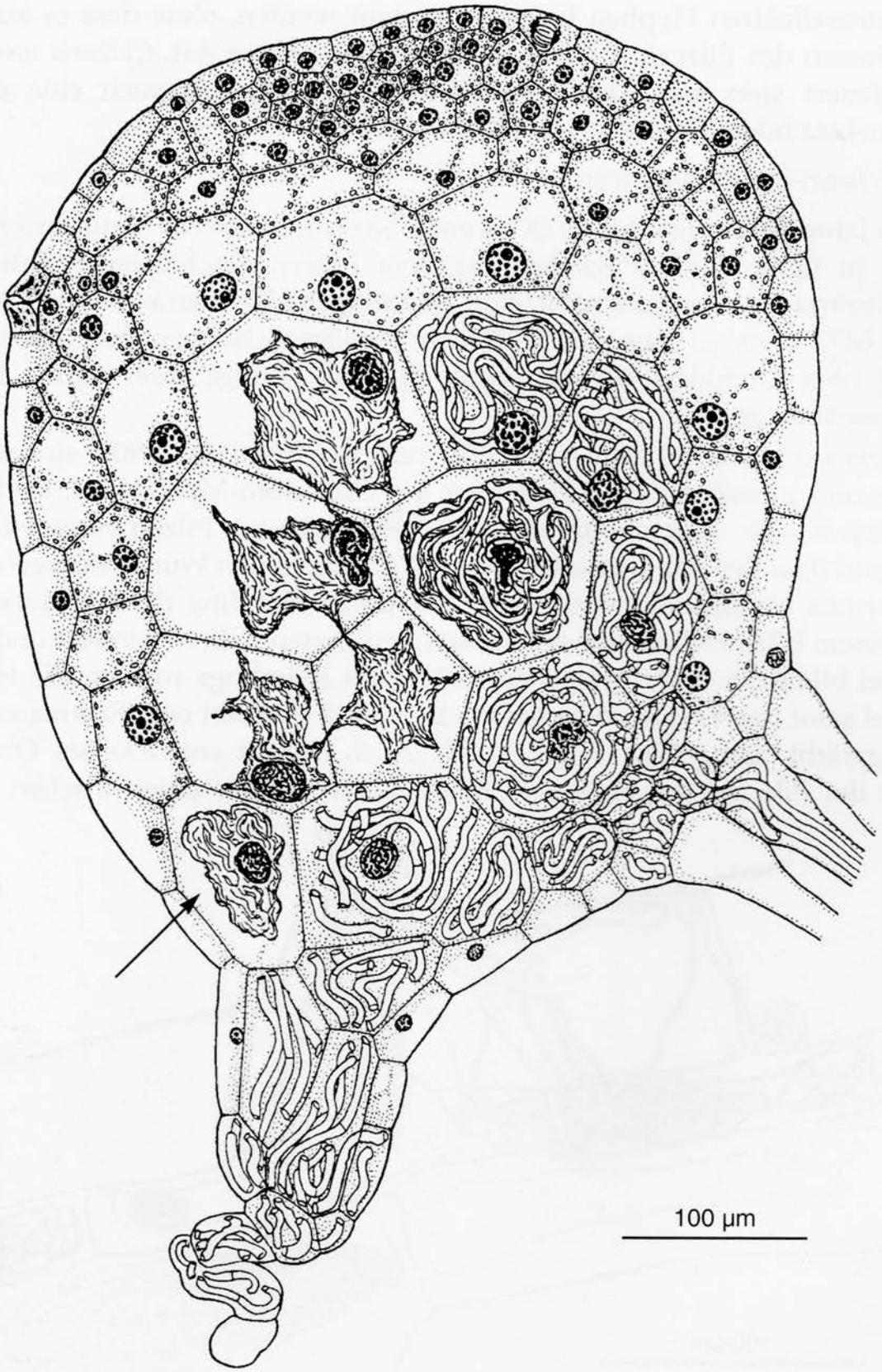
Im Jahre 1850 zeigte MÜNTER an einer Sitzung deutscher Naturforscher und Ärzte in Greifswald "Pilzfäden aus dem Innern geschlossener Zellen von *Corallorrhiza* und *Goodyera repens* vor." (Sitzungsbericht verfasst von FÜRNROHR 1850: 647). Dies ist eine der frühesten Veröffentlichungen (nur zwei Zeilen lang!) über Orchideen-Mykorrhizen, die aber infolge ihrer Kürze bald in Vergessenheit geriet.

Etwa ein halbes Jahrhundert später verfasste BERNARD (1909) eine umfangreiche und grundlegende Arbeit über die Orchideen-Mykorrhiza, in der festgehalten wurde, dass alle untersuchten Orchideen mit Pilzen vergesellschaftet sind und dass der Pilz entweder in den Wurzeln, in den Wurzelstöcken oder im Prokormus intrazellulär vorkommt. Der junge Keimling der Orchideen wird von einem Pilz befallen, der sich in den peripheren Zellen einnistet und grosse Knäuel bildet. In tiefer gelegenen Zonen des Keimlings werden die Hyphenknäuel samt den Hyphenwänden verdaut, und es bleibt eine Restmasse, meist gelb gefärbt, übrig (Fig. 3.108, 3.109). Auch in voll entwickelten Orchideen bleibt der Pilz auf gut begrenzte Zonen innerhalb der unterirdischen Organe



Figur 3.108: Intrazelluläre Hyphen einer *Rhizoctonia* in der Wurzel der Orchidee *Platanthera chlorantha*. In der Zelle rechts unten wird der Pilz verdaut. Nach Burgeff 1909.

Figure 3.108: Intracellular hyphae of a *Rhizoctonia* in the root of the orchid *Platanthera chlorantha*. In the cell at the lower right the fungus is digested.

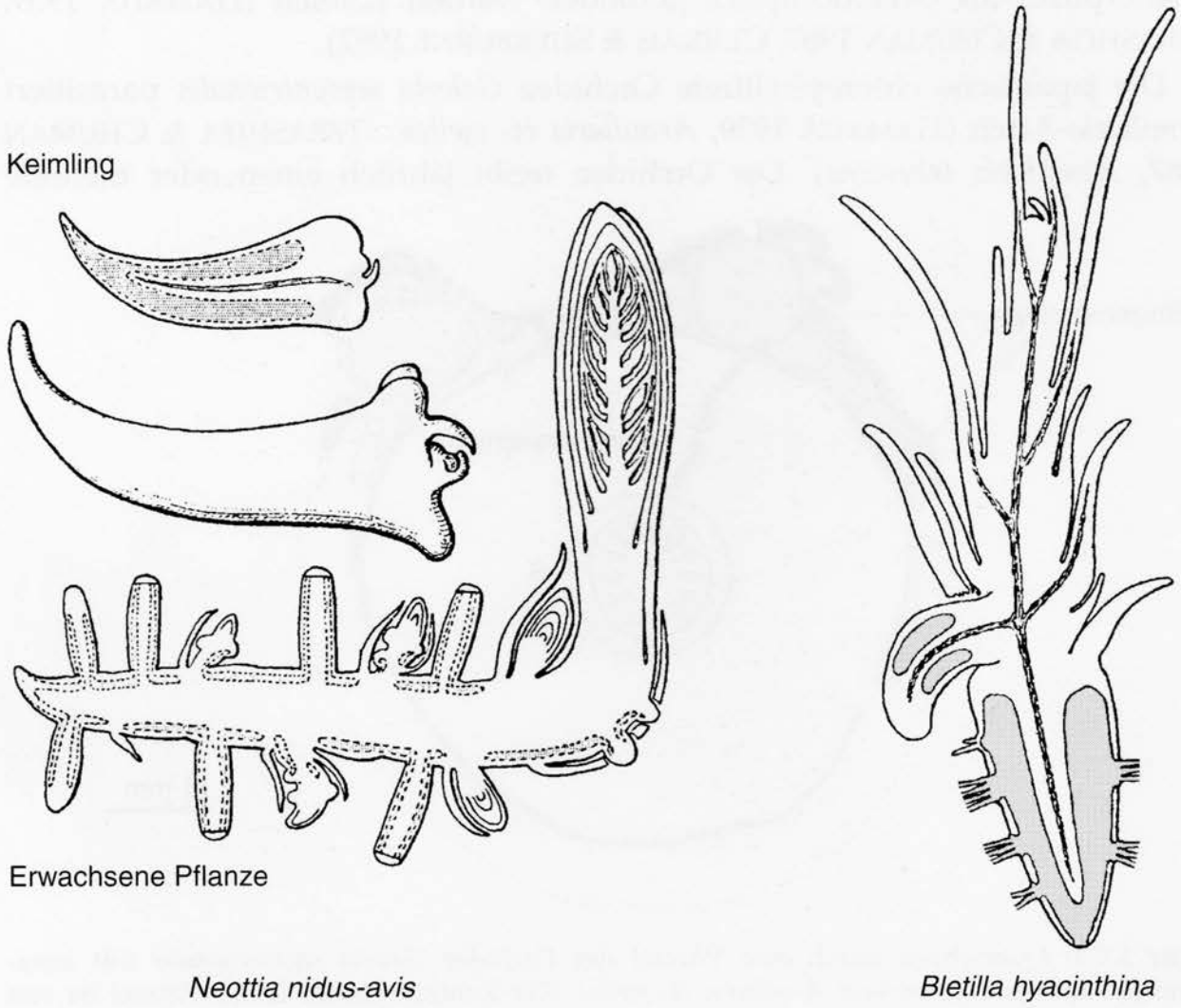


Figur 3.109: Keimling der Orchidee *Odontoglossum* mit intrazellulären Hyphenknäueln von *Rhizoctonia lanuginosa*. Hyphen auch im mittleren Wurzelhaar. In einigen Zellen wird der Pilz verdaut (Pfeil). Nach Bernard 1909.

Figure 3.109: Germling of the orchid *Odontoglossum* with intracellular hyphae of *Rhizoctonia lanuginosa*. Some hyphae also in the middle root hair. In some cells the fungus is digested by the orchid (arrow).

beschränkt (Fig. 3.110). BERNARD (1909) hat diese Pilze zur Gattung *Rhizoctonia* gestellt. In der Tat sind die meisten Orchideen-Pilze Basidiomyceten des "*Rhizoctonia*-Komplexes" und werden oft «Orchideen-Rhizoctonien» genannt. Deren Taxonomie wurde von WARCUP & TALBOT (1967, 1971, 1980) überarbeitet. Der von BURGEFF (1909) eingeführte Name *Orcheomyces* ist überflüssig.

Der von MÜNTER im Jahre 1850 in Greifswald gezeigte Pilz in *Goodyera repens* ist *Ceratorhiza goodyerae-repentis* (= *Rhizoctonia goodyerae-repentis*), dessen Basidienstadium *Ceratobasidium cornigerum* ist. Die von BERNARD (1909) eingeführte, in vielen Orchideen vorkommende *Rhizoctonia repens* wird von MOORE (1987) *Epulorhiza repens* genannt und ist das Mycelium von *Tulasnella calospora* (MILLIGAN & WILLIAMS 1988). Aus *Dactylorhiza purpurella* hat DOWNIE (1957) *Thanatephorus cucumeris (= Corticium solani, Rhizoctonia solani)* isoliert. BEYRLE & al. (1985) gelang die symbiotische Anzucht verschiedener *Dactylorhiza*-Arten in

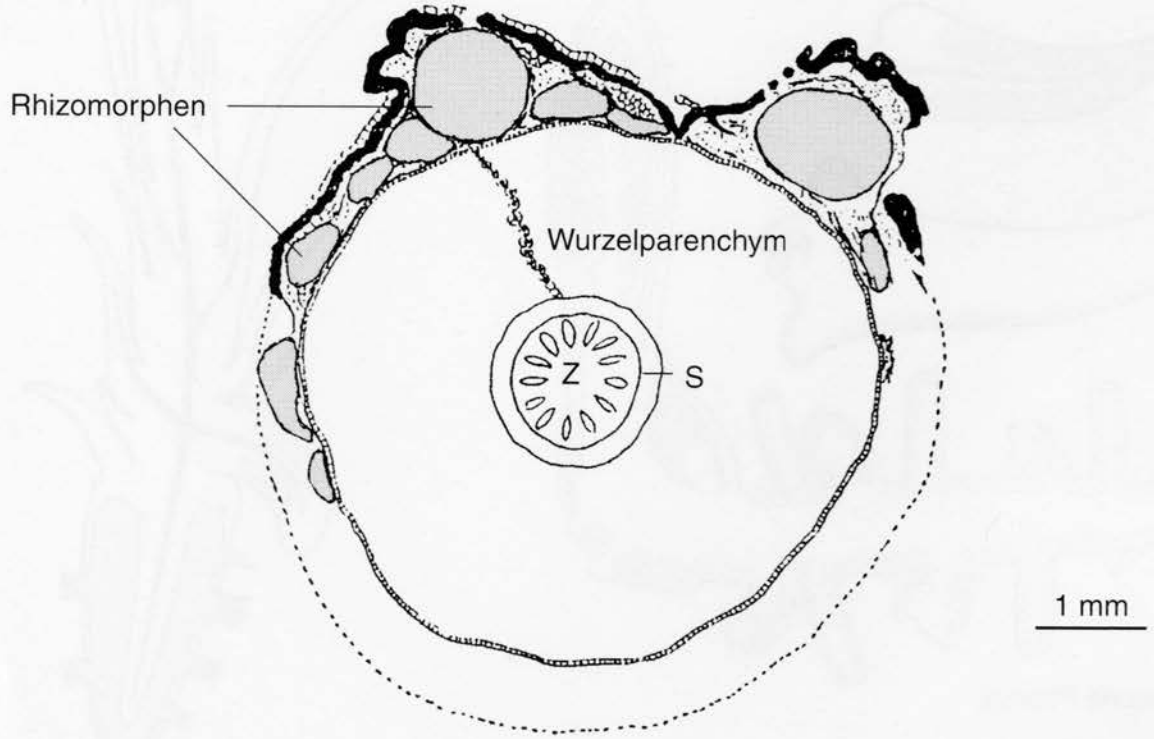


Figur 3.110: Der Pilz ist auf gut abgegrenzte Zonen (getüpfelt oder grau dargestellt) in den unterirdischen Organen der Orchideen beschränkt. Nach Bernard 1909.

Figure 3.110: The fungus is confined to well delimited zones (dashed or greyed) of the subterranean parts of the orchids.

Gegenwart von *Rhizoctonia stahlii*. Alle diese Pilze gehören zu den holobasidiaten Heterobasidiomyceten, stehen also auf der Grenze zwischen den Hymenomyceten und den "Phragmobasidiomyceten." Es überrascht deshalb nicht, dass sowohl Phragmobasidiomyceten der Gattung *Sebacina* als auch echte Hymenomyceten der Gattungen *Favolaschia, Armillaria* und *Sistotrema* bei Orchideen anzutreffen sind. *Sebacina vermifera* trifft man nicht nur in den Wurzelzellen der Orchidee *Platanthera orbiculata*, sondern auch als Ektomykorrhizapilz in *Eucalyptus obliqua, Melaleuca uncinata* und *Casuarina glauca* (alles australische Bäume, WARCUP 1988). Die afrikanische *Favolaschia dybowskyana* (Aphyllophorales) ist ein holzbewohnender Saprophyt, der auch mit Orchideen der Gattungen *Polystachya* und *Bletilla* vergesellschaftet auftritt (JONSSON & NYLUND 1979), so wie auch die holzbewohnenden bis parasitischen Pilze der Gattungen *Sistotrema* (Aphyllophorales) und *Armillaria* (Blätterpilze) als Orchideenpilze gefunden werden können (HAMADA 1939, TERASHITA & CHUMAN 1987, CURRAH & SHERBURNE 1992).

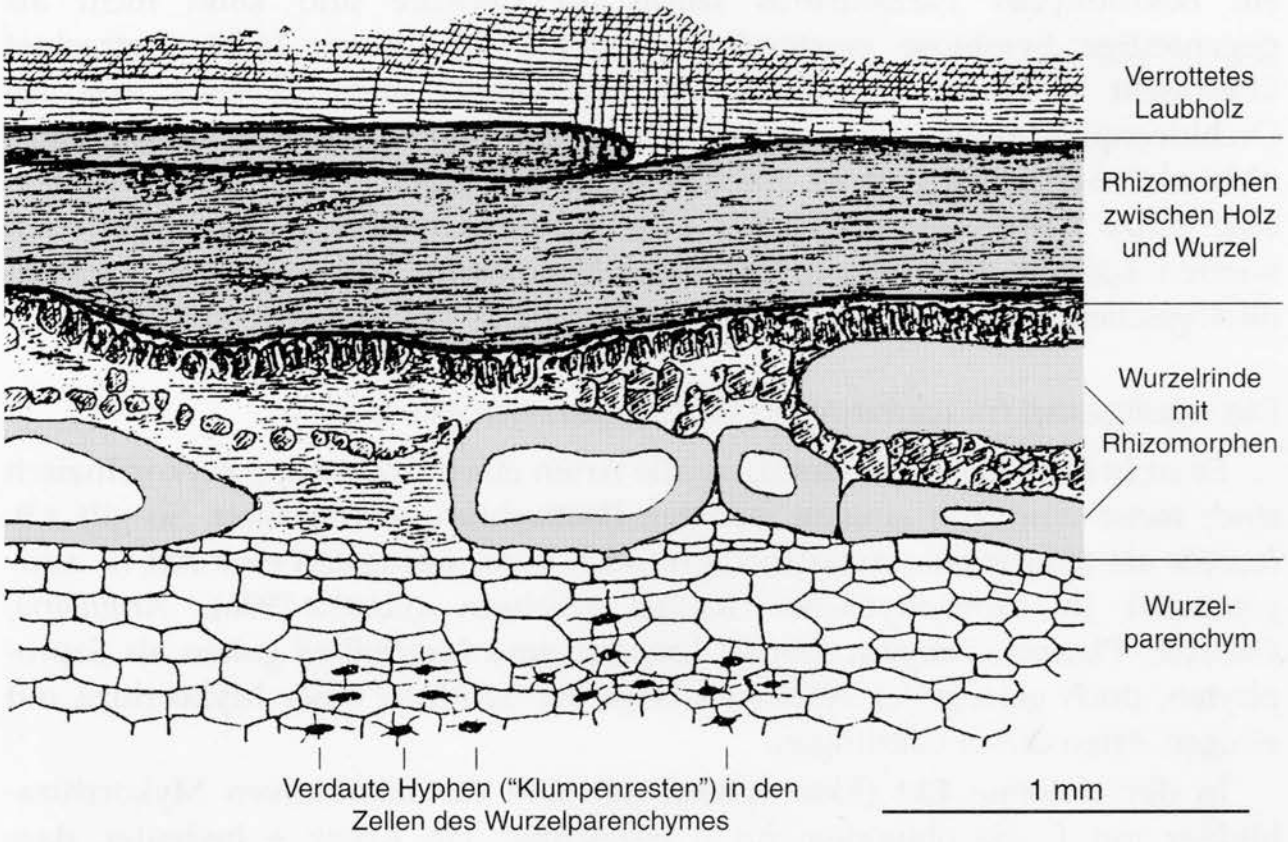
Die japanische chlorophyllfreie Orchidee *Galeola septentrionalis* parasitiert *Armillaria*-Arten (HAMADA 1939, *Armillaria* cf. *mellea;* TERASHITA & CHUMAN 1987, *Armillaria tabescens*). Die Orchidee treibt jährlich einen oder mehrere



Figur 3.111: Querschnitt durch eine Wurzel der Orchidee *Galeola septentrionalis* mit intraradicalen Rhizomorphen von *Armillaria* cf. *mellea*. Der Zentralzylinder Z der Wurzel ist von einer Sklerenchymscheide S umschlossen. In der dicken Schicht des Wurzelparenchyms werden *Armillaria*-Hyphen verdaut, die von den Rhizomorphen ausgewachsen sind. Nach Hamada 1939, verändert.

Figure 3.111: Cross section through a root of the orchid *Galeola septentrionalis* with rhizomorphs of *Armillaria* cf. *mellea* in the cortex. From these rhizomorphs hyphae grow into the root parenchyma where they are digested within the root cells. Central cylinder Z is surrounded by a sclerenchymatic ring S.

weissgelbe bis gelbbraune Blütenschäfte mit ziegelgelben Blüten. Der unterirdische, mehrjährige Teil besteht aus einem Rhizom und zahlreichen Wurzeln, welche in einer Tiefe von 5-15 cm ein Areal von bis zu 100 m^2 bedecken. Von den etwa 20 Langwurzeln einer Pflanze sind nur eine bis zwei verpilzt, die andern dienen als Nährstoffspeicher. Im Gegensatz zu der Mykorrhiza eines Pilzes mit einer grünen Pflanze kann die *Armillaria* bei *Galeola* keine Photosyntheseprodukte beziehen. Da die Orchidee nicht zur Photosynthese befähigt ist, bezieht sie alle ihre Nährstoffe von der *Armillaria,* die ihrerseits Holz abbaut. *Armillaria*-Rhizomorphen dringen in die Wurzeln der Orchidee ein, wo sie in der dicken Rinde der Wurzel parallel zur Wurzelachse wachsen (Fig. 3.111, 3.112). Der Pilz dringt von da in das Wurzelparenchym, wo er dichte Knäuel feiner Hyphen bildet, die später von der Orchidee verdaut werden. Die verdauten Hyphen sind die "Klumpenresten".



Figur 3.112: Querschnitt durch eine Wurzel der Orchidee *Galeola septentrionalis* mit äusseren und innern Rhizomorphen von *Armillaria* cf. *mellea*. Die äusseren Rhizomorphen befinden sich zwischen der Wurzel und einem Stück morschen Laubholzes und sind längs geschnitten. Die inneren Rhizomorphen (in der Wurzelrinde) sind quer geschnitten. Nach Hamada 1939, verändert.

Figure 3.112: Cross section through a root of the orchid *Galeola septentrionalis* with rhizomorphs of *Armillaria* cf. *mellea* in the cortex. Two rhizomorphs are located between a rotten piece of wood (top) and the orchid root; they are cut longitudinally. Within the root cortex the rhizomorphs are sectioned transversely. From the rhizomorphs hyphae are penetrating the root parenchyma and are digested within the parenchyma cell ("Klumpenresten").

HAMADA (1939) hat darauf hingewiesen, dass die Orchideenpilze kein symbiontisches Verhältnis mit den Orchideen haben, sondern dass diese Pilze von den Orchideen parasitiert werden: "Während bei der typischen Ektomykorrhiza des Baumes der Pilz ganz auf dem Baum parasitisch ist, indem er den Wirt der Aminosäure und des Zuckers beraubt, ist *Galeola septentrionalis* umgekehrt auf dem Pilz parasitisch, indem sie ihn bei der ersten Stufe der Verdauung der Aminosäure und des Zuckers und bei der zweiten Stufe derselben weiter des Öls beraubt." In dieser Formulierung wird der parasitische Charakter der Mykorrhizapilze der Bäume zu stark betont, aber der Grundgedanke ist richtig.

LEWIS (1973) hat das Verhältnis der Orchideen zu ihren Pilzen verallgemeinert: "To my mind, this is necrotrophic parasitism *by the orchid* and cannot be regarded as a mutualistic symbiosis. (Nach meiner Meinung ist dies ein nekrotropher Parasitismus *seitens der Orchidee* und kann nicht als gegenseitige Symbiose verstanden werden)." In diesem Lichte betrachtet überrascht es nicht, dass Pilze wie *Marasmius, Fomes, Trametes* usw. als Orchideenpilze angetroffen werden können. Sie sind Opfer eines Parasitismus, nicht aktive Symbiosepartner. Auch WARCUP & TALBOT (1967) stellen fest, dass eine ganze Reihe saprophytischer Pilze in den Orchideenzellen angetroffen werden können. Der Begriff Orchideen-Mykorrhiza hat einen ganz andern ökologischen Sinn als Baum-Mykorrhiza.

Die häufigeren mykorrhizierten Gattungen (Tabelle 3.3)

Es ist in der Regel unbekannt, ob alle Arten einer Pilzgattung mykorrhizisch sind; meist wird von einigen wenigen Beobachtung extrapoliert. So gilt z.B. *Inocybe* als obligat ektomykorrhizisch, doch kann wenigsten eine Art (*I. aeruginascens*) in saprophytischer Kultur wachsen (GARTZ 1986). *Armillaria, Calocybe, Clavaria, Collybia, Lepista, Limacella* und *Lyophyllum* gelten als Saprophyten, doch gelang der Nachweis oder die Synthese einer Mykorrhiza mit einigen Arten dieser Gattungen.

In der Kolonne **Ekt** (Ektomykorrhiza) sind die fakultativen Mykorrhizabildner mit **f**, die obligaten mit **o** bezeichnet; ein Kreuz **+** bedeutet, dass unbekannt ist, ob die Symbiose fakultativ oder obligat ist. Die Angabe **+ / peri** zeigt an, dass neben einer Ektomykorrhiza auch eine Perimykorrhiza bekannt geworden ist. Die Kolonne **EktEnd** bezeichnet Ektendomykorrhizen mit **a** für arbutoid und **m** für monotropoid.

Die von Orchideen parasitierten Pilze sind saprophytisch oder parasitisch lebende Hymenomyceten und in der Kolonne **Orch** mit **p** gekennzeichnet.

Tabelle 3.3: Die häufigeren mykorrhizischen Gattungen

Einige Pilzgattungen enthalten auch saprophytische Arten oder sind fakultativ mykorrhizisch

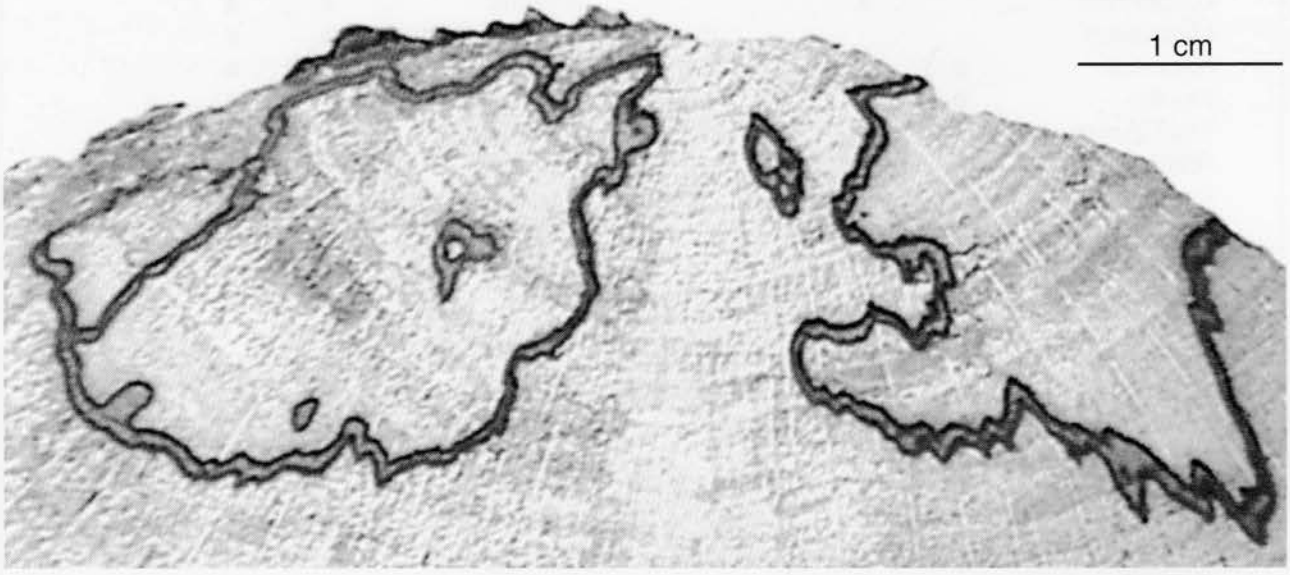
Table 3.3: The more common mycorrhizal genera

Some of the fungal genera also contain saprophytic species or are facultativ mycorrhiza formers

	Ekt	EktEnd	Eric	Orch
PILZE:				
Agaricales s.l. und Boletales:				
Amanita	o	a		
Armillaria		a		p
Boletinellus	+ / peri			
Boletinus	o			
Boletus	o	a		
Calocybe		a		
Catathelasma	+			
Chalciporus	o			
Chroogomphus	o			
Collybia		a		
Cortinarius	o	a		
Descolea	o			
Entoloma	o	a		
Gomphidius	o			
Gyrodon	o			
Gyroporus	f			
Hebeloma	o	a		
Hygrophorus	o	a		
Inocybe	o			
Laccaria	f	a		
Lactarius	o	a		
Leccinum	o	a		
Lepista	f			
Limacella	f			
Lyophyllum		a		
Marasmius				p
Naucoria	o			
Paxillus	o	a		
Phylloporus	o			
Porphyrellus	o			
Porpoloma	f			
Rozites	o			
Russula	o	a		
Strobilomyces	o			
Suillus	o	a		
Tricholoma	o	a		
Tylopilus	o			
Xerocomus	f	m		
Aphyllophorales s.l.:				
Amphinema	+			
Byssoporia	+			
Cantharellus	o			
Clavaria	+		+	
Coltricia		a		
Craterellus	o			
Favolaschia				p
Fomes				p
Gomphus	+			
Hydnellum	+			
Hymenochaete				p
Piloderma	+			
Sarcodon	+			
Sistotrema				p
Thelephora	+	a		
Tomentella	+			
Trametes				p
Tylospora	+			
Tulasnellales (“*Rhizoctonia*-Komplex”):				
Ceratobasidium				p
Oliveonia				p
Thanatephorus				p
Tulasnella				p
PFLANZEN:				
Gymnospermen:				
Abies	+			
Larix	+			
Picea	+			
Pinus	+ / peri	a		
Pseudotsuga	+			
Angiospermen:				
Alnus	+			
Andromeda			+	
Arbutus	+	a		
Arctostaphylos	+	a		
Betula	+ / peri	a		
Calluna		a	+	
Carpinus	+			
Castanea	+			
Corylus	+			
Dryas	+			
Eucalyptus	+			
Erica		a	+	
Fagus	+			
Juglans	+			
Malus	+			
Monotropa		m		
Populus	+			
Prunus	+			
Pyrus	+			
Quercus	+			
Rhododendron	+		+	
Salix	+			
Tilia	+			
Vaccinium	+	a	+	
Orchideen:				+

Interaktionslinien zwischen unverträglichen Mycelien

An gefällten Stämmen können oft dunkelbraune bis schwarze Linien gesehen werden, die unregelmässig begrenzte Flächen umschreiben. Diese Grenzen bestehen aus einer oder aus zwei dünneren, parallel laufenden Linien. Es handelt sich hier um die Querschnitte sklerotoider Platten, hervorgerufen durch die Interaktion zweier unverträglicher Mycelien. Etwas unerwartet kam die Entdeckung von RAYNER (1977, 1978), dass es sich dabei um die heterokaryotischen Mycelien verschiedener Individuen einer einzigen Population einer einzigen Pilzart handelt. Dies sogar auch dann, wenn die präsomatogamen Keimmycelien der antagonistischen Individuen durchaus kompatibel sind. Besteht die Interaktionslinie aus einer Zone mit einigen toten Hyphen und Anreicherung eines Pigmentes, so findet man nur eine einzige Linie. Oft jedoch reagieren beide Mycelien auf die Anwesenheit des Konkurrenten mit der Bildung einer dunklen Platte aus sklerifizierten Zellen. Da diese Reaktion auftritt kurz bevor sich die Mycelien berühren entstehen zwei parallel laufende, dunkle Platten, die im Querschnitt eine Doppelline zeichnen (Fig. 3.113). Jede Platte ist als sklerifizierte Grenzfläche eines Myceliums zu verstehen. Diesem intraspezifischen Antagonismus postsomatogamer Mycelien wird die Rolle der Individuen-Abgrenzung zugesprochen (RAYNER & TODD 1979, BODDY & RAYNER 1983).



Figur 3.113: Interaktionszonen unverträglicher Mycelien (wahrscheinlich derselben Art) im Holz einer Buche.

Figure 3.113: Interaction zones between incompatible mycelia (probably belonging to the same species) in beech wood.

4

BULBILLEN, SKLEROTIEN und PSEUDOSKLEROTIEN

Die knolligen, sehr kleinen bis sehr grossen, zarten bis harten, vom Mycelium hervorgebrachten Bulbillen, Sklerotien und Pseudosklerotien sind entweder Dauerorgane, Verbreitungsorgane oder beides zugleich. Sie unterscheiden sich nur durch ihren Bau, aber die Unterschiede verwischen sich bisweilen, so dass manche Mykologen nur von Sklerotien sprechen.

Bulbillen sind kleine, unberindete, ausschliesslich aus dünnwandigen Zellen bestehende, zarte Knöllchen. Sie sind vom Mycelium ablösbar und dienen als keimfähige Verbreitungseinheiten. Sie kommen nur bei wenigen Aphyllophoralen vor, und nach ihrem Bau können zwei Typen unterschieden werden. **Sklerotien** sind in Rinde und Mark gegliederte, dichte, feste bis harte Hyphenknäuel mit starker cytologischer und plectologischer Differenzierung. Die Hyphen sind bisweilen so sehr zusammengedrängt, dass sie im Schnitt ein zelliges Gewebe vortäuschen. Sie entstehen frei im Mycelium oder in der Nähe von Fruchtkörpern durch gedrängtes Wachstum reich verzweigter Hyphen und anschliessender Herausbildung einer Rinde, die oft durch Melanine braun bis schwarz gefärbt ist. Im reifen Zustand bestehen die Sklerotien ausschliesslich aus Pilzbiomasse. Sie sind oft sehr widerstandsfähig gegen Austrocknung und dienen als Dauerorgane und auch als Verbreitungsorgane. Die Grenze zwischen Bulbillen und Sklerotien verwischt sich bei den sehr kleinen Knäuelchen mit nur teilweise oder nur schwach verdickten, nicht melanisierten Wänden, so dass BUTLER (1966: 102) keinen Unterschied zwischen diesen zwei Kategorien macht. **Pseudosklerotien** entstehen und verhalten sich ähnlich wie Sklerotien, doch umwachsen die Hyphenbüschel beachtlich grosse Stücke Substrat, z.B. Erde, die dadurch in das Innere der Knollen zu liegen kommen. Reife Pseudosklerotien enthalten also Substratteile, das Mark ist ein heterogenes Gemisch aus Hyphentrama und Erde, Sand oder Holz. Die Unterscheidung von Sklerotien und Pseudosklerotien wurde von Campbell (1934: 13) eingeführt, wird aber von vielen Mykologen nicht befolgt, da die Menge des eingeschlossenen Substrates je nach Pilzart von Null bis weit über die Hälfte der Masse der Knolle beträgt und überdies auch vom Substrat (dicht oder locker, hart oder weich) abhängig ist, so dass die Grenze zwischen Sklerotien und Pseudosklerotien schwierig zu ziehen ist.

Bei der **Keimung** lassen manche Sklerotien und Pseudosklerotien direkt einen Fruchtkörper, z.B. einen Blätterpilz aus sich hervorgehen, oder sie können ein Mycel bilden. Bulbillen keimen immer mit einem Mycel.

GESCHICHTLICHES

Als der Berliner Botaniker TODE im Jahre 1790 das Wort «Sclerotium» einführte beschrieb er nicht ein vegetatives, vom Mycelium hervorgebrachtes Organ, wie wir es heute verstehen, sondern eine neue Pilzgattung mit der Art *Sclerotium complanatum*. In der Folge wurden viele Arten beigefügt, die alle als «mycelia sterilia» geführt wurden, da man glaubte, dass sie weder Konidien, noch Sporen ausbilden. Doch dann wurden Zusammenhänge gewisser Sklerotien mit sporulierenden Pilzen gefunden, vor allem durch die Tatsache, dass viele Sklerotien einen Pilzfruchtkörper hervorbringen können. LINDAU hat 1910 die damalige Situation wie folgt zusammengefasst: "Die Sklerotien, wie sie in der Gattung *Sklerotium* zusammengefaßt werden, gehören zu den verschiedenartigsten Pilzen. Am bekanntesten sind die Sklerotien der *Coprinus*- und *Collybia*-Arten, der Gattungen *Sclerotinia, Claviceps* etc. Von vielen ist ihre Zugehörigkeit zu höheren Pilzen noch nicht bekannt. ... Bei der Auskeimung der Sklerotien entstehen die Fruchtkörper der dazu gehörigen höheren Pilze, also die Hüte bei Basidiomyceten, die Fruchtbecher oder Stromata bei Ascomyceten. ... Manche mögen auch wieder vegetativ auskeimen..." LINDAU (1910) hatte die Beschreibungen von 100 Arten zusammengestellt, von denen er jedoch sagte: "Die meisten Arten sind sehr unvollkommen beschrieben und werden sich nach den Diagnosen nicht identifizieren lassen. Infolgedessen bilden sie für die Mykologie einen Ballast von sehr zweifelhaftem Wert."

In neuerer Zeit wurden viele, oft sehr kleine und daher in der Natur leicht übersehbare Sklerotien in künstlichen Kulturen im Laboratorium entdeckt und ihre Entwicklung und Physiologie studiert, z.B. von ANTIBUS (1989) bei *Hygrophoropsis aurantiaca*, YANG & al. (1989) bei *Rhizoctonia solani*, TRAQUAIR & al. (1987) bei *Coprinus psychromorbidus*, FOX (1986a) und GRENVILLE & al. (1985) bei *Paxillus involutus*, FOX (1986b) bei *Hebeloma sacchariolens*, GARTZ (1986) bei *Inocybe aeruginascens*, HENDERSON & al. (1983) bei *Coprinus congregatus*, MARAITE & al. (1981) bei *Typhula incarnata*, HEREWARD & MOORE (1979) bei *Coprinus cinereus*, GINNS & WERESUB (1976) bei *Leucogyrophana molluscus, olivascens* und *pinastri*.

BULBILLEN

In der allgemeinen Botanik werden vielzellige "Brutknopsen" oder "Brutkörper" der Phanerogamen und der Moose seit sehr langer Zeit als Bulbillen bezeichnet. EIDAM (1883) brauchte dann diesen Begriff um analog gebaute Körper der Pilze zu benennen, und LYMAN (1907: 127) wies sie zum erstenmal

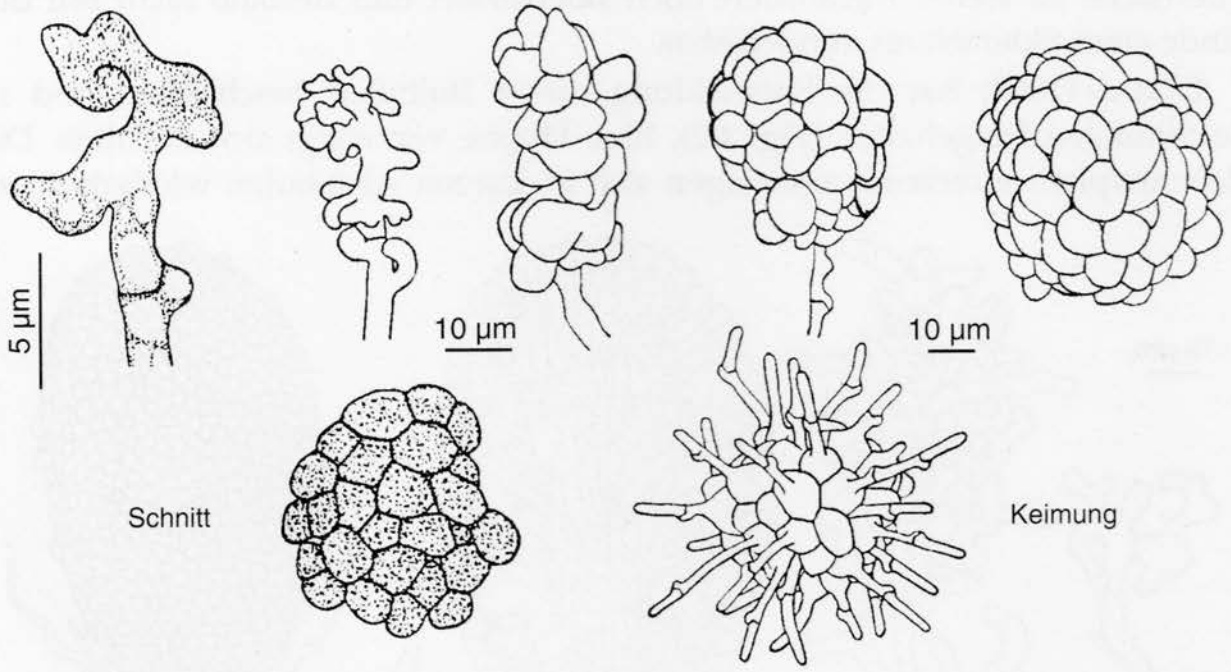
bei Basidiomyceten nach. Die Bulbillen sind vom Mycelium ablösbar und dienen als keimfähige Verbreitungseinheiten. Sie sind immer klein, aus dünnwandigen Zellen zusammengesetzt und unterscheiden sich von den Sklerotien durch das Fehlen einer Rinde, nicht durch die Entstehung aus einer einzigen Hyphe, wie LYMAN (1907) und WERESUB & LECLAIR (1971) annahmen.

Bulbillen sind selten. Bis heute sind sie nur vom resupinaten Porling *Phellinus nigrolimitatus* (NOBLES 1948: 288, 328; STALPERS 1978) und von den Krustenpilzen *Peniophora pithya* (NOBLES 1965: 1107), *Bulbillomyces farinosus* und *Sistotrema brinkmannii* bekannt geworden. Auch einige lichenisierte Hymenomyceten bilden bulbillenähnliche Organe (s. Kapitel 10).

Die Bezeichnung Bulbille wird oft falsch angewendet. Die blasigen Zellen im Mycel von *Hyphodontia juniperina* sind keine Bulbillen (HASSAN KASIM & DAVID 1983), und die *Rhacophyllus*-Form von *Coprinus clastophyllus* ("Bulbillosis" eines Blätterpilzes, SINGER 1986: 19) ist aus bulbillenähnlichen, jedoch von einer Fruchtkörperanlage gebildeten Knöllchen aufgebaut.

Der *Burgoa*-Typ

Manche Kulturstämme des Krustenpilzes *Sistotrema brinkmannii* bringen in Laborkulturen Bulbillen hervor, die ausschliesslich aus polygonalen bis fast



Figur 4.1: Entwicklung, Bau und Keimung der Bulbillen von *Sistotrema brinkmannii*. Die erste Anlage besteht aus einem knorrig verzweigten Hyphenende, das oft spiralig eingerollt ist. Diese Endzelle bildet zahlreiche papillenförmige Auswüchse, die sich zu dichten Klumpen zusammenschliessen. Die Auswüchse verlängern sich und werden durch Septen in polygonale Zellen aufgeteilt. Nach Lyman 1907, als *Corticium alutaceum*, verändert.

Figure 4.1: Formation, structure and germination of bulbils in a culture of *Sistotrema brinkmannii*. The primordium consists of a hyphal end cell with budding papillae. This end cell is often curved in helicoid fashion. The papillae increase in number and size to build a dense elongate mass. Finally the papillae become septate and turn into a mass of polyedrical cells.

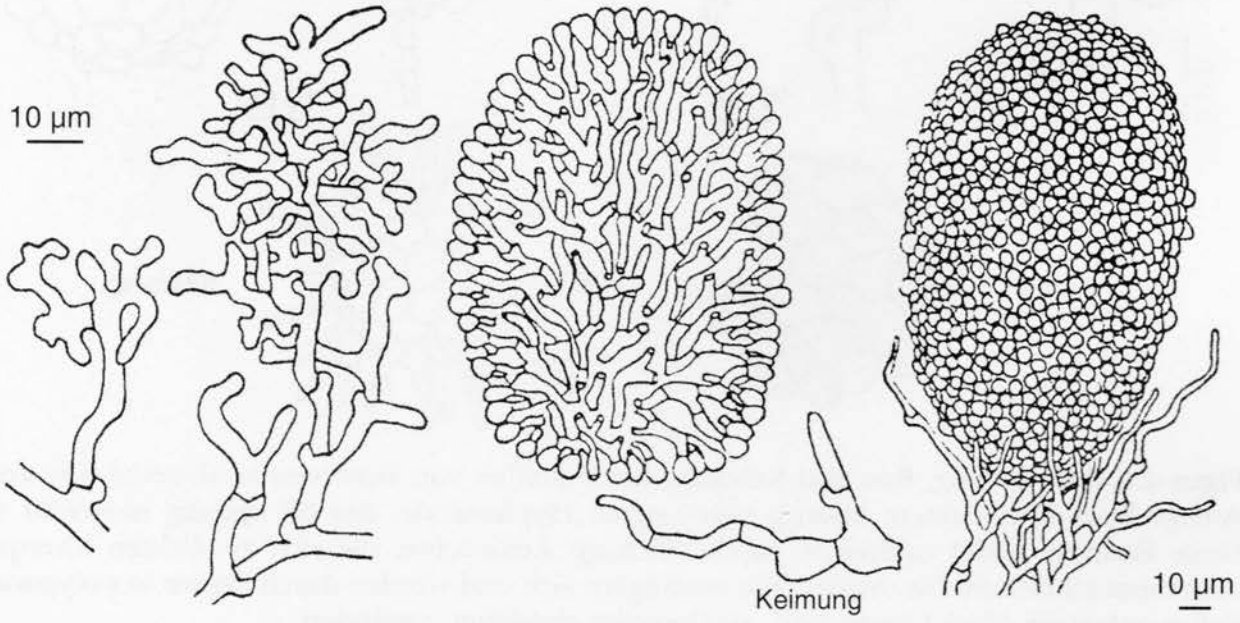
kugeligen Zellen aufgebaut sind. Es fehlt jegliche plectologische Differenzierung. Dies sind die Bulbillen im engeren Sinn, auch echte Bulbillen genannt, die in die Formgattung *Burgoa* gestellt werden (WERESUB & LECLAIR 1971).

Die Entwicklung der echten Bulbillen wurde von LYMAN (1907) in Kulturen verfolgt (Fig. 4.1). Durch Auswachsen zahlreicher Papillen verwandelt sich ein Hyphenende in eine dichte Traube. Dann rundet sich die Traube durch Längenwachstum der Papillen ab, und Septen teilen diese in polygonale Zellen. Diese sind mit einem dichten, körnigen Plasma gefüllt, enthalten keine Vakuole und schliessen fast lückenlos zusammen. Werden die Bulbillen in Nährlösung gebracht, so keimen sie nach einem Tag mit zahlreichen beschnallten Hyphen, von denen jede aus einer Bulbillenzelle hervorgegangen ist (Fig. 4.1).

Der *Aegerita*-Typ.

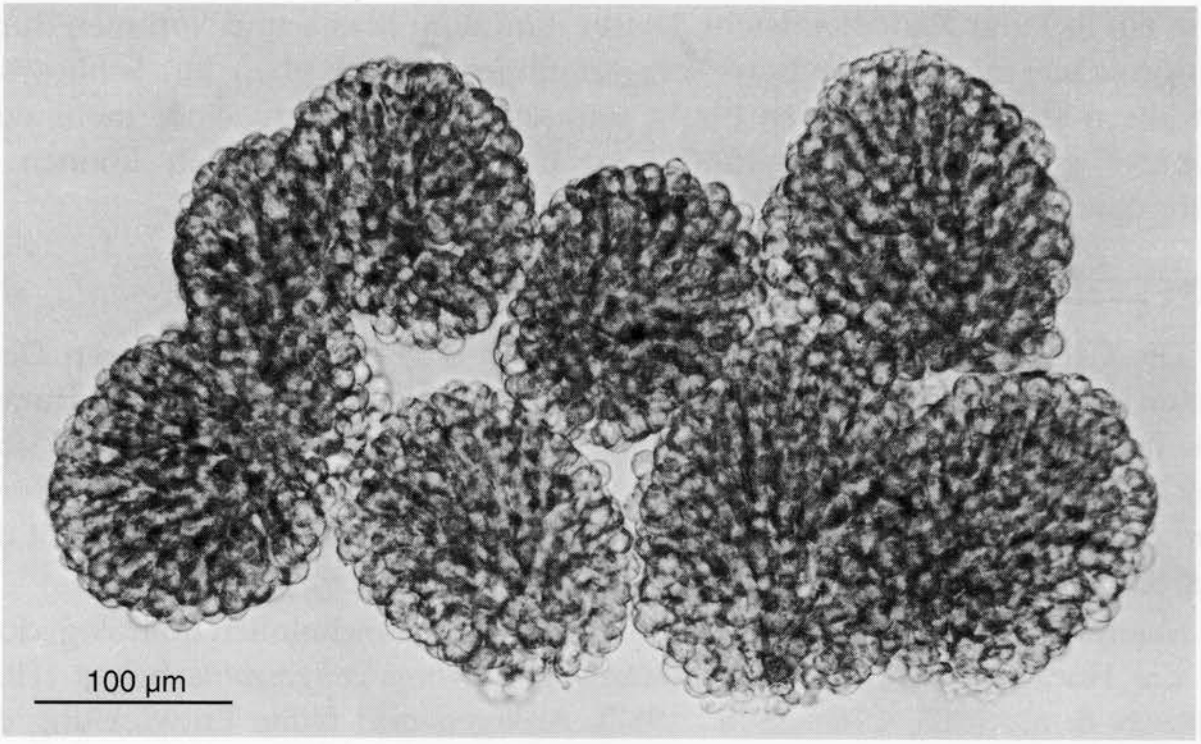
Die kleinen, 0,1-0,3 mm hohen, oft scharenweise auftretenden, weissen bis blass ockerlichen, als *Aegerita candida* bekannten Knöllchen sind die Bulbillen des Krustenpilzes *Bulbillomyces farinosus*. Sie unterscheiden sich vom *Sistotrema*-Typ durch einen lockeren Bau aus kurzzelligen Hyphen, die blasig erweiterte Endzellen tragen. Diese schliessen sich zu einer zelligen Oberflächenschicht zusammen, so dass eine geringe plectologische Differenzierung auftritt. Die Oberfläche ist weder melanisiert noch sklerifiziert und deshalb nicht mit der Rinde eines Sklerotiums vergleichbar.

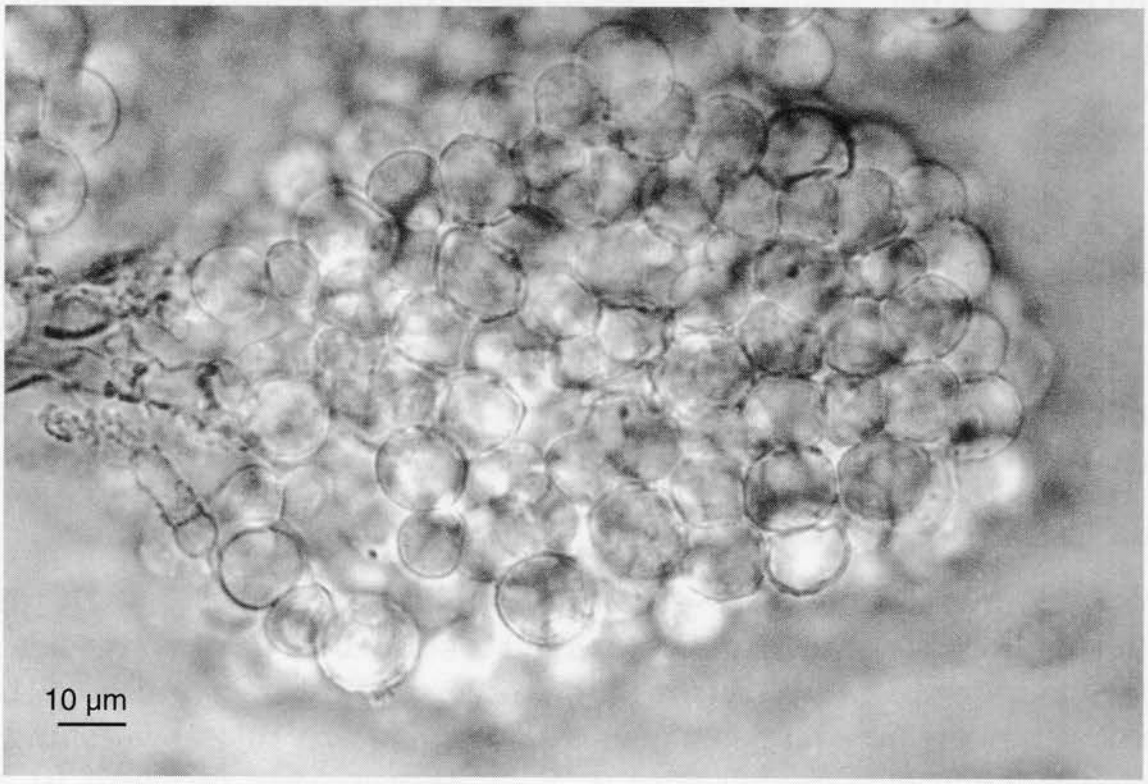
LYMAN (1907) hat die Entwicklung dieser Bulbillen beschrieben und in Zeichnungen festgehalten (Fig. 4.2). Eine Hyphe verzweigt sich reichlich. Die Nebenhyphen ihrerseits verzweigen sich in kurzen Abständen wiederholt, so



Figur 4.2: Entwicklung und Keimung der Bulbillen des *Aegerita*-Types von *Bulbillomyces farinosus*. Nach Lyman 1907, als *Peniophora candida*, verändert.

Figure 4.2: Development and germination ("Keimung") of the *Aegerita*-type bulbils of the corticioid fungus *Bulbillomyces farinosus*.





Figur 4.3: Natürlich gewachsene Bulbillen (*Aegerita*-Typ) von *Bulbillomyces farinosus,* leg. J. Breitenbach 2405-82BR1 (Natur-Museum Luzern).

Figure 4.3: Bulbils (*Aegerita* type) from a natural collection of *Bulbillomyces farinosus* made by J. Breitenbach 2405-82BR1 (Nature museum, Lucerne).

dass ein lockerer Knäuel entsteht. Dieser nimmt an Masse und Volumen durch Längenwachstum und weitere Verzweigungen der Hyphen zu. Schliesslich erweitern sich die Endzellen blasig und schliessen sich zu einer mehr oder weniger geschlossenen Oberfläche zusammen. Die Endzellen können in Nährlösung mit einer schnallentragenden Hyphe keimen.

SKLEROTIEN

Die Grösse der Sklerotien reicht von etwa 0,05 mm bis zu einigen Dezimetern, ihr Gewicht von weniger als 1/100 mg bis zu mehreren Kilogramm. Wie ihre Bezeichnung andeutet, sind viele Sklerotien hart (skleros = hart), aber das ist nicht ein zuverlässiges Merkmal. Sie sind von den Bulbillen eher durch ihre plectologische Gliederung in Rinde und Mark als durch die Festigkeit des Geflechtes verschieden.

Sklerotien und Fruchtkörperprimordien sind wahrscheinlich homolog, doch ist die Homologie nur für den Blätterpilz *Coprinus congregatus* belegt (HENDERSON & al., 1983; CHOI & al., 1987). Anlagen und frühe Entwicklung der Sklerotien und der Fruchtkörper sind weder morphologisch noch physiologisch unterscheidbar, und die Differenzierung in Sklerotien oder Basidiome erfolgt erst nach der Ausbildung eines dichten Hyphenknäuels. Die schliesslich eingeschlagene Entwicklungsrichtung hängt von äussern Bedingungen ab. Unter Lichteinfluss bilden sich Fruchtkörper, sonst Sklerotien.

Die Sklerotien werden von LOHWAG (1941) nach dem Bau ihres Markes in drei Gruppen geteilt: a) Mark aus zartwandigen, nicht gelifizierten Hyphen, b) Mark aus zartwandigen, gelifizierten Hyphen und c) Mark aus dickwandigen Hyphen bestehend. Es gibt aber auch Sklerotien, die dieser künstlichen Einteilung nicht folgen. Das Mark der nur etwa 1-2 mm erreichenden, braunen, unregelmässig kugeligen Sklerotien von *Leucogyrophana pinastri* (Aphyllophorales) besteht nach GINNS & WERESUB (1976) aus Hyphen mit dünner bis dicker, zuletzt sogar gelatinöser Wand.

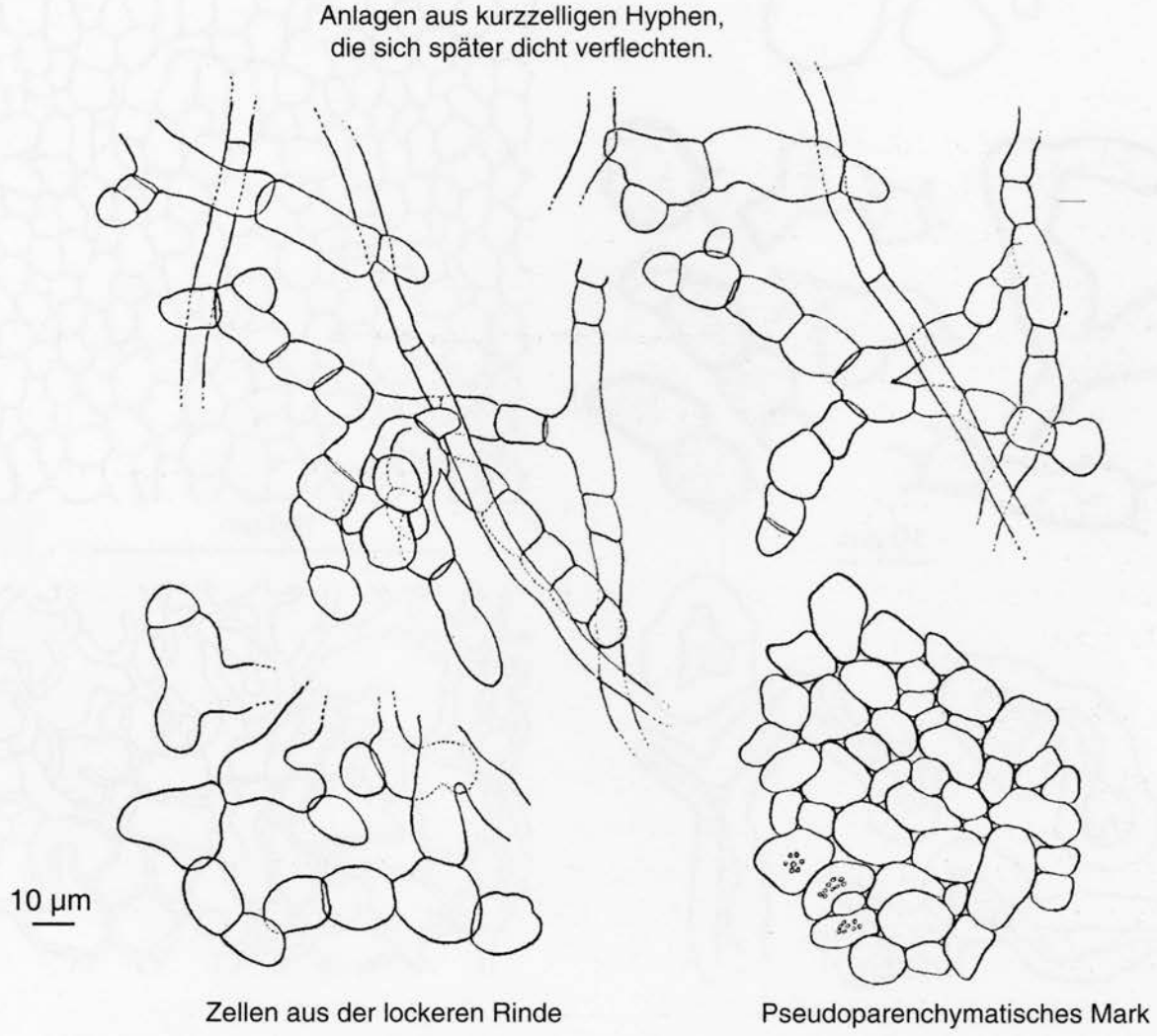
Sklerotien einiger Krustenpilze

Thanatephorus cucumeris — Anamorph: *Rhizoctonia solani*. - Da dieser phytopathologisch wichtige und deshalb oft untersuchte Pilz Holobasidien und corticioide Fruchtkörper bildet, wird er in diesem Buch berücksichtigt, trotzdem er seiner repetitiven Sporenkeimung wegen zu den Tulasnellales und den Heterobasidiomyceten gestellt wird (s. S. 1). *Thanatephorus cucumeris* ist zwar ein Parasit auf verschiedenen Pflanzen, kann aber auch saprophytisch leben und gedeiht gut in Laborkulturen auf Agarnährböden.

TOWNSEND & WILLETTS (1954) zeigten, dass die Sklerotien durch Verzweigung, starke Septierung, moniliforme Erweiterung und dichte Verflechtung gewöhnlicher Mycelhyphen entstehen und nannten diese Entwicklung "the

loose type" (Fig. 4.4). Das Mark der reifen, einige Millimeter messenden Sklerotien ist aus kurzen polymorph-rundlichen, farblosen, dicht mit Cytoplasma gefüllten, dünnwandigen, ungleich grossen Zellen zusammengesetzt. Zwischen den Zellen bleiben kleinere Lücken frei. Die Rinde ist braunrot, aber die Rindenzellen sind nicht dickwandig.

Eine phytopathologische Monographie dieser Art wurde von der American Phytopathological Society veröffentlicht, und in dieser Arbeit haben BUTLER & BRACKER (1970) die Entwicklung nach dem "loose type" bestätigt. Eine Studie von YANG & al. (1989) hingegen hält fest, dass in *Rhizoctonia solani* zwei verschiedene Entwicklungsgänge möglich sind. Neben dem "loose type," den YANG & al. den "sasakii-type" nennen (nach *Rhizoctonia sasakii,* BEHERA & al. 1986), fanden sie auch einen Entwicklungsgang, der demjenigen der *Aegerita*-Bulbillen gleicht: Eine einzige Hyphe steht am Anfang der Entwicklung und

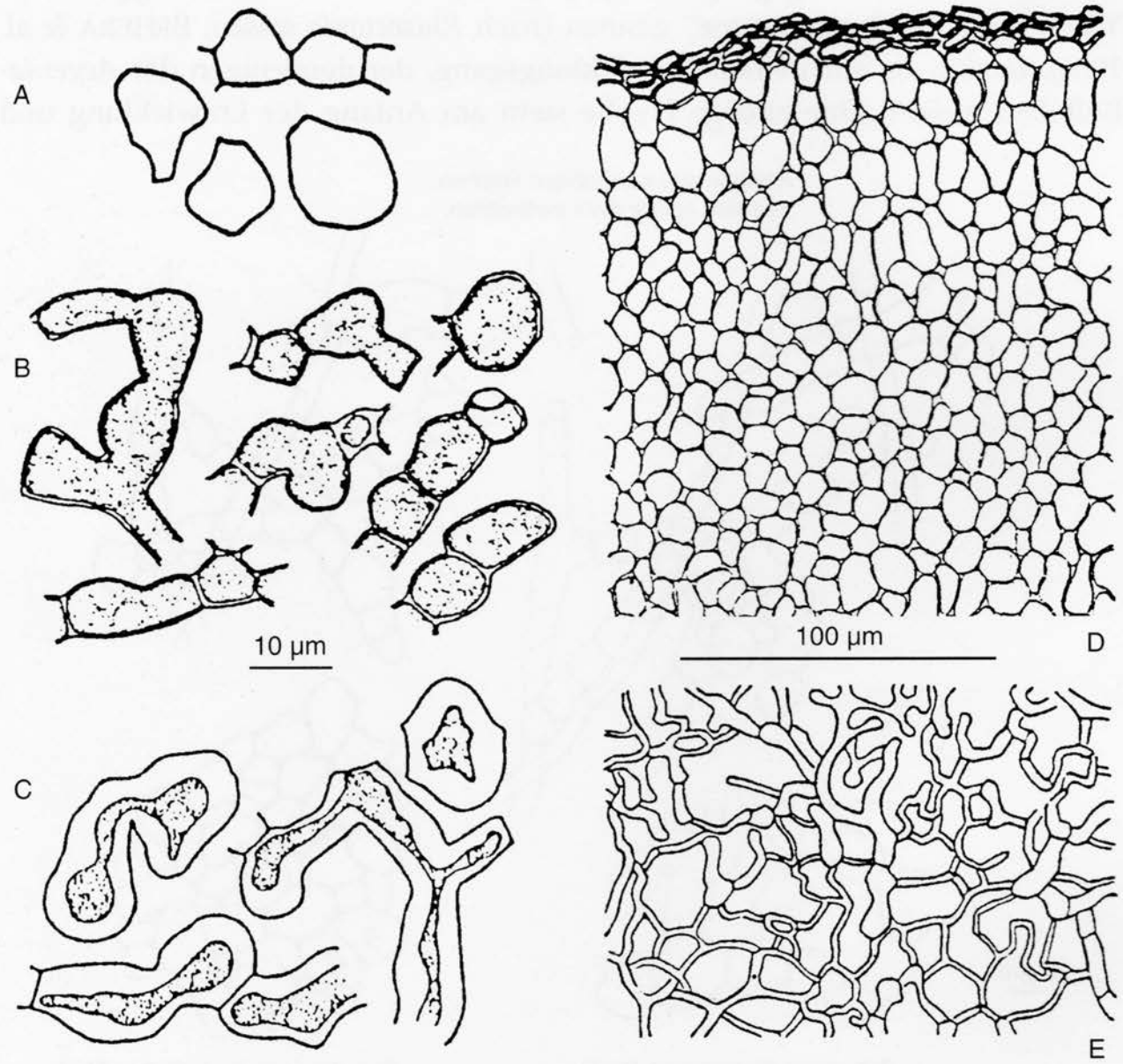


Figur 4.4: Frühe Anlagen und Struktur des Sklerotiums von *Thanatephorus cucumeris*. Nach Townsend & Willetts, 1954, als *Rhizoctonia solani,* leicht verändert.

Figure 4.4: Sclerotium initials of the "loose type" and structure of the mature sclerotium of *Thanatephorus cucumeris (= Rhizoctonia solani).*

verzweigt sich stark. Die Zweighyphen verflechten sich zum Sklerotium. Da die beiden Typen in zwei verschiedenen intraspezifischen, genetisch isolierten Gruppen vorkommen, ist es nicht ausgeschlossen, dass es sich um taxonomisch verschiedene Pilze handelt.

Athelia rolfsii — Anamorph: *Sclerotium rolfsii*. - Ein anderer, phytopathologisch wichtiger Pilz wird zu den Corticiaceen gestellt und bisweilen als *Corticium rolfsii* oder *Pellicularia rolfsii* beschrieben. Auch er wächst gut saprophytisch und bildet auf Agarnährböden leicht Sklerotien. Diese werden 1-3 mm gross, sind unregelmässig rundlich, hellbraun bis dunkelbraun und zeigen eine glatte bis

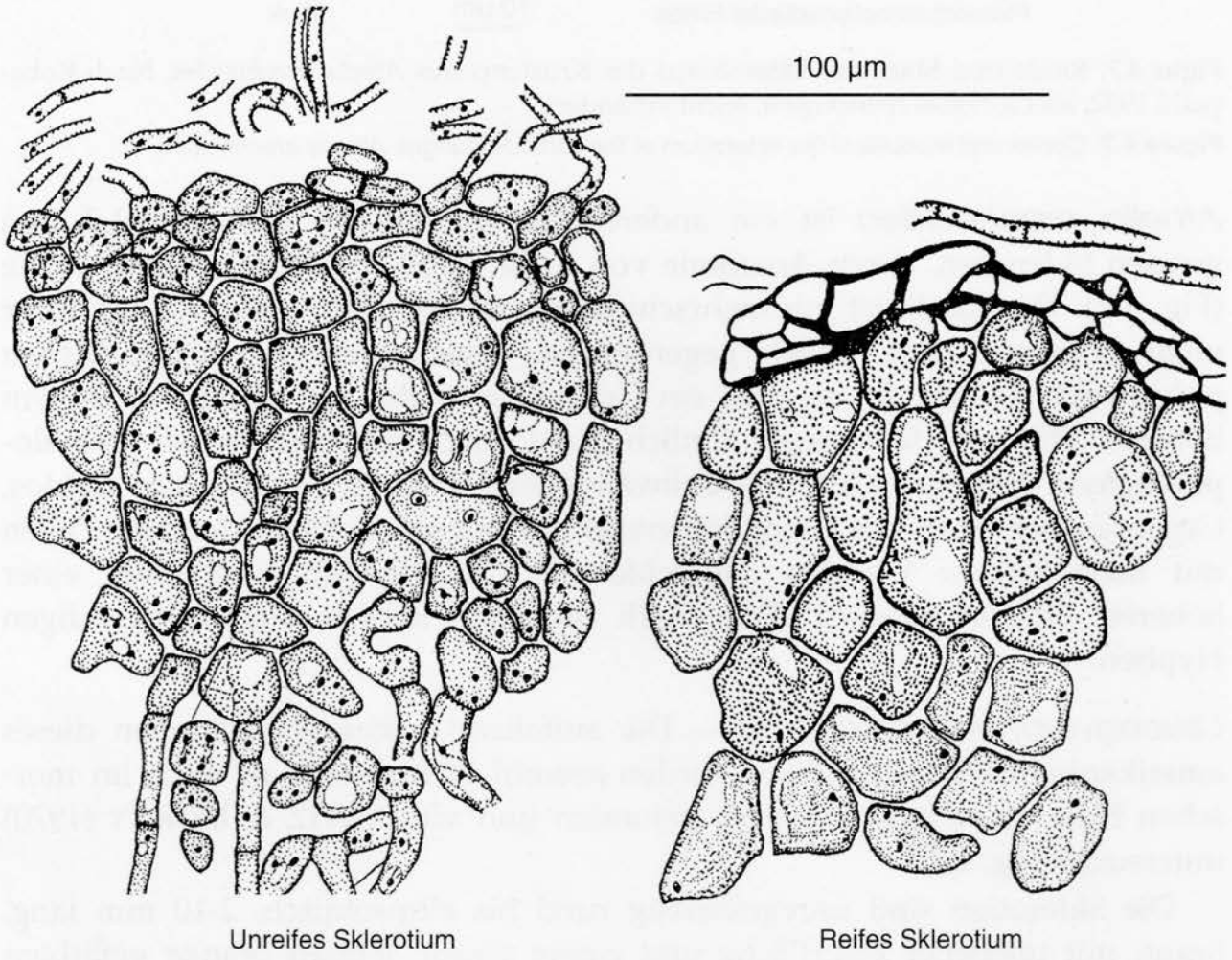


Figur 4.5: Struktur des Sklerotiums von *Athelia rolfsii*. **A,B**: Zellen von der äusseren und inneren Schicht der Rinde. **C**: Unregelmässig dickwandige Zellen vom Mark. **D**: Rinde und äusseres Mark. **E**: inneres Mark. A-C Nach Mordue 1974. D und E nach Roger 1951.

Figure 4.5: Structure of the sclerotium of *Athelia rolfsii*. **A,B**: Outer and inner layer of the cortex. **C**: Hyphae from the medulla. **D**: Section through the cortex and outer medulla. **E**: Inner medulla.

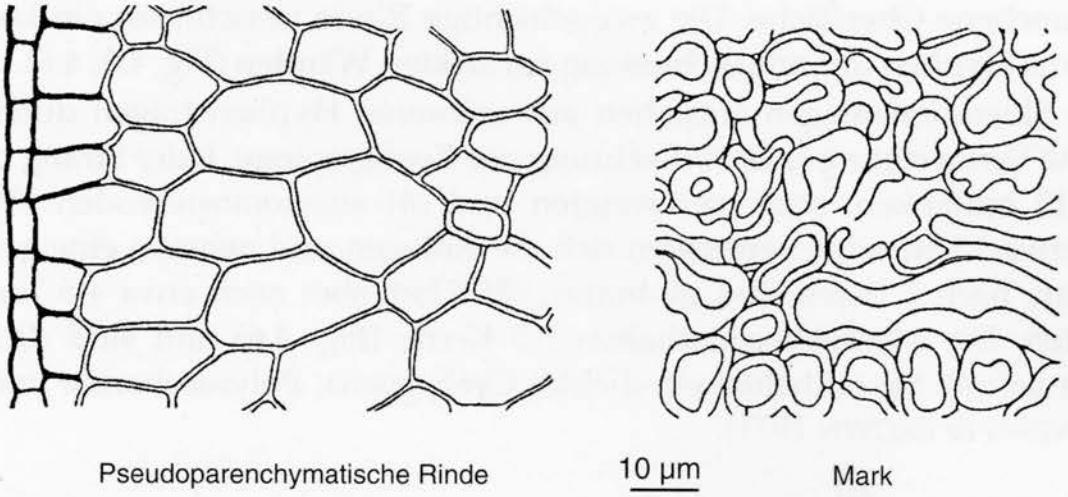
leicht unebene Oberfläche. Die zweischichtige Rinde umschliesst ein farbloses Mark aus Hyphen mit ungleichmässig verdickten Wänden (Fig. 4.5, 4.6).

Die Sklerotienanlagen entstehen aus mehreren Hyphensträgen durch wiederholte Verzweigung und Verflechtung der Zweigstränge. Jeder Strang besteht aus 3-12 schlanken, stark verzweigten und oft anastomosierenden Hyphen. Nach etwa 12 Stunden verdichten sich die Anlagen und nehmen eine gelbliche Farbe an, nach 2 Tagen sind sie braun, brauchen aber noch etwa 4-5 Tage, um zu reifen. Die Markzellen enthalten 1-5 Kerne (Fig. 4.6) und sind dicht mit Plasma gefüllt. Sie enthalten ein dichtes Cytoplasma, Polysaccharide und Lipide (KINDEN & BROWN 1971).



Figur 4.6: Schnitte durch ein unreifes und ein reifes Sklerotium von *Athelia rolfsii*. Die Markzellen enthalten 1-5 Kerne. Das unreife Sklerotium ist von lebenden Hyphen umsponnen und hat noch keine Rinde ausgebildet. Das Mark besteht nur im äusseren Teil ausschliesslich aus pseudoparenchymatischem Geflecht, im innern Teil sind noch reichlich Hyphen vorhanden. Das reife Sklerotium ist von einer Rinde umgeben, über der noch einige z.T. tote Hyphen liegen. Nach Higgins 1922, als *Sclerotium rolfsii*.

Figure 4.6: Sections through an immature and a mature sclerotium of *Athelia rolfsii*. The cells of the medulla enclose 1-5 nuclei. The immature sclerotium has no cortex but is loosely covered by living hyphae. The medulla is pseudoparenchymatous in the peripheral parts only, towards the centre of the sclerotium the medulla still contains many hyphae. The mature sclerotium shows a cortex covered by hyphae, partly dead and sloughing off.



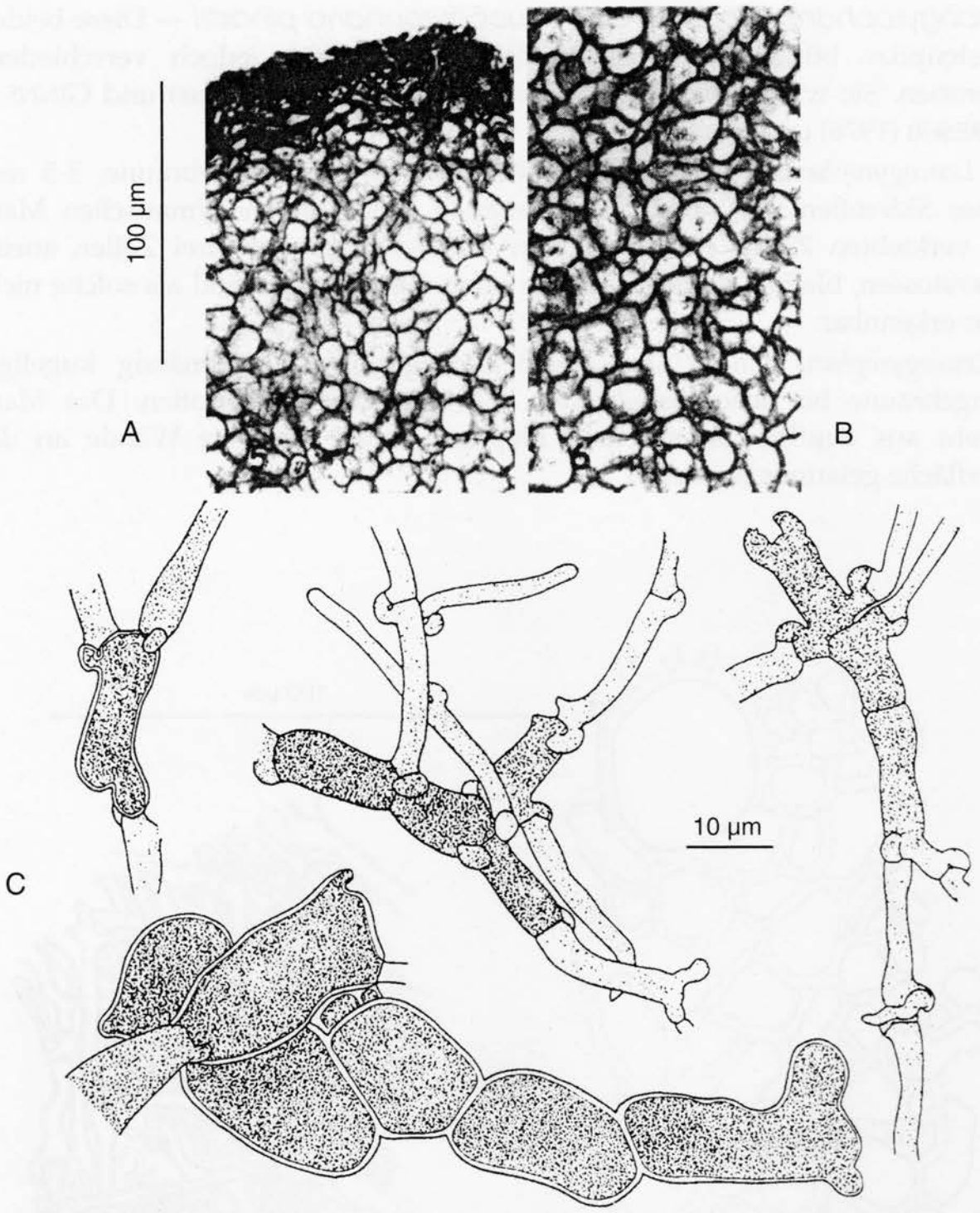
Figur 4.7: Rinde und Mark des Sklerotiums des Krustenpilzes *Athelia arachnoidea*. Nach Kobayashi 1952, als *Corticium centrifugum*, leicht verändert.

Figure 4.7: Cortex and medulla of the sclerotium of the corticioid fungus *Athelia arachnoidea*.

Athelia arachnoidea ist ein anderer Krustenpilz mit dunklen, 2-3 mm grossen Sklerotien, deren Anatomie von KOBAYASHI (1952) untersucht wurde (Fig. 4.7). Die Rinde ist ein mehrschichtiges Geflecht, das die Hyphen nicht mehr erkennen lässt. Durch gegenseitigen Druck sind die kurzen Zellen polyedrisch deformiert, so dass ein Geflecht entsteht, das einem Parenchym höherer Pflanzen täuschend ähnlich sieht und das deshalb oft **Pseudoparenchym** genannt wird. Die Zellwände sind mässig verdickt und farblos. Gegen aussen ist dieses Pseudoparenchym von einer Schicht kleinerer Zellen mit melanisierten Wänden abgeschlossen, das wie ein Epithelium einer höheren Pflanze aussieht. Das Mark hingegen besteht aus dickwandigen Hyphen.

Leucogyrophana olivascens — Die auffallend gefärbten Sklerotien dieses amerikanischen Krustenpilzes wurden sowohl in Kulturen als auch im morschen Holz von *Pinus virginiana* gefunden und von LENTZ & MCKAY (1970) untersucht (Fig. 4.8).

Die Sklerotien sind unregelmässig rund bis ellipsoidisch, 2-10 mm lang, braun mit unebener Oberfläche und einem festen, lebhaft orange gefärbten Mark. Die Rinde ist etwa 25 µm dick und besteht aus abgeflachten Hyphen mit dunkelbraunen, dicken Wänden. Die Rindenzellen messen 4-16 x 3-6 µm und sind leicht zusammengepresst. Das pseudoparenchymatische Mark besteht aus runden bis kurz zylindrischen, 25-65 x 10-20 µm grossen Zellen mit blassen, bis etwa 1 µm dicken Wänden. In Kulturen entwickeln sich die Sklerotien aus interkalaren Hyphenzellen. Die Zellen vegetativer Hyphen werden dicker, ihr Plasma dichter und ihre Wand verdickt sich. Durch Zellvermehrung entsteht zunächst ein bulbillenähnliches Stadium, das weiter zu einem Sklerotium auswächst und die Rinde bildet.



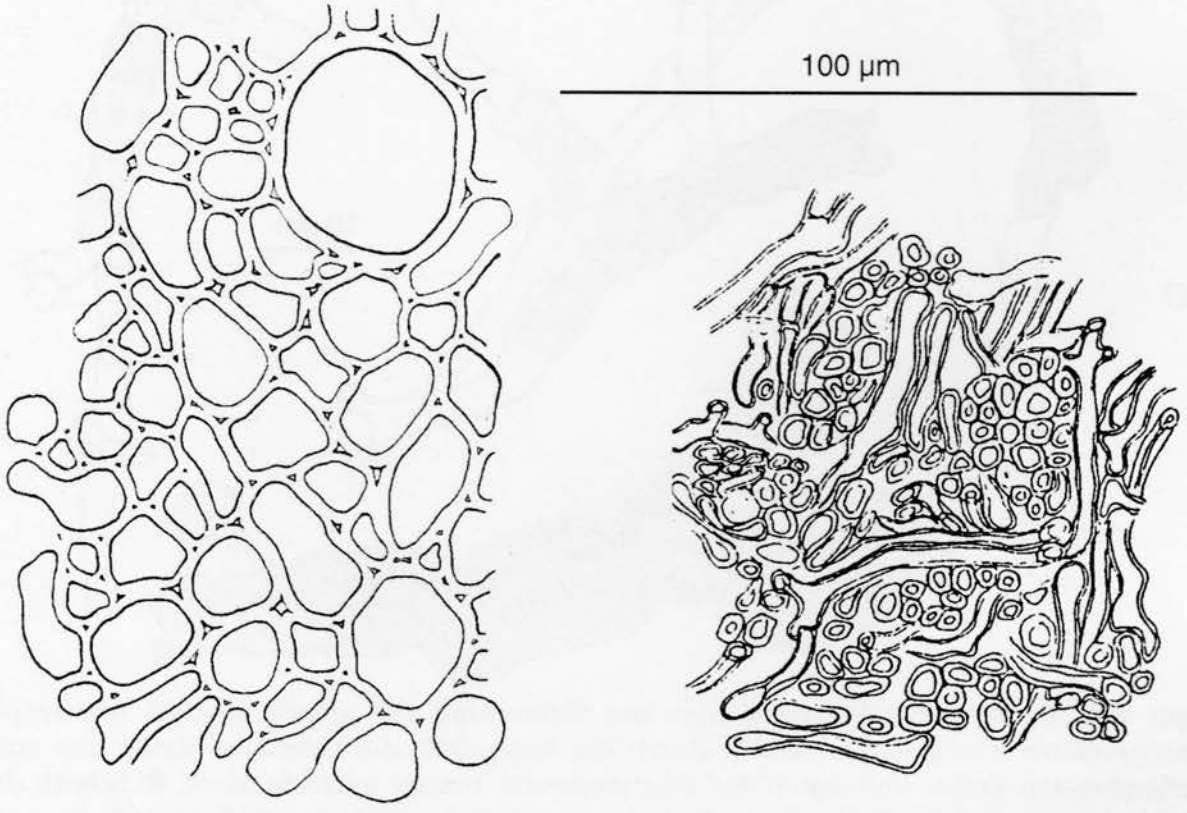
Figur 4.8: Struktur und Anfangsstadien des Sklerotiums des amerikanischen Krustenpilzes *Leucogyrophana olivascens.* **A**: Schnitt durch die kompakte, dunkelbraune Rinde aus zusammengepressten Zellen und durch das anschliessende, orange gefärbte Mark. **B**: Schnitt durch das Mark im Innern des Sklerotiums. **C**: Anfangsstadien der Sklerotienbildung in Kulturen. Die Primordien entstehen interkalar in vegetativen Hyphen und fallen durch Dickenwachstum, dichtes Plasma und leicht verdickte Wände auf. Nach Lentz & McKay 1970, als *Corticium olivascens,* leicht verändert.

Figure 4.8: Structure and initial development of the sclerotia of an American corticioid fungus *Leucogyrophana olivascens.* **A**: Section through the dense, dark brown cortex composed of compressed hyphae and through the outer part of the orange, pseudoparenchymatous medulla. **B**: Central medulla. **C**: Sclerotium initials developing from vegetative hyphae in culture. The initials become thick, their cytoplasma becomes dense and their walls thicken.

Leucogyrophana mollusca und *Leucogyrophana pinastri* — Diese beiden Krustenpilze bilden äusserlich ähnliche, anatomisch jedoch verschiedene Sklerotien. Sie wurden von HARMSEN (1953, 1954, als *Merulius*) und GINNS & WERESUB (1976) untersucht (Fig. 4.9).

Leucogyrophana mollusca bildet rotbraune bis schokoladebraune, 3-5 mm grosse Sklerotien mit einem unregelmässig pseudoparenchymatischen Mark aus verklebten Zellen mit verdickten Wänden. Dort wo drei Zellen aneinanderstossen, bleiben winzige Lücken offen. Die Hyphen sind als solche nicht mehr erkennbar.

Leucogyrophana pinastri hat spindelförmige bis unregelmässig kugelige, orangebraune bis schokoladebraune, 1-4 mm grosse Sklerotien. Das Mark besteht aus deutlich erkennbaren Hyphen, deren verdickte Wände an der Oberfläche gelatinös werden.

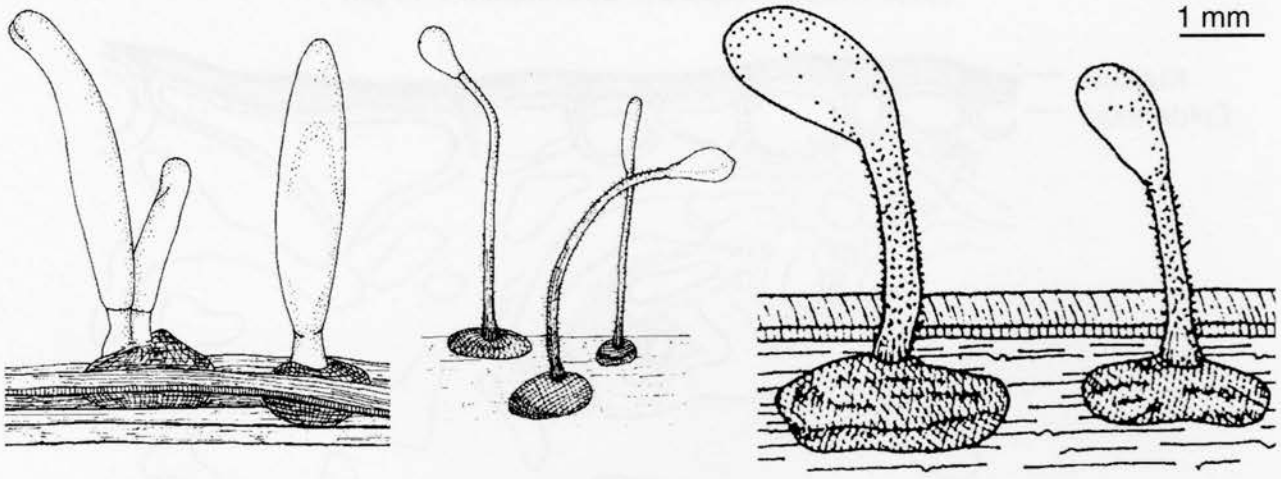


Figur 4.9: Schnitte durch das Mark zweier *Leucogyrophana*-Arten. Bei *Leucogyrophana mollusca* ist das Mark pseudoparenchymatös, bei *Leucogyrophana pinastri* besteht es aus dickwandigen, oberflächlich gelatinösen Hyphen. Nach Harmsen 1953, als *Merulius*, leicht verändert.

Figure 4.9: Sections through the medulla of the sclerotia of two corticioid species of *Leucogyrophana*. In *L. mollusca* the medulla is pseudoparenchymatous, in *L. pinastri* it consists of interwoven, thickwalled hyphae with slightly gelatinized surfaces.

Sklerotien einiger Keulenpilze

Unter den Keulenpilzen ist die Gattung Typhula durch das Auftreten von Sklerotien gekennzeichnet. Die meisten Arten leben saprophytisch in abgestorbenen Pflanzenteilen, doch sind viele auch fakultative Parasiten. Sie bilden ihre Sklerotien im Innern oder auf der Oberfläche des Substrates. Im Herbst spriesst meist ein einzelner Fruchtkörper pro Sklerotium aus, seltener sind es deren zwei oder mehrere (Fig. 4.10).



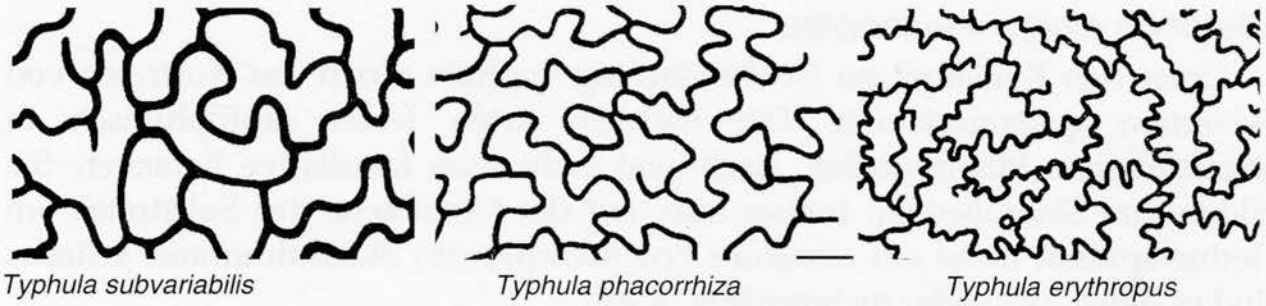
Figur 4.10: Drei *Typhula*-Arten mit Sklerotien und Fruchtkörpern. Nach Berthier 1976, verändert.
Figure 4.10: Three species of *Typhula* with fruit bodies born on sclerotia.

Die *Typhula*-Sklerotien bestehen aus einer Rinde und einem Mark, die bei den verschiedenen Arten sehr unterschiedliche plectologische Strukturen zeigen. Ein aus puzzle-artigen Zellen zusammengesetztes **Epidermoid** (Fig. 4.11 oben) mit einer amorphen, gefärbten **Kutikula** ist immer vorhanden. Die Kutikula kann auf der nach aussen gerichteten Seite (normales Epidermoid) oder auf der nach innen gerichteten Seite des Epidermoids liegen (inverses Epidermoid). Das Epidermoid ist nackt oder aussen von einer hyphigen, trockenen oder gelatinösen **Kutis** bedeckt. Bei *Typhula* kommen vor (Fig. 4.11):

1 Epidermoid normal.
   - A Kutis fehlt. BERTHIER (1976) nennt diese Rinde "épidermoïde normal, superficiel." Beispiel: *Typhula phacorrhiza.*
   - B Kutis vorhanden. BERTHIER nennt diese Rinde "épidermoïde normal, avec cutis." Beispiel: *Typhula olivascens.*

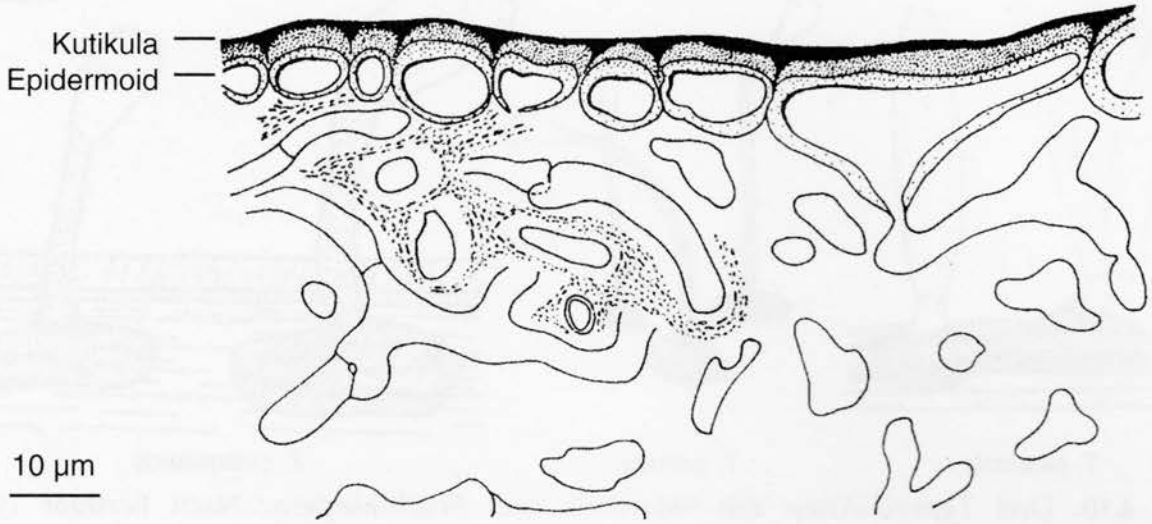
2 Inverses Epidermoid mit einer inneren Kutikula und einer äusseren Kutis. BERTHIER nennt diese Rinde "épidermoïde inversé, avec cutis." Beispiel: *Typhula setipes.*

Das Mark (Fig. 4.11, 4.12) besteht aus dicht verflochtenen, oft verklebten Hyphen mit fester oder gelatinöser Wand. Wenn die Hyphen lückenlos dicht gepackt sind und sich durch gegenseitigen Druck polygonal verformen, entsteht das nicht gelatinöse Pseudoparenchym. Oft sind die Hyphenwände

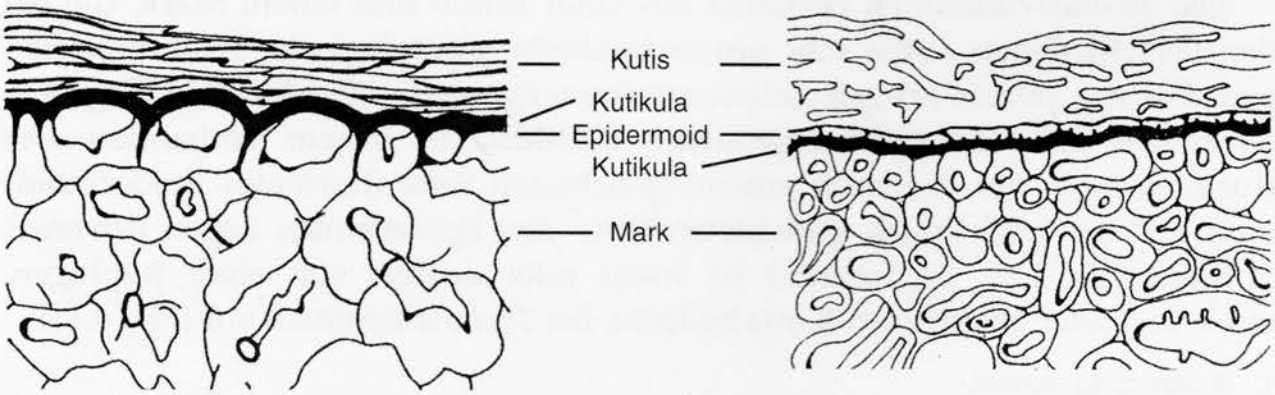


Typhula subvariabilis *Typhula phacorrhiza* *Typhula erythropus*

Epidermoide in Aufsicht. Strichmarke = 10 µm



Typhula phacorrhiza
Normales Epidermoid ohne Kutis. Mark stark gelatinös.

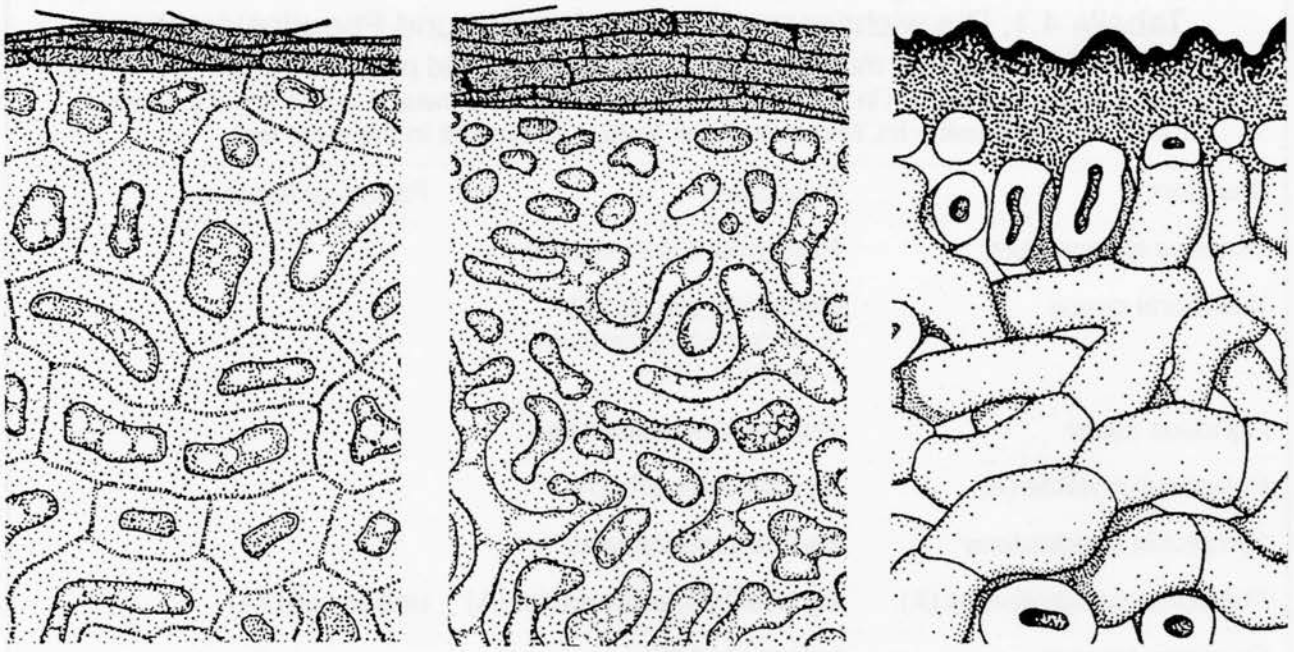


Typhula olivascens
Normales Epidermoid mit Kutis

Typhula setipes
Inverses Epidermoid mit Kutis

Figur 4.11: Sklerotienrinden verschiedener *Typhula*-Arten. Nach Berthier 1976.
Figure 4.11: Structure of the cortex of the sclerotia of several species of *Typhula*.

gelatinös (*Typhula phacorrhiza*), aber bisweilen sind sie so stark verquollen, dass eine einheitliche gelatinöse Masse entsteht, in der die Hyphen nur an ihrem Cytoplasma erkennbar sind (*Typhula gyrans*). Das Mark des Sklerotiums von *Typhula variabilis* lässt seinen lockeren Aufbau aus dickwandigen Hyphen deutlich erkennen, und lufterfüllte Lücken sind häufig.



Figur 4.12: Anatomie des Markes der Sklerotien dreier *Typhula*-Arten. ***T. viburni*** hat ein nicht gelatinöses, lückenlos pseudoparenchymatisches Mark. Bei ***T. gyrans*** sind die Hyphenwände verquollen und haben ihre Individualität verloren. Bei ***T. variabilis*** besteht das Mark aus dickwandigen, nicht gelatinösen Hyphen. Die Rinde ist verschleimt. - Nach Remsberg 1940.

Figure 4.12: Anatomy of the medulla of the sclerotia of three *Typhula*-species. ***T. viburni*** has a densly packed, pseudoparenchymatous medulla. The medulla of ***T. gyrans*** consists of hyphae with gelatinized and confluent walls, and ***T. variabilis*** shows a medulla made from thickwalled, not gelatinized hyphae. The cortex is gelatinized.

Sklerotien und Pseudosklerotien einiger Porlinge und porlingsähnlicher Blätterpilze

Bei den porlingsähnlichen Blätterpilzen der Gattungen *Lentinus* und *Panus* und bei den Porlingen fallen einige Arten durch ihre grossen bis riesigen Sklerotien oder Pseudosklerotien auf. Insgesamt sind über ein Dutzend solche Pilze bekannt geworden. Fünf davon kommen auch in Mitteleuropa vor, die restlichen sind an subtropisches oder tropisches Klima gebunden. Einige Sklerotien wurden als *Pachyma, Mylitta* oder *Mycelithe* beschrieben, andere blieben unbenannt (Tabelle 4.1).

Pachyma cocos und *Mylitta australis* finden in Afrika, Asien, Nordamerika und Australien seit langer Zeit als Nahrungsmittel oder als Heilmittel Verwendung. Die nordamerikanische Pachyma wurde von den Amerindianern als "Tuckahoe" gegessen, was ihr den Namen Indianerbrot eintrug. In der Tat sieht sie wie ein Brotlaib aus, hat die gleiche braune Farbe und ist etwa kopfgross. In der chinesischen Heilkunde heisst der gleiche Pilz "Fu Ling" und wird gegen Schmerzen und auch gegen Krebs eingenommen. In Australien wird das

Tabelle 4.1: Die wichtigeren Riesensklerotien und Pseudosklerotien
Table 4.1: The more important giant sclerotia and pseudosclerotia
A = in Australien, E = auch in Europa vorkommend. A = in Australia, E = also found in Europe
Fettdruck = im Text behandelt. Bold = discussed in the main text

Basidiom	Sklerotium	Pseudosklerotium
Lentinus tuberregium	***Pachyma tuberregium***	
Wolfiporia cocos	***Pachyma cocos*** (E) (= *Sclerotium giganteum* McBride 1817)	
Lignosus sacer	***Pachyma malaccense***	
Polyporus mylittae (A)	***Mylitta australis*** (A)	
"Omphalia lapidescens"	***Mylitta lapidescens*** *)	
Polyporus basilapiloides (A)	***Mylitta*-Typ, unbenannt** (A)	**unbenannt** (A)
Dendropolyporus umbellatus (E)	**unbenannt** (E) (= *Sclerotium giganteum* Rostrup 1889)	
Polyporus tuberaster (E)		***Mycelithe fungus ferens*** (E) "Pietra fungaia"
Polyporus tumulosus (A)		**unbenannt** (A)
Meripilus giganteus (E)		**unbenannt** (E)
Ganoderma cf. *lucidum* (E)		**unbenannt** (E)
Panus fulvus **)		unbenannt **)

*) *Mylitta lapidescens* ist nach FISCHER (1891) "ganz analog" wie *Mylitta australis* gebaut, "nur ist sie viel kleiner." Nach COHN & SCHRÖTER (1891) bildet dieses Sklerotium einen Hutpilz mit herablaufenden Lamellen, dessen taxonomische Identität neu überprüft werden sollte. Verbreitung: Indien, China, Japan, Antillen.
*) *Mylitta lapidescens* is similar to *Mylitta australis*, except that it is much smaller (FISCHER 1891). In an experiment by COHN & SCHRÖTER (1891) it produced an agaric with decurrent gills whose taxonomic identiy should be reinvestigated. Distribution: India, China, Japan and Antilles.
**) Mehrere *Panus*-Arten bilden Pseudosklerotien, die hier nicht behandelt werden. Lediglich *Panus fulvus* wird als Beispiel abgebildet (Fig. 4.32).
**) Several species of *Panus* produce pseudosclerotia but they are not discussed here. A drawing of *Panus fulvus* is given as an example (Fig. 4.32).

Sklerotium von *Polyporus mylittae* von den Ureinwohnern gegessen, was ihm den Namen "Blackfellows Bread" eintrug (WILLIS 1967). In Südeuropa wird das Pseudosklerotium von *Polyporus tuberaster* als "Pietra fungaia" in feuchtem Sand eingebettet, worauf es über längere Zeit essbare Fruchtkörper bildet, und in Afrika wird das Sklerotium von *Lentinus tuberregium* in ähnlicher Weise ausgenützt. Neben den *Lentinus*-Fruchtkörpern wird auch das Sklerotium gegessen, teils als Nahrungsmittel, teils als Heilmittel (OSO 1977).

A) *Pachyma*-Sklerotien (Fig. 4.13 - 4.17)

Grosse, knollige Sklerotien mit hell ockerfarbener bis brauner, fein filziger, runzeliger bis schilferiger Oberfläche und (fast) homogenem, festem, gelblich-weissem, nicht gelatinösem Mark. Frisch gut schneidbar, nass bisweilen krümelig, trocken korkig bis holzartig hart. Rinde aus braunen Faserhyphen verwoben, Oberfläche bisweilen harzig verklebt. Mark aus farblosen Faserhyphen, Speicherzellen und oft auch Speicherhyphen aufgebaut. Stellenweise einige wenige vegetative Hyphen vorhanden. Wassergehalt etwa ein Achtel des Frischgewichtes (*Pachyma cocos*, CLAUTRIAU in BOMMER 1896: 48).

Wie aus der Tabelle 4.1 hervorgeht, gehören die *Pachyma*-Sklerotien zu drei verschiedenen Gattungen. *Lentinus* ist ein porlingsähnlicher Lamellenpilz (heute zu den Aphyllophorales gestellt), *Wolfiporia* ein resupinater Porling und *Lignosus* ein zentralgestielter Porling mit einem Hut.

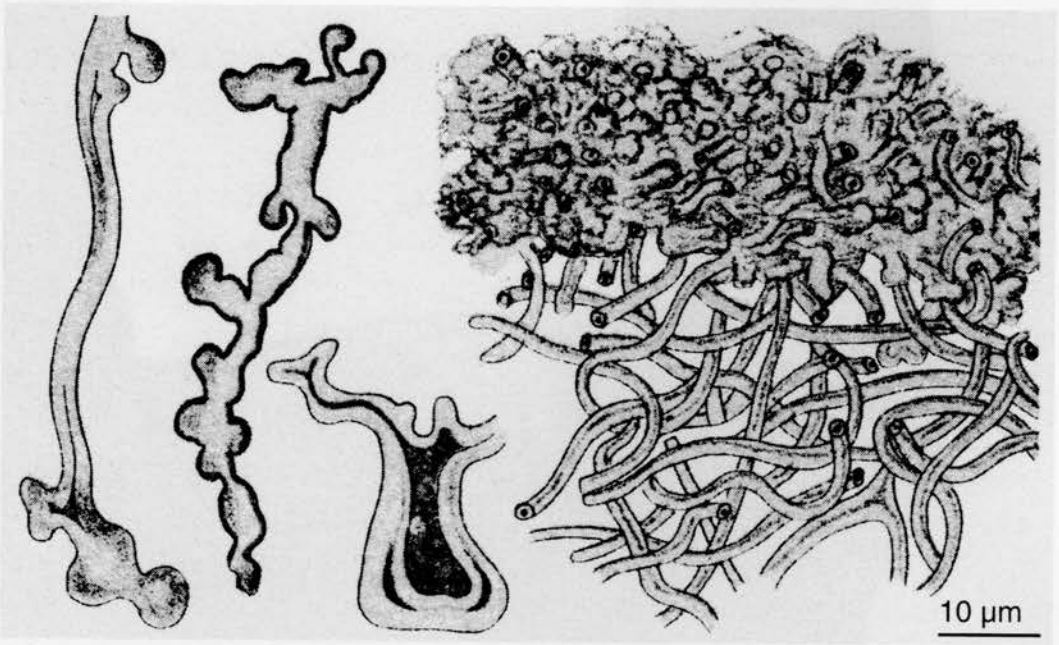
Figur 4.13: *Lentinus tuberregium*, Fruchtkörper auf einem *Pachyma*-Sklerotium aus den Tropen Afrikas. Nach Cohn & Schroeter 1891, als *Lentinus woermanni*. Elektronisch kopiert und verändert.

Figure 4.13: *Lentinus tuberregium* fruitbodies growing out of a *Pachyma*-sclerotium from tropical Africa.

Lentinus tuberregium — *(Pleurotus tuberregium, Panus tuberregium)* Sklerotium: *Pachyma tuberregium, Pachyma woermanni.* – Tropisch. Die grossen Sklerotien entwickeln sich in umgefallenen Baumstämmen und liegen nach deren Vermoderung reihenweise auf dem Boden, wo sie bald mit Pflanzenresten, Humus und Erde bedeckt werden. Erst dann erscheinen die Fruchtkörper (CORNER 1981: 101, als *Panus tuber-regium*).

Die Sklerotien werden bis 15 cm lang und 500 g schwer. Sie sind auffallend leicht und schwimmen auf Wasser; das spezifische Gewicht beträgt nach COHN & SCHROETER (1891: 4) etwa 0,65 g/cm^3. Die Oberfläche ist hell ockerlich und flockig bis filzig. Das Mark ist weiss, fast holzartig fest, gleichmässig. Die Rinde setzt sich nicht scharf vom Mark ab und kann nicht als gesonderte Schicht abgelöst werden.

Die Rinde ist etwa 120-130 µm dick und zweischichtig. Die äussere Schicht misst 45-50 µm und besteht aus 2-4 µm dicken, braunen, sehr dickwandigen, verfilzten Faserhyphen (Fig. 4.14). Die innere Schicht ist blasser, 70-80 µm dick und aus gelbwandigen Faserhyphen geflochten. Das blasse, kompakte Mark zeigt neben den seltenen vegetativen Hyphen 3 Hauptbestandteile: a) am häufigsten sind die knorrigen, unregelmässig geformten, dickwandigen, 10-15 µm dicken Speicherhyphen; b) 2-3 µm dicke, verbogene, zylindrische bis schwach höckerige, kaum verzweigte Faserhyphen; c) unregelmässig geformte,



Figur 4.14: Anatomie des *Pachyma*-Sklerotiums von *Lentinus tuberregium.* Das Mark (links) besteht aus Faserhyphen, Speicherhyphen und unregelmässig geformten Speicherzellen. Vergleiche auch die Figur 2.44 auf Seite 49.

Figure 4.14: Anatomy of the *Pachyma*-sclerotium of *Lentinus tuberregium.* The cortex (right) shows an outer dark layer and an inner, pale stratum of fibre hyphae. The medulla consists of fibre hyphae, storage hyphae and irregularly shaped storage cells (see also figure 2.44, p. 49).

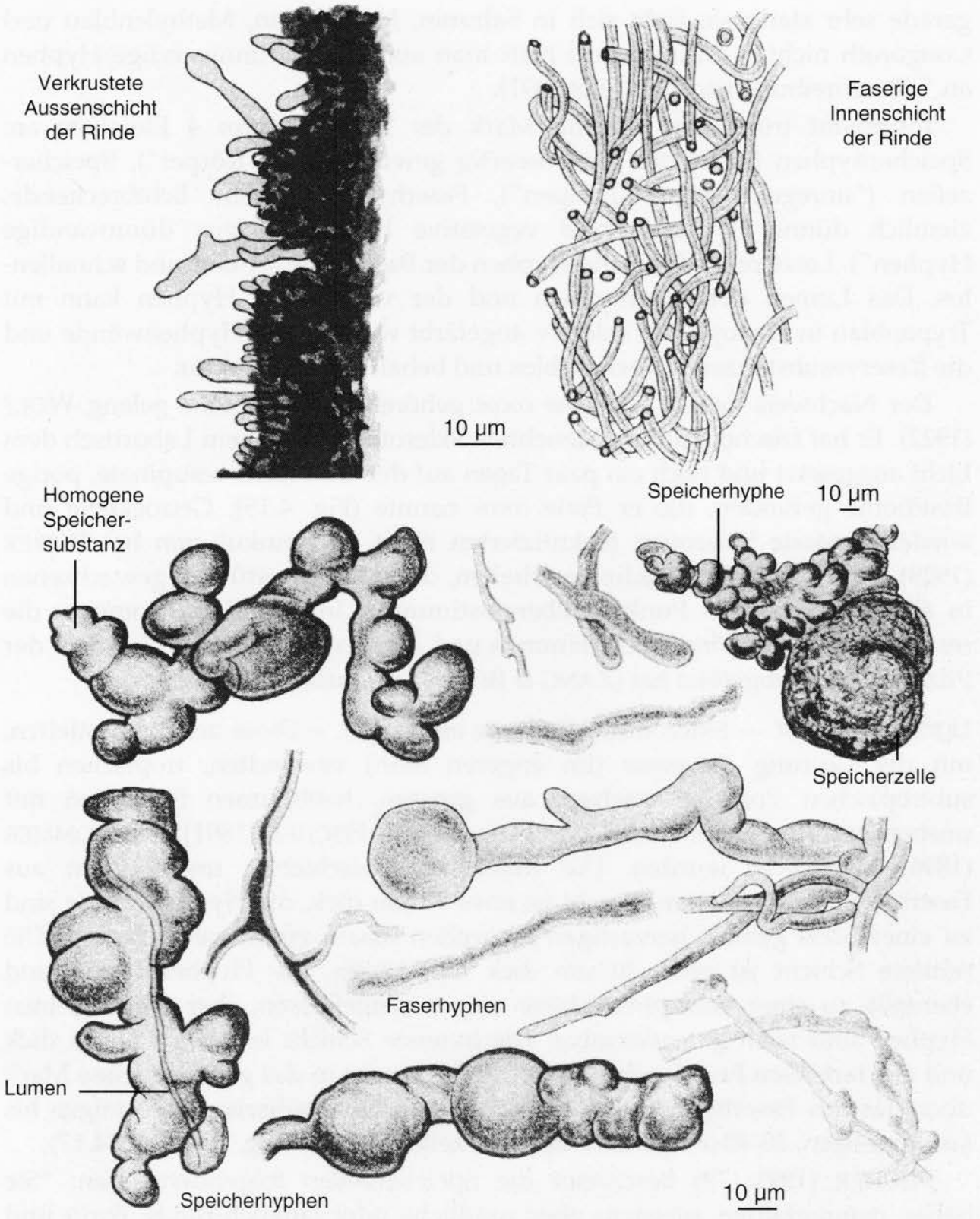
knollige bis fast isodiametrisch vieleckige Speicherzellen. Kalilauge löst die Wandanlagerungen der Speicherzellen auf, nicht aber die der Hyphen. In Jodlösung färben sich alle Substanzen blass gelb.

Wolfiporia cocos (Macrohyporia extensa) — Sklerotium: *Pachyma cocos, Sclerotium giganteum* McBride 1817, non Rostrup 1889. - "Unter dem Namen *Pachyma Cocos* versteht man grössere knollenförmige, unregelmässig, meist rundlich gestaltete Körper, welche eine braune bis schwarze, runzlig unebene, ziemlich dünne Rinde und eine compacte, homogene, weisse oder gelblichweisse Innenmasse unterscheiden lassen" (FISCHER 1891). Das Sklerotium entwickelt sich unterirdisch um Wurzeln von Laub- und Nadelbäumen und ist aus Europa (Schweiz, Frankreich; FISCHER 1891, PRILLIEUX 1890), Nordamerika, China und Japan bekannt geworden.

Die Anatomie des Sklerotiums wurde von FISCHER (1891) und BOMMER (1896) beschrieben. Die Rinde ist zweischichtig. Die äussere, etwa 200 µm dicke Schicht ist harzig sklerotisiert, schilfert aber ab und legt stellenweise die braunfaserige, bis etwa 300 µm dicke Innenschicht frei. Die Innenmasse (Mark) "ist im trockenen Zustand ziemlich hart, holzartig; nass gemacht quillt sie auf, wird weich und lässt sich leicht in krümlige, an weiches Brod erinnernde Stückchen zerbröckeln. Der Bau dieser weissen Innenmasse ist ein sehr sonderbarer: untersucht man Schnitte derselben mikroskopisch, so bemerkt man, dass sie an den meisten Stellen drei Bestandtheile unterscheiden lässt: erstens gekröseartig gewundene, oft korallenartig verzweigte, sehr unregelmässig gestaltete, stark lichtbrechende Körper; zwischen denselben liegen zweitens grössere unregelmässige Klumpen, welche eine Streifung erkennen lassen und nicht weniger lichtbrechend sind als die erstgenannten Körper; und endlich drittens ebenfalls sehr lichtbrechende ziemlich dünne Hyphen. Diese drei Bestandtheile sind sehr dicht und innig ineinander verflochten. ... Die Vertheilung dieser Elemente an verschiedenen Stellen der Masse ist nicht eine ganz gleichmässige: vorherrschend sind die erstgenannten, sie bilden die Hauptmasse; auch den mit Streifung versehenen Klumpen wird man so ziemlich in jedem Schnitte mehrfach begegnen; was dagegen die Hyphen betrifft, so kann man Schnitte machen, in denen kaum eine einzige aufzufinden ist, andere wiederum, in denen sie sehr reichlich vorhanden sind; es scheint, als ob letzteres besonders in der Nähe der Oberfläche zutreffe; endlich fand ich vereinzelt ... Stellen, welche ausschliesslich aus Hyphen bestanden. ... Die Hyphen haben meist 2-4 µ Durchmesser, es kommen aber auch dickere vor; sie sind verzweigt und haben gewöhnlich eine stark verdickte lichtbrechende Membran, so sehr verdickt, dass das Lumen auf ein Minimum reducirt ist und nur noch durch einen zarten Streifen oder eine Reihe einzelner glänzender Punkte (Inhaltsreste) angedeutet wird; meist lässt es sich sogar überhaupt nicht wahrnehmen. Diese verdickte Wand quillt bei Kalizusatz etwas, doch nicht

Figur 4.15: *Wolfiporia cocos.* **A:** Ein Sklerotium *(Pachyma cocos)* aus der Schweiz. Original. **B:** Resupinater Fruchtkörper auf einem Sklerotium, USA. Nach Wolf 1922.

Figure 4.15: *Wolfiporia cocos.* **A:** A sclerotium *(Pachyma cocos)* from Switzerland. **B:** A resupinate fruit body, USA.



Figur 4.16: Rinde (oben) und Mark des Sklerotiums von *Wolfiporia cocos (= Pachyma cocos).* Mark mit unregelmässigen Speicherhyphen mit homogener Reservesubstanz, einer klumpigen, schollig strukturierten Speicherzelle und einigen farblosen Faserhyphen. Nach Bommer 1896.

Figure 4.16: Anatomy of the sclerotium of *Wolfiporia cocos (= Pachyma cocos).* **Top:** Cortex with incrusted surface layer (left) and a middle layer of brown fibre hyphae (right). **Bottom:** Irregularly shaped storage hyphae with homogeneous storage substance, a storage cell with heteromorphous strucure, and some colourless fibre hyphae of the medulla.

gerade sehr stark; sie färbt sich in Safranin, Methylgrün, Methylenblau und Congoroth nicht. – Da und dort trifft man auch ganz dünnwandige Hyphen an." (Beschreibung nach FISCHER 1891).

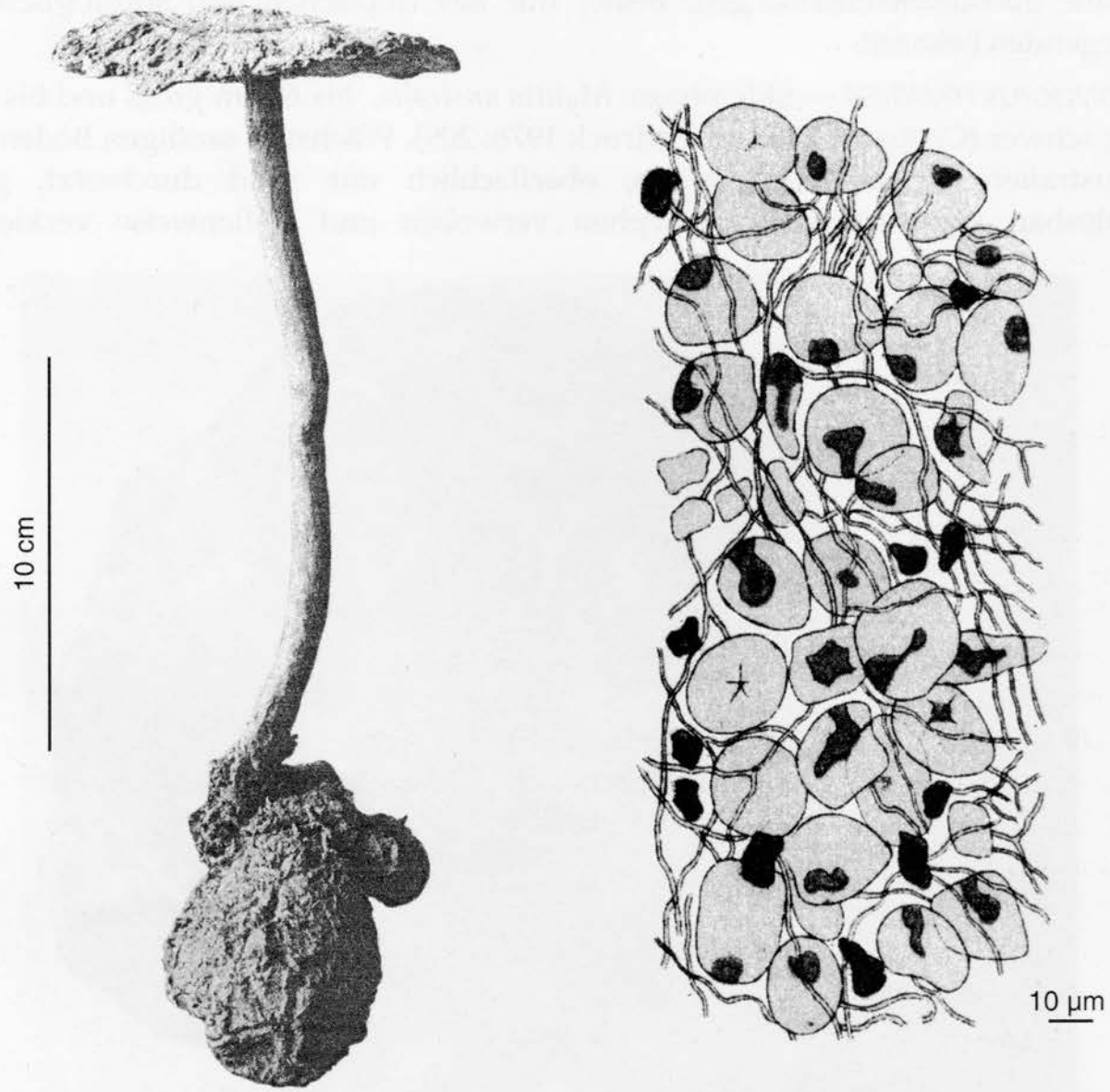
Insgesamt trifft man also im Mark der *Pachyma cocos* 4 Elemente an: Speicherhyphen (FISCHER's "gekröseartig gewundene ... Körper"), Speicherzellen ("unregelmässige Klumpen"), Faserhyphen ("sehr lichtbrechende, ziemlich dünne Hyphen") und vegetative Hyphen ("ganz dünnwandige Hyphen"). Letztere sind wie die Hyphen der Basidiome septiert und schnallenlos. Das Lumen der Faserhyphen und der vegetativen Hyphen kann mit Trypanblau in Lactophenol selektiv angefärbt werden, die Hyphenwände und die Reservesubstanzen bleiben farblos und behalten ihre Struktur.

Der Nachweis des zu *Pachyma cocos* gehörenden Basidioms gelang WOLF (1922). Er hat frische, gut durchfeuchtete Sklerotien auf seinem Labortisch dem Licht ausgesetzt und nach ein paar Tagen auf der Unterseite resupinate, porige Basidiome gefunden, die er *Poria cocos* nannte (Fig. 4.15). Getrocknete und wieder genässte Sklerotien fruktifizierten nicht. In Reinkulturen hat WEBER (1929) auf PDA kleine Basidiome erhalten, die mit den natürlich gewachsenen in allen wesentlichen Punkten übereinstimmten. In der Natur kommen die resupinaten Fruchtkörper auf Stämmen und Ästen von *Pinus* vor, nachdem der Pilz den Baum abgetötet hat (ZANG & BI 1991, mit farbiger Abbildung).

Lignosus sacer — Sklerotium: *Pachyma malaccense.* – Diese zentral gestielten, mit der Gattung *Polyporus* (im engeren Sinn) vewandten, tropischen bis subtropischen Porlinge wachsen aus grossen, hellbraunen Sklerotien mit uneben grobrunzeliger Oberfläche aus, die von FISCHER (1891) und BOMMER (1896) untersucht wurden. Die Rinde ist dreischichtig und besteht aus Faserhyphen. Die äussere Schicht ist etwa 75 µm dick, die Hyphenwände sind zu einer blass gelben, harzartigen amorphen Masse zusammengeflossen. Die mittlere Schicht ist etwa 20 µm dick und braun, die Hyphenwände sind ebenfalls zu einer amorphen Masse zusammengeflossen, aber die einzelnen Hyphen sind noch gut erkennbar. Die innerste Schicht ist etwa 500 µm dick und aus farblosen Faserhyphen geflochten. Sie geht in das gelblichweisse Mark über, das aus Faserhyphen und unregelmässig ellipsoidischen, eiförmigen bis fast kugeligen, 20-40 µm grossen Speicherzellen besteht (Fig. 2.45 S. 49; 4.17).

FISCHER (1891: 79) beschreibt die Speicherzellen folgendermassen: "Sie haben mannigfaltige, meistens aber rundliche oder länglich-runde Form und was an ihnen besonders auffällt das ist ihr angefressenes Aussehen ... Die Grösse der Körper variirt, im Mittel mag sich der Durchmesser etwa auf 25-30 µm belaufen. Lässt man zu den Schnitten Kalilauge hinzutreten, so erfolgt eine sofortige Verquellung und Lösung der lichtbrechenden Körper, in der Regel so, dass die äusseren Schichten zuerst auf der einen Seite gesprengt werden und hierauf die inneren Theile nach dieser Seite herausquellen ... Auf der

abgekehrten Seite bleibt die äusserste Schicht des Körpers als sehr feines, zartes Häutchen unverändert bestehen. ... Während des der Lösung vorangehenden Quellens erscheinen die Körner prachtvoll geschichtet und gebläut. ... Auch Chlorzinkjod macht die Körner sofort stark quellen, um sie gleich darauf zu lösen, ... Bläuung tritt bei Zusatz von Chlorzinkjod nirgends ein. ...Die Rinde des Sklerotiums unterscheidet sich von der Innenmasse dadurch, dass sie fast ausschliesslich aus einem sehr dichten Geflecht gebräunter Hyphen besteht."



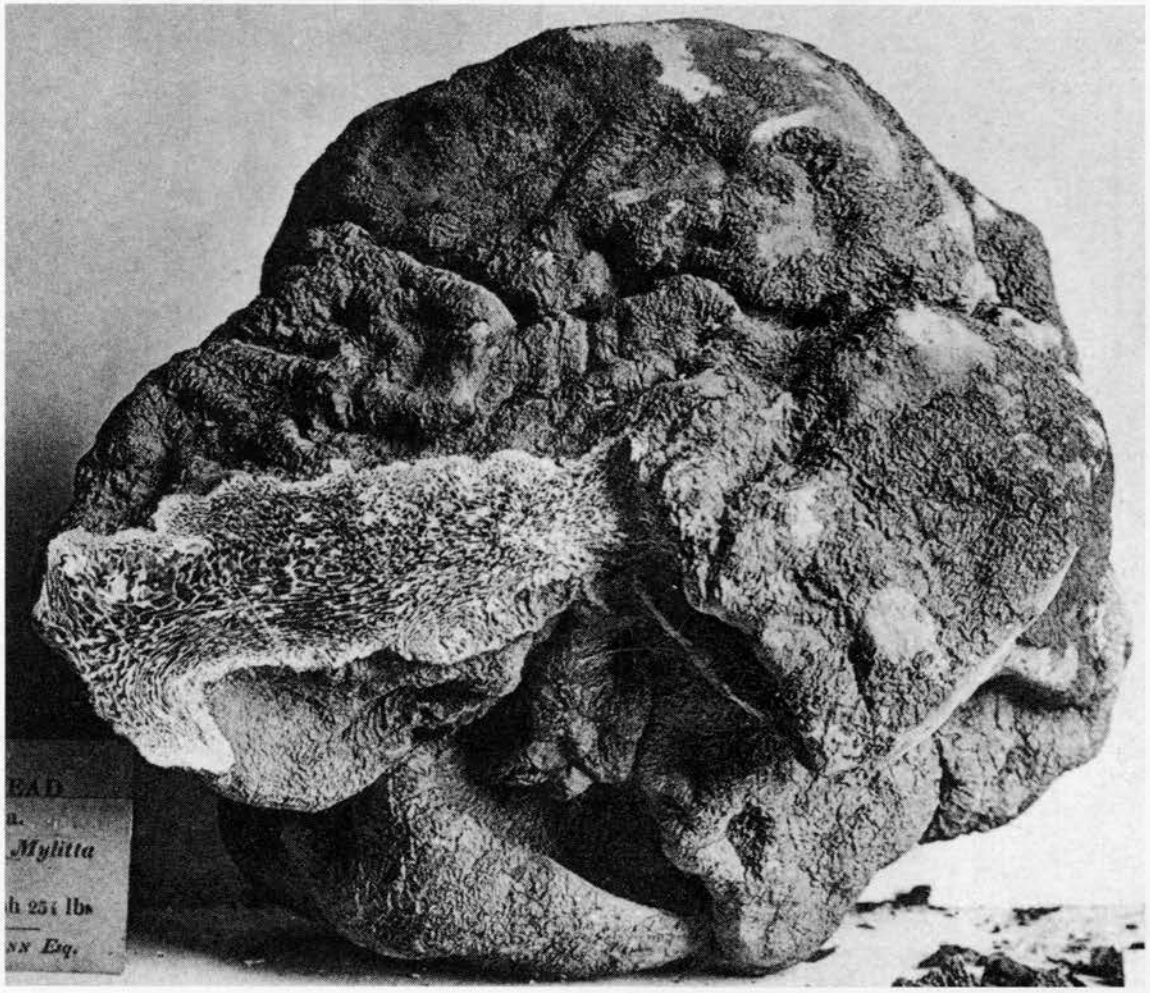
Figur 4.17: *Lignosus sacer,* Fruchtkörper auf Sklerotium aus Madagaskar (nach Fischer 1891) und Mark des Sklerotiums *(Pachyma malaccense)* mit Faserhyphen und Speicherzellen (nach Bommer 1896). Vergleiche auch Figur 2.45, S. 49.

Figure 4.17: Fruitbody of *Lignosus sacer* growing from the sclerotium Pachyma malaccense from Madagascar, and medulla of the sclerotium with fibre hyphae and storage cells. See also figure 2.45 p. 49.

B) *Mylitta*-Sklerotien (Fig. 4.18 - 4.21)

Grosse bis riesige, knollige, braune bis fast schwarze Sklerotien mit fein filziger, runzeliger bis schilferiger Oberfläche und marmoriert wabigem bis scheckigem, gelatinösem, bisweilen klebrigem Mark; Wassergehalt etwa ein Drittel des Frischgewichtes (MACFARLANE & al. 1978). Frisch gut schneidbar, trocken hornartig hart. Rinde gut ablösbar, aus braunen Faserhyphen verwoben, Oberfläche bisweilen harzig verklebt. Mark hauptsächlich aus farblosen Speicherhyphen aufgebaut, nur wenige Speicherzellen vorhanden. Ohne Substratbeimischungen. Bisher nur aus tropischen und subtropischen Gegenden bekannt.

Polyporus mylittae — Sklerotium: *Mylitta australis,* bis 60 cm gross und bis 17 kg schwer (CLELAND 1935, Nachdruck 1976: 209). Wächst in sandigen Böden in Australien. Kruste dunkelbraun, oberflächlich mit Sand durchsetzt, gut ablösbar, aus braunen Faserhyphen verwoben und stellenweise verklebt.

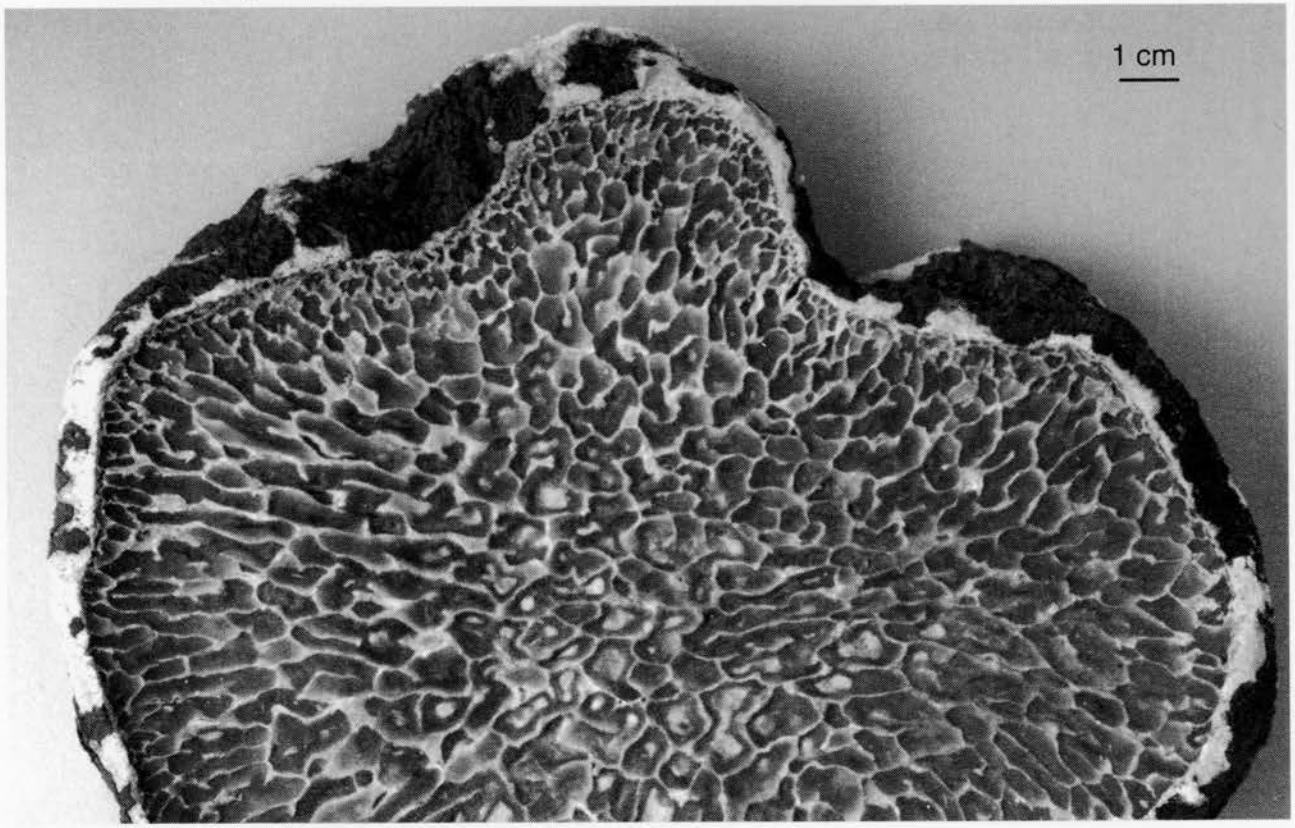


Figur 4.18: *Mylitta australis,* das Sklerotium des zentral gestielten Porlings *Polyporus mylittae.* Links angeschnitten und die Wabenstruktur zeigend. Durchmesser etwa 20 cm, Gewicht ungefähr 11,6 kg. Nach Bommer 1896, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 4.18: *Mylitta australis,* the sclerotium of the stipitate polypore fungus *Polyporus mylittae.* At left cut open to show the alveolate structure. Diameter of the sclerotium about 20 cm, weight 25.5 lbs.

Darunter befindet sich eine etwa 5 mm breite, weissliche Zone farbloser Hyphen. Das Mark ist eine zusammenhängende, durchscheinende Masse, durch weissliche, bis 2 mm dicke Strata wabenartig unterteilt. Die Anatomie des Markes wurde von MACFARLANE & al. (1978) untersucht, deren Beschreibung hier zusammengefasst wird. Sowohl die Wabenwände (die weisslichen Strata) als auch die durchscheinende Masse der Waben sind stark gelatinös. Die durchscheinende Masse ist farblos bis gelblich und hat die Konsistenz eines festen Gels, das sich bei Druck nicht verformt, sondern bricht. Die Wabenwände bestehen aus 1,5-5,5 µm dicken vegetativen Hyphen mit Schnallen und farblosen, 3-9 µm dicken Faserhyphen. Beide kommen auch in der Wabenfüllmasse vor, sind da aber seltener anzutreffen. Die Speicherhyphen kommen nur in der Wabenfüllmasse vor und zeigen eine geschichtete Anlagerung von Speichersubstanzen (wahrscheinlich Hemizellulosen, MACFARLANE & al. 1978). Sie sind 10-18 µm dick und miteinander gelatinös verklebt. Die gelatinöse Wabenfüllsubstanz dient auch als Wasserspeicher.

Die Speichersubstanzen der Speicherhyphen lösen sich in Kalilauge nicht auf. Kongorot färbt sowohl die Hyphenwände als auch die Speichersubstanzen stark an. Wird das mit Kongorot gefärbte Material anschliessend in Kalilauge gebracht, so entfärben sich die Speichersubstanzen sehr rasch, die Hyphenwände hingegen bleiben stark rot (Fig. 4.20). Toluidinblau färbt die

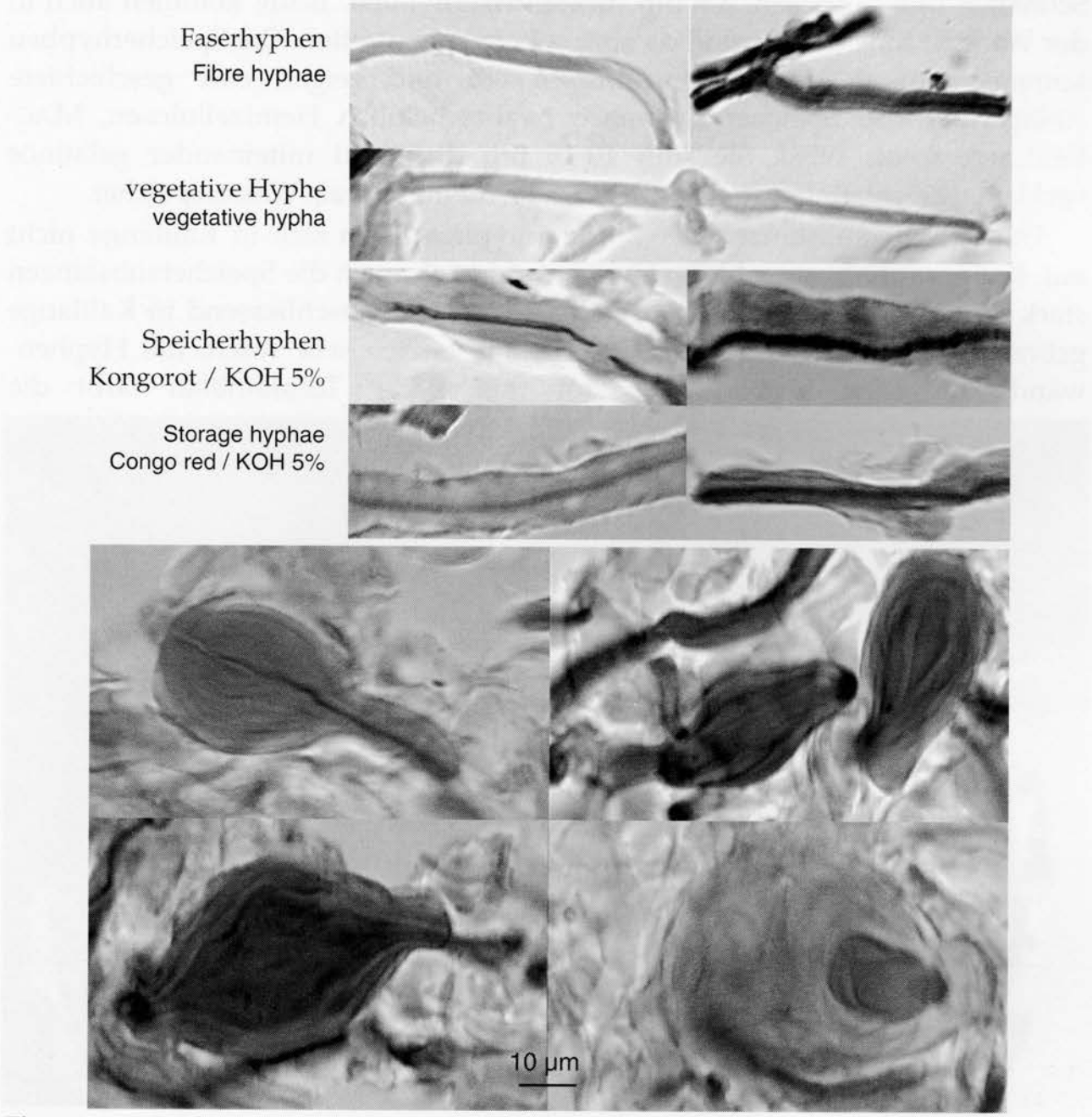


Figur 4.19: Wabenstruktur des Markes von *Mylitta australis*. Schwarze Aussenschicht der Rinde teilweise abgeschilfert. – Original.

Figure 4.19: Alveolate structure of the medulla of *Mylitta australis*. Black outer layer of the cortex partially fallen off.

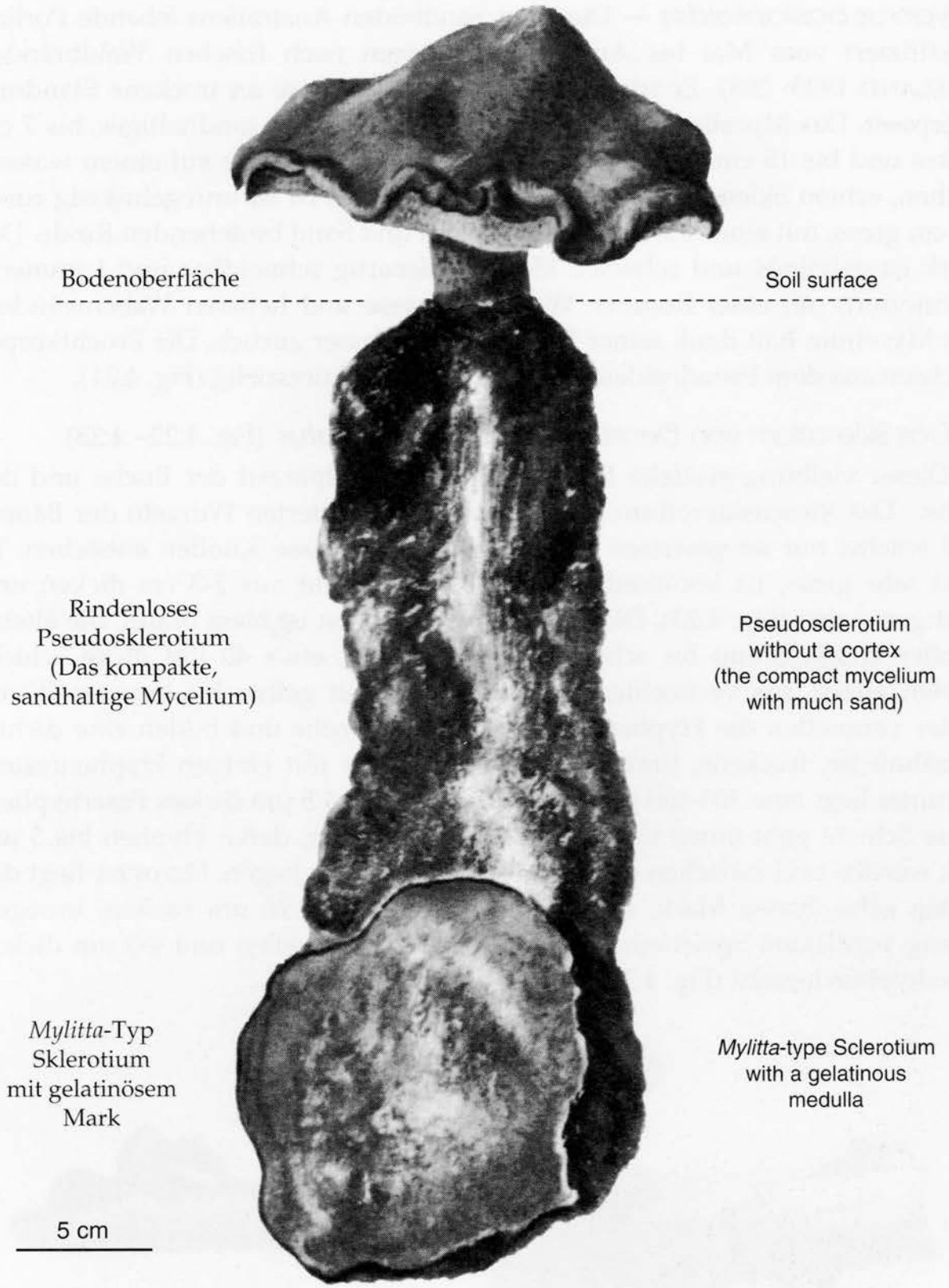
Hyphenwände metachromatisch malvenfarbig, lässt aber die Speichersubstanzen farblos, wodurch ebenfalls eine differenzierte Färbung zustande kommt. Baumwollblau färbt nicht. In Melzers Lösung und in Chlorzinkjod bleiben die Wände und die Hemizellulosen fast farblos oder werden leicht gelb, und sie lösen sich nicht auf.

Stellenweise findet man im Mark dickwandige Zellen mit geschichteter Wand, die nach ihrer Struktur und ihrem Färbeverhalten Speicherzellen sind (Fig. 4.20). Irrtümlicherweise wurden diese von BOMMER (1896) als Asci, von MACFARLANE & al. (1978) als Chlamydosporen angesprochen.



Figur 4.20: Hyphen und Speicherzellen aus dem Mark von *Mylitta australis*, mit Kongorot gefärbt und in Kalilauge untersucht.

Figure 4.20: Hyphae and storage cells from the medulla of *Mylitta australis*, stained with Congo red and mounted in potassium hydroxide solution.



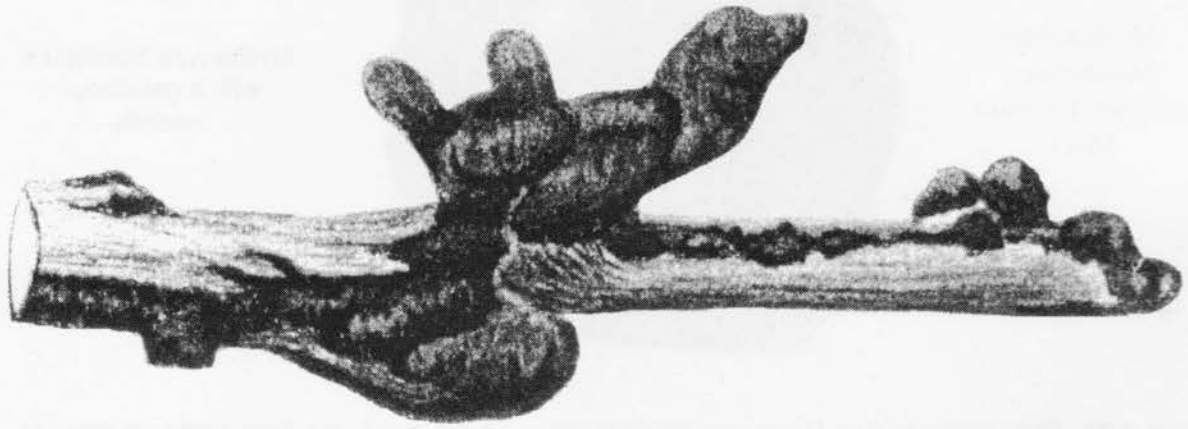
Figur 4.21: Der australische *Polyporus basilapiloides* ist an trockene Standorte angepasst. Das dichte, sandhaltige Mycel (ein lockeres Pseudosklerotium) bildet unten ein gelatinöses *Mylitta*-Sklerotium, oben bei Regen kurzstielige Fruchtkörper. Nach Cleland 1935, verändert.

Figure 4.21: The australian *Polyporus basilapiloides* is adapated to dry conditions: The compact mycelium (a pseudosclerotium without a cortex) retains some water and produces a deeply buried, gelatinous *Mylitta*-type slerotium. After a rain it fruits with a short-stalked hat to reduce evaporation.

Polyporus basilapiloides — Dieser in Sandböden Australiens lebende Porling fruktifiziert vom Mai bis August nach Regen nach frischen Waldbränden (CLELAND 1935: 208). Er ist in bemerkenswerter Weise an trockene Standorte angepasst. Das Mycelium lebt im Boden als kompaktes, sandhaltiges, bis 7 cm dickes und bis 15 cm langes Pseudosklerotium ohne Rinde auf einem wasserreichen, echten Sklerotium vom *Mylitta*-Typ. Dieses ist ist unregelmässig rund, 7-8 cm gross, mit einer dunkeln, aus Hyphen und Sand bestehenden Rinde. Das Mark ist gelatinös und schwach klebrig, käseartig schneidbar und kammerig marmoriert, mit einer braunen Wabenfüllmasse und helleren Wabenwänden. Das Mycelium hält dank seiner Dichte etwas Wasser zurück. Die Fruchtkörper wachsen aus dem Pseudosklerotium aus und sind kurzstielig (Fig. 4.21).

C) Das Sklerotium von *Dendropolyporus umbellatus* (Fig. 4.22 - 4.25)

Dieser vielhütig-gestielte Porling ist ein Wurzelparasit der Buche und der Eiche. Das Riesensklerotium entspringt den parasitierten Wurzeln der Bäume und wächst nur an gewissen Stellen, wo junge, blasse Knollen entstehen. Es wird sehr gross, ist koralloid verzweigt und besteht aus 2-3 cm dicken und knotigen Ästen (Fig. 4.23). Die Rinde junger Knollen ist blass braun, die älterer Knollen dunkelbraun bis schwarz. Die äusserste, etwa 40 µm dicke Schicht besteht zuerst aus verflochtenen Faserhyphen mit gelber bis brauner Wand; später verquellen die Hyphenwände mehr und mehr und bilden eine dichte, harzähnliche, trockene, braune, homogene Masse mit einigen Hyphenresten. Darunter liegt eine 300-400 µm dicke Schicht aus 1-1,5 µm dicken Faserhyphen. Diese Schicht geht innen in die nächste Schicht über, deren Hyphen bis 3 µm dick werden und zwischen denen zahlreiche Kristalle liegen. Darunter liegt das korkig zähe, blasse Mark, das aus verzweigten, bis 20 µm breiten, unregelmässig verdickten Speicherhyphen, runden Speicherzellen und 4-5 µm dicken Faserhyphen besteht (Fig. 4.25).

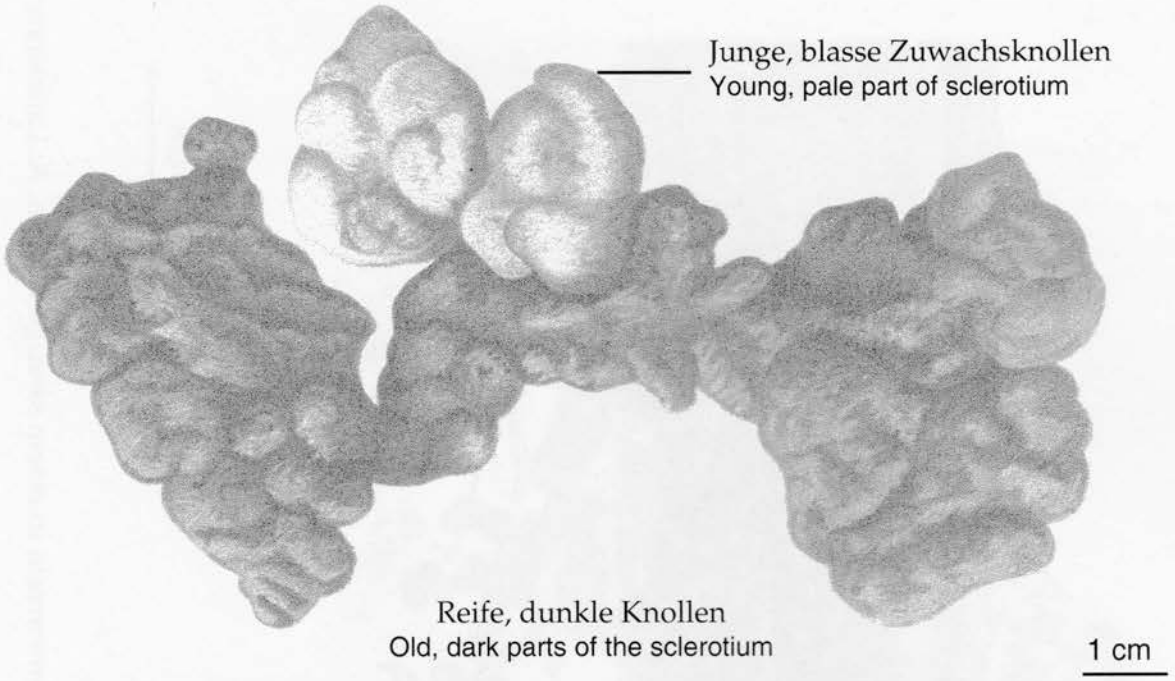


Figur 4.22: Wachstumsformen des Sklerotiums von *Dendropolyporus umbellatus*. Ein junges Sklerotium bricht aus einer Eichenwurzel hervor. Nach Bommer 1896, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 4.22: Growth forms of the sclerotium of *Dendropolyporus umbellatus*. A young sclerotium grows out of an oak root.

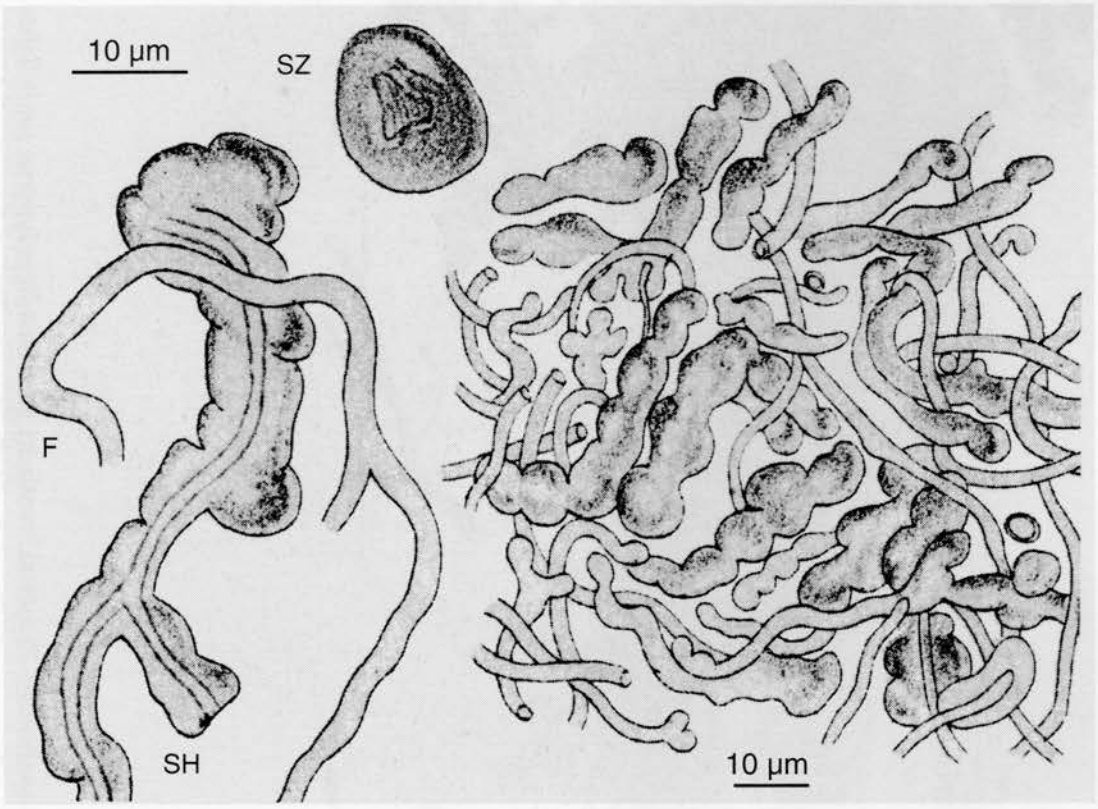
Figur 4.23: Koralloides Riesensklerotium von *Dendropolyporus umbellatus* und einige Eichenwurzeln in einem sandigen Boden. **A:** Laubstreu; **B:** Sandhaltiger Humus; **C:** Sand. Nach Bommer 1896, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 4.23: A coralloid giant sclerotium of *Dendropolyporus umbellatus* and some roots of an oak tree in a sandy soil. **A:** leave litter; **B:** sandy humus; **C:** sand.



Figur 4.24: Neues, knollenartiges Wachstum auf einem älteren Sklerotium von *Dendropolyporus umbellatus*. Nach Bommer 1896, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 4.24: Growth of young, pale tubercles from a dark, old part of the sclerotium of *Dendropolyporus umbellatus*.



Figur 4.25: Faserhyphen (F), Speicherhyphen (SH) und Speicherzellen (SZ) aus dem Mark von *Dendropolyporus umbellatus*. Nach Bommer 1896, elektronisch kopiert und überarbeitet.

Figure 4.25: Fibre hyphae (F), storage hyphae (SH) and storage cells (SZ) from the medulla of the sclerotium of *Dendropolyporus umbellatus*.

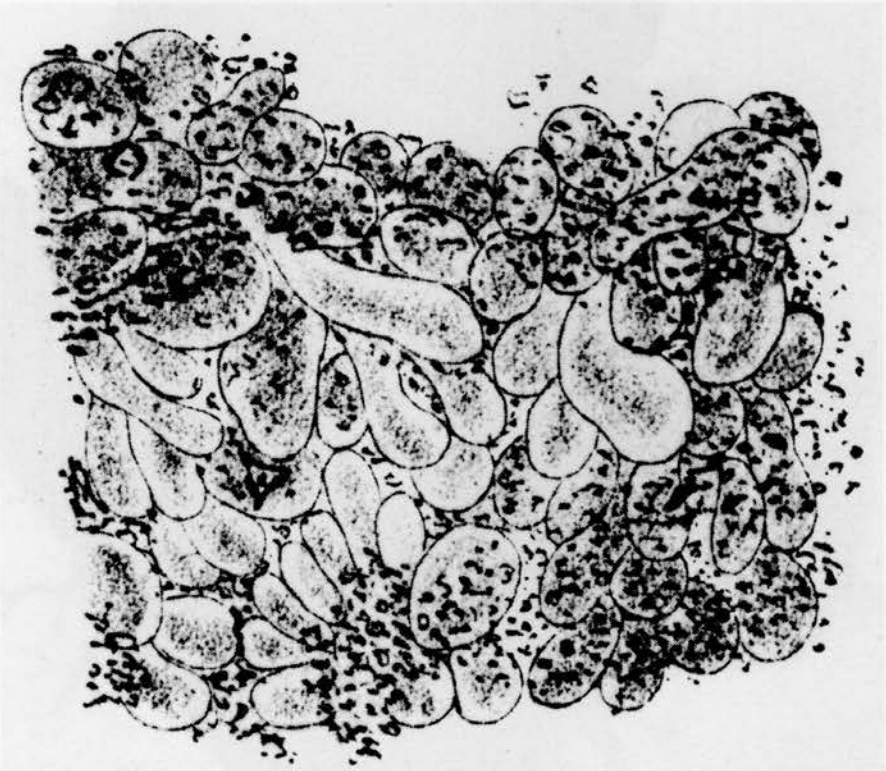
D) Pseudosklerotien (Fig. 4.26 - 4.32)

Polyporus tuberaster — Pseudosklerotium: *Mycelithe fungus ferens,* «Pietra fungaia», Kanadischer Tuckahoe. Das bis kopfgrosse Pseudosklerotium von *Polyporus tuberaster* kann jahrelang essbare Fruchtkörper produzieren und ist deshalb als «Pilzstein» oder «Pietra fungaia» bekannt geworden (Fig. 4.26). Es

Figur 4.26: Pseudosklerotium und Fruchtkörper von *Polyporus tuberaster*. n. Müller & al. 1978.
Figure 4.26: Fruit body and pseudosclerotium of *Polyporus tuberaster*.

wird besonders in Süditalien als eine Art permanente Pilzkultur gehalten und hat schon früh die Aufmerksamkeit der Mykologen auf sich gezogen. Bereits SEVERINO (1649), MICHELI (1729), BRUNNER (1842), DE BARY (1884: 44), FAYOD (1889: 198) und BOMMER (1896) haben seine heterogene Zusammensetzung aus Pilzgeflecht, Erde, Steinen und feinen Erdteilchen beschrieben. Diese Beimischungen haben auch die frühe Ansicht begünstigt, das Pseudosklerotium sei kein Pilz, sondern ein Mineral, eben ein «Pilzstein». Sein spezifisches Gewicht beträgt nach BRUNNER (1842) etwa 1,25 g/cm^3.

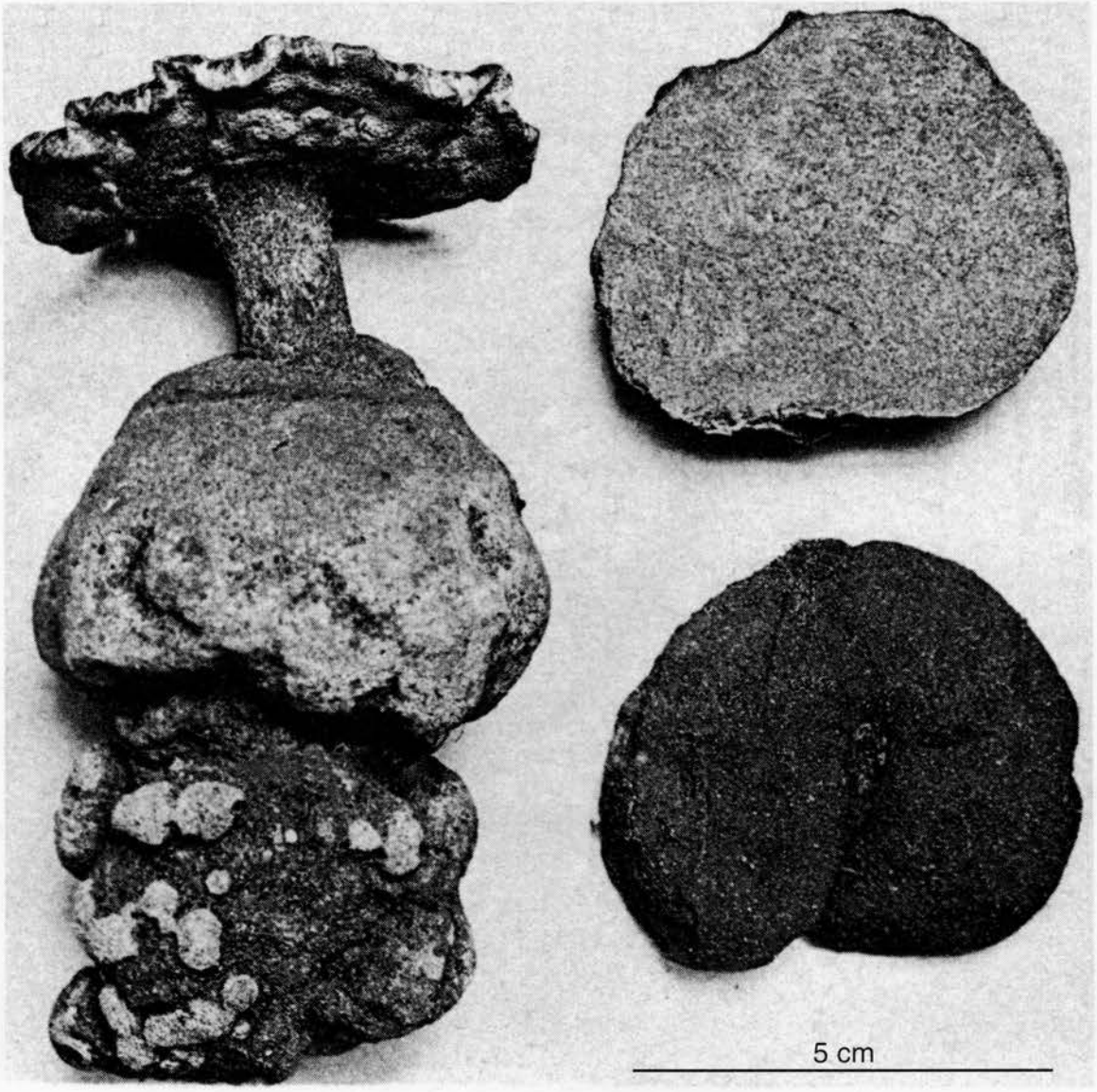
Das Pseudosklerotium *(Mycelithe)* ist eine dunkelbraune bis schwärzliche, apfelgrosse bis kopfgrosse, unregelmässige Knolle. Die Rinde ist aus 3-4,5 µm dicken, schnallentragenden Hyphen mit verdickter Wand dicht geflochten, zwischen denen einige isodiametrische, farblose bis braune, dickwandige Zellen eingestreut sind. Im Gegensatz zum Mark enthält die Rinde keine Substrateinschlüsse. Das Mark ist blass, korkig zäh, schneidbar, und besteht aus verzweigten, in Wasser stark quellenden Speicherhyphen, 2-4,5 µm dicken, verzweigten Sklerohyphen und 2-3,5 µm dicken, dünnwandigen, vegetativen Hyphen mit Schnallen (MÜLLER & al. 1978). Die Substrateinschlüsse sind unregelmässig verteilt. Die blasseren Zonen des Markes enthalten weniger, die dunkleren mehr Erde. Nach CLAUTRIAU (in BOMMER 1896: 48) bestehen etwa 30% der Gesamtmasse aus anorganischem Material.



Figur 4.27: Struktur des Markes des Pseudosklerotiums von *Polyporus tuberaster* aus Speicherzellen und fein verteilten Erdteilchen. Nach Bommer 1896, elektronisch kopiert und stark verändert.

Figure 4.27: Storage cells and finely dispersed mineral particles from the medulla of the pseudosclerotium of *Polyporus tuberaster*.

Polyporus tumulosus — Pseudosklerotium unbenannt. Das grösste bisher bekannt gewordene Pseudosklerotium wird mehrere hundert Kilogramm schwer. Es kommt beim australischen *Polyporus tumulosus* vor (HILTON & WILLS 1983). Dieser Porling bildet in sandigen Böden bei Eucalyptus seine grossen Pseudosklerotien, die im März und April nach Regen nach frischen Waldbränden fruktifizieren (CLELAND 1935: 210). Das Pseudosklerotium sitzt auf einer lockeren, mit viel Sand und Steinen durchsetzten, durch das Mycel zusammengehaltenen Knolle, die im sandigen Boden etwas Wasser speichern kann. Es ist von einer dünnen, leicht abbröckelnden, schwärzlichen Rinde



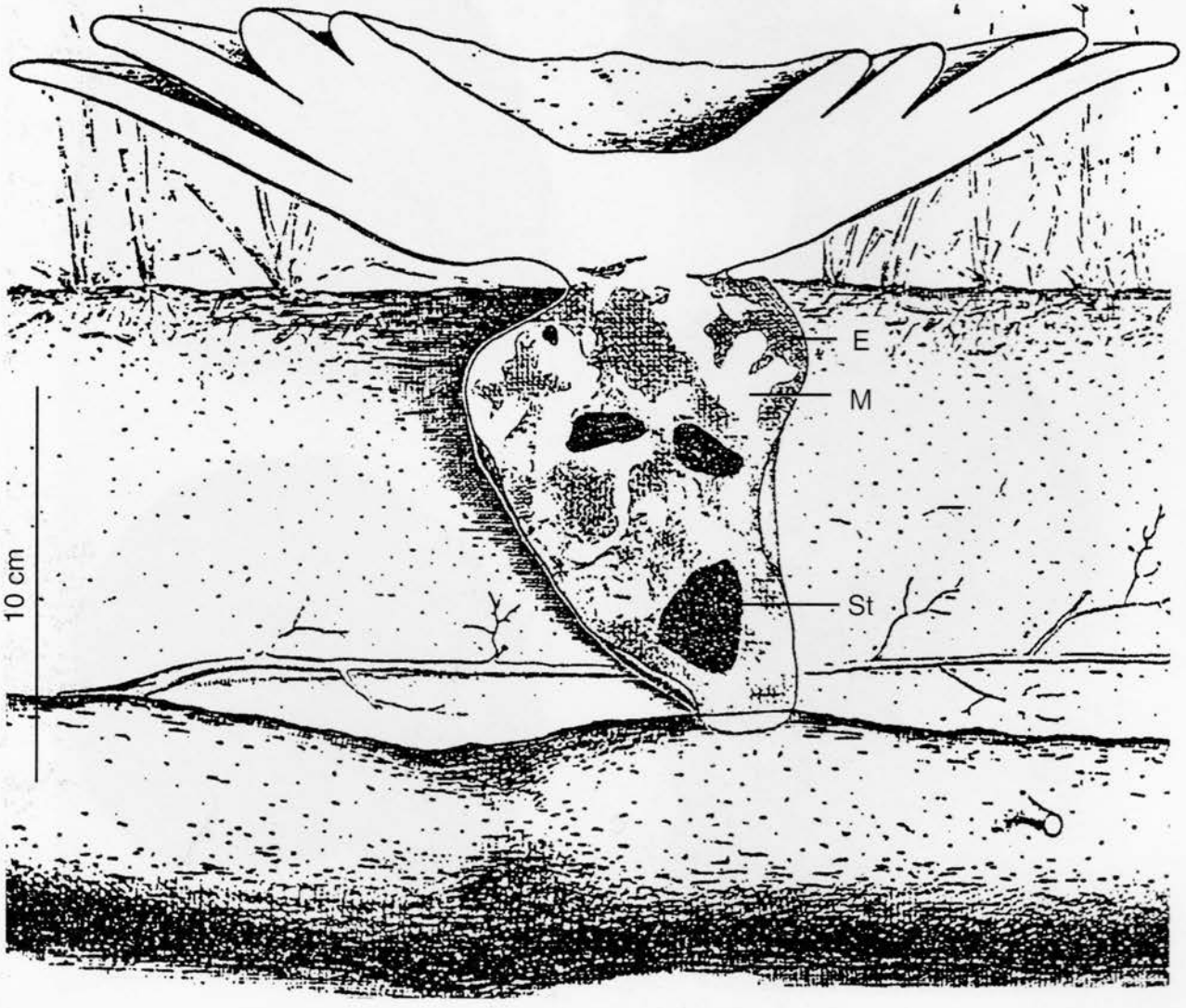
Figur 4.28: Pseudosklerotium, Fruchtkörper und Wasserspeicherknolle des australischen, in sandigen Böden bei *Eucalyptus* lebenden Porlings *Polyporus tumulosus*. Nach Bommer 1896, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 4.28: Pseudosclerotium, fruit body and a mycelial water storage tuber rich in sand ("Wasserspeicherknolle") of the Australian *Polyporus tumulosus* living in rather dry, sandy soils near *Eucalyptus* trees.

umgeben. Das Mark besteht aus einem überall mit birnförmigen Speicherzellen, feinem Sand und Humusteilchen durchsetzten Mycelium.

Der Porling ist kurzstielig und erhebt sich nur wenig über den sandigen Boden. Dies und die unter dem Pseudosklerotium gelegene Mycelknolle stellen eine Anpassung an trockene Standorte dar, die wir in ähnlicher Form auch bei *Polyporus basilapidoides* finden.

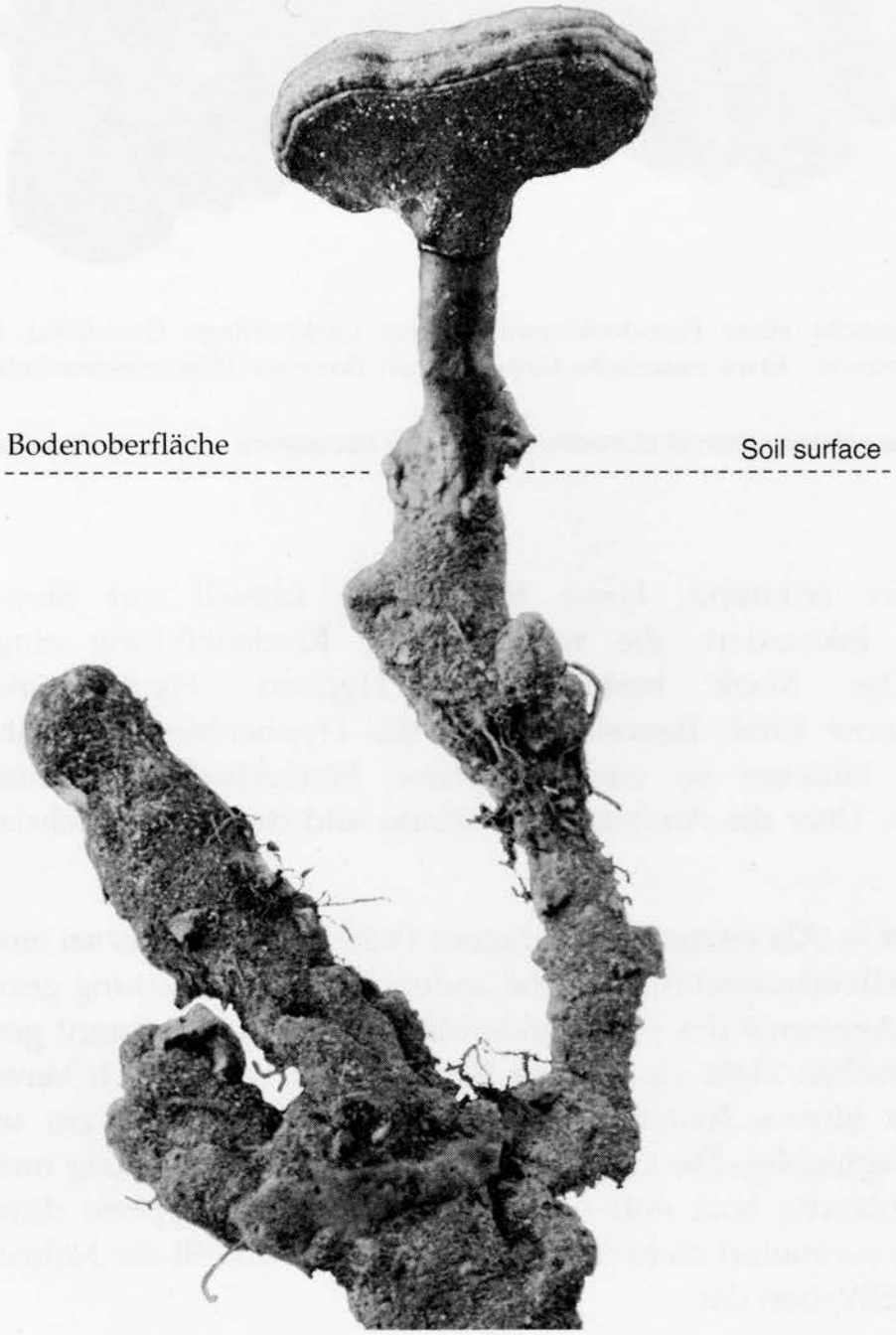
Meripilus giganteus — Dieser Porling ist ein Schwächeparasit der Buche und anderer Bäume, deren Wurzeln er befällt. Zur Fruchtkörperbildung wächst das Mycelium strangförmig durch den Boden und bildet dabei ein Pseudosklerotium.



Figur 4.29: Das Pseudosklerotium des vielhütigen Porlings *Meripilus giganteus* verbindet den Fruchtkörper mit dem Substrat (Buchenwurzel). Das Pseudosklerotium ist ein Konglomerat aus reiner Mycelmasse (M), Erde (E) und Steinen (St), zusammengehalten durch ein dichtes Hyphengeflecht, das von den reinen Mycelmassen ausgeht. Nach Buller 1971, leicht verändert.

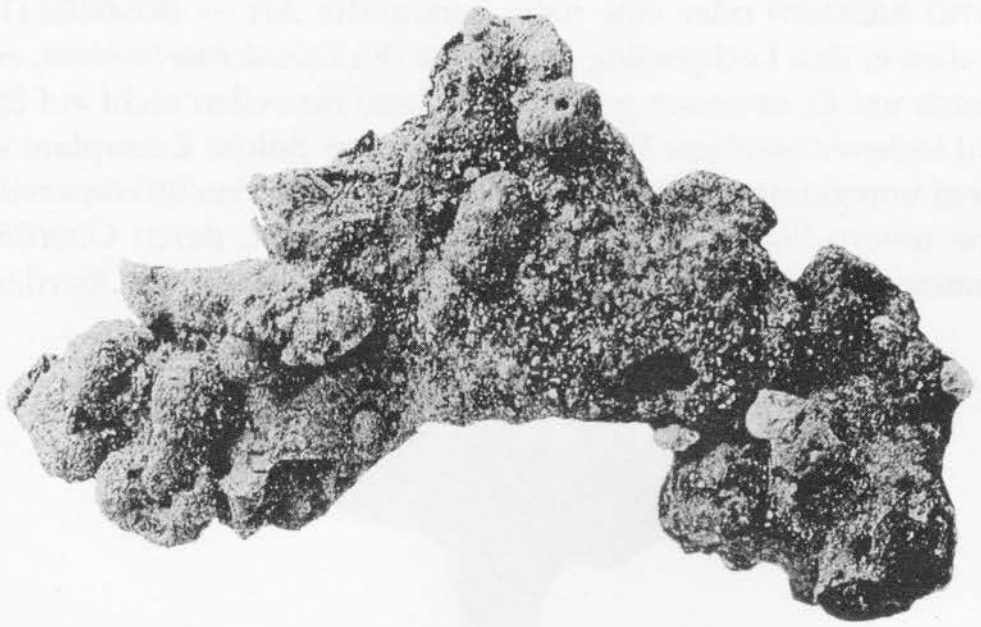
Figure 4.29: The fruit body of the multipileate polypore *Meripilus giganteus* is connected to its substrate (a buried beech root) via a pseudosclerotium consisting of pure mycelial masses (M), earth (E) and stones (St) bound together by hyphae emanating from the mycelial masses.

Ganoderma lucidum oder eine nahe verwandte Art — BOMMER (1896: 22) berichtete, dass er den Lackporling (er nannte ihn *Ganoderma lucidum*, es könnte sich aber auch um *G. carnosum* gehandelt haben) bisweilen nicht auf Strünken, sondern auf lockerer, sandiger Erde gefunden hatte. Solche Exemplare wuchsen oft auf einem unregelmässigen Pseudosklerotium. Der Fruchtlkörperstiel setzte sich in eine unterirdische, ziemlich grosse Masse fort, deren Oberfläche mit einer braunen Rinde bedeckt war, die an die lackierte Oberfläche des



Figur 4.30: Fruchtkörper und Pseudosklerotium eines Lackporlinges (*Ganoderma lucidum* oder *Ganoderma carnosum*). Nach Bommer 1896, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 4.30: Fruit body and pseudosclerotium of *Ganoderma lucidum* or *G. carnosum* growing from wood buried in sandy soil.

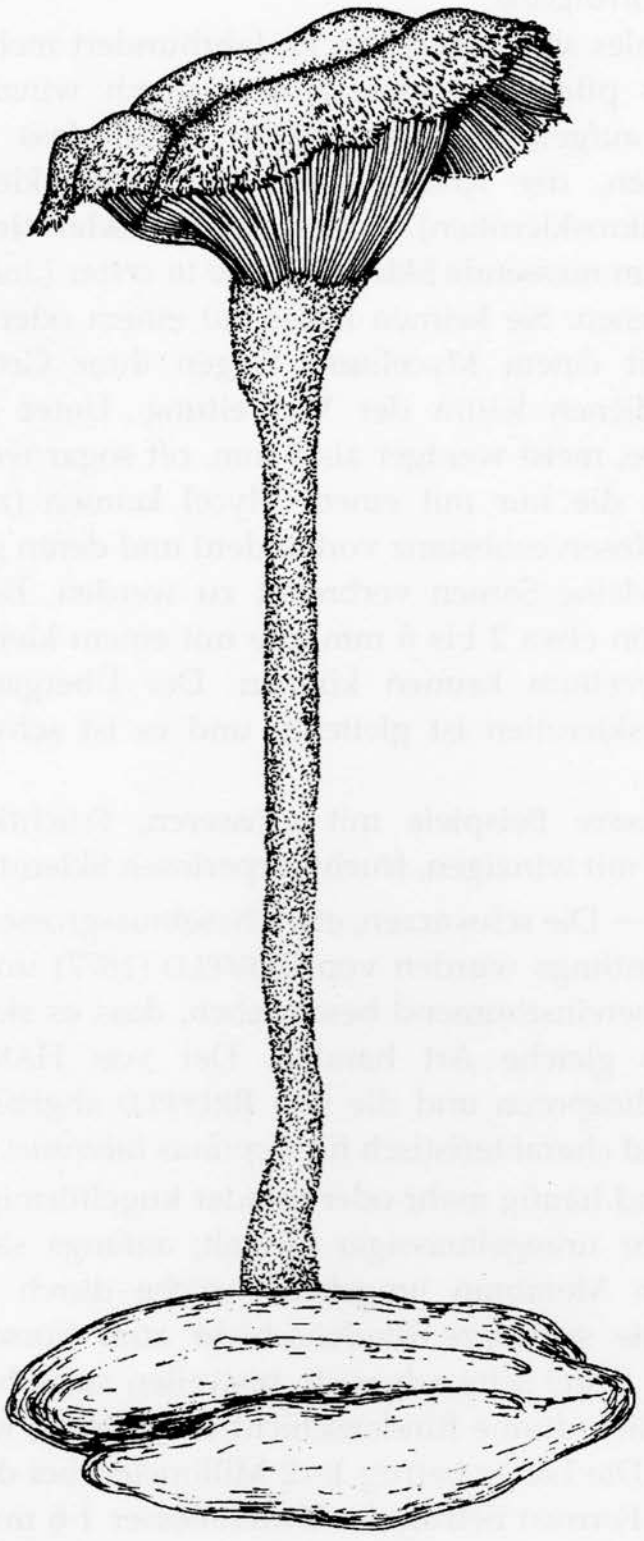


Figur 4.31: Ansicht eines Pseudosklerotiums des Lackporlings *Ganoderma lucidum* oder *Ganoderma carnosum*. Etwa natürliche Grösse. Nach Bommer 1896, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 4.31: A pseudosclerotium of *Ganoderma lucidum* or *Ganoderma carnosum*. About natural size.

Fruchtkörpers erinnerte. Diese Rinde war überall mit Steinchen und Würzelchen inkrustiert, die während der Rindenbildung eingeschlossen wurden. Das Mark bestand aus Hyphen, Hyphenbündeln und eingeschlossener Erde. Bisweilen lagen die Hyphenbündel dicht unter der Rinde und bildeten so eine periphere Markschicht mit nur wenigen Einschlüssen. Über die Anatomie der Rinde und des Markes schrieb BOMMER sonst nichts.

Panus fulvus — Als letztes Beispiel eines Pseudosklerotiums sei eine tropische *Panus*-Art stellvertretend für manche andere Art dieser Gattung gezeigt. Leider ist über die Anatomie des Pseudosklerotiums nicht viel bekannt geworden. Es liegt im morschen Holz eines toten Baumes und wird durch Vermodern des umliegenden Holzes schliesslich frei. Es misst 2-10 x 1-4 cm und ist unregelmässig spindelig. Die Oberfläche ist blass graubraun filzig und eben. Die Masse ist holzartig hart und besteht aus dicht mit Hyphen durchzogenem Holz. Dieses vermodert nicht oder nur langsam und stellt die Nahrungsreserve für die Fruktifikation dar.



Figur 4.32: Fruchtkörper und Pseudosklerotium von *Panus fulvus*. Etwa natürliche Grösse. Nach Pegler 1986, als *Lentinus velutinus*.

Figure 4.32: Fruit body and pseudosclerotium of *Panus fulvus*. The pseudosclerotium consists of a piece of wood densely penetrated by mycelial hyphae. It develops within dead wood eventually rotting away, but the wood inside the pseudosclerotium is preserved and serves as food reserves for the developing fruit body.

Sklerotien einiger Blätterpilze

Unter den Agaricales sind bereits im 19. Jahrhundert mehrere Arten durch knollige, erbsen- bis pflaumengrosse, andere durch winzige, Sandkörnern ähnliche Sklerotien aufgefallen. Dies führte dazu, dass zwei Kategorien unterschieden wurden, die Knollensklerotien (Makrosklerotien) und die Körnersklerotien (Mikrosklerotien). Unter **Knollensklerotien** verstand man grössere, etwa 5-50 mm messende Sklerotien, die in erster Linie dem Ausharren an Ort und Stelle dienen. Sie keimen meist mit einem oder wenigen Fruchtkörpern, seltener mit einem Mycelium. Wegen ihrer Grösse sind sie oft ortsgebunden und dienen kaum der Verbreitung. Unter **Körnersklerotien** verstand man kleinere, meist weniger als 3 mm, oft sogar weniger als 0,1 mm messende Sklerotien, die nur mit einem Mycel keimen (zur Fruchtkörperbildung ist zuwenig Reservesubstanz vorhanden) und deren geringe Grösse sie dazu befähigt, wie kleine Samen verbreitet zu werden. Es gibt aber intermediäre Sklerotien von etwa 2 bis 6 mm, die mit einem kleinen Fruchtkörper oder mit einem Mycelium keimen können. Der Übergang von Knollensklerotien zu Körnersklerotien ist gleitend, und es ist schwierig, eine klare Trennlinie zu finden.

Wir beginnen unsere Beispiele mit grösseren, Fruchtkörper bildenden Sklerotien und enden mit winzigen, fruchtkörperlosen Sklerotien.

Coprinus tuberosus — Die schwarzen, etwa haselnussgrossen Sklerotien eines mistbewohnenden Tintlings wurden von BREFELD (1877) und HANSEN (1897) untersucht und so übereinstimmend beschrieben, dass es sich wahrscheinlich beide Male um die gleiche Art handelt. Der von HANSEN festgestellte Sporensack der Basidiosporen und die von BREFELD abgebildete Wuchsform des Fruchtkörpers sind charakteristisch für *Coprinus tuberosus*.

Die Sklerotien "sind häufig mehr oder minder kugelförmig, seltener nierenförmig oder von sehr unregelmässiger Gestalt; anfangs sind sie von einer grauen, sehr dünnen Membran umgeben, welche durch Berührung leicht verschwindet und die schwarze Rindenschicht zum Vorschein bringt. Die Oberfläche ist in der Regel schwach rauh, bisweilen stark haarig. Ein Schnitt zeigt, dass eine ziemlich dünne Rindenschicht ein grosses, weisses und festes Mark umschliesst. ... Die Länge betrug 1-12 Millimeter; bei den am häufigsten auftretenden runden Formen betrug der Durchmesser 1-6 mm, selten mehr. ... Die Sclerotien ... entwickeln sich zwar häufig auf der Oberfläche des Mistes, können aber auch in dessen Innern ... auftreten." (HANSEN 1897: 112).

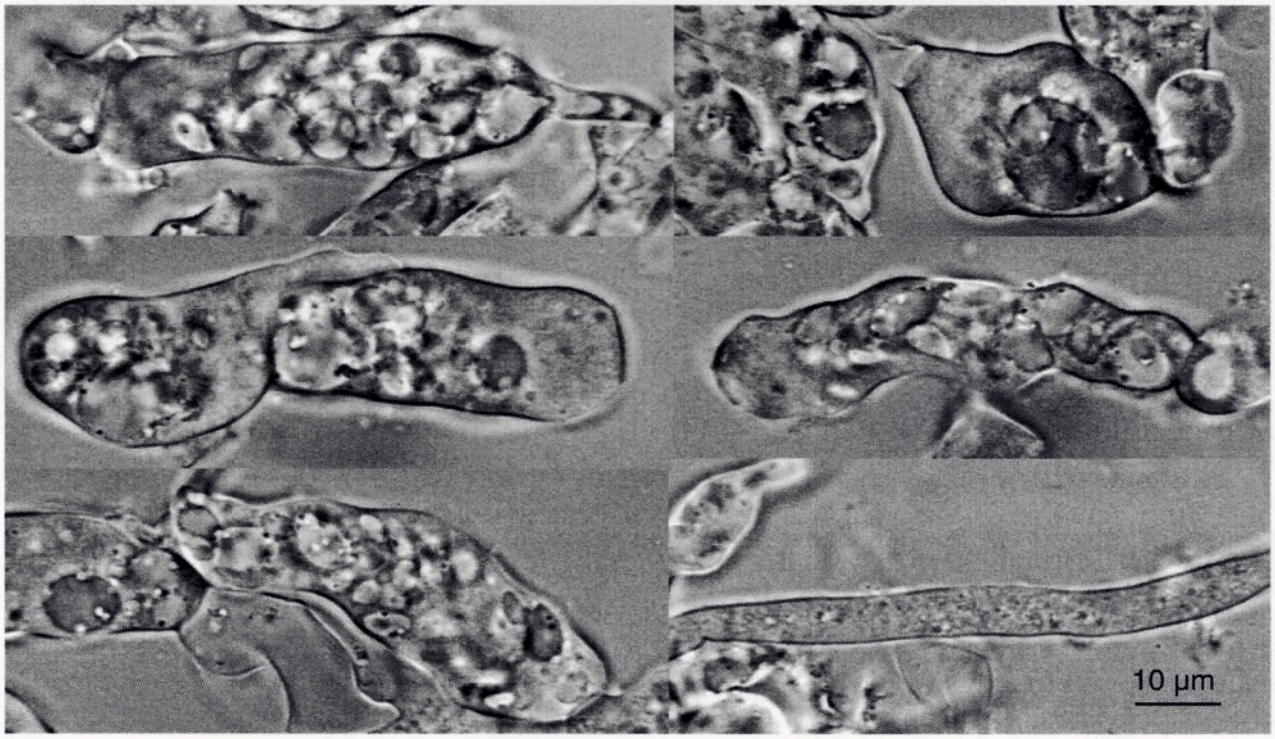
Das dicht geflochtene Mark besteht aus "weiten, unregelmässig rundlichen oder länglichen, ausgebuchteten Zellen und einzelnen zylindrischen Hyphen. ... Diese Zellen bilden ein dichtes, im trockenen Zustand hartes Gewebe, mit mehr oder minder zahlreichen, engen, lufthaltigen Lücken." (DE BARY 1884 S. 34). Es sind also dünnwandige, erweiterte Speicherhyphen und zylindrische,

vegetative Hyphen im Mark zu finden. Gegen die Peripherie hin werden die Zellen der Speicherhyphen kleiner und sind dichter gepackt.

Die Speicherhyphen sind leicht turgeszent erweitert, etwa 7-25 µm dick und zeigen eine nur 0,6-0,8 µm dicke, farblose Wand. Die Zellen sind meist zweikernig und scheinen mit einer farblosen, gallertig aussehenden Speichersubstanz gefüllt, in der mehrere 1-15 µm grosse, mehr oder weniger kugelige Einschlüsse liegen. Diese erscheinen weniger dicht als die Speichersubstanz und sehen wie Vakuolen aus. Sie lassen sich nicht färben, verschwinden aber in 5%iger Kalilauge.

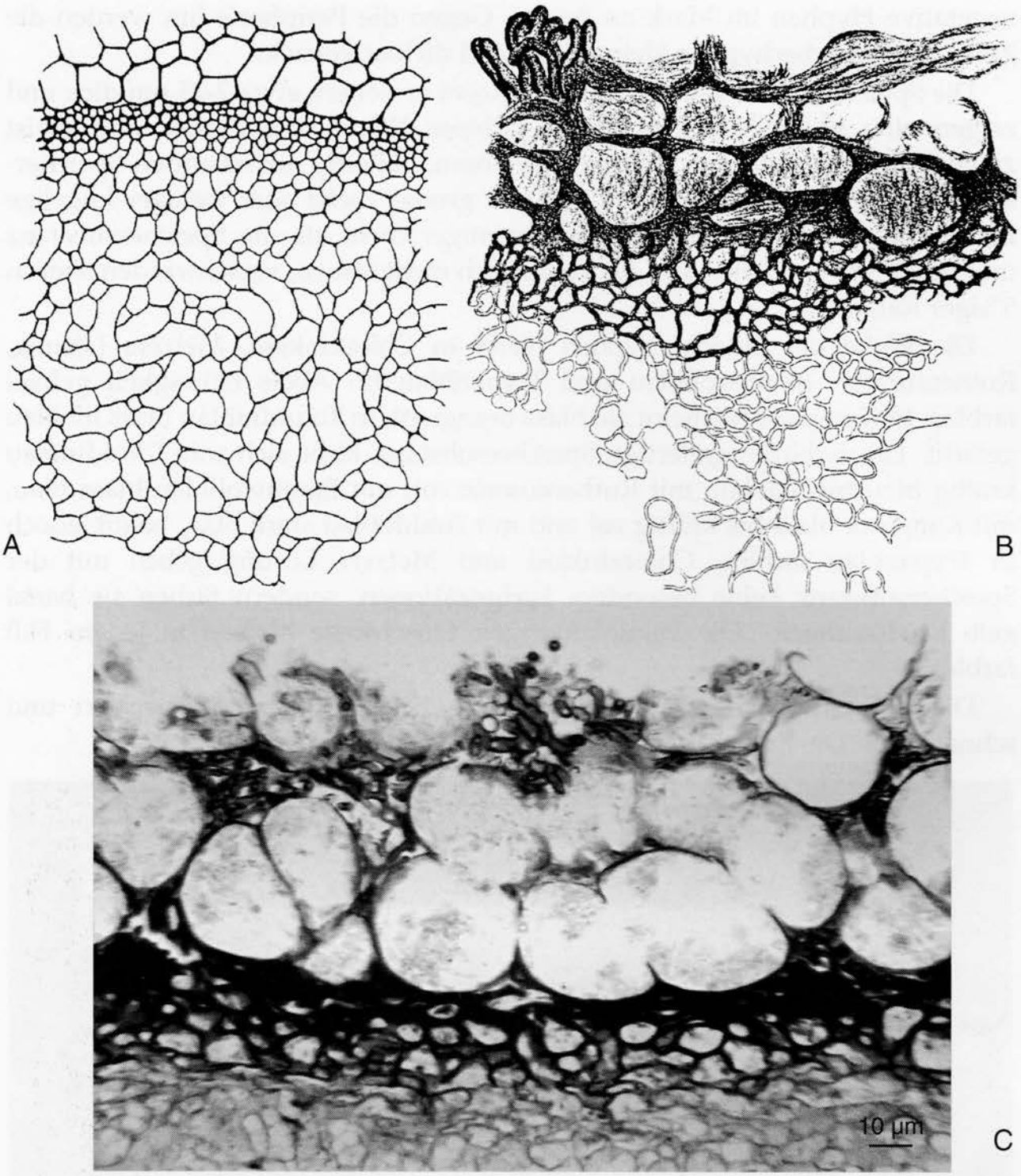
Die Wand der Speicherhyphen bleibt in Chlorzinkjod, Melzers Lösung, Rutheniumrot, Baumwollblau und Trypanblau (in Abels Flüssigkeit gelöst) farblos. In Kongorot erscheint sie blass orangerot, in Toluidinblau blass lilablau gefärbt. Die farblose, gallertige Speichersubstanz färbt sich mit Toluidinblau kräftig blau bis lilablau, mit Rutheniumrot rot, mit Baumwollblau blass blau, mit Kongorot blass bis kräftig rot und mit Amidoblau stark blau, bleibt jedoch in Trypanblau farblos. Chlorzinkjod und Melzers Lösung geben mit der Speichersubstanz keine besondere Farbreaktionen, sondern färben sie banal gelb bis braungelb. Die vakuolenartigen Einschlüsse bleiben in jedem Fall farblos.

Die vegetativen Hyphen sind 3-6 µm dick, dünnwandig, septiert und schnallenlos. Die Zellen sind meist zweikernig.



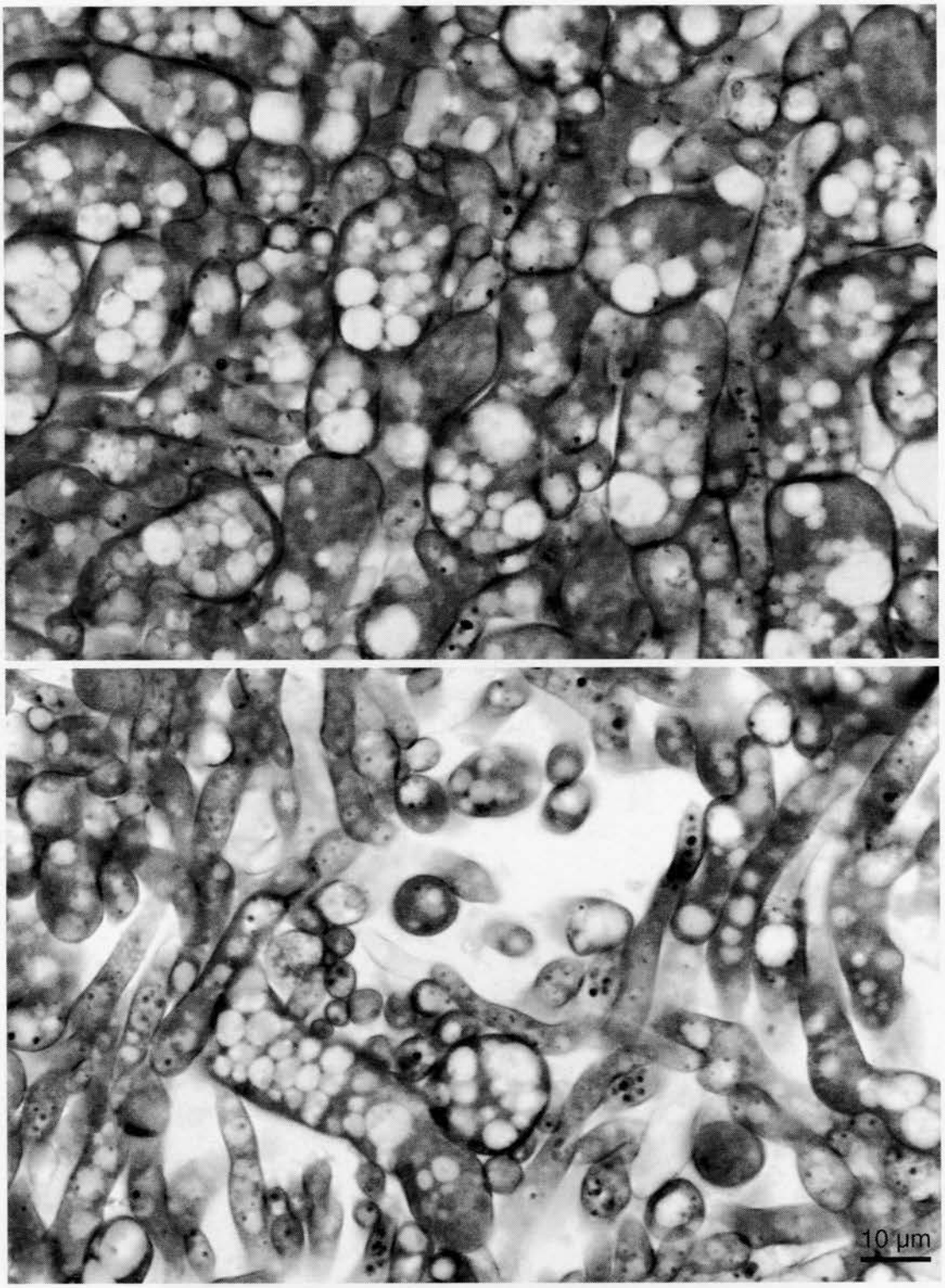
Figur 4.33: Vegetative Hyphe und Speicherzellen mit runden, vakuolenartigen Einschlüssen in der Speichersubstanz aus dem Mark des Sklerotiums von *Coprinus ~~tubersosus~~*. tuberosus

Figure 4.33: Vegetative hypha and storage cells with strongly heterogeneous storage substance from the medulla of the sclerotium of *Coprinus tuberosus*.



Figur 4.34: Rinde und rindennahes Mark des Sklerotiums von *Coprinus tuberosus*. A nach Brefeld 1877, B nach Hansen 1897, C ungefärbter Mikrotomschnitt. Die Rinde ist stark melanisiert und zeigt 2-3 Lagen sehr grosser, in einen Filz braunwandiger Hyphen eingeschlossener Zellen. Darunter befinden sich einige Lagen schwarzer, kleiner Zellen.

Figure 4.34: Section through the cortex and subjacent medulla of the sclerotium of *Coprinus tuberosus*. A from Brefeld 1877, B from Hansen 1897, C unstained microtome section. The cortex is strongly melanized. The inner layer shows a few rows of small cells, the outer layer is a mat of densely woven, melanized hyphae englobing 2-3 layers of extremely large cells with black walls. The subjacent medulla consists of inflated, thin-walled storage hyphae with only very little space between them. — Hansen 1897 called his fungus *Coprinus stercorarius*, but according to his drawings of the spores showing a loose perisporial sac it is very probably *Coprinus tuberosus*.

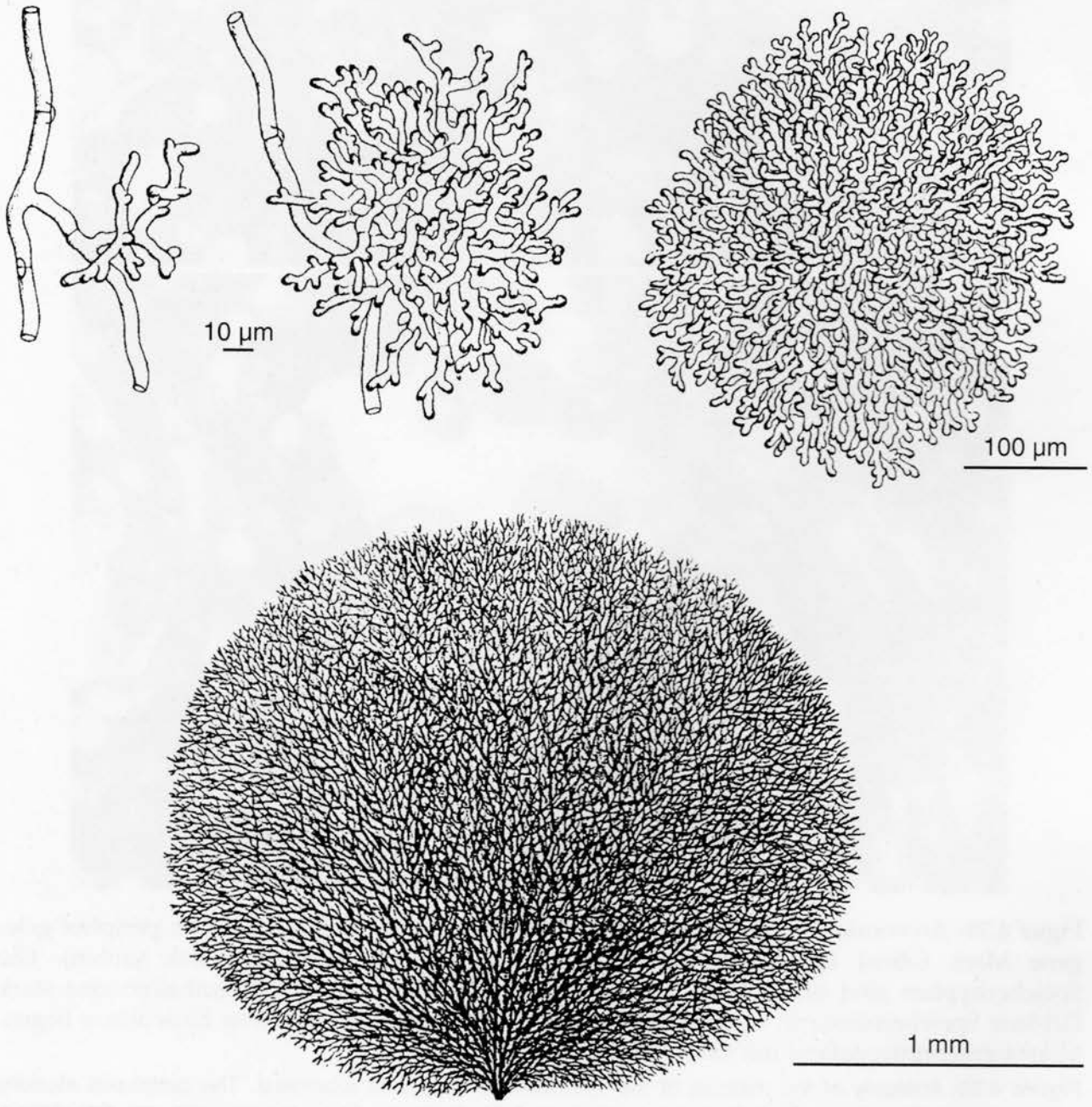


Figur 4.35: Anatomie des Markes des Sklerotiums von *Coprinus tuberosus*. Das peripher gelegene Mark (oben) ist dichter geflochten als das zentral gelegene Mark (unten). Die Speicherhyphen sind unregelmässig geschwollen und dünnwandig. Sie enthalten eine stark färbbare Speichersubstanz, in der zahlreiche unfärbbare, vakuolenähnliche Einschlüsse liegen. Mikrotomschnitte, gefärbt mit Direkttiefschwarz.

Figure 4.35: Anatomy of the medulla of the sclerotium of *Coprinus tuberosus*. The peripheral medulla (top) is more densely packed than the central medulla (bottom). The storage cells are thin-walled, irregularly inflated and are filled with a storage substance that stains heavily with many dyes and contains many vacuole-like inclusions that cannot be stained. Microtome sections stained with chlorazol paper black.

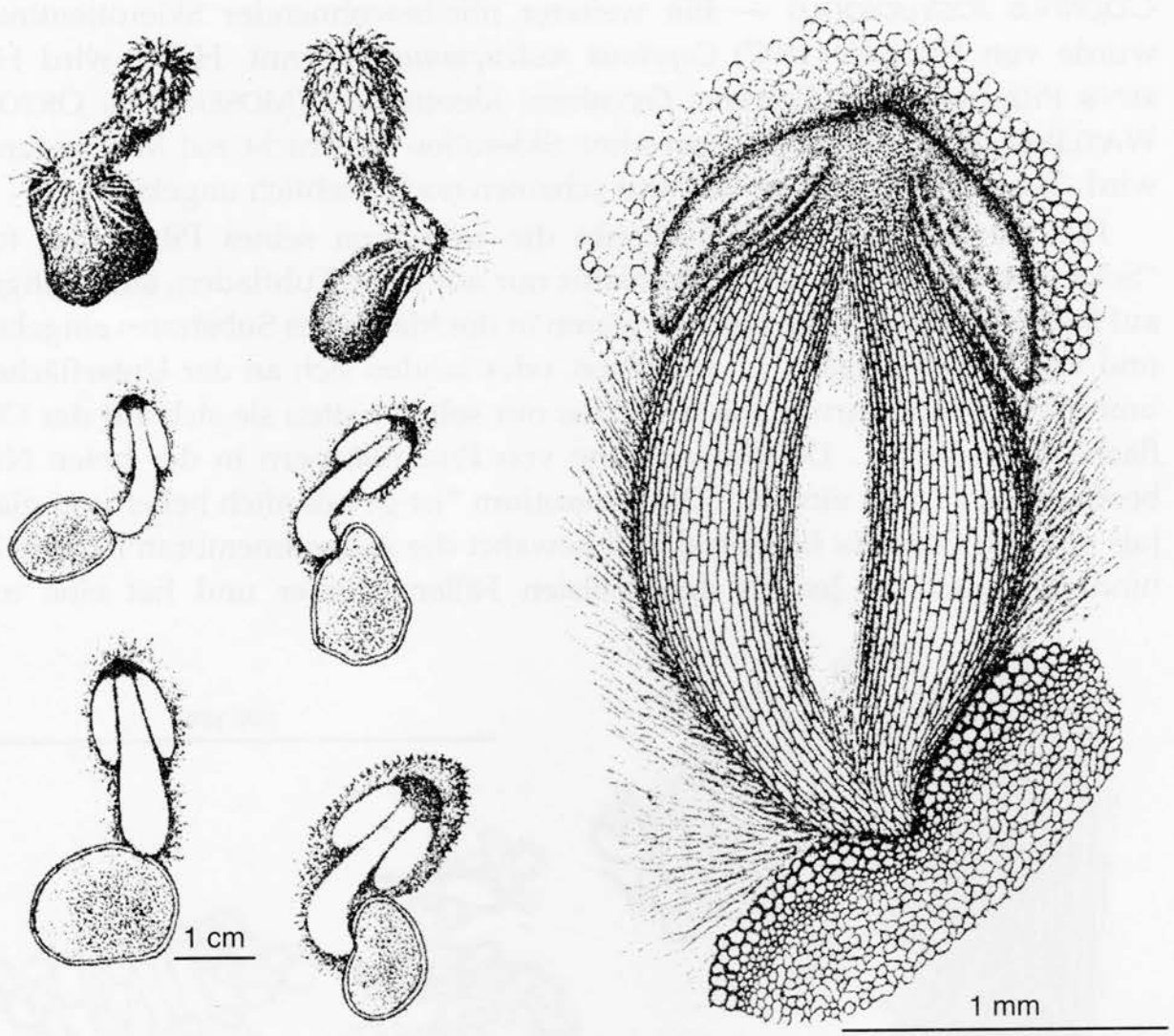
Die innere Rindenschicht besteht aus kleinen Zellen mit schwarzbraunen Wänden. Die äussere Schicht ist aus engen, braunen, dickwandigen, dicht verwobenen Hyphen geflochten und schliesst zwei bis drei Lagen sehr grosslumiger Zellen ein. Die Hyphen bilden den äusseren, leicht abreibbaren Flaum. Bei der Verwitterung brechen die weitlumigen Zellen auf.

Die frühe Entwicklung der Sklerotien aus einer einzigen, vegetativen Mycelhyphe wurde von BREFELD (1877) in Kulturen beobachtet. Durch fortgesetzte Verzweigungen und vermindertes Längenwachstum der Zweighyphen entsteht ein dichtes, buschähnliches Knötchen. (Fig. 4.36). Erst nachdem dieses



Figur 4.36: Entwicklung des Sklerotiums eines Tintlings (wahrscheinlich *Coprinus tuberosus*). Nach Brefeld 1877, als *Coprinus stercorarius*.

Figure 4.36: Development of the sclerotium of a *Coprinus*, probably *C. tuberosus*.



Figur 4.37: Exosklerotische Fruchtkörperbildung eines Tintlings (wahrscheinlich *Coprinus tuberosus)*. Nach Brefeld 1877, als *Coprinus stercorarius.*

Figure 4.37: Exosclerotic formation of fruit bodies of a *Coprinus*, probably *Coprinus tuberosus.*

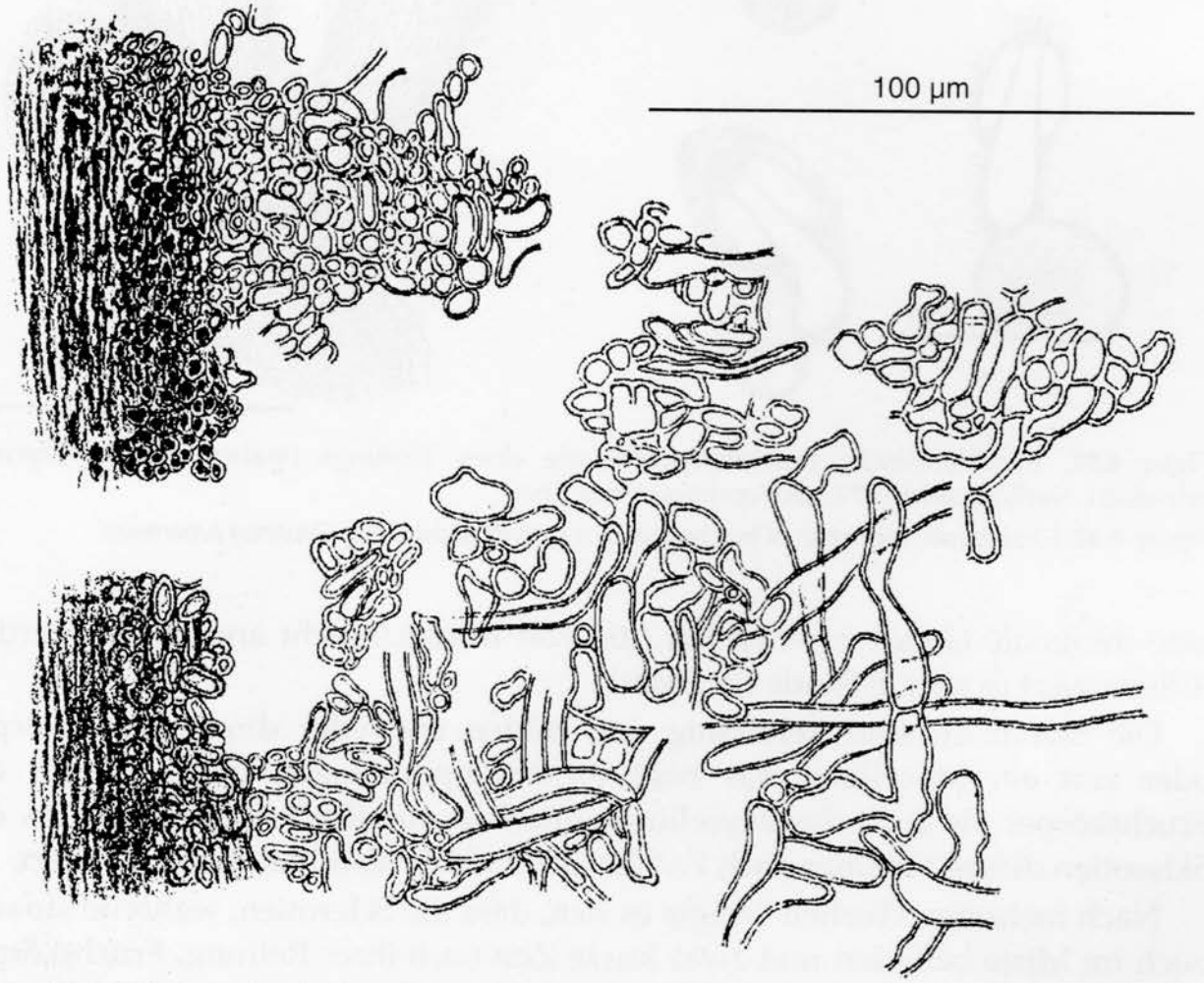
eine minimale Grösse erreicht hat (die von BREFELD nicht angegeben wurde), differenziert es sich in Rinde und Mark.

Die Sklerotien sind keimfähig und bilden entweder direkt Fruchtkörper oder erst ein Mycelium, das bald Fruchtkörperanlagen trägt. Sowohl die Fruchtkörper als auch das Mycelium entstehen aus Rindenzellen, so dass die Sklerotien dieses Tintlings nach FAYOD (1899: 207) "exosklerotisch" keimen.

Nach mehreren Wochen "zeigte es sich, dass die Sclerotien, während sie sich noch im Miste befinden und zwar kurze Zeit nach ihrer Reifung, Fruchtkörper entwickeln können; bei näherer Untersuchung beobachtete ich aber noch, dass mehrere der in den letzten Stadien gebildeten Fruchtkörper nicht mit Sclerotien in Verbindung standen ... Wir haben also gesehen, dass die Sclerotienbildung bei dieser Art nicht nothwendig ist, um die Entwicklung des Fruchtkörpers zu ermöglichen." (HANSEN 1897: 114).

Coprinus rostrupianus — Ein weiterer mistbewohnender Sklerotientintling wurde von HANSEN (1897) *Coprinus rostrupianus* genannt. Heute wird HANSEN's Pilz meist mit *Coprinus flocculosus* identifiziert (MOSER 1978, ORTON & WATLING 1979), obschon dieser ohne Sklerotien und nicht auf Mist gefunden wird. Taxonomie und Nomenklatur scheinen noch reichlich ungeklärt.

HANSEN (1897: 118 ff.) beschreibt die Sklerotien seines Pilzes wie folgt: "Sclerotien fand ich in der freien Natur nur auf alten Kuhfladen, am häufigsten auf Strandweiden. ... Die meisten waren in die Masse des Substrates eingebettet und von derselben gänzlich umgeben, oder fanden sich an der Unterfläche, in unmittelbarer Berührung mit der Erde; nur selten hatten sie sich auf der Oberfläche entwickelt. ... Die Entwicklung von Fruchtkörpern in der freien Natur beobachtete ich nur einmal." Das Sklerotium "ist gewöhnlich heller und glatter [als das von *Coprinus tuberosus*] und bewahrt die Aussenmembran längere Zeit hindurch; auch ist [es] in den meisten Fällen grösser und hat eine mehr



Figur 4.38: Schnitte durch die melanisierte Rinde und das Mark von *Coprinus rostrupianus* (= *Coprinus flocculosus* ?). Nach Hansen 1897.

Figure 4.38: Sections through the cortex and the medulla of the sclerotium of *Coprinus rostrupianus* (= *Coprinus flocculosus* ?). The cortex ist composed of an outer layer of dense hyphae running parallel to the surface of the inner layer, itself composed of small cells. The medulla ist not pseudoparenchymatous but consists of clearly recognisable hyphae with slightly thickened walls.

unregelmässige Gestalt; in der Regel knollig und von sehr wechselnder Form und Grösse, selten beinahe kugelrund, bisweilen ist [es] wurmförmig und umklammert den Mist, nicht selten ist [es] mit Löchern versehen, deren Wände jedoch von Rinde bekleidet sind und durch welche oft Grashalme gehen. ... Die grösste Ausdehnung, welche ich beobachtet habe, betrug 4 cm; häufig betrug sie 1-2 cm; einige hatten jedoch bloss 5 mm Durchmesser."

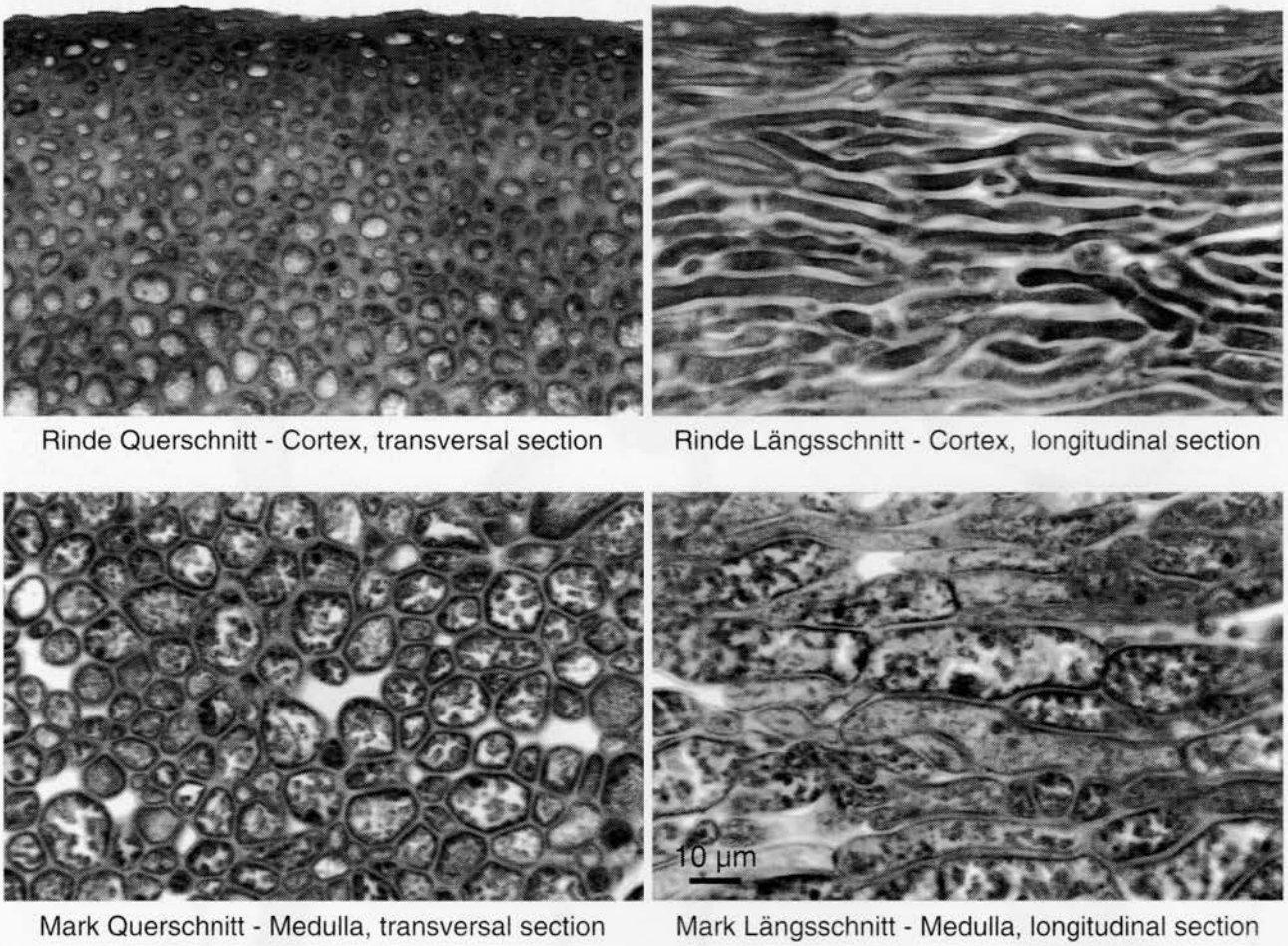
Die stark melanisierte Rinde besteht aus einer äusseren Schicht liegender und dicht gepackter Hyphen und einer kleinzelligen, pseudoparenchymatischen Innenschicht. Das Mark unter der Rinde ist ebenfalls kleinzellig und pseudoparenchymatisch aber im Gegensatz zur Rinde weiss. Gegen innen geht das Pseudoparenchym in eine hyphige Struktur über, und es treten immer mehr Lücken zwischen den Hyphen auf. Die Hyphen und Zellen des Markes zeigen nur wenig verdickte Wände. Die Speichersubstanz ist wahrscheinlich Glykogen, das im Cytoplasma dispergiert vorkommt.

Collybia tuberosa — Die 3-8 mm langen, apfelkernförmigen, dunkel rotbraunen Sklerotien der häufigen *Collybia tuberosa* weisen ein festes, leicht schneidbares, weisses, aus dünnwandigen bis mässig dickwandigen Hyphen bestehendes Mark auf, das aus längsgerichteten, runden bis rundlich-eckigen

Figur 4.39: Drei europäische Sklerotienrüblinge. *C. graveolens* nach Boudier 1905, stark verändert. Strichmarken = 1 cm.

Figure 4.39: Fruitbodies of three European species of *Collybia* springing from sclerotia. Bar = 1 cm.

Hyphen mit länglichen Zellen geflochten ist und dadurch im Längsschnitt prosenchymatisch aussieht, im Querschnitt aber aus runden bis rundlich-eckigen Zellen zu bestehen scheint. Die Hyphen sind durch eine gallertige Substanz miteinander verklebt. Diese ist in der äusseren Zone des Sklerotiums besonders gut sichtbar, da hier die dünneren Hyphen weiter voneinander entfernt liegen als in den tieferen Zonen. Die Markzellen sind mit einer körnigen Reservesubstanz (wahrscheinlich ein Polysaccharid) gefüllt und meist zweikernig, seltener drei- oder gar vierkernig. Neben den mit Reservestoffen gefüllten Hyphen kommen im Mark auch noch vereinzelte, zylindrische vegetative Hyphen vor, die deuteroplasmatische Abschnitte zeigen können. Unter der Rinde ist das Mark lückenlos dicht, aber in tieferen Zonen treten zwischen den Speicherhyphen kleinere bis grössere Lücken auf.



Rinde Querschnitt - Cortex, transversal section

Rinde Längsschnitt - Cortex, longitudinal section

Mark Querschnitt - Medulla, transversal section

Mark Längsschnitt - Medulla, longitudinal section

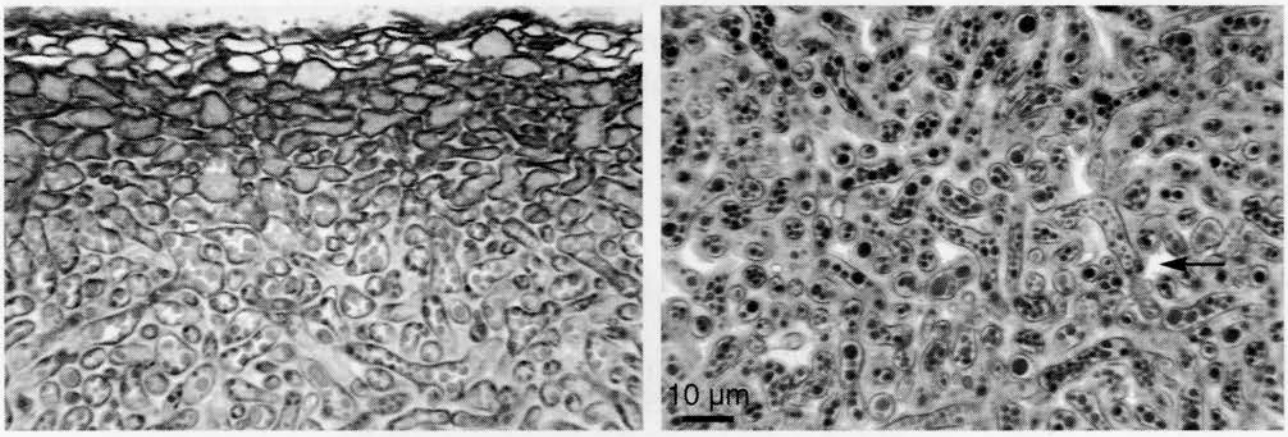
Figur 4.40: Anatomie des Sklerotiums von *Collybia tuberosa*. Die Hyphen laufen in der Längsrichtung des Sklerotiums und werden gegen aussen dünner. Sie liegen in einer Grundgallerte, die auch die Speicherhyphen des Zentrums miteinander verklebt, in einigen Lücken jedoch fehlt. Mikrotomschnitte, mit Amidoblau (für den Zellinhalt) und Pyronin B (für die Wände und die Gallerte) gefärbt. Gleiche Vergrösserung wie die Fig. 4.41.

Figure 4.40: Anatomy of the sclerotium of *Collybia tuberosa*. The hyphae run longitudinally and are somewhat interlaced. They become thinner towards the periphery of the sclerotium. A general gelatinous mass glues the hyphae together but is absent is the gaps between the hyphae of the central part of the medulla. The storage substance appears coarsly grainy. Microtome sections stained with amido blue black (for cell content) and pyronin B (for cell walls and gelatinous mass).

Die Wand der Speicherhyphen ist inamyloid und acyanophil. Sie bleibt auch in Chlorzinkjod, Toluidinblau und Rutheniumrot farblos, färbt sich aber mit Kongorot blass rot. Die Speichersubstanz ist in Kalilauge 5% beständig, wird in Melzers Lösung und Chlorzinkjod gelb bis blass braungelb ("glycogenoid"), färbt sich mit Toluidinblau kräftig lilablau, mit Baumwollblau blass hellblau und mit Amidoblau stark blau, bleibt aber in Rutheniumrot ungefärbt (das Cytoplasma jedoch zeigt eine diffuse, rote Hintergrundfärbung).

Die Sklerotien sind physiologisch polarisiert und keimen mit ihrem dünneren Ende zu einem Fruchtkörper aus. Die Polarisation äussert sich auch darin, dass quer geschnittene Scheiben mit dem physiologischen Vorderende keimen (NEMEC 1925).

Collybia cookei — Die Fruchtkörper entspringen gelben, 3-6 mm grossen, unregelmässig kugeligen bis herzförmigen Sklerotien. Die grössten Unterschiede zum Sklerotium der *Collybia tuberosa* sind der kleinzellige Bau der Rinde, deren wesentlich schwächere Pigmentation, die wirre Anordnung, die viel dickere Wand und der weit geringere Durchmesser der Speicherhyphen des Sklerotiums von *Collybia cookei*. Das Färbeverhalten der Wand und der Speichersubstanz sind bei beiden Arten etwa gleich (Die Hyphenwände von *Collybia tuberosa* werden in Kongorot blass orange, die von *Collybia cookei* bleiben ungefärbt. Der Unterschied ist jedoch schwach und nicht konstant).

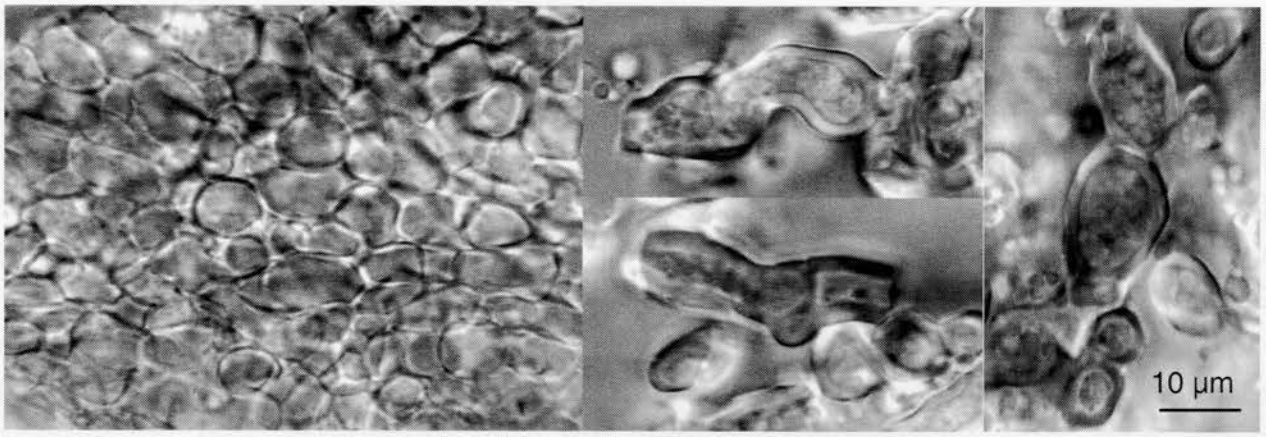


Rinde und Mark - Cortex and medulla

Zentrales Mark - Central medulla

Figur 4.41: Anatomie des Sklerotiums von *Collybia cookei*. Die Rinde ist kleinzellig aufgebaut und bis auf die äusserste Schicht farblos. Sie geht allmählich in das wirrhyphige Mark über. Die Speicherhyphen des Markes sind in eine gemeinsame Gallerte eingebettet und zeigen in ihrem Innern eine grobschollige Speichersubstanz. In der Gallerte sind einige kleine Lücken sichtbar (eine davon mit einem Pfeil markiert). Mikrotomschnitte, mit Amidoblau (für den Zellinhalt) und Pyronin B (für die Wände und die Gallerte) gefärbt. Vergrösserung wie in Fig. 4.40.

Figure 4.41: Anatomy of the sclerotium of *Collybia cookei*. The cortex is composed of irregularly shaped cells with colourless walls; only the outermost layer of the cells is slightly pigmented. The cortex intergrades with the medulla which is woven from irregularly arranged storage hyphae. Those hyphae are embedded in a common gelatinous matrix and contain coarsely granular storage products. The gelatinous matrix shows a few small holes devoid of stainable material (one hole is identified by an arrow). Microtome sections stained with amido blue black (for cell content) and pyronin B (for cell walls and gelatinous mass).

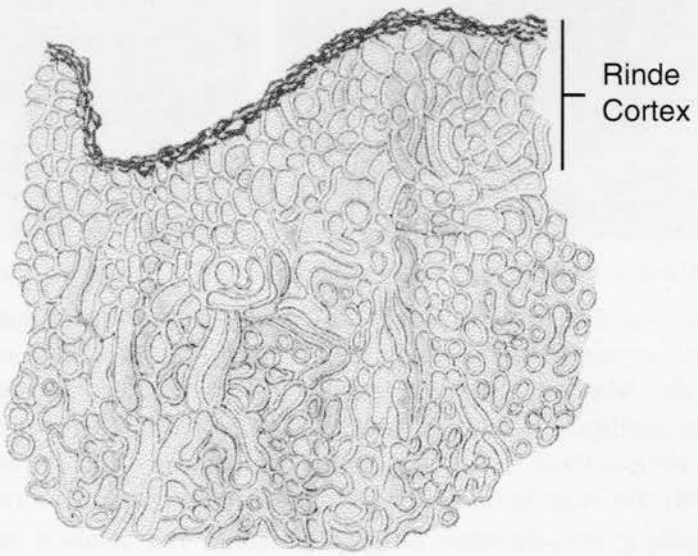


Figur 4.42: Anatomie des Sklerotiums von *Collybia cookei*. Die Rinde besteht aus kleinen, farblosen, dünnwandigen Zellen (hier in Aufsicht gezeigt). Das Mark ist aus unregelmässigen, dickwandigen, farblosen Speicherhyphen mit Schnallen geflochten.

Figure 4.42: Anatomy of the sclerotium of *Collybia cookei*. The cortex consists of colourless, thin-walled, small cells (surface view). The medulla is made from irregularly shaped, thick-walled, clamped storage hyphae.

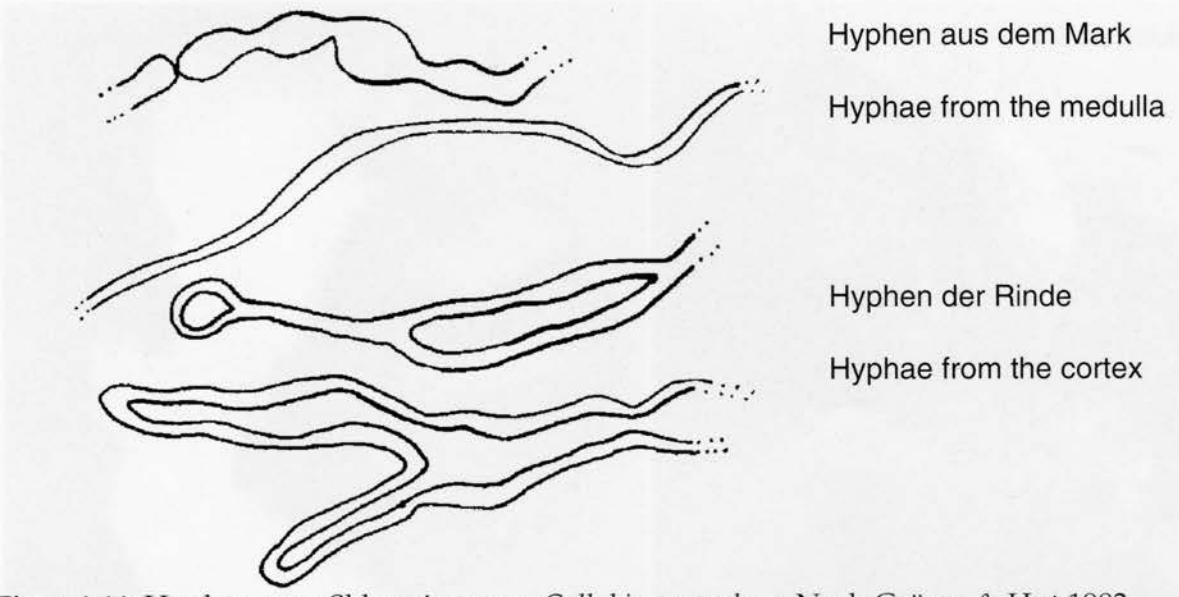
Das Mark ist aus glycogenhaltigen, dickwandigen Hyphen locker geflochten und von einer mächtigen, zellig gebauten, farblosen Rinde umschlossen, deren äusserste Rindenschicht gelb ist. Die Rinde ist anfangs von einem Hyphenfilz umsponnen, der aber abgerieben wird und im Alter oft fehlt.

Collybia racemosa — Das Sklerotium dieses Rüblings ist ähnlich gebaut wie das von *Collybia cookei*, ist jedoch stärker melanisiert und deshalb dunkelbraun bis schwarz gefärbt. Das Mark besteht aus locker gepackten, farblosen, leicht dickwandigen Hyphen und geht allmählich in die dichtere, pseudoparenchymatische, ziemlich dicke Rinde über, die auf ihrer Aussenschicht zwei Lagen kleiner, dickwandiger und stark melanisierter Zellen trägt (Fig. 4.43).



Figur 4.43: Schnitt durch Rinde und Mark von *Collybia racemosa*. Nach Bommer 1896.

Figure 4.43: Section throught the cortex and medulla of *Collybia racemosa*. The medulla is pseudoparenchymatous to hyphal and colourless; between the hyphae are numerous small spaces. The medulla intergrades to the cellular, colourless, thick cortex bearing a thin outer layer of melanized cells.

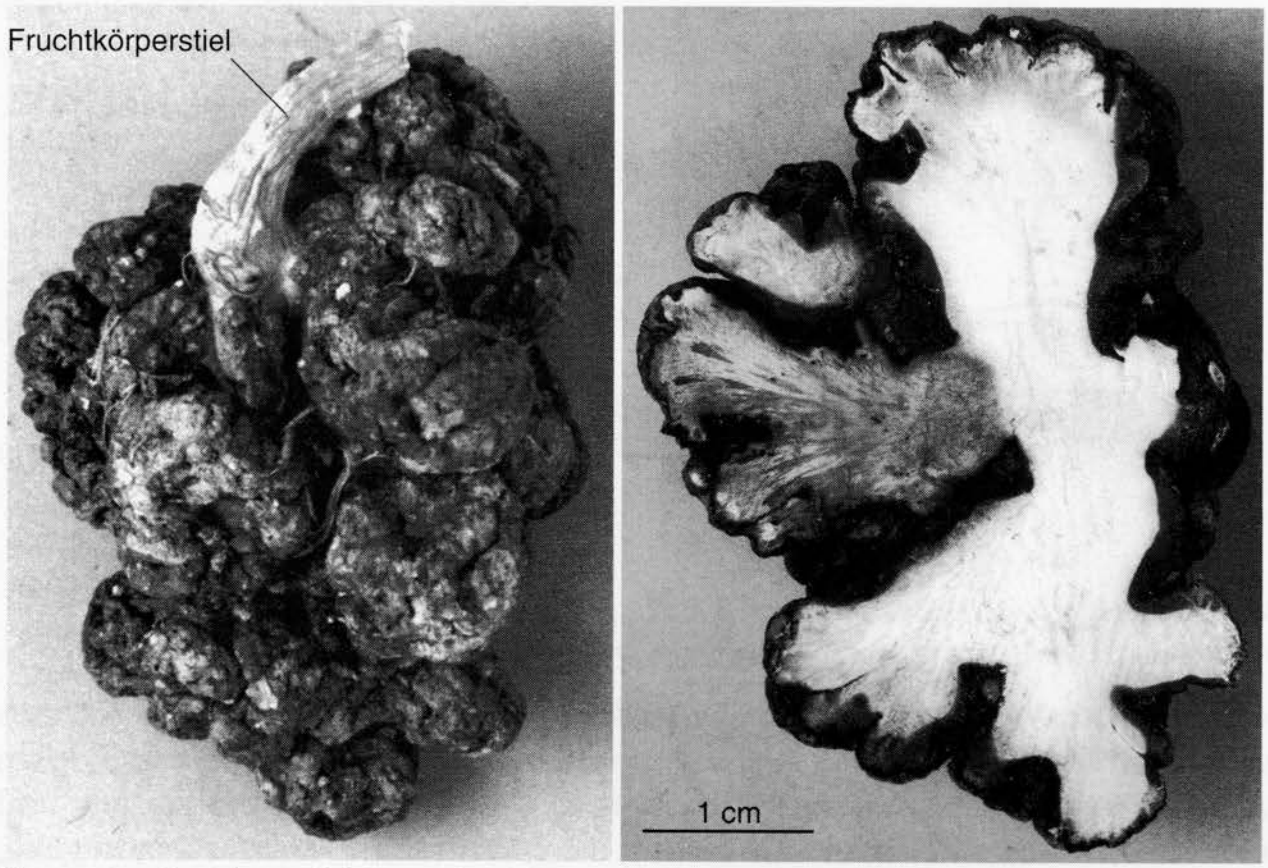


Figur 4.44: Hyphen vom Sklerotium von *Collybia graveolens*. Nach Gröger & Hut 1982.
Figure 4.44: Hyphae from the sclerotium of *Collybia graveolens*.

Collybia graveolens — Nach GRÖGER & HUT (1982) sind die Sklerotien dieses seltenen Pilzes "einzeln oder nesterweise zu 2-4 in 5-10 (20) cm Tiefe und durch zum Teil verzweigte Myzelstränge untereinander und mit Holzresten und verholzten Pflanzenteilen in Verbindung; 3-5 (10) mm im Durchmesser, kugelig, knollig oder sehr unregelmässig knollig; ... Aussen braunschwarz, stellenweise von weissem Myzelfilz bedeckt. Innen weiss, von knorpeliger Konsistenz. ... Hyphen des Sklerotiums kompakt gelagert, sehr verschieden in der Form, 2,2-12 (bis 15, an den keuligen Hyphenenden auch bis zu 23 µm) dick, verbogen, gewunden, knotig angeschwollen, blasig aufgetrieben, mit sehr unterschiedlich starken Wänden (diese bis zu 2,5-3,5 µm stark). Bräunliche Hyphen der Sklerotienrinde schlanker, nur 2,6-4,3 µm dick (an den Enden manchmal bis 6,7 µm aufgetrieben), stellenweise knotig-angeschwollen. Wände der Hyphen sehr verschieden dick, teilweise farblos, teilweise braun pigmentiert."

Hypholoma tuberosum — Dieser Pilz wurde aus Nordamerika beschrieben (REDHEAD & KROEGER 1987) und auch in Japan gefunden. Die Fruchtkörper entspringen einem überraschend grossen, bis mehrere Zentimeter langen, viellappigen, höckerigen Sklerotium mit schwarzbrauner Rinde und weisslichem, stellenweise blass braunem, festem, zähem aber schneidbarem Mark.

Die zweischichtige Rinde trägt stellenweise einen lockeren Hyphenfilz; die äussere, dünnere Schicht ist stark, die innere, dickere Schicht schwächer melanisiert. Beide Schichten sind aus harzig inkrustierten, 1-2 µm dicken Hyphen dicht geflochten. Die an die Rinde grenzenden Teile des Markes sind teilweise ebenfalls schwach melanisiert. Das Mark besteht aus dünnwandigen bis mässig dickwandigen, zweikernigen, 3-12 µm dicken Speicherhyphen mit Schnallen. Einzelne zylindrische, bis etwa 2-4 µm dicke, vegetative Hyphen



Figur 4.45: Ansicht und Schnitt des Sklerotiums von *Hypholoma tuberosum* (aus Japan). Der Schnitt zeigt einen gemaserten, dunkleren (braunen) und einen weisslichen Teil.

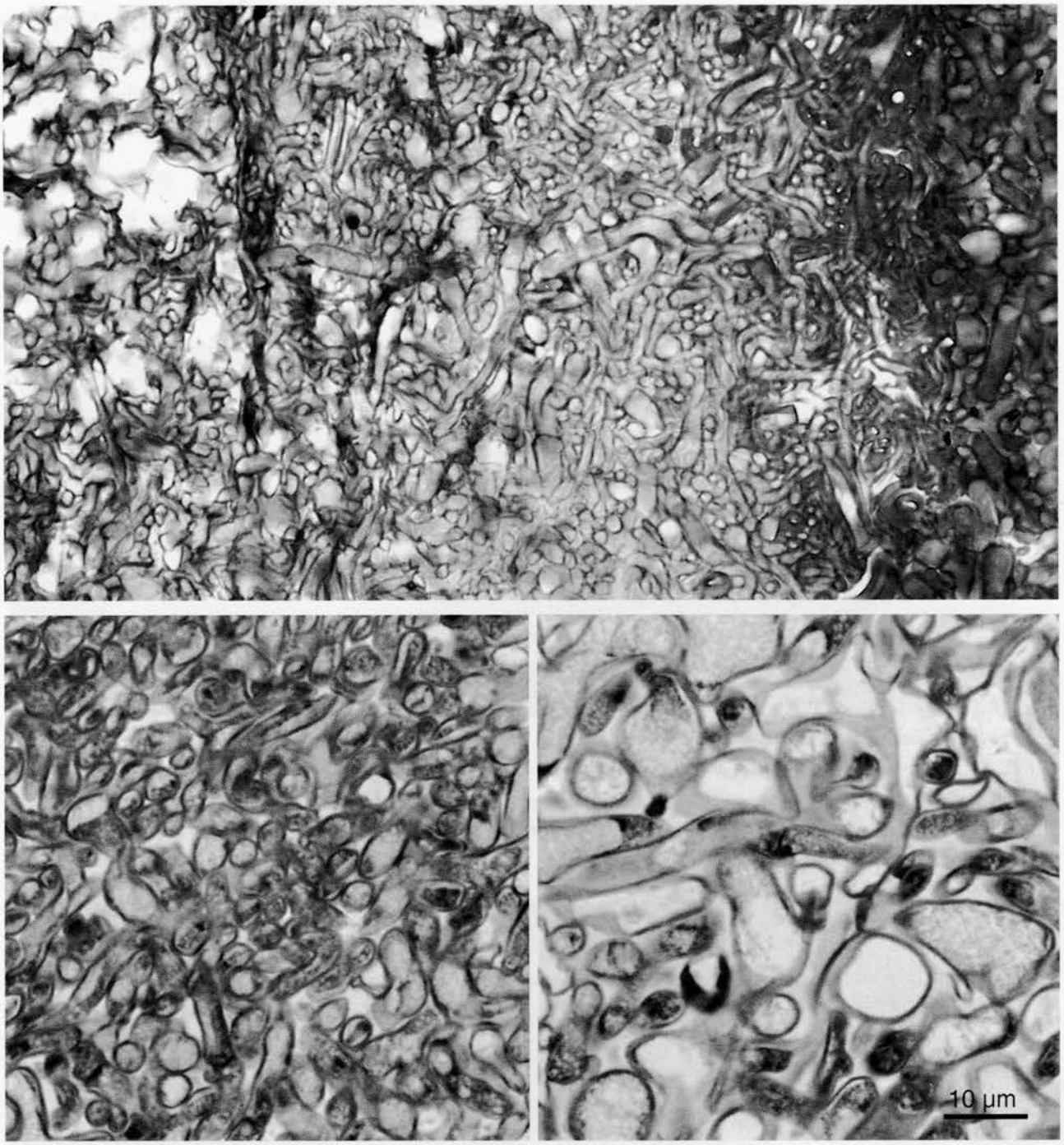
Figure 4.45: View of the sclerotium of *Hypholoma tuberosum* (from Japan). The section shows a darker (brown) and a paler part. On the left the lower portion of a fruit body stipe inserted near the dark part is visible.

und einige kurze Sekrethyphen mit ockerbraunem Deuteroplasma kommen ebenfalls vor. Zwischen den Hyphen liegen kleinere und grössere Hohlräume. Das Mark im Zentrum des Sklerotiums ist lockerer gebaut als das der Peripherie.

Die Hyphenwände sind inamyloid und acyanophil. Sie bleiben auch in Chlorzinkjod und Rutheniumrot farblos, werden aber in Toluidinblau lilablau. Kongorot färbt die feine, äusserste Schicht kräftig rot; die dickere, innere Wandschicht hingegen wird nur blass rötlich oder bleibt ganz farblos. Dadurch erscheinen zwei sich berührende Hyphen wie von einer roten, dünnen "Mittellamelle" miteinander verbunden.

Der Inhalt der Speicherhyphen ist reaktionsarm. Er wird mit Melzers Lösung und mit Chlorzinkjod kaum gelb, mit Toluidinblau blass blau, mit Rutheniumrot diffus und blass rot. In Kongorot, Trypanblau und Baumwollblau bleibt er farblos.

Das Deuteroplasma der kurzen Sekrethyphen färbt sich mit Rutheniumrot leuchtend und kräftig rot (mehr scharlachrot als die weinrote Eigenfarbe des Farbstoffes), mit Baumwollblau kräftig blau und mit Toluidinblau dunkelblau. Es gibt mit Melzers Lösung und mit Chlorzinkjod keine Farbreaktion.

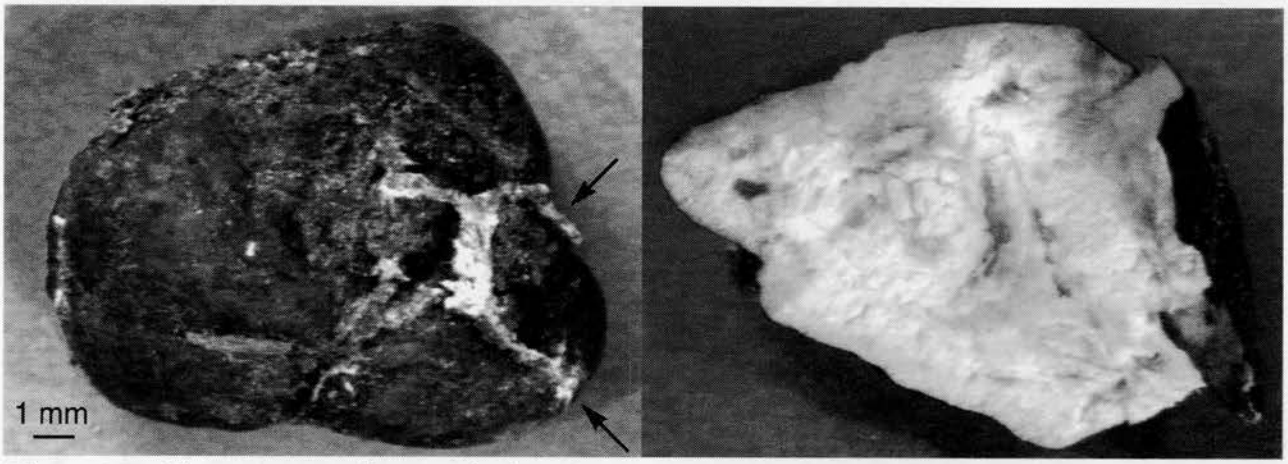


Figur 4.46: Anatomie des Sklerotiums von *Hypholoma tuberosum*. **Oben**: Schnitt durch Oberflächenfilz (links), Rinde und rindennahes Mark. Die Hyphen des Oberflächenfilzes und der Rinde sind gleich dick und braun melanisiert. Im Filz sind sie locker, in der Rinde dicht und lückenlos verflochten. Gegen aussen (links) lockert sich die dichte Schicht auf und wird schwammig. Die unter der Rinde gelegene Zone des Markes ist auch schwach melanisiert. **Unten**: Peripheres, dichter geflochtenes (links) und zentrales, grosszelliges und lockeres Mark.

Figure 4.46: Anatomy of the sclerotium of *Hypholoma tuberosum*. **Top**: Section through the superficial felt, the cortex and the outermost layer of the medulla. The hyphae of the felt and of the cortex are of the same diameter and heavily melanized. In the felt they are loosely interwoven, in the cortex they are densely packed. At the surface (left) the cortex becomes loose and spongy. The medulla just below the rind is weakly melanized. **Bottom**: Dense peripheral medulla (left) and loose central medulla made from storage hyphae with thin and colourless walls. The spaces between the hyphae do not seem to contain any gelatinous substance.

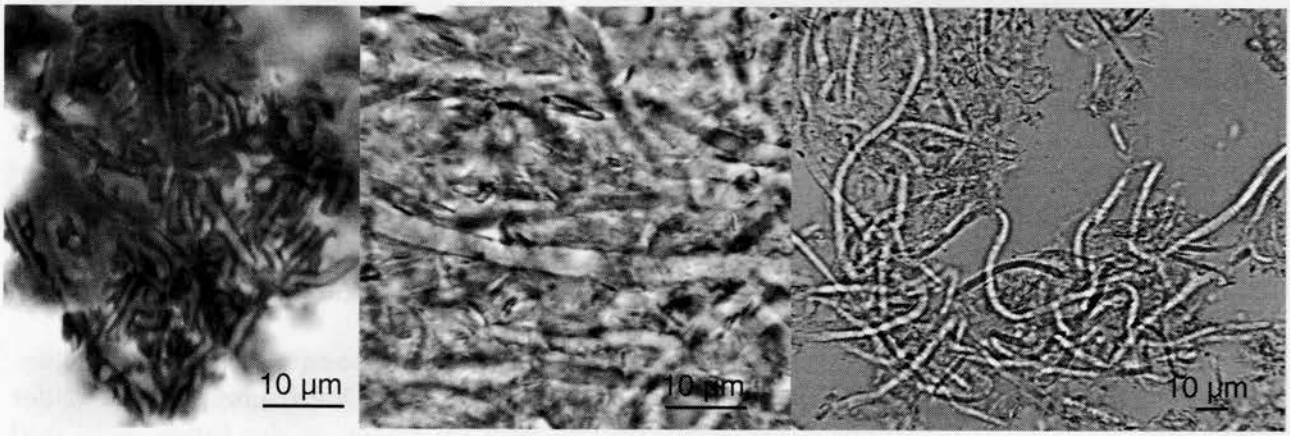
Einzelne Teile des von mir untersuchten Sklerotiums scheinen im Schnitt dunkler braun und längs gemasert. Es sind dies die Teile, die dem Stiel des Fruchtkörpers am nächsten standen und die vielleicht durch die Fruchtkörperbildung einen grossen Teil ihrer Speichersubstanz verloren haben.

Agrocybe arvalis — Sklerotien knollenförmig, 5-15 mm gross. Eine dünne, schwarze, brüchige Rinde schliesst ein weisses, watteartig faseriges Mark ein. Die Rinde besteht aus einigen wenigen Lagen dünner, zylindrischer Hyphen mit dunkelbrauner Wand, eingebettet in eine braune, harzähnliche Masse. Das



Figur 4,47: Ein ganzes und ein aufgebrochenes Sklerotium von *Agrocybe arvalis*. Die schwarze Rinde ist sehr dünn und zerbrechlich (Pfeile).

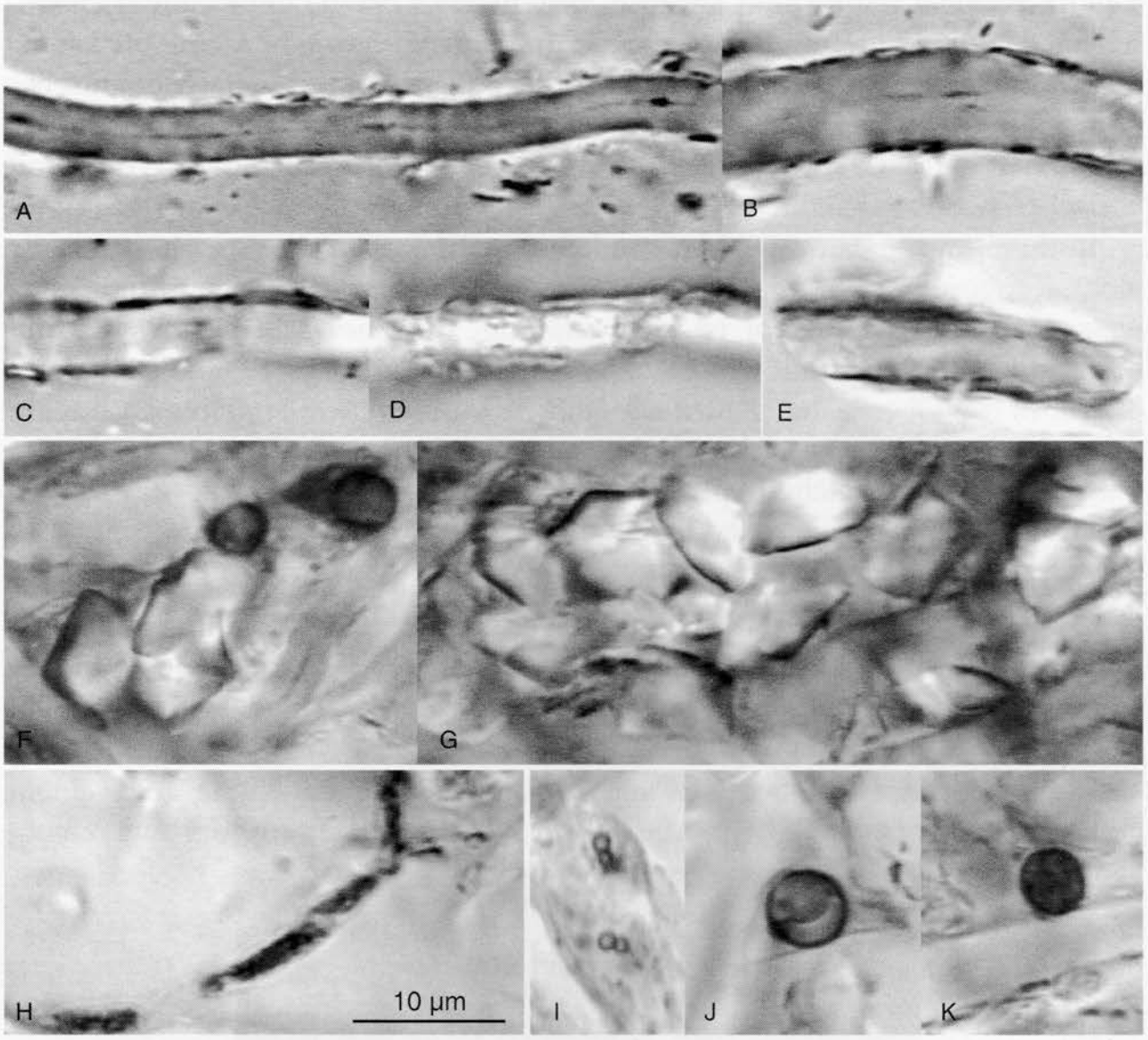
Figure 4.47: Sclerotia of *Agrocybe arvalis* with a very thin and fragile, black cortex and a cotton-like, fibrous, white medulla. The cortex of the sclerotium on the left is broken and allows the medulla to be seen (arrows).



Figur 4.48: Rinde und Mark des Sklerotiums von *Agrocybe arvalis*. Die Rinde ist ein harzig inkrustiertes, dunkelbraunes Geflecht aus zylindrischen Hyphen. Das Mark besteht vorwiegend aus zylindrischen Speicherhyphen mit einem lichtbrechenden Inhalt. Die Speicherhyphen liegen in einem Pulver aus kleinen Wandfragmenten.

Figure 4.48: Cortex and medulla from the sclerotium of *Agrocybe arvalis*. The cortex is a heavily melanized layer of thin, cylindrical hyphae with dark brown walls, glued together by a dark, resin-like mass giving it a hard but brittle consistency. The medulla contains many cylindrical, rarely ramified, unseptate, thin-walled storage hyphae filled with a highly refractive, colourless and almost structureless substance. Between these hyphae there are very many fine particles of unknown origin, some crystal-like, others reminiscent of wall fragments.

Mark besteht aus 5 Elementen, von denen die Speicherhyphen und ein staubähnliches Pulver die auffallendsten sind. Die Speicherhyphen sind sehr lang und verbogen zylindrisch, jedoch mit spindelig spitz auslaufenden Enden. Sie scheinen mit einer farblosen, stark lichtbrechenden, unreaktiven und kaum färbbaren Substanz prall aufgefüllt. Nach Toluidinblaufärbung werden hie und



Figur 4.49: Elemente des Markes des Sklerotiums von *Agrocybe arvalis,* Toluidinblaufärbung. **A,B**: Speicherhyphen mit sehr engem Lumen und zahlreichen Schuppen auf der Oberfläche. **C,D**: Optischer Schnitt und Aufsicht auf eine Manschette des Belages. **E**: Eine leere Belagsmanschette. **F,G**: Kristalle unbekannter Natur. In F oben rechts zwei metachromatische Hohlkugeln. **H**: Vegetative Hyphe mit farbloser, dünner Wand und stark gefärbtem Inhalt. **I - K**: Metachromatische Hohlkugeln sehr verschiedener Grössen.

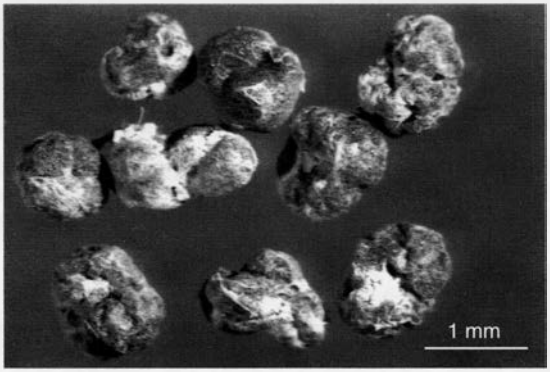
Figure 4.49: Elements of the medulla of the sclerotium of *Agrocybe arvalis* stained with toluidine blue. **A,B**: Storage hyphae filled with a hyaline, highly refractive substance not staining in toluidine blue but showing a very narrow lumen. The surface is cluttered with fragments from the hyphal coating. **C,D**: Optical section and surface view of the coating of a storage hypha. **E**: An empty piece of surface coating. **F,G**: Crystals of an unknow substance. In F in the upper right two metachromatic, hollow spheres. **H**: A vegetative hypha with thin colourless wall and heavily stained content. **I - K**: Metachromatic hollow spheres of very different sizes.

da Überreste eines engen Lumens sichtbar. Die Speicherhyphen tragen einen oberflächlichen Belag, der stellenweisen als zerrissene Manschette sichtbar ist (Fig. 4.49 C,D). Meist bricht dieser Belag in Fetzen und Schüppchen auf, die lange auf den Speicherhyphen haften, schliesslich abschilfern und das staubähnliche Pulver bilden. Seltener lösen sich grössere Stücke des Belages ab (Fig. 4.49 E). Weniger häufig sind farblose, verwitterte Kristalle unbekannter chemischer Zusammensetzung (Fig. 4.49 F,G) und eigenartige, sehr kleine bis kleine, dickwandige, leere oder mit Plasma gefüllte Kügelchen mit metachromatischer Wand (Fig. 4.49 I-K). Was diese Kügelchen sind ist unbekannt. Hie und da findet man im Mark auch einige dünnwandige, farblose vegetative Hyphen mit einfachen oder beschnallten Septen und stark färbbarem Inhalt (Fig. 4.49 H).

Rutheniumrot, Baumwollblau und Sudan III färben die Speichersubstanz nicht, Kongorot färbt sie blass rot und Toluidinblau erst nach einer Stunde ganz blass rosa. In Lactophenol ist sie beständig, und sie färbt sich weder mit Melzers Lösung noch mit Chlorzinkjod. Auch in Kalilauge 10% ist sie beständig, aber die Oberfläche sieht nach einigen Minuten wie angefressen aus. In Schwefelsäure 70% löst sie sich fast augenblicklich auf. Die Wand und der Aussenbelag der Speicherhyphen sind acyanophil und inamyloid und färben sich mit keinem der genannten Färbemittel.

Hygrophoropsis aurantiaca — Nachdem KÜHNER (1946b) und ANTIBUS (1989) die kleinen Sklerotien dieses häufigen Blätterpilzes in Kulturen entdeckt und untersucht hatten, meldete HUTCHISON (1991) ihr Vorkommen in der Natur auf Koniferennadeln unter Fruchtkörpern und machte weitere physiologische Beobachtungen über ihr Auftreten in Laborkulturen.

Die Sklerotien bestehen aus einer dünnen, zelligen Rinde und einem homogenen, ebenfalls zelligen Mark. Alle Wände sind dünn oder nur mässig



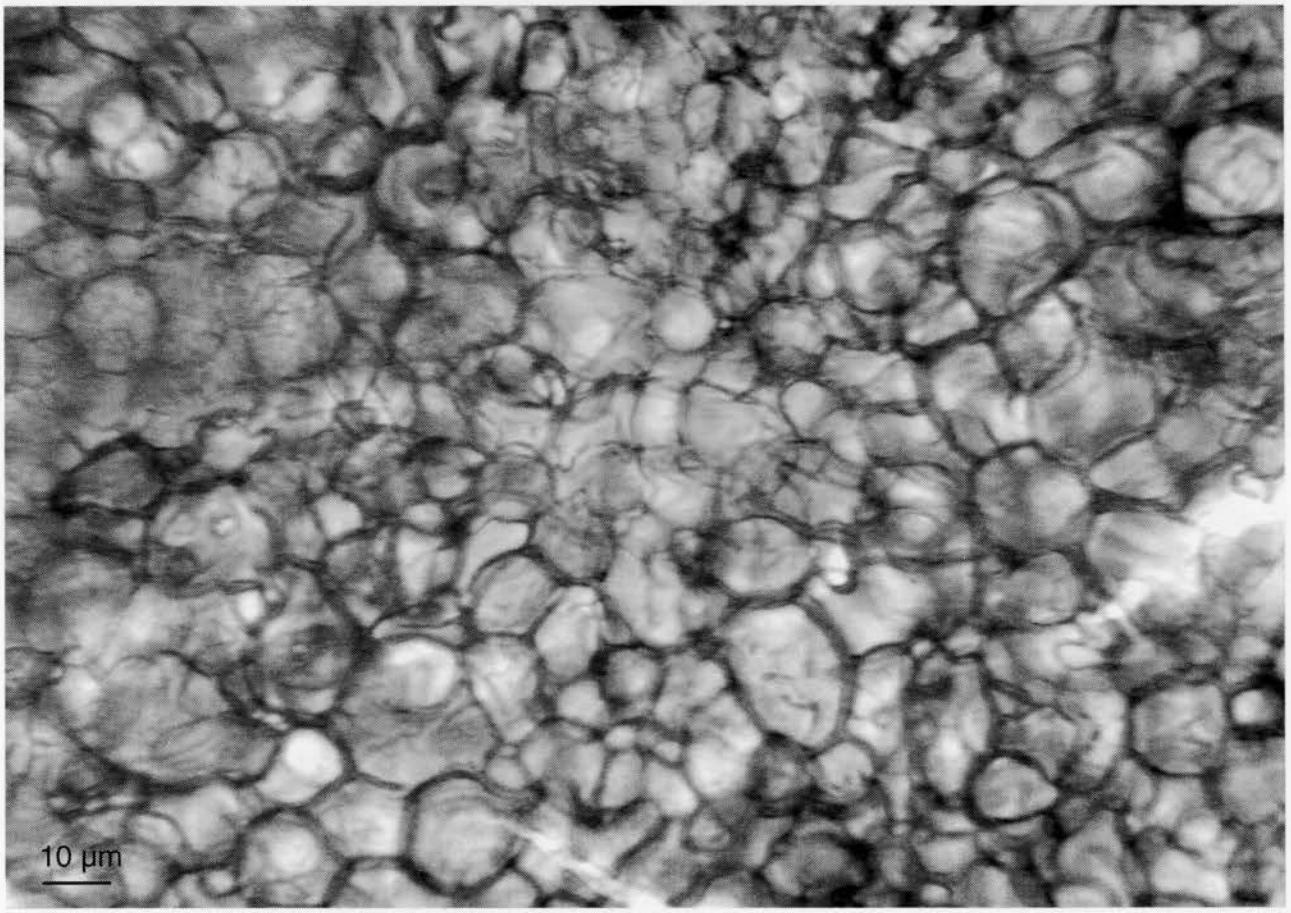
Figur 4.50: Sklerotien von *Hygrophoropsis aurantiaca* aus Laborkulturen. Die Oberfläche ist von einem spärlichen, weissen Hyphenfilz überzogen. Darunter liegt die orangebraune Rinde.

Figure 4.50: Sclerotia from a culture of *Hygrophoropsis aurantiaca*. The orange brown cortex bears a thin white coating of hyphae.

verdickt, im Mark farblos, in der Rinde braun. Die braunorange, später dunkelbraune bis schwarze Rinde trägt einen dünnen, weisslichen Hyphenfilz, der sich stellenweise zu kleinen Matten verdichtet, stellenweise auch fast fehlt.

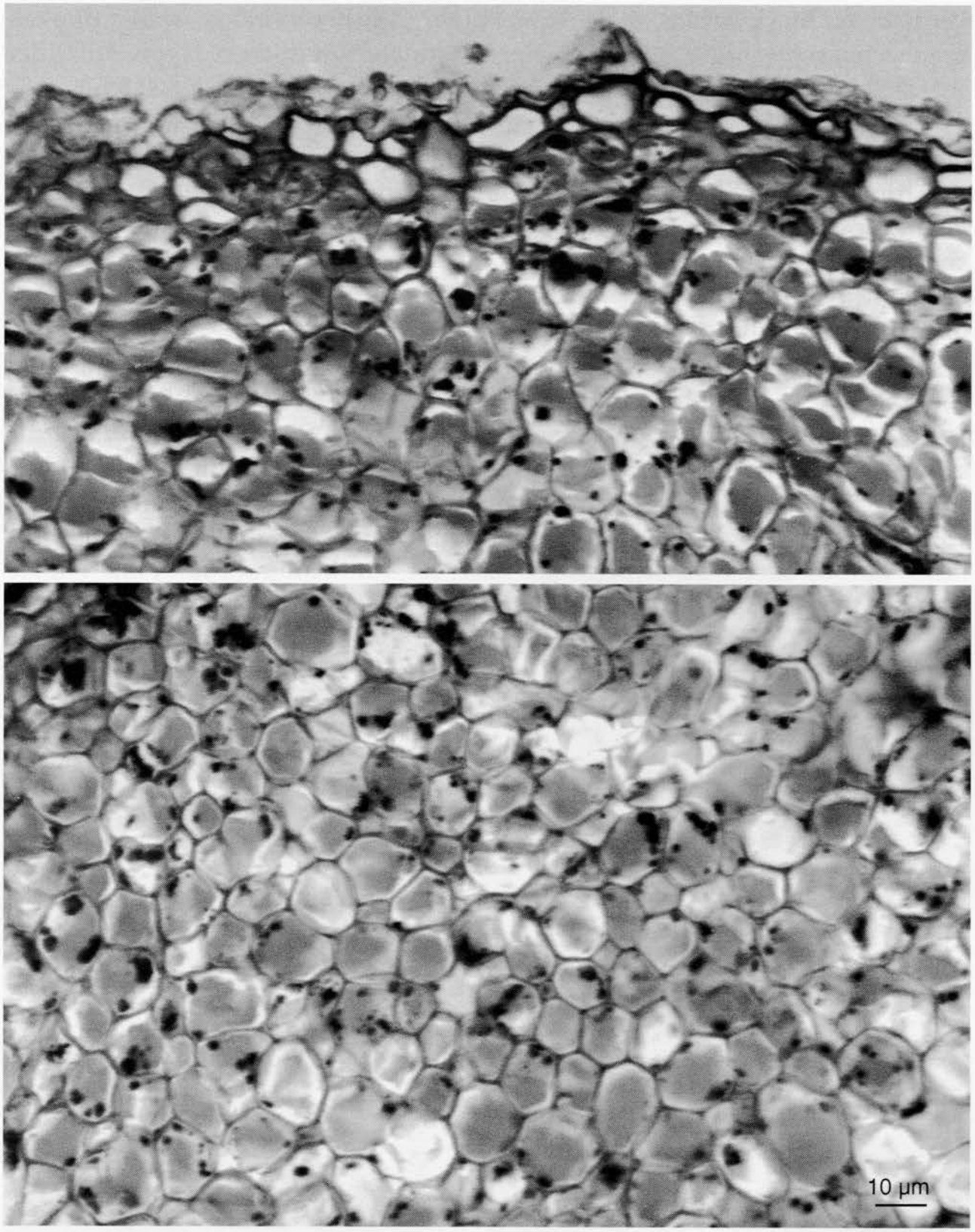
Die Rinde besteht aus nur 3-6 Schichten meist leerer Zellen und platzt bei Druck zwischen Deckglas und Objetträger leicht auf. Das Mark ist durchwegs aus rundlich-polyedrischen, dünnwandigen und farblosen Zellen gebaut. In deren Innern liegt eine homogene, fast die ganze Zelle ausfüllende Speichersubstanz. Das Cytoplasma ist auf kleine Reste meist nahe der Zellwand zusammengedrängt. Zwischen den Speicherzellen findet man hie und da eine dünne, zylindrische, dickwandige Hyphe.

Die Speichersubstanz ist in KOH 5% beständig. Melzers Lösung und Chlorzinkjod geben eine schwache "glycogenoide" (rotbraune) Reaktion und lösen die Speichersubstanz aus den Zellen (Fig. 4.53). Baumwollblau färbt die Wände nicht, die Speichersubstanz aber blass blau. Toluidinblau färbt die Wände blass lilablau, stellenweise aber gar nicht und lässt auch die Speichersubstanz ungefärbt. In Kongorot werden die Wände rot, die Speichersubstanz bleibt farblos oder wird stellenweise blass rot. Rutheniumrot färbt alle Wände stark rot und die Speichersubstanz blass rot.



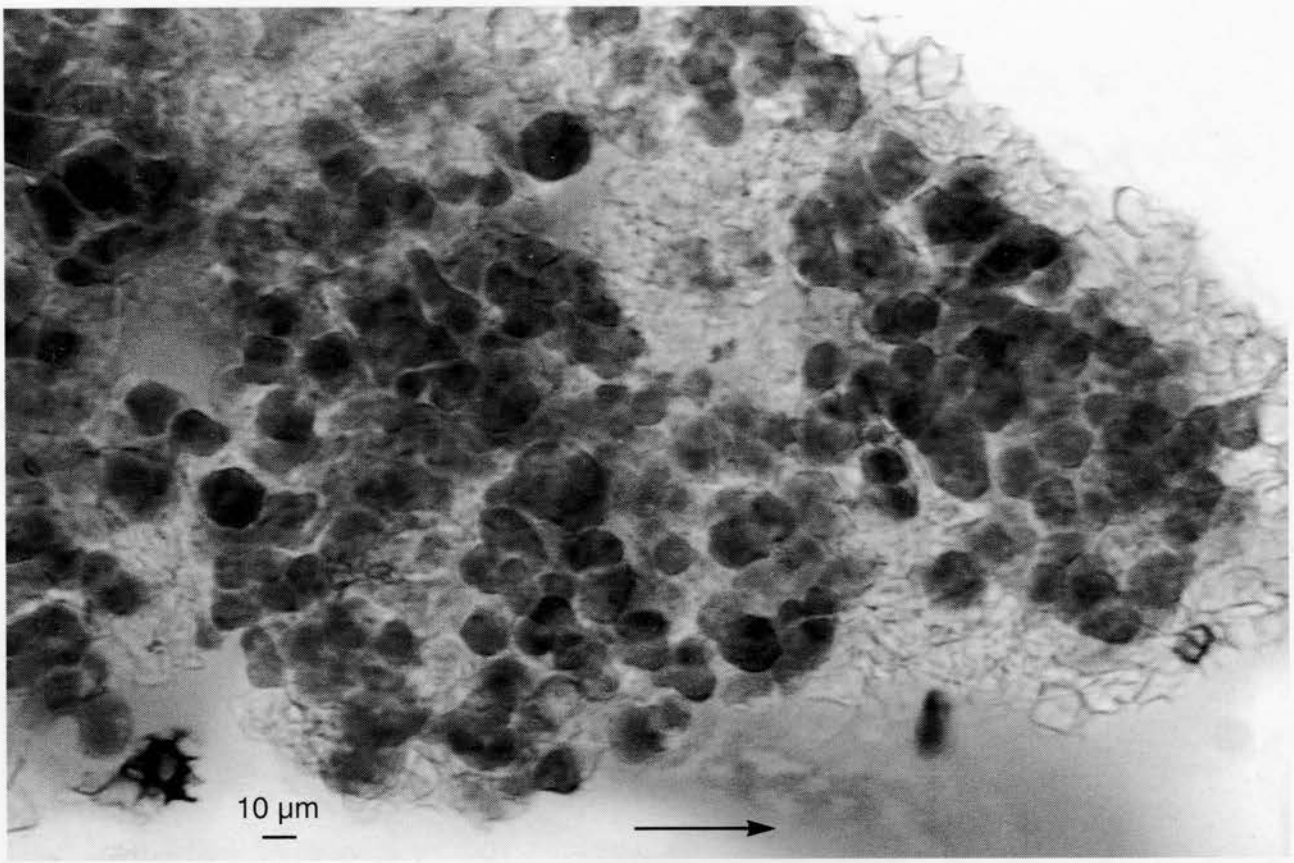
Figur 4.51: Aufsicht auf die aus dünnwandigen Zellen aufgebaute Rinde des Sklerotiums von *Hygrophoropsis aurantiaca* (oberflächliche Hyphen hier nicht sichtbar).

Figure 4.51: Surface view of the cortex of the sclerotium of *Hygrophoropsis aurantiaca* composed entirely of thinwalled cells with brown walls (hyphae of the surface coating not visible in this photograph).



Figur 4.52: Rinde und Mark des Sklerotiums von *Hygrophoropsis aurantiaca*. Die Rinde ist nur wenige Zellschichten dick, das Mark besteht aus dünnwandigen Speicherzellen mit dunkel gefärbten Cytoplasmaresten und einer homogenen, durch das Schneiden teilweise deformierten Speichersubstanz. Mikrotomschnitte, gefärbt mit Amidoblau und Zirkonyl-Haematoxylin.

Figure 4.52: Cortex and medulla of the sclerotium of *Hygrophoropsis aurantiaca*, pseudoparenchymatous structure. Microtome sections stained with amido blue black for (dark) cytoplasm and zirconium hematoxylin for walls and storage substance (gray, partly deformed during sectioning).

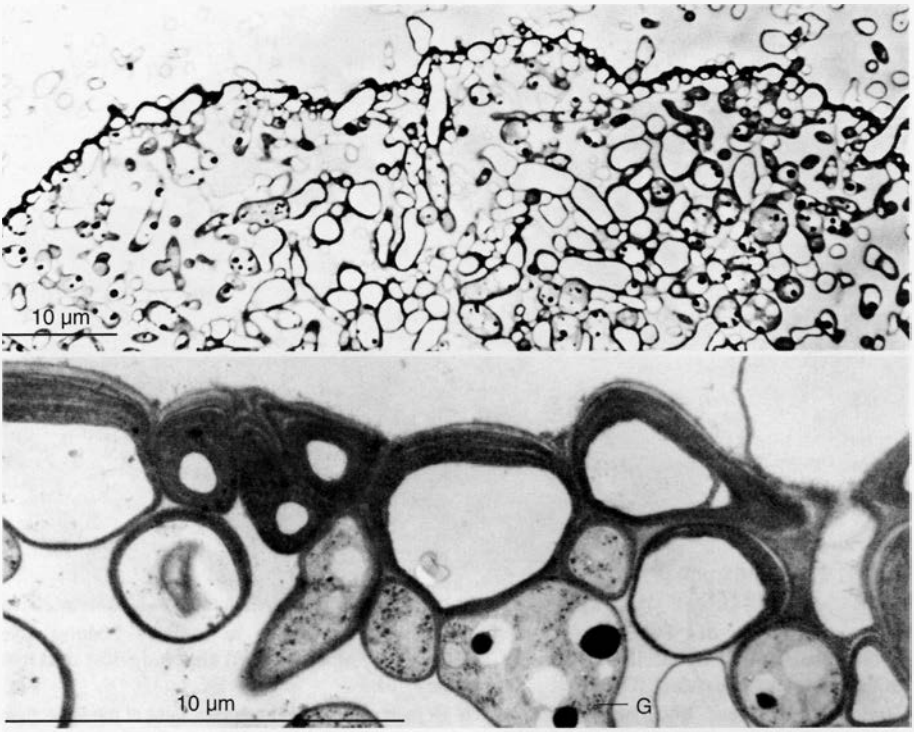


Figur 4.53: Mark des Sklerotiums von *Hygrophoropsis aurantiaca* in Melzers Lösung. Die Speichersubstanz in den Zellen färbt sich "glycogenoid" rotbraun, wird aber aufgelöst und tritt in Schlieren aus dem Mark (Pfeil).

Figure 4.53: Redbrown "glycogenoid" reaction of the storage substance in medullar cells of the sclerotium of *Hygrophoropsis aurantiaca* mounted in Melzers solution. The storage substance dissolves and leaks out of the medulla (arrow).

Coprinus congregatus — Dieser kleine Tintling kommt meist auf verrottenden Pflanzenresten (Komposthaufen) oder mistreicher Erde vor. In der taxonomischen Literatur werden die Sklerotien nicht erwähnt, und auch in Kulturen auf sterilen Agarnährböden im Laboratorium bildet er nur Fruchtkörper. HENDERSON & al. (1983) fanden, dass in bakterienhaltigen Kulturen statt der Fruchtkörper zahlreiche kleine Sklerotien gebildet werden. Auch die Zugabe filtrierter, bakterienfreier Nährlösung einer Bakterienkultur hatte die Bildung von Sklerotien zur Folge. Dies wurde von CHOI & al. (1987) bestätigt. Leider sind weder das Bakterium noch die aktive Substanz identifiziert worden.

Die Sklerotien von *Coprinus congregatus* werden nur etwa 0,5-1 mm gross. Sie sind kugelig bis eiförmig und schwärzlich. Die Rinde besteht aus einer einzigen Schicht dickwandiger, melanisierter Zellen und ist von einer dünnen, lockeren Lage toter Hyphen umsponnen. Die Wände der Rindenzellen sind besonders an der Aussenseite verdickt und zeigen da eine deutliche Schichtung. Das Mark besteht aus locker gedrängten, bis etwa 5-10 µm dicken



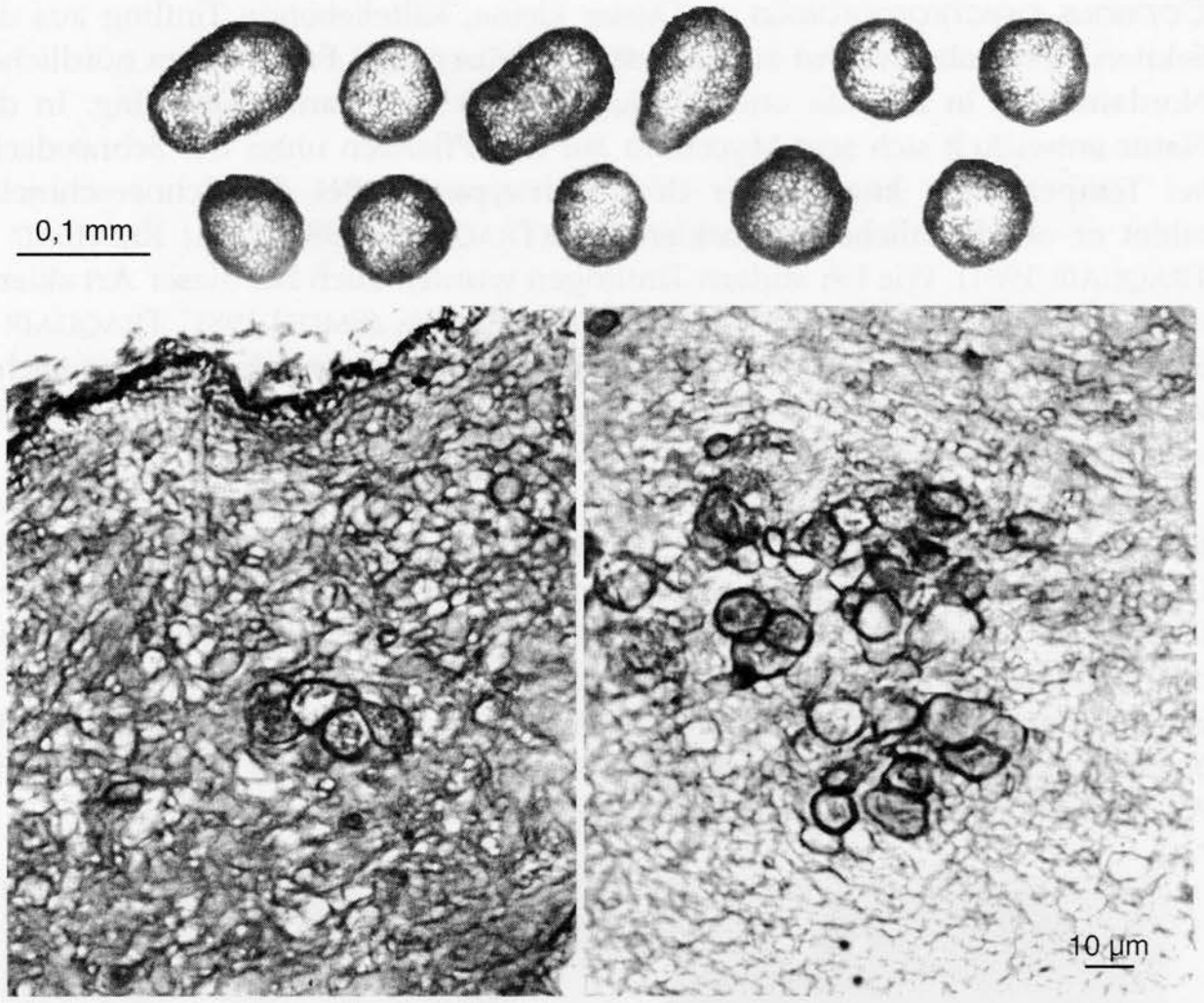
Figur 4.54: Anatomie des Sklerotiums von *Coprinus congregatus*. **Oben**: Schnitt durch die Randpartie. Unter der sehr dünnen, einschichtigen, melanisierten Rinde liegt ein lockeres Geflecht glykogenhaltiger Speicherzellen. **Unten**: Rinde und Speicherzellen mit Glykogen (G). Nach Choi & al. 1987, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 4.54: Anatomy of the sclerotium of *Coprinus congregatus*. **Top**: Section through the thin cortex and the loose medulla. **Bottom**: Cortex and storage hyphae. The cells of the cortex have a melanized, multilayered wall thickened at the surface of the sclerotium. Storage hyphae with glycogen (G).

Speicherhyphen mit 0,2-0,3 µm dicken Wänden. Im Cytoplasma liegt das fein dispergierte Glykogen. Zwischen den Speicherhyphen bleiben zahlreiche Lücken frei. Auf Agar bilden sich die Sklerotien an der Oberfläche, in Nährlösungen in submersen Hyphenbüscheln (CHOI & al. 1987).

Coprinus cinereus — Da dieser Tintling in Kulturen gut wächst und auch reichlich Fruchtkörper bildet, wird er seit BULLER (1922) in vielen physiologischen und genetischen Arbeiten gebraucht, aber meist *Coprinus lagopus* oder *Coprinus macrorhizus* genannt. Er kommt häufig auf Mist oder stark gedüngter Erde vor, ist aber kein ausgesprochener Dungbewohner. In der taxonomischen Literatur werden die Sklerotien nicht erwähnt.

Sowohl präsomatogame («monokaryotische») als auch postsomatogame («dikaryotische») Mycelien können normale Sklerotien bilden, aber es sind



Figur 4.55: Einige Sklerotien des Tintlings *Coprinus cinereus* aus einer Laborkultur und Schnitte durch reifende Sklerotien. Im Bild links unten ist die dünne, einschichtige, schwarze Rinde sichtbar. Das Mark besteht erst aus dicht verflochtenen, unregelmässig erweiterten Hyphen ohne Glycogen. Während der Reifung bilden sich im Zentrum des Markes Nester rundlicher, schwach dickwandiger, glykogenhaltiger Zellen aus. Nach Volz & Niederpruem 1970 (als *Coprinus lagopus*), elektronisch kopiert und bearbeitet.

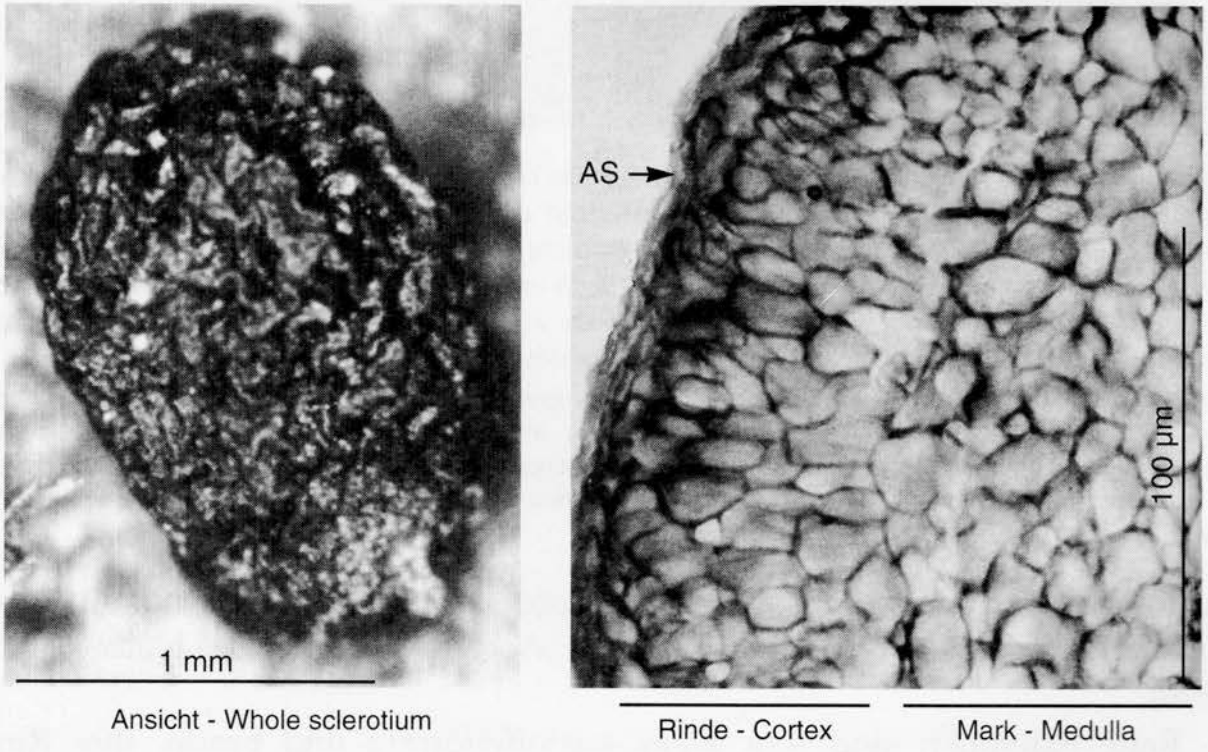
Figure 4.55: Sclerotia from a lab culture of *Coprinus cinereus* and sections through maturing sclerotia. The medulla consists initially of thinwalled, densely interwoven, irregularly inflated hyphae without glycogen deposits. During maturation groups of subspherical cells with thicker walls and glycogen develop in the centre of the medulla. The unicellular, black cortex can be seen near the top of the figure at the lower left.

auch sklerotienlose Stämme bekannt geworden (HEREWARD & MOORE 1979). In Kulturen treten die Sklerotien nach 4-6 Wochen auf (VOLZ & NIEDERPRUEM 1970).

Reife Sklerotien sind sehr klein, kartoffelförmig und braun. Ihre Rinde besteht aus einer einzigen Schicht melanisierter Zellen mit verdickten Wänden, das Mark aus unregelmässig kugeligen bis polyedrischen, glykogenhaltigen Speicherzellen und zylindrischen, vegetativen Hyphen. Die Speicherzellen messen 3-7 µm und zeigen eine 0,5-3 µm dicke Wand, die neben dem Glykogen ebenfalls als Speichersubstanz dient (WATERS & al. 1975b).

Coprinus psychromorbidus — Dieser kleine, kälteliebende Tintling aus der Sektion Herbicolae wächst auf Gräsern, Gemüsen und Früchten im nördlichen Nordamerika, in Kanada und Alaska und gilt als Pflanzenschädling. In der Natur entwickelt sich sein Mycelium auf den Pflanzen unter der Schneedecke bei Temperaturen knapp über dem Gefrierpunkt. Bei der Schneeschmelze bildet er oberflächliche Mikrosklerotien (TRAQUAIR 1980, 1981; REDHEAD & TRAQUAIR 1981). Wie bei andern Tintlingen wurden auch bei dieser Art sklerotienbildende und sklerotienlose Stämme gefunden (SMITH 1981, TRAQUAIR & SMITH 1982). In Kulturen bei 10-20° C beginnt *Coprinus psychromorbidus* nach 2 Wochen die ersten Sklerotien anzulegen, die in weiteren 4-6 Wochen ausreifen, wobei sie braun und schliesslich schwarz werden (TRAQUAIR & al. 1987).

Die Sklerotien sind kugelig bis lang ellipsoidisch und nur etwa einen halben bis zwei Millimeter gross. Ihre nackte Oberfläche ist auffallend stark runzelig. Die pseudoparenchymatische, 4-5 Zellschichten dicke Rinde geht in das ebenfalls zellige Mark über. Die Wand der Rindenzellen ist dünn, farblos bis gelb oder blass braun; im Elektronenmikroskop erscheinen sie durch eine interzelluläre Substanz miteinander verkittet (TRAQUAIR & al. 1987). Auf der Oberfläche befindet sich eine dünne Schicht toter, zusammengedrückter Zellen (Fig. 4.56: AS). Das Pigment wurde als Melanin identifiziert (TRAQUAIR & al. 1987).



Figur 4.56: Sklerotium von *Coprinus psychromorbidus* aus einer Laborkultur. Die Dicke der Rinde ist willkürlich angegeben. Nach Traquair & Smith 1982, elektronisch kopiert und bearbeitet.

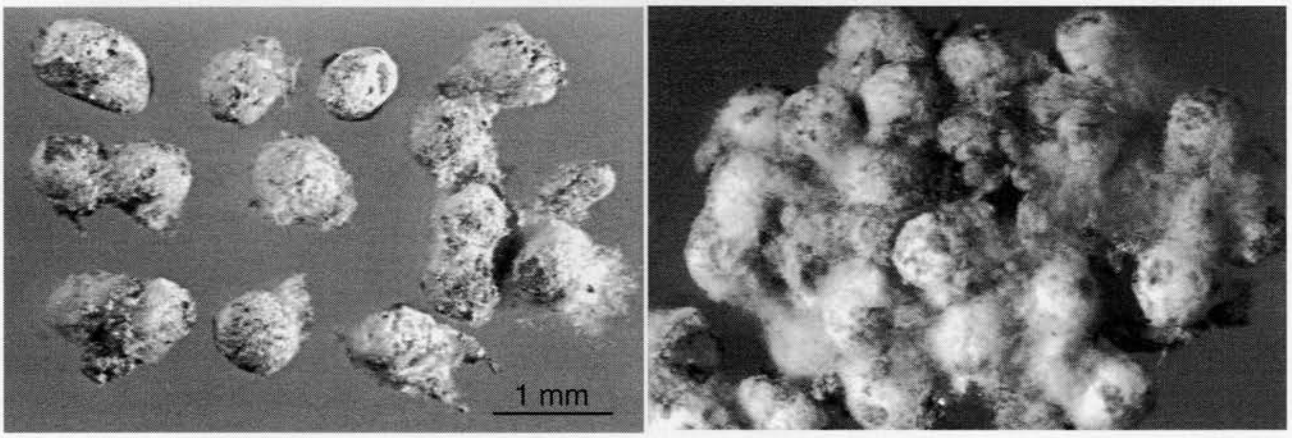
Figure 4.56: Sclerotium of *Coprinus psychromorbidus* from a laboratory culture. The surface is black, naked and strongly wrinkled. The section shows a very thin outer layer (AS) of compressed dead cells, a pseudoparenchymatous cortex and a similarly pseudoparenchymatous medulla. Since the cortex intergrades with the medulla its thickness has been indicated on an arbitrary base only.

Leucocoprinus brebissonii — Die Sklerotien sind 0,5-1 mm gross, kugelig bis kartoffelförmig, blass braun bis ocker, von einem lockeren, weisslichen Hyphenfilz umgeben, einzeln oder zu mehreren gruppiert. Die Hüllhyphen sind etwa 3 µm dick, zylindrisch, farblos, dünnwandig, septiert, ohne Schnallen, durch zahlreiche, abstehende, bis 5 µm lange Kristallnadeln hirsut bedeckt.

Die Rinde ist äusserst dünn und besteht nur aus toten, leeren, dünnwandigen, zum Teil zusammengefallenen Zellen. Die äusserste Zellschicht scheint in Auflösung begriffen; die Wände sehen gallertig aufgelöst aus und färben sich nur schlecht. Einzelne Speicherhyphen dringen bis dicht unter die Oberfläche in die Rinde vor.

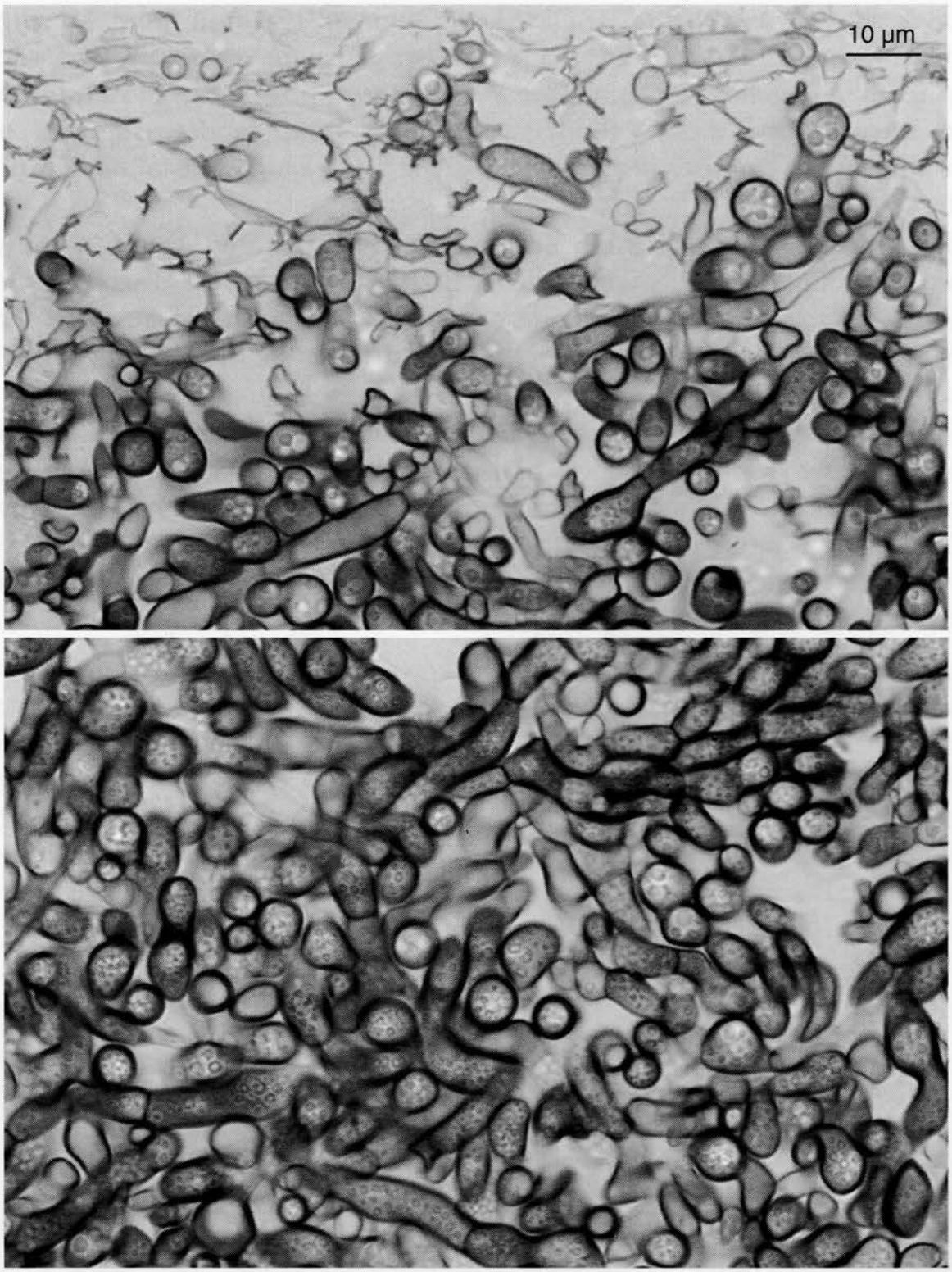
Das Mark ist aus farblosen, dünnwandigen bis mässig dickwandigen Speicherhyphen geflochten, zwischen denen recht viele Hohlräume auftreten. Der Hypheninhalt ist granulär und gibt mit Melzers Lösung eine schwach rotbraune, "glycogenoide" Reaktion, bleibt aber in Fuchsin, Baumwollblau und Toluidinblau ungefärbt. Zwischen den Speicherhyphen verlaufen einige dünnwandige, vegetative Hyphen.

Leucocoprinus birnbaumii — Die Sklerotien dieses in Blumentöpfen und botanischen Gärten oft auftretenden Blätterpilzes werden auf der Oberfläche und in den obersten Schichten der Erde in grossen Mengen gebildet, wo sie meist gruppenweise an dünnen, blassen Rhizomorphen entstehen. Sie sind kugelig bis eiförmig, messen 0,5-1 mm und sind von einem feinen, blass gelblichen, watteähnlichen Filz zylindrischer, 1,5-2,5 µm dicken, punktförmig farblos inkrustierten, septierten Hyphen ohne Schnallen eingehüllt. Unter den Hüllhyphen befindet sich eine glatte, blass graubraune Rinde, darunter ein weissliches, sehr hartes Mark.



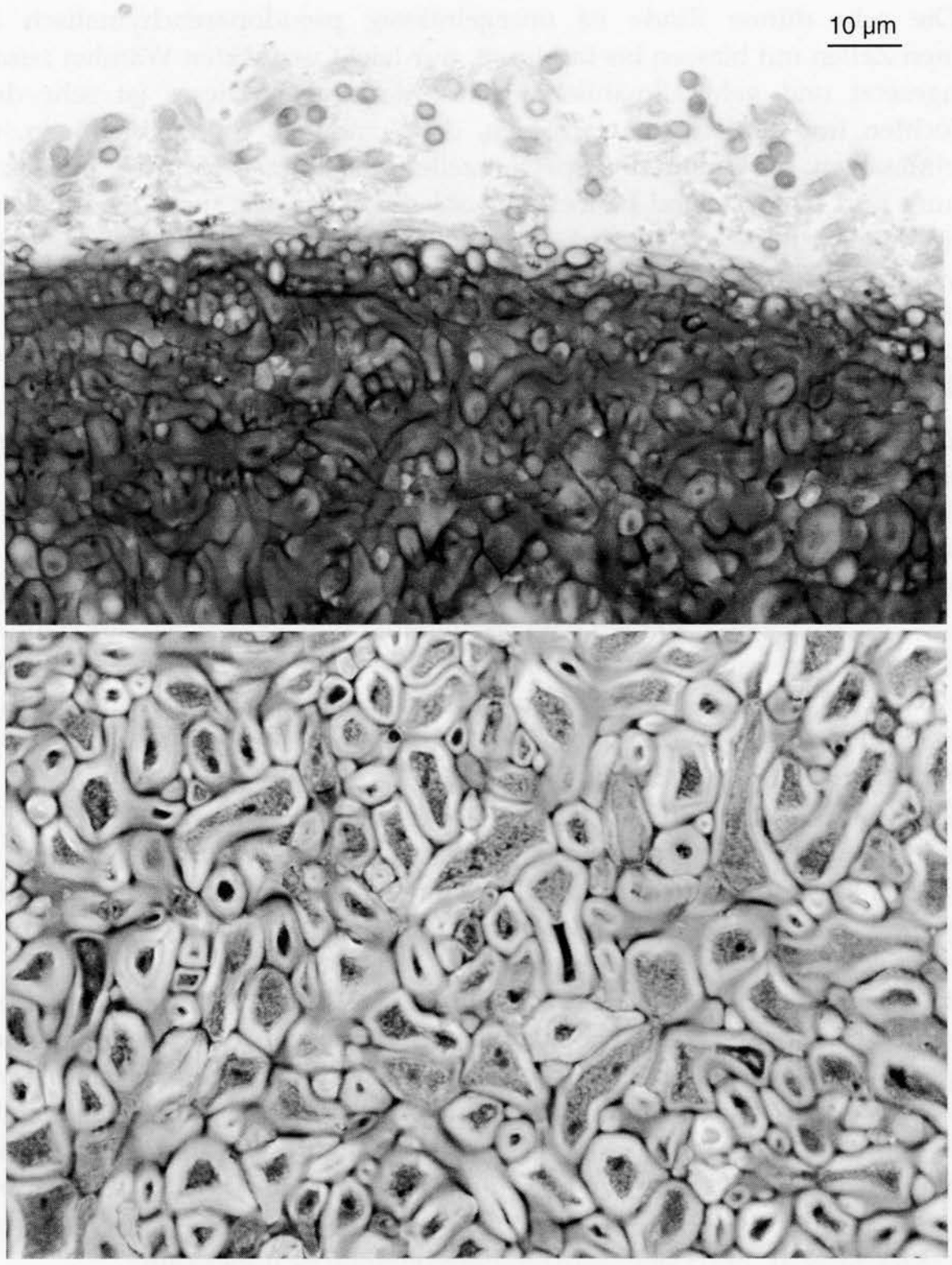
Figur 4.57: Natürlich gewachsene Sklerotien von *Leucocoprinus birnbaumii* aus einem Gewächshaus. Viele Sklerotien sind in einem watteähnlichen Hyphengeflecht eingebettet. Sie gleichen äusserlich stark denen von *Leucocoprinus brebissonii*.

Figure 4.57: Sclerotia of *Leucocoprinus birnbaumii* from a greenhouse. Many sclerotia are embedded in a cottonwool-like weft of hyphae. They strongly resemble those of *Leucocoprinus brebissonii* but differ considerably in their anatomy.



Figur 4.58: Anatomie des Sklerotiums von *Leucocoprinus brebissonii*. **Oben**: Die Rinde besteht aus dünnen, toten, dünnwandigen, zum Teil zusammengefallenen Zellen. Einzelne Speicherhyphen dringen in die Rinde ein. **Unten**: Zentrales Mark mit mässig dickwandigen Hyphen mit granulärem Inhalt. Zwischen den Speicherhyphen treten zahlreiche, stellenweise grosse Hohlräume auf. Mikrotomschnitte mit basischem Fuchsin gefärbt.

Figure 4.58: Anatomy of the sclerotium of *Leucocoprinus brebissonii*. **Top**: Cortex and adjacent medulla. The cortex consists of dead, thinwalled and sometimes collapsed cells. Some storage hyphae penetrate into the cortex. **Bottom**: Central medulla with storage hyphae and intercellular spaces. The hyphae have moderately thick walls and granular content. Microtome sections stained with basic fuchsin.



Figur 4.59: Anatomie des Sklerotiums von *Leucocoprinus birnbaumii*. **Oben**: Rand mit lockerem Hyphenfilz, kleinzelliger, dünner Rinde und rindennahem Mark. **Unten**: Zentrales Mark aus dicht verflochtenen, dickwandigen, vielgestaltigen Hyphen mit stellenweise deutlicher Wandschichtung. Mikrotomschnitte mit Amidoblau-Zirkonyl-Haematoxylin gefärbt.

Figure 4.59: Anatomy of the sclerotium of *Leucocoprinus birnbaumii*. **Top**: Peripheral zone with a) an outer loose layer of narrow thinwalled hyphe, b) a thin pseudoparenchymatous cortex with small and thinwalled cells, c) the peripheral medulla with thickwalled, irregularly shaped cells. **Bottom**: Central medulla with thickwalled irregularly shaped storage hyphae. Microtome sections stained with amido blue black and zirconium hematoxylin.

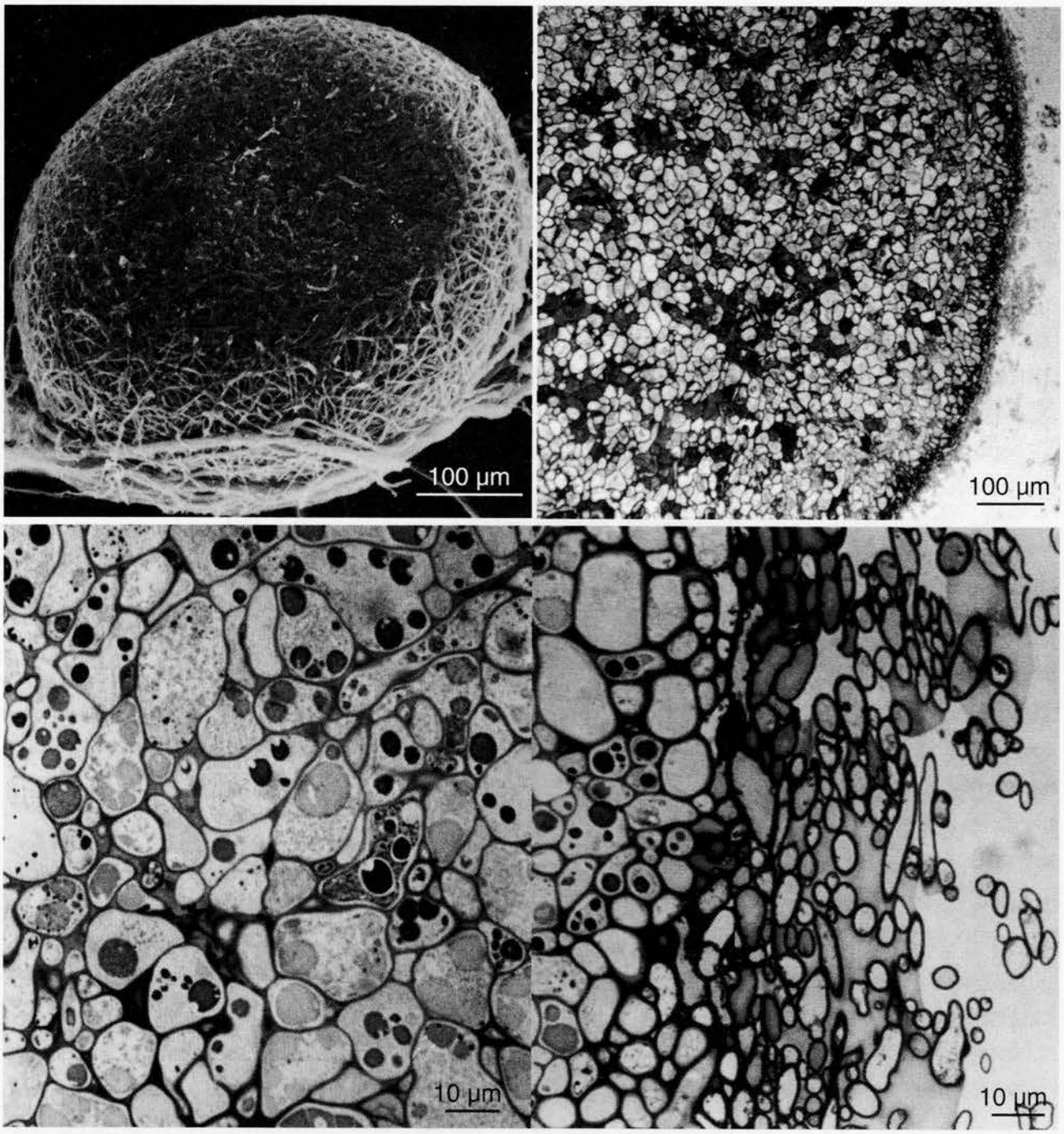
Die sehr dünne Rinde ist unregelmässig pseudoparenchymatisch aus kleinen Zellen mit blassen bis farblosen, nur leicht verdickten Wänden zusammengesetzt und geht allmählich in das Mark über. Dieses ist sehr dicht geflochten und besteht aus farblosen, dickwandigen, glycogenhaltigen, unregelmässigen, oft koralloiden Speicherzellen und kurzen Hyphen. In Melzers Lösung und Chlorzinkjod bleiben sowohl die Wand als auch der Inhalt der Speicherzellen farblos (Eigenfarbe der Jodlösung), nur selten wird eine blasse "glycogenoide" (rotbraune) Reaktion sichtbar. Die Wand zeigt in Toluidinblau eine dünne, stark metachromatische, rote Innenschicht und eine weniger stark metachromatische, lilafarbige, sehr dicke Aussenschicht. Die Wand färbt sich auch mit Kongorot, aber nicht mit Baumwollblau.

Paxillus involutus — LAIHO (1970) fand die kleinen Sklerotien dieses häufigen Pilzes sowohl in der Natur als auch in Mycelkulturen im Laboratorium. Sie sind Verbreitungskörper, die Baumwurzeln infizieren können, mit denen *Paxillus involutus* Ektomykorrhizen bildet.

Die Sklerotien sind nur 0,5-2 mm gross, kugelig oder ellipsoidisch-ovoidal. Sie sind anfangs weiss, werden bald crèmefarbig und schliesslich dunkelbraun. In Kulturen kann gesehen werden, dass sie während ihrer Entwicklung eine erst klare und wasserhelle, dann sehr dunkle Flüssigkeit absondern. Wachstum, Anatomie und Histochemie wurden von GRENVILLE & al. (1985), FOX (1986b) und MOORE & al. (1991) untersucht.

Die Rinde ist eine dünne Lage leerer, etwas flachgedrückter Zellen, die durch eine interzelluläre Substanz zusammengehalten werden. Sie geht allmählich in das Mark über, das im Schnitt einen pseudoparenchymatischen Bau zeigt und aus dünnwandigen, kurzzelligen Speicherhyphen geflochten ist, zwischen denen nur wenige und sehr kleine Hohlräume auftreten. Sie enthalten in ihrem Cytoplasma kugelige, mit Toluidinblau stark färbbare Einschlüsse. Die Speichersubstanzen der Markzellen sind glykogenähnliche Polysaccharide (Glykogen im weiteren Sinn), Proteine, Lipide und wahrscheinlich auch Polyphosphate, die als metachromatische Kügelchen sichtbar sind. Durch das ganze Mark verstreut kommen Zellgruppen mit einem gelbbraunen Inhalt vor, der sich mit Toluidinblau bei pH 4,4 grün, seltener blau färbt (Fig. 4.60 oben rechts). Diese Zellen werden als "phenolhaltig" interpretiert (MOORE & al, 1991), aber ihre biologische Rolle ist unbekannt.

Bei tieferen Wachstumstemperaturen (unter etwa 10° C) bilden sich in vitro nur sehr kleine Sklerotien. Diese haben eine ähnliche Struktur und Histochemie wie die grossen Sklerotien, aber im Mark fehlen die Gruppen "phenolhaltiger" Zellen. Trotz der schwarzen Farben ist die Rinde sehr kümmerlich ausgebildet und, im Gegensatz zu den normalen, grösseren Sklerotien, stark "phenolhaltig" (MOORE & al. 1991). Diese kleinen Sklerotien werden als in ihrer Entwicklung aufgehaltene Sklerotien aufgefasst.



Figur 4.60: Anatomie des Sklerotiums von *Paxillus involutus*. **Oben links**: Ansicht eines reifen Sklerotiums, bedeckt von einem dünnen Hyphenfilz. Unten im Bild dünne Hyphenstränge. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme, nach Grenville & al. 1985, elektronisch kopiert und bearbeitet. **Oben rechts**: Schnitt durch Rinde und Mark, mit Toluidinblau gefärbt. Das Mark enthält Inseln von Zellen mit stark gefärbtem Inhalt. Nach Moore & al. 1991, elektronisch kopiert und bearbeitet. **Unten:** Mark und Rinde bei höherer Vergrösserung, mit Toluidinblau gefärbt. In der Rinde wird eine schwach gefärbte Interzellularsubstanz sichtbar, in den Zellen des Markes sind das Cytoplasma und stark gefärbte, zum Teil metachromatische Einschlüsse sichtbar. Nach Moore & al. 1991, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 4.60: Anatomy of the sclerotium of *Paxillus involutus*. **Top left**: SEM view showing surface hyphae and hyphal strands. **Top right**: Section stained with toluidine blue showing cortex and medulla with groups of heavily stained cells. **Bottom**: Medulla and cortex, stained with toluidine blue, viewed at a higher magnification. The cells of the medulla show cytoplasma and heavily stained orthochromatic and metachromatic inclusions. Between the cells of the rind is a weakly stained extracellular matrix.

Weitere Blätterpilze mit Sklerotien

In der Literatur sind noch einige weitere Blätterpilzsklerotien erwähnt worden. Auf ausführlichere Beschreibungen und Abbildungen wird hier verzichtet, da die meisten dieser Veröffentlichungen keine oder nur wenige Angaben zur Anatomie der Sklerotien machen. Die summarische Beschreibung der Sklerotien einiger Arten soll deshalb genügen.

Panaeolus subbalteatus bildet nach BRODIE (1935) in Kulturen nach etwa einer Woche grünblaue, 1-6 mm grosse, mehr oder weniger kugelige Sklerotien in grosser Anzahl. Sie treten sowohl in präsomatogamen als auch in postsomatogamen Mycelien auf. Ältere Sklereotien sind hart und dunkelgrün. Auf Nähragar gebracht keimen sie mit einem Mycelium. Ebenfalls grünblaue Sklerotien wurden von GARTZ (1986) in Mycelkulturen von *Inocybe aeruginascens* gefunden.

Die Sklerotien von *Hebeloma sacchariolens* sind nur 0,1-0,4 mm gross und erreichen selten 1 mm (FOX 1986a). Sie treten massenhaft im Wurzelbereich von Birken auf, bilden sich nur an Mykorrhiza-führenden Wurzeln, sind etwa kugelig und glänzend weiss. Die Oberfläche trägt ein dichtes Netz anliegender Hyphen. Die 6-7 Zellschichten dicke Rinde besteht aus verwobenen, 3-4 µm dicken Hyphen und umschliesst ein zelliges, fettführendes, aber glykogenarmes Mark. Die Markzellen sind 8-9 µm gross, vieleckig und dickwandig und enthalten eine Vielzahl im Lichtmikroskop gerade noch sichtbare, vieleckige Einschlüsse.

Wiederholt wurden die Sklerotien von *Gyrodon (Boletinellus) merulioides* beobachtet. Zuerst fand sie PANTIDOU (1961) in Kulturen, dann wurden sie von COTTER & MILLER (1985) sowohl in der Natur als auch in Kulturen beobachtet. Sie treten oft scharenweise an der Stielbasis der Fruchtkörper auf. Sie sind kugelig bis ellipsoidisch oder polygonal, 1-6 x 1-5 mm, dunkel braun bis schwarz, glatt und glänzend wenn feucht, matt und runzelig wenn trocken. Die Oberfläche trägt einige braune Hyphen. Mark weiss bis braun, im Alter oft schwarz; hohl; erst saftig, dann trocken. Rinde pseudoparenchymatisch, 5-7 Zellschichten dick, Wände stark melanisiert. Mark pseudoparenchymatisch, Zellwände erst farblos, dann braun. Neben den polygonalen Speicherzellen auch einige zylindrische vegetative Hyphen vorhanden. Sie keimen immer mit einem Mycel.

5

DIE MITOSPOREN DER HYMENOMYCETEN

Die Mycelien oder auch die Fruchtkörper mancher Hymenomyceten können unter Umgehung der Sexualität spezialisierte Zellen produzieren, die zum Überdauern ungünstiger Verhältnisse, zum Übertragen genetischer Information oder zur Besiedelung neuer Substrate befähigt sind. Die Funktionen dieser Zellen gleichen der einer Spore, und da während ihrer Ausbildung die klassische Sexualität fehlt, werden diese Zellen oft «asexuelle Sporen» oder genauer **asexuell produzierte Sporen** genannt. Da ihre Kerne weder Kernverschmelzung noch Meiose, sondern lediglich eine Mitose durchlaufen haben, werden sie auch **Mitosporen** genannt. Nach ihrer Entstehungsart werden drei Klassen unterschieden: **Blastokonidien** entstehen durch Mitose und Zellsprossung, **Chlamydosporen** durch Enkystierung einer vegetativen Zelle oder einer Sprosszelle (Verdichtung des Cytoplasmas und Bildung einer sklerifizierten inneren Wand), **Arthrokonidien** durch Mitose, Zellteilung und Hyphenzerfall.

GESCHICHTLICHES

Die Mitosporen der Hymenomyceten wurden in der Zeitspanne vom letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts bis weit über die Mitte des 20. Jahrhunderts als **Konidien**, **Chlamydosporen** und **Oidien** beschrieben. Diese Aufgliederung wird heute noch gelegentlich benutzt, da sie praktisch und in den grossen Zügen problemlos scheint, stösst aber auf Schwierigkeiten, sobald versucht wird, diese drei Klassen widerspruchsfrei und klar abzugrenzen. Die Entstehungsgeschichte der drei Bezeichnungen zieht sich über 50 Jahre hin.

FRIES (1839: 263) war der erste Autor, der die Sporen der Deuteromyceten **Konidien** nannte: "... sunt *conidia,* organum *gonidiis* Algarum respondens." Trotzdem Conidium und Gonidium eine auffallende Lautähnlichkeit zeigen, ist ihre sprachliche Bedeutung ganz verschieden; Conidium ist von konia = Staub abgeleitet, Gonidie aber von gonos = Fortpflanzung. WALLROTH (1825) hielt die «den Moossporen ähnlichen» Algenzellen der Flechten für Vermehrungsorgane und nannte sie deshalb Gonidien. Bald wurde der Begriff auch auf Verbreitungsorgane anderer Kryptogamen ausgedehnt. Für die Deuteromyceten hatte dann FRIES (1839) das Wort Conidium substituiert. Dass auch Basidiomyceten Konidien bilden können, wurde zuerst von TULASNE & TULASNE (1861: 110)

und BREFELD (1877) gezeigt. Seither sind einige weitere echte Konidien von Hymenomyceten beschrieben worden.

Während langer Zeit, bis weit über die Hälfte des 20. Jahrhunderts, brauchten manche Autoren die Bezeichnung Konidie für alle Mitosporen, besonders auch für die Chlamydosporen. Darüber hinaus wurden auch ganz andere Strukturen Konidien genannt, nur weil sie auf den ersten Blick an Konidien erinnerten. Die moniliformen Hyphen mancher *Aleurodiscus*-Arten, die Toxocysten der *Pleurotus*-Arten und die Gloeosphexen wurden für Konidien gehalten, auch wenn hin und wieder festgehalten wurde, dass deren Keimung noch nicht beobachtet worden sei. Durch unkritische Anwendung wurde der Ausdruck Konidie sehr uneinheitlich und bedurfte einer Klärung. Dies wurde in zwei Symposien, «Kananaskis I» und «Kananaskis II» versucht (KENDRICK 1971, 1979).

Im Jahre 1859 beschrieb DE BARY die dickwandigen, im Innern der Hyphenzellen des Hutes entstehenden Mitosporen des Blätterpilzes *Nyctalis asterophora (= Asterophora lycoperdoides)* und nannte sie **Chlamydosporen**, da diese von einem «Mantel» (griechisch chlamys) umschlossen bleiben. Dieser «Mantel» ist die ausdauernde Zellwand der Sporenmutterzelle. Diese ursprüngliche Bedeutung des Ausdruckes «Chlamydospore» ging rasch verloren, und bald wurde er für (fast) jede dickwandige Mitospore gebraucht, zum Beispiel auch für dickwandige Oidien und Konidien, wie dies auch noch STALPERS (1987: 205) tat. Dieser Autor ging gar so weit, sekundär dickwandig gewordene Basidiosporen als Chlamydosporen anzusprechen. Verschiedene Definitionen der Chlamydosporen unterstreichen verschiedene Eigenschaften, und so herrscht heute immer noch keine einheitliche Auffassung darüber, wie die Chlamydosporen abgegrenzt werden sollen. HUGHES (1953) sieht sie als "dickwandige Dauersporen, häufig interkalar, welche durch die Umwandlung bereits bestehender Zellen entstehen," MAXWELL (1954) versteht sie als "dickwandige, geschwollene Körper, endogen durch Verdichtung des Cytoplasmas einer einzigen Zelle an einem bestimmten Ort entstanden," TALBOT (1954: 272) als "grosse, asexuelle, durch eine dicke, stark lichtbrechende Wand und dichten, fettigen Inhalt charakterisierte Dauersporen" in interkalarer oder endständiger Stellung, mit glatter oder ornamentierter Wand. KENDRICK (1971: 258) beschreibt sie als "dickwandige, thallische, endständige oder interkalare Spore" mit der Absicht, eine möglichst weite Definition zu geben, und CARMICHAEL (1971: 53) dachte, dass sich die Chlamydosporen durch das Fehlen jeglichen *differenzierten* Ablösemechanismus kennzeichnen: "Dauersporen, endständig oder interkalar, welche durch mechanischen Bruch einer undifferenzierten Zellwand frei werden." Schliesslich fasst GRIFFITHS (1974) die verschiedenen Auffassungen über die Chlamydosporen zusammen und gibt folgende Definition: "Eine lebensfähige, asexuell produzierte, zusätzliche Spore; durch

strukturelle Modifikation eines vegetativen Hyphenabschnittes entstanden; mit einer inneren, sekundären, meist mit hydrophoben Substanzen imprägnierten Wand; deren Funktion in erster Linie das Überdauern, nicht die Verbreitung ist." (" - a viable, asexually produced, accessory spore resulting from the structural modification of a vegetative hyphal segment(s) possessing an inner secondary wall, usually impregnated with hydrophobic material, and whose function is primarily perennation and not dissemination"). Wenn in diese Definition auch Fruchtkörperhyphen mit eingeschlossen werden und der Verbreitungsfunktion mehr Platz eingeräumt wird, so kommen wir der heutigen Auffassung einer Chlamydospore recht nahe.

BREFELD (1889: 25) nannte die dünnwandigen, durch Zellteilung und Hyphenzerfall gebildeten Mitosporen zahlreicher Hymenomyceten **Oidien**. Einer systematischen Anordnung der besprochenen Pilze folgend schrieb er: "Sie kommen hier bei der Gattung *Phlebia* ... zum ersten Male vor und stellen eine einfache eigenartige Fruchtform dar, welche in zahlreichen Variationen den höheren Basidiomyceten fast allgemein zukommt. ... sie mag ... vorläufig kurzweg als Oidien-Fructification bezeichnet werden, da die Fadenzergliederungen in nichts verschieden sind von den Bildungen, die man z. B. bei *Oidium lactis* an den Mycelien beobachtet." Als Morphotypus der mycelialen Oidien der Hymenomyceten soll die von BREFELD genannte *Phlebia radiata* gelten (Fig. 5.8), da *Oidium lactis (= Geotrichum candidum)* kein Hymenomycet ist.

Im Anschluss an BREFELD (1889) beschrieb FALCK (1902) die Oidienbildung wie folgt: "Sie kennzeichnet sich durch den meist totalen, centripetalen Zerfall ganzer Mycelien oder bestimmter Fäden in einzelne Sporen, ohne dass diese nach Form und Grösse sich auffällig verändern." In diesem Sinn wurde «Oidium» sehr lange gebraucht, so von LYMAN (1907), VANDENDRIES (1923), CHOW (1934), BRODIE (1936), NOBLES (1948), YEN (1950), LAMOURE (1954), ODDOUX (1957), KÜHNER (1969, 1980) und INGOLD (1980), um nur einige wenige zu nennen. Die Bezeichnung Oidium wurde jedoch von vielen Autoren auch für andere myceliale Mitosporen gebraucht, und gar oft ergaben sich Schwierigkeiten mit der Abgrenzung gegenüber den Chlamydosporen. In der Tat sind mehr oder weniger dickwandige, kettenweise entstehende Mitosporen einmal als Oidien, einmal als Chlamydosporen bezeichnet worden. Zu diesen morphologischen Schwierigkeiten treten auch terminologische Komplikationen hinzu. Da *Oidium* (im modernen Sinn) der Gattungsname der Konidienform der Erysiphales (Ascomyceten) ist, wird er als Bezeichnung einer Mitospore abgelehnt. Die meisten modernen Autoren ersetzen «Oidium» durch «Arthrospore», «Arthrokonidie» oder einfach «Konidie» (z.B. WATLING 1979, TUBAKI 1981, STALPERS 1987, INGOLD 1991).

EINE ÜBERSICHT DER MITOSPOREN DER HYMENOMYCETEN

1. Mitosporen durch Wachstumsstillstand der Hyphen mit anschliessendem Hyphenzerfall entstanden, dickwandig oder dünnwandig. Wenn die Wand der Mitosporenmutterzelle die reife Mitospore umgibt, so sind der Mitosporenbildung unmittelbar vorher sekundäre Zellteilungen vorangegangen, die eine vegetative Hyphe in kurze Zellen zerlegen. Die Septen zwischen den Mitosporen sind deshalb sekundäre Septen, die nie Schnallen tragen. Immer mit einem Mechanismus zur Freisetzung der Mitosporen. Abgrenzung gegenüber den Chlamydosporen oft unscharf und künstlich: **ARTHROKONIDIEN**

1* Mitosporen nicht durch Wachstumsstillstand und Hyphenzerfall entstanden.

2. Dickwandige Dauersporen mit verdichtetem Cytoplasma und sklerifizierter Wand: **CHLAMYDOSPOREN IM WEITEREN SINN**

3. Im Innern vegetativer Hyphenzellen entstandene Chlamydosporen.

4. Mitosporen von der dauerhaften Sporenmutterzellwand ("Mantel")umgeben. Bisweilen arthrisch ablösend: **Chlamydosporen im engeren Sinn**

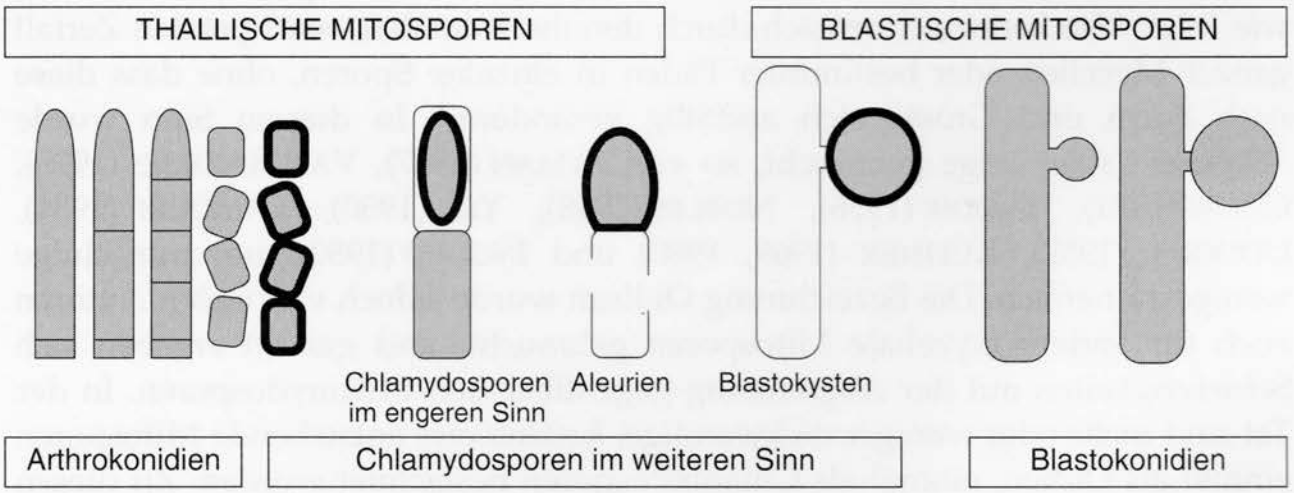
4* Mitosporen nicht von der Mutterzellwand umgeben, oder diese mit der Mitosporenwand eng verschmolzen und lichtoptisch nicht erkennbar: **Aleurien** (Aleurische Chlamydosporen)

3* Chlamydosporen durch Zellsprossung entstanden: **Blastokysten**

2* Wand nicht verdickt, keine Dauersporen; durch Zellsprossung und anschliessende Mitose entstanden: **BLASTISCHE MITOSPOREN**

5. Mitosporen repetitiv entstehend, konidiogene Zelle mit Zuwachsringen unter den Konidien: **Annellokonidien**

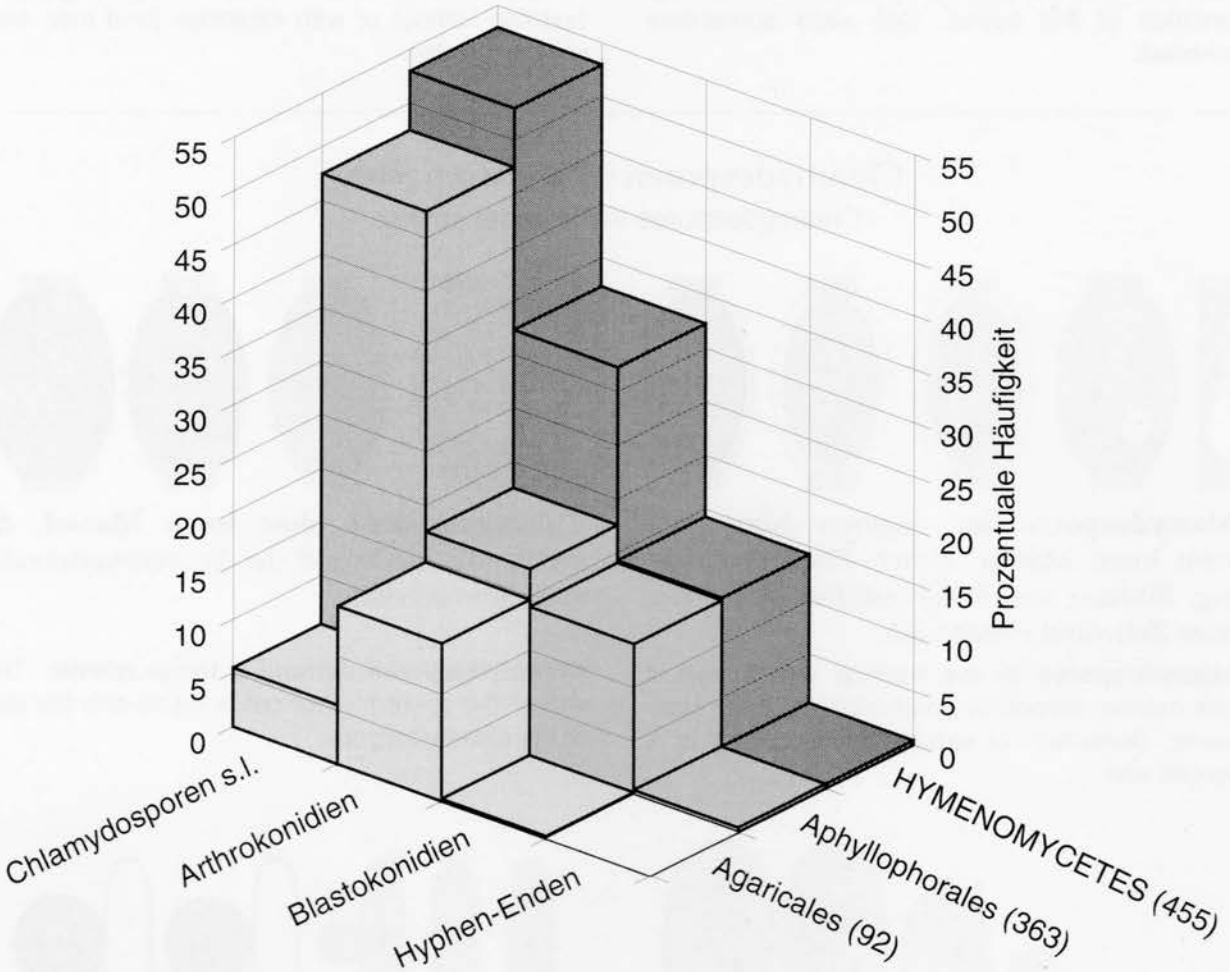
5* Mitosporen nicht repetitiv entstehend, konidiogene Zelle ohne Zuwachsringe: **Blastokonidien**



Figur 5.1: Schematische Gegenüberstellung der Mitosporentypen der Hymenomyceten.
Figure 5.1: Diagram of the most important types of mitospores of the Hymenomycetes.

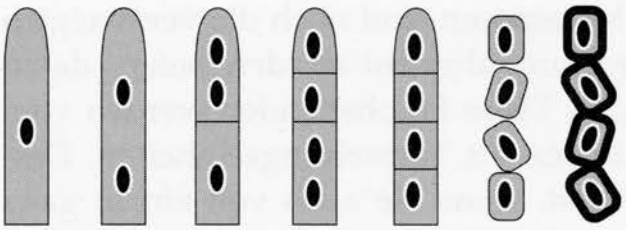
Bis heute sind über 450 mitosporogene Hymenomyceten bekannt geworden. Die Chlamydosporen im weiteren Sinn sind die häufigsten Mitosporen sowohl der Hymenomyceten als auch der Aphyllophoralen, während bei den Agaricalen die Arthrosporen vorherrschen (Fig. 5.2). Die Blastokonidien werden fast ausschliesslich von aphyllophoralen Arten gebildet und stellen nur etwa den siebenten Teil aller Hymenomyceten-Mitosporen dar.

Zusätzlich zu diesen drei Typen von Mitosporen sind noch die verzweigten **Hyphen-Enden** zu nennen, die vom Mycelium abgelöst werden, sofern deren Mycel unter Wasser wächst (Fig. 5.74, 5.75). Diese Hyphenenden werden vom Wasser verbreitet, sind keimfähig und dienen als Verbreitungseinheiten. Deshalb werden sie als Anamorphen aufgefasst, wenn sie auch von einem ganz andern Typ als die übrigen Mitosporen sind. Bisher sind nur zwei Arten mit solchem Verhalten bekannt geworden. Beide sind Krustenpilze (NAWAWI 1985).



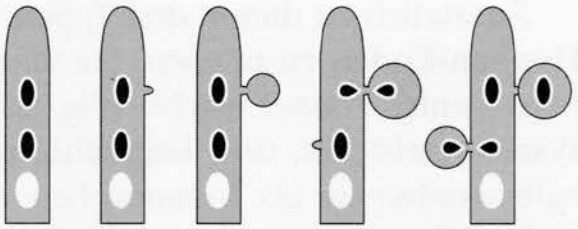
Figur 5.2: Häufigkeitsverteilungen der verschiedenen Mitosporen bei den Hymenomyceten. Die Zahlen in Klammern geben die Anzahl der bekannt gewordenen mitosporogenen Arten an. Die Häufigkeiten bei den Agaricales und Aphyllophorales beziehen sich je auf die Gesamtheit der 455 Arten. Beispiel: Etwa 15% aller bei Hymenomyceten bekannt gewordenen Mitosporen entfallen auf die Arthrokonidien der Agaricales. Die Häufigkeitsangaben sind nur als Annäherungen zu verstehen. Nach den Angaben von Kendrick & Watling 1979 und Nawawi 1985.

Figure 5.2: Frequency distributions of the different types of mitospores in the Hymenomycetes. The figures in parentheses indicate the numbers of known mitosporogenic species in each taxonomic category. The frequencies in the Agaricales and Aphyllophorales are each based on the total of 455 species known to form mitospores. E. g.: about 15% of the mitospores known from the Hymenomycetes are arthroconidia produced by Agaricales. The frequencies are only rough approximations. Based on Kendrick & Watling 1979 and Nawawi 1985.



Arthrokonidien: Durch Zellteilungen und Hyphenzerfall entstanden. Zellwand selten verdickt.

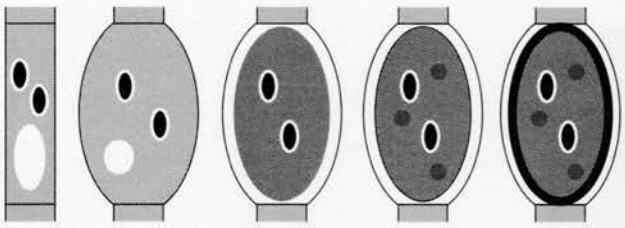
Arthroconidia: Formed by cell divisions and segmentation of the hypha. Cell walls sometimes thickened.



Blastokonidien: Zellbildung durch vegetative Sprossung, diese einfach oder repetitiv (und dann Zuwachsringe bildend).

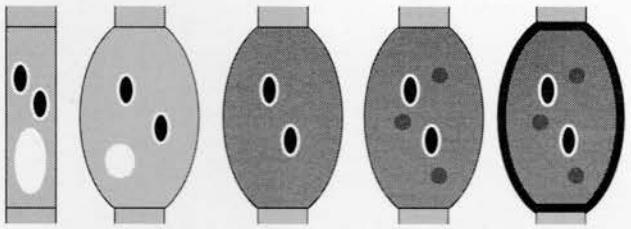
Blastoconidia: Cell formation by vegetative budding without or with repetition (and then also with bud-rings).

Chlamydosporen im weiteren Sinn:
Chlamydospores in the wider sense:



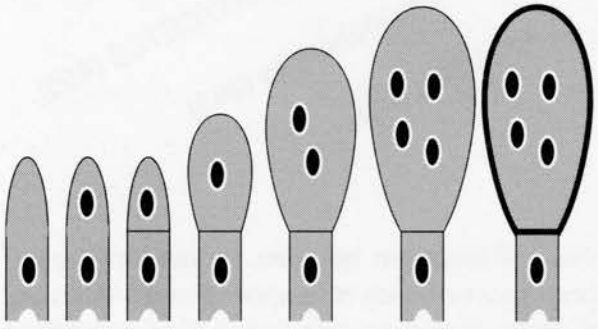
Chlamydosporen im engeren Sinn, mit einem losen Mantel. Durch Plasmaverdichtung, Bildung von Reservestoffen und einer neuen Zellwand entstanden.

Chlamydospores in the narrow sense with a loose mantle, formed by condensation of the cytoplasma, deposition of storage material and of a new cell wall.



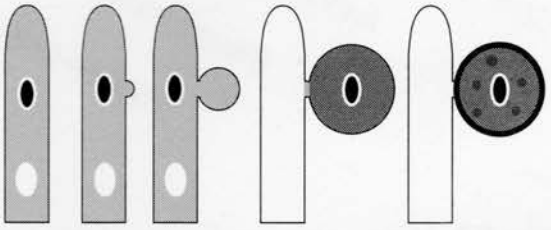
Chlamydosporen ohne losen Mantel, da dieser mit der Wand der Sporenmutterzelle verschmolzen ist.

Chlamydospores without a loose mantle. The wall of the spore mother cell is fused with the wall of the chlamydospore.



Aleurien: Schwellwachstum, oft von Kernteilungen begleitet. Die Aleurienwand ist oft verdickt

Aleuria: swelling growth, often accompanied by nuclear divisions. The wall often thickens.



Blastokysten: Sprossung und Enkystierung. Das Plasma der ganzen Zelle fliesst in die Sprosszelle, verdichtet sich, bildet Reservestoffe und eine dicke Wand.

Blastocysts: The cytoplasm of the mother cell flows into the bud, condenses, forms storage products and a thick wall.

Figur 5.3: Die Mitosporen der Hymenomyceten in vergleichender Übersicht.

Figure 5.3: Synopsis of the mitospores of the Hymenomycetes.

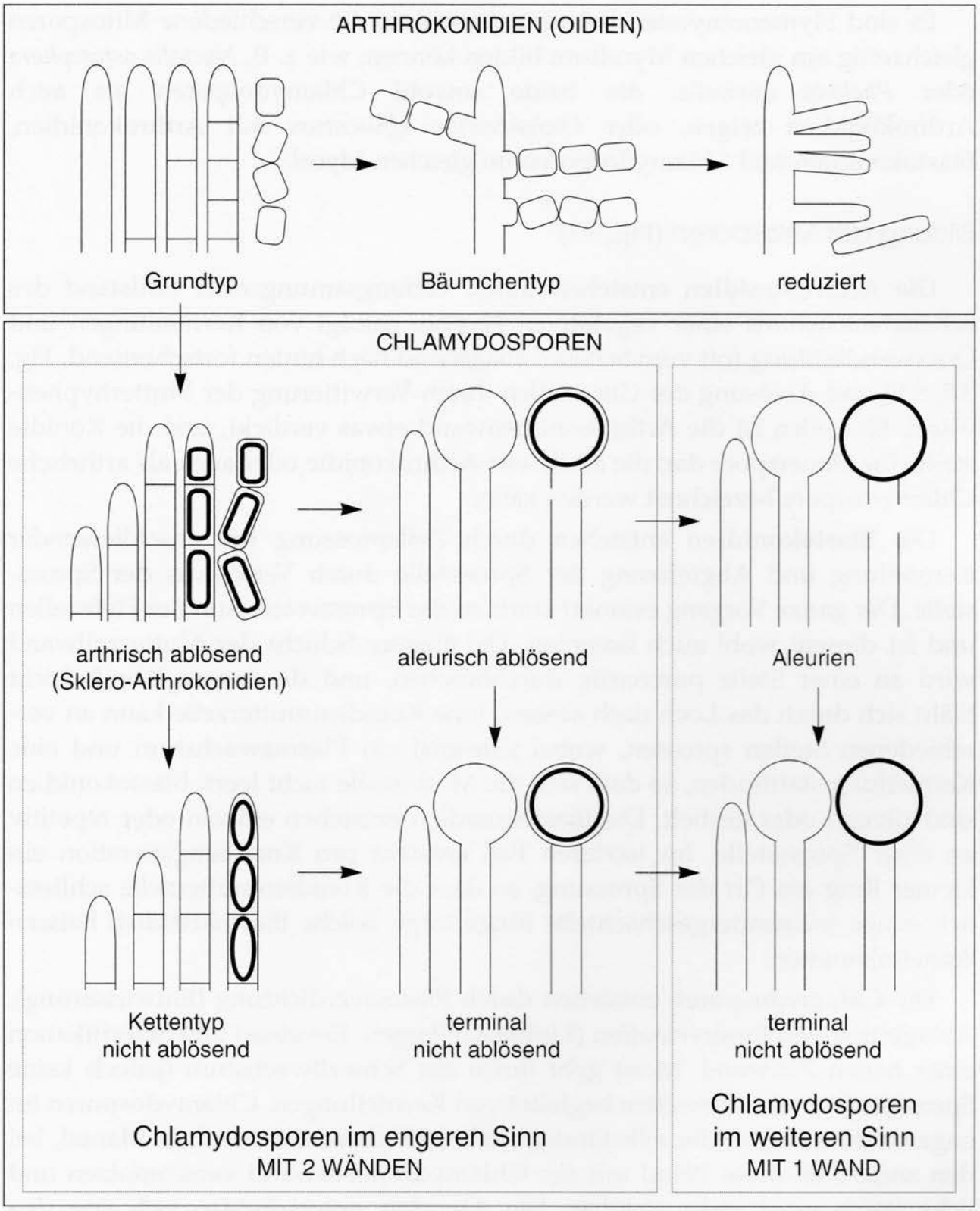
Es sind Hymenomyceten bekannt geworden, die verschiedene Mitosporen gleichzeitig am gleichen Mycelium bilden können, wie z. B. *Nyctalis asterophora* oder *Pholiota aurivella,* die beide sowohl Chlamydosporen als auch Arthrokonidien zeigen, oder *Dichostereum effuscatum* mit Arthrokonidien, Blastokonidien und Chlamydosporen im gleichen Mycel.

Bildung der Mitosporen (Fig. 5.3)

Die **Arthrokonidien** entstehen durch Verlangsamung oder Stillstand des Scheitelwachstums einer vegetativen Hyphe, gefolgt von Kernteilungen und Querwandbildung (oft vom Scheitel ausgehend nach hinten fortschreitend, Fig. 5.5, 5.9) und Ablösung der Gliedzellen durch Verwitterung der Mutterhyphenwand. Bisweilen ist die Arthrokonidienwand etwas verdickt, und die Konidie stellt eine Dauerspore dar, die als Sklero-Arthrokonidie oder auch als arthrische Chlamydospore bezeichnet werden kann.

Die **Blastokonidien** entstehen durch Zellsprossung mit anschliessender Kernteilung und Abgrenzung der Sprosszelle durch Verschluss der Sprossstelle. Der ganze Vorgang erinnert stark an das Sprosswachstum der Hefezellen und ist diesem wohl auch homolog. Die äussere Schicht der Mutterzellwand wird an einer Stelle porenartig durchbrochen, und die innere Wandschicht bläht sich durch das Loch nach aussen. Eine Konidienmutterzelle kann an verschiedenen Stellen sprossen, wobei jedesmal ein Plasmawachstum und eine Kernteilung stattfinden, so dass sich die Mutterzelle nicht leert. Blastokonidien sind sitzend oder gestielt. Die Blastokonidien entstehen einzeln oder repetitiv an einer Sprossstelle. Im letzteren Fall entsteht pro Konidiengeneration ein kleiner Ring am Ort der Sprossung, so dass die Konidienmutterzelle schliesslich einige ineinandergeschachtelte Ringe trägt. Solche Blastokonidien heissen Annellokonidien.

Die **Chlamydosporen** entstehen durch Plasmaverdichtung (Entwässerung), Ablagerung von Reservestoffen (Lipide, Glykogen, Eiweisse) und Sklerifikation einer neuen Zellwand. Meist geht ihnen ein Schwellwachstum (jedoch keine Sprossung) voraus, bisweilen begleitet von Kernteilungen. Chlamydosporen im engeren Sinn zeigen die selbständig bleibende Mutterzellwand als Mantel, bei den andern ist diese Wand mit der Chlamydosporenwand verschmolzen und lichtoptisch nicht mehr sichtbar. Die **Aleurien** unterscheiden sich von den Blastokysten durch das Fehlen einer hefeartigen Sprossung durch einen Porus in der Mutterzellwand. Sie zeigen nur Schwellwachstum, was aber nicht genügt, sie als Blastokonidien zu qualifizieren. Die **Blastokysten** entstehen durch Sprossung. Sie nehmen wie die Chlamydosporen und die Aleurien den ganzen Zellinhalt der Mutterzelle auf, sind nicht an eine Kernteilung gebunden, verdichten das Cytoplasma und verdicken ihre Wand.



Figur 5.4: Hypothetische Beziehungen zwischen den thallischen Mitosporen der Hymenomyceten. Von der zartwandigen Arthrokonidie des Grundtypes führen Sklerifikation der Sporenwand, Wandverschmelzungen und Verlust des Ablösemechanismus auf verschiedenen Wegen zur terminalen, einwandigen und nicht ablösenden Chlamydospore. Die Aleurien können kaum als eigene Kategorie gelten. Die Richtungen der Pfeile sind willkürlich.

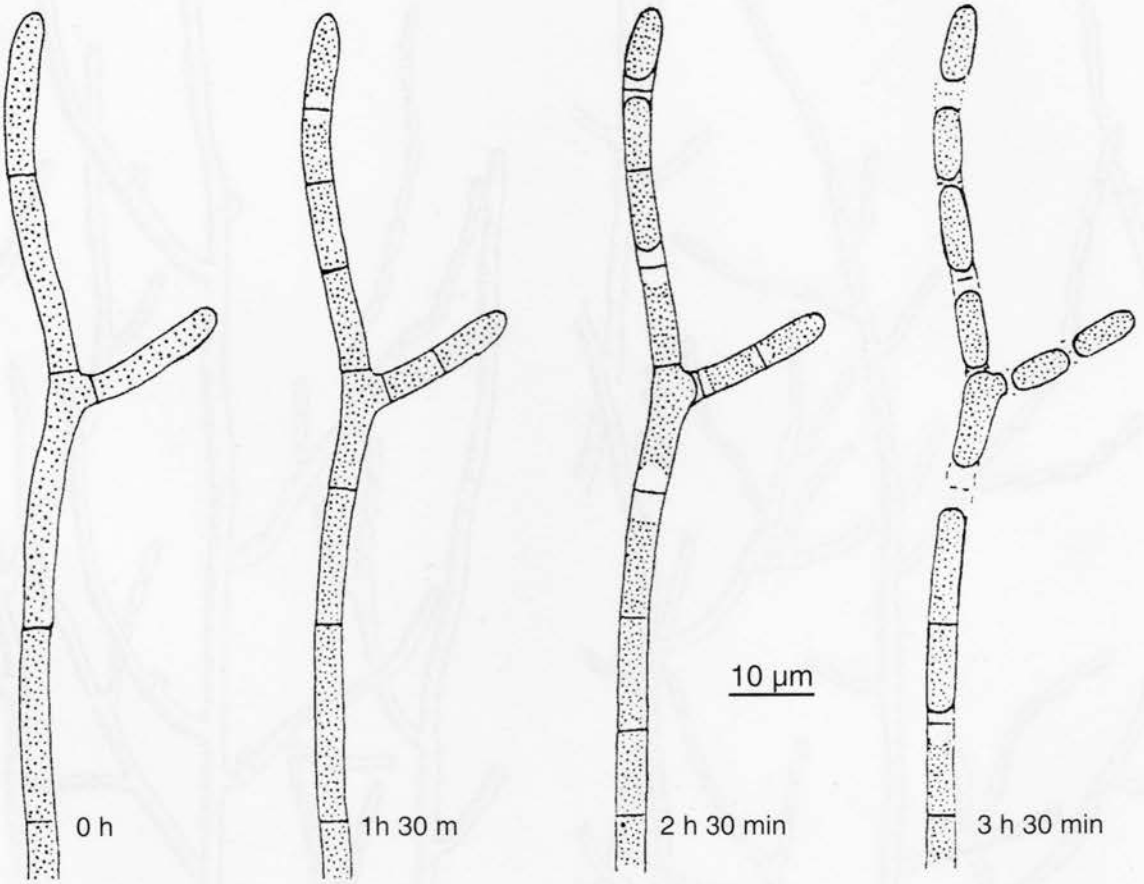
Figure 5.4: Hypothetical relations between thallic mitospores of the Hymenomycetes. From the thin walled arthroconidium of the original type several ways may lead to the terminal, not liberated chlamydospore with a single thick wall. The aleuria can hardly be singled out. The directions of the arrows are arbitrary.

Mutmassliche Beziehungen zwischen den Mitosporen (Fig. 5.4)

Das Bindeglied zwischen den Arthrokonidien und den Chlamydosporen sind die dickwandigen, dauernd von der Mutterzellwand umgebenen, durch Hyphenzerfall entstandenen Mitosporen, die als "Sklero-Arthrokonidien" oder auch als "arthrisch ablösende Chlamydosporen" bezeichnet werden können. Der Übergang von den Chlamydosporen mit lichtoptisch erkennbarem Mantel zu den Chlamydosporen im weiteren Sinn ist graduell.

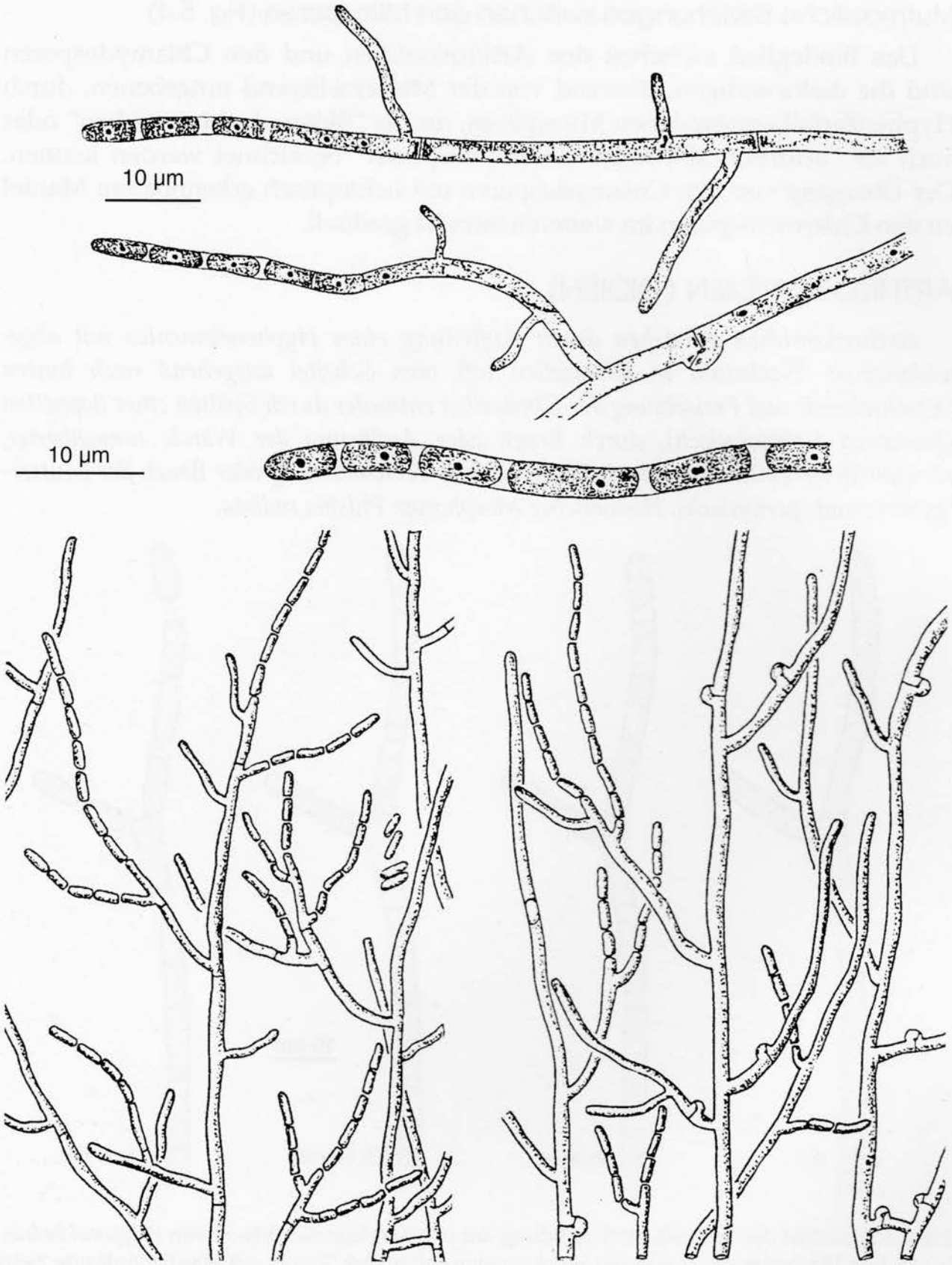
ARTHROKONIDIEN (OIDIEN)

Arthrokonidien *entstehen durch Aufteilung eines Hyphenelementes mit abgeschlossenem Wachstum in Gliedzellen (oft vom Scheitel ausgehend nach hinten fortschreitend) und Freisetzung der Gliedzellen entweder durch Spalten einer doppelten Querwand (schizolytisch), durch Bruch oder Auflösung der Wände benachbarter, rückgebildeter Zellen (rhexolytisch) oder durch Verschleimung oder Bruch der Mutterhyphenwand (perilytisch). Historischer Morphotyp: Phlebia radiata.*



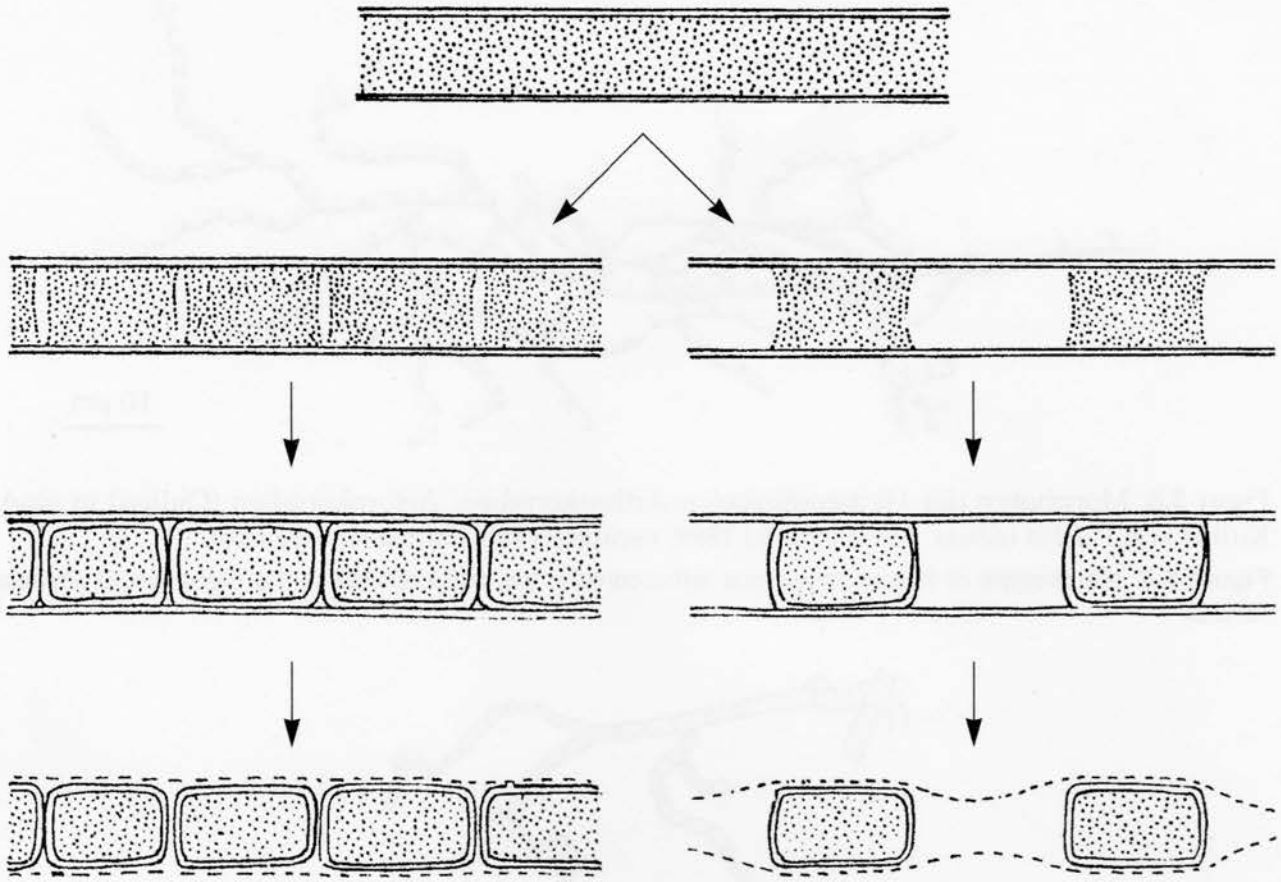
Figur 5.5: Ablauf der Arthrokonidienbildung am präsomatogamen Mycel von *Polyporus badius*. Nach dem Wachstumsstillstand der Hyphe treten sekundäre Septen auf, das Cytoplasma zieht sich leicht zusammen und bildet eine neue Wand. Die Wand der Mutterhyphe verquillt. Nach Ingold 1986.

Figure 5.5: Time sequence of the formation of arthroconidia in a presomatogamic mycelium of *Polyporus badius*. The hypha stops growing, septa are formed, the cytoplasma retracts slightly and produces conidial walls. The wall of the mother hypha gelifies.



Figur 5.6: Arthrokonidienbildung am präsomatogamen Mycel (ohne Schnallen) und am postsomatogamen Mycel (mit Schnallen) von *Flammulina velutipes*. Nach Brodie 1936, verändert.

Figure 5.6: Formation of arthroconidia in presomatogamic (without clamps) and postsomatogamic mycelia (with clamps) of *Flammulina velutipes*.

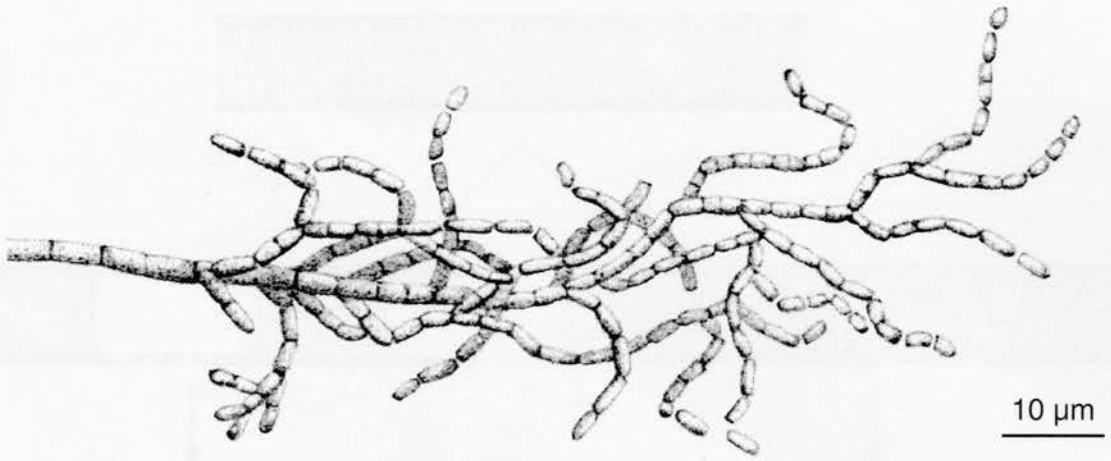


Figur 5.7: Schema der Arthrokonidienbildung und der perilytischen Freisetzung der Arthrokonidien bei *Flammulina velutipes* mit minimalen (links) und maximalen (rechts) Abständen zwischen den Konidien. Nach Ingold 1980.

Figure 5.7: Diagram of the formation of arthroconidia in *Flammulina velutipes*, with minimal distances (left) and maximum distances (right) between the conidia, resulting in chains of conidia (left) or in isolated mitospores with little resemblence to arthroconidia (right). Liberation is perilytic.

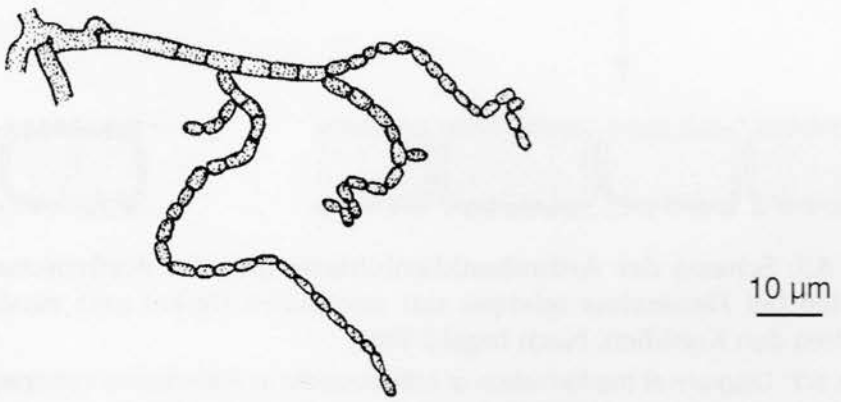
WATLING (1979: 455) hält fest, dass die schizolytische Freisetzung hauptsächlich bei den Tricholomataceen, die rhexolytische Freisetzung eher bei den dunkelsporigen Blätterpilzen vorkommt.

Arthrokonidien treten an präsomatogamen und an postsomatogamen Mycelien auf. Nach FALK (1902: 337) erfolgt die Arthrokonidienbildung "an den aus den Basidiosporen erwachsenen Mycelien, solange sie die Functionen und das Aussehen des Basidienmycels noch nicht besitzen." Das «Basidienmycel» ist natürlich das postsomatogame Mycel, was aber FALK damals noch nicht wisssen konnte. BRODIE (1936: 324) hatte 20 Arten untersucht und stellte fest, dass alle diese Pilze mit zwei Ausnahmen die Arthrokonidien an ihrem monokaryotischen Mycelium und nie am Dikaryon bilden. Die beiden Ausnahmen waren *Flammulina velutipes* und *Pholiota aurivella*, die beide auch am Dikaryon Arthrokonidien erzeugen. Doch bereits LYMAN (1907) bildete die Arthrokonidienbildung im postsomatogamen Mycel des Porlings *Bjerkandera fumosa* ab, wobei auch klar sichtbar wird, dass die sekundären Septen im Gegensatz zu



Figur 5.8: Morphotyp der Hymenomyceten-Arthrokonidien: Arthrokonidien (Oidien) in einer Kultur von *Phlebia radiata*. Nach Brefeld 1889, verändert (als *Phlebia merismoides*).

Figure 5.8: Morphotype of hymenomycetous arthroconidia, the arthroconidia in the mycelium of *Phlebia radiata*.

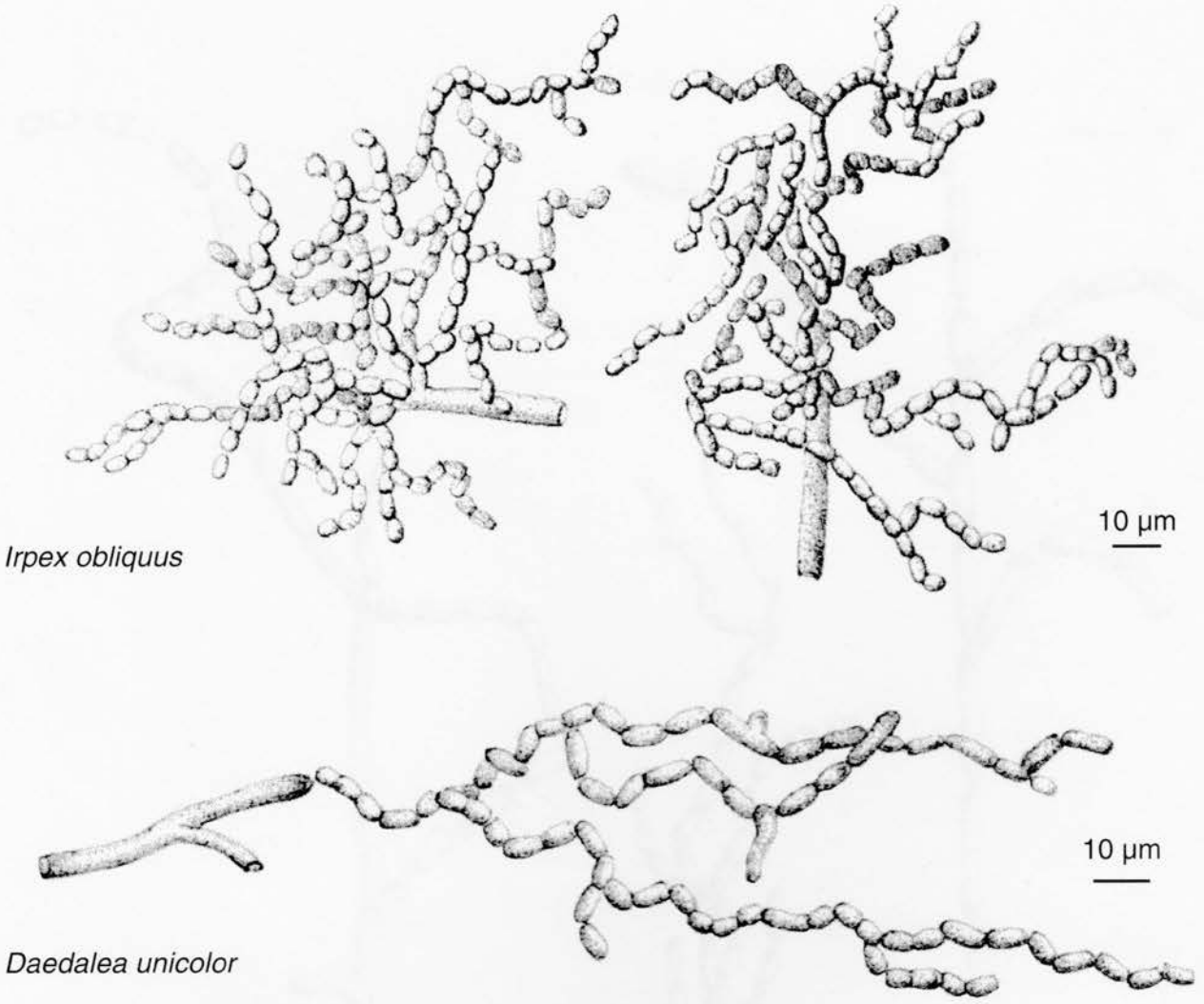


Figur 5.9: Arthrokonidienbildung am postsomatogamen Mycel des Porlings *Bjerkandera fumosa*. Das Mycel zeigt Schnallen an den primären Septen, nicht aber an den sekundären Septen, die vom Scheitel her nach hinten fortschreitend die Hyphe in Arthrokonidien zerlegen. Nach Lyman 1907.

Figure 5.9: Formation of arthroconidia in the postsomatogamic mycelium of the polypore fungus *Bjerkandera fumosa*. The primary septa bear clamps, but the secondary septa lack them. The hyphae are fragmented into arthroconidia by the secondary septa, beginning at the apices and proceeding backward.

den primären keine Schnallen tragen (Fig. 5.9). Seither wurden weitere Arten mit postsomatogamen Arthrokonidien beschrieben. KÜHNER (1946) fand sie am Dikaryon von *Pholiota gummosa*, ODDOUX (1957), PANTIDOU & al. (1983) an dikaryotischen Mycelien verschiedener *Cystoderma*-Arten, HUTCHISON (1988) im postsomatogamen Mycel und in der Huthaut des Lamellenpilzes *Limacella illinita* und DELGADO & COOK (1976) am dikaryotischen Mycel des phytoparasitischen Lamellenpilzes *Crinipellis perniciosa*, um nur einige wenige Beispiele zu nennen.

Die meisten Arthrokonidien sind einkernig, auch die am Dikaryon von *Flammulina velutipes* entstandenen, aber die am Dikaryon von *Pholiota aurivella* gebildeten sind zweikernig.



Figur 5.10: Beispiele von Arthrokonidien (Oidien) in Mycelkulturen von Aphyllophorales. Nach Brefeld 1889, verändert.

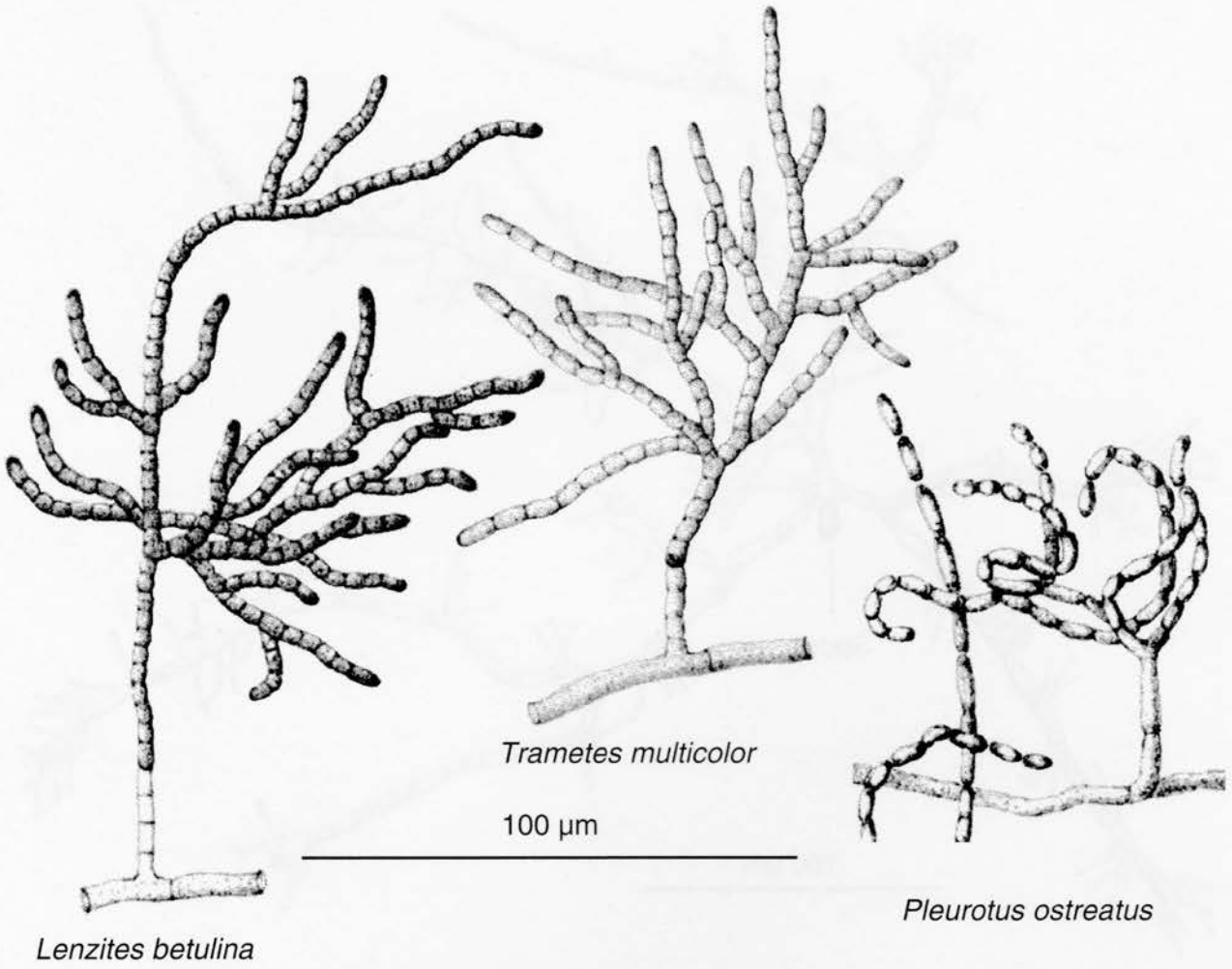
Figure 5.10: Examples of arthroconidia (oidia) in mycelial cultures of Aphyllophorales.

Das Auftreten von Arthrokonidien in Mycelkulturen ist bis zu einem gewissen Grad von den Kulturbedingungen abhängig. Man findet sie oft nur in jungen Kulturen: "Bei allen Formen werden sie nur vorübergehend an den ersten Mycelien ausgebildet" (FALK 1902: 312, über mistbewohnende Arten). Bei andern Arten treten sie vorwiegend in alten Kulturen auf, wenn der Nährstoff ausgeschöpft ist und Stoffwechselprodukte angehäuft sind (BREFELD 1877). Weitere Arten, wie etwa *Coprinus cinereus, Flammulina velutipes* und *Lenzites betulinus* bilden von Anfang an und über die ganze Kulturdauer hinweg reichlich Arthrokonidien (BRODIE 1936: 311). Auch die Zuckerkonzentration des Nährbodens kann eine Rolle spielen. *Collybia tuberosa* bildet viele Arthrokonidien auf 3% Malzagar, keine auf 1% Malzagar (HARNACK 1931: 355).

In manchen Kulturen treten bäumchenartige, aufrechte Lufthyphen mit Arthrokonidien-Ketten, auf (Fig. 5.12), und in andern sind die büschelig

Figur 5.11: Arthrokonidien in Kulturen dreier Porlinge. Nach Brefeld 1889, verändert. - Die Nomenklatur der Pilze ist fragwürdig (Gams und Stalpers, briefliche Mitteilungen) und kaum überprüfbar. Sie folgt deshalb Brefeld 1889.

Figure 5.11: Arthroconidia in cultures of three polypores. - The nomenclature of these fungi is doubtful (Gams und Stalpers, personal communication) but hardly controllable; so the names used by Brefeld 1889 are used.

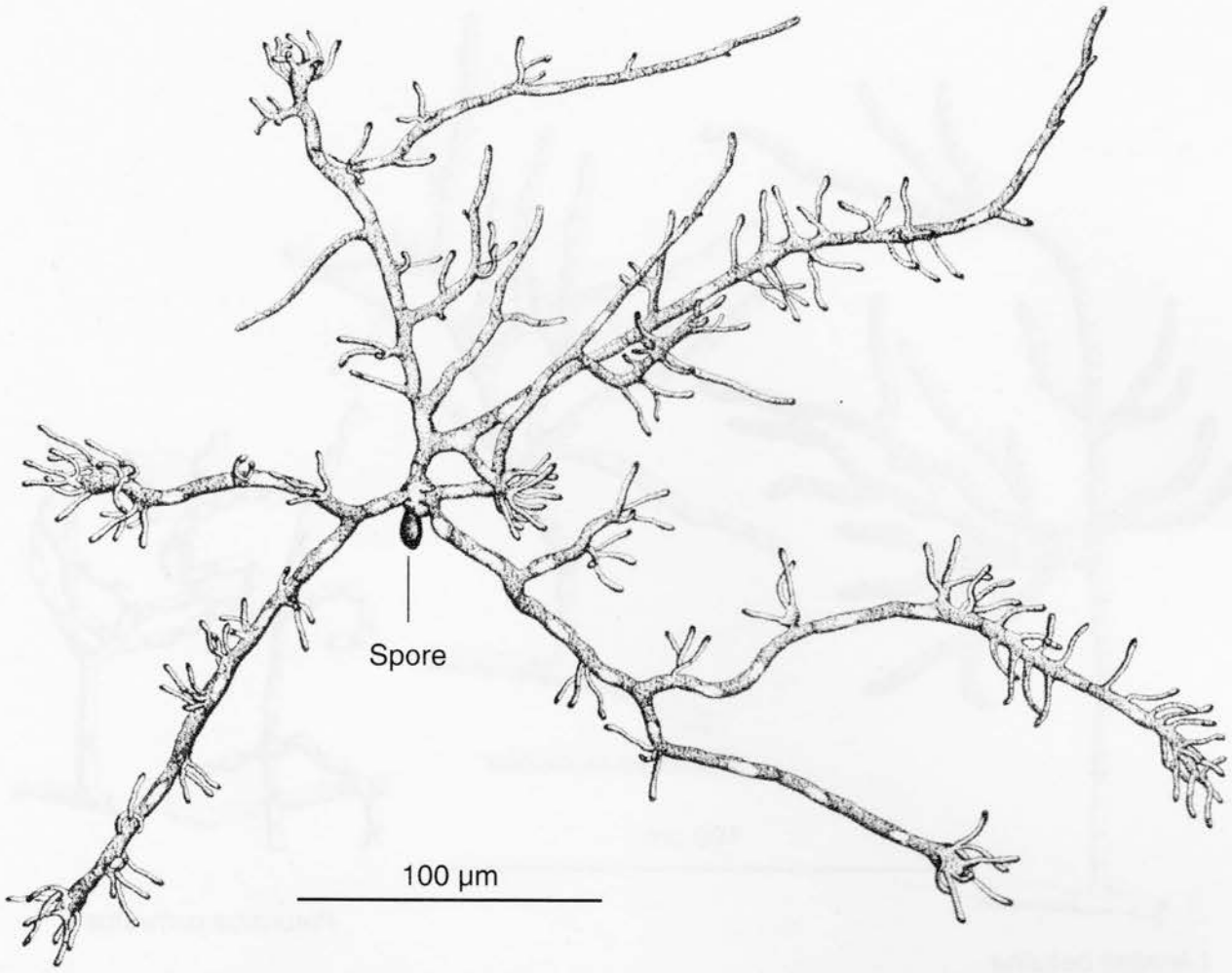


Figur 5.12: Beispiele bäumchenartig verzweigter, in zahlreiche Arthrokonidien zerfallender Lufthyphen aus präsomatogamen Mycelkulturen. Nach Brefeld 1889, elektronisch kopiert und überarbeitet.

Figure 5.12: Examples of ramified aerial hyphae transformed into chains of arthroconidia. Cultures of presomatogamic mycelia of three Hymenomycetes.

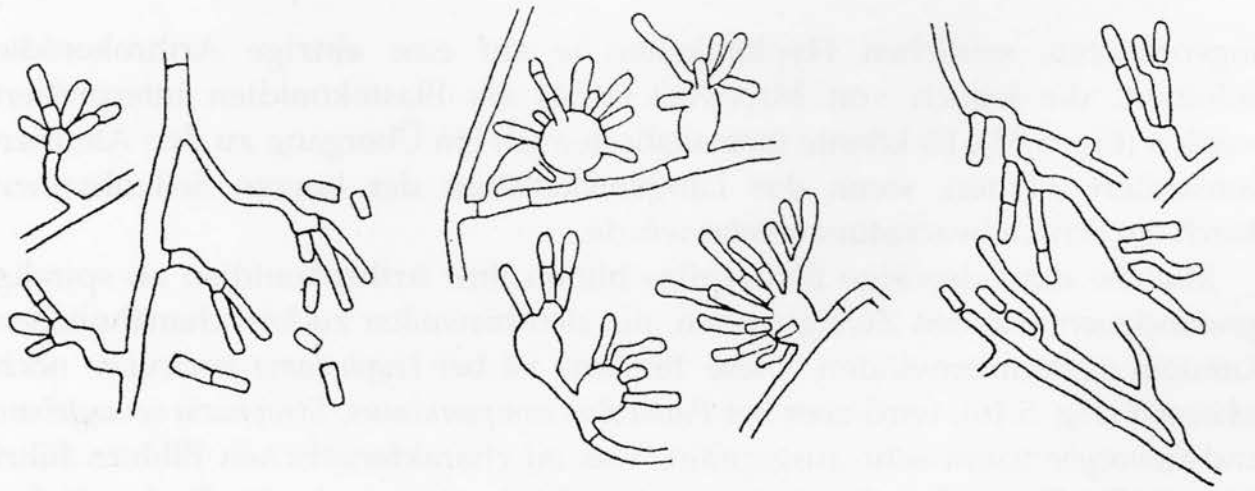
angeordneten, seitlichen Hyphenketten je auf eine einzige Arthrokonidie reduziert, die jedoch von MAXWELL (1954) als Blastokonidien interpretiert werden (Fig. 5.15). Es könnte formalistisch auch ein Übergang zu den Aleurien konstruiert werden, wenn das Längenwachstum der kurzen Seitenhyphen durch ein Schwellwachstum ersetzt würde.

Manche dunkelsporige Blätterpilze bilden ihre Arthrokonidien an spiralig gewundenen, dünnen Zweighyphen, die sich bisweilen zu körbchenähnlichen Knäueln zusammenwinden. Diese Tendenz ist bei *Hypholoma fasciculare* noch schwach (Fig. 5.16), wird aber bei *Panaeolus campanulatus, Stropharia semiglobata* und *Conocybe tenera* sehr ausgeprägt, was zu charakteristischen Bildern führt (Fig. 5.17). Diese drei Dunkelsporer zeichnen sich auch durch das Keimverhalten ihrer Basidiosporen aus. Zuerst entsteht eine Blase, die durch Schwellwachstum an Masse zunimmt und die erst später eine oder mehrere Keimhyphen aussendet.



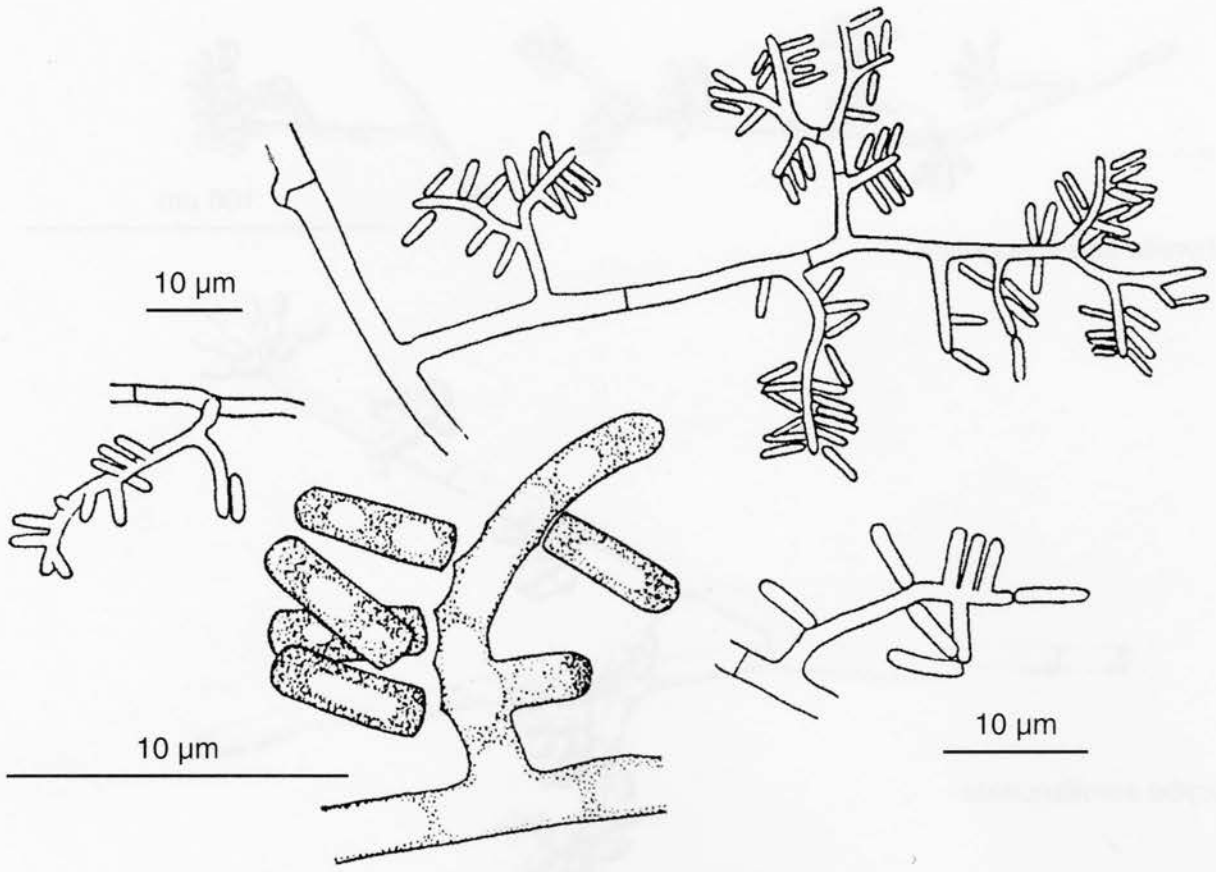
Figur 5.13: Keimmycelium von *Coprinus ephemerus* mit zahlreichen dünnen Nebenhyphen, die später zu wenigen Arthrokonidien zerfallen. Nach Brefeld 1877, verändert.

Figure 5.13: Young mycelium of *Coprinus ephemerus* with numerous thin lateral hyphae that will break up into few arthroconidia.



Figur 5.14: Arthrokonidien in Keimmycelien einiger *Coprinus*-Arten. Nach Lamoure 1954.

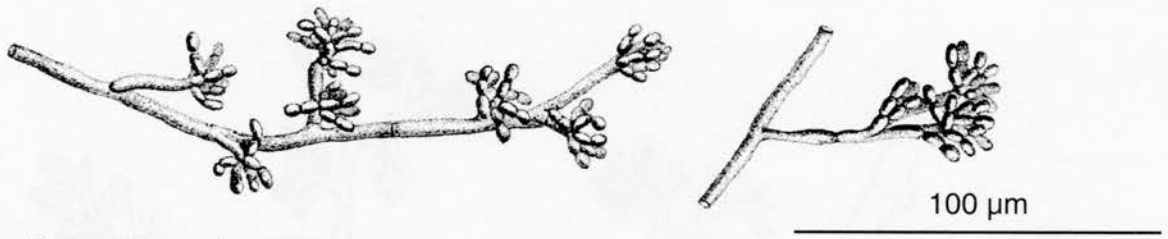
Figure 5.14: Arthroconidia in germ mycelia of some *Coprinus* species.



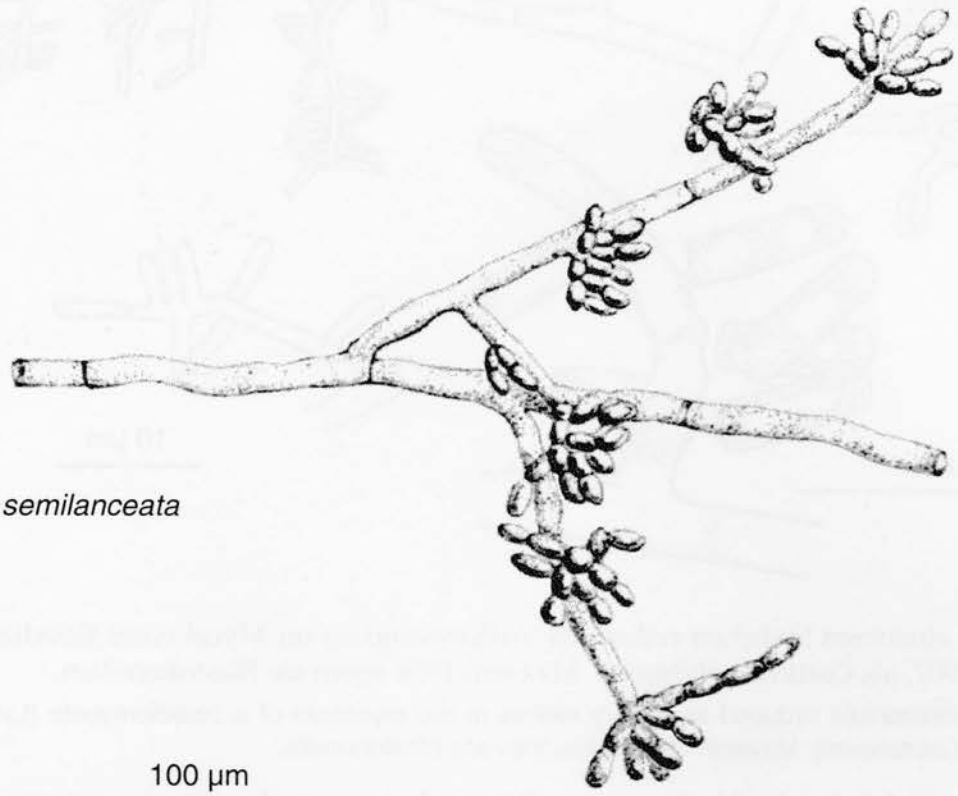
Figur 5.15: Zu einzelnen Stäbchen reduzierte Arthrokonidien im Mycel eines Basidiomyceten. Nach Lyman 1907, als *Corticium alutaceum*. Maxwell 1954 nennt sie Blastokonidien.

Figure 5.15: Arthroconidia reduced to solitary rodlets in the mycelium of a basidiomycete (Lyman 1907 calls it *Corticium alutaceum*). Maxwell 1954 thinks they are blastoconidia.

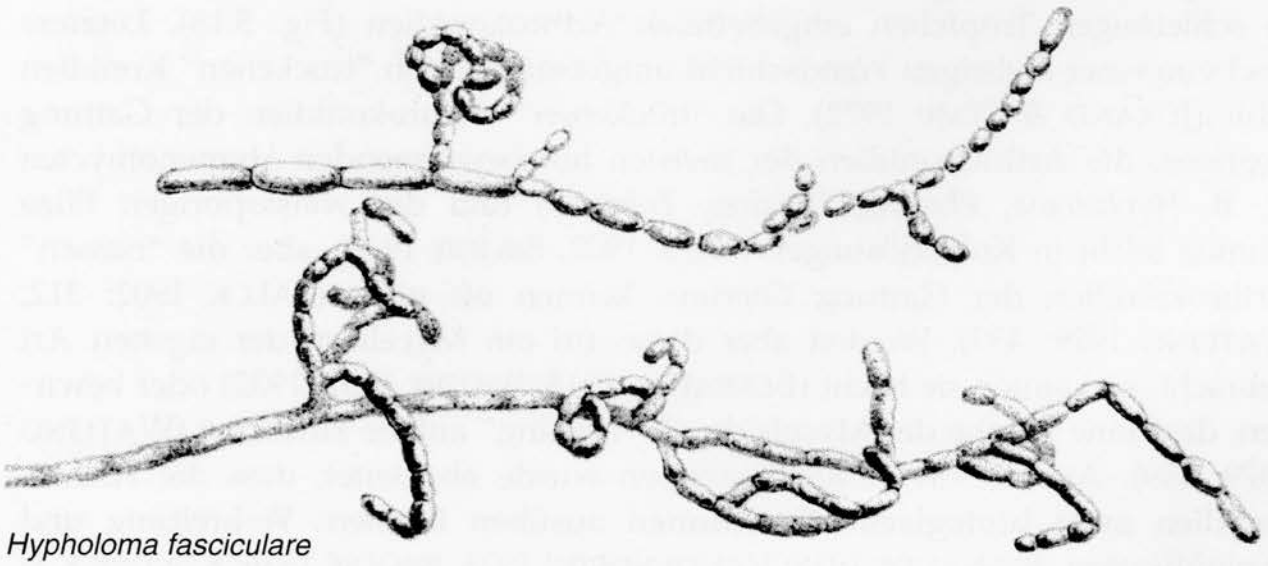
Es gibt **zwei biologische Formen,** die trockenen, pulverigen und die nassen, in schleimigen Tröpfchen eingebetteten Arthrokonidien (Fig. 5.18). Letztere sind von einer klebrigen Wandschicht umgeben, die den "trockenen" Konidien fehlt (JURAND & KEMP 1972). Die "trockenen" Arthrokonidien der Gattung *Coprinus*, die Arthrokonidien der meisten holzbewohnenden Hymenomycten (z. B. *Hypholoma, Pholiota, Lenzites, Trametes*) und der weisssporigen Pilze keimen leicht in Kulturlösungen (FALK 1902, BRODIE 1936), aber die "nassen" Arthrokonidien der Gattung *Coprinus* keimen oft nicht (FALCK 1902: 312; WATLING 1979: 459). Werden aber diese auf ein Mycelium der eigenen Art gebracht, so keimen sie leicht (BENSAUDE 1918; BRODIE 1931, 1932) oder bewirken, dass eine Hyphe des Mycels durch "homing" auf sie zuwächst (WATLING 1979: 459). Aus diesen Verhaltensweisen wurde abgeleitet, dass die Arthrokonidien **zwei biologische Funktionen** ausüben können: Verbreitung und Diploidisation (BENSAUDE 1918; VANDENDRIES 1923; BRODIE 1936; KENDRICK & WATLING 1979: 513). Nasse Arthrokonidien mit genetischer Funktion (Diploidisation) können von Tieren, z.B. von Fliegen, von einem Mycelium zum andern übertragen werden, wie dies BRODIE (1931) mit kompatiblen Keimmycelien von *Coprinus cinereus* experimentell gezeigt hat (Fig. 5.19).



Psathyrella spadiceogrisea



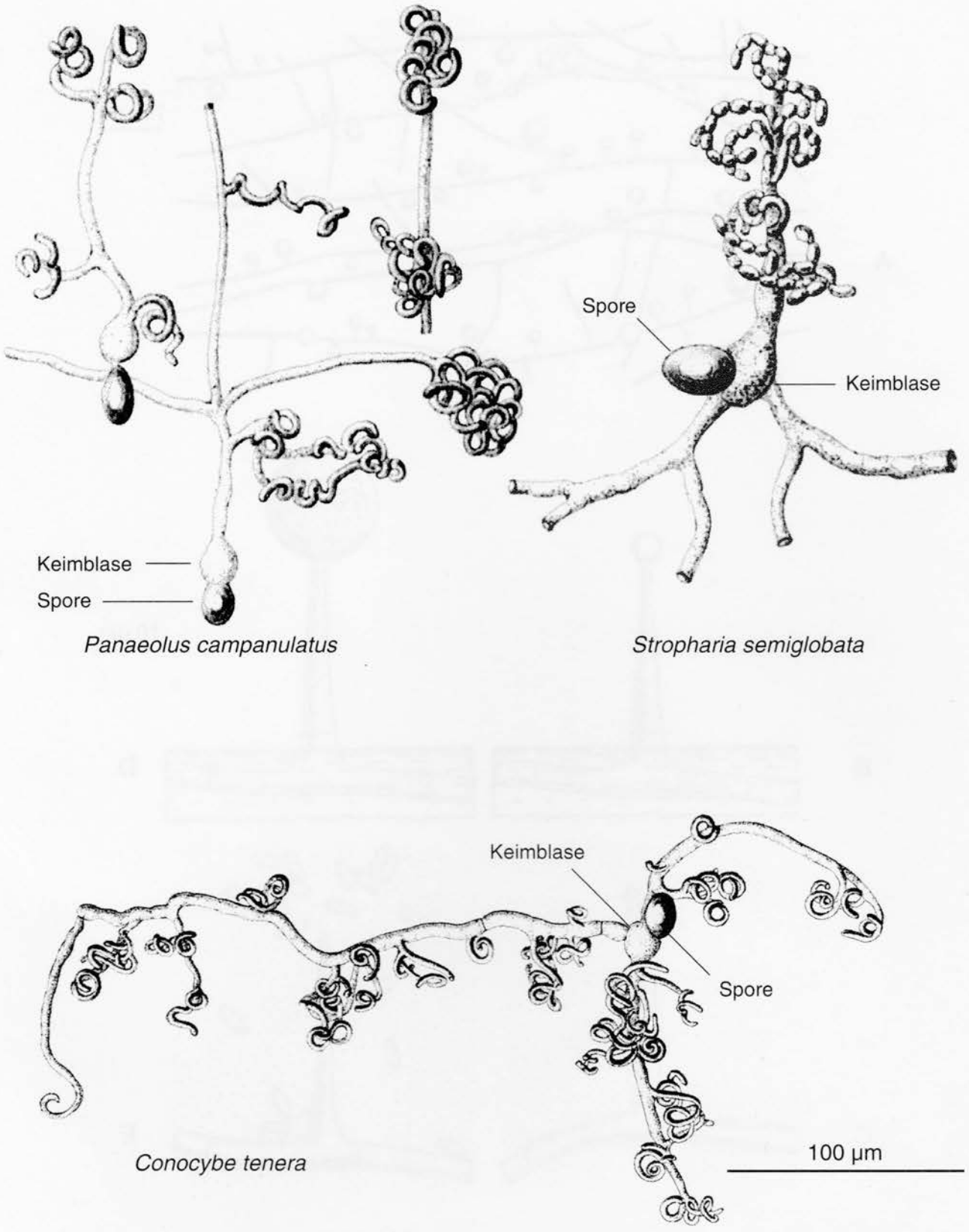
Psilocybe semilanceata



Hypholoma fasciculare

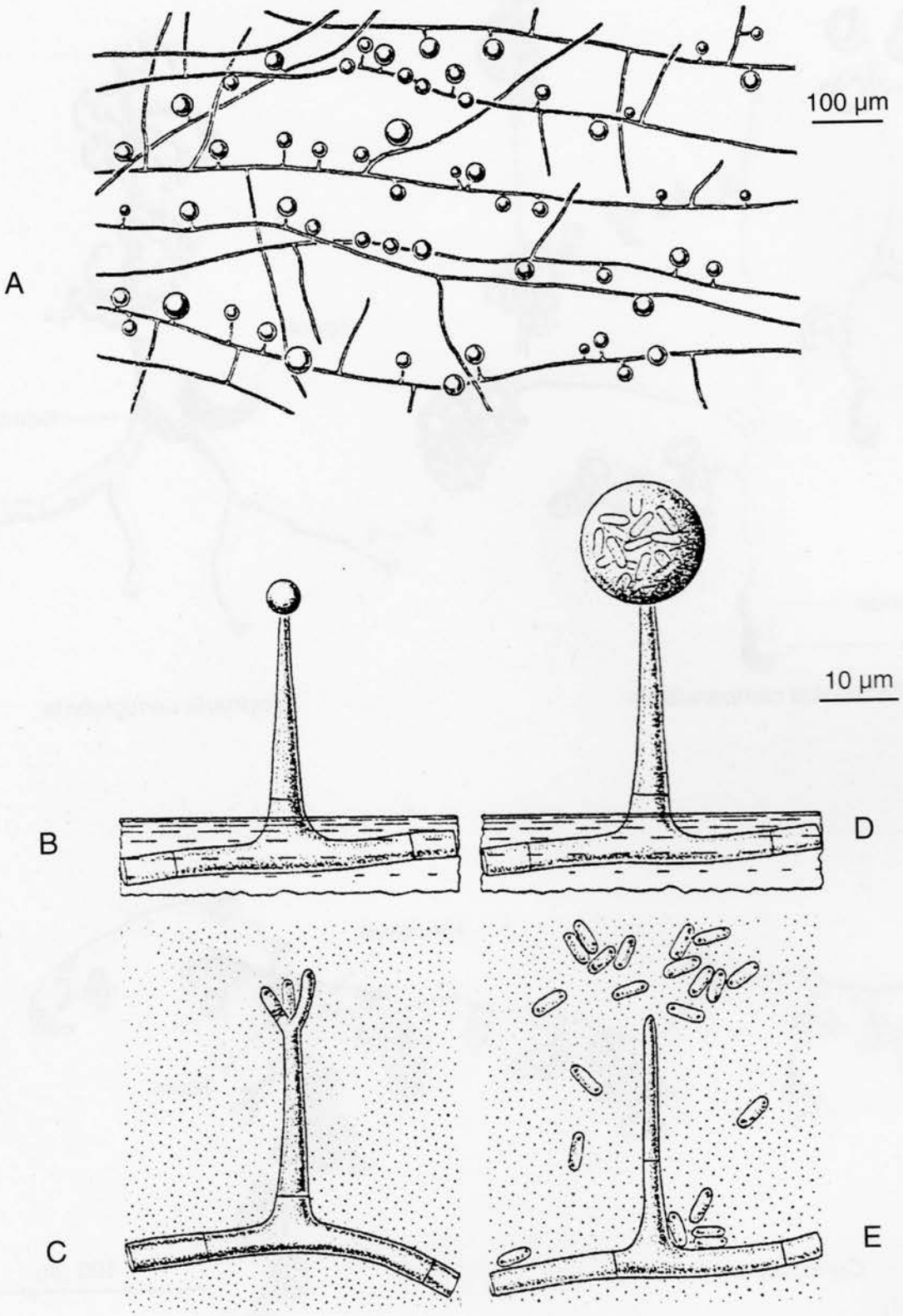
Figur 5.16: Beispiele von Arthrokonidien präsomatogamer Mycelien von Blätterpilzen. Nach Brefeld 1889.

Figure 5.16: Examples of arthroconidia on presomatogamic mycelia of gill fungi.



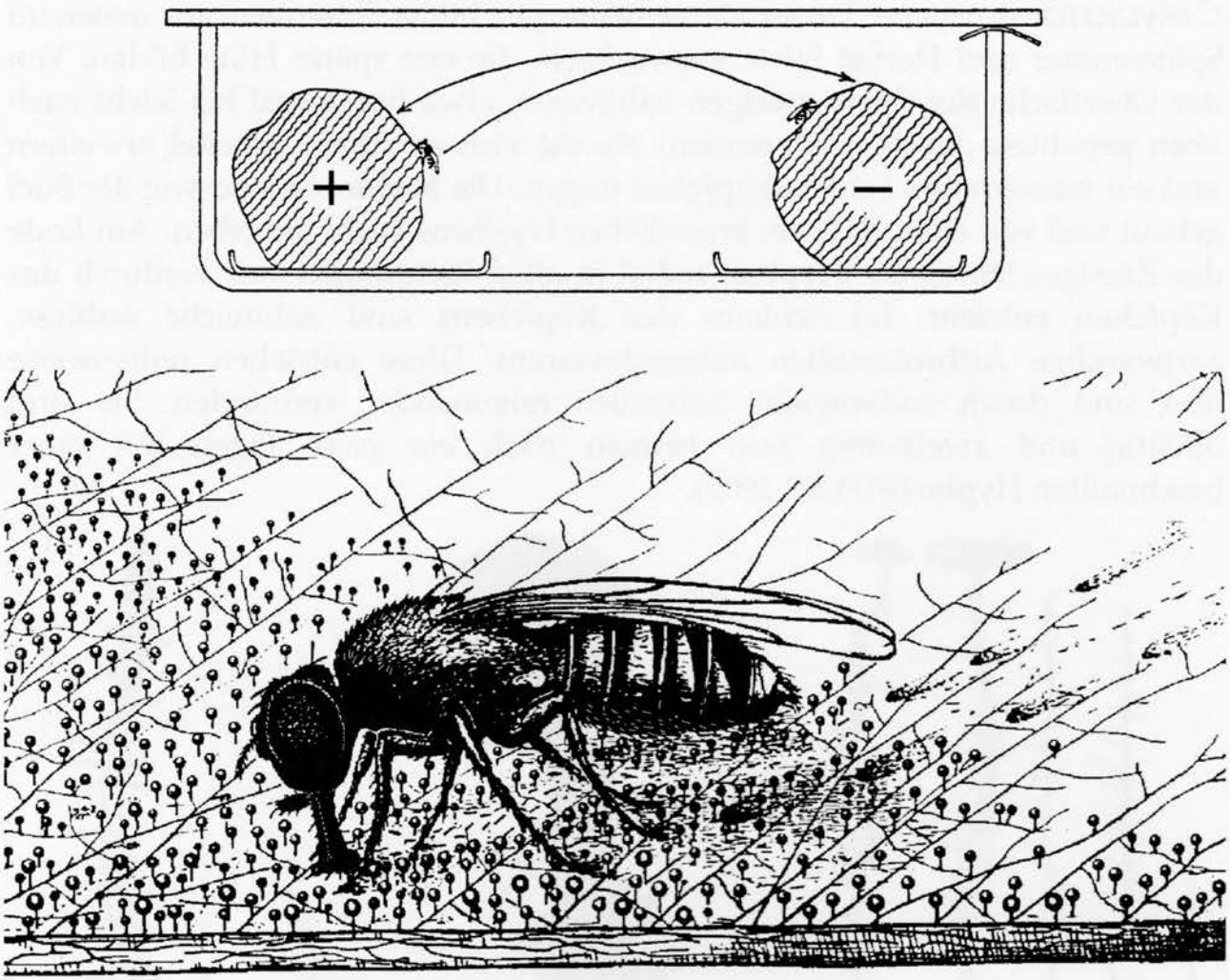
Figur 5.17: Weitere Beispiele von Arthrokonidien präsomatogamer Mycelien von Blätterpilzen. Die Sporen keimen erst mit einer Keimblase, aus der dann eine Keimhyphe wächst. Nach Brefeld 1889.

Figure 5.17: More examples of arthroconidia on presomatogamic mycelia of gill fungi. The spores germinate with a germination vesicle from which a hypha emerges eventually.



Figur 5.18: Schleimige Arthrokonidien-Köpfchen auf einem präsomatogamen Mycel von *Coprinus cinereus*. **A**: zweitägiges Mycel. **B,C:** Junges Köpfchen auf einem viertägigen Mycel; **D,E**: Reifes Köpfchen 10 Stunden später. **B** und **D** in Luft, **C** und **E** in Wasser beobachtet. Nach Brodie 1931, als *Coprinus lagopus*.

Figure 5.18: Slimy heads of arthroconidia on a presomatogamic mycelium of *Coprinus cinereus*. **A**: 2 days old; **B,C**: Young head in a 4 days old mycelium; **D,E**: Mature head 10 hours later. **B** and **D** observed in air, **C** and **E** observed in water.



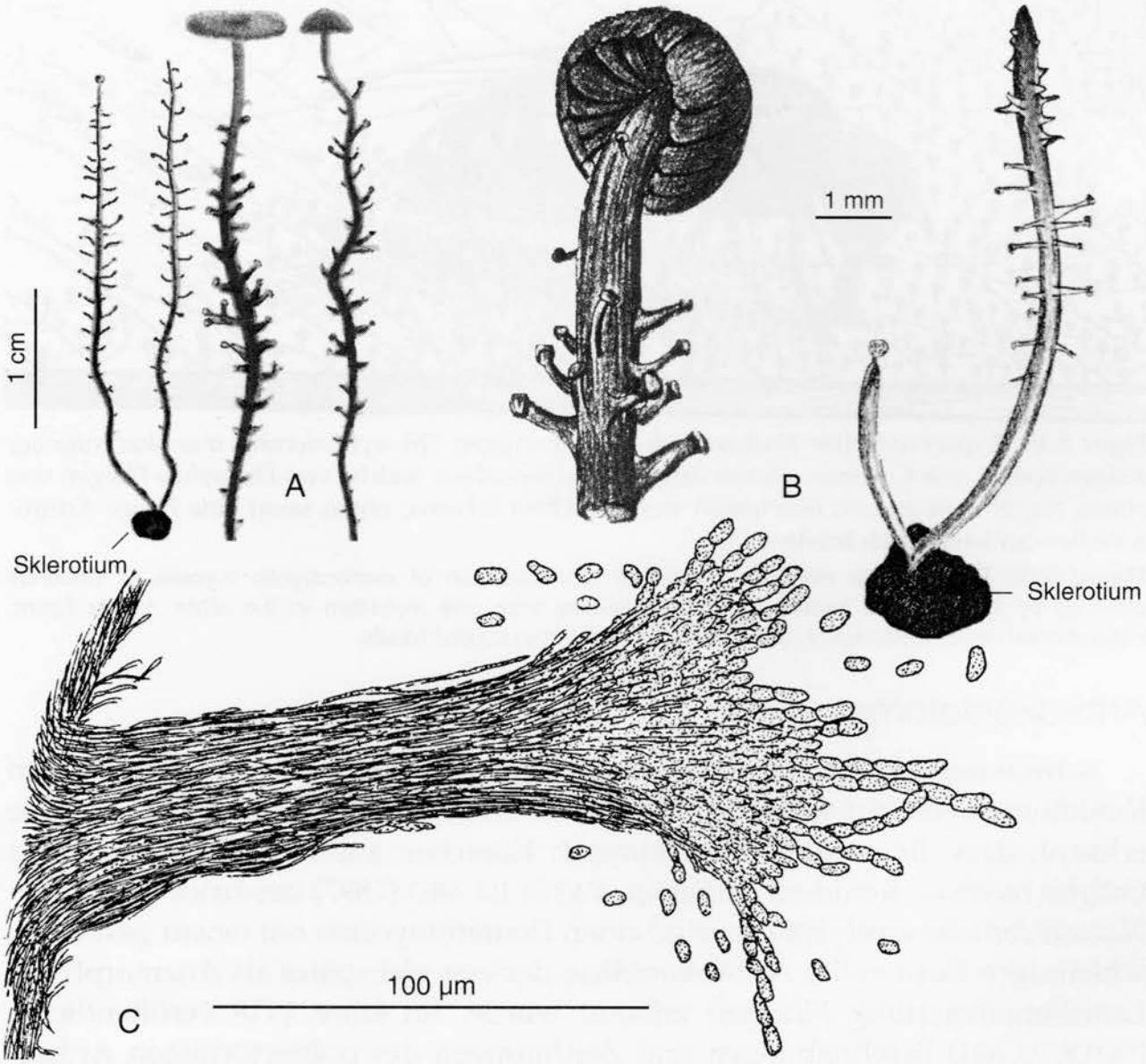
Figur 5.19: Experimenteller Nachweis der gegenseitigen Dikaryotisierung monokaryotischer Keimmycelien von *Coprinus cinereus* durch Arthrokonidien, welche von *Drosophila*-Fliegen von einem Mycel zum andern übertragen werden. Oben Schema; unten saugt eine Fliege Arthrokonidien-Schleim. Nach Brodie 1931.

Figure 5.19: Experimental evidence of mutual dicaryotization of monocaryotic mycelia of *Coprinus cinereus* by arthroconidia carried by *Drosophila*-flies from one mycelium to the other. Upper figure: experimental setup; lower figure: a fly feeding on the slimy conidial heads.

Arthrokonidiome

Arthrokonidien können nicht nur an Mycelien, sondern auch an speziellen Konidiomen gebildet werden. TULASNE & TULASNE (1861: 110) haben als erste erkannt, dass die gestielten, schleimigen Köpfchen am Stiel des Blätterpilzes *Collybia racemosa* Konidien enthalten. PATOUILLARD (1897) beschrieb unter dem Namen *Antromycopsis broussonetiae* einen Deuteromyceten mit einem gestielten, schleimigen Kopf voller Arthrokonidien, der erst viel später als Anamorph der Lamellenpilzgattung *Pleurotus* erkannt wurde. Im Jahre 1918 veröffentlichte PATOUILLARD Beschreibungen und Zeichnungen des polsterförmigen Arthrokonidioms des tropischen Porlings *Echinoporia hydnophora*, und schliesslich fand SINGER (1970) in Südamerika das keulenförmige Arthrokonidiom des clitocyboiden Blätterpilzes *Arthrosporella ditopa*.

Collybia racemosa — Dieser kleine Blätterpilz bildet Sklerotien, aus denen im Spätsommer und Herbst Stiele auswachsen, die erst später Hüte bilden. Von der Oberfläche der Stiele zweigen zahlreiche, etwa horizontal bis leicht nach oben gerichtete Ästchen (Koremien) ab, die sich an ihrem Scheitel erweitern und ein wasserhelles Schleimköpfchen tragen. Die **Koremien** sind wie der Stiel gebaut und von einer dichten, bräunlichen Hyphenschicht umgeben. Am Ende des Zweiges laufen die Hyphen radial in allen Richtungen aus, wodurch das Köpfchen entsteht. Im Schleim des Köpfchens sind zahlreiche farblose, zartwandige Arthrokonidien aufgeschwemmt. Diese entstehen reihenweise und sind durch rudimentäre Schnallen miteinander verbunden. Sie sind ölhaltig und zweikernig und keimen nach ein paar Tagen mit einer beschnallten Hyphe (STEFAN 1905).



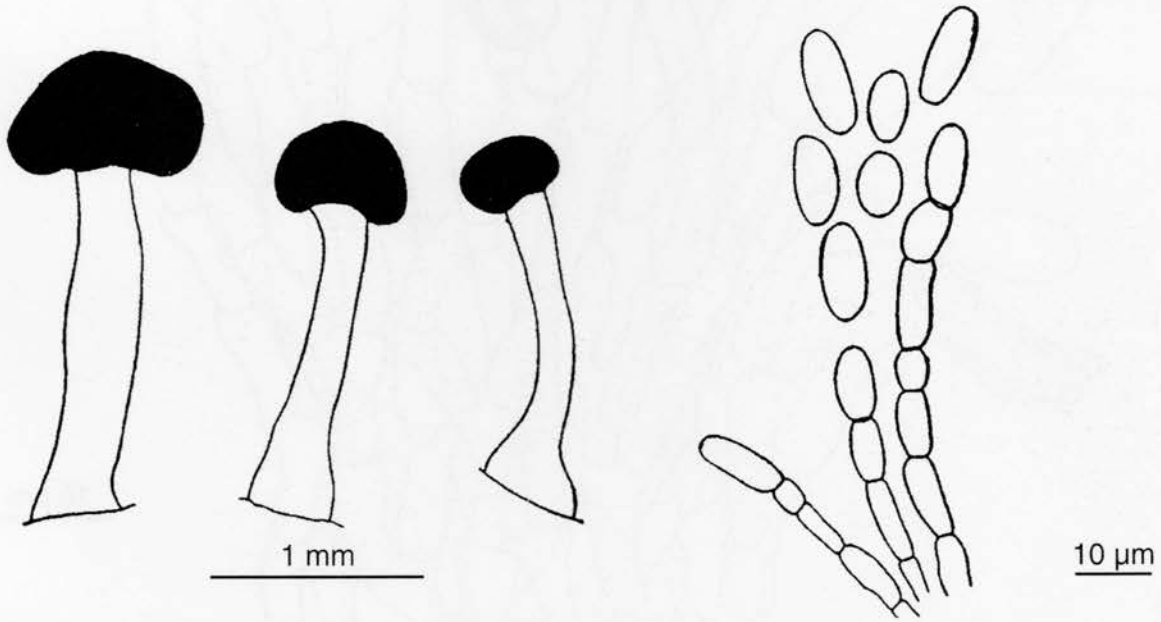
Figur 5.20: *Collybia racemosa* mit Koremien und Arthrokonidien. A nach Lange 1936; B,C nach Kops & al. 1930-1934, Flora Batava.

Figure 5.20: *Collybia racemosa* with coremia and arthroconidia.

Pleurotus cystidiosus und verwandte Arten — Anamorph: *Antromycopsis broussonetiae* und verwandte Arten. - Diese Blätterpilze bilden auffallende, einige Millimeter grosse, bisweilen verzweigte **Koremien** mit weissem, trockenem Stiel und schwarzem, schleimigem Köpfchen. Sie treten als selbständige Anamorphstadien oder in Verbindung mit den Basidiomen auf. Sie bilden sich auch in Kulturen auf Agar-Nährböden.

Ein frei in einem hohlen Stamm des Algerischen Baumes *Broussonetia* auftretendes Koremium wurde von PATOUILLARD (1897) als *Antromycopsis broussonetiae* beschrieben, ohne dass die Verbindung mit *Pleurotus* gemacht wurde. KAUFERT (1935, 1936) fand Koremien in seinen Laborkulturen von *Pleurotus cystidiosus* (als *Pl. corticatus* bestimmt), erkannte sie jedoch nicht als *Antromycopsis*. SEMERDZIEWA (1965) und MILLER (1969) beschrieben das Kulturverhalten und die Morphologie der Koremien und ihre Verbindung mit *Pleurotus*-Arten, aber erst JONG & PENG (1975), POLLACK & MILLER (1976) und MOORE (1977a) erkannten den Zusammenhang zwischen der anamorphen *Antromycopsis* und *Pleurotus*. HILBER (1982) hat in seiner Monographie diese Koremien ebenfalls gut beschrieben, und MOORE (1977b) untersuchte die Wandverhältnisse während der Konidiogenese mit dem Elektronenmikroskop.

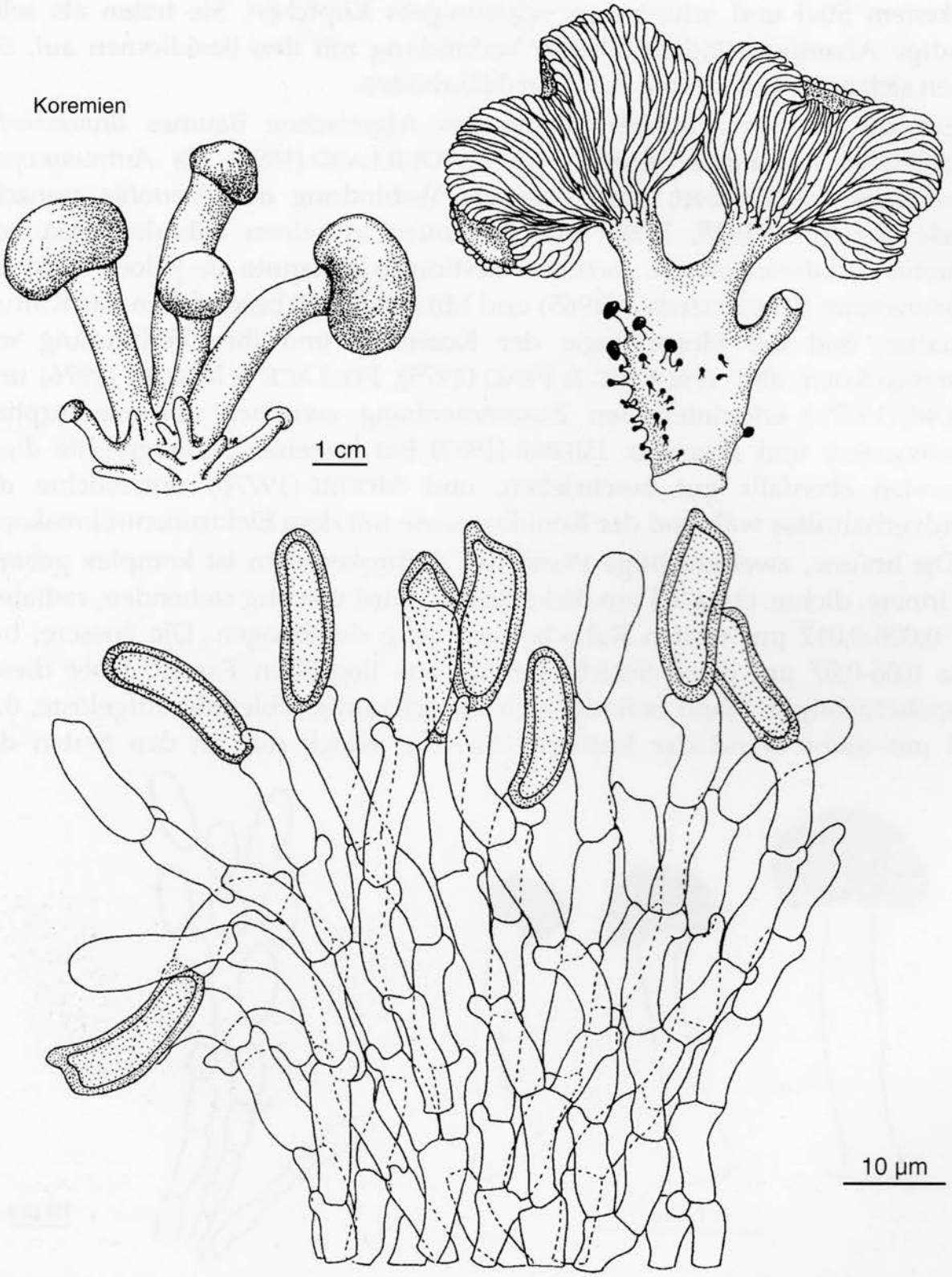
Die braune, zweischichtige Wand der Arthrokonidien ist komplex gebaut. Die innere, dichte, etwa 0,3 µm dicke Schicht wird von eng stehenden, radialen, nur 0,006-0,012 µm weiten Röhrchen siebartig durchzogen. Die äussere, nur etwa 0,06-0,07 µm dicke Schicht besteht aus liegenden Fasern. Über dieser doppelschichtigen Wand befindet sich die schaumig-schleimig aufgelöste, 0,1-0,15 µm dicke Wand der Mutterhyphe, die jedoch nur an den Seiten der



Figur 5.21: *Antromycopsis broussonetiae*-Anamorph von *Pleurotus cystidiosus*, Koremien und Arthrokonidien. Nach Subramanian 1954, aus Moore 1977a.

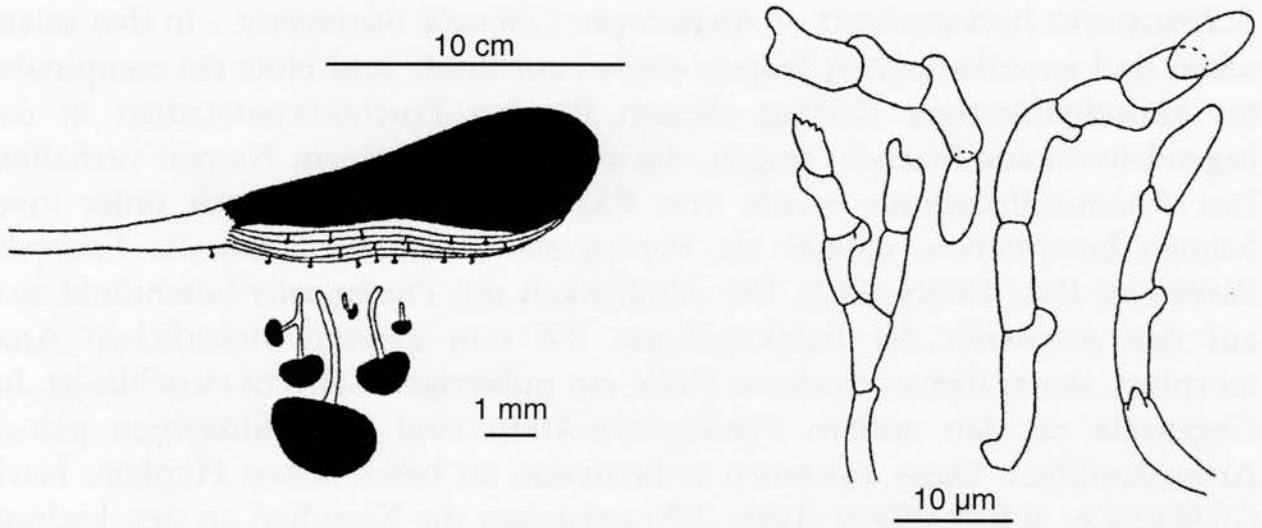
Figure 5.21: *Antromycopsis broussonetiae* anamorph of *Pleurotus cystidiosus*. Coremia and arthroconidia.

Konidien vorhanden ist. Diese Verschleimung führt zum Schleim des Koremiumköpfchens. Der Doliporus wird während der Konidiogenese abgebaut und verschlossen. Die Arthrokonidien sind zweikernig.



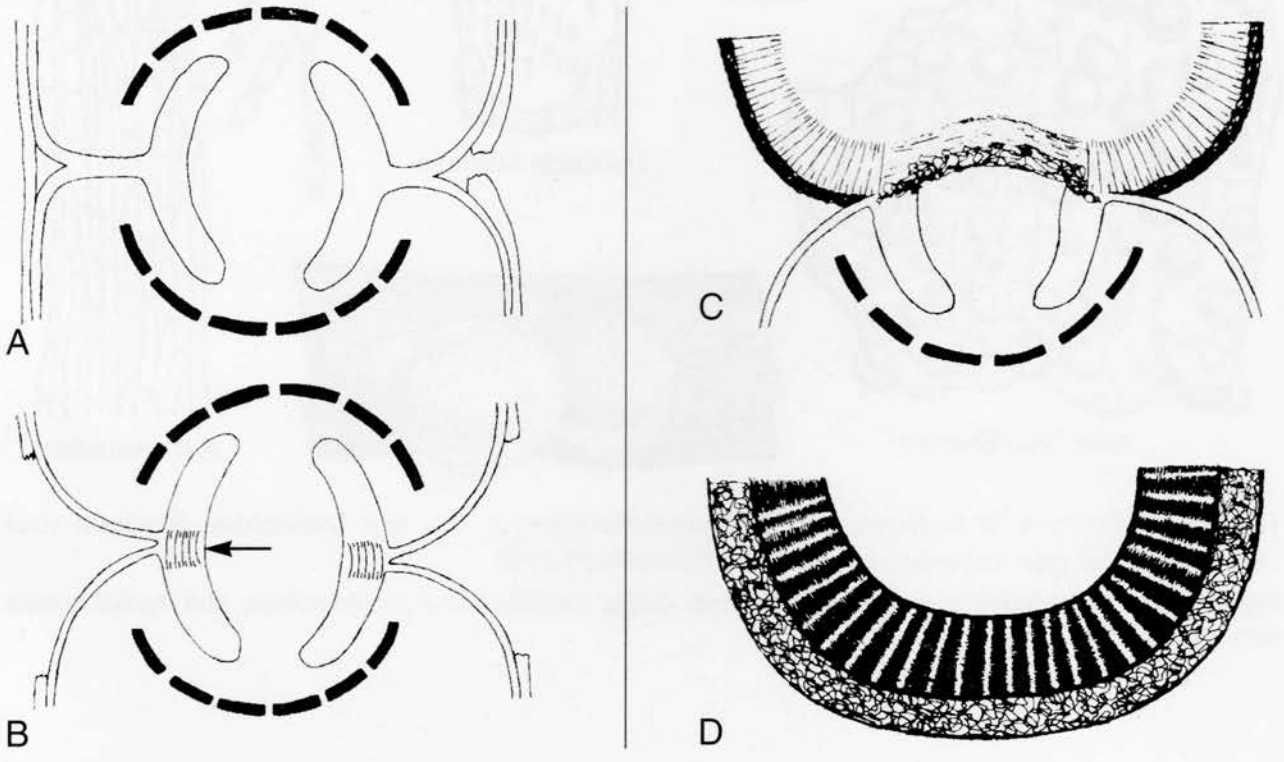
Figur 5.22: *Pleurotus cystidiosus,* Basidiome mit Koremien am Stiel. Unten ein Koremiumköpfchen mit Schnallen und dickwandigen Arthrokonidien. Nach Hilber 1982.

Figure 5.22: *Pleurotus cystidiosus*, a fruit body with coremia on the stipe. Below the head of a coremium with thickwalled, terminal arthroconidia.



Figur 5.23: Fruchtkörper von *Pleurotus smithii* mit hängenden Koremien an den Lamellen. Rechts beschnallte Hyphen mit endständigen Arthrokonidien aus einem Koremium. Nach Guzmán & al. 1991.

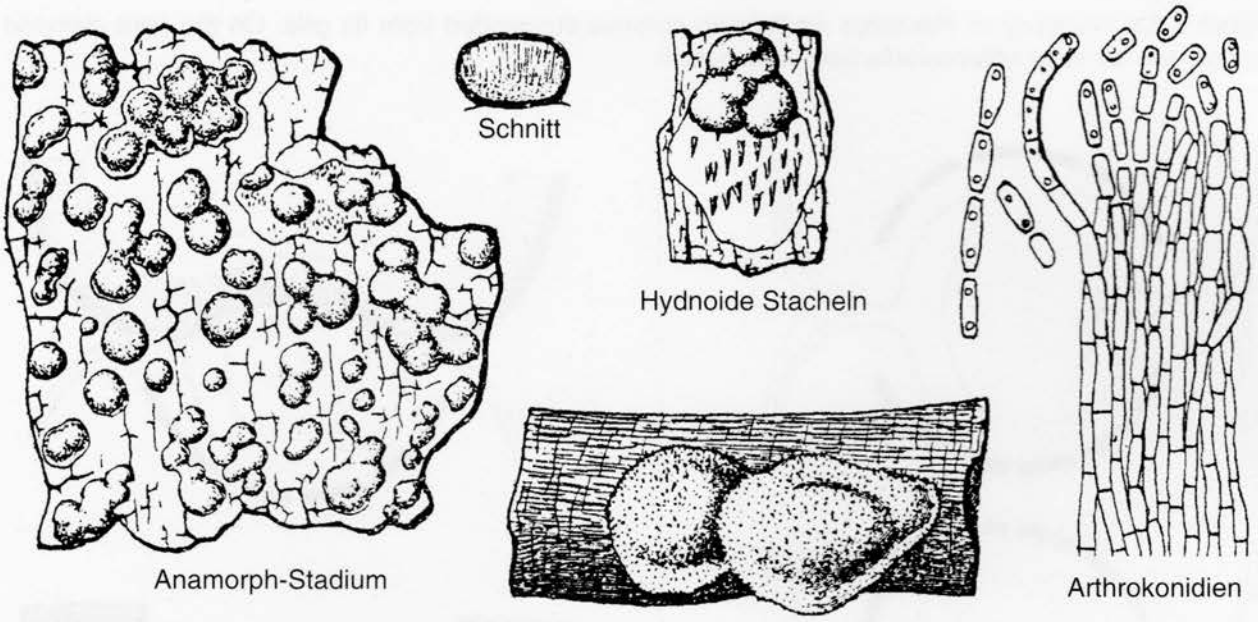
Figure 5.23: Fruitbody of *Pleurotus smithii* with coremia suspended from its gills. On the right clamped hyphae with terminal arthroconidia from a coremium.



Figur 5.24: Umwandlung des Doliporus und Entstehung der Konidienwand von *Pleurotus cystidiosus*. **A**: Die Wand der Mutterhyphe bricht auf. Doliporus intakt. **B**: Im Doliporus zeichnet sich die Anlage der Konidienwand ab (Pfeil). **C**: Doliporus abgebaut und verschlossen. Konidienwand zweischichtig. **D**: Reife Konidienwand. Nach Moore 1977b.

Figure 5.24: Change of the dolipore and differentiation of the conidial wall in *Pleurotus cystidiosus*. **A**: Wall of the mother hypha breaks. Dolipore unchanged. **B**: Conidial wall initial stage (arrow) within the dolipore. **C**: Dolipore reduced and plugged up. Conidial wall with two layers. **D**: Mature conidial wall. The inner layer with numerous radial canals only 6-12 nm wide.

Echinoporia hydnophora — Anamorph: *Echinodia theobromae*. - In den asiatischen und amerikanischen Tropen wächst auf Rinde und Holz ein resupinater bis konsolenförmiger Porling, dessen flächige Fruchtkörperstadien in der Jugend hydnoide Stacheln tragen, die dem Pilz zu seinem Namen verhalfen. Das Anamorphstadium wurde von PATOUILLARD (1918) gleich unter zwei Namen beschrieben, einmal als *Ptychogaster nodulosus*, dann als *Echinodia theobromae* (fide DONK 1962). Die Ähnlichkeit mit *Ptychogaster* beschränkt sich auf das Aussehen der halbkugeligen, 3-6 mm grossen, ockerlichen Anamorphen, deren dichte, trockene Hülle ein pulveriges Geflecht einschliesst. Im Gegensatz zu den andern *Ptychogaster*-Arten sind die Mitosporen jedoch Arthrokonidien. Diese entstehen reihenweise an beschnallten Hyphen. Nach GILBERTSON & RYVARDEN (1986: 255) entstehen die Konidien an den hydnoiden Stacheln, und das hydnoide Initialstadium soll oft zusammen mit dem polyporoiden Fruchtkörper gefunden werden.



Figur 5.25: *Echinoporia hydnophora*, Anamorph-Stadium, z. T. mit hydnoiden Stacheln und Hyphenbündel mit Arthrokonidien. Nach Patouillard 1918.

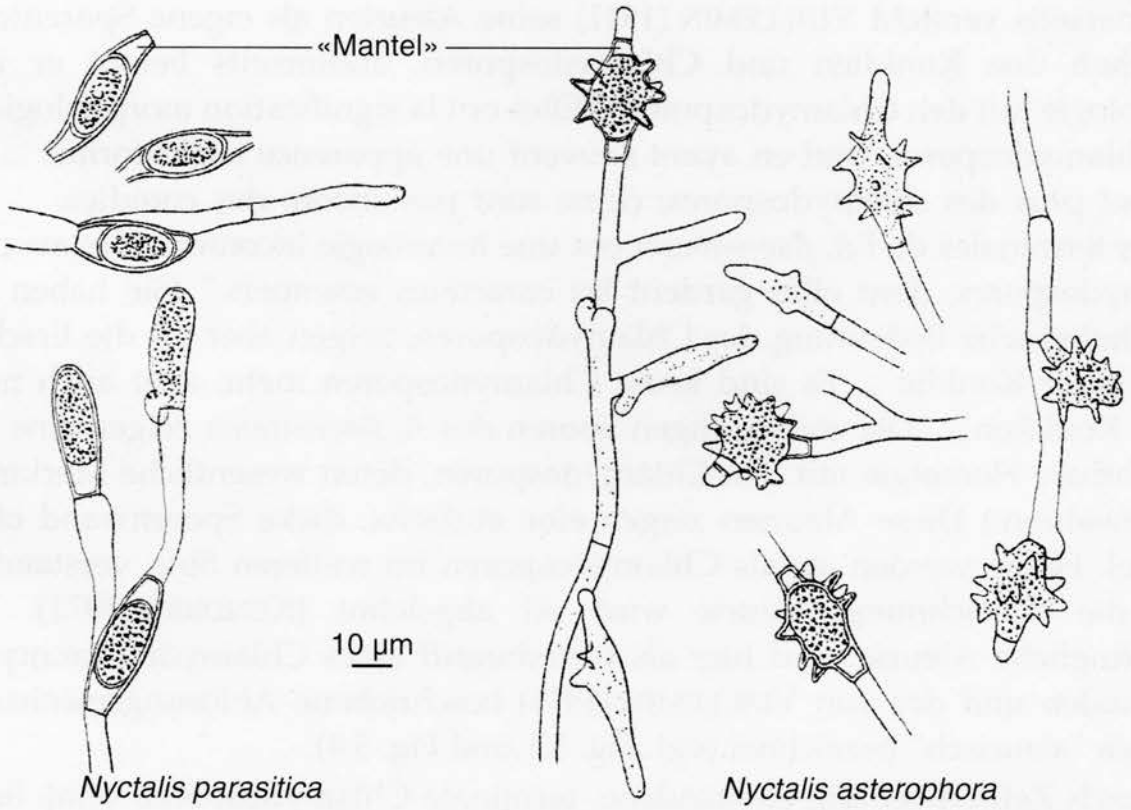
Figure 5.25: *Echinoporia hydnophora*, anamorph stage, partially with hydnoid spines, and hyphal bundle with arthroconidia.

Arthrosporella ditopa — Anamorph: *Nothoclavulina ditopa*. - In den heissen Gebieten Südamerikas lebt ein clitocyboider Pilz saprophytisch auf Laubstreu, der auf Stiel und Hut zahlreiche farblose Arthrokoniden trägt und deshalb den Namen *Arthrosporella* erhielt. Diese Blätterpilze sind sehr oft von einem Keulenpilz begleitet, dessen Oberfläche keine Basidien, sondern ausschliesslich Arthrokonidien trägt. SINGER (1970) hat nachgewiesen, dass dieser als *Nothoclavulina* beschriebene Pilz die Anamorph-Form der *Arthrosporella* ist.

CHLAMYDOSPOREN

Im Jahre 1859 untersuchte DE BARY die dickwandigen, im Innern der Fruchtkörperhyphen entstehenden Mitosporen der beiden Blätterpilze *Nyctalis asterophora* und *Nyctalis parasitica* und schlug vor, sie Chlamydosporen oder auch «Mantelsporen» zu nennen (Fig. 5.26). Er hielt fest, dass sich der Inhalt von der Hyphenwand zurückzieht, "um endlich als ein breitovaler Körper in dem Mittelraum zu liegen und sich hier mit einer neuen Membran zu umgeben, deren Auftreten die Bildung der Spore vollendet. Letztere hat daher im reifen Zustand zwei Häute, eine innere eng um den Inhalt schliessende, und eine äussere, die jene sackartig umgiebt und nur an den Ursprungsstellen die Stacheln berührt." Für *Nyctalis (Asterophora) parasitica* schreibt er etwas später in der gleichen Veröffentlichung: "Die Sporen zeigen eine von *N. asterophora* zwar sehr verschiedene Form, aber ähnliche Entwicklung." Zusammenfassend für die Gattung *Nyctalis* schreibt er: "Ich will dieselben im Folgenden als **Chlamydosporen, Sp. mit mantelförmiger Aussenhaut**, bezeichnen." Damit hat DE BARY die im reifen Zustand der Mitospore noch gut sichtbare Wand der Chlamydosporen-Mutterzelle zum Kriterium der Chlamydospore im engeren Sinn gemacht.

Dickwandige Blastokonidien, Aleurien und Arthrokonidien werden durch diese Formulierung aus den **Chlamydosporen im engeren Sinn** bewusst aus-



Figur 5.26: Chlamydosporen in verschiedenen Reifestadien. Nach De Bary 1859.
Figure 5.26: Chlamydospores in the strict sense in different phases of formation.

geschlossen. Das Kriterium der lichtoptisch sichtbaren Aussenhaut wurde aber fallen gelassen, wodurch der ursprüngliche Begriff der Chlamydospore sinnvoll erweitert wurde (z.B. JOSSERAND 1983: 214; STALPERS 1987: 205).

Chlamydosporen im weiteren Sinn

Dickwandige, nicht durch Zellsprossung entstandene Mitosporen ohne lichtoptisch sichtbare Mutterzellwand werden meist Chlamydosporen genannt, obwohl der ursprüngliche Begriff dies nicht zulässt. Viele dieser "falschen Chlamydosporen" sitzen auf einer Trägerzelle, deren Wand bricht oder die sich enzymatisch auflöst. Dadurch wird die Mitospore abgelöst und liegt frei im Mycel oder im Geflecht eines Basidioms. Solche Mitosporen können **Aleurien** genannt werden (griechisch aleuron = Mehl). Diese Bezeichnung wurde von VUILLEMIN (1911) für die Sporen des Deuteromyceten *Aleurisma flavissimum* eingeführt: "Ces spores, que nous appellerons aleuries, diffèrent des conidies par leur union indissoluble avec les filaments mycéliens, dont elles ne sont affranchies que par la destruction de ces derniers." (Diese Sporen, die wir Aleurien nennen werden, unterscheiden sich von den Konidien durch ihre unauflösbare Verbindung mit den Mycelfäden, von denen sie nur durch die Zerstörung dieser letzteren befreit werden). Damit macht VUILLEMIN den Ablösemechanismus zum Hauptmerkmal der Aleurien.

Einerseits versteht VUILLEMIN (1911) seine Aleurien als eigene Sporenform zwischen den Konidien und Chlamydosporen, andrerseits betont er ihre Homologie mit den Chlamydosporen: "Elles ont la signification morphologique des chlamydospores, tout en ayant souvent une apparence conidiforme. ... Ce ne sont plus des chlamydospores; ce ne sont pas encore des conidies. ... Les spores terminales de l'*A. flavissimum* ont une homologie incontestables avec les chlamydospores, dont elles gardent les caractères essentiels." (Sie haben die morphologische Bedeutung der Chlamydosporen, zeigen aber oft die Erscheinung einer Konidie ... Es sind keine Chlamydosporen mehr, aber auch noch keine Konidien. ... Die endständigen Sporen des *A. flavissimum* zeigen eine unanfechtbare Homolgie mit den Chlamydosporen, deren wesentliche Merkmale sie bewahren.) Diese Aleurien zeigen eine einfache, dicke Sporenwand ohne Mantel. Heute werden sie als Chlamydosporen im weiteren Sinn verstanden, und die Bezeichnung Aleurie wird oft abgelehnt (KENDRICK 1971). Die ursprüngliche Aleurie wird hier als Unterbegriff eines Chlamydosporentypes verstanden und der von VUILLEMIN (1911) beschriebene Ablösungsmechanismus als "aleurisch" bezeichnet (vgl. Fig. 5.1 und Fig. 5.4).

Durch Zellschwellung entstandene, terminale Chlamydosporen ohne lichtoptisch erkennbaren Mantel werden bisweilen als Blastokonidien verstanden, wie dies STALPERS & VLUG (1983) bei ihrer Besprechung der Mitosporen von *Fistulina hepatica* tun. Um eine blastische Chlamydospore zu einer Aleurie

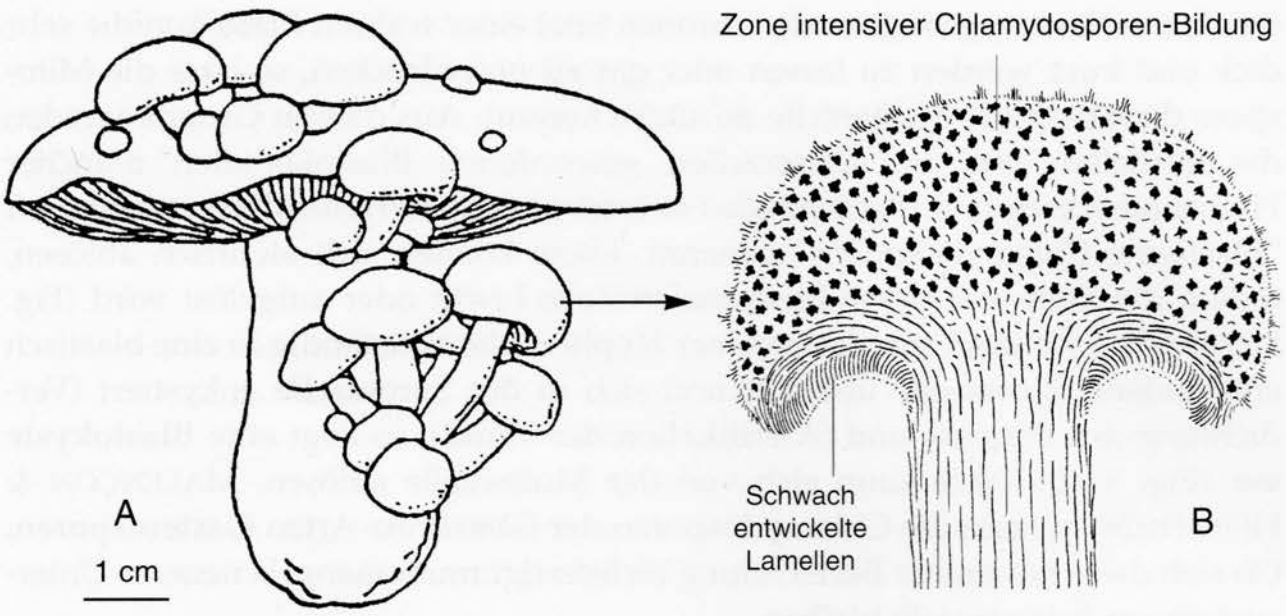
werden zu lassen, genügt es den dünnen Stiel einer wahren Blastokonidie sehr dick und kurz werden zu lassen oder gar zu unterdrücken, so dass die Mitospore direkt auf die Mutterzelle zu sitzen kommt. Aus diesem Grunde werden die gestielten und zu Dauerzellen gewordenen Blastokonidien mancher Hymenomyceten (z.B. *Pycnoporellus metamorphosus, Botryobasidium croceum*) oft "blastische Chlamydosporen" genannt. Diese können sich aleurisch ablösen, indem die Zellwand der subterminalen Zelle bricht oder aufgelöst wird (Fig. 5.37, 5.50). Falls das Cytoplasma einer Hyphenzelle vollständig in eine blastisch entstandene Sprosszelle übertritt und sich in der Sprosszelle enkystiert (Verdichtung des Plasmas und Sklerifikation der Wand), so liegt eine **Blastokyste** vor (Fig. 5.52). Diese kann sich von der Mutterzelle ablösen. MALENÇON & HEIM (1928) nennen die Chlamydosporen der *Ganoderma*-Arten **Gasterosporen.** Ob sich diese besondere Bezeichnung rechtfertigt muss mangels neuerer Untersuchungen dahingestellt bleiben.

*Eine **Chlamydospore im weiteren Sinn** ist eine lebensfähige, nicht durch Hyphenzerfall produzierte Zelle, deren Funktion das Überdauern oder die Verbreitung ist; durch strukturelle Veränderung einer Sprosszelle (Blastokysten) oder einer vegetativen Zelle ohne unmittelbar vorhergehende spezielle Zellvermehrung entstanden; in terminaler oder interkalarer Stellung; mit einer sekundären, meist mit hygrophoben Substanzen imprägnierten, oft verdickten Wand; oft von der beständigen, undifferenzierten Mutterzellwand umgeben (echte Chlamydosporen) oder die Mutterzellwand mit der Mitosporenwand verschmolzen (Aleurien); ohne speziellen Mechanismus zur Freisetzung, bisweilen aber durch Bruch oder Verwitterung einer Zellwand (der Mutterzellwand, der Zellwand der subterminalen Zelle, oder der Verbindung der Sprosszelle mit der Mutterzelle) freigesetzt. Chlamydosporen können nicht nur von Mycelien, sondern auch von Basidiomen oder speziellen Chlamydosporocarpien gebildet werden.*

Einige Beispiele

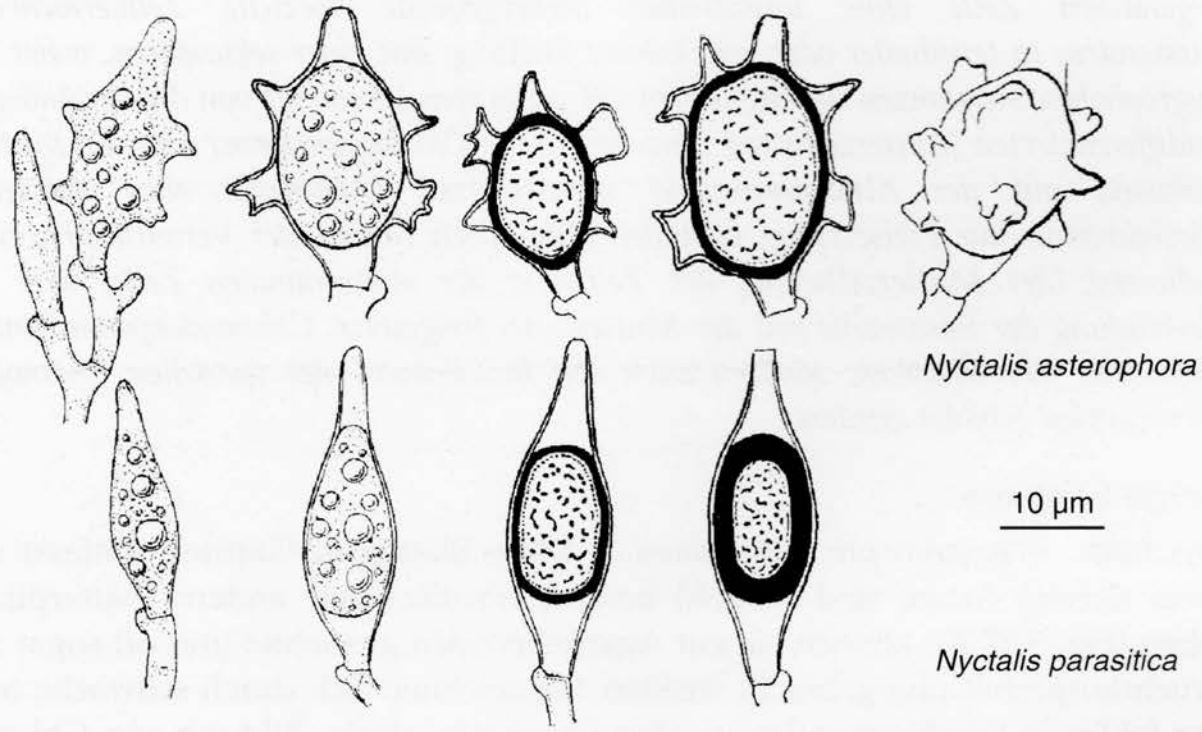
Nyctalis. – Anamorph: *Asterophora.* – Diese Blätterpilz-Gattung umfasst nur zwei sichere Arten, und obwohl beide parasitisch auf andern Blätterpilzen leben (Fig. 5.27 A), können sie auf Agarnährböden gezüchtet und oft sogar zur Fruchtkörperbildung gebracht werden. Sie zeichnen sich durch schwache oder gar fehlende Basidiosporulation, aber ungeheuer starke Bildung von Chlamydosporen in den Fruchtkörperhyphen aus. Bei *Nyctalis asterophora* umfasst sie die ganze obere Hutkalotte (Fig. 5.27 B), bei *Nyctalis parasitica* ist sie auf die Lamellentrama beschränkt (Fig. 5.29).

BREFELD (1889) fand, dass auch die Mycelien dieser Pilze typische Chlamydosporen und sogar auch Arthrokonidien bilden können (Fig. 5.26, 5.31). BULLER (1924: 446-463) beschreibt die Fruchtkörper und Chlamydosporen sehr ausführlich, ohne jedoch wesentlich Neues zu bringen. THOMPSON (1936)



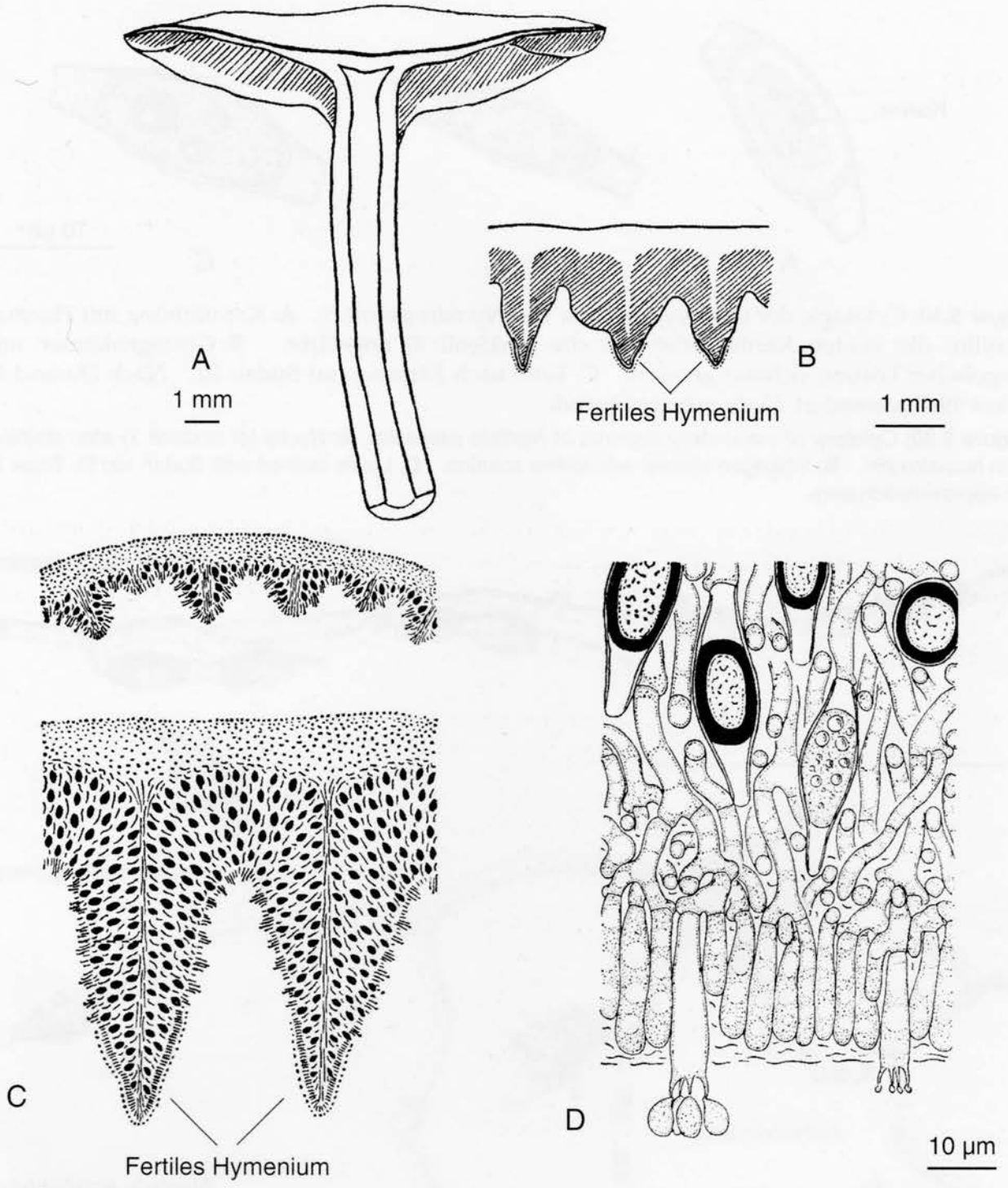
Figur 5.27: Ansicht (A) und schematischer Längsschnitt (B) von *Nyctalis asterophora (= Asterophora lycoperdoides)*, parasitisch auf *Russula adusta*. A nach Smith 1908, B nach Corner 1966b.

Figure 5.27: Habit sketch (A) and diagrammatic longitudinal section (B) of the parasitic *Nyctalis asterophora (= Asterophora lycoperdoides)* on *Russula adusta*.



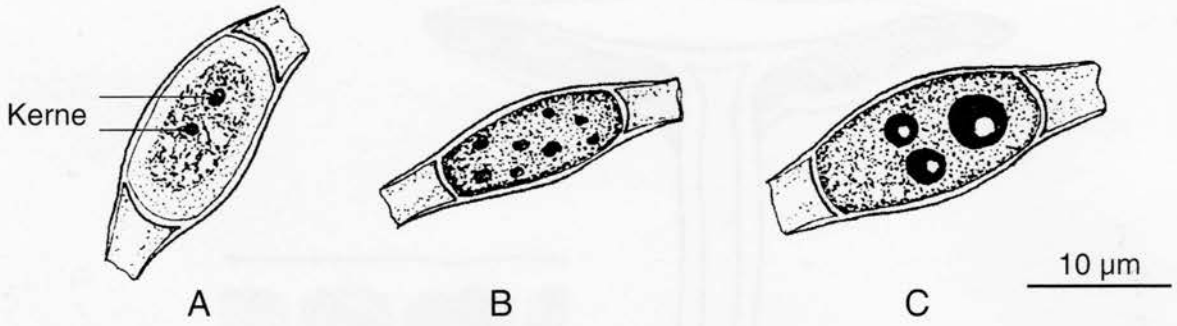
Figur 5.28: Entwicklung der Chlamydosporen von *Nyctalis*. Die Mutterzelle schwillt, das Cytoplasma verdichtet sich und scheidet Fette ab. Danach wird die Chlamydosporenwand ausgeschieden, die sich stark verdickt. Bei *Nyctalis asterophora* treibt die Mutterzelle beim Schwellen die charakteristischen Höcker aus, aus denen sich später das Cytoplasma zurückzieht. Nach Corner 1966b, verändert.

Figure 5.28: Formation of the chlamydospores in the genus *Nyctalis*. The mother cell swells, the cytoplasma becomes denser and secretes the lipid drops. Then the chlamydospore wall is secreted and considerably thickened. In *Nyctalis asterophora* the mother cell produces the characteristic blunt spines after swelling but before condensation of the plasma.



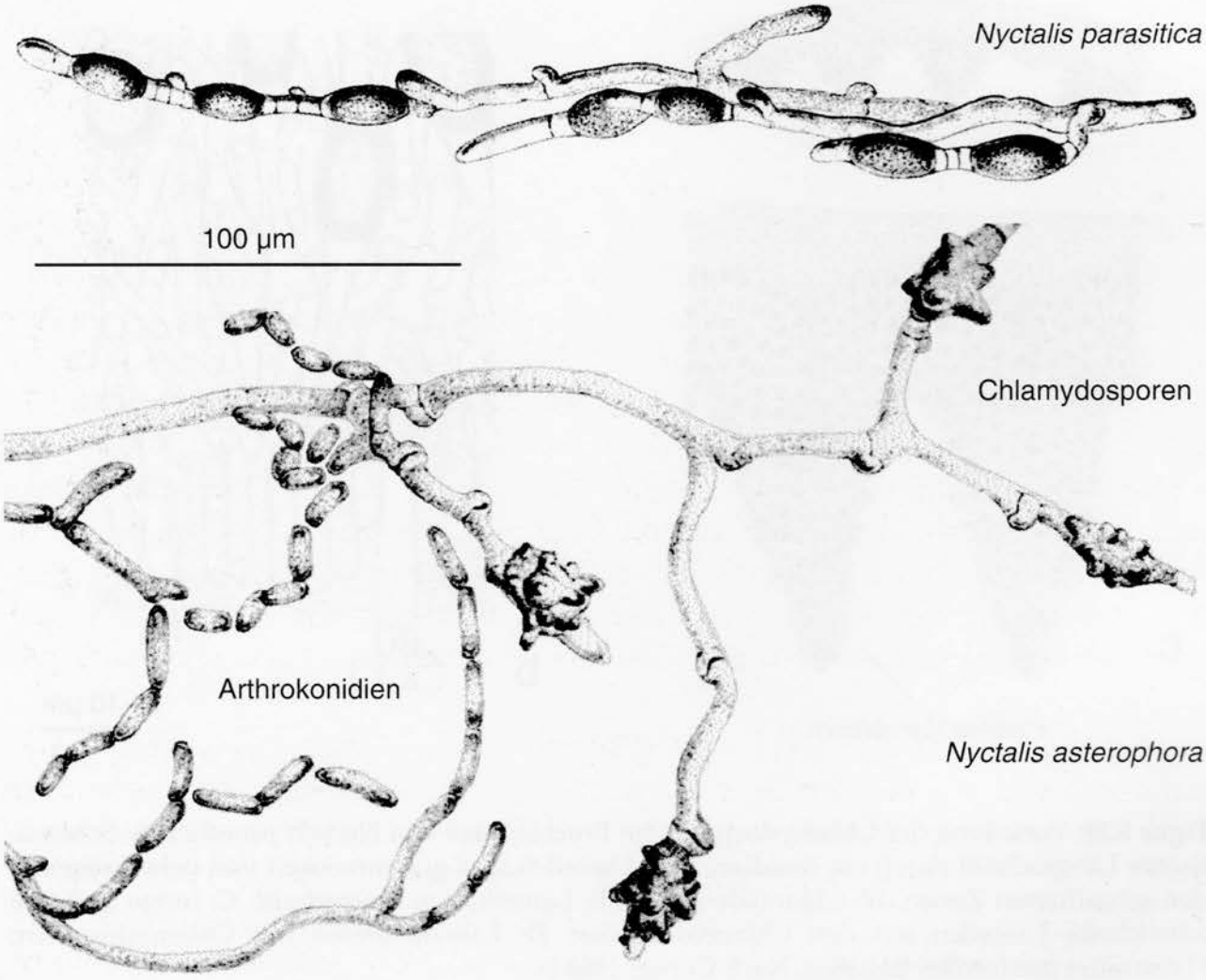
Figur 5.29: Verteilung der Chlamydosporen im Fruchtkörper von *Nyctalis parasitica*. **A**: Schematischer Längsschnitt durch ein Basidiom. Die Lamellen sind gut entwickelt und beherbergen in den schraffierten Zonen die Chlamydosporen. **B**: Lamellen im Querschnitt. **C**: Junge und voll entwickelte Lamellen mit den Chlamydosporen. **D**: Lamellentrama mit Chlamydosporen; Hymenium mit fertilen Basidien. Nach Corner 1966 b.

Figure 5.29: Distribution of the chlamydospores in the fruitbody of *Nyctalis parasitica*. **A**: Diagrammatic longitudinal section through a fruit body showing well developed gills bearing the chlamydospores in the regions shown by hatching. **B**: Transverse section of the limb of the pileus. **C**: Young and mature gills showing the localisation of the chlamydospores. **D**: Gill trama with chlamydospores and fertile hymenium with spore-bearing basidia.



Figur 5.30: Cytologie der Chlamydosporen von *Nyctalis parasitica*. **A**: Kernfärbung mit Haematoxylin, die beiden Kerne (oder nur die Nukleoli ?) angefärbt. **B**: Glycogenkörner mit Lugolscher Lösung sichtbar gemacht. **C**: Fette nach Färbung mit Sudan III. Nach Durand & Nicot 1968, verändert. Skala nur annähernd.

Figure 5.30: Cytology of the chlamydospores of *Nyctalis parasitica*. **A**: Nuclei (or nucleoli ?) after staining with hematoxylin. **B**: Glycogen stained with iodine solution. **C**: Lipids stained with Sudan red III. Scale is an approximation only.



Figur 5.31: Chlamydosporen und Arthrokonidien in saprophytisch wachsenden, postsomatogamen Mycelkulturen von *Nyctalis*. Nach Brefeld 1889.

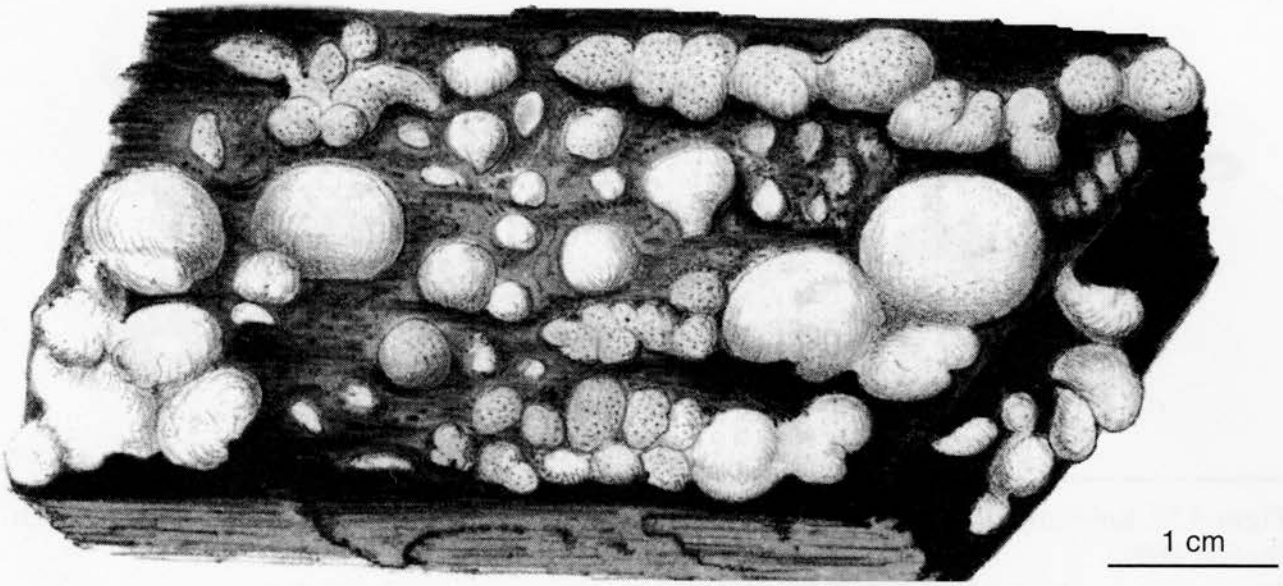
Figure 5.31: Chlamydospores and arthroconidia in saprophytically growing, postsomatogamic mycelial cultures of *Nyctalis*.

Figur 5.32: Keimung der Chlamydosporen von *Nyctalis asterophora* auf Agar-Nährboden. Nach Brefeld 1889.

Figure 5.32: Germination of chlamydospores of *Nyctalis asterophora* on agar medium.

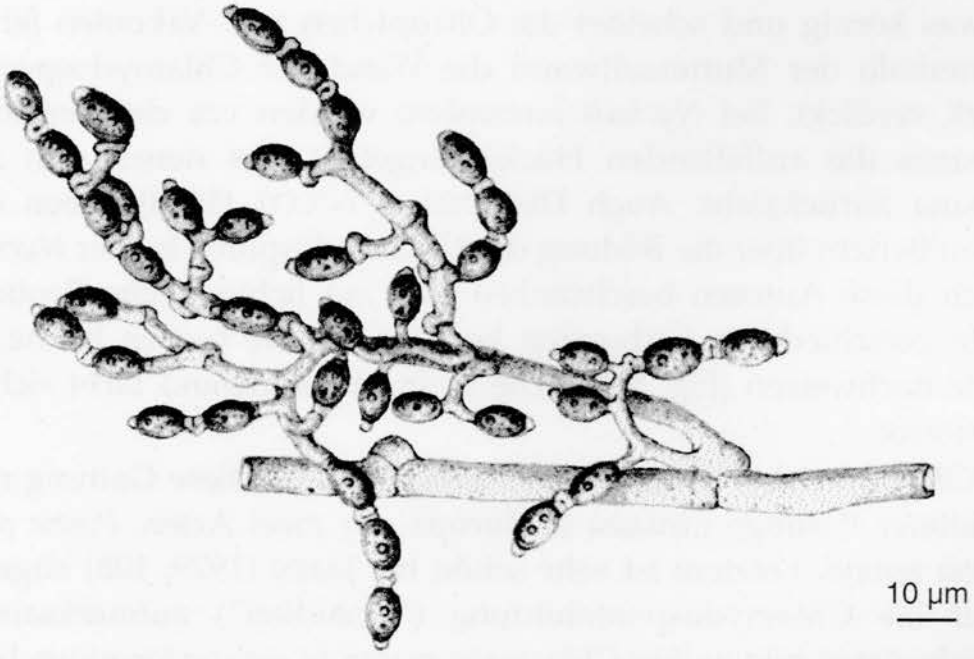
gelang es dann, die beiden Arten auf Agarnährböden im Laboratorium zu züchten und zur Fruchtkörperbildung zu bringen. Auch er bildete die Chlamydosporen ab, ohne aber neue Erkenntnisse zu geben. CORNER (1966b) beschrieb nicht nur die Entstehung der Chlamydosporen, sondern auch der Fruchtkörper ausführlich. Wie bereits DE BARY (1859) festgestellt hatte, läuft die Entwicklung der Chlamydosporen der beiden *Nyctalis*-Arten auf die gleiche Weise ab (Fig. 5.28). Die Mutterzelle schwillt, das Cytoplasma verdichtet sich, wird etwas körnig und scheidet die Öltröpfchen aus. Vakuolen fehlen. Dann wird innerhalb der Mutterzellwand die Wand der Chlamydospore angelegt und stark verdickt. Bei *Nyctalis asterophora* werden vor der Verdichtung des Cytoplasmas die auffallenden Höcker angelegt, aus denen sich später das Cytoplasma zurückzieht. Auch DURAND & NICOT (1968) geben einen ausführlichen Bericht über die Bildung der Chlamydosporen beider *Nyctalis*-Arten, aber auch diese Autoren beschränken sich auf lichtoptische Beobachtungen. Mit Hilfe verschiedener Färbungen konnten sie die beiden Kerne, Glycogen und Fette nachweisen (Fig. 5.30). Die innere Sporenwand färbt sich stark mit Rutheniumrot.

Postia (Oligoporus) — Anamorph: *Ptychogaster.* — Diese Gattung resupinater bis dimidiater Porlinge umfasst in Europa nur zwei Arten, *Postia ptychogaster* und *Postia rennyi*. Letztere ist sehr schön bei JAHN (1979: 108) abgebildet, wo auch auf die Chlamydosporenbildung ("Konidien") aufmerksam gemacht wird. Beide Arten bilden ihre Chlamydosporen in polsterförmigen bis knollenförmigen Chlamydosporocarpien, die als Nebenfruchtform zur anamorphen Gattung *Ptychogaster* gestellt und bisweilen Sporodochien genannt werden (Fig. 5.33). Oft tragen die *Ptychogaster*-Formen ausschliesslich Chlamydosporen, bisweilen aber findet man sie auch zusammen mit einem fertilen, poroiden Hymenium zu einem einzigen Fruchtkörper vereinigt.



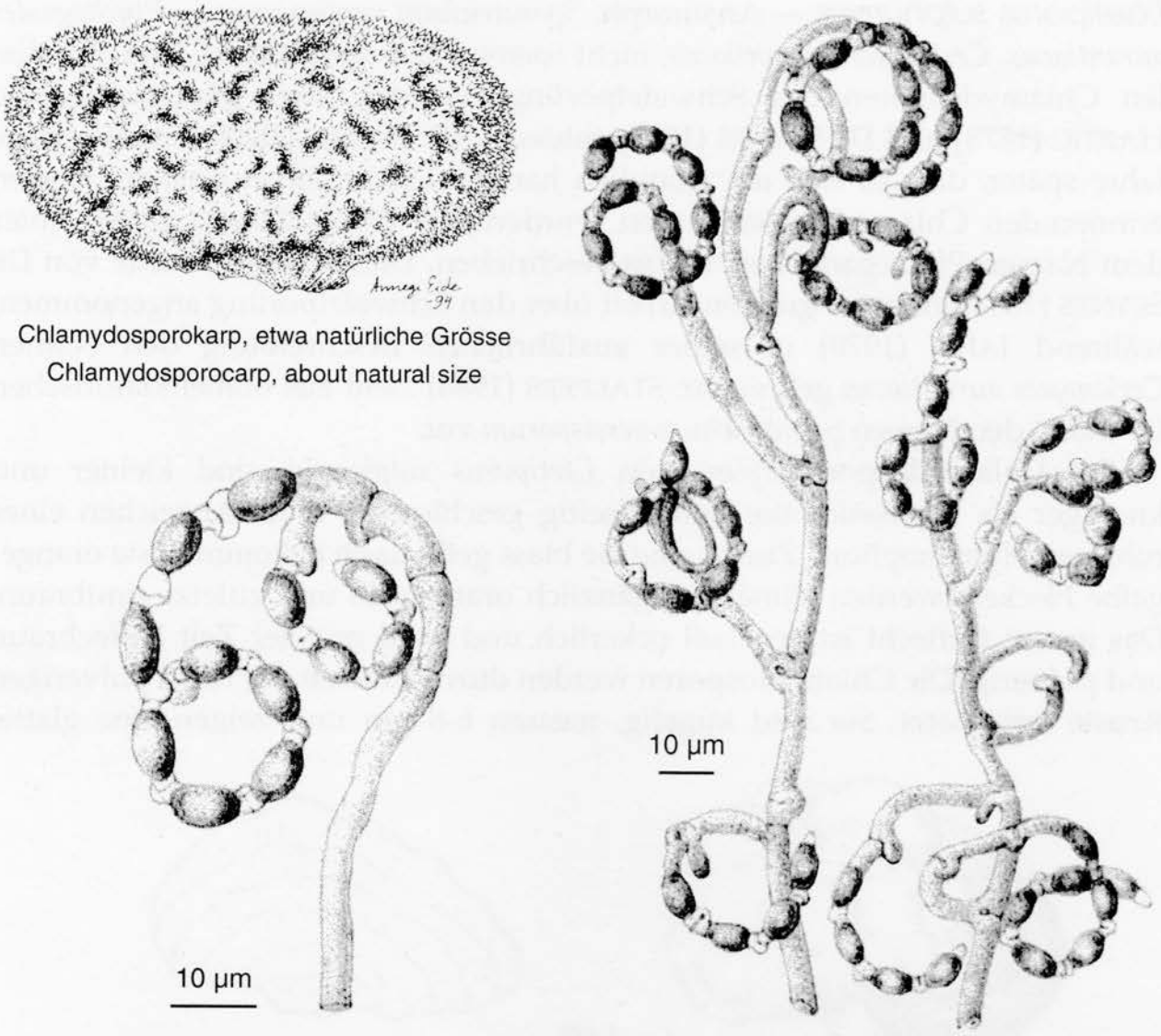
Figur 5.33: *Ptychogaster*-Anamorph des resupinaten Porlinges *Postia rennyi*. Die Kissen bestehen aus Hyphen mit Chlamydosporen-Ketten. Nach Brefeld 1889.

Figure 5.33: *Ptychogaster*-anamorph of the resupinate polypore *Postia rennyi*. The cushion-like fruit bodies, sometimes called sporodochia, consist of vegetative hyphae forming chains of chlamydospores.



Figur 5.34: Echte, kettenweise entstandene Chlamydosporen der *Ptychogaster*-Form von *Postia rennyi*. Nach Brefeld 1889. - Gams nennt diese Mitosporen Arthrokonidien (briefliche Mitteilung).

Figure 5.34: True catenate chlamydospores of the *Ptychogaster*-anamorph of *Postia rennyi*. - Gams calls these mitospores arthroconidia (personal communication).



Figur 5.35: Echte, kettenweise entstandene Chlamydosporen der *Ptychogaster*-Form von *Postia ptychogaster*. Nach Brefeld 1889 und Eide aus Ryvarden & Gilbertson 1994. - Gams nennt diese Mitosporen Arthrokonidien (briefliche Mitteilung).

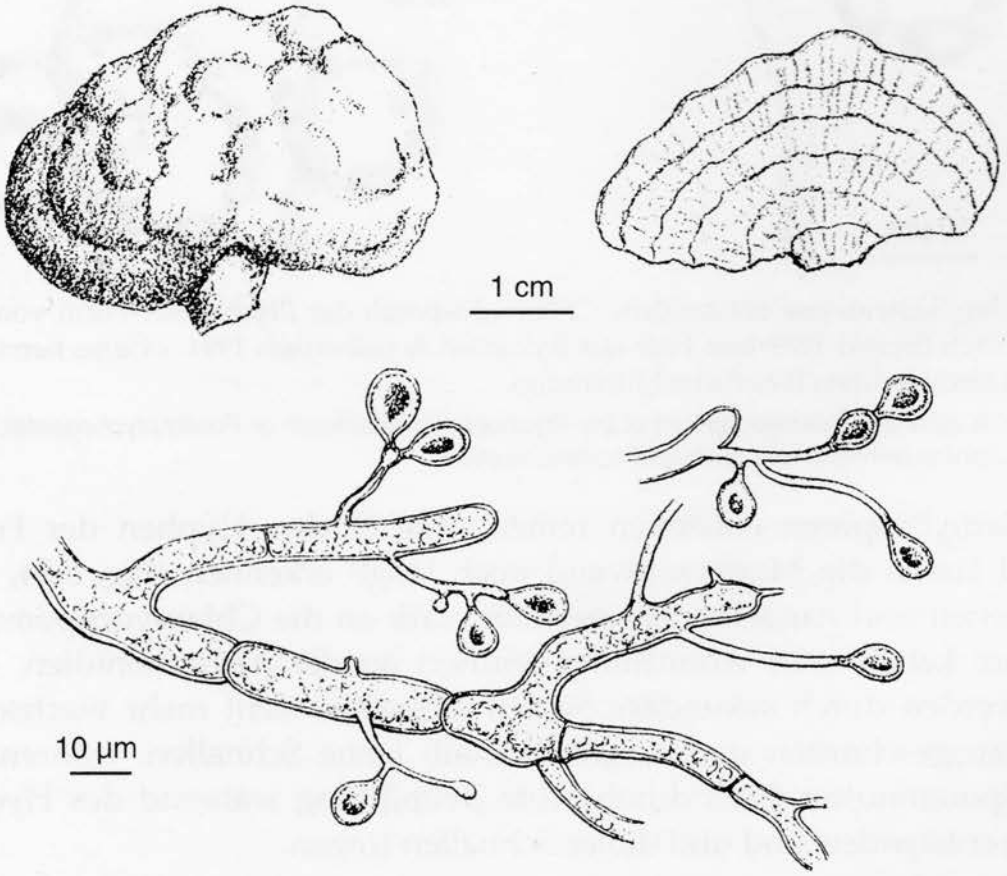
Figure 5.35: True catenate chlamydospores of the *Ptychogaster*-anamorph of *Postia ptychogaster*.- Gams calls these mitospores arthroconidia (personal communication).

Die Chlamydosporen entstehen reihenweise in den Hyphen der Fruchtkörper und lassen die Mutterzellwand noch lange erkennen (Fig. 5.34, 5.35). Nach Entstehen und Aussehen erinnern sie stark an die Chlamydosporen von *Nyctalis*. Ihre kettenweise Anordnung erinnert an die Arthrokonidien. Diese hingegen werden durch sekundäre Septen aus einer nicht mehr wachsenden Hyphe herausgeschnitten und zeigen deshalb keine Schnallen, während die Chlamydosporenmutterzellen durch echte Zellbildung während des Hyphenwachstums entstanden sind und daher Schnallen tragen.

Die Chlamydosporen von *Oligoporus rennyi* entstehen in bäumchenartig verzweigten, kurzen und geraden Hyphen (Fig. 5.34); *Oligoporus ptychogaster* zeigt spiralig eingerollte Ketten (Fig. 5.35). Die Kernverhältnisse sind unbekannt, doch dürften die Chlamydosporen dikaryotisch sein.

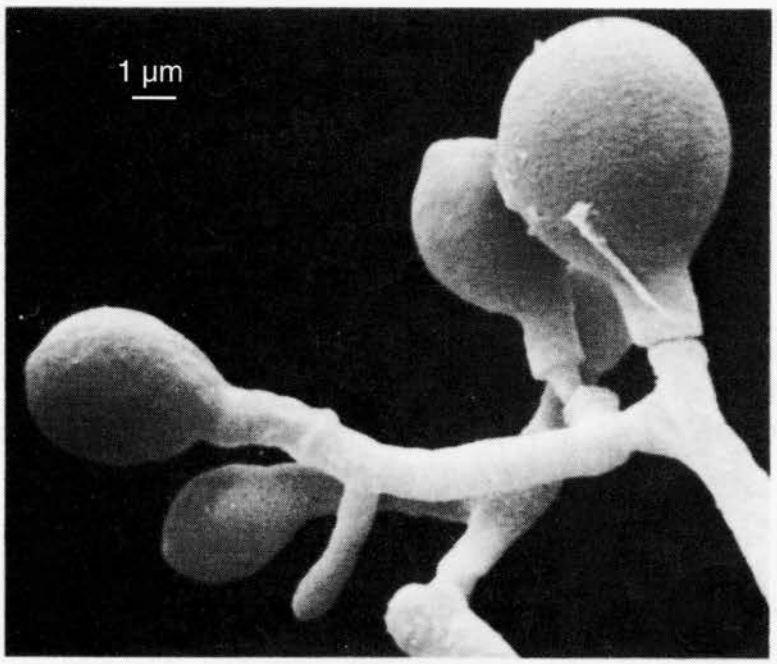
Laetiporus sulphureus — Anamorph: *Sporotrichum versisporum (= Ptychogaster aurantiacus, Ceriomyces aurantiacus;* nicht *Sporotrichum aurantiacus).* Die mycelialen Chlamydosporen des Schwefelporlings wurden etwa gleichzeitig von HARTIG (1878) und DE SEYNES (1878) entdeckt. DE SEYNES (1884) betonte einige Jahre später, dass es sich um Konidien handle. Die an einen Gasteromyceten erinnernden Chlamydosporocarpien wurden von PATOUILLARD (1886) unter dem Namen *Ptychogaster aurantiacus* beschrieben. Dieser Name wurde von DE SEYNES (1888) in seiner grossen Arbeit über den Schwefelporling angenommen, während JAHN (1970) in seiner ausführlichen Beschreibung den Namen *Ceriomyces aurantiacus* gebraucht. STALPERS (1984) zieht aus nomenklatorischen Gründen den Namen *Sporotrichum versisporum* vor.

Die Chlamydosporocarpien von *Laetiporus sulphureus* sind kleiner und knolliger als die Basidiome und allseitig geschlossen, ohne Anzeichen eines röhrigen Hymenophors. Zuerst sind sie blass gelb, dann bekommen sie orangegelbe Flecken, werden allmählich gänzlich orangegelb und zuletzt zimtbraun. Das innere Geflecht ist erst hell ockerlich und wird mit der Zeit kaffeebraun und pulverig. Die Chlamydosporen werden durch Erosion der nicht pulverigen Kruste freigesetzt. Sie sind kugelig, messen 6-8 µm und zeigen eine glatte,



Figur 5.36: Chlamydosporocarpium *(Ptychogaster aurantiacus)* und aleurische Chlamydosporen *(Sporotrichum versisporum)* von *Laetiporus sulphureus*. Nach Patouillard 1886, 1887.

Figure 5.36: The chlamydosporocarpium *(Ptychogaster aurantiacus)* and aleuric chlamydospores *(Sporotrichum versisporum)* of the polypore fungus *Laetiporus sulphureus*.



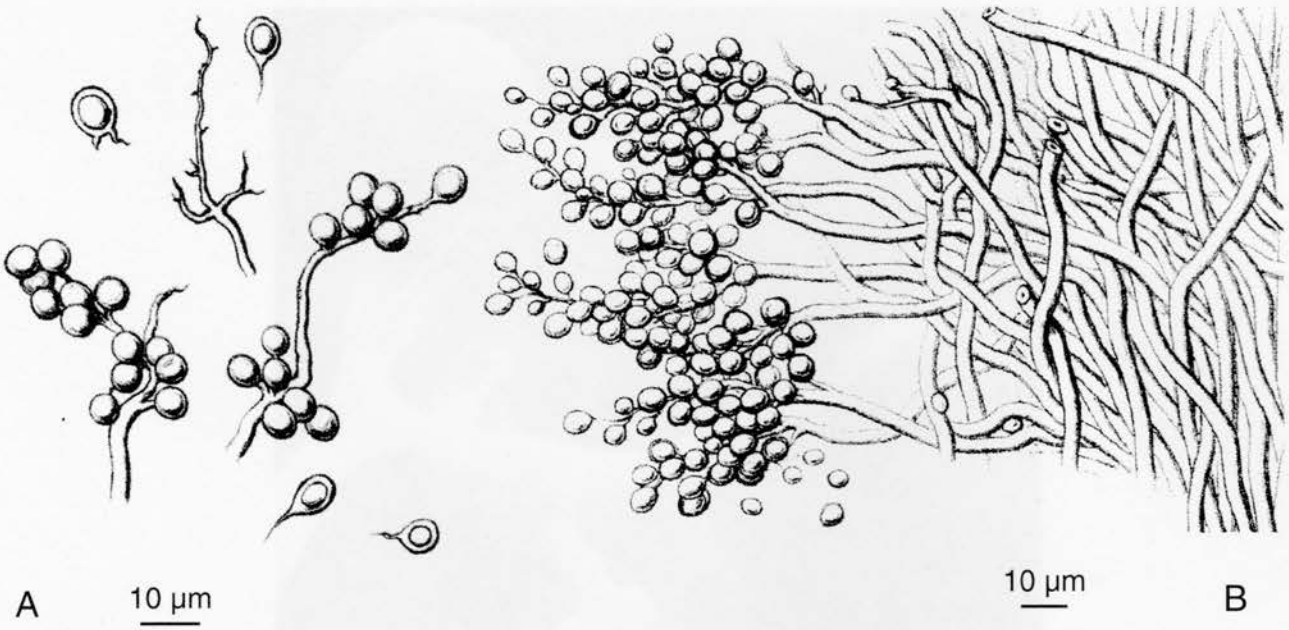
Figur 5.37: Aleurische Chlamydosporen des Schwefelporlings *Laetiporus sulphureus* in verschiedenen Stadien der Bildung und der Ablösung. Nach Stalpers 1984, leicht verändert.

Figure 5.37: Aleuric chlamydospores of the polypore fungus *Laetiporus sulphureus* in different stages of formation and liberation.

dicke, zweischichtige, erst farblose, dann blass ockerliche Wand. Sie tragen ein mehr oder weniger langes Stielchen, das aber oft nur bei starker Vergrösserung sichtbar wird. Dieses Stielchen ist der Rest der Trägerzelle der Chlamydospore, die sich aleurisch ablöst (Fig. 5.37). Die Chlamydosporen bilden sich nicht ausschliesslich terminal, man sieht sie bisweilen seitlich auf Hyphen aussprossen oder auf seitlichen Stielchen sitzen, oder sie treten in kurzen Ketten auf. Die Mutterzellwand liegt meist eng der Chlamydosporenwand an, doch gelegentlich ist ein deutlicher Zwischenraum zwischen den beiden Wänden sichtbar. Die beiden Wandschichten quellen stark in Schwefelsäure und werden dann besonders gut unterscheidbar.

Die Chlamydosporen des Schwefelporlinges keimen nach einem "längeren Aufenthalt in sterilem Zuckerwasser" durch Platzen der Mutterzellwand (DE SEYNES 1888: 33), wahrscheinlich hervorgerufen durch starkes isodiametrisches Wachstum. Dann wächst die Spore unter Abbau ihrer Wand weiter stark kugelig an und keimt schliesslich mit einer Hyphe.

Abortiporus biennis – Anamorph: *Ptychogaster alveolatus, Ptychogaster lindtneri, Ceriomyces terrestris.* - DE SEYNES (1888) hat diesen Porling, sein Anamorph-Stadium und sein Mitosporen führendes Mycelium *("Fibrillaria subterranea")* vergleichend untersucht und gezeigt, dass es sich bei allen drei Formen um den gleichen Pilz handelt. Da die Zellwand der Trägerzelle der Mitosporen aufgelöst wird und zudem keine selbständige Mutterzellwand vorhanden ist, handelt es sich um Aleurien (aleurische Chlamydosporen).



Figur 5.38: **A**: Freie Aleurien und Hyphen mit seitlichen Aleurien in Basidiomen von *Abortiporus biennis*. **B**: Traubig angeordnete Aleurien ragen in das Röhrenlumen eines jungen Fruchtkörpers hinein. Nach De Seynes 1888.

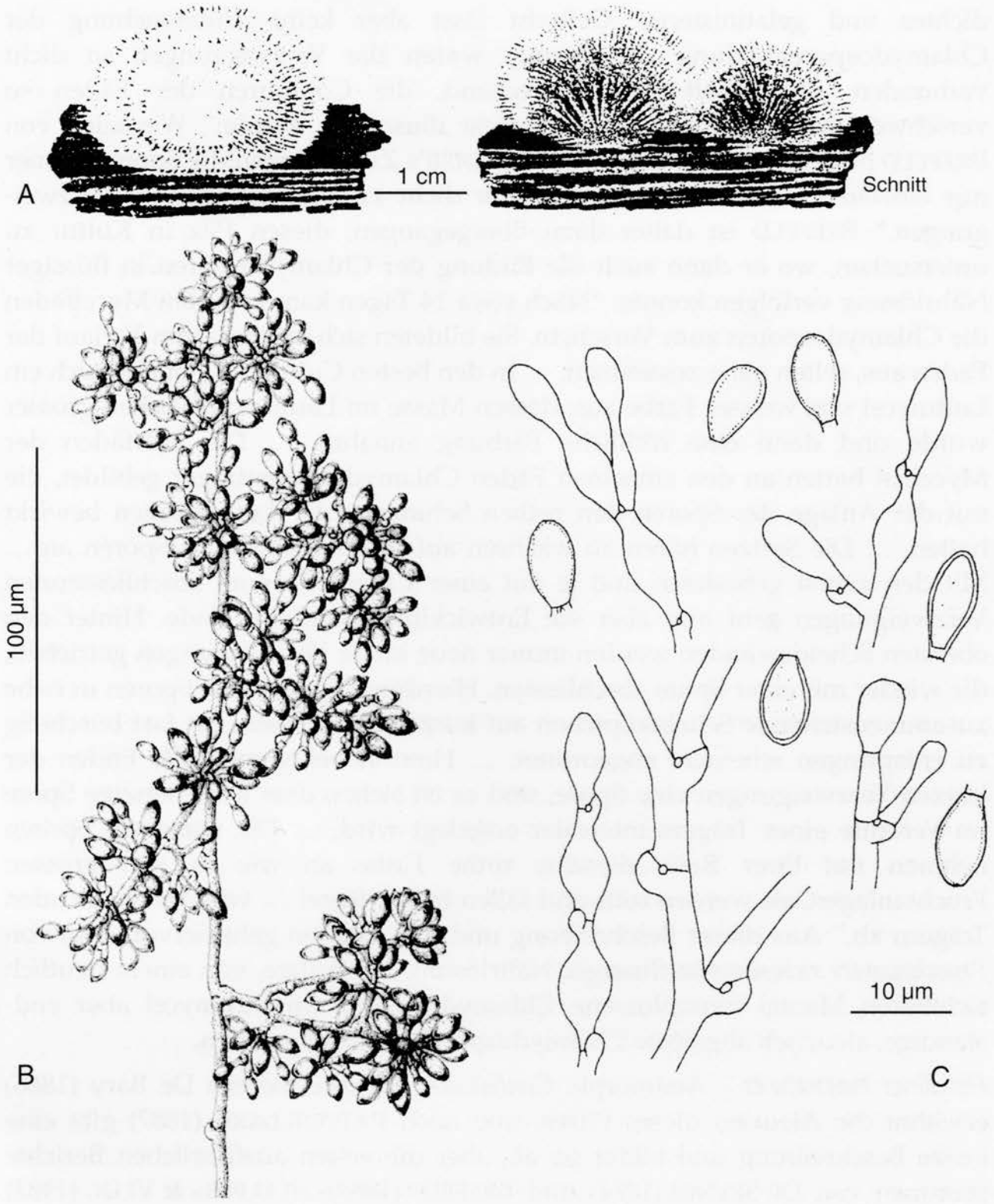
Figure 5.38: **A**: Free aleuria and hyphae with lateral aleuria in the context of a basidiome of *Abortiporus biennis*. **B**: Grapes of aleuria lining the wall of a tube of a young hymenophore.

Die Aleurien sind in der basalen Fruchtkörpertrama oft sehr reichlich, meist scharenweise vorhanden (Fig. 5.38). Sie entstehen endständig und einzeln in kleinen, sackartigen Ausstülpungen der Hyphen, brechen aber bald ab und scheinen frei in der Trama zu liegen. Sie sind sehr klein, nur 4-7 µm lang. Ihre Wand ist schwach bis deutlich verdickt, leicht gelblich, schwach cyanophil, inamyloid, bleibt in Chlorzinkjod gelblich, in Kongorot deutlich gefärbt. Das Vorkommen von Aleurien bei diesem Pilz wurde auch von PILAT (1936), DONK (1974) und RYVARDEN (1976) bestätigt, und JAHN (1979: 128) schreibt "Die Neigung zur Chlamydosporenbildung ist ungeheuer."

Ptychogaster rubescens — Teleomorph unsicher bekannt; mindestens drei Porlingsarten und ein Krustenpilz wurden in Betracht gezogen (DAVIDSON & al. 1946; FIDALGO 1958; VON ARX 1973; PILAT 1936; STALPERS 1978; Nach einer brieflichen Mitteilung von STALPERS 1997 vielleicht eine *Tyromyces*-Art).

Das weissliche bis zart rosa gefärbte, abstehend fein behaarte Chlamydosporocarpium wurde 1887 von BOUDIER als *Ptychogaster rubescens* beschrieben und mitsamt seinen Chlamydosporen abgebildet, und bereits 1889 hat BREFELD diesen Pilz anhand von reichlichem Frischmaterial neu untersucht. Da BREFELD jedoch die Basidienfruchtform nicht kannte, ordnete er diesen Pilz nur mit einem Fragezeichnen seiner Gattung *Oligoporus* zu, aber er zweifelte nicht daran, dass es sich um einen Porling handle.

Die von (BREFELD 1889: 137) untersuchten Chlamydosporocarpien haben die Grösse von einer Haselnuss bis zu einer Walnuss und sind dunkel rotbraun. Ihr



Figur 5.39: *Ptychogaster rubescens*, Anamorph-Stadium eines nicht eindeutig identifizierten Hymenomyceten. **A**: Chlamydosporocarpien, nach Boudier 1887. **B**: Traubig angeordnete Aleurien in Mycelkultur, nach Brefeld 1889. **C**: Bildung aleurischer und interkalarer Chlamydosporen in Kulturen, nach von Arx 1973.

Figure 5.39: *Ptychogaster rubescens*, the anamorph of an unidentified hymenomycete. **A**: Chlamydosporocarps, from Boudier 1887. **B**: Aleuria formed in mycelial cultures, from Brefeld 1889. **C**: Formation of aleuric and intercalary chlamydospores in mycelial cultures, from von Arx 1973.

dichtes und gelatinisiertes Geflecht lässt aber keine Untersuchung der Chlamydosporenbildung zu: "Immer waren die Verzweigungen so dicht verbunden, der Inhalt so lichtbrechend, die Contouren der Fäden so verschwommen, dass jede klare Einsicht illusorisch wurde." Wie auch von BREFELD notiert wurde sitzen nach "BOUDIER's Zeichnungen die Sporen immer nur einzeln an den Enden kurzer, aber dicht zusammenstehender Verzweigungen." BREFELD ist daher dazu übergegangen, diesen Pilz in Kultur zu untersuchen, wo er dann auch die Bildung der Chlamydosporen in flüssiger Nährlösung verfolgen konnte. "Nach etwa 14 Tagen kamen in den Mycelfäden die Chlamydosporen zum Vorschein. Sie bildeten sich intercalar im Verlauf der Fäden aus, selten nahe zusammen. ... In den besten Culturen ... bildete sich ein Luftmycel von weisser Farbe aus, dessen Masse im Laufe von Wochen grösser wurde und dann eine röthliche Färbung annahm. ... Die Luftfäden der Mycelien hatten an den einzelnen Fäden Chlamydosporenträger gebildet, die mit der Anlage der Sporen den rothen Schimmer der Luftmycelien bewirkt hatten. ... Die Spitzen hören zu wachsen auf und schwellen zu Sporen an ... Mit den zuerst gebildeten und je mit einer Chlamydospore abschliessenden Verzweigungen geht nun aber die Entwicklung selten zu Ende. Hinter den obersten Scheidewänden werden immer neue kurze Verzweigungen getrieben, die wieder mit einer Spore abschliessen. Hierdurch werden die Sporen in nahe zusammenstehende Scheinköpfchen auf kurzen Seitenästen, die fast büschelig zu entspringen scheinen, angeordnet. ... Hiermit bekommen alle Enden der kurzen Verzweigungen eine Spore, und es ist sicher, dass keine einzige Spore im Verlaufe eines Trägers intercalar angelegt wird. ... Die einzelnen Sporen nehmen mit ihrer Reife dieselbe rothe Farbe an wie in den grossen Fruchtanlagen, sie werden roth und fallen in der Regel ... von den welkenden Trägern ab." Aus dieser Beschreibung und den Figuren geht hervor, dass von *Ptyochogaster rubescens* in flüssiger Nährlösung interkalare, von einem deutlich sichtbaren Mantel umschlossene Chlamydosporen, im Luftmycel aber endständige, aleurisch abgelöste Chlamydosporen angelegt werden.

Fistulina hepatica – Anamorph: *Confistulina hepatica*. Bereits De Bary (1866) erwähnt die Aleurien dieses Pilzes, und auch PATOUILLARD (1887) gibt eine kurze Beschreibung und bildet sie ab, aber die ersten ausführlichen Berichte stammen von DE SEYNES (1874) und BREFELD (1889). STALPERS & VLUG (1983) haben die Entwicklung der Mitosporen neu untersucht. Diese Autoren unterscheiden Chlamydosporen und Blastosporen. Letztere entsprechen den Aleurien im Sinne dieses Buches, sind also Chlamydosporen im weiteren Sinn. Sie werden sowohl terminal als auch interkalar gebildet.

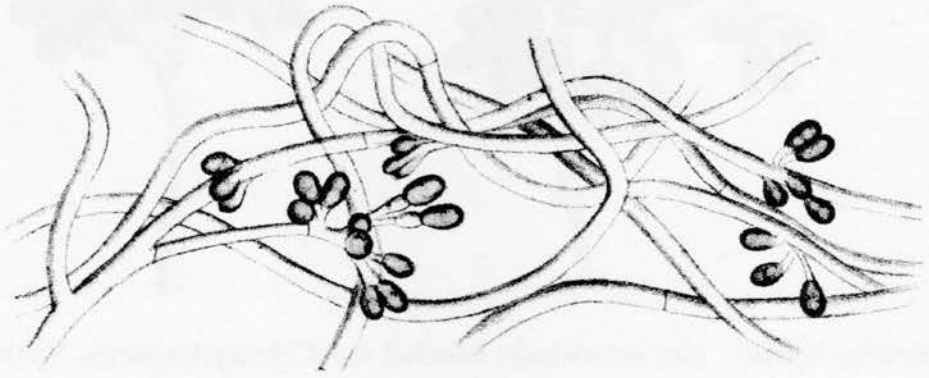
Die Chlamydosporen sind kleine Zellen mit deutlich verdickter, ziegelfarbiger bis lachsroter Wand. Sie messen etwa 7-9 x 4-6 µm und sind von ziemlich veränderlicher Form, doch meist mehr oder weniger eiförmig und am

schmaleren Ende etwas abgestutzt. Nach ihrer Bildung lösen sie sich ab. MAIRE (1902) hat gezeigt, dass sie zweikernig sind (Fig. 5.41)

Die Chlamydosporen von *Fistulina hepatica* werden sowohl im Innern der gelatinösen Trama des Fruchtkörpers, als auch in mikroskopisch kleinen, auf der Oberseite des Fruchtkörpers sitzenden Näpfchen gebildet, die an die viel grösseren Chlamydosporocarpien von *Licrostroma subgiganteum* erinnern. Zur Bildung der Chlamydosporen teilt sich die Hyphe, und jede Zelle schwillt terminal an. Dann bildet sich die innere Wand, deren Entstehung nur als Verdickung der Mutterzellwand sichtbar wird.

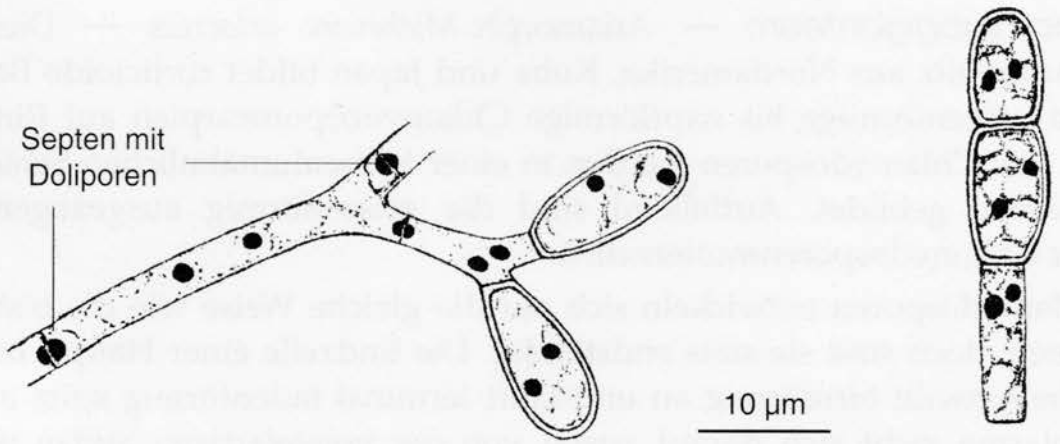
Das Mycelium von *Fistulina hepatica* wächst gut auf gewöhnlichen Nährböden im Laboratorium und bildet reichlich Chlamydosporen. Diese sind denjenigen der Fruchtkörper gleich. Ihre Wand ist bei Reife stark cyanophil.

Die Chlamydosporen keimen nur schwer. Nach mehrwöchiger Inkubation in "sehr verdünnter Zuckerlösung" konnte DE SEYNES (1874: 39) beobachten,



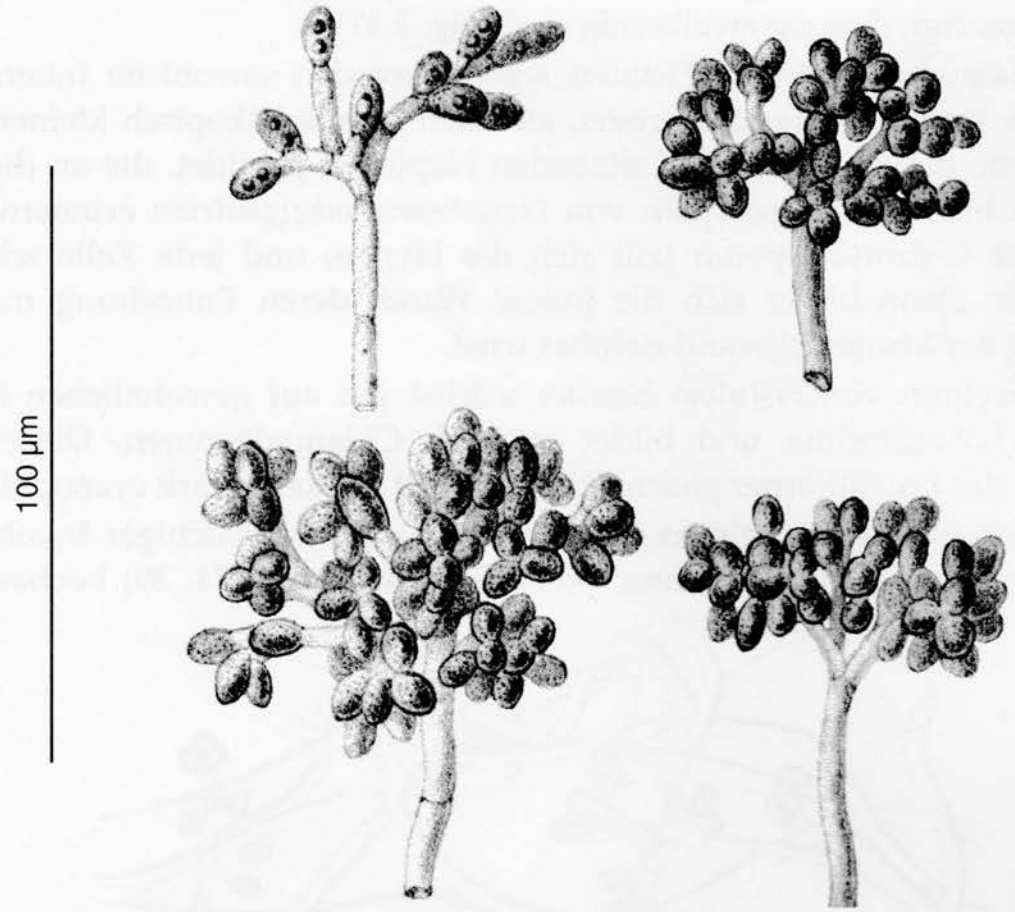
Figur 5.40: Chlamydosporen im gelatinösen Fruchtkörpergeflecht von *Fistulina hepatica*. Nach De Seynes 1874.

Figure 5.40: Chlamydospores in the gelatinous fruit body context of *Fistulina hepatica*.



Figur 5.41: *Fistulina hepatica*, Haematoxylin-Färbung. Die Chlamydosporen und die Hyphenzellen sind zweikernig. Nach Maire 1902.

Figure 5.41: *Fistulina hepatica*, hematoxylin staining. The hyphal cells and the chlamydospores are binucleate.

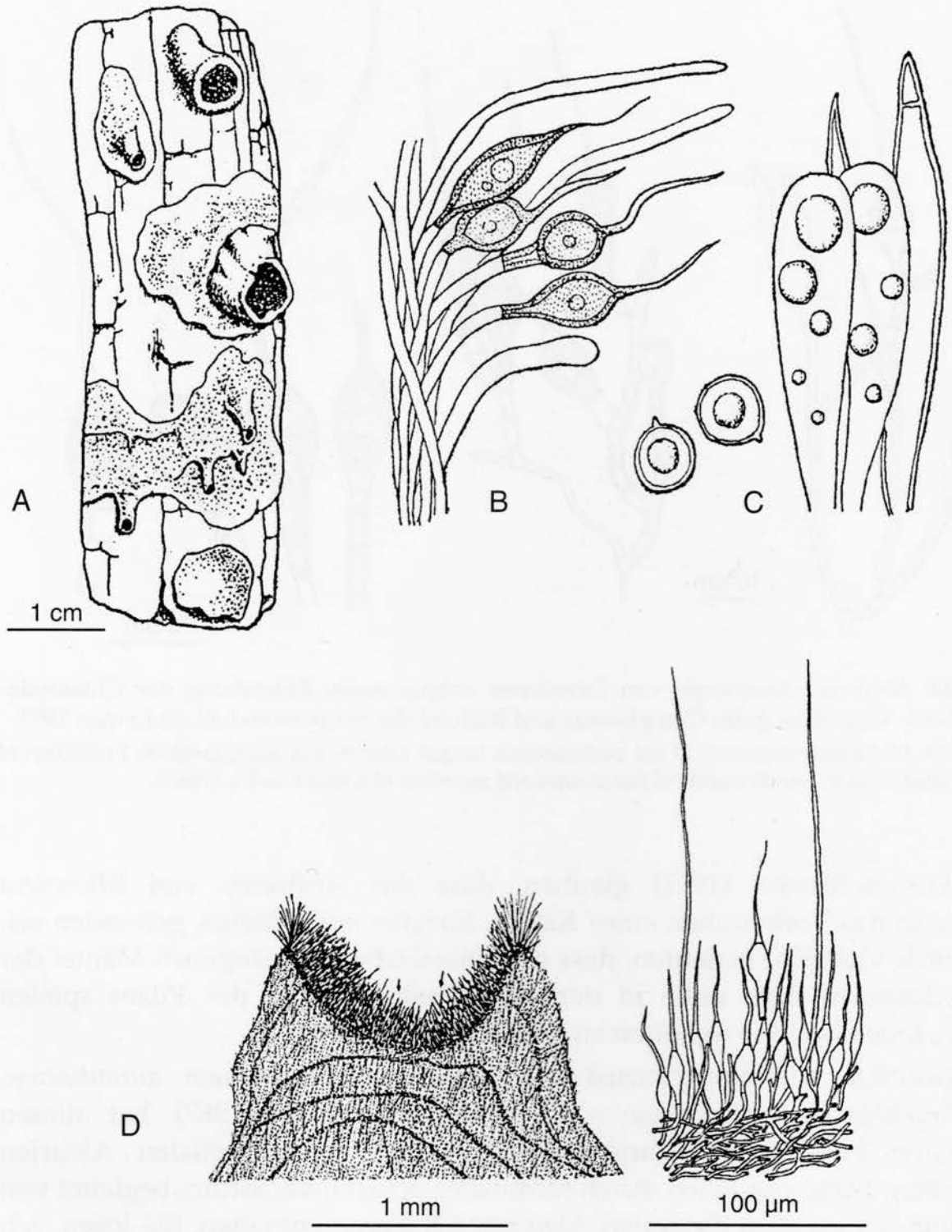


Figur 5.42: *Fistulina hepatica.* Gut entwickelte Büschel von Chlamydosporen. Nach Brefeld 1889.
Figure 5.42: *Fistulina hepatica.* Well developed clusters of chlamydospores.

wie die innere Wand beträchtlich schwillt und die Mutterzellwand sprengt. Die Chlamydospore wird kugelig und keimt mit einer, seltener mit zwei Hyphen.

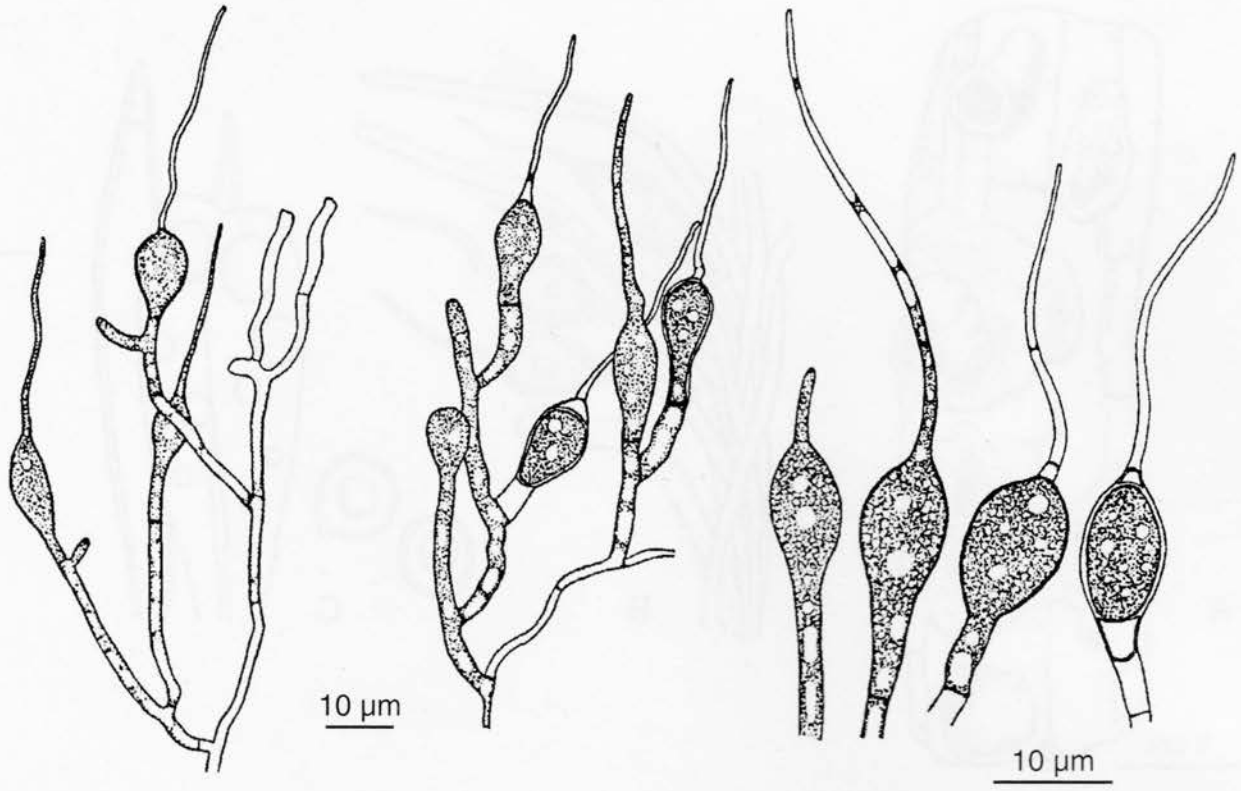
Licrostroma subgiganteum — Anamorph: *Michenera artocreas* — Dieser seltene Krustenpilz aus Nordamerika, Kuba und Japan bildet corticioide Basidiome und röhrenförmige bis napfförmige Chlamydosporocarpien auf Rinde (Fig. 5.43). Die Chlamydosporen werden in einer hymeniumähnlichen Schicht in den Näpfen gebildet. Auffallend sind die geisselförmig ausgezogenen Spitzen der Chlamydosporenmutterzellen.

Die Chlamydosporen entwickeln sich auf die gleiche Weise wie die bisher besprochenen, doch sind sie stets endständig. Die Endzelle einer Haupt- oder Seitenhyphe schwillt birnförmig an und läuft terminal fadenförmig spitz aus. Das Cytoplasma zieht sich darauf zuerst von der geisselartigen Spitze und dann vom dickeren Basalteil der Endzelle zurück und verdichtet sich im birnförmigen Teil. Danach wird innerhalb der Mutterzelle die neue Sporenwand abgeschieden und leicht verdickt. Schliesslich bricht die Chlamydospore von ihrer Basis ab.



Figur 5.43: *Michenera artocreas,* das wahrscheinliche Anamorphstadium des Krustenpilzes *Licrostroma subgiganteum.* **A**: Flächige Basidiome und napfförmige Chlamydosporocarpien. **B**: Chlamydosporen mit geisselförmig ausgezogenem Mantel, **C**: Sporen, junge Basidien und Cystiden aus den flächigen Basidiomen, nach Patouillard 1900. **D**: Schnitt durch ein Chlamydosporocarpium und Ausschnitt aus der Schicht der Chlamydosporen, nach Lyman 1907.

Figure 5.43: *Michenera artocreas,* the probable anamorph of *Licrostroma subgiganteum.* **A**: resupinate basidiome. **B**: Chlamydospores from the cupulate Chlamydosporocarps, with flagellum-like mantle. **C**: Spores, young basidia and cystidia from the basidiome. **D**: Section through a chlamydosporocarpium. At left the layer of chlamydospores in higher magnification.



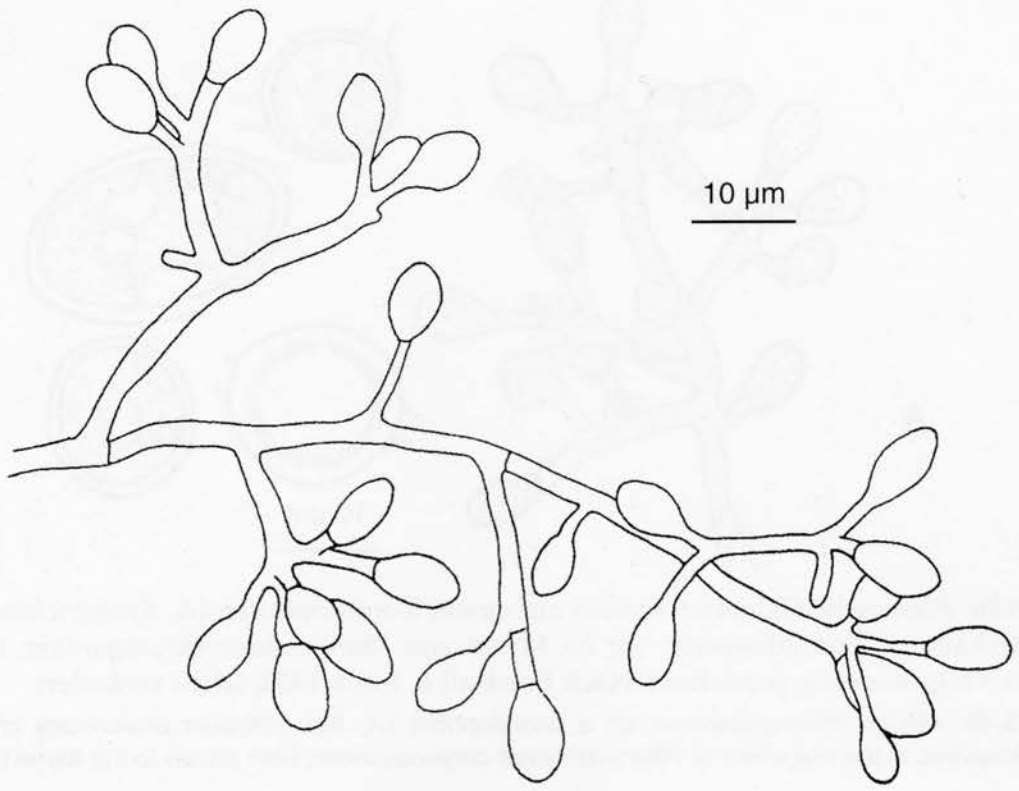
Figur 5.44: *Michenera*-Anamorph von *Licrostroma subgiganteum*. Entstehung der Chlamydosporen durch Verdichtung des Cytoplasmas und Bildung der Sporenwand. Nach Lyman 1907.

Figure 5.44: *Michenera*-anamorph of the corticiaceous fungus *Licrostroma subgiganteum*. Formation of the chlamydospores by condensation of the plasma and secretion of a spore wall is shown.

PARBERY & RUMBA (1991) glauben, dass das Auftreten von *Michenera artocreas* an das Vorkommen eines Käfers, *Scolytus multistriatus*, gebunden sei. Dies würde vielleicht bedeuten, dass die geisselartig ausgezogenen Mäntel der Chlamydosporen eine Rolle in der Verbreitungsbiologie des Pilzes spielen könnten, indem sie das Anheften an die Käfer erleichtern.

Pycnoporellus metamorphosus — Anamorph: *Sporotrichum aurantiacum*, nicht *Ptychogaster aurantiacus*. - STALPERS (1978, 1984, 1987) hat diesen resupinaten Porling in Kultur untersucht und die mycelialen Aleurien beschrieben. Diese entstehen durch terminales Schwellwachstum, begleitet von Kernteilungen, so dass die reifen Aleurien 6-8 Kerne enthalten. Sie lösen sich aleurisch rhexolytisch ab. Wegen des Schwellwachstums nennt STALPERS diese Mitosporen Blastosporen (nicht im Sinne dieses Buches) und unterscheidet sie von den interkalaren Chlamydosporen, die im gleichen Mycel auftreten.

Phanerochaete chrysosporium — Anamorph: *Sporotrichum pruinosum*. BURDSALL & ESLYN (1974) haben von diesem amerikanischen Krustenpilz in Kulturen zwei verschiedene Chlamydosporentypen erhalten (Fig. 5.46). In mycelialen Hyphen bildeten sich bis 60 µm grosse, interkalare Chlamydosporen, während aufrechte, verzweigte Konidienträger endständige, 5-10 µm



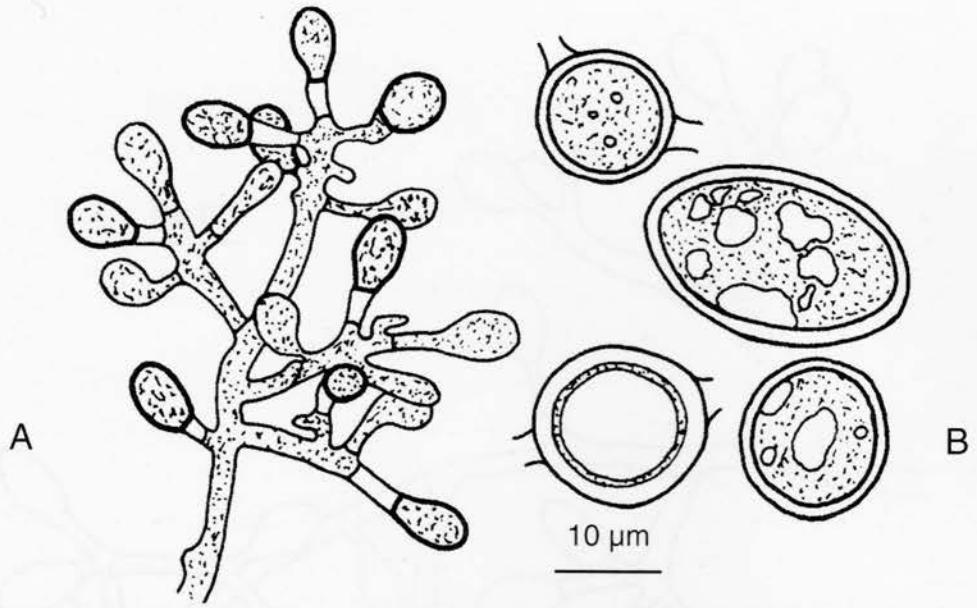
Figur 5.45: Myceliale, aleurische Chlamydosporen von *Sporotrichum aurantiacum* (Anamorph-Stadium des resupinaten Porlinges *Pycnoporellus metamorphosus*). Nach Stalpers 1978.

Figure 5.45: Aleuric chlamydospores in a mycelial culture of *Sporotrichum aurantiacum*, the anamorph of the resupinate polypore fungus *Pycnoporellus metamorphosus*.

lange Aleurien tragen. Diese werden zur Anamorphgattung *Sporotrichum* oder *Chrysosporium* gezählt.

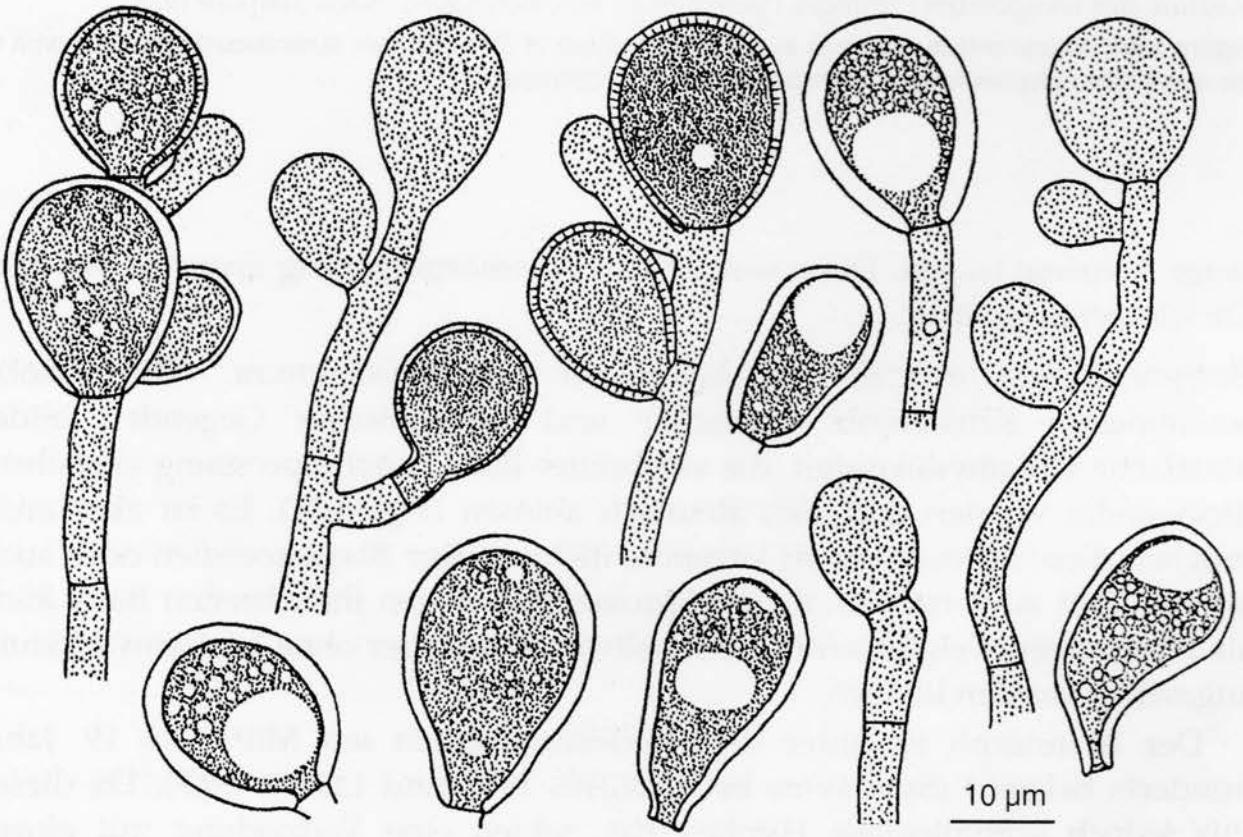
Botryobasidium croceum — Anamorph: *Allescheriella crocea*. - Dieser holzbewohnende Krustenpilz tropischer und subtropischer Gegenden bildet **blastische Chlamydosporen**, die aus breiter Basis durch Sprossung entstehen, dickwandig werden und sich aleurisch ablösen (Fig. 5.47). Es ist aber auch möglich diese Mitosporen als sitzende, dickwandige Blastokonidien oder auch als Aleurien zu verstehen, da die Sprosszellen wegen ihrer breiten Basis auch als Hyphenverzweigungen mit Schwellwachstum aber ohne Längenwachstum angesehen werden können.

Der Anamorph ist unter verschiedenen Namen seit Mitte des 19. Jahrhunderts bekannt (Synonyme bei HUGHES 1951 und LENTZ 1967). Da dieser Pilz jedoch schnallenlose Hyphen hat, schien eine Verbindung mit einem Basidiomyceten eher unsicher. Erst LENTZ (1967) hat Material gefunden, das neben den Mitosporen auch Basidien zeigte, und das erlaubte, *Allescheriella crocea* auf einen Basidiomyceten zurückzuführen.



Figur. 5.46: Aleurische Chlamydosporen auf einem Konidiophoren (A, *Sporotrichum pruinosum*) und interkalare Chlamydosporen (B) im Mycel von *Phanerochaete chrysosporium*, beide in der gleichen Vergrösserung gezeichnet. Nach Burdsall & Eslyn 1974, leicht verändert.

Figure 5.46: Aleuric chlamydospores on a conidiophore (A, *Sporotrichum pruinosum*) and intercalary chlamydospores in the mycelium of *Phanerochaete chrysosporium*, both drawn to the same magnification.



Figur 5.47: *Allescheriella crocea*, der Anamorph des Krustenpilzes *Botryobasidium croceum* mit blastischen Chlamydosporen. Nach Lentz 1967, verändert.

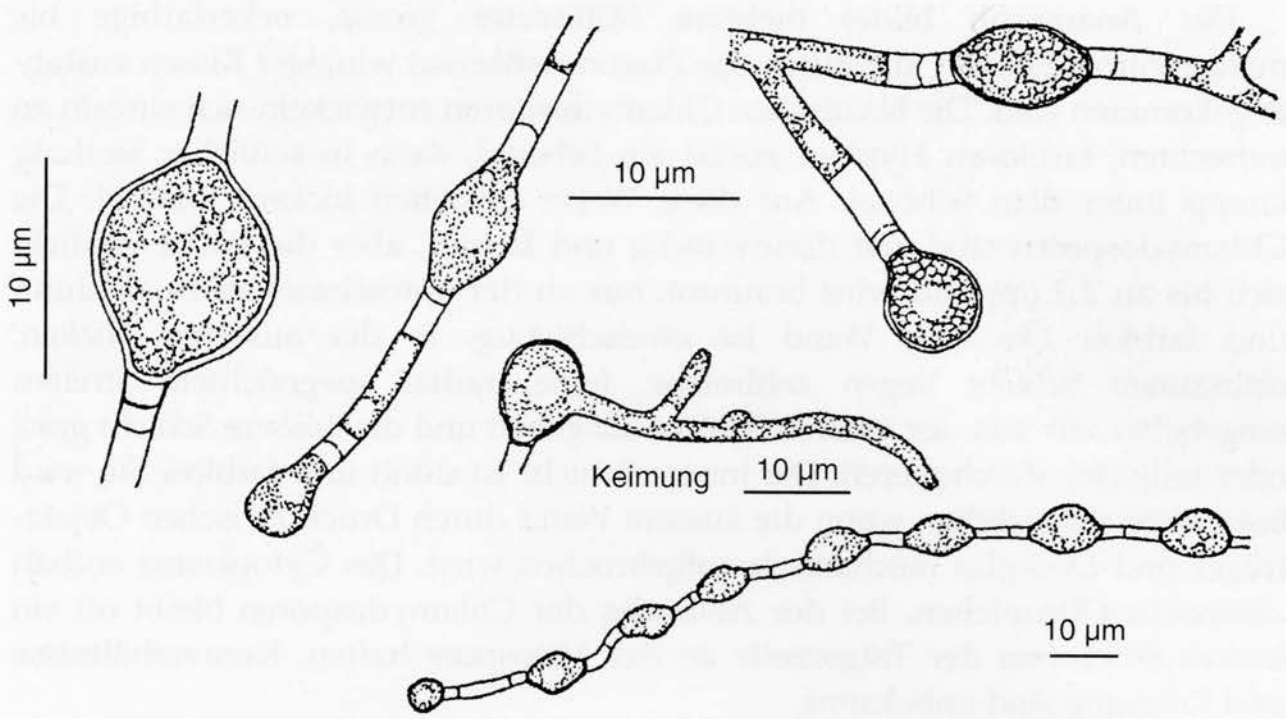
Figure 5.47: *Allescheriella* state of *Botryobasidium croceum* with blastic chlamydospores.

Der Anamorph bildet mehrere Millimeter grosse, ockerfarbige bis mahagonirote Flecken, die durch das Zusammenfliessen winziger Kissen zustandegekommen sind. Die blastischen Chlamydosporen entwickeln sich einzeln an aufrechten, farblosen Hyphen zuerst am Scheitel, dann in seitlicher Stellung knapp unter dem Scheitel. Auf diese Weise entstehen lockere Büschel. Die Chlamydosporen sind erst dünnwandig und farblos, aber die Wand verdickt sich bis zu 2,3 µm und wird braunrot, nur an der Sprossbasis bleibt sie dünn und farblos. Die reife Wand ist zweischichtig. In der äusseren, dicken, rotbraunen Schicht liegen zahlreiche, feine, radial ausgerichtete Streifen eingebettet, die von der inneren Schicht ausgehen und die äussere Schicht ganz oder teilweise durchqueren. Die innere Schicht ist dünn und farblos. Sie wird besonders gut sichtbar, wenn die äussere Wand durch Druck zwischen Objektträger und Deckglas mechanisch aufgebrochen wird. Das Cytoplasma enthält zahlreiche Öltröpfchen. Bei der Ablösung der Chlamydosporen bleibt oft ein kurzes Stückchen der Trägerzelle an der Mitospore haften. Kernverhältnisse und Keimung sind unbekannt.

Im Gegensatz zu den echten Chlamydosporen wird bei *Allescheriella crocea* nicht die innere Mitosporenwand, sondern die äussere verdickt. Zusammen mit der blastischen Entstehung ergibt sich dadurch eine Chlamydospore, die vom ursprünglichen Begriff weit entfernt ist und die vielleicht besser als Blastokonidie verstanden wird. Diese Auffassung wird durch die Tatsache unterstützt, dass einige *Botryobasidium*-Arten unzweifelhafte, gestielte Blastokonidien bilden, die nicht als Chlamydosporen angesehen werden können, da ihre Wand nicht verdickt ist.

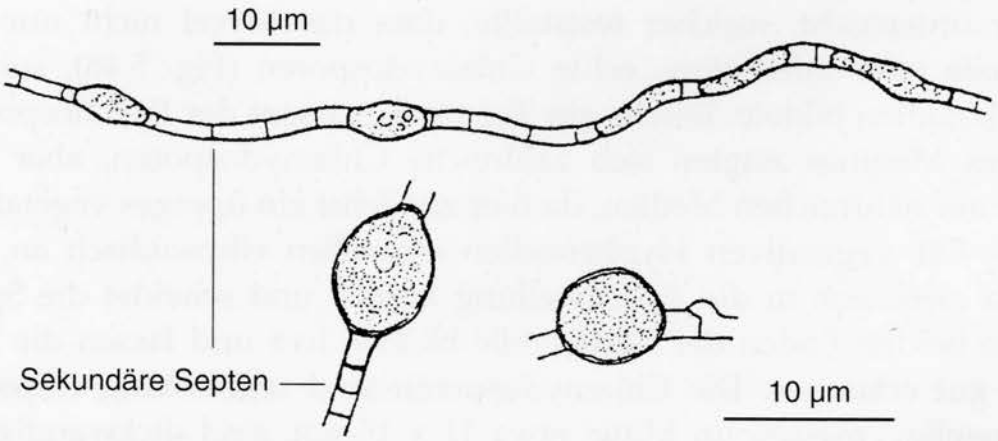
Dichostereum effuscatum — Dieser Krustenpilz wurde von LYMAN (1907) in Kultur untersucht, welcher feststellte, dass das Mycel nicht nur zahlreiche terminale oder interkalare, echte Chlamydosporen (Fig. 5.48), sondern auch Blastokonidien bildete. Bereits ein Tag nach Aussaat der Basidiosporen auf ein mageres Medium zeigten sich zahlreiche Chlamydosporen, aber es dauerte länger auf nährreichen Medien, da hier zunächst ein üppiges vegetatives Mycel wuchs. Die vegetativen Hyphenzellen schwellen ellipsoidisch an, das Cytoplasma zieht sich in die Anschwellung zurück und scheidet die Sporenwand ab. Die beiden Enden der Mutterzelle bleiben leer und lassen die Mutterzellwand gut erkennen. Die Chlamydosporen sind regelmässig ellipsoidisch bis fast kugelig, messen im Mittel etwa 11 x 13 µm, sind dickwandig, glatt und farblos. Sie keimen rasch und mit grosser Regelmässigkeit nach 18-24 h mit einer bis zwei Keimhyphen. Diese tragen Schnallen, so dass angenommen werden kann, dass die Chlamydosporen zweikernig sind.

Lentinus tigrinus — LYMAN (1907) hat in Mycelkulturen der gastroiden Form dieses Hutpilzes *("Lentodium squamulosum")* zahlreiche echte Chlamydosporen gefunden. In seinen Zeichnungen hat er entlang einer einzigen Hyphe die



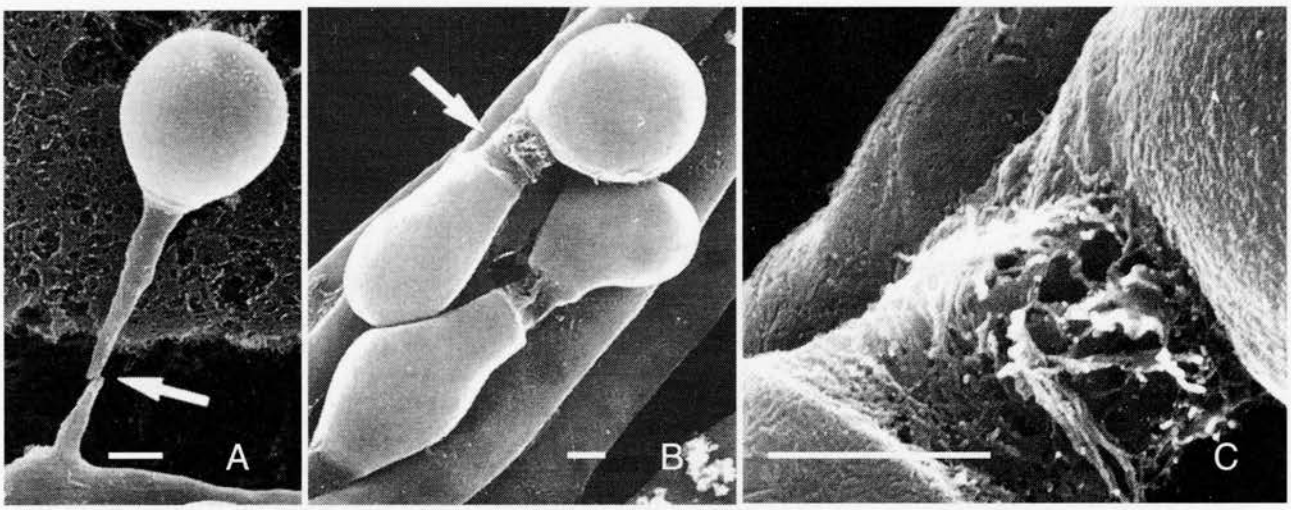
Figur 5.48: Echte Chlamydosporen im Mycelium von *Dichostereum effuscatum*. Nach Lyman 1907, als *Corticium effuscatum*.

Figure 5.48: True chlamydospores in the mycelium of *Dichostereum effuscatum*, one chlamydospore germinates ("Keimung").



Figur 5.49: Interkalare Chlamydosporen in Mycelkulturen von *Lentinus tigrinus*. Die sekundären Septen wurden bei der Verdichtung des Cytoplasmas nacheinander angelegt. Nach Lyman 1907, als *Lentodium squamulosum*, leicht verändert.

Figure 5.49: Intercalary chlamydospores in a culture of *Lentinus tigrinus*. The secondary septa have been laid down one after the other during the condensation of the cytoplasm.



Figur 5.50: Aleurische Chlamydosporen in einer Mycelkultur von *Lentinus tigrinus*, in A durch Bruch, in B durch Auflösung der Hyphenwand abgelöst. C ist ein Ausschnitt aus B. Strichmarke = 1 µm. Nach Tsuneda & al, 1992, verändert.

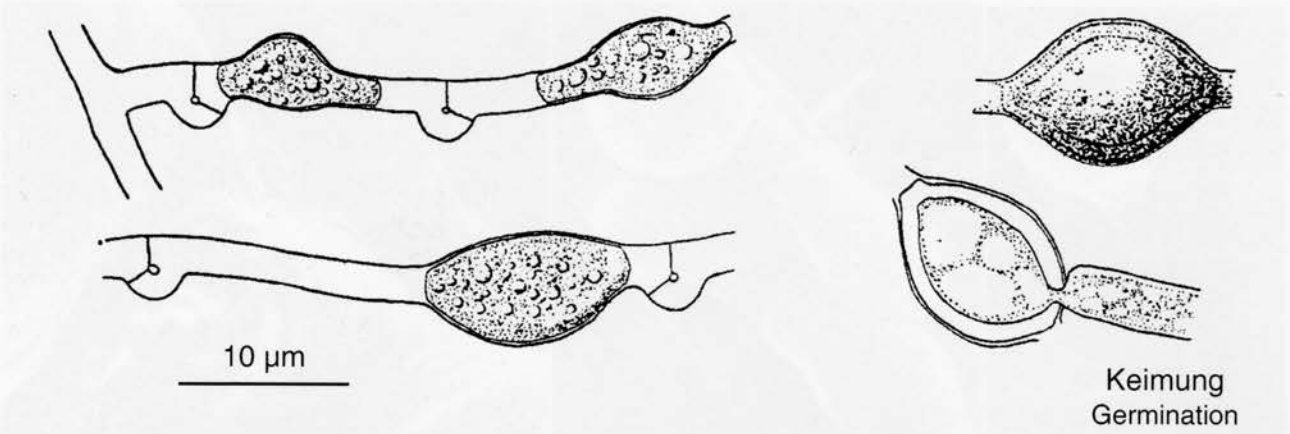
Figure 5.50: Aleuric chlamydospores in a culture of *Lentinus tigrinus*. In A the spore is mechanically broken off, in B it is liberated by lysis of the cell wall. C is a detail from B. Scale bars = 1 µm.

Entwicklung der vegetativen Hyphenzellen zu Chlamydosporen festgehalten (Fig. 5.49). TSUNEDA & al. (1992) fanden in zweiwöchigen Kulturen der normalen lamellentragenden Form dieses Pilzes nicht nur zahlreiche interkalare Chlamydosporen, sondern auch terminale Aleurien. Diese entwickelten sich sowohl auf normalen vegetativen Hyphen, als auch auf viel dünneren, aleuriogenen Hyphen. Durch Autolyse oder durch Bruch der aleuriogenen Hyphe wurden die Aleurien freigesetzt. (Fig. 5.50). Etwa ein Fünftel dieser Chlamydosporen waren keimfähig. Auf PDA-Agar wuchsen die Keimhyphen zu vegetativen Hyphen aus, auf Wasseragar bildeten sie sofort wieder aleuriogene Hyphen mit endständigen, aleurischen Chlamydosporen.

Rhodotus palmatus — Dieser seltene und auffallende Lamellenpilz wurde von DOGUET (1956) in Kultur untersucht. Das postsomatogame, Schnallen tragende Mycel bildet nach der bereits beschriebenen Weise durch Plasmaverdichtung und Anlage einer neuen Zellwand zahlreiche Chlamydosporen. Die Mutterzellwand ist beständig und an beiden Enden gut sichtbar (Fig. 5.51). Auch MILLER (1971b) erwähnt die Chlamydosporen dieses Pilzes.

Volvariella volvacea — Dieser kommerziell angebaute Blätterpilz zeigt sehr ungewöhnliche Chlamydosporen, für die hier die Bezeichnung **Blastokyste** vorgeschlagen wird. CHANG (1969) und HEINEMANN (1975) fanden in Mycelkulturen nach 1-2 Wochen zahlreiche blastisch entstandene, vielkernige, braunwandige Chlamydosporen, die seitlich auf leeren Hyphen sitzen.

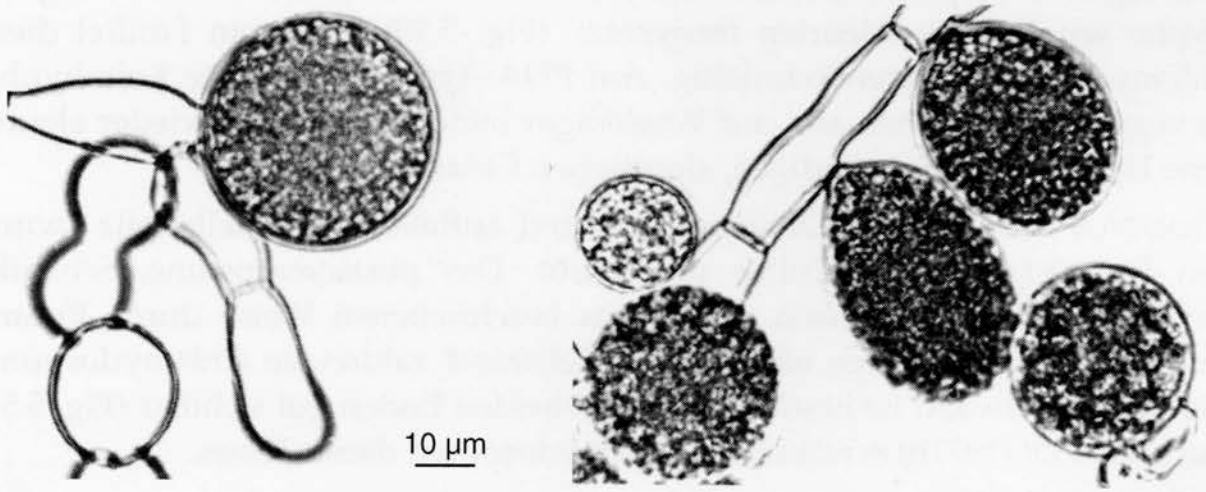
Die Wand der Blastokyste ist 2-4 µm dick, färbt sich mit Kresylblau orthochromatisch, bleibt in Baumwollblau ungefärbt und ist inamyloid. Der Inhalt färbt sich stark mit Sudanschwarz und ist deshalb wahrscheinlich stark



Figur 5.51: Myceliale Chlamydosporen in Kulturen des Blätterpilzes *Rhodotus palmatus*. Nach Doguet 1956, leicht verändert. Die keimende Chlamydospore lässt den dünnen Mantel über der dicken Sporenwand klar erkennen.

Figure 5.51: Mycelial chlamydospores in cultures of the agaric *Rhodotus palmatus*. One chlamydospore is germinating, clearly showing the thick spore wall and the thin mantle.

fetthaltig. Da die Blastokysten meist einzeln auf optisch leeren Hyphen entstehen, ist es wahrscheinlich, dass der gesamte Hyphenzellinhalt in die Sprosszelle übertritt, wo er sich verdichtet und dann Lipide ausscheidet. Diese blastische Kystenbildung weicht beträchtlich vom ursprünglichen Modell der Chlamydospore ab und verdient eine eigene Bezeichnung. Die Blastokysten keimen nur sehr schlecht in künstlicher Kultur, was wiederum auf ihre Kystennatur hinweist.



Figur 5.52: Blastokysten (blastische Chlamydosporen mit vollständigem Cytoplasma-Übertritt) in Mycelkulturen des Blätterpilzes *Volvariella volvacea* entstehen durch Sprossung direkt aus den leicht dickwandigen Hyphen. Der gesamte Zellinhalt tritt in die Kyste über. Nach Heinemann 1975, stark verändert.

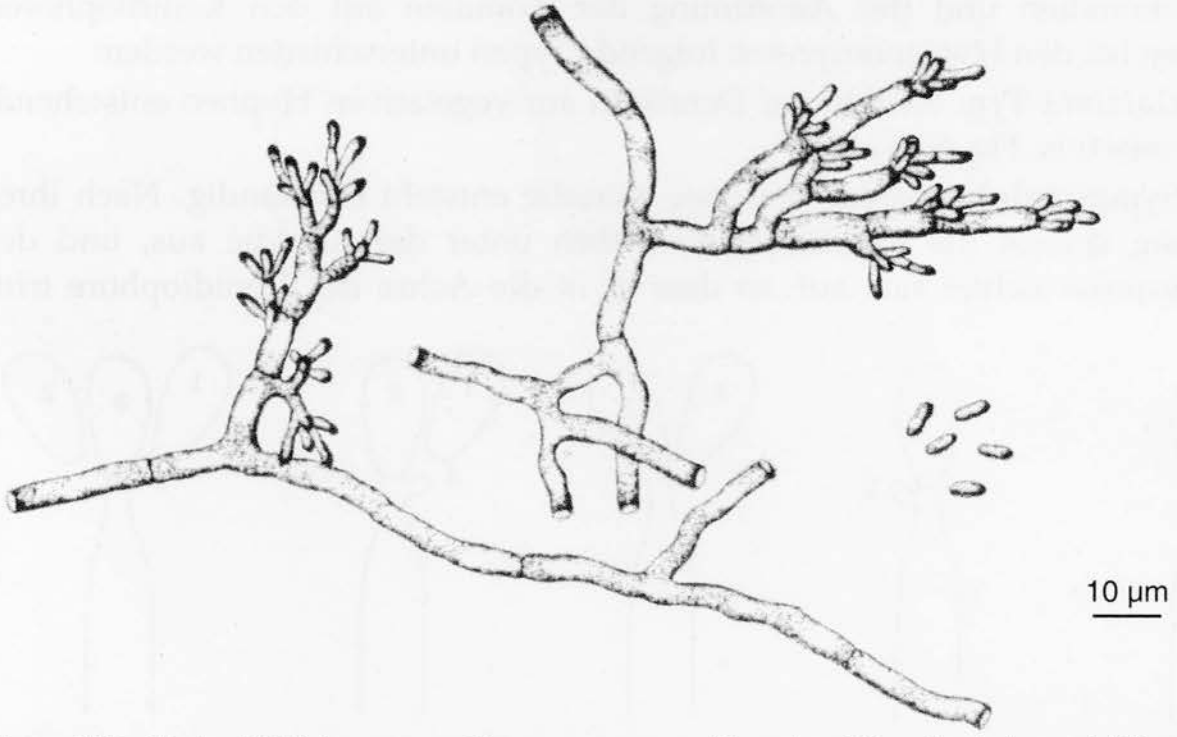
Figure 5.52: Blastocysts (blastic chlamydospores receiving all the cytoplasm from the mother cell) in mycelial cultures of the agaric *Volvariella volvacea* are sessile on the slightly thick-walled hyphae.

BLASTISCHE MITOSPOREN

Die blastischen Mitosporen (Blastokonidien) entstehen durch Sprossung an Hyphenzellen oder an speziellen Konidiophoren. Viele Blastokonidien (im Sinne dieses Buches) entstehen auf kleinen **Dentikeln** ("Zähnchen" oder Stielchen), die aus der konidiogenen Zelle aussprossen. Diese sind zuerst papillenförmig, spitzen sich dann zu und blähen sich apikal auf. In diese apikale Blase wandern Cytoplasma und Tochterkerne aus der konidiogenen Zelle ein. Andere Blastokonidien sind breit sitzend (Fig. 5.53, 5.54). Dickwandige Blastokonidien mit verdichtetem Inhalt und Reservestoffen (meist Lipide) sind blastische Chlamydosporen.

Die meisten Blastokonidien entstehen einzeln, nicht repetitiv; aber es sind auch repetitive Blastokonidien bekannt geworden, die beim Ablösen je einen schmalen Ring auf der konidiogenen Zelle hinterlassen. Diese annellidisch gebildeten Blastokonidien heissen daher auch Annellokonidien. Sie werden oft als eigener Konidientyp gewertet.

Bisher wurden 64 Aphyllophoralen, aber nur ein einziger Blätterpilz, *Baeospora myosura*, mit blastischen Konidien gefunden (KENDRICK & WATLING 1979). Die erste Beobachtung blastischer Mitosporen eines Hymenomyceten stammt wohl von BREFELD (1877: 181), der die Blastokonidien von *Typhula variabilis* abbildet (Fig. 5.53) und mit zwei Sätzen beschreibt: "An den Mycelien treten zunächst Stäbchenbildungen in grosser Menge auf. Sie sind denen von *Coprinus* durchaus ähnlich und vergehen ohne jede Keimung." Die Entstehung



Figur 5.53: Erste Abbildung von Hymenomyceten-Blastokonidien: *Typhula variabilis*. Nach Brefeld 1887.

Figure 5.53: First illustration of hymenomycetous blastoconidia: *Typhula variabilis*, from Brefeld 1877.

durch Sprossung hat er nicht beschrieben und wohl auch nicht erkannt. Weit ausführlicher hat BREFELD (1889: 154-173) die Blastokonidien in Kulturen des Porlings *Heterobasidion annosum* beschrieben. Die Üppigkeit und die auffallende Form der Konidiophoren liessen BREFELD erst an eine Verunreinigung seiner Kulturen durch einen Schimmelpilz denken, und erst nach vielen Versuchen und intensiver Beobachtung kam er zum Schluss, dass es sich um die Konidienform des Porlings handeln müsse. BREFELD fiel sowohl die Ähnlichkeit der Konidiophoren mit Basidien als auch der blastischen Konidienbildung mit der Bildung der Basidiosporen auf, so dass er für diesen Porling die Gattung *Heterobasidion* vorschlug. Die Homologie der Sprossung der Blastokonidien mit der Bildung der Basidiosporen wird heute von vielen Mykologen als wahrscheinlich angenommen (STALPERS 1987).

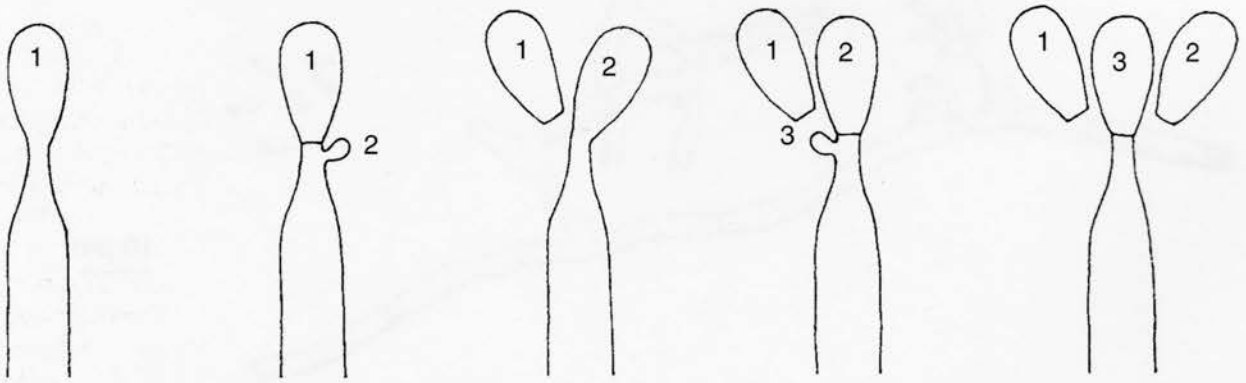
Typen der Blastokonidien

Ausgeschlossene Typen — 1) Der *Allescheriella*-Typ wird in diesem Buch als blastische Chlamydospore verstanden (Fig. 5.47), könnte aber auch als dickwandige, aleurisch abgelöste Blastokonidie aufgefasst werden. 2) STALPERS (1987: 206) bezeichnet die Basidiosporen "haploider" Fruchtkörper (Basidiome präsomatogamer Mycelien, z. B. von *Agrocybe aegerita, Schizophyllum commune* oder *Pholiota nameko,* Fig. 1.11, S. 9) als Blastokonidien mit aktiver Ablösung, aber dieser Interpretation wird hier nicht gefolgt.

Angenommene Typen — Nach einfacher oder repetitiver Sprossung der Blastokonidien und der Anordnung der Konidien auf den Konidiophoren können bei den Hymenomyceten folgende Typen unterschieden werden:

Der *Galzinia*-Typ: Einzeln auf Dentikeln auf vegetativen Hyphen entstehend, nicht repetitiv. Fig. 5.56 - 5.58.

Die Sympodulokonidien: Die erste Konidie entsteht endständig. Nach ihrer Bildung sprosst die Konidiophore seitlich unter der Konidie aus, und der Seitenspross richtet sich auf, so dass er in die Achse der Konidiophore tritt.



Figur 5.54: Schema der Entstehung der Sympodulokonidien *(Typhula quisquiliaris).* Nach Berthier 1976.

Figure 5.54: Diagram of the formation of sympoduloconidia *(Typhula quisquiliaris).*

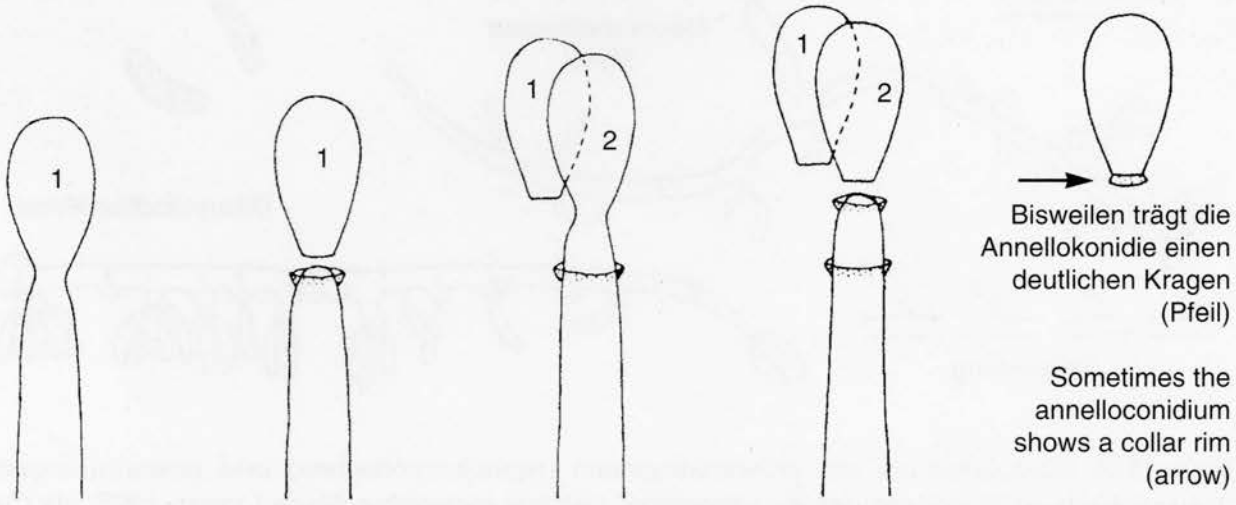
Dadurch wird die erste Konidie seitlich abgedrängt und vom neuen Spross überragt. An dieser neuen Spitze entsteht nun die zweite Konidie. Das Ganze wiederholt sich, so dass die älteste Konidie zu unterst liegt, die jüngste ganz oben. Mit Ausnahme der obersten Konidie scheinen alle Konidien seitlich aus dem Konidiophoren ausgesprosst zu sein, was aber nicht stimmt. Nicht repetitiv. *Hyphodontia, Paullicorticium, Ramaria, Sistotrema, Typhula* und *Baeospora myosura.*

Der *Haplotrichum*-Typ: Die Konidiophore bildet durch Sprossung akropetale Ketten zylindrischer bis blasiger Zellen, die auf Dentikeln einzelne Blastosporen bilden *(Haplotrichum* A, *Botryobasidium robustior),* oder die direkt zu Blastokonidien werden *(Haplotrichum* B, *Botryobasidium simile).* Nicht repetitiv.

Der *Spiniger*-Typ: Konidien auf Dentikeln auf einem endständigen, blasigen Köpfchen einer Konidiophore gebildet. Bisweilen treten mehrere Köpfchen oder Konidiophoren zu grösseren Verbänden zusammen. Nicht repetitiv. Bei einigen Arten der Gattungen *Bondarzewia, Botryohypochnus, Dichostereum, Fomitopsis, Heterobasidion, Hyphoderma, Laurilia* und *Resinicium* (CARMICHAEL & al., 1980: 173).

Die Annellokonidien: Es kam als eine Überraschung, dass auch Basidiomyceten Annellokonidien zeigen können. Bisher sind nur sehr wenige Hymenomyceten mit solchen Mitosporen bekannt geworden. Alle gehören zu den Keulenpilzen der Gattungen *Typhula* und *Macrotyphula.*

Wird an einer Stelle wiederholt eine neue Blastokonidie gebildet, so hinterlässt diese an der Anheftungsstelle einen kleinen Ring. Durch fortgesetzte Sprossung entsteht dadurch auf der Mutterzelle eine Serie ineinandergeschachtelter Ringe (Fig. 5.55), und die Mitosporen werden Annellokonidien genannt. Die Ablösung erfolgt meist nahe der Konidie, so dass der grösste Teil des trichterigen Ringes auf dem Konidiophoren zurückbleibt. Bisweilen aber trägt auch die Konidie deutlich sichtbare Reste in Form eines basalen Kragens.

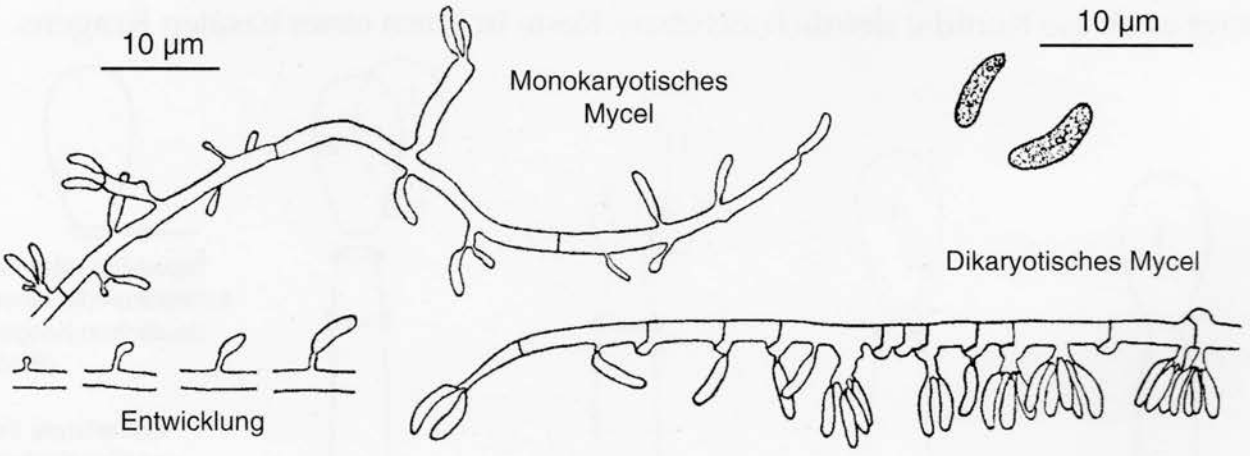


Figur 5.55: Schema der Entstehung der Annellokonidien *(Typhula micans).* Nach Berthier 1976.
Figure 5.55: Diagram of the formation of annelloconidia *(Typhula micans).*

Galzinia-Typus

Galzinia incrustans — LYMAN (1907, als *Corticium roseo-pallens*) und NOBLES (1937, als *Corticium incrustans*) haben diesen Krustenpilz in Kulturen untersucht. Vier bis fünf Tage nach der Aussaat von Basidiosporen oder Konidien bilden sowohl die präsomatogamen als auch die postsomatogamen Mycelien einzeln auf Dentikeln sitzende, farblose, dünnwandige, allantoide Blastokonidien. Bisweilen stehen 2-10 Stielchen mit ihren Konidien büschelig beisammen (Fig. 5.56). Diese Büschel sind zuerst weit entlang der Hyphen verteilt, werden aber mit zunehmender Produktion zahlreicher und stehen immer dichter beisammen. Die Konidien eines Büschels entstehen nacheinander. Zuerst erscheint auf der Hyphenwand eine kleine Papille, die sich zu einem feinen Röhrchen streckt, dessen Scheitel sich blasig erweitert. Diese Konidienblase wächst dann allantoid aus und trennt sich vom Dentikel mit einer Querwand ab. Wenn die erste Konidie ihre reife Grösse fast erreicht hat, bildet sich das Dentikel der nächsten Konidie. Dies wiederholt sich einige Male. Postsomatogame Hyphen bilden die Konidien oft auch auf dem Schnallenbogen.

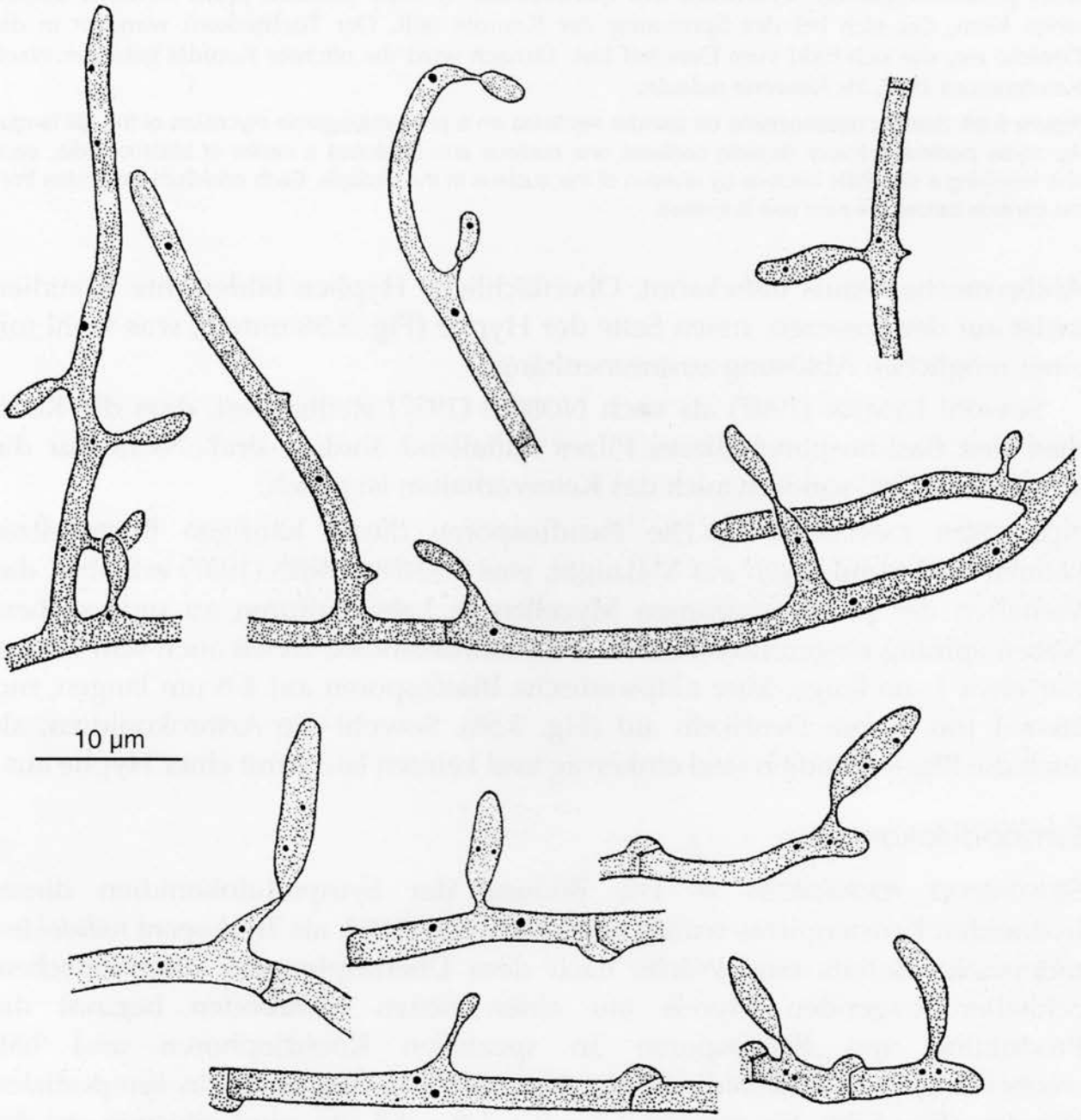
Die Konidien entstehen irgendwo auf der Hyphenoberfläche, zuerst ohne Bezug auf die Lage der Kerne. Erst später befindet sich ein Kern (monokaryotisches Mycel) oder ein Kernpaar (dikaryotisches Mycel) an der Basis des Dentikels (Fig. 5.57). Obschon NOBLES (1937) die Kernteilung nicht direkt beobachtet hatte, spricht vieles dafür, dass sich die Kerne in der Hyphe teilen und die Tochterkerne in die Konidien einwandern. Konidien monokaryotischer Mycelien sind monokaryotisch, Konidien dikaryotischer Mycelien zu 84% dikaryotisch, zu 13% monokaryotisch und zu 3% mehrkernig. Alle Konidien keimen sehr leicht. Dikaryotische Konidien geben gleich ein Schnallenmycel.



Figur 5.56: Blastokonidien am präsomatogamen (monokaryotischen) und postsomatogamen (dikaryotischen) Mycelium des Krustenpilzes *Galzinia incrustans*. Nach Lyman 1907, als *Corticium roseo-pallens*, verändert.

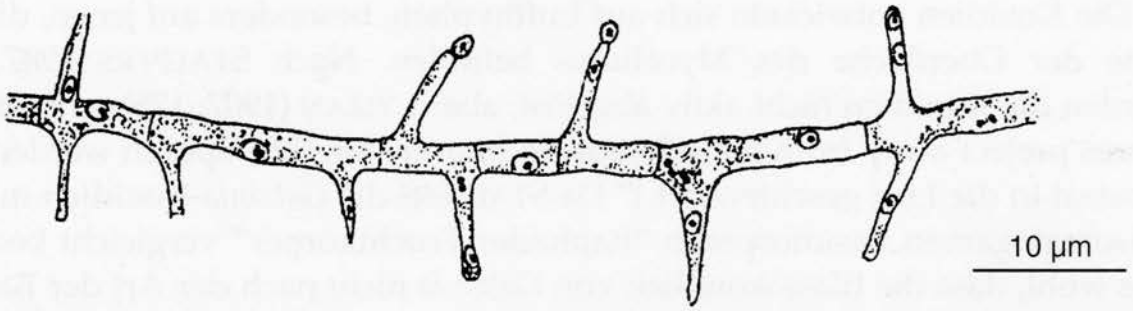
Figure 5.56: Blastoconidia produced by a monokaryotic and a dicaryotic mycelium of *Galzinia incrustans*.

Die Konidien entwickeln sich auf Lufthyphen, besonders auf jenen, die sich nahe der Oberfläche des Myceliums befinden. Nach STALPERS (1987: 208) werden die Konidien nicht aktiv abgelöst; aber LYMAN (1907: 175) schreibt "the spores project away from the substratum into the air. (Die Sporen werden vom Substrat in die Luft geschleudert.)" Da STALPERS die *Galzinia*-Konidien mit den präsomatogamen Basidiosporen "haploider Fruchtkörper" vergleicht bedeutet dies wohl, dass die Blastokonidien von *Galzinia* nicht nach der Art der Basidiospore abgelöst werden. Falls tatsächlich Ablösung stattfindet, so ist der



Figur 5.57: Kernverhalten bei der Bildung von Blastokonidien am monokaryotischen Mycel (ohne Schnallen) und am dikaryotischen Mycel (mit Schnallen) von *Galzinia incrustans*. Nach Nobles 1937, als *Corticium incrustans*, verändert.

Figure 5.57: Nuclei during the formation of blastoconidia by a monokaryotic mycelium (without clamps) and a dikaryotic mycelium (with clamps) in *Galzinia incrustans*.



Figur 5.58: Einzeln auf Dentikeln sprossende Blastokonidien (*Galzinia*-Typ) auf einer Hyphe eines präsomatogamen Myceliums des Blätterpilzes *Agrocybe pediades*. Jedes Dentikel enthält einen Kern, der sich bei der Sprossung der Konidie teilt. Der Tochterkern wandert in die Konidie ein, die sich bald vom Dentikel löst. Danach wird die nächste Konidie gebildet. Nach Vandendries 1937, als *Naucoria pediades*.

Figure 5.58: Solitary blastoconidia on slender denticles on a presomatogamic mycelium of the gill fungus *Agrocybe pediades*. Every denticle contains one nucleus and produces a series of blastoconidia, each one receiving a daughter nucleus by division of the nucleus in the denticle. Each conidium separates from the denticle before the next one is formed.

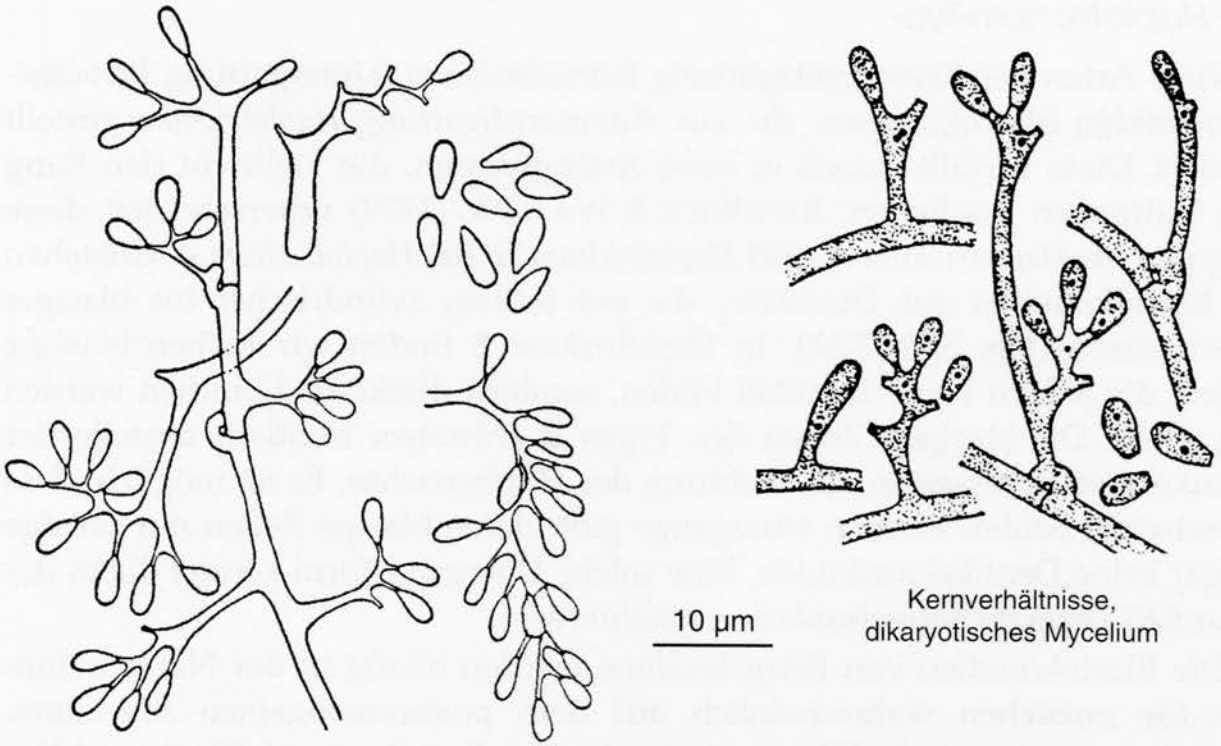
Ablösemechanismus unbekannt. Oberflächliche Hyphen bilden ihre Konidien meist auf der äusseren, freien Seite der Hyphe (Fig. 5.56 unten), was wohl mit einer möglichen Ablösung zusammenhängt.

Sowohl LYMAN (1907) als auch NOBLES (1937) stellten fest, dass die Konidien den Basidiosporen dieses Pilzes auffallend ähnlich sind. Nicht nur die allantoide Form, sondern auch das Keimverhalten ist gleich.

Agrocybe pediades — Die Basidiosporen dieses häufigen Blätterpilzes keimen leicht und rasch auf Malzagar, was VANDENDRIES (1937) erlaubte, das Verhalten der präsomatogamen Mycelien in Laborkulturen zu untersuchen. Neben spiralig eingerollten Ketten von Arthrokonidien treten auch sehr kleine, nur etwa 1 µm lange, kurz ellipsoidische Blastosporen auf 4-8 µm langen, nur etwa 1 µm dicken Dentikeln auf (Fig. 5.58). Sowohl die Arthrokonidien, als auch die Blastokonidien sind einkernig und keimen leicht mit einer Hyphe aus.

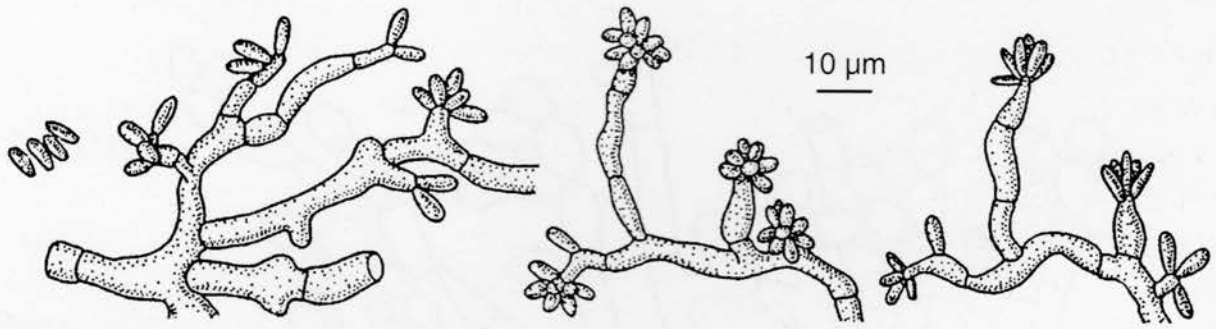
Sympodulokonidien

Sistotrema raduloides — Die Bildung der Sympodulokonidien dieses hydnoiden Krustenpilzes wurde von MAXWELL (1954, als *Trechispora raduloides)* untersucht. Bereits eine Woche nach dem Überimpfen des dikaryotischen, Schnallen tragenden Mycels auf einen neuen Nährboden beginnt die Produktion von Blastosporen an speziellen Konidiophoren und hält wochenlang an. Die Konidien entstehen apikal nacheinander in sympodialen Ständen (Fig. 5.59). Sie messen 4,5 – 9 x 1,8 – 4,5 µm, sind eiförmig, an der Anheftungsstelle abgestutzt, dünnwandig und farblos. Obschon die Zellen des Myceliums zweikernig sind, tritt nur ein einziger Kern in die Konidiophoren über. Dieser teilt sich bei jeder Sprossung, und jede Konidie enthält nur einen Kern. Die Konidien keimen gut, und das neue Mycel ist monokaryotisch und



Figur 5.59: Blastische Sympodulokonidien am dikaryotischen Mycelium von *Sistotrema raduloides*. Alle Konidien sind einkernig. Nach Maxwell 1954, als *Trechispora raduloides*, verändert.

Figure 5.59: Blastic sympoduloconidia in a dikaryotic mycelium of *Sistotrema raduloides*.



Figur 5.60: Kompakte Köpfchen blastischer Sympodulokonidien auf dem präsomatogamen Mycel von *Typhula itoana*. Nach Remsberg 1940.

Figure 5.60: Dense clusters of blastic sympoduloconidia on a monokaryotic mycelium of *Typhula itoana*.

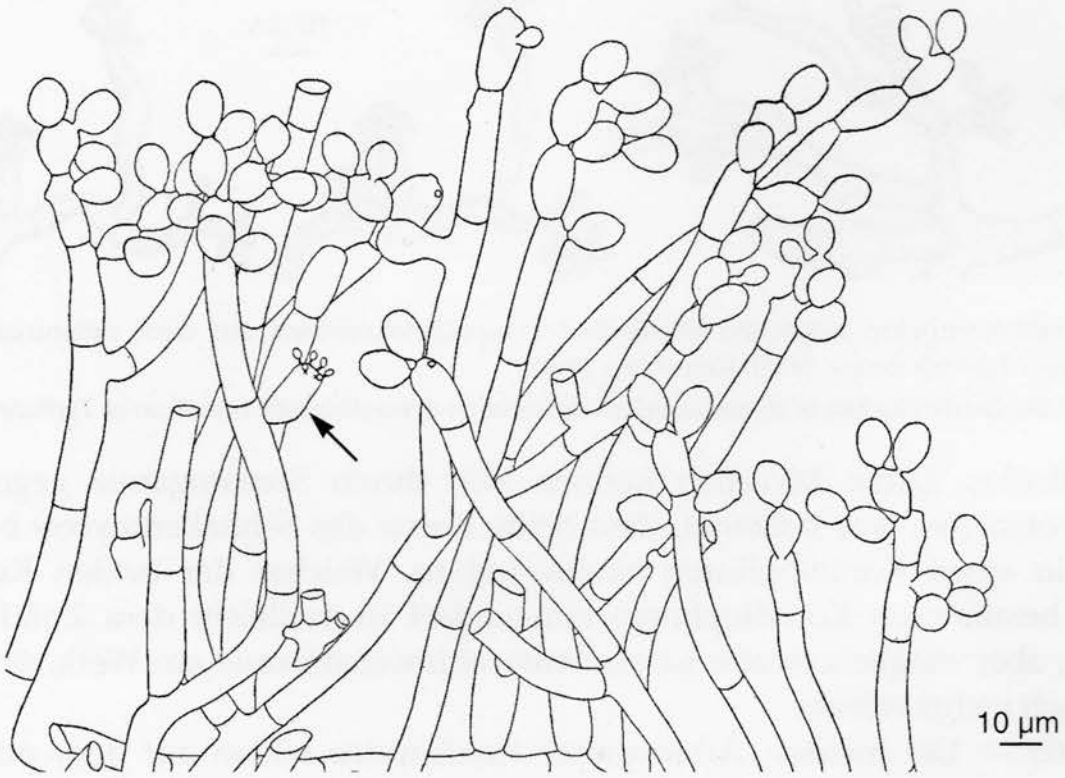
schnallenlos. Diese Mycelien können sich durch Somatogamie gegenseitig dikaryotisieren, was bedeutet, dass beide Kerne des Schnallenmycels befähigt sind, in einen Konidiophoren einzuwandern. Welcher der beiden Kerne in einen bestimmten Konidiophoren einwandert ist vielleicht dem Zufall überlassen, aber möglicherweise ist ein Auswahlmechanismus am Werk, über den wir noch nichts wissen.

Typhula — Die meisten Arten dieser Keulenpilze bilden auf dem präsomatogamen Mycel Sympodulokonidien, die allerdings meist nicht so schön ausgebreitet angeordnet bleiben wie im vorigen Beispiel. Die Figur 5.53 zeigt die Köpfchen von *Typhula variabilis*, die Figur 5.60 die kompakten Köpfchen der in Japan und Amerika vorkommenden *Typhula itoana*.

Der *Haplotrichum*-Typ

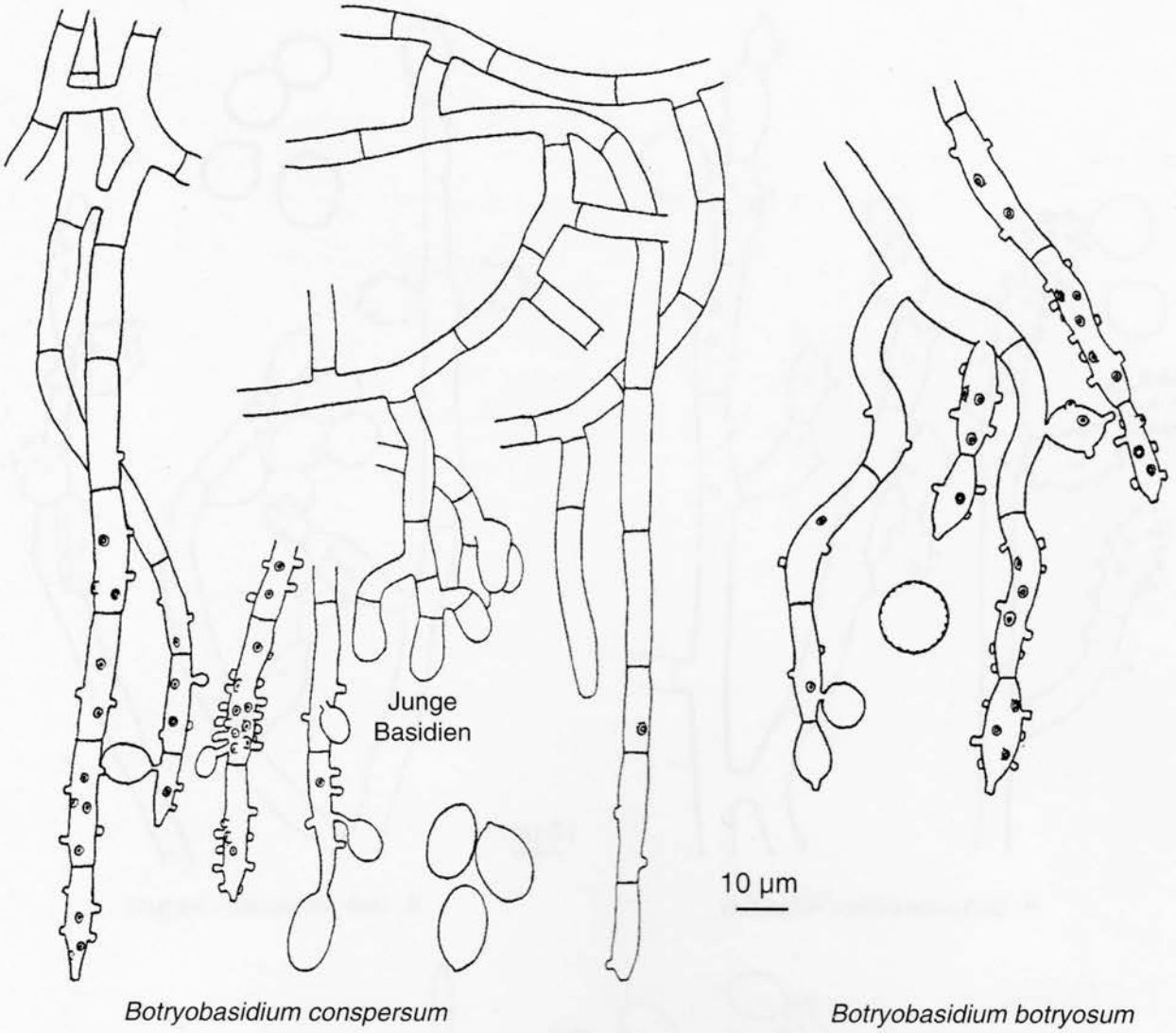
Viele Arten der Krustenpilzgattung *Botryobasidium* (Untergattung *Brevibasidium*) bilden Blastokonidien, die zur Anamorphgattung *Haplotrichum* gestellt werden. Diese zerfällt jedoch in zwei Artengruppen, die vielleicht den Rang von Gattungen verdienen. KENDRICK & WATLING (1979) unterscheiden diese Gruppen als *Haplotrichum* A und *Haplotrichum* B. Bei *Haplotrichum* A entstehen die Blastokonidien auf Dentikeln, die auf Reihen zylindrischer bis blasiger Zellen sitzen (Fig. 5.62, 5.64). In *Haplotrichum* B finden wir Reihen blasiger Zellen, die jedoch keine Dentikel bilden, sondern direkt zu Konidien werden (Fig. 5.63). Die blasigen Zellen des Types B entstehen blastisch anstelle der Dentikel und sprossen in der Richtung der Hyphenachse. Es ist möglich, dass es zwischen beiden Formen Übergänge gibt, deren blasige Zellen nur wenige bis gar keine Dentikel ausbilden. Eine solche Übergangsform könnte die in der Figur 5.61 gezeigte *Botryobasidium coronatum* sein.

Die Blastokonidien von *Botryobasidium* werden häufig in der Natur gefunden. Sie entstehen wahrscheinlich auf dem postsomatogamen Mycelium. Bisweilen werden auch Pilze gesammelt, die Basidien und Blastokonidien zugleich zeigen (Fig. 5.61, 5.62). Man vergleiche auch *Allescheriella* (Fig. 5.47).



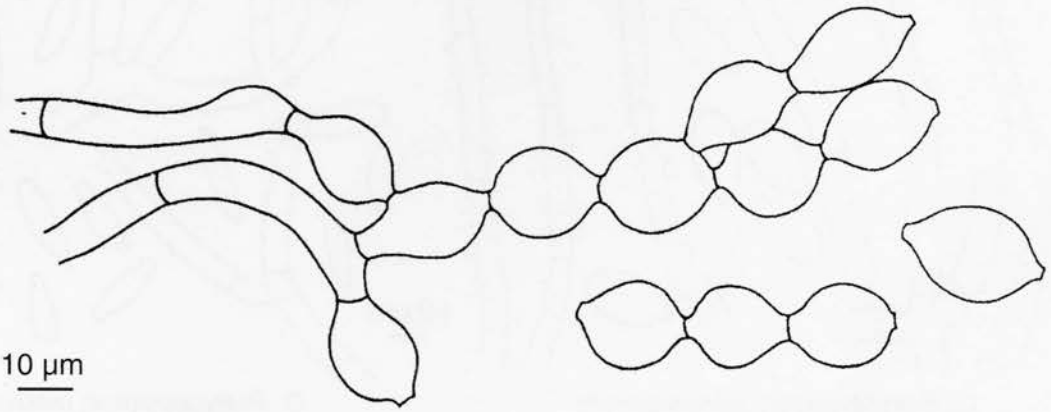
Figur 5.61: *Botryobasidium coronatum*, Konidien und eine Basidie an der selben Hyphe (Pfeil). Nach Hughes 1953, als *Pellicularia pruinatum*, verändert.

Figure 5.61: *Botryobasidium coronatum* showing conidia and a basidium on the same hypha (arrow).



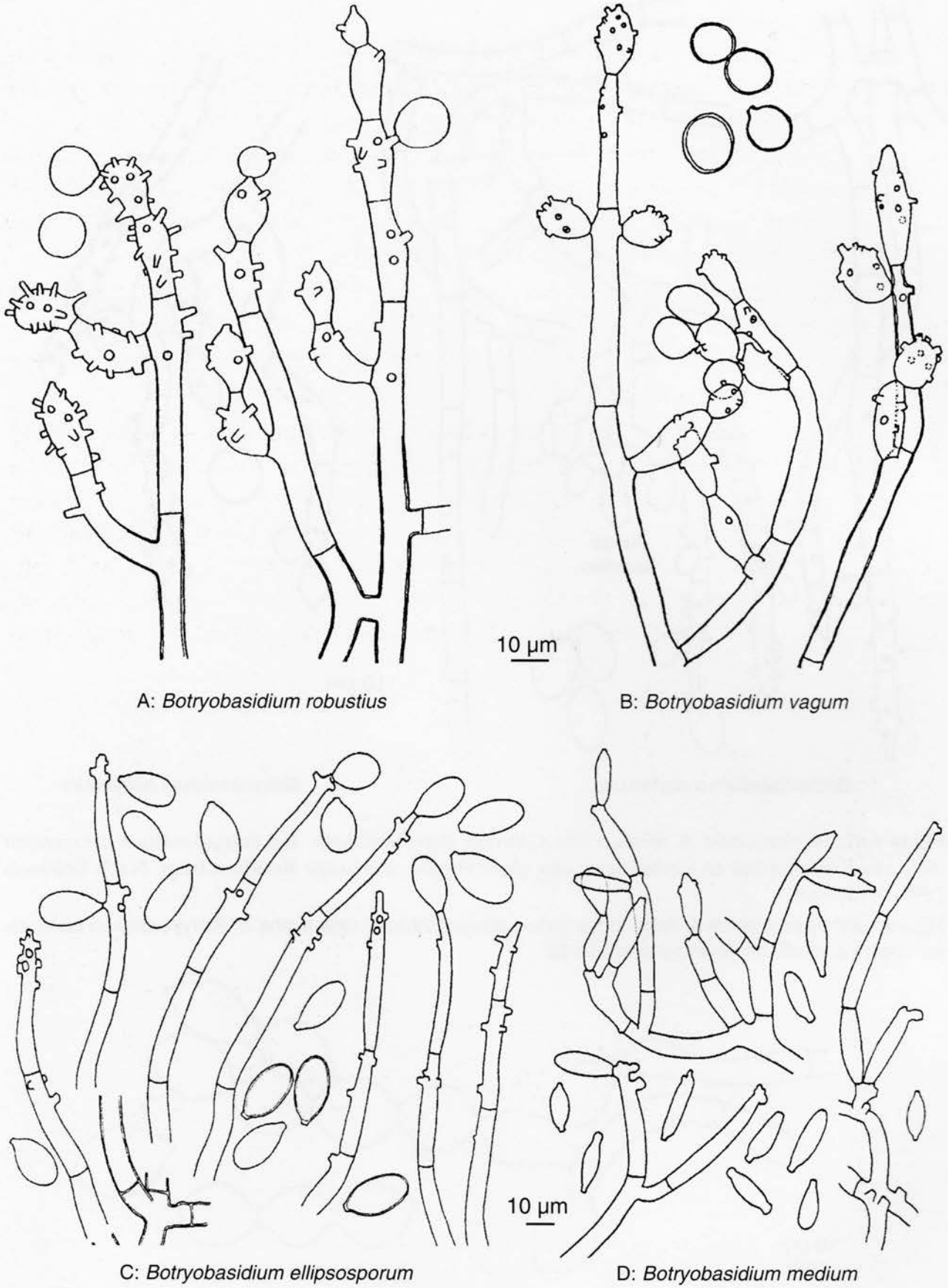
Figur 5.62: *Haplotrichum* A Stadien der Gattung *Botryobasidium*. Bei *Botryobasidium conspersum* steht ein Konidiophor in Verbindung mit einer Hyphe, die junge Basidien trägt. Nach Eriksson 1958, verändert.

Figure 5.62: *Haplotrichum* A stage of the genus *Botryobasidium*. One hypha of *Botryobasidium conspersum* bears a conidiophore and young basidia.



Figur 5.63: *Haplotrichum* B Anamorphstadium von *Botryobasidium simile*. Nach Pouzar & Holubová-Jechová, 1969.

Figure 5.63: *Haplotrichum* B anamorph of *Botryobasidium simile*.



A: *Botryobasidium robustius*

B: *Botryobasidium vagum*

C: *Botryobasidium ellipsosporum*

D: *Botryobasidium medium*

Figur 5.64: *Haplotrichum* Anamorphstadien von vier *Botryobasidium*-Arten. A nach Pouzar & Jechová 1967, B nach Boidin 1970, C und D nach Holubová-Jechová 1969.

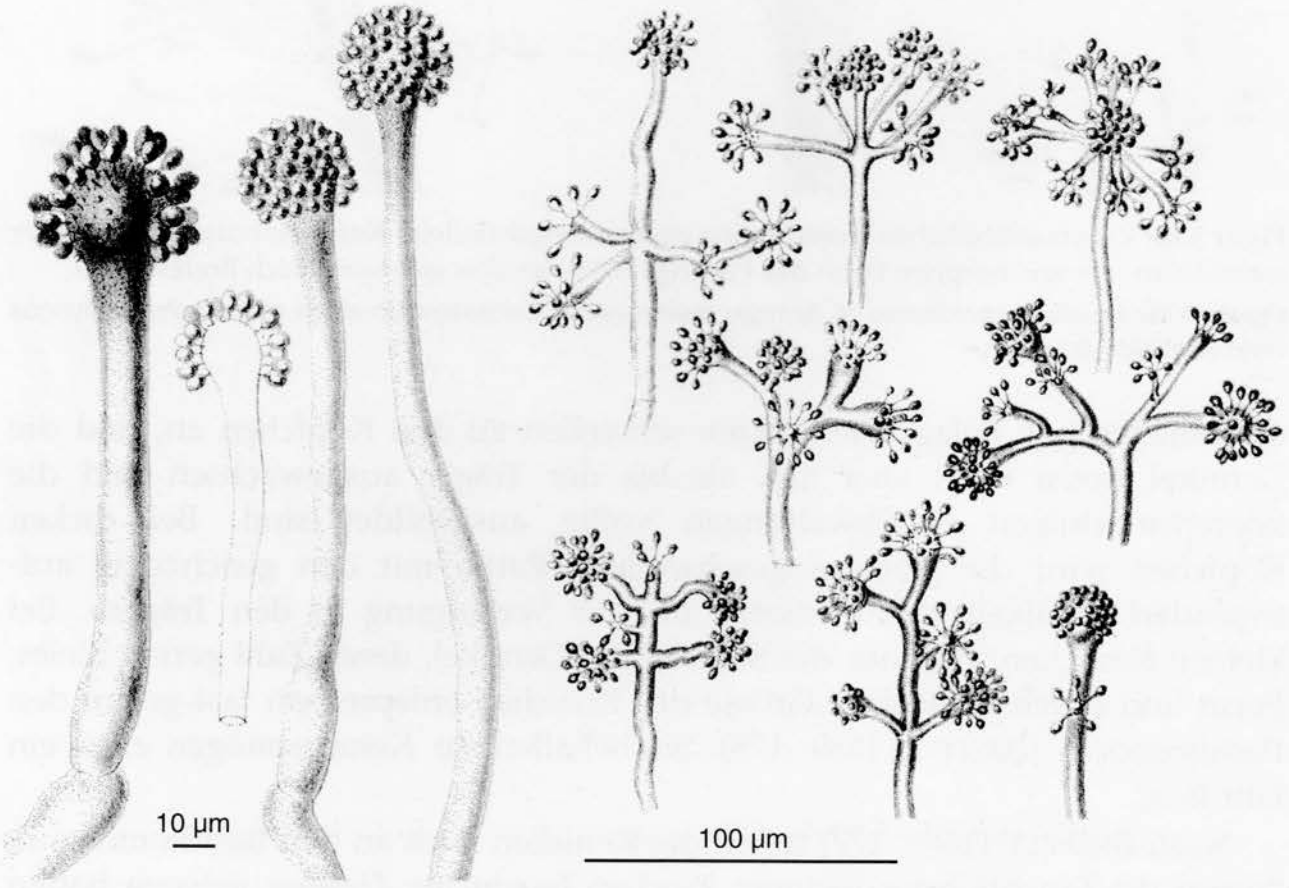
Figure 5.64: *Haplotrichum* stages of four species of *Botryobasidium*.

Der *Spiniger*-Typus

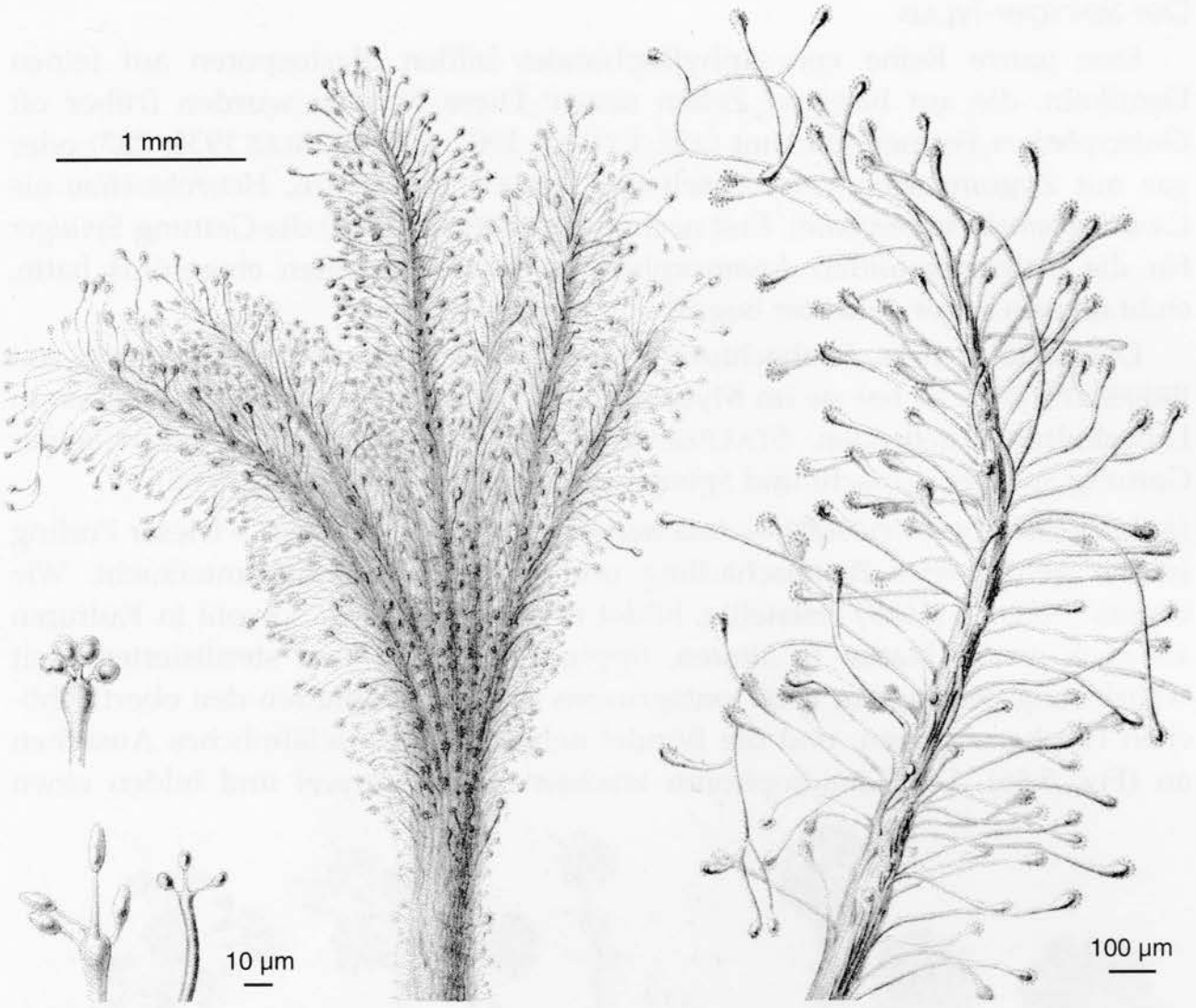
Eine ganze Reihe von Aphyllophorales bilden Blastosporen auf feinen Dentikeln, die auf blasigen Zellen sitzen. Diese Formen wurden früher oft *Oedocephalum*-Formen genannt (z.B. LYMAN 1907: 178, NOBLES 1935: 287) oder gar mit Zygomyceten verwechselt (z.B. OLSON 1941: 1076, *Heterobasidion* als *Cunninghamella meineckella*). Erst nachdem STALPERS (1974) die Gattung *Spiniger* für die oedocephaloiden Anamorphen der Basidiomyceten eingeführt hatte, steht uns ein enger gefasster Begriff zur Verfügung.

Die erste sichere Beobachtung eines *Spiniger*-Anamorphen stammt von BREFELD (1889). Er hat sie im Mycelium des Porlings *Heterobasidion annosum* in Laborkulturen gefunden. STALPERS (1974) hat sie dann zur Typusart seiner Gattung *Spiniger* gemacht und *Spiniger meineckellus* genannt (Fig. 5.65).

Heterobasidion annosum — Anamorph: *Spiniger meineckellus*. - Dieser Porling ist ein gefürchteter Baumschädling und wird deshalb oft untersucht. Wie bereits BREFELD (1889) feststellte, bildet er seine Konidien sowohl in Kulturen als auch in der Natur. In älteren, üppigen Kulturen "auf sterilisiertem, mit Nährlösung gedüngtem Brot" entspringen die Konidiophoren den oberflächlichen Hyphensträngen, und die Bündel nehmen ein pinselähnliches Aussehen an (Fig. 5.66). Die Konidiophoren wachsen als Luftmycel und bilden einen



Figur 5.65: Blastokonidien des *Spiniger*-Types von *Heterobasidion annosum*. Nach Brefeld 1889.
Figure 5.65: Blastoconidia of the *Spiniger*-type of the polypore fungus *Heterobasidion annosum*.

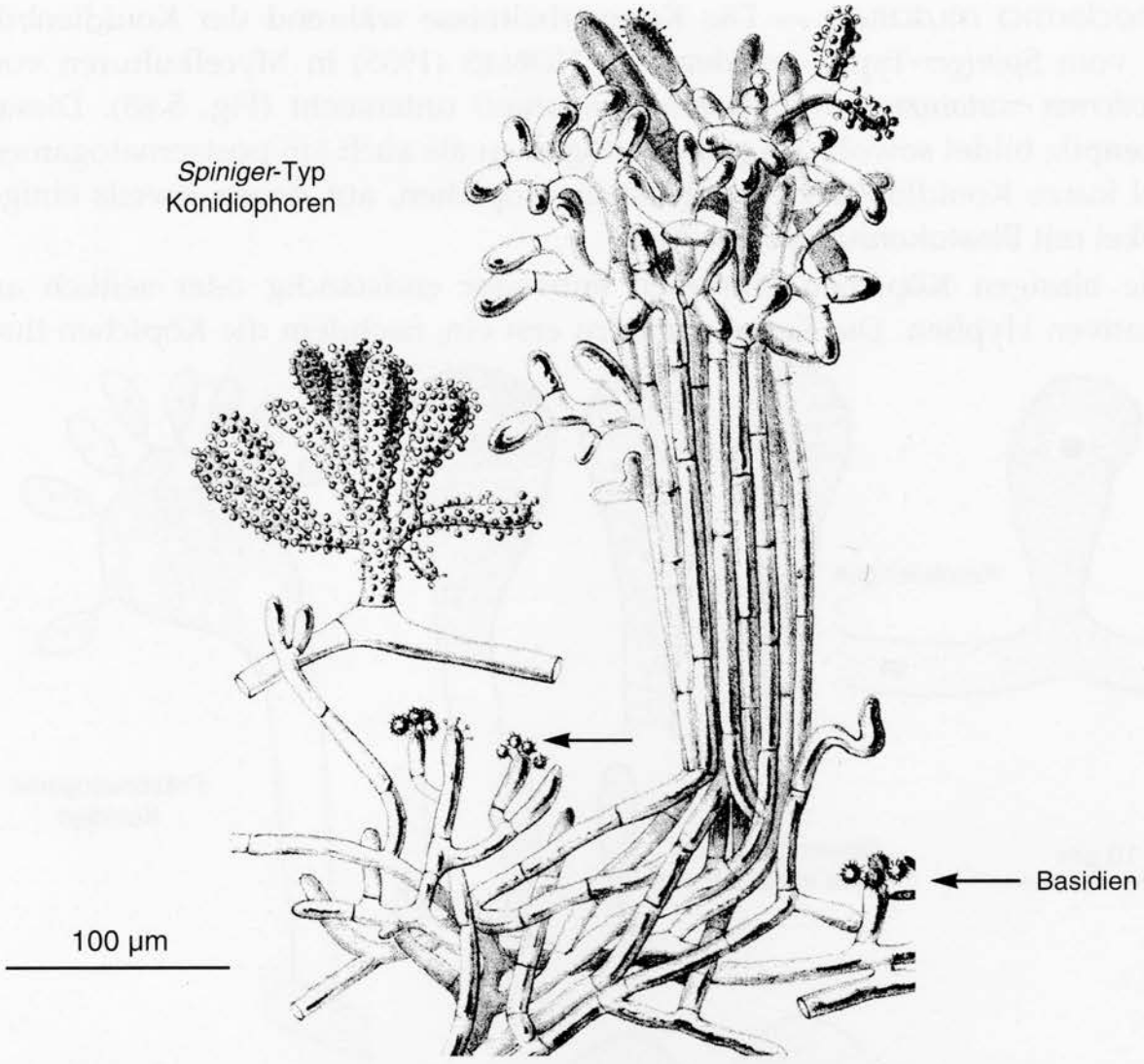


Figur 5.66: Zu pinselähnlichen Konidiomen zusammengebündelte Konidiophoren von *Spiniger meineckellus*, der anamorphen Form des Porlings *Heterobasidion annosum*. Nach Brefeld 1889.

Figure 5.66: Brushlike conidiomes of *Spiniger meineckellus*, the anamorph stage of the polypore fungus *Heterobasidion annosum*.

schimmelartigen Belag. Die Spitzen schwellen zu den Köpfchen an, und die Dentikel treten nicht eher auf, als bis der Träger ausgewachsen und die köpfchenförmigen Anschwellungen völlig ausgebildet sind. Bei dicken Köpfchen wird die ganze angeschwollene Partie mit den gleichzeitig auftretenden Dentikeln dicht besetzt, bis zur Verjüngung in den Trägern. Bei kleinen Köpfchen trägt nur der Scheitel die Dentikel, deren Zahl gering bleibt. Form und durchschnittliche Grösse der Konidien entsprechen fast genau den Basidiosporen (BREFELD 1889: 178). Sie behalten ihr Keimvermögen etwa ein Jahr lang.

Nach BREFELD (1889: 177) treten die Konidien auch an den Basidiomen auf, "wenn die Fruchtkörper mehrere Wochen feucht im Zimmer gelegen hatten und hier an allen möglichen Seiten hyphenartig ausgewachsen waren." In der Natur fand er sie auf Erde unter den Basidiomen und auf Holzspänen.



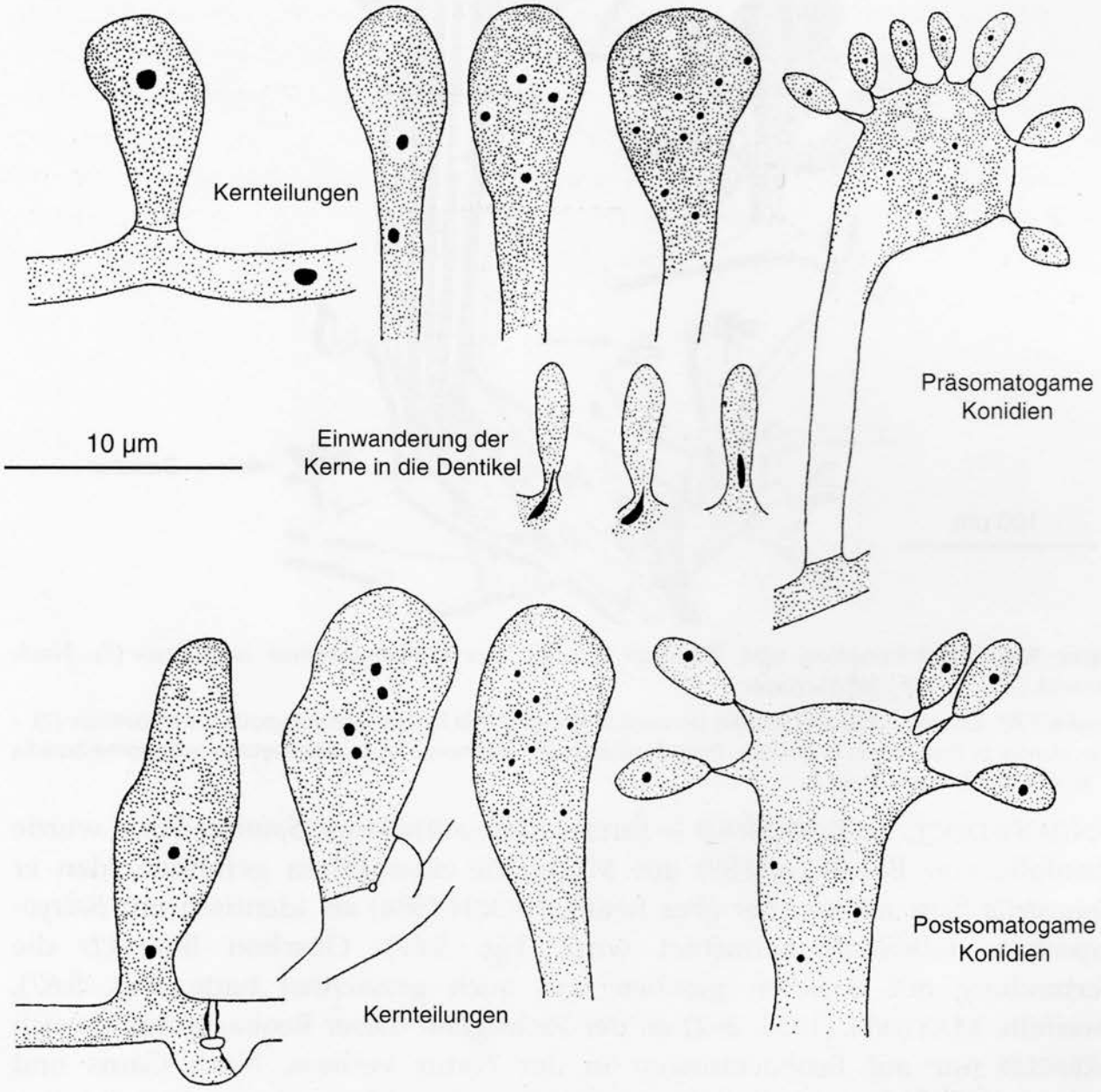
Figur 5.67: Blastokonidien und Basidien (Pfeile) von *Botryohypochnus isabellinus* (?). Nach Brefeld 1889, als *Tomentella flava*.

Figure 5.67: Blastoconidia and basidia (arrows) of the corticioid fungus *Botryohypochnus isabellinus (?)*. - The identity of this fungus is unclear. It could also be the anamorph of an ascomycete, with some basidia of an different fungus mixed in.

Botryohypochnus isabellinus — Eine weitere auffallende *Spiniger*-Form wurde ebenfalls von BREFELD (1889) am Mycelium eines Pilzes gefunden, den er *Tomentella flava* nannte, der aber heute (JÜLICH 1984) als identisch mit *Botryohypochnus isabellinus* betrachtet wird (Fig. 5.67). Obschon BREFELD die Verbindung mit Basidien gesehen und auch gezeichnet hatte (Fig. 5.67), zweifelte MAXWELL (1954: 262) an der Richtigkeit dieser Beobachtung, da sich BREFELD nur auf Beobachtungen in der Natur verliess. Nach Gams und Stalpers (briefliche Mitteilungen, 1997) könnte es sich um einen Ascomyceten handeln. BREFELD schrieb: "Die normalen viersporigen Basidien bilden sich erst im Spätherbst. Ihnen geht eine andere Basidien-ähnliche Fruchtform voraus, welche man schon im August, meist aber erst im September an den Mycelien antrifft, zu einer Zeit, wo nur erst vereinzelt oder noch gar keine viersporigen Basidien gebildet sind."

Hyphoderma mutatum — Die Kernverhältnisse während der Konidienbildung vom *Spiniger*-Typus wurden von NOBLES (1935) in Mycelkulturen von *Hyphoderma mutatum (= Mutatoderma mutatum)* untersucht (Fig. 5.68). Dieser Krustenpilz bildet sowohl am präsomatogamen als auch am postsomatogamen Mycel kurze Konidiophoren mit blasigen Köpfchen, auf denen jeweils einige Dentikel mit Blastokonidien entstehen.

Die blasigen Köpfchen entstehen entweder endständig oder seitlich an vegetativen Hyphen. Die Kerne wandern erst ein, nachdem die Köpfchen ihre

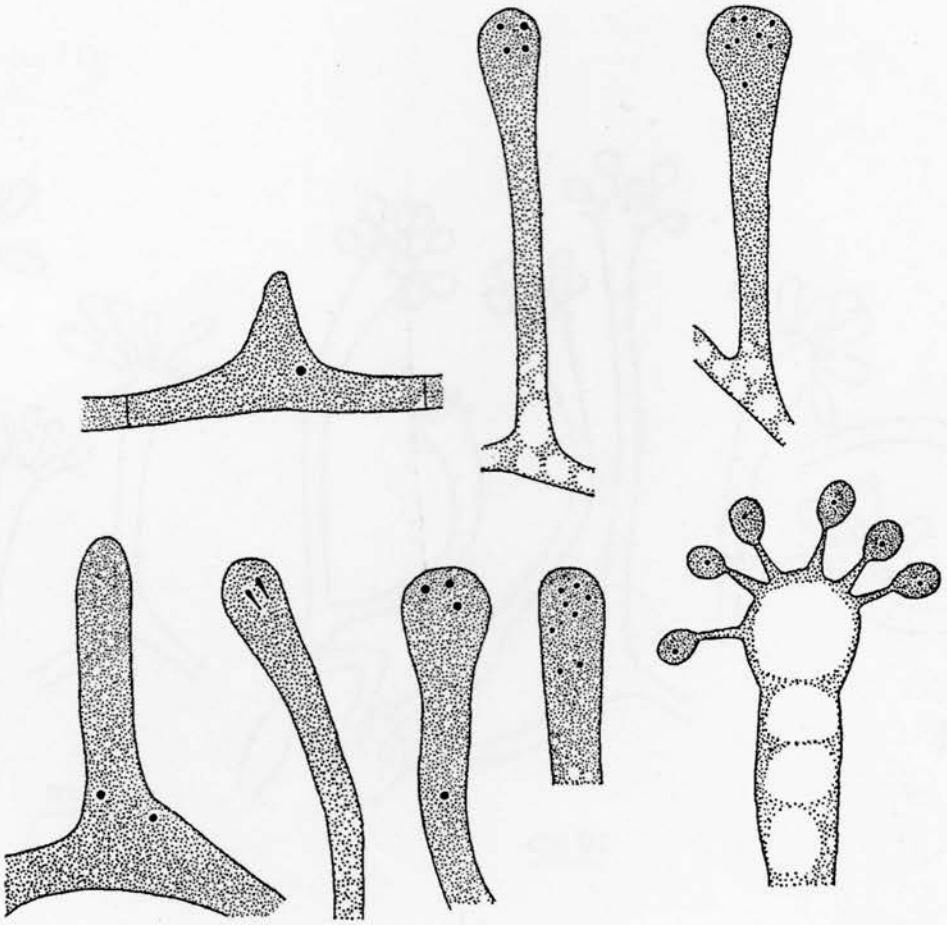


Figur 5.68: Kernverhältnisse während der Konidienbildung vom *Spiniger*-Typus am präsomatogamen (oben) und postsomatogamen Mycel (unten) von *Hyphoderma mutatum (= Mutatoderma mutatum)*. Nach Nobles 1935, als *Peniophora allescheri*, verändert.

Figure 5.68: Nuclear divisions and migration during the formation of blastoconidia of the *Spiniger*-type in a monokaryotic mycelium (upper part) and in a dikaryotic mycelium (lower part) of the corticioid fungus *Hyphoderma mutatum (= Mutatoderma mutatum)*.

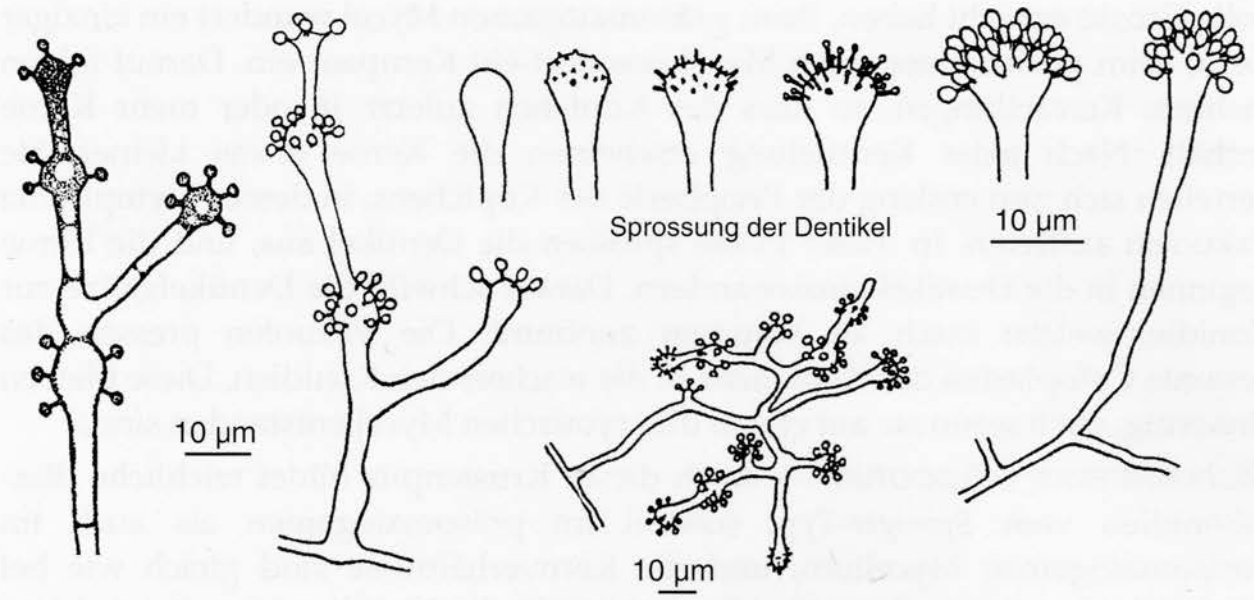
volle Grösse erreicht haben. Beim präsomatogamen Mycel wandert ein einziger Kern, beim postsomatogamen Mycel wandert ein Kernpaar ein. Darauf folgen mehrere Kernteilungen, so dass das Köpfchen zuletzt 16 oder mehr Kerne enthält. Nach jeder Kernteilung erscheinen die Kerne etwas kleiner. Sie verteilen sich nun entlang der Peripherie des Köpfchens, in dessen Cytoplasma Vakuolen auftreten. In dieser Phase sprossen die Dentikel aus, und die Kerne beginnen in die Dentikel einzuwandern. Darauf schwillt die Dentikelspitze zur Konidie, welche rasch an Volumen zunimmt. Die Vakuolen pressen das gesamte Cytoplasma des Köpfchens in die wachsenden Konidien. Diese bleiben einkernig, auch wenn sie auf einem dikaryotischen Mycel entstanden sind.

Dichostereum effuscatum — Auch dieser Krustenpilz bildet reichliche Blastokonidien vom *Spiniger*-Typ, sowohl im präsomatogamen als auch im postsomatogamen Mycelium, und die Kernverhältnisse sind gleich wie bei *Hyphoderma mutatum*. Zuerst hat LYMAN (1907) die Konidiogenese beschrieben und abgebildet (Fig. 5.70), später hat NOBLES (1942) die Kernverhältnisse studiert (Fig. 5.69).



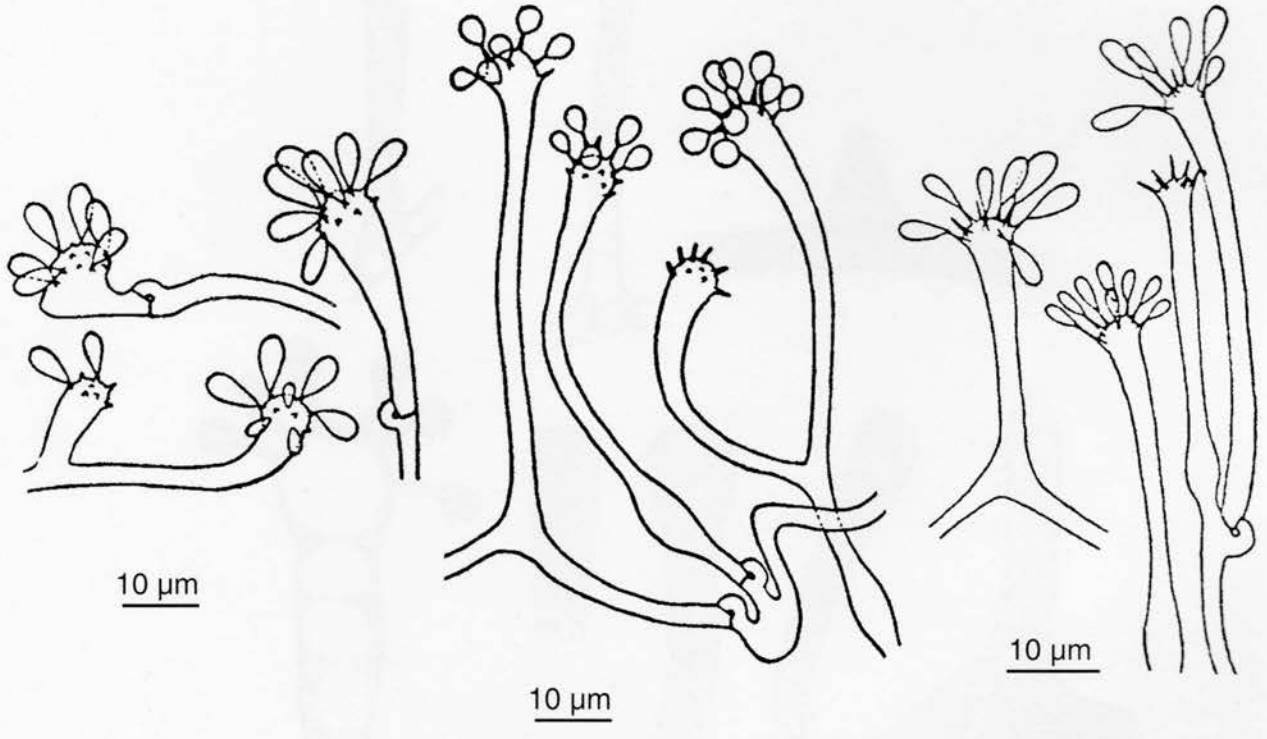
Figur 5.69: Kernverhältnisse während der Bildung des *Spiniger*-Köpfchens und der Konidien von *Dichostereum effuscatum*. Oben: präsomatogames Mycelium, unten postsomatogames Mycelium. Nach Nobles 1942, als *Corticium effuscatum*, verändert.

Figure 5.69: Nuclear development during the formation of the *Spiniger* head and the blastoconidia of *Dichostereum effuscatum*. Top: monokaryotic mycelium, Bottom: dikaryotic mycelium.



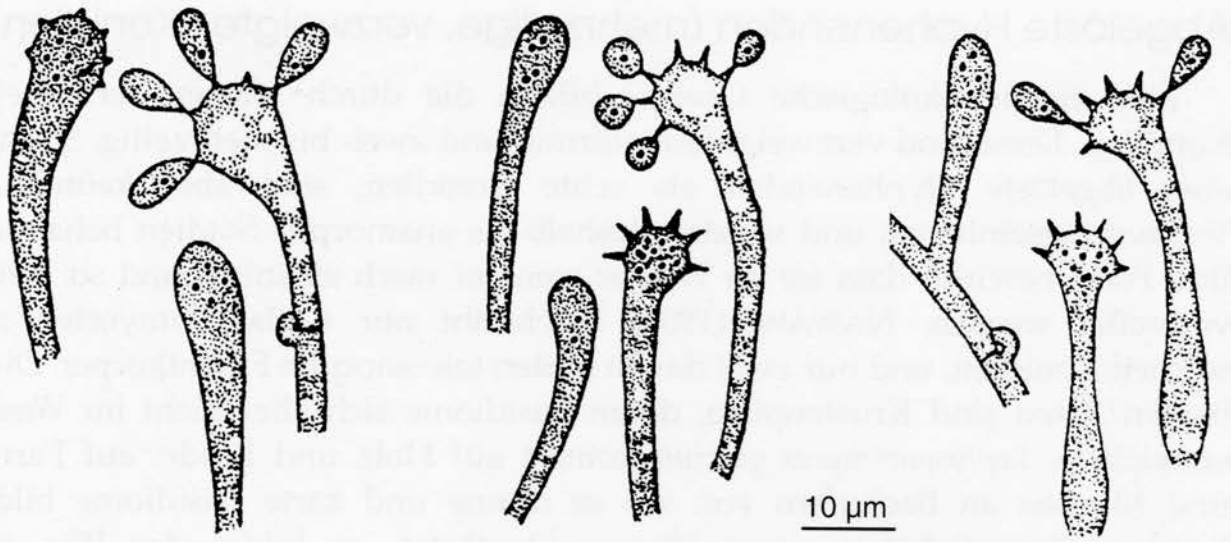
Figur 5.70: Bildung der Dentikel und der Blastokonidien vom *Spiniger*-Typ in Kulturen von *Dichostereum effuscatum*. Nach Lyman 1907, verändert, als *Corticium effuscatum*.

Figure 5.70: Formation of denticles and blastoconidia of the *Spiniger*-type in cultures of *Dichostereum effuscatum*.



Figur 5.71: Drei weitere Beispiele von Blastokonidien des *Spiniger*-Types bei Krustenpilzen. Nach Maxwell 1954, als *Stereum sulcatum, Vararia granulosa* und *Corticium furfuraceum*, stark verändert.

Figure 5.71: Three more examples of blastoconidia of the *Spiniger*-type produced by corticioid fungi.



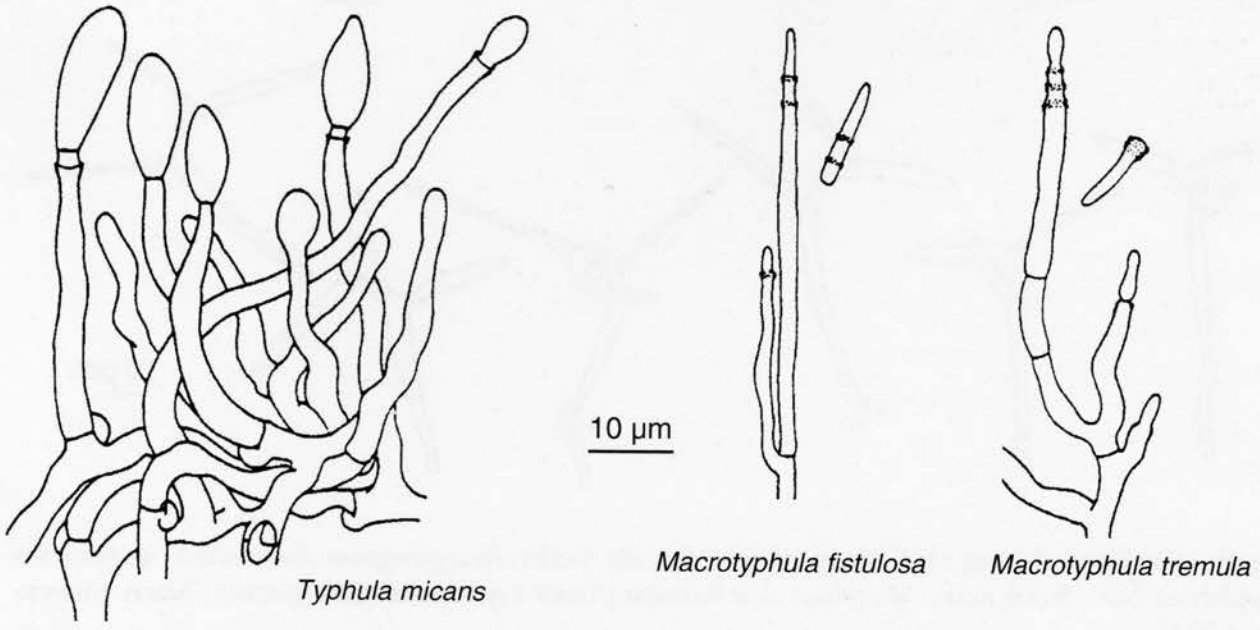
Figur 5.72: Kernverhältnisse der drei in der Figur 5.71 gezeigten Konidiophoren. Nach Maxwell 1954, stark verändert.

Figure 5.72: Nuclear behaviour of the three conidiophores shown in figure 5.71.

Auf die gleiche Weise wie bei *Hyphoderma mutatum* und *Dichostereum effuscatum* werden auch die Blastokonidien von *Laurilia sulcata, Resinicium furfuraceum* und *Grandinia granulosa* gebildet. Diese Krustenpilze wurden in Kulturen von MAXWELL (1954) untersucht (Fig. 5.71, 5.72).

Die Annellokonidien

Die Bildungsweise der repetierenden Blastokonidien wurde bereits auf Seite 335 beschrieben, so dass hier nur drei Beispiele gezeigt werden (Fig. 5.73).

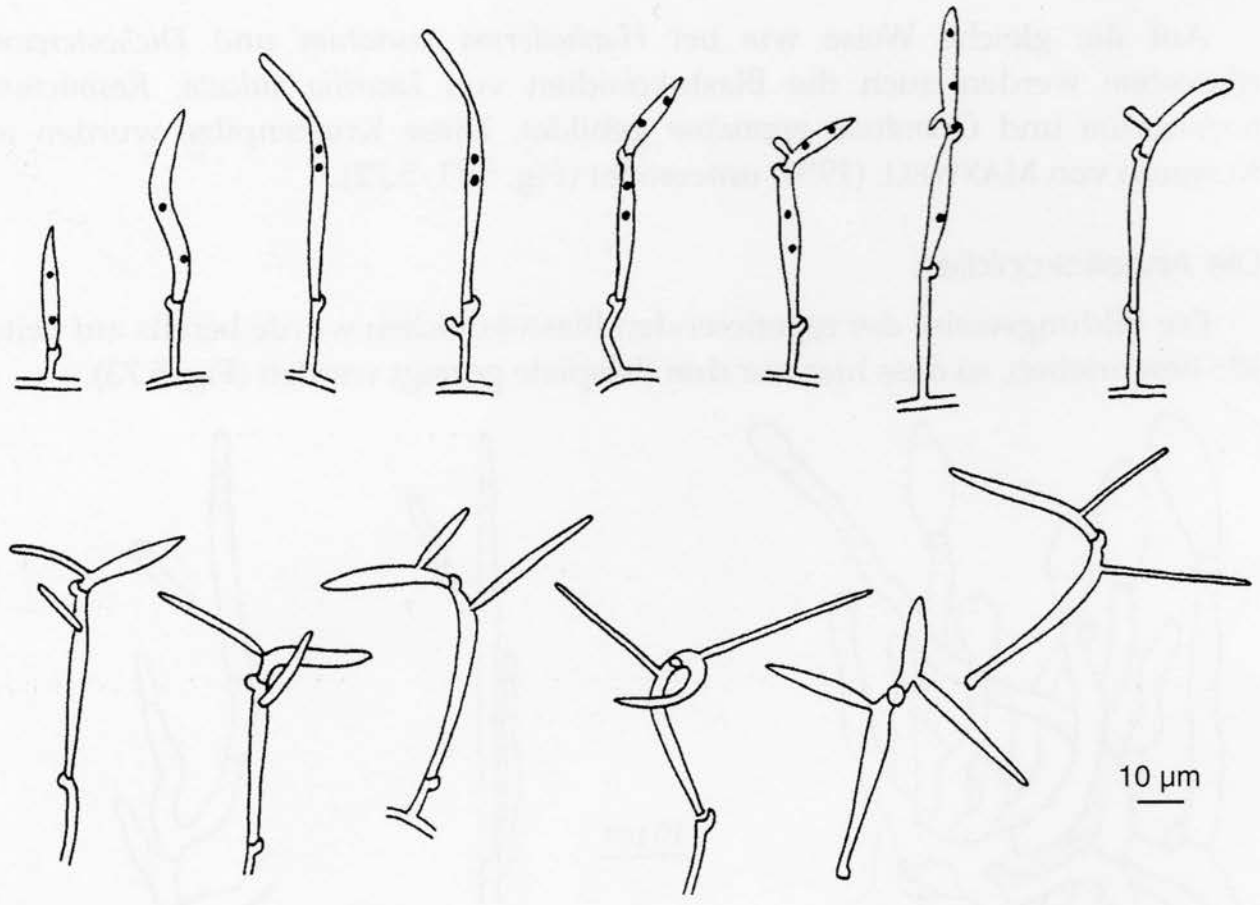


Figur 5.73: Beispiele von Annellokonidien bei drei Keulenpilzen. Nach Berthier 1976.

Figure 5.73: Examples of annelloconidia in three clavarioid fungi.

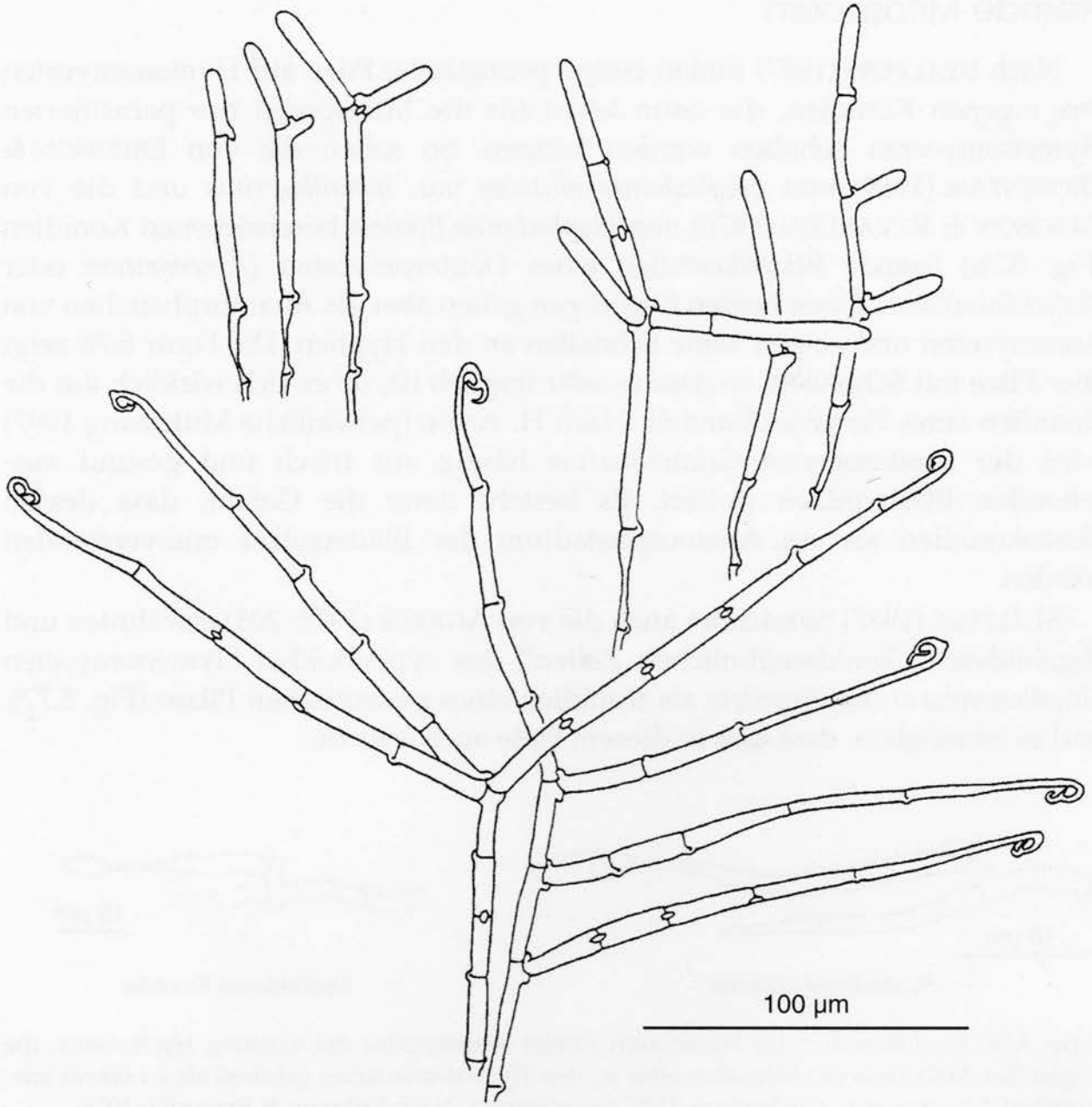
Abgelöste Hyphenenden (mehrzellige, verzweigte "Konidien")

Eine eigene ökologische Gruppe bilden die durch Wasser verbreiteten Konidien. Diese sind verzweigt fadenförmig und zwei- bis mehrzellig. Sie sind eher abgelöste Hyphenenden als echte Konidien, sind aber keimfähige Verbreitungseinheiten und werden deshalb als anamorphe Stadien behandelt. Ihre Form bewirkt, dass sie im Wasser weniger rasch absinken und so weiter verbreitet werden. NAWAWI (1985) beschreibt nur 6 Basidiomyceten mit solchen Konidien, und nur zwei davon bilden teleomorphe Fruchtkörper. Diese beiden Arten sind Krustenpilze, deren Basidiome sich aber nicht im Wasser entwickeln. *Leptosporomyces galzinii* kommt auf Holz und Rinde, auf Farnen und Moosen an Bachufern vor, wo er dünne und zarte Basidiome bildet. Werden diese Substrate vom Wasser überflutet, so bildet der Pilz eine Konidienform, die als *Taeniospora gracilis* beschrieben wurde (Fig. 5.74). *Sistotrema hamatum* bildet auf faulenden, im Wasser liegenden Blättern vielzellige, schnallentragende Konidien mit eingerollten und hakigen Enden (Fig. 5.75). Diese Form wird *Ingoldiella hamata* genannt.



Figur 5.74: Entwicklung und Morphologie der als Verbreitungsorgane dienenden, abgelösten Hyphenenden überfluteter Mycelien des Krustenpilzes *Leptosporomyces galzinii*. Nach Marvanová 1977.

Figure 5.74: Development and morphology of free hyphal ends with conidial function produced by a flooded mycelium of the corticioid fungus *Leptosporomyces galzinii*.



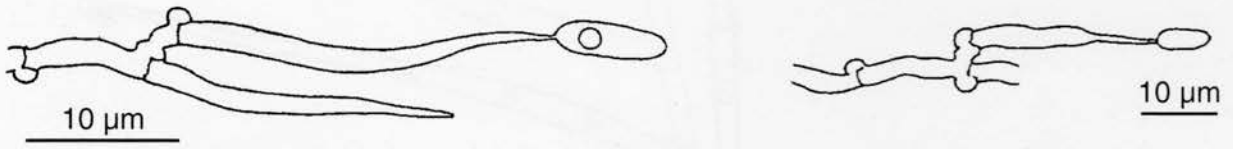
Figur 5.75: Von einem überfluteten postsomatogamen Mycelium von *Sistotrema hamatum* abgelöste, als Verbreitungseinheiten funktionierende Hyphenenden. Oben Entwicklung. Nach Nawawi 1985, verändert.

Figure 5.75: Hyphal ends with conidial function, liberated from a flooded mycelium of the corticioid fungus *Sistotrema hamatum*. Upper part: development of the propagule.

Fremde Mitosporen

Nach STALPERS (1987) bilden einige parasitische Pilze auf Hymenomyceten ihre eigenen Konidien, die dann leicht für die Mitosporen des parasitierten Hymenomyceten gehalten werden können. So sollen die von ERIKSSON & HJORTSTAM (1969) von *Hyphodontia alutacea* var. *mamillaecrinis* und die von ERIKSSON & RYVARDEN (1976) von *Hyphodontia floccosa* beschriebenen Konidien (Fig. 5.76) fremde Blastokonidien eines Deuteromyceten (*Acremonium* oder *Verticillium*) sein. Diese beiden Gattungen gelten aber als Anamorphstadien von Ascomyceten und zeigen keine Schnallen an den Hyphen. Die Figur 5.76 zeigt aber Pilze mit Schnallen, so dass es sehr fraglich ist, ob es sich wirklich um die Konidien eines Parasiten handelt. Nach H. ANKE (persönliche Mitteilung 1997) wird der Deuteromycet *Calcarisporium* häufig aus frisch und gesund aussehenden Blätterpilzen isoliert. Es besteht dann die Gefahr, dass dessen Blastokonidien als ein Anamorphstadium des Blätterpilzes missverstanden werden.

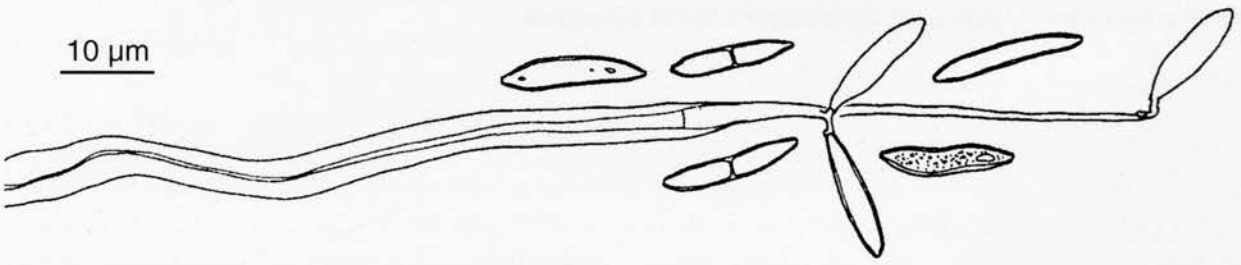
STALPERS (1987) bezeichnet auch die von AGERER (1975: 205) erwähnten und abgebildeten "konidienähnlichen Zellen" des cyphelloiden Hymenomyceten *Flagelloscypha abruptiflagellata* als Konidien eines parasitischen Pilzes (Fig. 5.77), und es ist möglich, dass dies in diesem Falle auch zutrifft.



Hyphodontia alutacea *Hyphodontia floccosa*

Figur 5.76: Blastokonidien im Hymenium zweier Krustenpilze der Gattung *Hyphodontia*, die wegen des Auftretens der Schnallen eher zu den *Hyphodontia*-Arten gehören als zu einem anamorphen Ascomyceten, wie Stalpers 1987 das annimmt. Nach Eriksson & Ryvarden 1976.

Figure 5.76: Blastoconidia produced in the hymenia of two corticioid Hymenomycetes. Because of the presence of clamp connections they probably belong to the *Hyphodontia* species, as advocated by Eriksson & Ryvarden 1976, rather than to an anamorph of an ascomycete as stated by Stalpers 1987.



Figur 5.77: "Konidienähnliche Zellen" zwischen den Randhaaren des cyphelloiden Pilzes *Flagelloscypha abruptiflagellata*. Diese könnten die Konidien eines Parasiten sein. Nach Agerer 1975.

Figure 5.77: "Cells resembling conidia" formed between the hairs of the cyphelloïd fungus *Flagelloscypha abruptiflagellata*. These cells could well be the conidia of a parasite.

6

MEIOSPOREN, BASIDIEN UND BASIDIOSPOREN

Traditionsgemäss werden die Basidiosporen als Meiosporen betrachtet. Streng genommen ist dies falsch (BAUER & OBERWINKLER 1986). In den Abschnitten über die Sporenterminologie und Phylogenie der Basidien wird versucht, die Beziehungen zwischen Meiosporen und Basidiosporen zu klären. Nach einem kurzen geschichtlichen Überblick und der Darstellung der Grundzüge der Basidienentwicklung werden erst die Basidien, dann die Sporen eingehender besprochen.

GESCHICHTLICHES

Schon im 18. Jahrhundert hatte O. F. MÜLLER (1780) die Basidien und die darauf sitzenden Sporen beobachtet und darüber berichtet, allerdings ohne die Wörter «Basidie» und «Spore» zu brauchen. Das Wort Spore ist griechischen Ursprunges und bedeutet so viel wie Saat, Aussaat oder auch Samen. Sein Gebrauch in der Botanik geht auf HEDWIG (1788) zurück; aber erst RICHARD (1808) und LINK (1809) gaben ihm die heutige Bedeutung einer frei werdenden, entwicklungsfähigen Zelle. Die endständige Sporenbildung führte DE BARY (1884) dazu, die Bezeichnung Akrosporen einzuführen, worin er von FAYOD (1889) gefolgt wurde. Obwohl das Wort Basidie bereits im Jahre 1837 von LÉVEILLÉ geprägt worden war, kam die heute übliche Bezeichnung Basidiospore erst um die Jahrhundertwende in allgemeinen Gebrauch.

MÜLLER (1780) stellt die Sporen von *Coprinus comatus* auf ihren Sterigmen dar. Dessen ungeachtet, und wohl unter dem Einfluss der an grossen Ascomyceten gemachten Beobachtungen, wurden die Sporen der Blätterpilze und Röhrlinge während längerer Zeit im Innern langgestreckter Zellen gezeichnet, so wie etwa von DITMAR (1817) für *Pluteus cervinus*.

Die Einführung besserer mikroskopischer Optik in den Jahren 1830-1840 hatte zur Folge, dass in kurzer Zeit mehrere Autoren bessere Darstellungen von Einzelheiten an Basidien und Basidiosporen veröffentlichten. Insbesondere wurden die Sporen wieder auf den Basidien und Sterigmen gezeichnet (ASCHERSON 1836, CORDA 1837a, LÉVEILLÉ 1837, BERKELEY 1838, KLOTZSCH 1838 und PHOEBUS 1842). Es ist wohl einer drucktechnisch bedingten Verzögerung zuzuschreiben, wenn CORDA (1837b: in STURM, Deutschlands Flora) drei

Farbtafeln veröffentlichte, auf welchen die Sporen von *Russula fragilis*, *Amanita muscaria* und *Amanita phalloides* in Schläuchen dargestellt sind (siehe auch CLÉMENÇON 1988).

Die Einführung des Mikrotomes im Jahre 1844, der Karminfärbung 1858, der Paraffineinbettung 1869 und der apochromatischen Objektive im Jahre 1886 schufen die technischen Voraussetzungen zur cytologischen Untersuchung der Sporenbildung. Die Beobachtung an fixierten, geschnittenen und gefärbten Basidien von *Agaricus, Russula, Tricholoma, Amanita, Mycena, Stropharia* und *Oudemansiella* durch STRASBURGER (1884), ROSENVINGE (1886), ROSEN (1892) und WAGER (1892, 1893) führten zur Entdeckung der Kernverschmelzung, Kernteilung und Kernwanderung während der Sporenbildung und trugen wesentlich zum besseren Verständnis der Basidiosporen und der Sexualität bei den höheren Pilzen bei.

Früh wurde erkannt, dass den Wandstrukturen der Sporen und deren Verhalten in verschiedenen Färbemitteln grosse taxonomische Bedeutung zukommt. Bereits im Jahre 1866 wurden von DE BARY eine Aussenhaut, eine Innenhaut und ein Keimporus unterschieden. FAYOD (1889) hingegen deutete den optischen Halo als eigentliche Aussenhaut und führte eine Konfusion ein, die erst in neuerer Zeit gelöst wurde. Er gab in der gleichen Arbeit die Resultate seiner Färbungen mit den damals neuen, künstlichen Farbstoffen und die Reaktion der Sporenwand von *Russula* in Jodlösung bekannt.

Feinere lichtoptisch sichtbare Einzelheiten der Sporenwände vieler Basidiomyceten wurden im darauf folgenden halben Jahrhundert durch die Arbeiten mancher Forscher bekannt gemacht. Zusammenfassende Darstellungen dieser Strukturen und deren Terminologie werden von LANGERON (1945), JOSSERAND (1952, 1983) und SINGER (1949, 1962, 1975, 1986) gegeben.

Mit der Anwendung der Elektronenmikroskopie trat die Erforschung der Sporenwände in eine neue Phase. Grundlegend sind die Arbeiten von MELÉNDEZ-HOWELL (1967) über die Feinstruktur der Keimporen und des Kallus, die umfassende Darstellung der Sporenwand im Schnitt durch PERREAU-BERTRAND (1967) sowie die Untersuchung der Sporenoberfläche durch PEGLER & YOUNG (1971). Bald zeigte es sich, dass die lichtoptischen Resultate nicht ohne weiteres mit den elektronenoptischen in Einklang gebracht werden können. Deshalb führten BESSON (1972) und CLÉMENÇON (1970, 1975a, 1977a) neue Begriffe und zum Teil auch neue Termini ein, die zu einem neuen Bild und neuen Verständnis der Sporenwand führten.

Neben diesen morphologischen Untersuchungen der Sporen entwickelte sich eine umfangreiche Literatur zu deren Biologie und Physiologie. Ein Pionier der Forschung der Sporenbiologie war BULLER, der in seinen Werken von 1902 bis 1931 umfangreiche Beobachtungen über die Aussaat, Verbreitung und Keimung der Basidiosporen mancher Hymenomyceten beschrieben hat. Weiter

zu erwähnen sind INGOLD (1965, 1966, 1969, 1971) und GREGORY (1966), welche über die Freisetzung und räumliche Verbreitung der Basidiosporen berichteten.

Die Keimung der Basidiosporen wurde von BULLER (1931) und FRIES (1943) in umfangreichen Arbeiten an vielen Blätterpilzen untersucht. Dabei wurde neben manchen cytologischen Einzelheiten auch festgestellt, dass das Keimvermögen vieler Sporen sehr gering ist, durch Stoffwechselprodukte anderer Pilze, vor allem einer Hefe, aber stark gesteigert werden kann. Ein halbes Jahrhundert später wurde erkannt, dass die keimfördernde Wirkung oft artspezifisch ist (FRIES 1979, 1981).

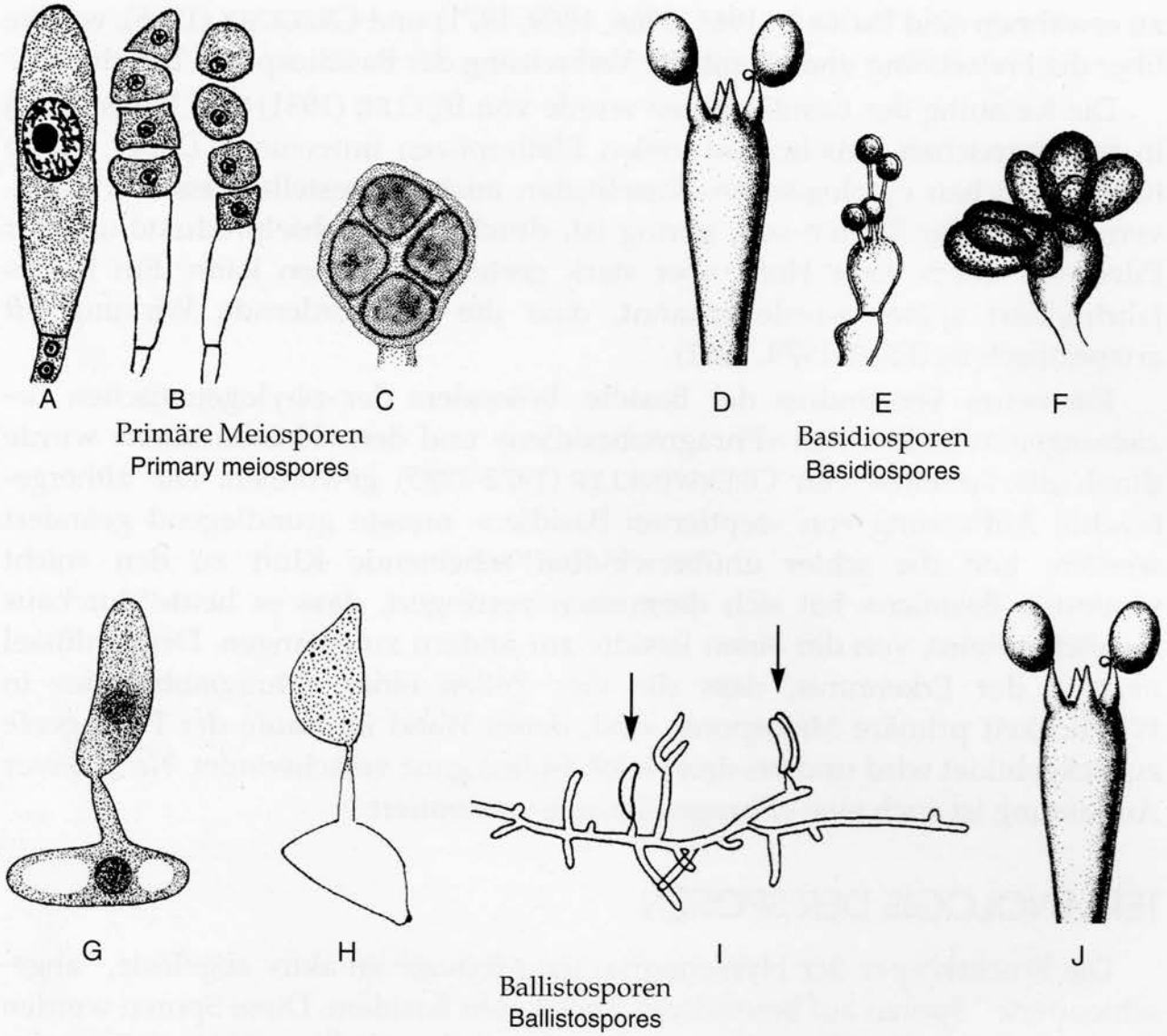
Ein neues Verständnis der Basidie, besonders der phylogenetischen Beziehungen zwischen den «Phragmobasidien» und den «Holobasidien» wurde durch die Arbeiten von OBERWINKLER (1972-1985) gewonnen. Die althergebrachte Auffassung von «septierten Basidien» musste grundlegend geändert werden, und die schier unüberwindbar scheinende Kluft zu den «nicht septierten Basidien» hat sich dermassen verringert, dass es heute durchaus möglich scheint, von der einen Basidie zur andern zu gelangen. Der Schlüssel liegt in der Erkenntnis, dass die vier Zellen einer «Phragmobasidie» in Wirklichkeit primäre Meiosporen sind, deren Wand im Laufe der Phylogenie zurückgebildet wird und bei den Holobasidien ganz verschwindet. Nach dieser Auffassung ist auch eine «Phragmobasidie» unseptiert.

TERMINOLOGIE DER SPOREN

Die Fruchtkörper der Hymenomyceten produzieren aktiv abgelöste, "abgeschleuderte" Sporen auf besonderen Zellen, den Basidien. Diese Sporen werden daher allgemein **Basidiosporen** genannt. Nach der Art ihrer Ablösung werden sie auch **Ballistosporen** genannt, und da in der Basidie meist eine Meiose abläuft, wurden sie auch als **Meiosporen** verstanden. Diese drei Bezeichnungen sind **nicht synonym**. Bei den Hymenomyceten können sie zusammenfallen (vorausgesetzt die Basidiosporen enthalten Kerne, die tatsächlich aus einer Meiose stammen, so dass sie als sekundäre Meiosporen betrachtet werden können, die aus primären Meiosporen hervorgegangen sind), aber cytologisch und phylogenetisch können und müssen sie auseinandergehalten werden. Es ist angebracht, diese drei Begriffe kurz zu erläutern.

Basidiosporen entstehen durch **Sprossung der Basidie**, meist auf geraden oder gebogenen, hohlen Stielchen (Sterigmen), seltener direkt auf der Basidienwand. Da es sich um eine Sprossung handelt, ist die Sporenanlage zunächst kernlos, und ihr Cytoplasma bleibt mit dem der Basidie durch eine enge Öffnung in Verbindung. Nach dem Einwandern der Kerne aus der Basidie wird die Verbindung unterbrochen.

Meist geht der Basidiosporenbildung eine in der Basidie ablaufende Meiose voraus, aber die Basidiensporen sind nicht direkt an eine Meiose gebunden. Es gibt auch Basidien ohne



Figur 6.1: Beispiele zur Terminologie der Sporen der Basidiomyceten.
Primäre Meiosporen: A,B: Freigesetzt *(Acervulopsora,* ein Rostpilz. A diploide Basidie, B Meiosporen, nach Thirumalachar 1945); **C:** In der Basidie eingeschlossen (Tremellales, *Tetragoniomyces*). — **Basidiosporen: D:** Abspringende Sporen eines Hymenomyceten (nach Buller 1922); **E,F:** Nicht abspringende Sporen von Gasteromyceten (mit Sterigmen: *Calvatia,* sitzend: *Sphaerobolus,* nach Fischer 1933). — **Ballistosporen: G:** Eine Hefe mit Ballistospore (*Sporobolomyces,* nach Buller 1933); **H:** Eine Ballistospore sprosst mit einer neuen Ballistospore ("repetitive Keimung," *Itersonilia,* nach Ingold 1987); **I:** Ballistosporen (Pfeile) auf dem Mycelium von *Tilletiaria* (nach Ingold 1992); **J:** Basidiosporen eines Hymenomyceten. — D und J sind identisch. Bei den Hymenomyceten kommt nur J, sehr selten auch H vor.

Figure 6.1: Examples to illustrate the terminology of the spore types of the Basidiomycetes.
Primary meiospores: A,B: liberated meiospores of *Acervulopsora* (A diploïd basidium, B meiospores); **C:** non liberated meiospores of *Tetragoniomyces.* — **Basidiospores:** Actively liberated (**D**, Hymenomycetes) and passively liberated basidiospores (Gasteromycetes, **E:** *Calvatia,* **F:** *Sphaerobolus*). — **Ballistospores: G:** A yeast cell with its ballistospore *(Sporobolomyces);* **H:** A ballistospore buds with another ballistospore ("repetitive germination," *Itersonilia);* **I:** The mycelium of *Tilletiaria* with ballistospores (arrows); **J:** The basidiospores of a hymenomycete. — D and J are identical. The vast majority of the Hymenomycetes produce only spores of the type J (which are basidiospores, ballistospores and mostly also secondary meiospores). Only very few species also produce ballistospores of type H.

Meiose aber mit Basidiosporen, z.B. die zweisporigen Basidien präsomatogamer Fruchtkörper, die auch keine Karyogamie zeigen und die daher als echt parthenogenetisch gelten, oder beim Kulturchampignon *Agaricus bisporus*, der in vielen Basidien seine Meiose nicht zu Ende führt (ALLEN & al. 1992). Erstaunlicher und auch viel seltener ist schon, dass es auch Basidien mit Endosporen gibt. Diesen Basidien fehlt die Sprossung nach der Meiose, und die Kerne bleiben in der Basidie, wo sie bewandete, primäre Meiosporen bilden, ähnlich wie es die Ascomyceten tun. Bei einigen Rostpilzen werden die Sporen frei und dienen als Verbreitungseinheiten (Fig. 6.1 A,B). Bei einer Tremellale bleiben sie in der Basidie eingeschlossen (Fig. 6.1 C, *Tetragoniomyces*, der hier nicht näher besprochen wird. Siehe OBERWINKLER & BANDONI 1981; CLÉMENÇON 1990).

Die Basidiosporen werden passiv abgelöst (z.B. bei den Gasteromyceten), oder sie springen aktiv ab (z.B. bei den Hymenomyceten), was zwar meist (und nicht ganz richtig) als ein Abschleudern verstanden wird. Solchermassen abspringende ("abgeschleuderte") Sporen werden auch Ballistosporen genannt, aber es muss gleich darauf hingewiesen werden, dass nicht alle Ballistosporen auch Basidiosporen sind (Fig. 6.1 G-I).

Ballistosporen (im engeren Sinn) springen aktiv mit Hilfe eines **Tropfenmechanismus** von ihren Sterigmen ab (Fig. 6.1 J, das Tröpfchen unten an der Innenseite der rechten Spore).

Dieser Tropfenmechanismus wurde zuerst bei Basidiosporen von Hymenomyceten beobachtet, und dies ist wohl der Grund, weshalb Ballistosporen so oft mit "abgeschleuderten Basidiosporen" gleichgesetzt werden. Ballistosporen im engeren Sinn treten aber auch an andern Organen auf, nämlich auf bereits abgesprungenen Basidiosporen, die direkt mit einem Sterigma und einer zweiten Ballistospore sprossen («repetitive Keimung»), auf vegetativen Hyphen einiger mycelialer Pilze oder auf Hefezellen (die «Basidiomycetenhefen»). Alle Ballistosporen im engeren Sinn entstehen durch Knospung auf einem Sterigma und zeigen den gleichen Tropfenmechanismus, weshalb sie alle als homolog gelten. Sie zeigen eine charakteristische, oft jedoch unauffällige, dorsiventrale Asymmetrie der Sporenform. Diese dient dem Tropfenmechanismus, der auf den Seiten 494-498 besprochen wird.

Meiosporen im engeren Sinn gehen direkt aus einer **meiotischen Kern- und Zellteilung** hervor. Bei den Pilzen ist die Zellteilung meist durch eine Zellneubildung innerhalb der Meiosporenmutterzelle ersetzt, wie dies z.B. bei den Ascomyceten der Fall ist. Solche Meiosporen können **primäre Meiosporen** genannt werden. Bei den meisten Ascomyceten werden die primären Meiosporen freigesetzt und stellen die normalen Verbreitungsorgane dar, aber bei den Basidiomyceten ist dies nur äusserst selten der Fall (OBERWINKLER 1985 nennt nur 4 Arten, alles Rostpilze, Fig. 6.1 A,B). Bei fast allen Basidiomyceten bleiben die primären Meiosporen im Innern der Basidie liegen und sind zudem so stark umgebildet, dass sie morphologisch nicht mehr als solche erkannt werden.

Beim schon erwähnten *Tetragoniomyces* (Tremellales, Fig. 6.1 C) sind die primären Meiosporen noch individuell erkennbar und keimen in der Basidie mit einer die Basidienwand durchbrechenden Hyphe, aber bei den Hymenomyceten sind sie so stark zurückgebildet, dass sie zu fehlen scheinen. Ihre Funktion (Verbreitung der haploiden Kerne) wird von Basidiosporen übernommen, die als Sekundärsporen aus der Meiosporenmutterzelle sprossen. Streng genommen sind also die Basidiosporen keine Meiosporen; sie können höchstens in einem erweiterten, sekundären Sinn als solche bezeichnet werden, falls ihnen eine Meiose vorausgegangen ist. Solche Basidiosporen sind **sekundäre Meiosporen**.

EINE PHYLOGENETISCHE INTERPRETATION DER BASIDIE

Gestützt auf cytologische Beobachtungen an heute lebenden, morphologisch primitiven Basidiomyceten, von denen angenommen wird, dass sie einige Züge ihrer frühen Vorfahren beibehalten haben, kann eine stammesgeschichtliche Entwicklung der modernen Holobasidie abgeleitet werden. So verlockend dies heute erscheint, muss doch immer wieder unterstrichen werden, dass es sich dabei um eine hypothetische Konstruktion, nicht um eine bewiesene Tatsache handelt. Die Holobasidie der Hymenomyceten kann als Resultat mehrerer Veränderungen im Zyklus eines **hypothetischen, ursprünglichen Pilzes** verstanden werden, der noch dickwandige, aber bereits sesshafte Zygoten besass, der im Innern der Zygoten je vier primäre Meiosporen bildete und diese dann freisetzte, und dessen Meiosporen je ein Mycelium mit zahlreichen Ballistosporen bildeten (Fig. 6.2 A). Ein solcher Pilz ist noch kein Basidiomycet und ist bis heute nicht gefunden worden. Aber es gibt mehrere Pilze mit der einen oder andern dieser Eigenschaften. Die **phylogenetischen Veränderungen** sind:

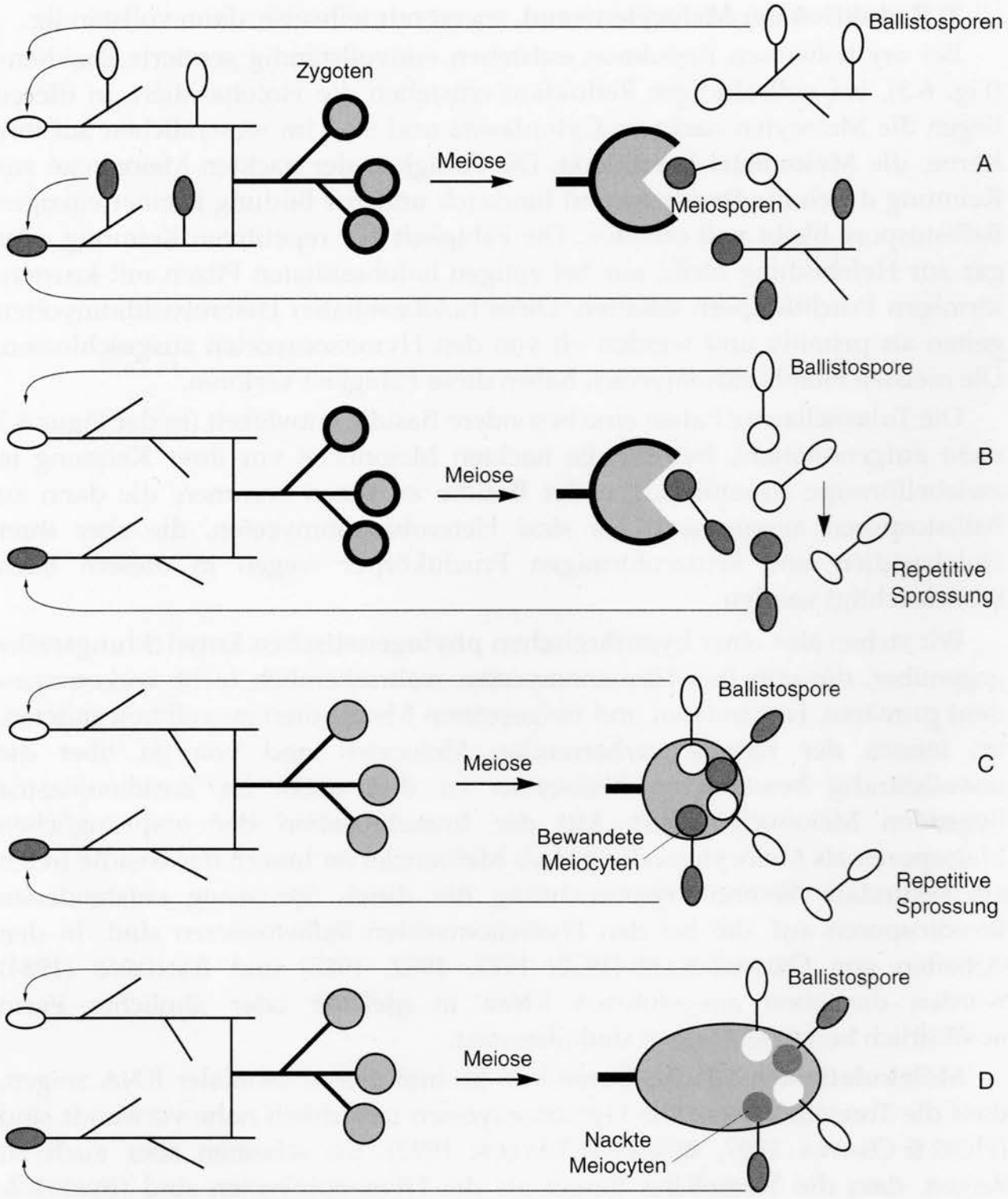
1) Reduktion des ballistosporogenen Mycels auf eine einzige, direkt aus der Meiospore sprossende Ballistospore (Fig. 6.2 B). Die Meiosporen werden noch frei, die Fähigkeit zur Sprossung bleibt erhalten und führt entweder zu wiederholter Ballistosporenbildung oder zu hefeähnlichem Wachstum mit gelegentlichen Ballistosporen.

Es ist auch möglich, dass die nicht filamentösen, ballistosporogenen Hefen der phylogenetische Ausgangspunkt sind, von dem einerseits die Pilze mit ballistosporogenen Hyphen, andrerseits die Heterobasidiomyceten (Fig. 6.2 C) abgeleitet werden können.

2) Dauernder Einschluss der vier Meiosporen. Die Zygote wird zu einem geschlossenen Meiosporangium ohne Sporenfreisetzung (Fig. 6.2 C). Die Wand der Meiosporen und die Keimung mit einer einzigen Ballistospore bleiben voll erhalten. Da solche Meiosporen keine Verbreitungsorgane mehr sind, sollte vermieden werden, sie Sporen zu nennen (Spora = Aussaat, Same). Es ist deshalb nicht ungeschickt, sie «Meiozellen» (BAUER & OBERWINKLER 1986: 262) oder **Meiocyten** zu nennen. Meist nehmen die vier Meiocyten fast den ganzen Raum der Zygote ein, die in der traditionellen Mykologie als «Phragmobasidie» bekannt geworden ist, da die eng aneinandergeschmiegten, dünnwandigen Meiocyten der meisten Tremellalen und Auricularialen septierte Basidien vortäuschen. Einige «Phragmobasidien», z.B. die des Eispilzes *Pseudohydnum gelatinosum,* lassen bei aufmerksamer Beobachtung eine kleine Lücke zwischen den Meiocyten und der basalen Basidienwand erkennen.

Die Meiocyten dieser Pilze keimen je mit einer kurzen Hyphe (oft "Protosterigma" genannt), die bald durch Sprossung eine Ballistospore bildet.

Die Fähigkeit zu wiederholter Ballistosporenbildung und zu hefeartiger Sprossung bleibt erhalten. Deshalb keimen viele «Phragmobasidiomyceten» repetitiv oder bilden Hefestadien.



Figur 6.2: Eine phylogenetische Interpretation der Basidie. **A:** Hypothetischer Urpilz, dessen getrenntgeschlechtliche, präsomatogame Mycelien Ballistosporen bilden. **B:** Reduktion der ballistosporogenen Mycelien. **C:** Reduktion der primären Meiosporen zu Meiocyten. «Phragmobasidie». **D:** Reduktion der Meiocyten zu nackten Meionuclei. Holobasidie.

Figure 6.2: A phylogenetic interpretation of the basidia. **A:** A hypothetic ancestor with sexually differentiated presomatogamic mycelia producing ballistospores. **B:** The ballistosporogenic mycelia have been suppressed. The primary meiospores directly produce the ballistospores. **C:** The meiospores are reduced to thin-walled meiocytes residing and germinating in the meiosporocyst (= "phragmobasidium"). **D:** The meiocysts have lost their walls. The holobasidium contains naked meiocysts, i.e. meionuclei, that retain the possibility to produce ballistospores.

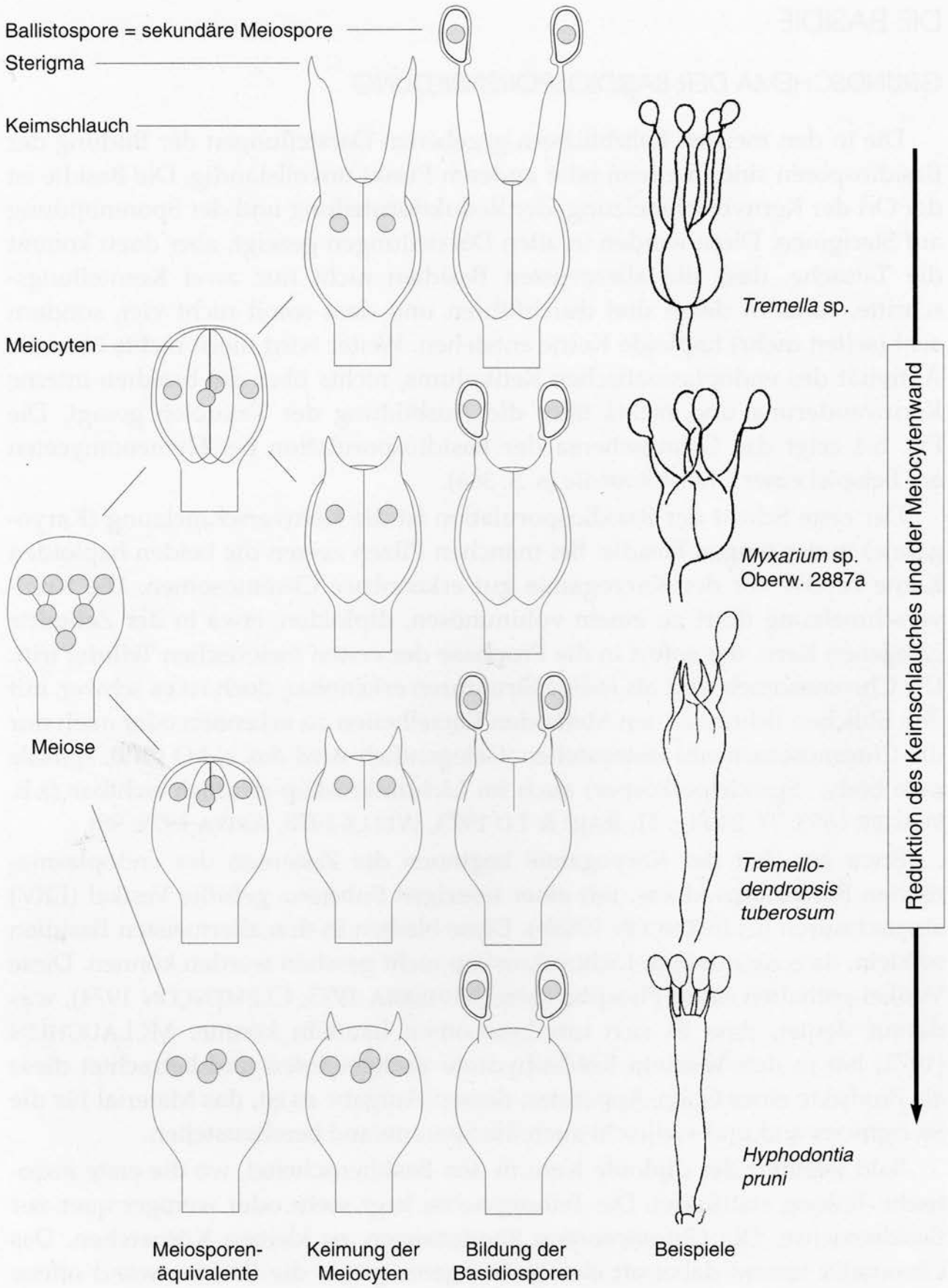
3) Reduktion der Meiocytenwand, zuerst nur teilweise, dann vollständig.

Bei der teilweisen Reduktion entstehen «unvollständig septierte Basidien» (Fig. 6.3), bei vollständiger Reduktion entstehen die Holobasidien. In diesen liegen die Meiocyten nackt im Cytoplasma und sind im wesentlichen auf ihre Kerne, die **Meionuclei** beschränkt. Die Fähigkeit der nackten Meionuclei zur Keimung durch die Basidienwand hindurch und zur Bildung je einer einzigen Ballistospore bleibt voll erhalten. Die Fähigkeit zur repetitiven Keimung oder gar zur Hefebildung bleibt nur bei einigen holobasidiaten Pilzen mit krustenförmigen Fruchtkörpern erhalten. Diese holobasidiaten Heterobasidiomyceten gelten als primitiv und werden oft von den Hymenomyceten ausgeschlossen. Die meisten Holobasidiomyceten haben diese Fähigkeit verloren.

Die Tulasnellaceae haben eine besondere Basidie entwickelt (in der Figur 6.3 nicht aufgenommen), bei der die nackten Meionuclei vor ihrer Keimung in zwiebelförmige Ausstülpungen der Basidie zu sitzen kommen, die dann zu Ballistosporen aussprossen. Sie sind Heterobasidiomyceten, die aber ihrer Holobasidien und krustenförmigen Fruchtkörper wegen in diesem Buch berücksichtigt werden.

Wir stehen also einer **hypothetischen phylogenetischen Entwicklungsreihe** gegenüber, die von (bei Hymenomyceten wahrscheinlich nicht vorkommenden) primären, bewandeten und freigesetzten Meiosporen zu voll bewandeten, im Innern der Basidie verharrenden Meiocyten und von da über die unvollständig bewandeten Meiocyten zu den nackt im Basidienplasma liegenden Meionuclei führt. Mit der Immobilisation der ursprünglichen Meiosporen als Meiocyten oder gar als Meionuclei im Innern der Basidie treten als sekundäre Verbreitungseinrichtung die durch Sprossung entstandenen Basidiosporen auf, die bei den Hymenomyceten Ballistosporen sind. In den Arbeiten von OBERWINKLER (1972, 1977, 1982, 1985) und BANDONI (1984) werden die oben ausgeführten Ideen in gleicher oder ähnlicher Form ausführlich behandelt, belegt und illustriert.

Molekulartaxonomische Daten von 5S und 18S ribosomaler RNA zeigen, dass die Tremellales und die Hymenomyceten tatsächlich nahe verwandt sind (HORI & OSAWA 1987, BERBEE & TAYLOR 1993). Sie scheinen aber auch zu zeigen, dass die Tremellales jünger als die Hymenomyceten sind (BERBEE & TAYLOR 1993). Somit kann die heutige Holobasidie vielleicht nicht direkt von der modernen *Tremella*-Basidie abgeleitet sein. Vielmehr sollte angenommen werden, dass der gemeinsame phylogenetische Vorfahre (vor etwa 220 Millionen Jahren, BERBEE & TAYLOR 1993) eine Basidie mit endogenen Meiosporen oder Meiocyten besass, die bei den Hymenomyceten wandlos wurden, bei den Tremellalen jedoch bewandet blieben. Es ist auch möglich, dass der gemeinsame Vorfahre nackte Meionuclei bildete und dass die Meiocyten der modernen Tremellalen sekundär bewandet sind.



Figur 6.3: Formalistische Verwandtschaft der Holobasidie mit der tremelloiden Basidie. Beispiele nach Oberwinkler (1972, 1982) und Eriksson & Ryvarden (1976), leicht verändert.

Figure 6.3: Formalistic kinship of the holobasidium with the tremelloid basidium.

DIE BASIDIE

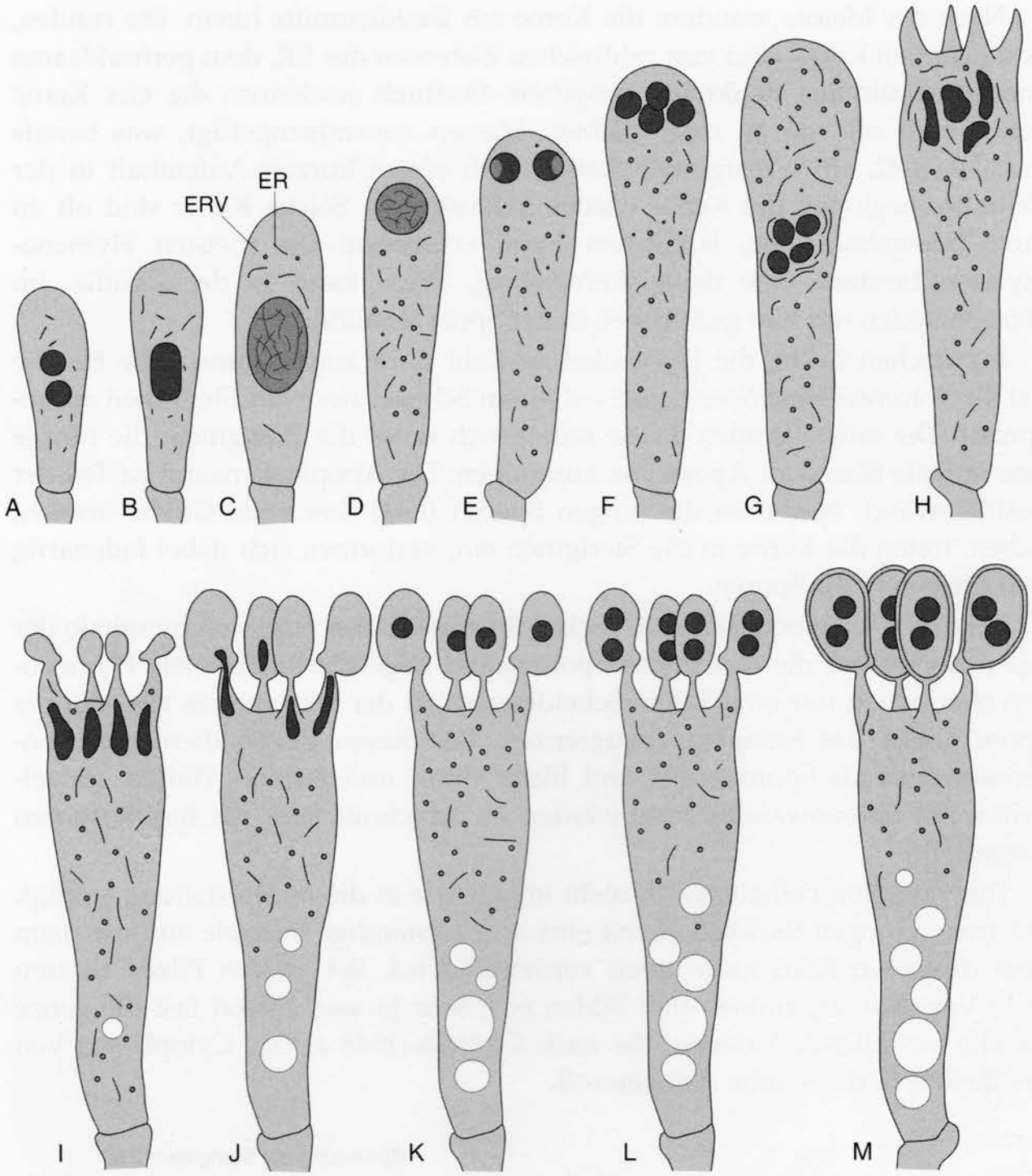
GRUNDSCHEMA DER BASIDIOSPORENBILDUNG

Die in den meisten Lehrbüchern gegebenen Darstellungen der Bildung der Basidiosporen sind in einem oder anderen Punkt unvollständig. Die Basidie ist der Ort der Kernverschmelzung, der Reduktionsteilung und der Sporenbildung auf Sterigmen. Diese werden in allen Darstellungen gezeigt, aber dazu kommt die Tatsache, dass die allermeisten Basidien nicht nur zwei Kernteilungsschritte, sondern deren drei durchführen und dass somit nicht vier, sondern acht (selten mehr) haploide Kerne entstehen. Weiter wird meist nichts über die Aktivität des endoplasmatischen Retikulums, nichts über die basidien-interne Kernwanderung und nichts über die Ausbildung der Vakuolen gesagt. Die Fig. 6.4 zeigt das Grundschema der Basidiosporulation bei Hymenomyceten am Beispiel einer Chiastobasidie (s. S. 386).

Der erste Schritt der Basidiosporulation ist die Kernverschmelzung (Karyogamie) in der jungen Basidie. Bei manchen Pilzen zeigen die beiden haploiden Kerne bereits vor der Karyogamie gut erkennbare Chromosomen. Die Kernverschmelzung führt zu einem voluminösen, diploiden, etwa in der Zellmitte gelegenen Kern, der sofort in die Prophase der ersten meiotischen Teilung tritt. Die Chromosomen sind als fädige Strukturen erkennbar, doch ist es schwer, mit den üblichen lichtoptischen Methoden Einzelheiten zu erkennen oder auch nur die Chromosomenzahl festzustellen. Gelegentlich wird das NAO (SPB, spindle pole body, Spindelpolkörper) auch im Lichtmikroskop deutlich sichtbar (z.B. WAGER 1893: Tf. 24 Fig. 11; RAJU & LU 1973, WELLS 1978, ARITA 1979: 98).

Etwa zur Zeit der Karyogamie beginnen die Zisternen des endoplasmatischen Retikulums kleine, mit einer faserigen Substanz gefüllte Vesikel (ERV) abzuschnüren (CLÉMENÇON 1969b). Diese bleiben in den allermeisten Basidien so klein, dass sie mit dem Lichtmikroskop nicht gesehen werden können. Diese Vesikel enthalten saure Phosphatasen (NEHEMIA 1973; CLÉMENÇON 1974), was darauf deutet, dass es sich um Lysosomen handeln könnte. MCLAUGHLIN (1972) hat in den Vesikeln Kohlenhydrate nachgewiesen und betrachtet diese als Produkte eines Golgi-Apparates, dessen Aufgabe es ist, das Material für die Sterigmenwand und vielleicht auch die Sporenwand bereitzustellen.

Bald wandert der diploide Kern in den Basidienscheitel, wo die erste meiotische Teilung stattfindet. Die Teilungsachse liegt mehr oder weniger quer zur Basidienachse. Die Chromosomen kondensieren zu kleinen Körperchen. Das Chromatin nimmt dabei oft eine gedrungene, gegen die Basidienwand offene Sichelform an, in dessen Höhlung das (hier lichtoptisch unsichtbare) NAO liegt. Nach einer kurzen Interphase folgt die zweite meiotische Teilung. Auch sie ist mehr oder weniger quer zur Basidienachse orientiert.



Figur 6.4: Grundschema der Sporenbildung eines Lamellenpilzes (Chiastobasidie). **A:** Junge Basidie mit den zwei haploiden Kernen. **B:** Karyogamie. **C,D:** Diploide Kerne in der Prophase der ersten meiotischen Teilung. **E,F:** Meiose. **G:** Kernwanderung. Kerne vom perinuklearen ER eingehüllt. **H-K:** Sprossung der Sterigmen, Bildung der Apophysen, Einwanderung der Kerne. **L:** Dritte Kernteilung, eine Mitose. **M:** Ausbildung der Sporenwand. — Spindelpolkörper und Nukleolus nicht eingezeichnet. ER = Endoplasmatisches Retikulum; ERV = ER (Golgi?)-Vesikel.

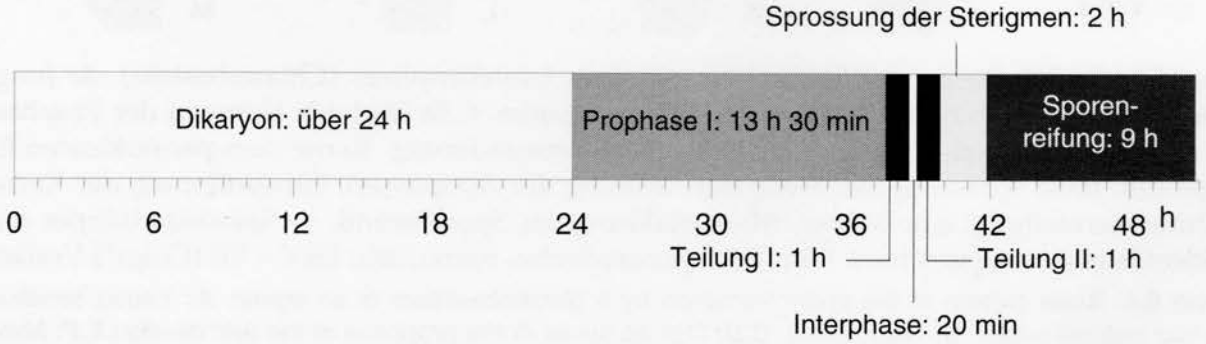
Figure 6.4: Basic pattern of the spore formation by a chiastobasidium of an agaric. **A:** Young basidium with two haploid nuclei. **B:** Karyogamy. **C,D:** Diploid nuclei in the prophase of the first division. **E,F:** Meiosis. **G:** Nuclear migration. Perinuclear ER present. **H-K:** Sterigmata and apophyses bud from the basidium and the nuclei enter the young spores. **L:** Third nuclear division, a mitosis. **M:** Formation of a spore wall. — ER = Endoplasmatic reticulum. ERV = Vesicles formed by the ER (or by the Golgi body?); SPB and nucleolus not shown.

Nach der Meiose wandern die Kerne zur Basidienmitte hinab. Die runden, absteigenden Kerne sind von zahlreichen Zisternen des ER, dem perinuklearen endoplasmatischen Retikulum umgeben. Dadurch erscheinen die vier Kerne lichtoptisch oft wie zu einer dichten Massen zusammengefügt, was bereits WAGER (1892, 1893) festgestellt hatte. Nach einem kurzen Aufenthalt in der Zellmitte beginnen die Kerne wieder aufzusteigen. Solche Kerne sind oft an ihrer unregelmässigen, länglichen Form erkennbar. Die meisten Hymenomyceten besitzen eine dritte Kernteilung. Diese kann in der Basidie, im Sterigma oder, wie hier gezeichnet, in der Spore stattfinden.

Inzwischen haben die ER-Vesikel an Zahl stark zugenommen, die Basidie hat ihr Volumen vergrössert, und auf ihrem Scheitel sind vier Sterigmen ausgesprosst. Die aufsteigenden Kerne reihen sich unter die Sterigmen, die nun je eine apikale Blase, die **Apophyse**, ausstülpen. Die Apophysenwand ist Teil der Basidienwand. Nachdem die jungen Sporen (fast) ihre volle Grösse erreicht haben, treten die Kerne in die Sterigmen ein, verformen sich dabei fadenartig und fliessen in die Sporen.

Bei den Hymenomyceten mit dicken Sporenwänden wird nun innerhalb der Apophysenwand die eigentliche Sporenwand abgelagert; aber viele Hymenomyceten bilden nur eine kleine Scheidewand an der Sporenbasis aus, um die Spore gegen das Sterigma abzugrenzen. Bei diesen Pilzen dient die Apophysenwand als Sporenwand und bleibt dünn und farblos. Weitere Einzelheiten zur Sporenwandbildung werden im Abschnitt über die Basidiosporen dargestellt.

Die Vakuolen verhalten sich nicht immer wie in dieser Darstellung gezeigt. Oft tritt in jungen Basidien zuerst eine scheitelständige Vakuole auf, die dann vom diploiden Kern nach unten verdrängt wird. Bei andern Pilzen fliessen viele Vakuolen zusammen und bilden eine sehr grosse, zuletzt fast die ganze Basidie ausfüllende Vakuole, die nach CORNER (1948 a) das Cytoplasma von der Basidie in die Sporen drängen soll.



Figur 6.5: Zeiten für die Entwicklungsphasen der Basidien von *Coprinus cinereus* (gerundete Werte). Nach den Angaben von Raju & Lu 1970.

Figure 6.5: Timing of the developmental phases of the basidium in *Coprinus cinereus* (rounded values).

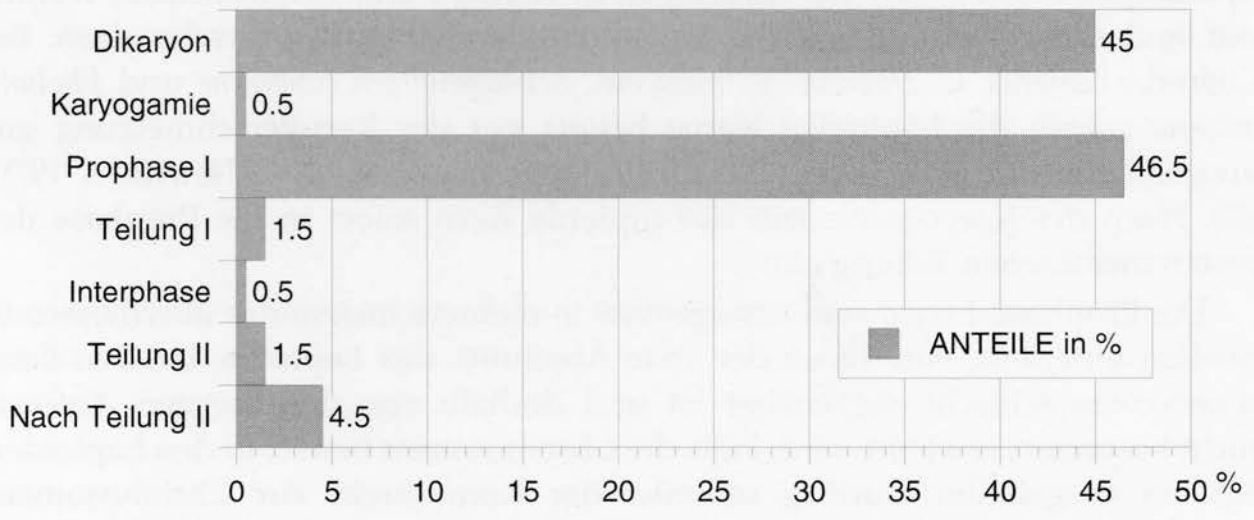
Alle Basidien entwicklen nur eine einzige Sporengeneration und welken nach der Sporulation. Einige Pilze zeigen proliferierende ("repetierende") Basidien, aus denen nach dem Sporenabsprung eine neue Basidie sprosst (vgl. S. 398), aber die Annahme von MAIRE (1902), wonach die in der Basidie zurückbleibenden Kerne im Stande seien, nochmals Sporen zu erzeugen, konnte nie bewiesen werden.

Die Phasen der Basidienentwicklung dauern sehr unterschiedlich lang. Die direkte Bestimmung der zeitlichen Dauer der Entwicklungsstadien (Fig. 6.5) ist bei *Coprinus*-Arten möglich, da sich deren Basidien quasi synchron entwickeln (RAJU & LU 1970).

LERBS (1971) gibt für den raschwüchsigen und schnell vergehenden *Coprinus radiatus* wesentlich kürzere Zeiten an. Die Prophase I dauert nur 6-8 Stunden, und die beiden meiotischen Teilungen nehmen je nur etwa 10-15 Minuten in Anspruch. Die Interphase dauert 15-20 Minuten, ist also durchschnittlich gleich lang wie bei *Coprinus cinereus.*

Die meisten Hymenomyceten zeigen Hymenien mit Basidien in allen Entwicklungsstadien, so dass mit einer einzigen Entnahme alle Stadien erfasst werden. Dies ist zwar praktisch für das Studium der cytologischen Abläufe an sich, erlaubt aber keine Aussagen über die wahre zeitliche Dauer der Entwicklungsstadien. Die Häufigkeit der einzelnen Phasen (Beispiel Fig. 6.6) ist direkt proportional zu deren Zeitdauer, und ihre Proportionen sind ähnlich denen der Fig. 6.5. Wird angenommen, dass die Teilungen I und II je etwa 1 Stunde dauern (was aber nicht so sein muss), so folgt, dass die Karyogamie und die Interphase je etwa 20 Minuten in Anspruch nehmen.

Nach DELGADO & COOK (1976) dauert die Meiose bei *Crinipellis perniciosa* nur etwa 6 Stunden.



Figur 6.6: Prozentuale Anteile der meiotischen Phasen des Keulenpilzes *Clavicorona pyxidata.* Gerundete Werte nach den Angaben von Berbee & Wells 1989.

Fig. 6.6: Approximate frequencies of the meiotic phases of *Clavicorona pyxidata.*

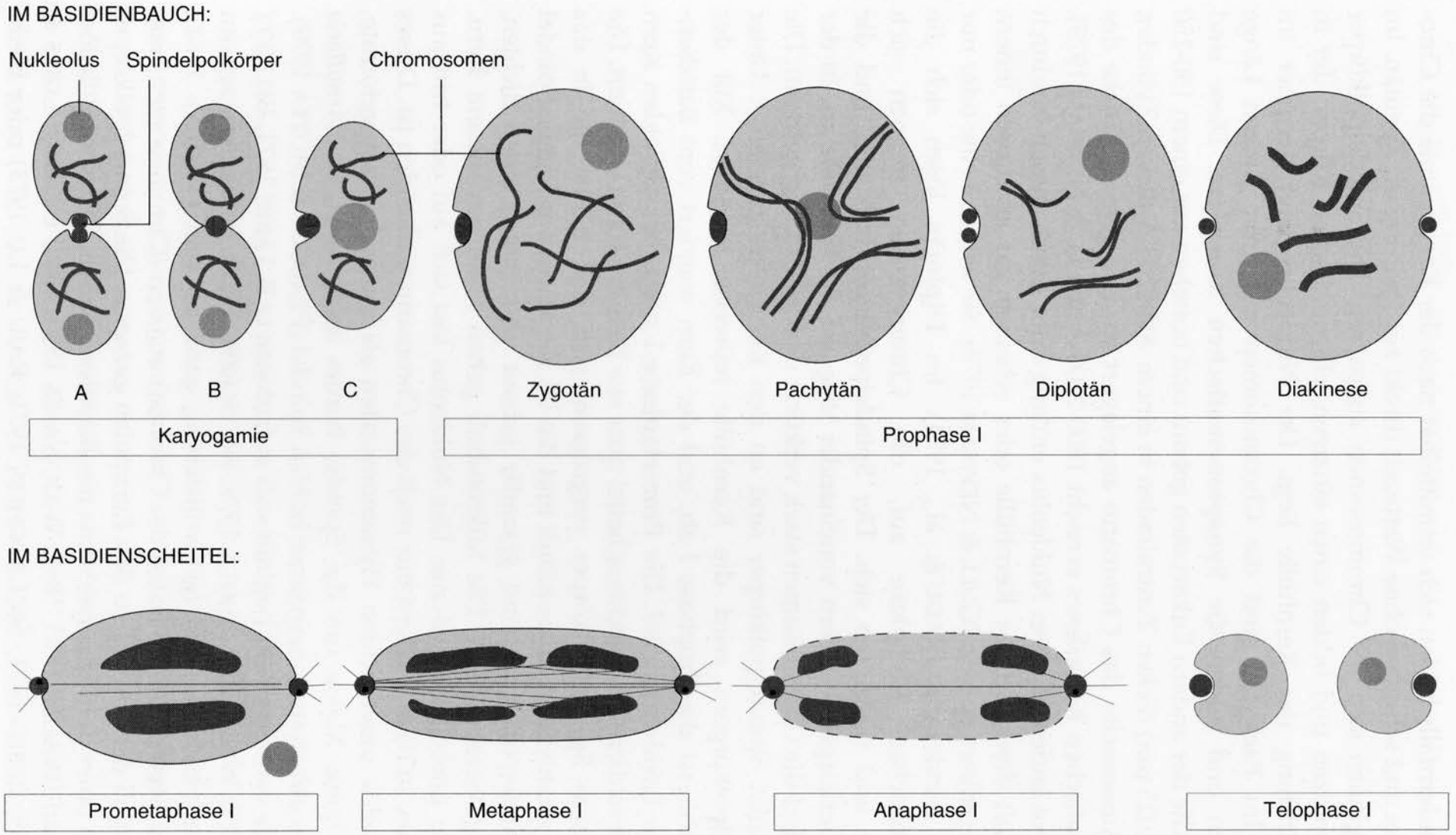
Karyogamie und Meiose

In einem Quetschpräparat des Hymeniums eines gut sporulierenden Hymenomyceten mit asynchroner Basidienentwicklung (d.h. fast aller Gattungen ausser *Coprinus*) können alle Phasen der Karyogamie und Meiose gefunden werden, allerdings mit ganz verschiedenen Häufigkeiten. Die in der Figur 6.6 gezeigten prozentualen Anteile sind in grossen Zügen bei all diesen Pilzen etwa gleich. Überall herrschen die Dikaryophase und die Prophase I vor, während die Kernverschmelzung und die Interphase selten zu sehen sind.

Die junge, präkaryogame Basidiole bleibt stundenlang im zweikernigen Zustand (die genaue Zeitdauer wurde nicht festgestellt, da es schwer ist, den Zeitpunkt der Schnallenbildung zu bestimmen). Dann folgen sich Karyogamie und Meiose (Kernverschmelzung und Reduktionsteilung) ohne Wartepause. Die Karyogamie dauert nur wenige Minuten, und nach deren Abschluss tritt der diploide Kern sofort in die Prophase der ersten meiotischen Teilung, die wiederum mehrere Stunden dauert. In dieser Prophase ist das Kernvolumen sehr stark vergrössert, und es sind einige Chromosomen sichtbar. Nach dieser langen Prophase folgen sich die beiden meiotischen Teilungen in kurzen Abständen ohne nennenswerte Interphase.

Die **Karyogamie** (Kernverschmelzung) beginnt mit der Gegenüberstellung der beiden haploiden Kerne, so dass die beiden Spindelpolkörper (NAO, SPB) verschmelzen können. MCLAUGHLIN (1971) weist bei *Suillus rubinellus* bei jedem Kern einen diglobularen Spindelpolkörper nach, während RAJU & LU (1973) bei *Coprinus cinereus* je einen monoglobularen Spindelpolkörper finden. Die verschmelzenden Spindelpolkörper von *Clavicorona pyxidata* zeigen zwei kleine und undeutliche globulare Einheiten, während die Mittelplatte gross und auffällig ist (BERBEE & WELLS 1989). Nach der Verschmelzung der beiden Spindelpolkörper treten die Kernhüllen in Kontakt und verschmelzen, worauf die beiden Nukleoli aufeinander zuwandern und ebenfalls verschmelzen. Bei *Coprinus comatus, C. cinereus, C. micaceus, Schizophyllum commune* und *Pholiota adiposa* zeigen die haploiden Kerne bereits vor der Kernverschmelzung gut ausgebildete Chromosomen (LU & RAJU 1970; RADU & al. 1974; ARITA 1979: 83). Nach der Karyogamie tritt der diploide Kern sofort in die Prophase der ersten meiotischen Teilung ein.

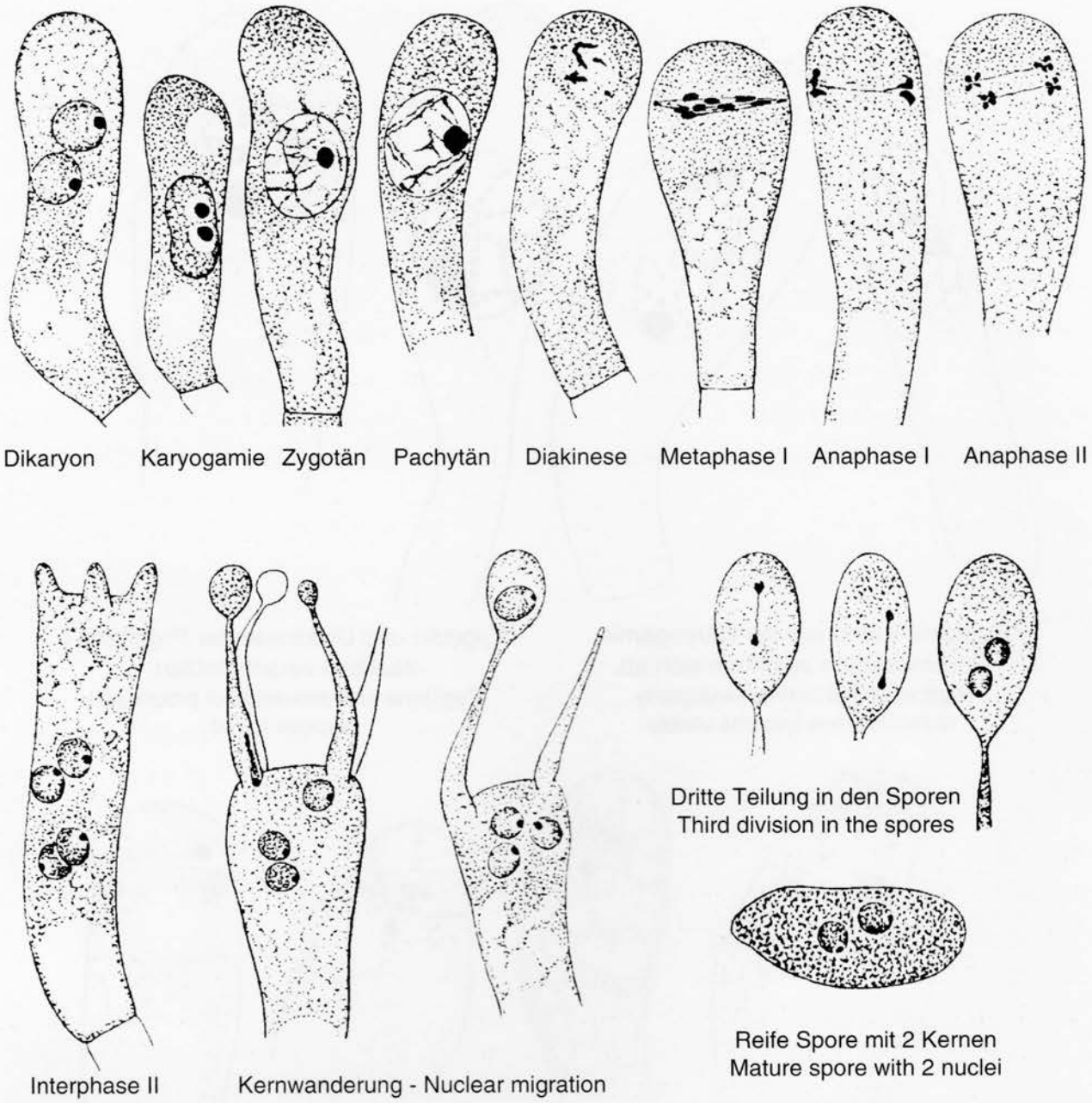
Die **Prophase I** wird traditionsgemäss in mehrere ineinander überfliessende Stadien unterteilt, von denen der erste Abschnitt, das **Leptotän**, bei den Basidiomyceten schlecht abgrenzbar ist und deshalb von den meisten Autoren nicht besonders erwähnt wird. Falls die Chromosomen bereits in den haploiden Kernen ausgebildet wurden, schreitet der Kern direkt zur Chromosomenpaarung. In diesem Fall entsprechen die Chromosomen der haploiden Kerne dem Leptotänstadium der Prophase I der Pflanzen und Tiere (in einem gewissen Sinn hat die Meiose dieser Pilze bereits *vor* der Karyogamie be-



Figur 6.7: Ein Schema der ersten meiotischen Teilung eines Hymenomyceten.

Figure 6.7: A diagram of the first meiotic division of a Hymenomycete.

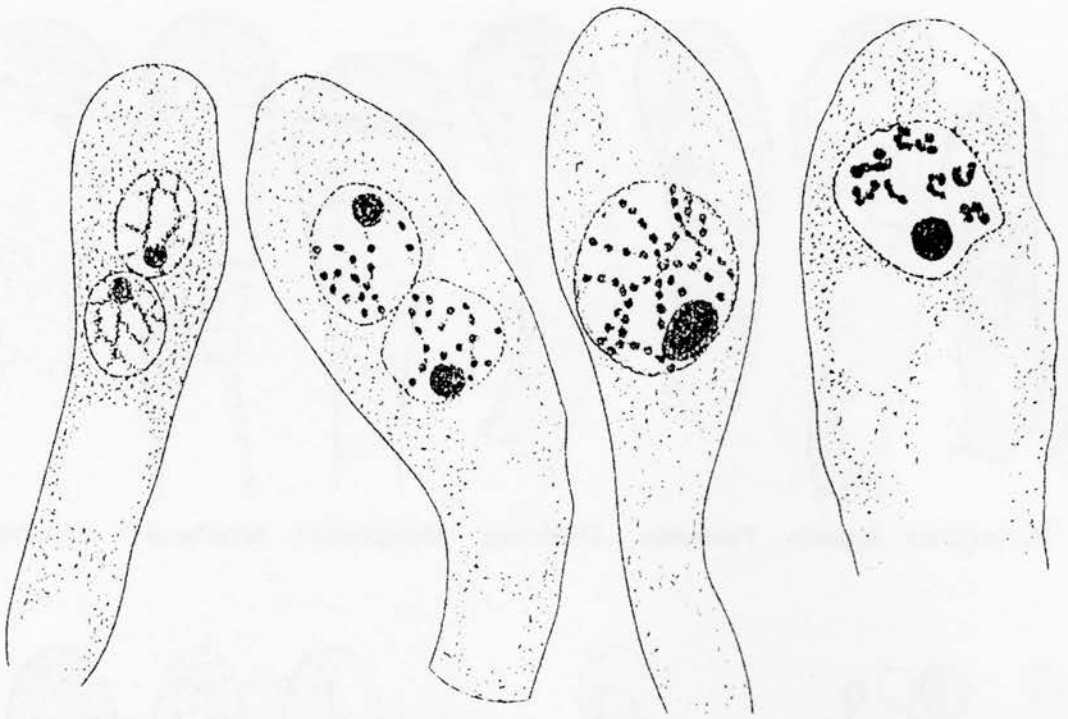
gonnen!). Andernfalls bilden sich unmittelbar nach der Karyogamie die Chromosomen aus und schreiten ohne Wartezeit direkt zur Paarung im Zygotän. Im **Zygotän** beginnen sich die Chromosomen zu paaren. Die Spindelpolkörper sind verschmolzen und bilden einen einzigen, ellipsoidischen Körper, der in einer Einbuchtung der Kernhülle liegt. Der Nukleolus liegt peripher im Chromatin. Im **Pachytän** sind die Chromosomen auf ihrer ganzen Länge verschmolzen und bilden die **Synaptonematischen Komplexe**. Diese sind ähnlich wie die der andern Eukaryoten gebaut und bestehen aus einem 150-250 Å (= 0,015-0,025 µm) dicken Zentralfaden in einem 900-1200 Å dicken Zylinder, an dessen Aussenseite das Chromatin angelagert ist. Die gesamte Dicke des synaptonematischen Komplexes erreicht 1800-2600 Å (GULL & NEWSAM 1975). Die Komplexe laufen oft dem Nukleolus entlang oder durch diesen hindurch und enden oft direkt an der Kernhülle oder scheinen gar an dessen innern Membran verankert zu sein (GULL & NEWSAM 1975). Sie zeigen keine oder nur undeutliche Bänderung (RADU & al., 1974). Im **Diplotän** lösen sich die synaptonematischen Komplexe auf, die Chromosomen trennen sich voneinander und verkürzen sich. Der Spindelpolkörper teilt sich, und die beiden Tochterkörper wandern voneinander weg auf die Kernpole zu. In der **Diakinese** sind die Chromosomen stark verkürzt und vollständig getrennt. Die monoglobularen Spindelpolkörper sind an den Kernpolen angelangt. Unter den Spindelpolkörpern wird die Kernhülle teilweise aufgelöst. Mit der Diakinese schliesst die Prophase I ab, und der Kern wandert vom Basidienbauch in den Basidienscheitel. Die **Prometaphase** I zeigt den diploiden Kern (der Chiastobasidien) im Basidienscheitel quer zur Basidienachse orientiert. Die monoglobularen Spindelpolkörper vergrössern sich und bilden die in das Cytoplasma strahlenden Mikrotubuli und die im Kerninnern gelegene Spindel aus. Die Spindelpolkörper sind granulär gebaut und zeigen einen dichten, exzentrisch gelegenen Kern. Die Mikrotubuli gehen nicht von diesem Kern, sondern vom granulären Teil aus. Der Nukleolus löst sich auf oder tritt aus dem Kern aus, so dass im Kern nur noch das Chromatin vorhanden ist. Dieses ist bei fast allen untersuchten Hymenomyceten als unregelmässig geformte, röhrenartig hohle Masse um die Spindel herum angeordnet, bei *Armillaria mellea* liegt es jedoch im Innern einer hohlen Spindel (PEABODY & MOTTA 1979). Die Kernhülle mancher Pilze beginnt sich aufzulösen (z.B. LERBS 1971, BECKETT & al. 1974: 207, WELLS 1978, ARITA 1979: 89, SLÉZEC 1986), bei andern scheint sie in diesem Stadium noch fast vollständig ganz zu sein (THIELKE 1982). Während der **Metaphase I** werden die Chromatinmassen (Chromosomen) von den Mikrotubuli der Spindel zu den Kernpolen gezogen. Die Spindelpolkörper liegen knapp unter dem Plasmalemma des Basidienscheitels. Die Kernhülle löst sich weiter auf (WAGER 1893, 1894; WAKAYAMA 1930, 1932; LU 1967; LERBS & THIELKE 1969; LERBS 1971; MCLAUGHLIN 1971; RAJU & LU 1973) oder bleibt



Figur 6.8: Karyogamie, Meiose und dritte Kernteilung bei einer *Athelia*-Art. Der Nukleolus und die Kernhülle verschwinden während der ersten Prophase. Die Mikrotubuli der Spindel sind sichtbar. Kulturmaterial mit dem schwächeren Flemmingschen Gemisch fixiert und mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt. Nach Kniep 1913 (als *Hypochnus terrestris*), elektronisch kopiert und bearbeitet.

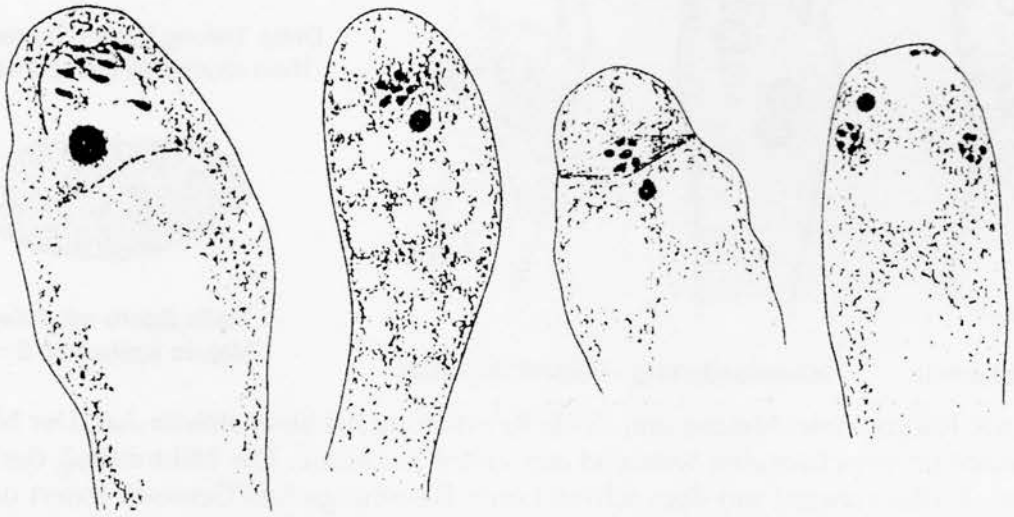
Figure 6.8: Karyogamy, meiosis and third nuclear division in a species of *Athelia*. The nucleolus and the nuclear envelope disappear during prophase I. The microtubuli of the spindle are visible. Culture material fixed with Flemming's solution and stained with iron-hematoxylin.

intakt (SETLIFF & al. 1974, THIELKE 1974). Die **Anaphase I** bringt das Chromatin an den Kernpolen zur Kondensation. Bei den meisten Pilzen wird die Kernhülle weitgehend aufgelöst, während der **Telophase I** aber wieder hergestellt. Die Telophasenkerne der ersten meiotischen Teilung zeigen eine charakteristische, mondsichelförmige, gedrungene Gestalt.



Haploide Kerne vor der Karyogamie, Chromosomen zeichnen sich ab.
Haploid nuclei before karyogamy, chromosomes become visible

Zygotän und Diakinese der Prophase I Nukleoli verschmolzen
Zygotene and diakinesis of prophase I Nucleoli fused

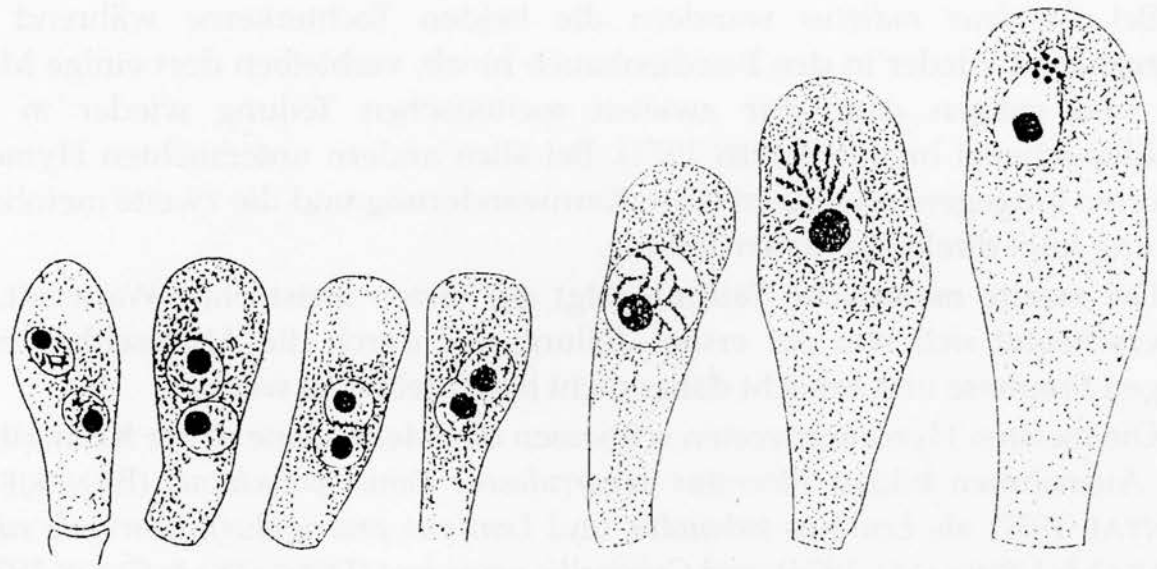


Austritt des Nukleolus aus dem Kern. Kernhülle wird aufgelöst.
Extrusion of the nucleolus. Nuclear envelope dissolves.

Erste Teilung. Nukleolus liegt im Cytoplasma der Basidie.
First division. The nucleolus is located in the cytoplasm of the basidium.

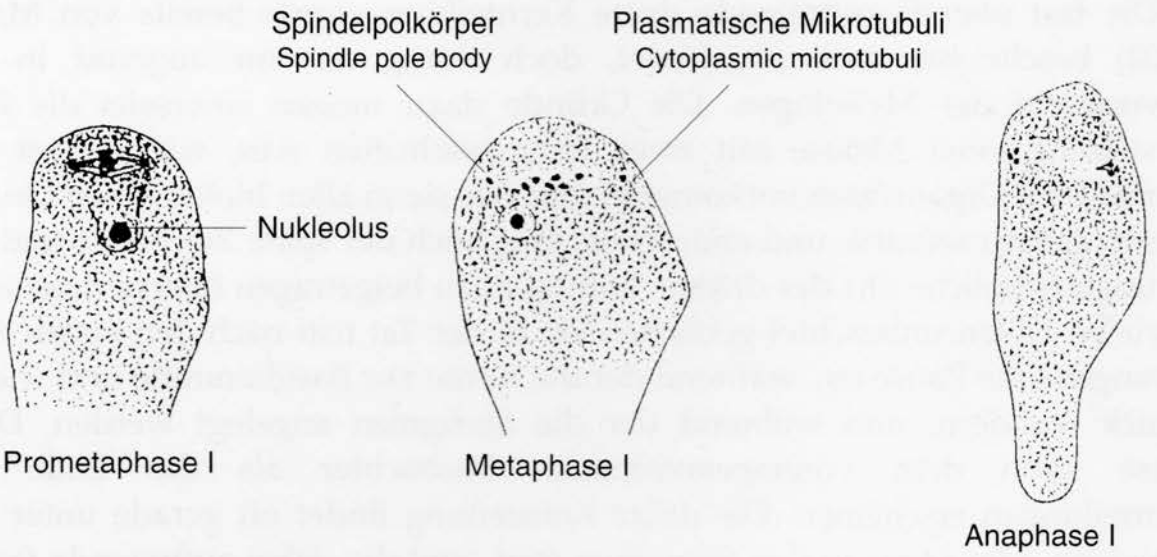
Figur 6.9: Karyogamie und erste meiotische Teilung bei *Amanita muscaria*. Chromosomen bereits vor der Kernverschmelzung sichtbar. Austritt des Nukleolus aus dem Kern und erste meiotische Teilung. Die Kernhülle verschwindet. Nach Wager 1893, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.9: Karyogamy and first meiotic division of *Amanita muscaria*. Both haploid nuclei produce chromosomes before karyogamy. The nucleolus is extruded from the nucleus. The nuclear envelope disappears.



Karyogamie.
Chromosomen bereits sichtbar.
Karyogamy: Chromosomes already visible.

Prophase I. Der Nukleolus tritt während der Diakinese aus dem Kern.
Prophase I. The nucleolus is extruded from the nucleus during diakinesis.



Erste meiotische Teilung: Der ausgetretene Nukleolus löst sich auf.
First meiotic division: the extruded nucleolus disappears.

Figur 6.10: Karyogamie und erste meiotische Teilung bei *Stropharia stercoraria*. Die Chromosomen werden bereits in den haploiden Kernen vor der Kernverschmelzung angelegt. Der Nukleolus tritt während der Prophase I aus dem Kern und löst sich auf. Nach Wager 1893, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.10: Karyogamy and first meiotic division of *Stropharia stercoraria*. The chromosomes appear in the haploid nuclei before karyogamy. During prophase I the nucleolus separates from the chromatin, is extruded from the nucleus and dissolves.

Bei *Coprinus radiatus* wandern die beiden Tochterkerne während der **Interphase I** wieder in den Basidienbauch hinab, verbleiben dort einige Minuten und steigen dann zur zweiten meitotischen Teilung wieder in den Basidienscheitel hinauf (LERBS 1971). Bei allen andern untersuchten Hymenomyceten hingegen unterbleibt diese Kernwanderung und die zweite meiotische Teilung folgt direkt der ersten Teilung.

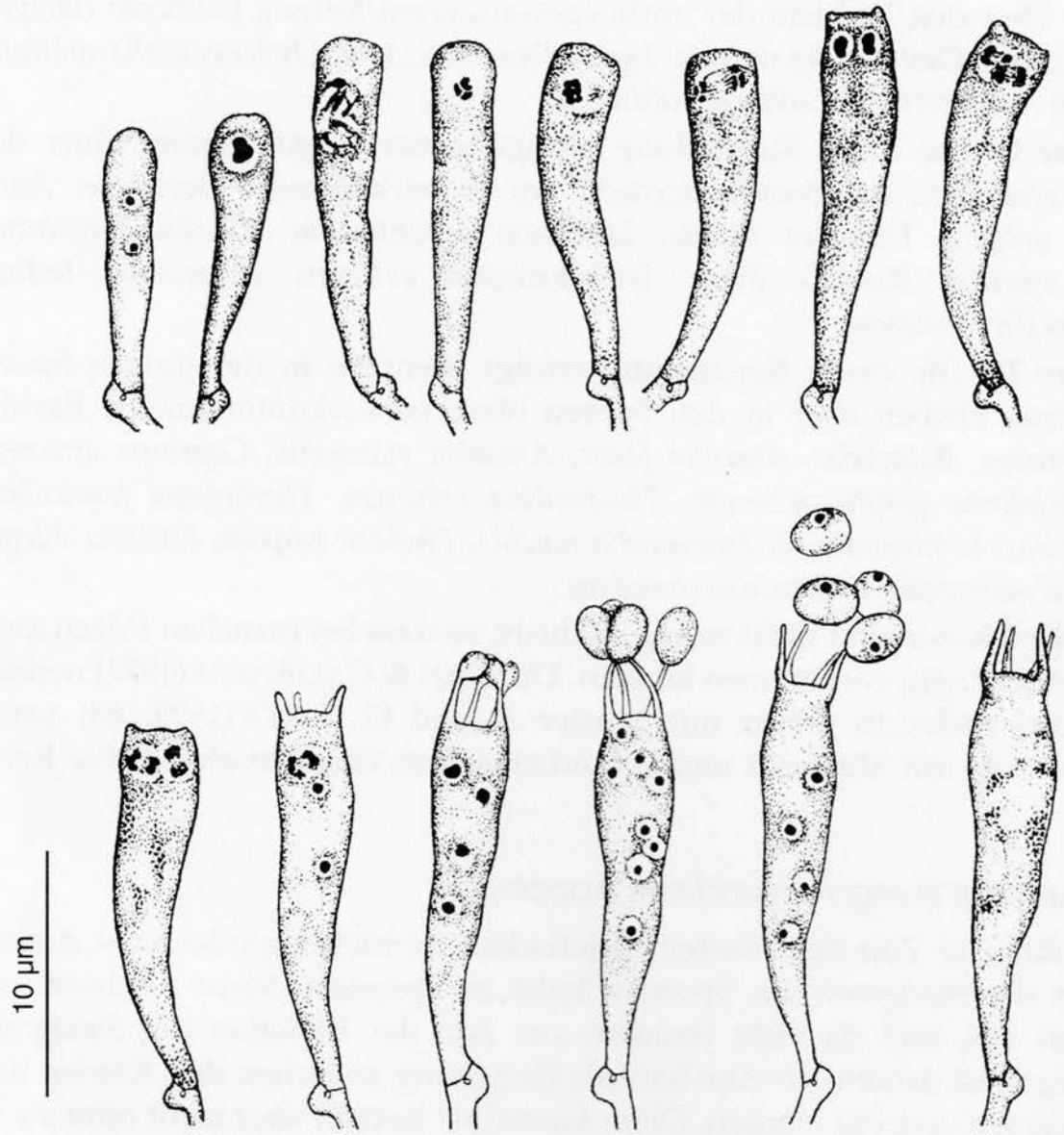
Die **zweite meiotische Teilung** folgt der ersten meist ohne Wartezeit. Sie unterscheidet sich von der ersten Teilung nur durch die Abwesenheit einer langen Prophase und braucht daher nicht beschrieben zu werden.

Die meisten Hymenomyceten schliessen der Meiose eine **dritte Kernteilung** an. Ausnahmen bilden *Pleurotus squarrulosus, Panus polychrous* (BANERJEE & SANYAL 1957, als *Lentinus subnudus* und *Lentinus praerigidus*), *Lentinula edodes* (NAKAI & USHIYAMA 1974) und *Crinipellis perniciosa* (DELGADO & COOK 1976a), bei denen die 4 haploiden Kerne in die Basidiosporen wandern und sich nicht mehr teilen. Wahrscheinlich kann dieses Verhaltensmuster auch noch bei andern Pilzen gefunden werden. (Bei *Crinipellis perniciosa* werden einige wenige Sporen vor der Keimung zweizellig, aber dies kann kaum als eine dritte Kernteilung im Rahmen der Sporulation gewertet werden.)

Die fast überall auftretende dritte Kernteilung wurde bereits von MAIRE (1902) beschrieben und abgebildet, doch drang sie nur zögernd in das Bewusstsein der Mykologen. Die Gründe dazu mögen einerseits die feste Vorstellung einer Meiose mit zwei Teilungsschritten sein, wie sie bei den allermeisten Organismen vorkommen und wie sie in allen biologischen Grundkursen gelehrt werden, und andrerseits mag auch der späte Zeitpunkt und der oft ungewöhnliche Ort der dritten Teilung dazu beigetragen haben, dass sie in so vielen Fällen unbeachtet geblieben ist. In der Tat tritt nach den ersten zwei Teilungen eine Pause ein, während der die Kerne zur Basidienmitte und wieder zurück wandern, und während der die Sterigmen angelegt werden. Diese Pause kann dem voreingenommenen Beobachter als das Ende der Kernteilungen erscheinen. Die dritte Kernteilung findet oft gerade unter den Sterigmen oder sogar in den Sterigmen statt, und die dabei auftretende fadenförmige Gestalt kann als Anpassung an die Wanderung der Kerne durch die Sterigmen missdeutet werden.

Etwas später hat LEVINE (1913) eine dritte Kernteilung bei *Leccinum* beschrieben, aber erst KÜHNER (1937, 1938a, 1945b, 1977), BOIDIN (1958), BANERJEE & MUKHERJEE (1956), BANERJEE & SAMADDER (1960), BANERJEE & NANDI (1962), IWASE & al. (1987), TOMMERUP & BROADBENT (1975) und DUNCAN & GALBRAITH (1972) haben die dritte Kernteilung voll gewürdigt. Die beiden letzten Autoren unterscheiden vier Verhaltensmuster:

Muster A: Die dritte Kernteilung findet im Basidienscheitel statt. Vier der acht Kerne wandern in vier Sporen. Die reifen Sporen sind einkernig, die vier in



Figur 6.11: Karyogamie, Meiose und dritte Kernteilung nach dem Muster A bei *Stereum fuscum*. Die vier in der Basidie bleibenden Kerne verkümmern. Nach Banerjee & Mukherjee 1956, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.11: Karyogamy, meiosis and third nuclear division of pattern A in *Stereum fuscum*. Four nuclei migrate into the spores, the other four nuclei degenerate in the basidium.

der Basidie zurückgebliebenen Kerne verkümmern. Beispiel: *Pleurotus eryngii, P. ferulae, P. nebrodensis* (SLÉZEC 1986), *Stereum fuscum, Cantharellus cibarius* (die Basidien dieser Art tragen 3-6 einkernige Sporen, in den Basidien bleiben dementsprechend 5-2 Kerne übrig).

Muster B: Die dritte Kernteilung findet in den Sterigmen oder an deren Basis statt. Je ein Kern wandert in die Sporen, der andere in die Basidie, wo er verkümmert. Die in die Basidie zurückgewanderten Kerne können im Basidienscheitel bleiben *(Collybia butyracea, Collybia peronata, Marasmius oreades)*, in der Basidienmitte liegen *(Hygrophorus hypothejus, Lyophyllum mephiticum)* oder im Basidienfuss liegen *(Lepiota rufipes, Lepista nuda)*. Weitere Beispiele (ohne

Angaben über den Verbleib der zurückgewanderten Kerne): *Clitocybe clavipes, Clitocybe odora, Cystolepiota sistrata, Lyophyllum rancidum, Oudemansiella radicata, Tricholoma columbetta, Tricholoma sulfureum.*

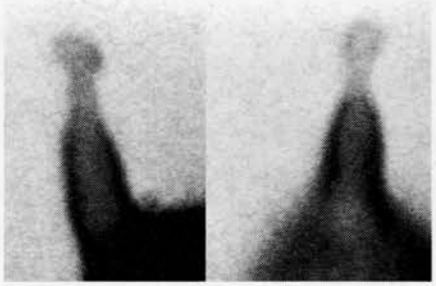
Muster C: Die dritte Kernteilung erfolgt in der jungen Spore. Einer der Kerne wandert in die Basidie zurück, wo er verkümmert. Beispiele: *Auriscalpium vulgare, Daedalea flavida, Leccinum aurantiacum, Paxillus involutus, Russula emetica, Russula flava, Tricholomopsis rutilans, Xerocomus badius, Xerocomus chrysenteron.*

Muster D: Die dritte Kernteilung erfolgt ebenfalls in der jungen Spore. Beide Kerne bleiben aber in den Sporen ohne zu verkümmern, die Basidie bleibt kernlos. Beispiele: *Amanita fulva, Amanita rubescens, Coprinus atramentarius, Entoloma porphyrophaeum, Flammulina velutipes, Hypholoma fasciculare, Leucocoprinus birnbaumii, Oudemansiella mucida, Pholiota adiposa, Pholiota dilepis, Tricholoma matsutake, Vuilleminia comedens.*

Die vier Muster sind nicht streng exklusiv, so dass bei manchen Pilzen zwei Muster gleichzeitig vorkommen können. DUNCAN & GALBRAITH (1972) nennen als Beispiel *Rickenella setipes* mit Muster A und C; ARITA (1979: 83) nennt *Pholiota nameko* mit Muster A und D (und einzelnen Basidien ohne dritte Kernteilung).

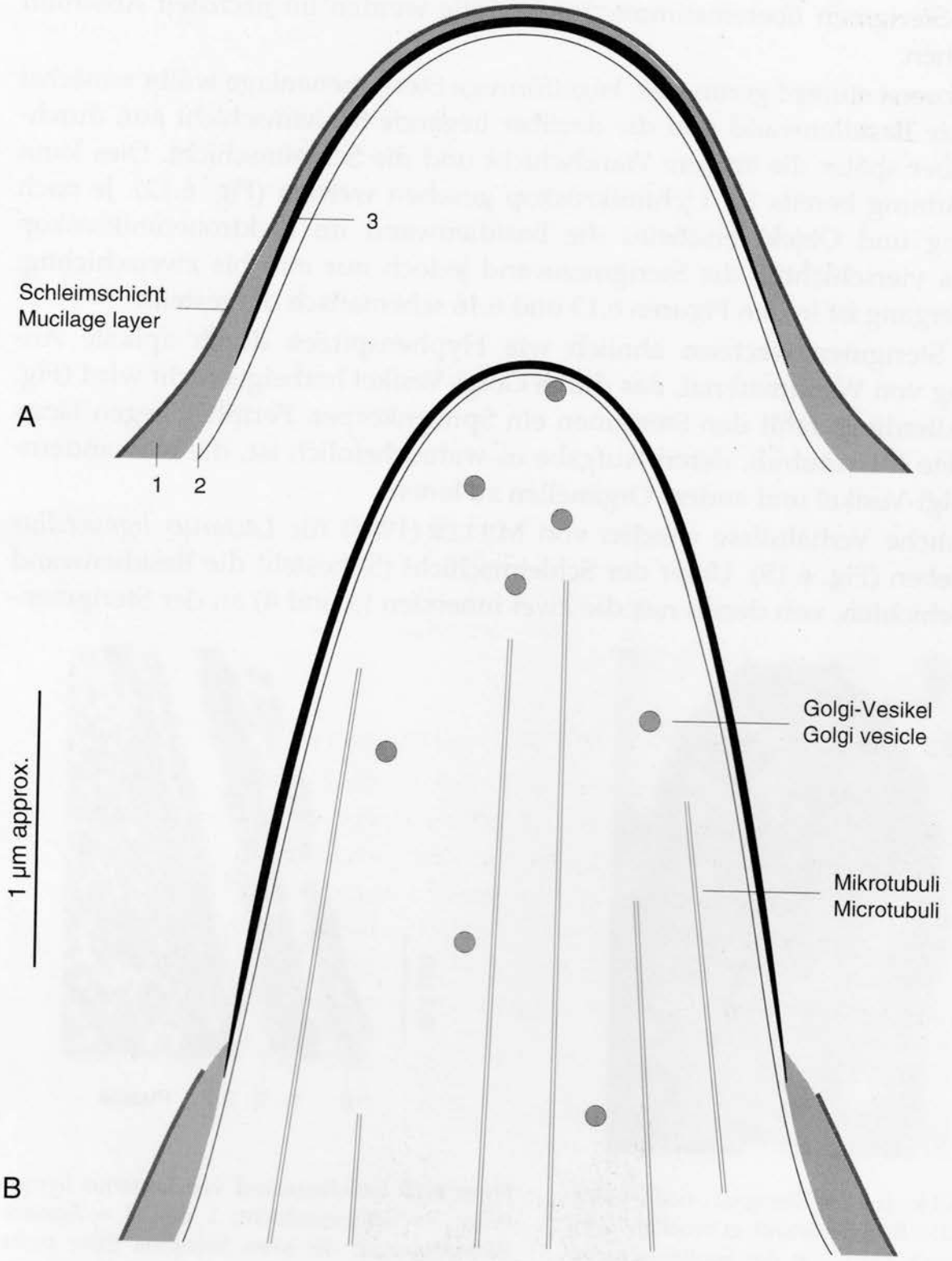
Wachstum der Sterigmen und der Apophysen

Ungefähr zur Zeit der zweiten meiotischen Kernteilung oder kurz danach beginnen die Sterigmen am Sporenscheitel zu sprossen. Meist wachsen vier Sterigmen aus, und da viele Basidien zur Zeit der Initiation der Sterigmen vierkernig sind, könnte an eine kausale Beziehung zwischen den Kernen und den Sterigmen gedacht werden. Diese Kausalität besteht aber nicht oder sie ist sehr schwach. Es sind zahlreiche Basidien mit weniger oder mit mehr als vier Sterigmen bekannt geworden, bei denen die Anzahl Kerne nicht mit der



Figur 6.12: Sterigmen mit jungen Apophysen im Lichtmikroskop. Die inneren Wandschichten durchbrechen die äusseren Schichten etwa in zwei Dritteln der Höhe des Sterigmas (bei vielen andern Hymenomyceten befindet sich die Durchbruchstelle näher an der Basis der Sterigmen). *Tricholoma gausapatum,* Formolfixierung, gefärbt mit basischem Fuchsin.

Figure 6.12: Sterigmata and young apophyses as seen in a light microscope. The inner wall layers break through the outer ones in about two thirds of the height of the sterigmata (in many other Hymenomycetes the transition zone is much closer to the base of the sterigma). *Tricholoma gausapatum,* fixed with formaldehyde and stained with basic fuchsin.



Figur 6.13: Architektur des Sterigmas. In der Aufwölbung der Basidienwand (A) tritt eine neue Wandschicht (3) auf. Dann werden die Schleimschicht und die äussere Basidienwand (1) durchbrochen (B). Die Mikrotubuli leiten die mit Wandmaterial gefüllten Golgi-Vesikel in die Scheitelregion des Sterigmas. In Anlehnung an McLaughlin 1973 und 1982.

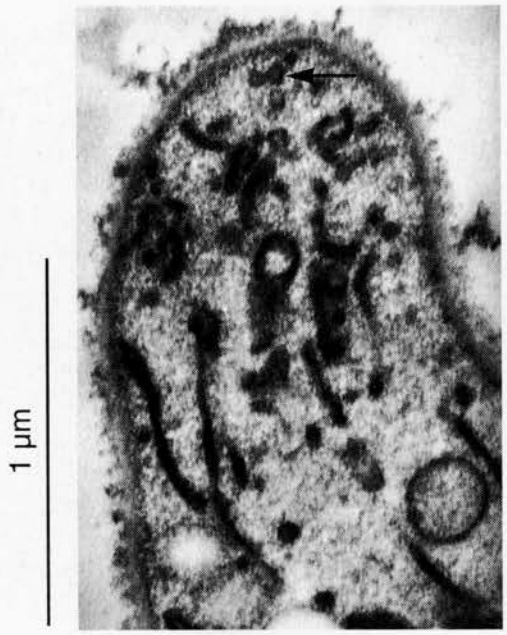
Figure 6.13: Structure of the sterigma. Within the wall of the dome shaped basidial bud (A) a new layer is formed (3). Then the mucilage and the outer basidial wall layer (1) are ruptured (B). Microtubuli guide the Golgi-vesicles charged with wall material into the apical growing region of the sterigma. Composite drawing after indications given by McLaughlin 1973 and 1982.

Anzahl Sterigmen übereinstimmt. Solche Fälle werden im nächsten Abschnitt besprochen.

Die zuerst stumpf gerundete, kegelförmige Sterigmenanlage wölbt zunächst die ganze Basidienwand und die darüber liegende Schleimschicht auf, durchbricht aber später die äussere Wandschicht und die Schleimschicht. Dies kann nach Färbung bereits im Lichtmikroskop gesehen werden (Fig. 6.12). Je nach Fixierung und Objekt erscheint die Basidienwand im Elektronenmikroskop drei- bis vierschichtig, die Sterigmenwand jedoch nur ein- bis zweischichtig. Der Übergang ist in den Figuren 6.13 und 6.16 schematisch dargestellt.

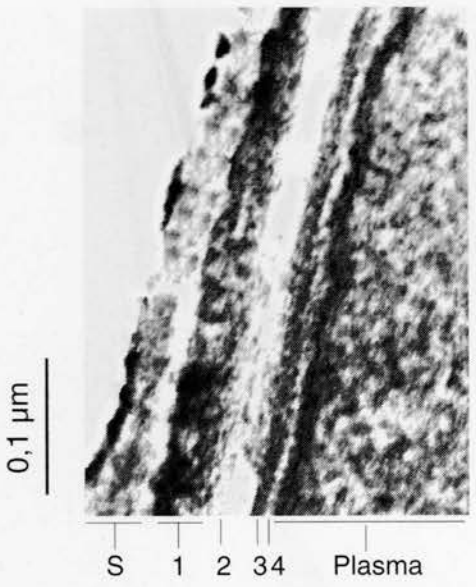
Die Sterigmen wachsen ähnlich wie Hyphenspitzen durch apikale Anlagerung von Wandmaterial, das durch Golgi-Vesikel herbeigebracht wird (Fig. 6.14). Allerdings fehlt den Sterigmen ein Spitzenkörper. Peripher liegen längs gerichtete Mikrotubuli, deren Aufgabe es wahrscheinlich ist, die einwandernden Golgi-Vesikel und andere Organellen zu leiten.

Ähnliche Verhältnisse werden von MILLER (1988) für *Lactarius lignyotellus* beschrieben (Fig. 6.15). Unter der Schleimschicht (S) besteht die Basidienwand aus 4 Schichten, von denen nur die zwei innersten (3 und 4) an der Sterigmen-



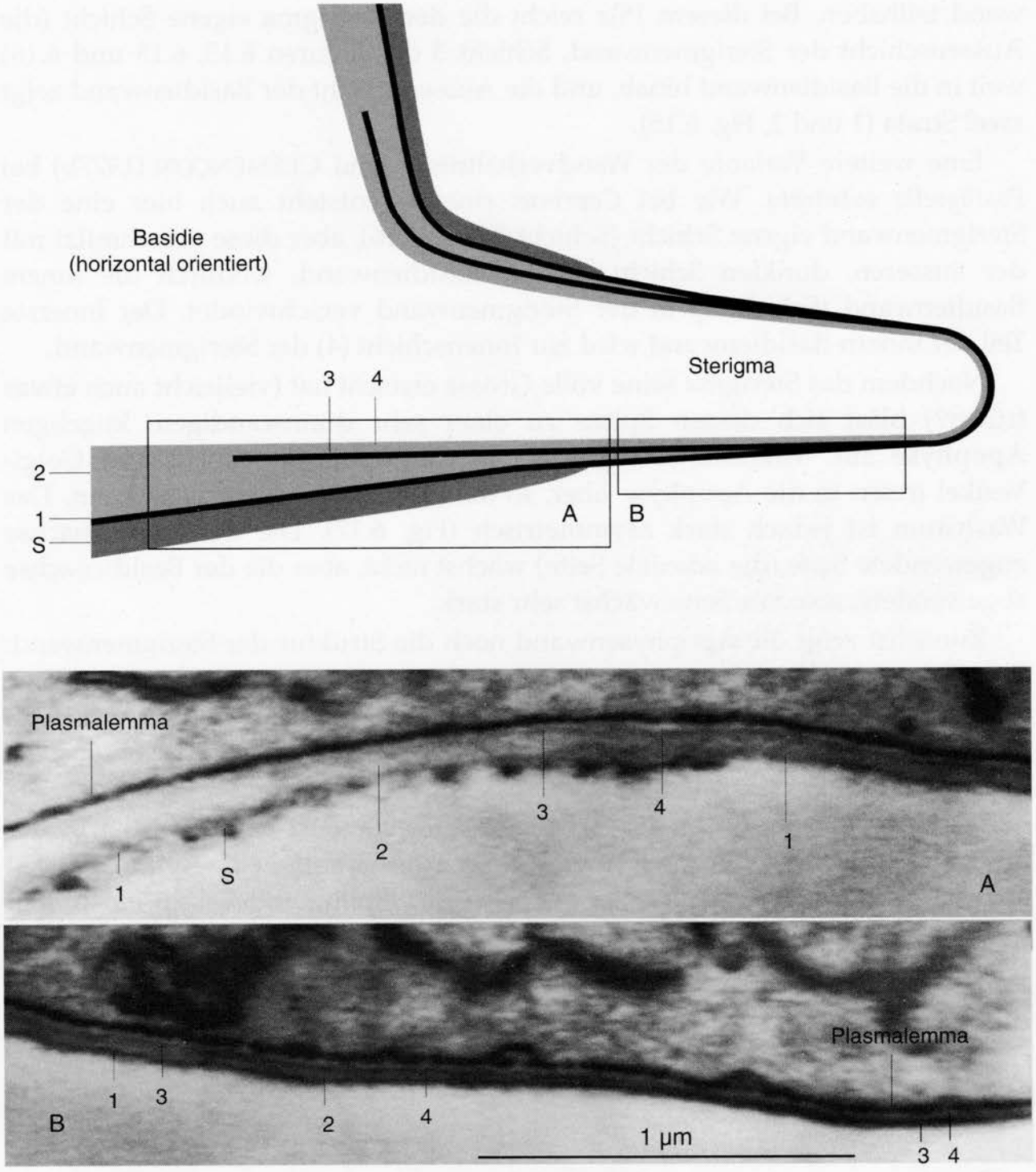
Figur 6.14: Junges Sterigma, noch nicht durch die Basidienwand gebrochen und daher noch ganz von der Schleimschicht bedeckt. Im Scheitel liegen einige Golgi-Vesikel (Pfeil). *Rhodocybe parilis*, fixiert mit Lithiumpermanganat.

Figure 6.14: A young sterigma that has not yet ruptured the slime layer. In the apex the arrow indicates a group of Golgi-vesicles containing wall material necessary for sterigmal growth. There is no Spitzenkörper. *Rhodocybe parilis*, lithium permanganate fixation.



Figur 6.15: Basidienwand von *Lactarius lignyotellus*. S = Schleimschicht; 1 und 2 = äussere Basidienwand, die vom Sterigma (hier nicht gezeigt) durchbrochen wird; 3 und 4 = innere Basidienwand, die in die Sterigmenwand fortgestzt ist. Nach Miller 1988, Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.15: Basidial wall of *Lactarius lignyotellus*. A slime layer (S) covers the basidial wall which consists of an outer wall with layers 1 and 2, and an inner wall with layers 3 and 4. Only the layers 3 and 4 are continued into the wall of the sterigma.



Figur 6.16: Architektur der Sterigmenwand bei *Psathyrella subatrata*. Oben: Schema, unten: elektronenoptische Aufnahmen. Die der Sterigmenwand eigene Schicht 3 entsteht innerhalb der Basidienwand 2 und verschmilzt mit der Basidienwandschicht 1. Dadurch verschwindet die Schicht 2 in der Sterigmenwand, die nur noch aus den Schichten 3 und 4 aufgebaut ist. Im Ausschnitt A ist der Durchbruch durch die Schleimschicht S festgehalten. Das Plasmalemma gehört nicht zur Wand, sondern zum Cytoplasma.

Figure 6.16: Architecture of the sterigmal wall of *Psathyrella subatrata;* diagram and electron optical photographs. Layer 3 is proper to the sterigmal wall. It originates in the basidial wall 2 and fuses with basidial wall layer 1. Thus layer 2 disappears from the sterigmal wall which is composed only of layers 3 and 4. In B the slime layer S is ruptured. The plasmalemma is not part of the wall but of the cytoplasm.

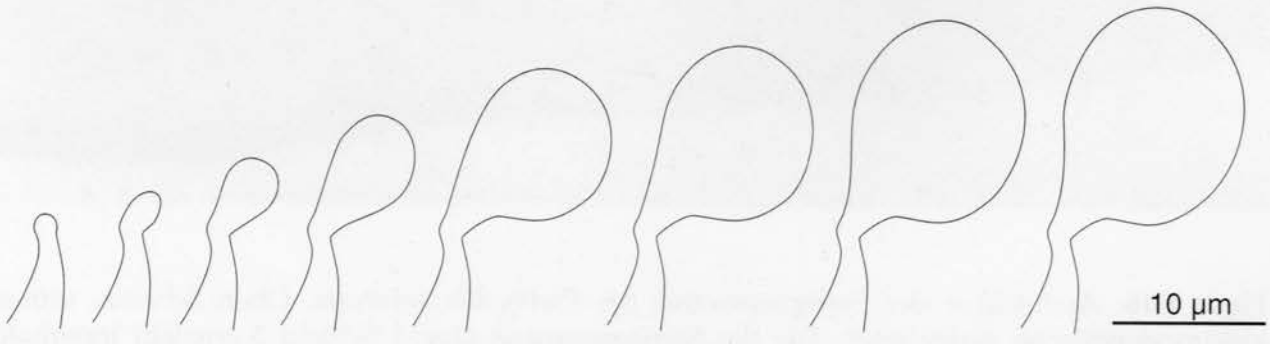
wand teilhaben. Bei diesem Pilz reicht die dem Sterigma eigene Schicht (die Aussenschicht der Sterigmenwand, Schicht 3 der Figuren 6.13, 6.15 und 6.16) weit in die Basidienwand hinab, und die Aussenschicht der Basidienwand zeigt zwei Strata (1 und 2, Fig. 6.15).

Eine weitere Variante der Wandverhältnisse fand CLÉMENÇON (1977b) bei *Psathyrella subatrata*. Wie bei *Coprinus cinereus* entsteht auch hier eine der Sterigmenwand eigene Schicht (Schicht 3, Fig. 6.16), aber diese verschmilzt mit der äusseren, dunklen Schicht (1) der Basidienwand, wodurch die innere Basidienwand (Schicht 2) in der Sterigmenwand verschwindet. Der innerste Teil der innern Basidienwand wird zur Innenschicht (4) der Sterigmenwand.

Nachdem das Sterigma seine volle Grösse erreicht hat (vielleicht auch etwas früher?) bläst sich dessen Spitze zu einer sehr dünnwandigen, kugeligen **Apophyse** auf. Mikrotubuli ragen bis in die Apophyse hinein und Golgi-Vesikel treten in die Apophyse über, so dass deren Wand wachsen kann. Das Wachstum ist jedoch stark asymmetrisch (Fig. 6.17). Die der Basidienachse zugewendete Seite (die adaxiale Seite) wächst nicht, aber die der Basidienachse abgewendete, abaxiale Seite wächst sehr stark.

Zunächst zeigt die Apophysenwand noch die Struktur der Sterigmenwand. Bei dickwandigen oder ornamentierten Sporen bildet sich in der Folge innerhalb der Apophysenwand die eigentliche Sporenwand aus. Diese fehlt jedoch den dünnwandigen, glatten Sporen, bei denen die Apophysenwand die Funktionen der Sporenwand übernimmt.

Nachdem die Kerne in die Apophyse eingewandert sind, werden in der Sterigmenspitze ein Pfropfen und in der Sporenbasis ein Apikulardeckel abgelagert. Bei dickwandigen Sporen wird der Apikulardeckel zu einem Teil der Sporenwand, bei den dünnwandigen Sporen ist der Apikulardeckel ein Relikt der Sporenwand.



Figur 6.17: Asymmetrisches Wachstum der Apophyse. Die erste, kugelige Anlage sitzt symmetrisch auf dem Sterigma. Die adaxiale (der Basidienachse zugewendete) Seite, links in der Zeichnung, wächst nicht, die abaxiale hingegen wächst stark, zuerst nach aussen-oben, dann nach oben. Nach den Angaben von Miller 1988, *Lactarius lignyotellus*.

Figure 6.17: Asymmetrical growth of the apophysis. The first spherical stage is placed symmetrically on the tip of the sterigma. Subsequent growth is restricted to the abaxial side (away from the axis of the basidia which is located to the left of the drawing). At first the growth direction is to the upper right, then almost straight up. Drawn after the indications from Miller 1988, *Lactarius lignyotellus*.

DIE ZAHL DER STERIGMEN

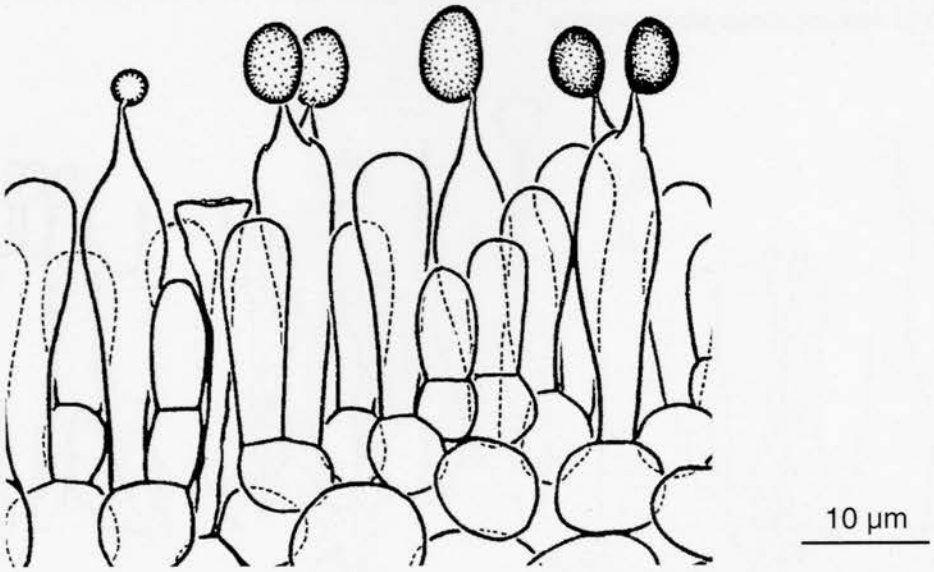
Die meisten Basidien produzieren vier Sterigmen und vier Sporen. Einige Hymenomyceten weichen jedoch von diesem Schema ab und zeigen Basidien mit einem einzigen, mit zwei, drei, fünf, sechs, sieben oder gar acht Sterigmen. Bei Blätterpilzen sind Basidien mit mehr als vier Sterigmen allerdings sehr selten. BULLER (1922: 318) erwähnt gelegentliche fünfsporige Basidien bei *Panaeolus semiovatus (Anellaria separata)* und *Coprinus niveus*, und CLÉMENÇON (unveröffentlicht) sah eine solche ein einziges Mal bei *Phaeogalera medullosa*. Bei einigen Aphyllophoralen hingegen treten Basidien mit mehr als vier Sterigmen häufiger auf. Oft zeigen diese Fruchtkörper gleichzeitig auch Basidien mit geringerer Sterigmenzahl, und im Extremfall können zwei- bis achtsporige Basidien im gleichen Hymenium gefunden werden.

Bei manchen Hymenomyceten mit normalerweise viersporigen Basidien treten im gleichen Hymenium auch Basidien mit zwei, seltener mit einem einzigen oder mit drei Sterigmen auf. Meist sind die Sporen solcher Basidien etwas grösser als die der viersporigen. Die Cytologie dieser Basidien ist unbekannt, und es scheint, dass Umweltbedingungen (z.B. Kälte) die ausschlaggebenden Faktoren sind (KERRIGAN & ROSS 1987).

Basidien mit einem oder mit drei Sterigmen

Ältere Angaben zum Vorkommen von einsporigen und dreisporigen Basidien haben sich oft als falsch erwiesen, und die von BAUCH (1929) veröffentlichte Zusammenstellung ist daher unzuverlässig.

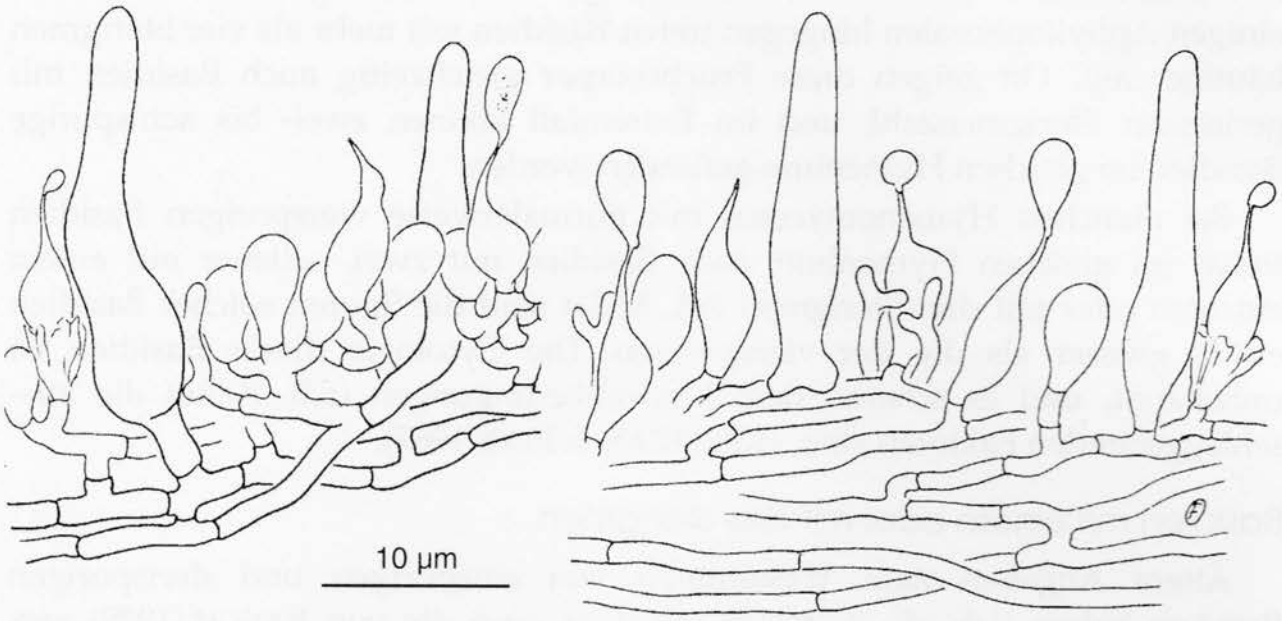
Neueren Angaben kann mehr Glauben geschenkt werden. BULLER (1922: 315, 429) bildet einsporige Basidien für *Coprinus bisporus* und *Agaricus bisporus*



Figur 6.18: Ausschnitt aus dem Hymenium des Kulturchampignons *Agaricus bisporus* mit zweisporigen und einsporigen Basidien. Nach Buller 1922, elektronisch kopiert und bearbeitet.

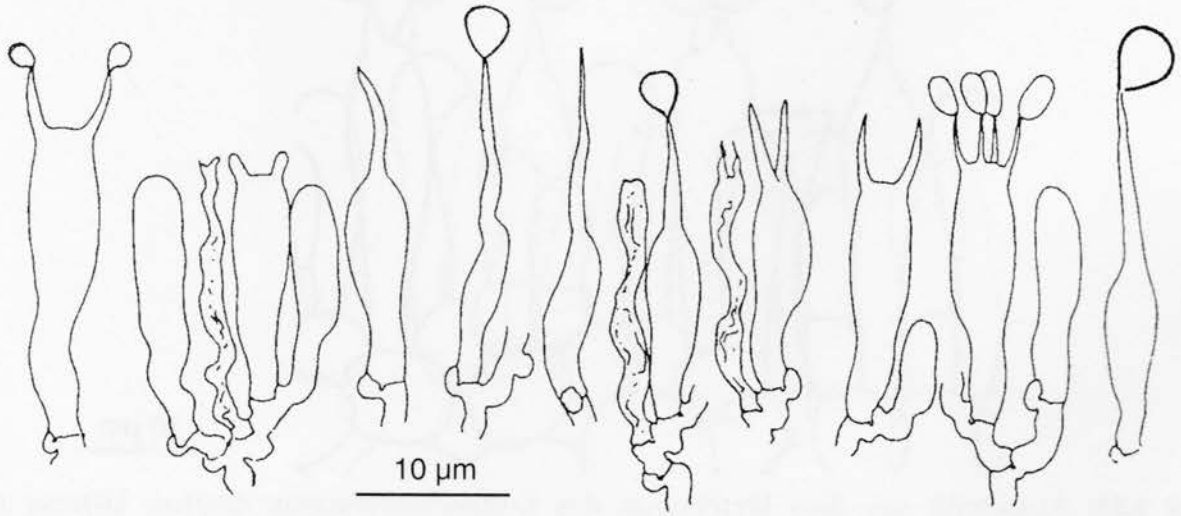
Figure 6.18: Section through the hymenium of the cultivated mushroom *Agaricus bisporus* showing two basidia with two sterigmata and two basidia with one sterigma.

ab (Fig. 6.18). Auch SAKSENA & al. (1976) haben bei *Agaricus bisporus* einsporige Basidien neben dreisporigen nachgewiesen. Die von OBERWINKLER & RYVARDEN (1991) neu vorgestellte afrikanische *Monosporonella termitophila* ist zwar ein Heterobasidiomycet und wird von den Autoren zu den Tulasnellaceen gestellt; aber da diese Familie im vorliegenden Buch berücksichtigt wird, soll sie als Beispiel einer durchwegs monosporen Gattung dienen (Fig. 6.19). Ihre Basidien wachsen proliferierend durch alte Basidien hindurch und sind deshalb Repetobasidien (vgl. S. 398).



Figur 6.19: Hymenium mit einsporigen Repetobasidien der afrikanischen *Monosporonella termitophila*. Zeichnung F. Oberwinkler; nach Oberwinkler & Ryvarden 1991, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.19: Hymenium of the African heterobasidiomycete *Monosporonella termitophila* (Tulasnellaceae) composed of monosporous repetobasidia.



Figur 6.20: Basidien mit einem, mit zwei und mit vier Sterigmen des Krustenpilzes *Leucogyrophana subillaqueata*. Nach Eriksson & Ryvarden 1976, elektronisch kopiert und bearbeitet.

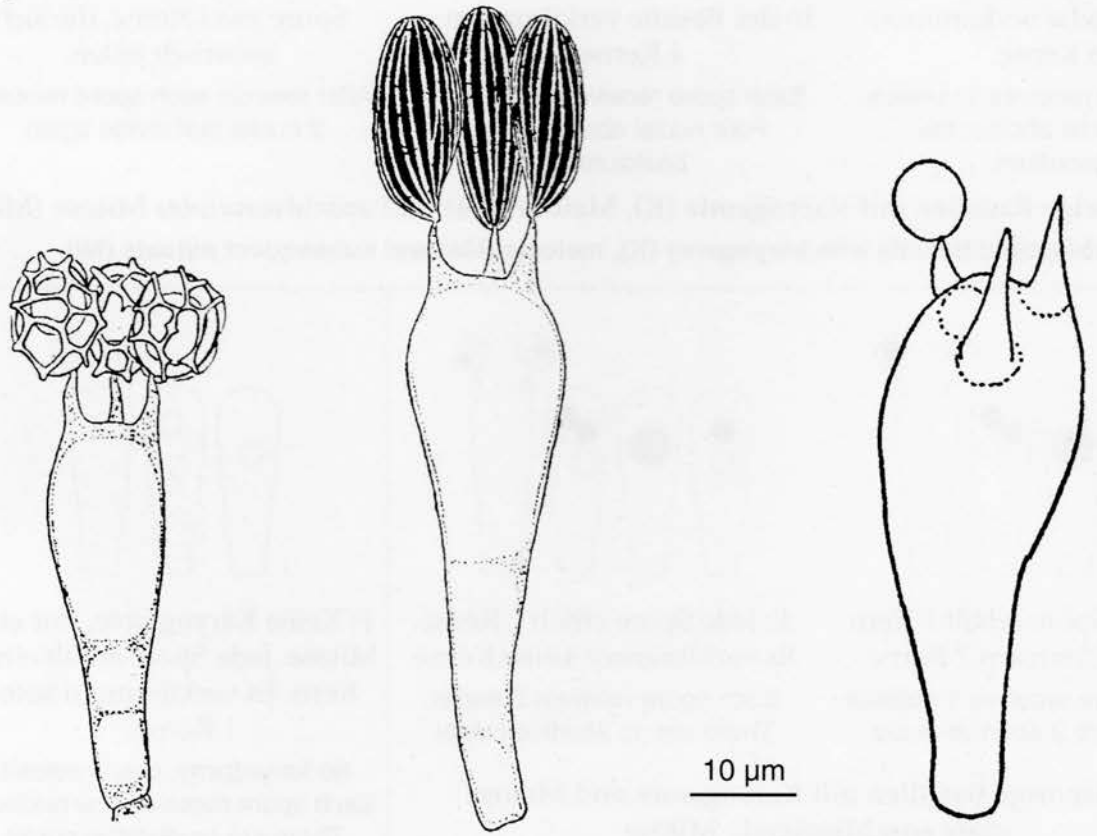
Figure 6.20: Basidia with one, two and four sterigmata of the crust fungus *Leucogyrophana subillaqueata*.

ERIKSSON & RYVARDEN (1976) haben beim Krustenpilz *Leucogyrophana subillaqueata* neben normalen, viersporigen Basidien auch solche mit 2 oder gar nur einem Sterigma gefunden (Fig. 6.20).

Hymenomyceten mit vorwiegend dreisporigen Basidien sind auch recht selten. LANGE war wohl einer der ersten Autoren, die einen Lamellenpilz mit meist dreisporigen Basidien gemeldet haben (1921 als *Rhodophyllus chalybaeus* und 1936 als *Rhodophyllus cyanulus*). Dieser Pilz wird von NOORDELOOS (1984) als *Entoloma chalybaeum* var. *lazulinum* geführt, dessen forma *bisporigerum* aber lediglich als "rarely 3-spored" beschrieben wird.

Coprinus triplex ist ein Tintling mit vorwiegend dreisporigen Basidien und wurde zuerst von BULLER (1922: 317, als *Coprinus narcoticus*) gemeldet. Sein naher Verwandter *Coprinus trisporus* zeigt ebenfalls vorwiegend dreisporige Basidien (WATLING 1972).

Bei den Röhrlingen kommen auch einige Taxa mit vorwiegend dreisporigen Basidien vor. CORNER (1972) nennt *Boletellus retisporus* und *Boletellus emodensis* aus Malaysia, und WATLING (1974) beschreibt eine (fast) ausschliesslich dreisporige schottische Unterart des Steinpilzes als *Boletus edulis* subsp. *trisporus* (Fig. 6.21).



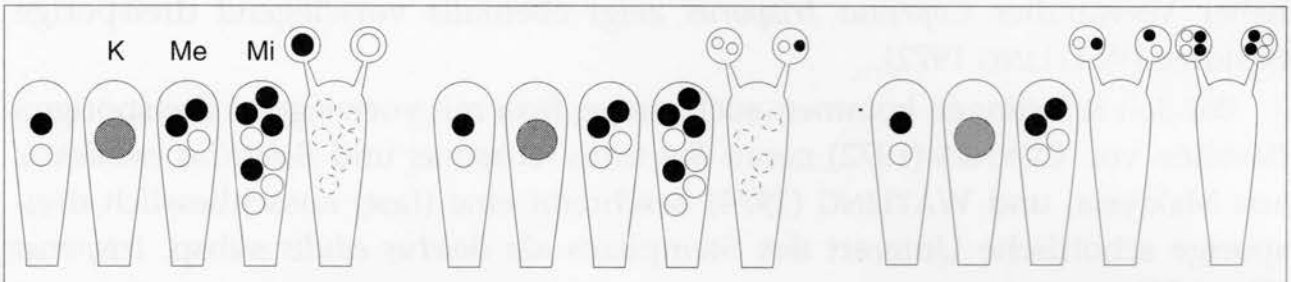
Figur 6.21: Dreisporige Basidien von Röhrlingen. *Boletellus* nach Corner 1972 (als *Heimiella retispora* und *Boletus emodensis*); *Boletus* nach Watling 1974. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.21: Basidia with three sterigmata from Malaysian boletes *(Boletellus)* and from a Scottish subspecies of the "Steinpilz" *Boletus edulis*.

Basidien mit zwei Sterigmen

Im Gegensatz zu den viersporigen Pilzen mit eingestreuten zweisporigen Basidien zeigen einzelne Arten oder ganze Gattungen (fast) ausnahmslos zweisporige Basidien, und von mehreren viersporigen Arten sind "zweisporige Rassen" bekannt geworden.

Die Anzahl der Kernteilungen und die Verteilung der Tochterkerne auf die zwei Sporen sind nicht bei allen zweisporigen Basidien gleich. Daraus ergeben sich verschiedene Verhaltensweisen (Fig. 6.22 A-F). Der Zufall entscheidet, welche Kerne in welche Sporen übertreten, so dass in manchen Fällen sowohl heterokaryotische als auch homokaryotische Sporen entstehen. Die gezeigten Beispiele zeigen pro Fall A bis E je nur eine aller möglichen Kernverteilungen.



A: Jede Spore erhält 1 Kern. In der Basidie verkümmern 6 Kerne.

Each spore receives 1 nucleus. Six nuclei abort in the basidium.

B: Jede Spore erhält 2 Kerne. In der Basidie verkümmern 4 Kerne.

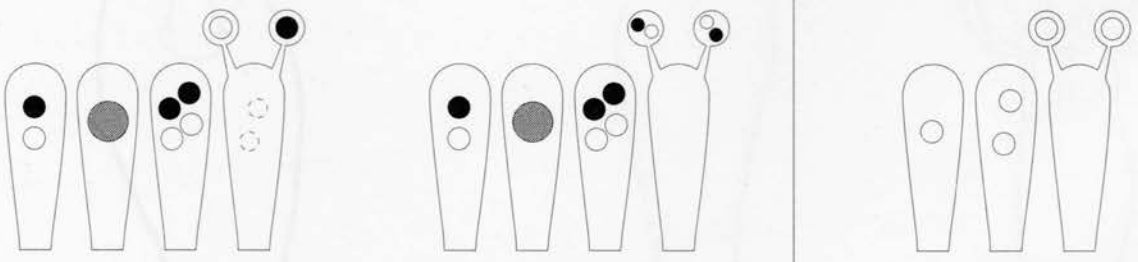
Each spore receives 2 nuclei. Four nuclei abort in the basidium.

C: Nach der Meiose erhält jede Spore zwei Kerne, die sich mitotisch teilen.

After meiosis each spore receives 2 nuclei that divide again.

Zweisporige Basidien mit Karyogamie (K), Meiose (Me) und anschliessender Mitose (Mi)

Two-spored basidia with karyogamy (K), meiosis (Me) and subsequent mitosis (Mi)



D: Jede Spore erhält 1 Kern. Es verkümmern 2 Kerne.

Each spore receives 1 nucleus. There are 2 abortive nuclei.

E: Jede Spore erhält 2 Kerne. Es verkümmern keine Kerne.

Each spore receives 2 nuclei. There are no abortive nuclei.

Zweisporige Basidien mit Karyogamie und Meiose ohne anschliessende Mitose

Two-spored basidia with karyogamy and meiosis without subsequent mitosis

F: Keine Karyogamie, nur eine Mitose. Jede Spore erhält einen Kern. Es verkümmern keine Kerne.

No karyogamy, only a mitosis. Each spore receives one nucleus. There are no abortive nuclei.

Figur 6.22: Kernverhältnisse bei zweisporigen Basidien.

Figure 6.22: Nuclear behaviour of two-spored basidia.

Zweisporige Basidien mit drei Kernteilungsschritten (Fig. 6.22 A-C):

A: Die junge Basidie ist zweikernig; die Karyogamie erfolgt in der Basidie. Alle drei Kernteilungen erfolgen in der Basidie, die dadurch achtkernig wird. Sechs dieser Kerne degenerieren, und zwei wandern in die zwei Sporen, die dadurch einkernig werden. Beispiele: *Clavulina rugosa, Cl. cristata, Craterellus cornucopioides.*

B: Die junge Basidie ist zweikernig; die Karyogamie erfolgt in der Basidie. Alle drei Kernteilungen erfolgen in der Basidie, die dritte Kernteilung ist jedoch unregelmässig, so dass die Basidie fünf- bis achtkernig wird. Je zwei Kerne wandern in die zwei Sporen, die dadurch zweikernig werden. In der Basidie verbleiben 1-4 degenerierende Kerne. Beispiele: *Mycena rorida, M. viscosa, M. vitilis, Hemimycena crispula.*

C: Die junge Basidie ist zweikernig; die Karyogamie erfolgt in der Basidie. Die ersten zwei Kernteilungen erfolgen in der Basidie, die dadurch vierkernig wird. Je zwei Kerne wandern in die zwei Sporen, die dadurch zweikernig werden. Die dritte Kernteilung erfolgt in den Sterigmen oder Sporen, die dadurch vierkernig werden. In der Basidie bleiben keine Kerne zurück, und keine Kerne degenerieren. Beispiele: *Fayodia gracilipes, Entoloma cetratum, Phaeomarasmius erinaceus, Laccaria echinospora.*

Zweisporige Basidien mit zwei Kernteilungsschritten (Fig. 6.22 D,E):

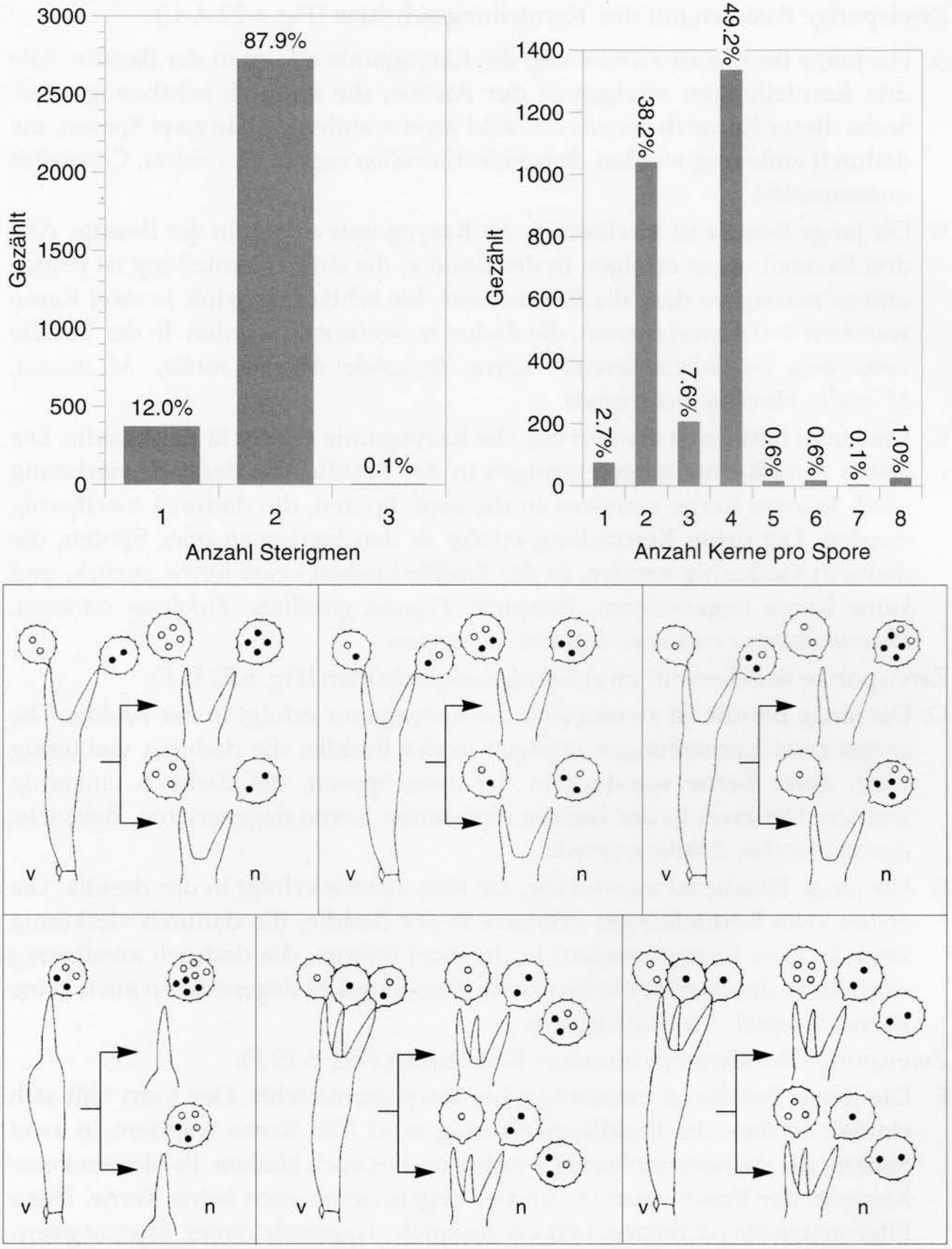
D: Die junge Basidie ist zweikernig; die Karyogamie erfolgt in der Basidie. Die ersten zwei Kernteilungen erfolgen in der Basidie, die dadurch vierkernig wird. Zwei Kerne wandern in die zwei Sporen, die dadurch einkernig werden. Die zwei in der Basidie bleibenden Kerne degenerieren. Beispiele: *Agrocybe erebia, Athelia epiphylla.*

E: Die junge Basidie ist zweikernig; die Karyogamie erfolgt in der Basidie. Die ersten zwei Kernteilungen erfolgen in der Basidie, die dadurch vierkernig wird. Je zwei Kerne wandern in die zwei Sporen, die dadurch zweikernig werden. In der Basidie bleiben keine Kerne, und es degenerieren auch keine Kerne. Beispiel: *Agaricus bisporus.*

Zweisporige Basidien mit nur einer Kernteilung (Fig. 6.22 F):

F: Die junge Basidie ist einkernig; eine Karyogamie fehlt. Der Kern teilt sich einmal, so dass die Basidie zweikernig wird. Die Kerne wandern in zwei Sporen, die dadurch einkernig werden und es auch bleiben. Es bleiben keine Kerne in der Basidie zurück, und es degenerieren auch keine Kerne. Diese Pilze gelten als parthenogenetisch. Beispiele: *Hygrocybe conica, Mycena galericulata.*

Interessante Ergebnisse zu den Kernverhältnissen des Lamellenpilzes *Laccaria fraterna (= Laccaria laccata* fm. *bispora, Laccaria lateritia)* wurden von TOMMERUP & al. (1991) veröffentlicht. Dieser Pilz hat ein Hymenium mit zweisporigen und



Figur 6.23: Sterigmen- und Kernverhältnisse bei einer australischen Population von *Laccaria fraterna*. Basidien je vor (v) und nach (n) der dritten Kernteilung. Nach den Angaben von Tommerup & al. 1991, Zeichnungen elektronisch kopiert und bearbeitet.

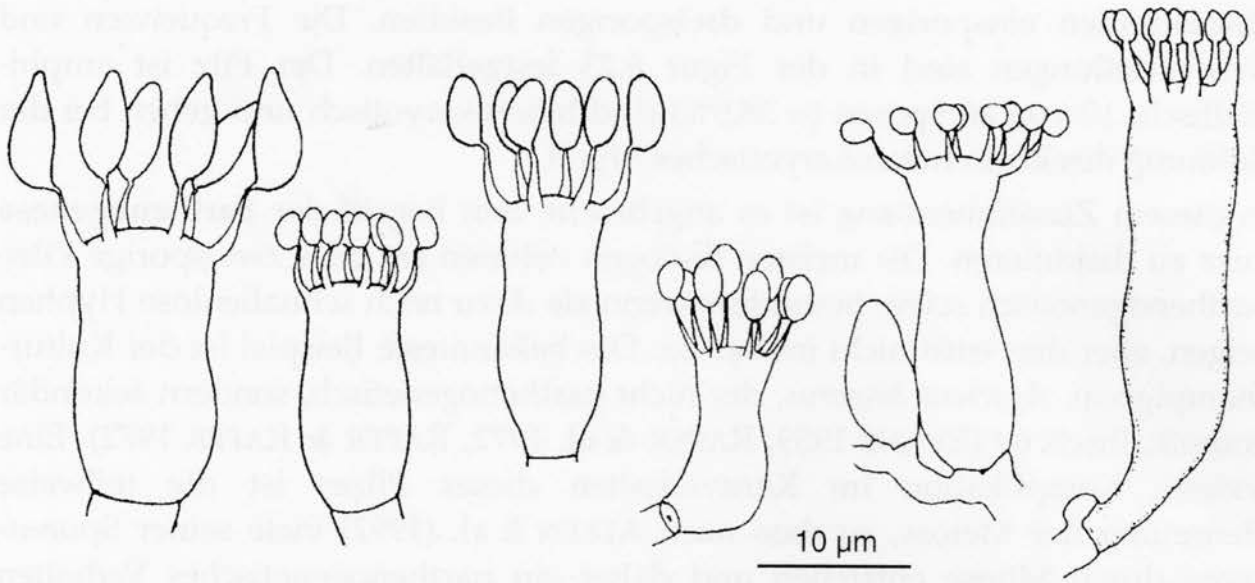
Figure 6.23: Frequencies of basidia with 1, 2 or 3 sterigmata, and distribution of nuclei before (v) and after (n) the third division of an Australian population of *Laccaria fraterna*.

eingestreuten einsporigen und dreisporigen Basidien. Die Frequenzen und Kernverteilungen sind in der Figur 6.23 festgehalten. Der Pilz ist amphithallisch: 10 von 26 Sporen (= 38,5%) sind heterokaryotisch und geben bei der Keimung direkt ein heterokaryotisches Mycel.

In diesem Zusammenhang ist es angebracht, den Begriff der **Parthenogenese** kurz zu diskutieren. Die meisten Biologen nehmen an, dass zweisporige Pilze parthenogenetisch seien, besonders wenn sie dazu noch schnallenlose Hyphen zeigen, aber dies trifft nicht immer zu. Das bekannteste Beispiel ist der Kulturchampignon, *Agaricus bisporus,* der nicht parthenogenetisch, sondern sekundär homothallisch ist (EVANS 1959, RAPER & al. 1972, RAPER & RAPER 1972). Eine weitere Komplikation im Kernverhalten dieses Pilzes ist die teilweise Hemmung der Meiose, so dass nach ALLEN & al. (1992) viele seiner Sporenkerne durch Mitose entstehen und daher ein parthenogenetisches Verhalten vortäuschen.

Unter echter Parthenogenese versteht man bei den Hymenomyceten eine völlig ungeschlechtliche Basidiosporulation, also die Bildung von Basidien und Basidiosporen unter Umgehung der Somatogamie, der Karyogamie und der Meiose. Während es bei schnallenlosen Arten wie *Agaricus bisporus* kaum möglich ist, anhand von Fruchtkörpern allein festzustellen, ob eine Somatogamie zwischen Mycelhyphen stattgefunden hat oder nicht, kann eine Karyogamie in der jungen Basidie auf einfache Art nachgewiesen werden. Und so findet man denn, dass die jungen Basidien von *Agaricus bisporus* zweikernig sind, etwas ältere Stadien aber nur noch einkernig, da eine Kernverschmelzung stattgefunden hat.

Ein anderer, weit verbreiteter Irrtum ist die Annahme, dass Basidiome aus Einsporkulturen parthenogenetisch sein müssen, da ja eben keine Hyphenfusion zwischen verschiedengeschlechtlichen Mycelien stattgefunden haben kann. Dies trifft nur dann zu, wenn die einzige ausgesäte Spore nur einen einzigen und dazu noch haploiden Kern besass. Aber oft besitzen Basidiosporen zwei haploide, geschlechtlich verschiedene Kerne, und bereits das Keimmycelium ist dikaryotisch. So findet man denn auch in den Basidien solcher Pilze eine Karyogamie. Es ist ebenfalls ein Irrtum anzunehmen, dass Fruchtkörper mit viersporigen Basidien nicht parthenogenetisch sein können. Nichts verbietet einem parthenogenetischen Pilz, eine genügende Anzahl Kernteilungsschritte durchzuführen, um vier Sporenanlagen mit Kernen zu versehen. Der einzige Weg, eine Parthenogenese bei Hymenomyceten festzustellen ist die lückenlose Erfassung der Kernverhältnisse des gesamten Entwicklungsganges von Spore zu Spore. Die Parthenogenese ist aber nur ein Spezialfall aus einer ganzen Reihe von Möglichkeiten des Kernphasenwechsels bei Hymenomyceten und spielt keine grosse Rolle in deren Biologie (siehe auch LAMOURE 1960).



Figur 6.24: Einige Beispiele von Basidien mit 6 oder 8 Sterigmen (Aphyllophorales). Die Kernverhältnisse sind unbekannt. Nach Eriksson & Ryvarden 1973, Eriksson & al. 1984, Petersen 1988. Elektronisch kopiert und leicht verändert.

Figure 6.24: Some examples of basidia with 6 or 8 sterigmata (Aphyllophorales). Their karyology is unknown.

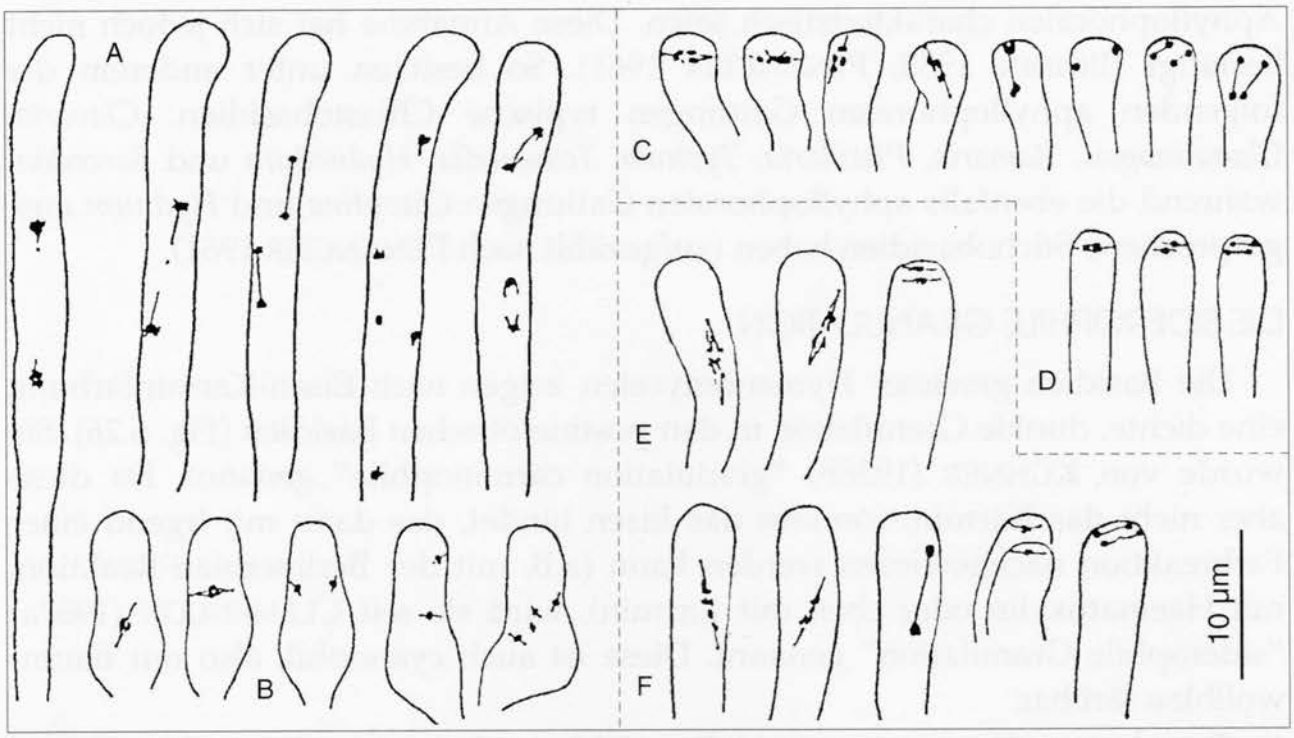
Basidien mit fünf bis acht Sterigmen

Blätterpilze zeigen selten Basidien mit mehr als 4 Sporen, doch sind solche bei einigen Aphyllophoralen regelmässig vorhanden. Das bekannteste Beispiel ist wohl der Pfifferling *(Cantharellus cibarius)*, dessen Hymenium meist vier-, fünf- und sechssporige Basidien zeigt, bisweilen aber auch eine Variationsbreite von zwei- bis achtsporig besitzt.

Während für zweisporige Basidien einige karyologische Untersuchungen vorliegen, sind wir über die Kernverhältnisse der Basidien mit mehr als vier Sterigmen fast gar nicht unterrichtet. Unsere Beispiele beschränken sich deshalb auf die zeichnerische Darstellung einiger solcher Basidien (Fig. 6.24). Es handelt sich um fünf Krustenpilze und einen Keulenpilz *(Multiclavula)*.

LAGE UND ORIENTIERUNG DER KERNTEILUNGEN

Bei vielen Aphyllophoralen und einigen Agaricalen kommen Basidien vor, deren meiotische Kernteilungen anders gelagert und anders orientiert sind als in der Figur 6.4 dargestellt ist. Seit JUEL (1898: 381) werden zwei Verhaltenstypen unterschieden, die von BOIDIN (1951, und 1958a: 269) genauer umschrieben und um einen dritten Typ erweitert worden sind. Die bereits besprochenen **Chiastobasidien** (Fig. 6.4, 6.8, 6.11) sind bei den Hymenomyceten am weitesten verbreitet. Die beiden Kernteilungen liegen im Basidienscheitel. Ihre Spindeln sind meist quer zur Basidienachse orientiert



Figur 6.25. Basidien nach der Orientierung ihrer Spindeln klassiert. — **A,B: Stichobasidien.** A: *Clavulicium macounii,* langgezogene Keulenbasidie; B: *Paullicorticium niveocremeum,* Urnenbasidie. — **C,D: Chiastobasidien.** C: *Trechispora amiantina,* die Spindeln der zweiten Teilung sind irgendwie orientiert; D: *Gloeocystidiellum porosum,* regulär chiastisch. — **E,F: Hemichiastobasidien.** E: *Peniophora quercina;* F: *Megalocystidium lactescens.* Nach Boidin 1958a, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.25: Basidia classified according to the orientations of their spindles. — **A,B: Stichobasidia.** A: *Clavulicium macounii,* elongate, clavate basidium; B: *Paullicorticium niveocremeum,* urniform basidium. — **C,D: Chiastobasidia.** C: *Trechispora amiantina,* the spindles of the second division can take any orientation; D: *Gloeocystidiellum porosum* with regular chiastobasidia. — **E,F: Hemichiastobasidia.** E: *Peniophora quercina;* F: *Megalocystidium lactescens.*

(Fig. 6.25 D). Bisweilen liegen die Spindeln der zweiten Teilung anders (Fig. 6.25 C). Bei den **Stichobasidien** liegt die erste Kernteilung etwa in der Mitte der Basidie, und die zweiten Teilungen liegen nie apikal. Ihre Teilungsspindeln nehmen irgend einen Winkel mit der Basidienachse ein und können sogar quer dazu liegen. JUEL (1898) hat die Stichobasidien auf die ungefähr parallel zur Basidienachse orientierten Teilungsspindeln begründet, aber BOIDIN (1958) weist darauf hin, dass sie jede beliebige Orientierung einnehmen können. Die **Hemichiastobasidien** nehmen eine Zwischenstellung ein, indem die erste Kernteilung subapikal liegt und beliebig orientiert ist, die zweiten Teilungen hingegen apikal und quer zur Basidienachse liegen. Der Anfang der Meiose verläuft ähnlich wie bei den Stichobasidien, der zweite Teilungsschritt hingegen gleicht dem der Chiastobasidien. Dieser Basidientyp ist nicht häufig.

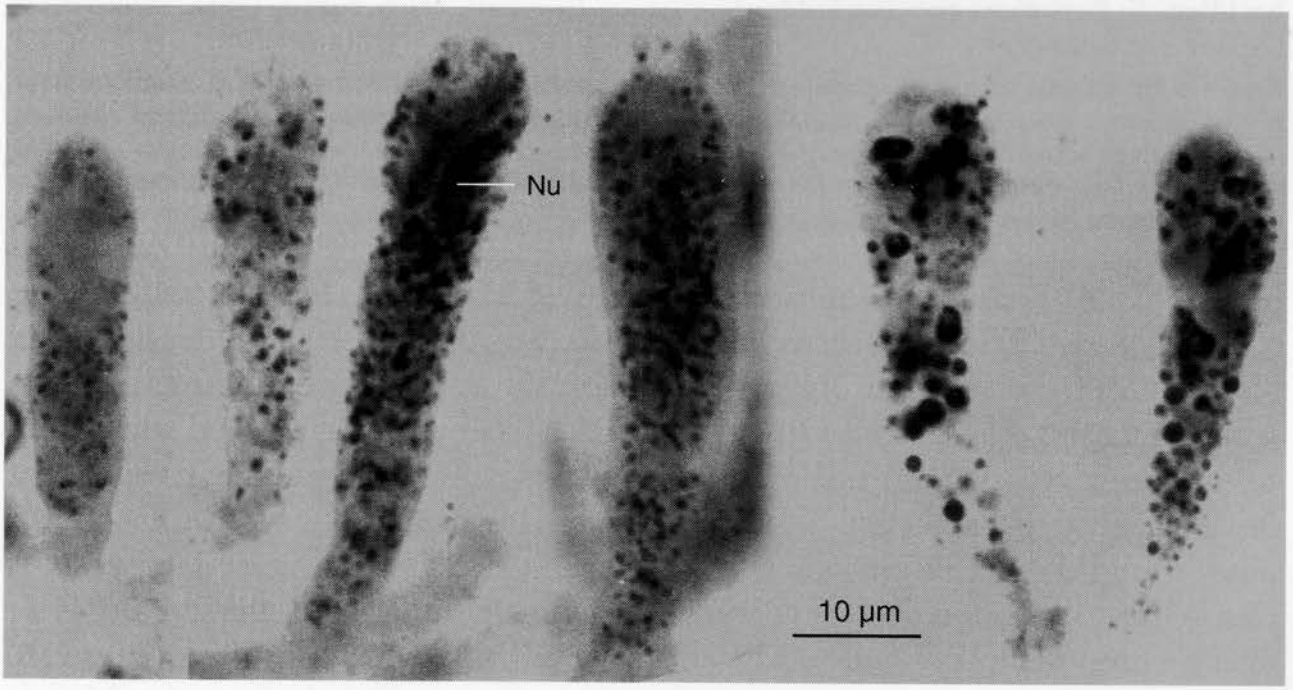
Während der ersten Hälfte des zwanzigsten Jahrunderts wurde den Chiasto- und Stichobasidien ein hoher taxonomischer Wert zugedacht. Aufgrund einer viel zu geringen Anzahl Untersuchungen zog man den Schluss, dass die Chiastobasidien für die Agaricalen, die Stichobasidien für die

Aphyllophoralen charakteristisch seien. Diese Annahme hat sich jedoch nicht bestätigt (BOIDIN 1958, PENANCIER 1961). So besitzen unter anderem die folgenden aphyllophoralen Gattungen typische Chiastobasidien: *Clavaria, Clavulinopsis, Ramaria, Pistillaria, Typhula, Tomentella, Hydnellum* und *Sarcodon,* während die ebenfalls aphyllophoralen Gattungen *Clavulina* und *Hydnum* ausgesprochene Stichobasidien haben (aufgezählt nach PENANCIER 1961).

DIE SIDEROPHILE GRANULATION

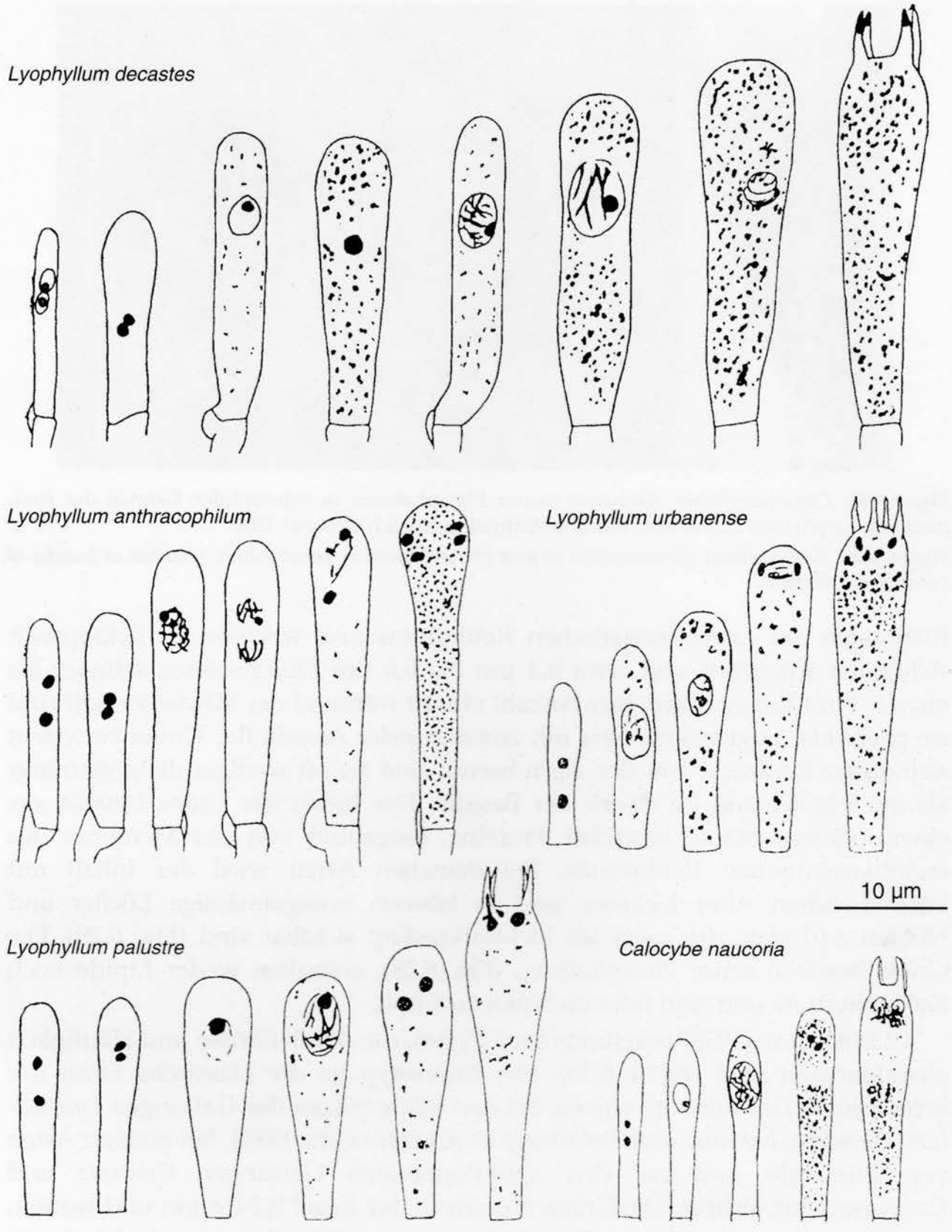
Die Basidien gewisser Hymenomyceten zeigen nach Eisen-Karminfärbung eine dichte, dunkle Granulation in den postmeiotischen Basidien (Fig. 6.26). Sie wurde von KÜHNER (1938b) "granulation carminophile" genannt. Da diese aber nicht das Karmin, sondern das Eisen bindet, das dann mit irgend einer Farbreaktion nachgewiesen werden kann (z.B. mit der Berlinerblau-Reaktion, mit Haematoxylin oder eben mit Karmin), wird sie seit CLÉMENÇON (1967a) "siderophile Granulation" genannt. Diese ist auch cyanophil, also mit Baumwollblau färbbar.

Cytochemie, Feinstruktur und Entwicklung der siderophilen Granulation wurden von CLÉMENÇON (1966, 1967a,b, 1968, 1969, 1974) untersucht. Die ersten Grana treten während der Karyogamie auf. Sie entstehen als endständige



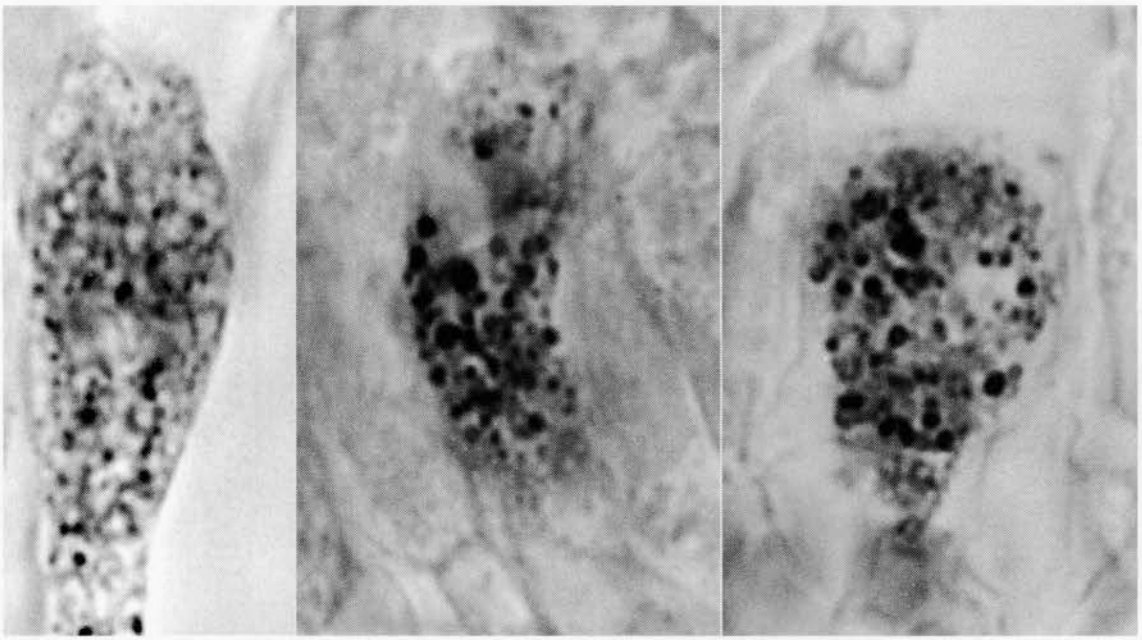
Figur 6.26: Entwicklung der siderophilen Grana von *Lyophyllum infumatum*. Die ersten, kleinen Grana treten mit der Karyogamie auf. Ihre Anzahl und ihre Grösse nehmen während der Basidienentwicklung zu. In reifen Basidien findet man oft sehr grosse und unregelmässig hohle Grana. Färbung mit Karminessigsäure nach Eisenbeize. Nu = Kerne.

Figure 6.26: Development of the siderophilous grana in the basidia of *Lyophyllum infumatum*. The first granules appear during karyogamy and are still very small. Their number and dimensions increase during basidial development. In mature basidia the granules are often big and irregularly hollow. Stained with acetocarmine after mordanting with ferric chloride. Nu = nuclei.



Figur 6.27: Entwicklung der siderophilen Grana nach der Karyogamie. In manchen Basidien treten die Grana oft paarweise auf. Nach Clémençon 1968c, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.27: Development of the siderophilous grana after karyogamy. In some basidia the grana are frequently arranged in pairs.

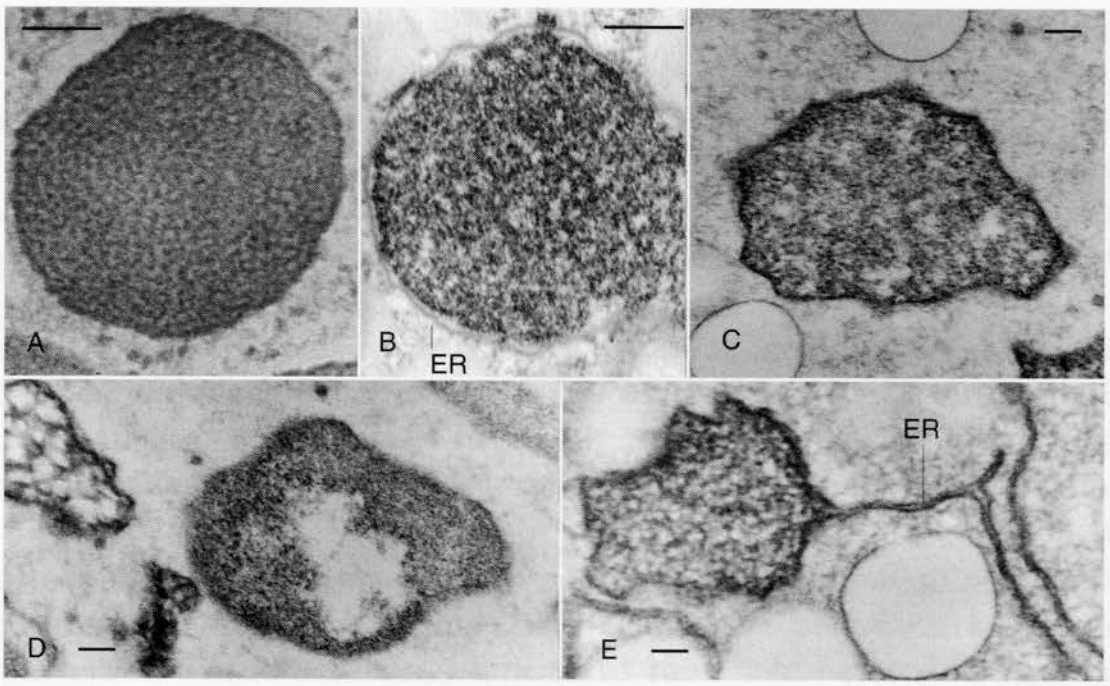


Figur 6.28: Cytochemischer Nachweis saurer Phosphatasen in siderophilen Granen der Basidien von *Lyophyllum infumatum*. Azofarbstoffmethode nach Gössner 1958.

Figure 6.28: Cytochemical demonstration of acid phosphatases in siderophilous granules of basidia of *Lyophyllum infumatum*.

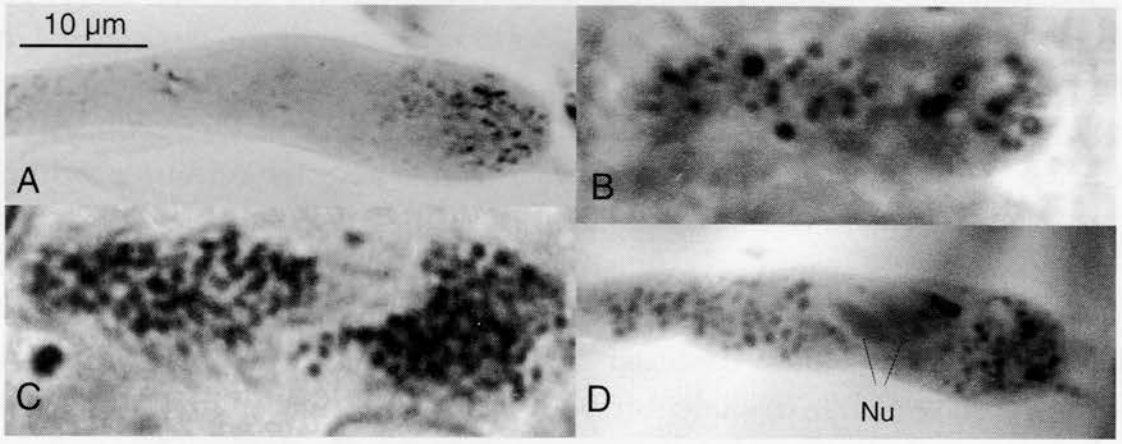
Blähungen des endoplasmatischen Retikulums und wachsen zu lichtoptisch sichtbaren Körnchen von etwa 0,2 µm bis 0,6 µm Durchmesser, seltener bis etwa 2-3 µm Länge heran. Ihre Anzahl nimmt während der Meiose zu. Oft sind sie paarweise angeordnet, aber mit zunehmender Anzahl der Grana verwischt sich dieser Eindruck. Um den Kern herum sind sie oft weniger dicht gedrängt als im Scheitel und im Bauch der Basidie. Der Inhalt der Grana besteht aus einer lockeren Masse basischer Proteine, eingehüllt von der Membran des endoplasmatischen Retikulums. Bei manchen Arten wird der Inhalt mit zunehmendem Alter lockerer, und es können unregelmässige Löcher und Höhlen auftreten, die sogar im Lichtmikroskop sichtbar sind (Fig. 6.29). Die Grana besitzen saure Phosphatasen (Fig. 6.28), enthalten weder Lipide noch Kohlenhydrate und sind frei von Nukleinsäuren.

CLÉMENÇON (1978) unterscheidet 5 Typen, die durch Grösse und Häufigkeit charakterisiert sind (Figur 6.30). Der **Makrotyp** ist die klassische Form der siderophilen Granulation, wie sie bei den Blätterpilzen der Gattungen *Lyophyllum, Calocybe, Nyctalis* und *Termitomyces* (CLÉMENÇON 1984), bei einigen Arten von *Rhodocybe* und bei den aphyllophoralen Gattungen *Cristinia* und *Dacryobasidium* auftritt. Die Grana messen in der Regel 0,2-0,6 µm und werden höchstens etwa 1,6 µm gross. Der bis 5 µm grosse **Gigastyp** ist nicht häufig. Er tritt in den Basidien von *Lindtneria trachyspora* und in den Basidien und Cystiden von *Tylopilus felleus* auf (CLÉMENÇON 1975b). Der **Oligotyp** ist durch seine Spärlichkeit und sein erratisches Auftreten ansonsten normaler Grana ausgezeichnet. Diese Situation ist charakteristisch für *Hypsizygus ulmarius* und



Figur 6.29: Feinstruktur der siderophilen Grana. **A:** *Calocybe naucoria* mit dichter Struktur; **B:** *Lyophyllum decastes,* kleines Korn mit etwas aufgelockerter Struktur. Einhüllende Membran des endoplasmatischen Retikulums abgehoben; **C:** *Lyophyllum decastes,* grösseres Korn mit stärker aufgelockertem Inhalt; **D:** *Lyophyllum infumatum* mit unregelmässig hohlem Inhalt; **E:** *Lyophyllum decastes,* Granum in Verbindung mit einer Zisterne des endoplasmatischen Retikulums (ER). - A,B nach Glutaraldehyd-Osmiumtetroxid-Fixierung, C-E nach Permanganatfixierung. — Strichmarken = 0,1 µm.

Figure 6.29: Fine structure of the siderophilous grana. **A:** *Calocybe naucoria* with a dense structure; **B:** *Lyophyllum decastes*, small granule with slightly heterogeneous structure; **C:** *Lyophyllum decastes*, a bigger granule with a strongly heterogeneous structure; **D:** *Lyophyllum infumatum*, a granule with cavernous content; **E:** *Lyophyllum decastes*, a granule still attached to a cisterna of the endoplasmatic reticulum (ER). - A,B fixed with glutaraldehyde-osmium tetroxide; C-E fixed with permanganate. — Scale bars indicate 0.1 µm.



Figur 6.30: Verschiedene Ausbildungen der siderophilen Grana bei Blätterpilzen. **A**: Mikrotyp, *Entoloma turci;* **B**: Makrotyp, spärlich, *Nyctalis asterophora;* **C**: Makrotyp, reichlich, *Termitomyces letestui;* **D**: Oligotyp, *Hypsizygus ulmarius.* Acetokarmin nach Eisenbeize. Nu = Kerne.

Figure 6.30: Different forms of siderophilous granules of agarics. **A**: Microtype, *Entoloma turci;* **B**: Macrotype, sparse, *Nyctalis asterophora;* **C**: Macrotype, numerous, *Termitomyces letestui;* **D**: Oligotype, *Hypsizygus ulmarius.* Acetocarmine after iron mordanting. Nu = nuclei.

verwandte Arten, sowie für *Lyophyllum connatum*, einige Arten der Gattung *Rhodocybe* und manche *Pluteus*-Arten. Der **Mikrotyp** wird nur 0,05-0,2 µm gross und kommt bei manchen Arten der Gattungen *Entoloma, Rhodocybe, Russula, Lactarius* und *Melanoleuca* vor. Die Grana sind oft in einer peripheren Zone gehäuft, die nach Karminfärbung im Lichtmikroskop dunkelrot und bisweilen feinst granulär erscheint. Der **Kryptotyp** unterscheidet sich vom Mikrotyp nur durch die sehr kleine Anzahl der Grana in den Basidien. Deshalb werden diese Grana im Lichtmikroskop meist nicht gesehen, auch wenn ihre Grösse dies erlauben würde. Der Kryptotyp ist wahrscheinlich weiter verbreitet als bisher bekannt ist, aber die Schwierigkeit seiner Entdeckung erklärt vielleicht, weshalb er bisher nur von *Agrocybe praecox* und *Rhodocybe parilis* beschrieben wurde.

Die Typen gehen ineinander über, was besonders bei den Gattungen *Entoloma* und *Rhodocybe* zum Ausdruck kommt, die Arten mit siderophiler Grana vom Mikrotyp oder vom Makrotyp enthalten. Auch in der Gattung *Lyophyllum* kommen zwei Typen vor, der häufige Makrotyp wird bei einigen grossen, büscheligen Arten sehr gross und neigt zum Gigastyp.

BASIDIENTYPEN DER HYMENOMYCETEN

Es wird angenommen, dass der Bauch und der Scheitel der Holobasidie phylogenetisch zwei verschiedene Strukturen darstellen, die bei den modernen Hymenomyceten zu einer einzigen Zelle verschmolzen sind. Der Bauch entspricht einer Zygote, der Scheitel dem Keimprodukt der Zygote. Bei primitiven Basidiomyceten sind diese beiden Phasen morphologisch verschieden und werden Probasidie und Metabasidie genannt (VAN TIEGHEM 1893, DONK 1931: 78-81, DONK 1964, TALBOT 1973). Die Probasidie ist der Ort der Karyogamie, die Metabasidie der Ort der Meiose. Die blasig erweiterte Basis der Urnenbasidien entspricht der Probasidie, der daraus wachsende Oberteil mit den Sterigmen entspricht der Metabasidie (Fig. 6.31, 6.41, 6.42: *Subulicystidium*). Werden die Zygotenbildung und die meiotische Zygotenkeimung zeitlich so stark genähert, dass sie wie ein einziger Entwicklungsgang ablaufen und wird die Probasidie nicht mehr als blasige Zelle gestaltet, so ist die moderne Holobasidie erreicht.

Die bisher besprochenen Basidien besitzen eine mehr oder weniger keulige Grundform. Sie werden deshalb oft **Keulenbasidien** genannt (OBERWINKLER 1965). Bei den Aphyllophoralen kommen neben der Keulenbasidie noch einige weitere Basidientypen vor (DONK 1964, OBERWINKLER 1964, 1965). Diese sind durch die endständige oder seitenständige Entstehung, durch die Form der Probasidie, durch die Lage und Orientierung der Kernteilungen und durch die Proliferation der welken Basidie durch junge Basidien gekennzeichnet. Diese Verhaltensmuster können in fast beliebigen Kombinationen auftreten, was eine

formelle Gliederung der Basidien in verschiedene Typen erschwert und die Tatsache unterstreicht, dass sehr viele Übergänge existieren. Wandverdickungen, Inkrustationen, sekundäre Septen und Färbungen lassen zudem eine ganze Anzahl abgeleitete Basidienformen entstehen.

1. Basidien mit endständiger Entstehung (gelegentlich auf kurzen Hyphenverzweigungen, aber hier terminal).
   2. Probasidie blasig, nach der Karyogamie mit einer dünneren, bei der Reife keuligen Metabasidie keimend: **Urnenbasidie**
      a. Basidie proliferierend: die welke Basidie wird von ihrem Basalseptum her von einer neuen Basidie durchwachsen: **Repetierende Urnenbasidie**
      b. Stichische Urnenbasidie: die erste Kernteilung etwa in der Mitte der Metabasidie gelegen und nicht quer orientiert: **Urnenbasidie** s. str.
      c. Chiastische Urnenbasidie: die erste Kernteilung im Scheitel der Metabasidie gelegen und quer orientiert: **Utriforme Basidie** ss. Donk 1964
   2* Probasidie nicht blasig, bei der reifen Basidie schlanker als die Metabasidie. Reife Basidie mehr oder weniger keulig (unter dem Scheitel bisweilen leicht verengt): **Keulenbasidie**
      a. Basidie proliferierend: die welke Basidie wird von ihrem Basalseptum her von einer neuen Basidie durchwachsen: **Repetobasidie**
      b. Basidie nicht proliferierend: **Keulenbasidie** s. str.
      Nach dem Kernteilungsmuster werden unterschieden:
      Stichobasidie, Hemichiastobasidie, Chiastobasidie

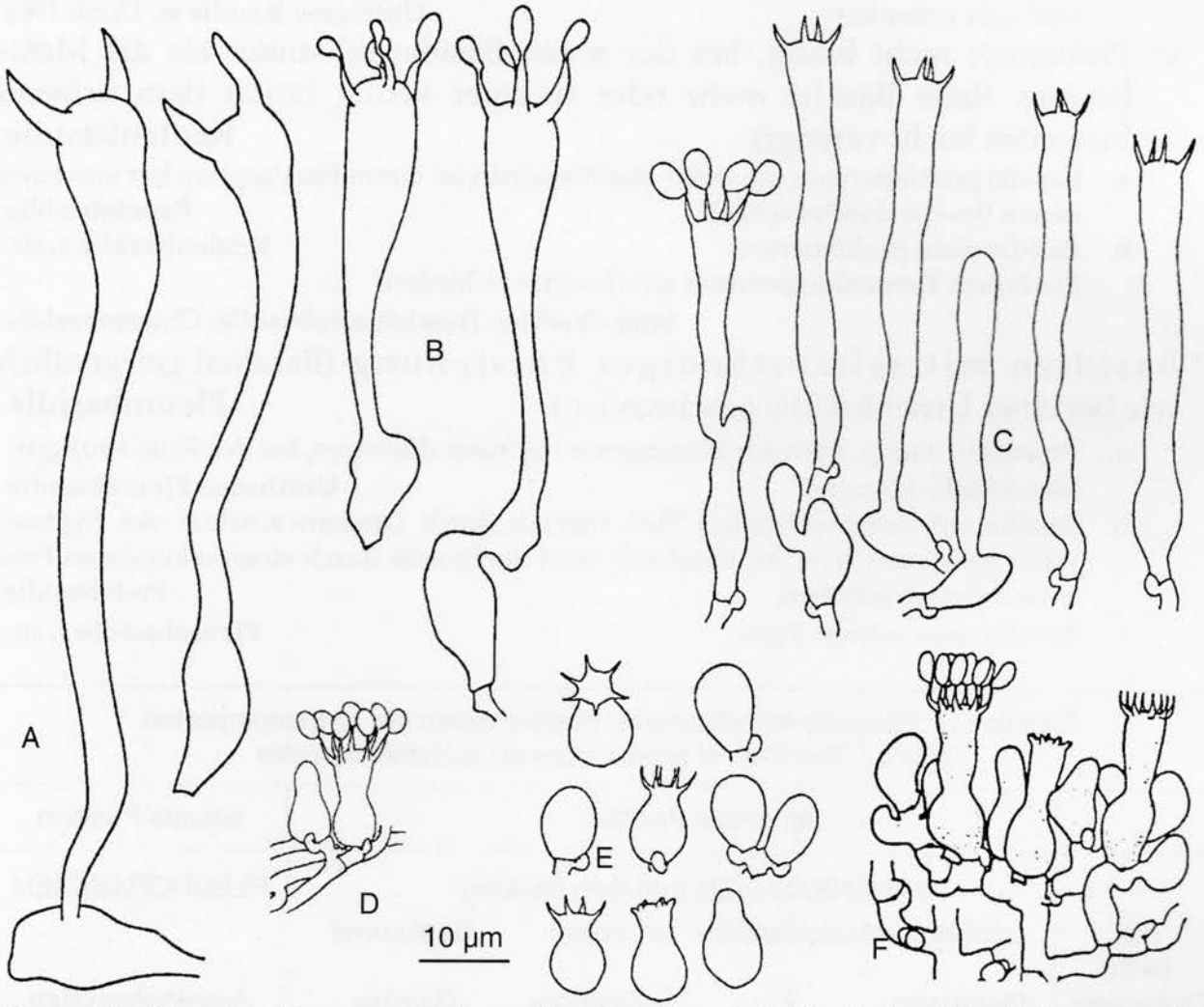
1* Basidien mit seitenständiger Entstehung (Basalteil gelegentlich wie bei einer Urnenbasidie geschwollen). **Pleurobasidie**
   a. Probasidie blasig, nach der Karyogamie mit einer dünneren, bei der Reife keuligen Metabasidie keimend: **Urniforme Pleurobasidie**
   b. Basidie auf einem schlanken Stiel sitzend: durch Längenwachstum des hyphenwärts gelegenen Teils der Basalzelle wird die Basidie durch einen sekundären Fuss asymmetrisch gehoben: **Podobasidie**
   c. Basidie ohne solchen Fuss: **Pleurobasidie** s. str.

Tabelle 6.1: Beispiele verschiedener Basidientypen der Hymenomyceten
Table 6.1: Examples of basidial types of the Hymenomycetes

	terminale Position				laterale Position
	URNENBASIDIEN (urniform basidia)				PLEUROBASIDIEN
mit (with) Probasidie	stichisch	hemichiastisch	chiastisch	repetierend	
	Sistotrema brinkmannii	?	*Coniophora marmorata*	*Galzinia pedicellata*	*Acanthobasidium delicatum*
	KEULENBASIDIEN (claviform basidia)				PLEUROBASIDIEN
ohne (without) Probasidie	stichisch	hemichiastisch	chiastisch	repetierend	
	Clavulina cristata	*Peniophora quercina*	*Agaricus campester*	*Repetobasidium mirificum*	*Xenasmatella grisella*

Die Bedeutung der Basidientypen wird durch die schlüsselähnliche Übersicht und durch die Tabelle zu stark betont. Die Urnenbasidien sind nicht grundsätzlich von den Keulenbasidien verschieden, und diese wiederum nicht von den Pleurobasidien. Dies geht nicht nur aus den morphologischen Übergängen, sondern auch aus der Tatsache hervor, dass verschiedene Pilzarten gleichzeitig zwei Basidientypen, oft mit Zwischenformen, im gleichen Fruchtkörper ausbilden. Zum Beispiel kommen Pleurobasidien zusammen mit Keulenbasidien bei *Ramaricium albo-ochraceum, Peniophora lycii, Peniophora cinerea, Kavinia himantia, Lindtneria trachyspora, Melzericium udicola, Boletopsis leucomelaena* und *Phlebia segregata* vor.

Die **Urnenbasidien** mit deutlich geschwollenem Basalteil sind wohl die primitivsten Holobasidien, da hier die Probasidie noch deutlich sichtbar ist.



Figur 6.31: Urnenbasidien verschiedener Krustenpilze. **A-C**: Die Probasidien keimen terminal oder lateral, Metabasidien sehr lang. **D-F**: Probasidien keimen terminal, Metabasidien kurz bis fast fehlend. A,B nach Stalpers & Loerakker 1982; C nach Eriksson & Ryvarden 1976; D,E nach Eriksson & al. 1984; F nach Oberwinkler 1965; elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.31: Urniform basidia of corticiaceous fungi. **A-C**: Probasidia with terminal or lateral germination, metabasidia very long. **D-F**: Probasidia with terminal germination, metabasidia short or almost absent.

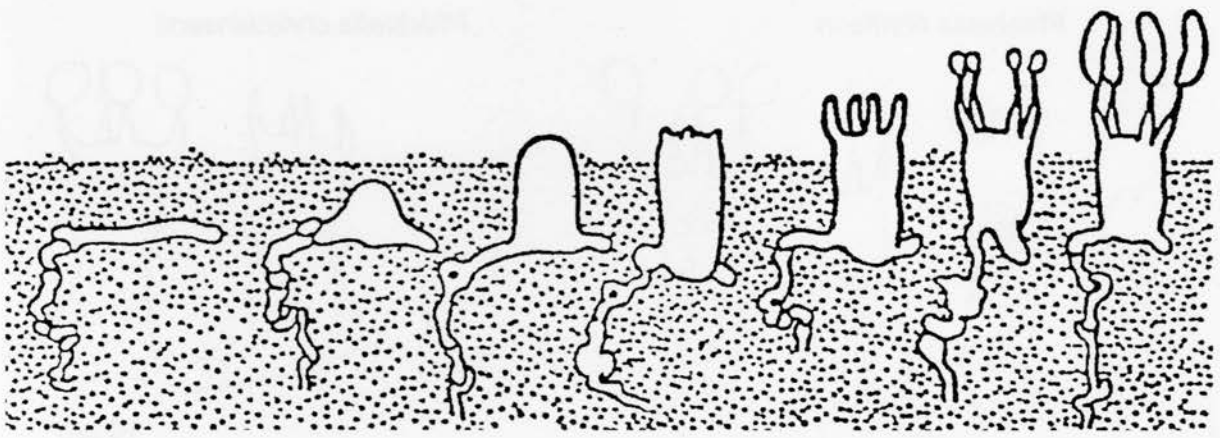
A: *Limonomyces culmigenus.* **B**: *Limonomyces roseipellis.* **C**: *Laeticorticium lundellii.* **D**: *Sistotremella perpusilla;* **E**: *Sistotrema* spec., **F**: *Sistotrema brinkmannii.*

Der karyologische Unterschied zwischen dem stichischen und dem chiastischen Untertyp ist an reifen Basidien kaum feststellbar, und wir wissen heute von vielen Pilzen mit geschwollenem Basalteil nicht, ob ihre Basidien stichisch (= urniform s. str.) oder chiastisch (= utriform) sind. In taxonomischen Arbeiten wird deshalb der Unterschied oft nicht gemacht, und alle Basidien mit solcher Form werden einfach «urniform» genannt (zum Beispiel bei JÜLICH 1984). Repetierende Urnenbasidien sind selten und bisher nur von *Galzinia* genauer beschrieben worden (Fig. 6.36).

Die Probasidien entstehen terminal oder lateral, sind nicht immer blasig und keimen nicht immer am Scheitel. Laterale Keimung kommt beim Krustenpilz *Limonomyces culmigenus* vor; langgezogene oder gar zylindrische Probasidien bei *Corticium polygonioides*. Bei den lichenisierten Keulenpilze *Multiclavula mucida* und *M. vernalis* gehen die Probasidien bei Trockenheit in einen Wartezustand über, und der Fruchtkörper nimmt hornartige Konsistenz an. Beim Befeuchten keimen die Probasidien mit kurzen, keuligen Metabasidien (PETERSEN & KANTVILAS 1986).

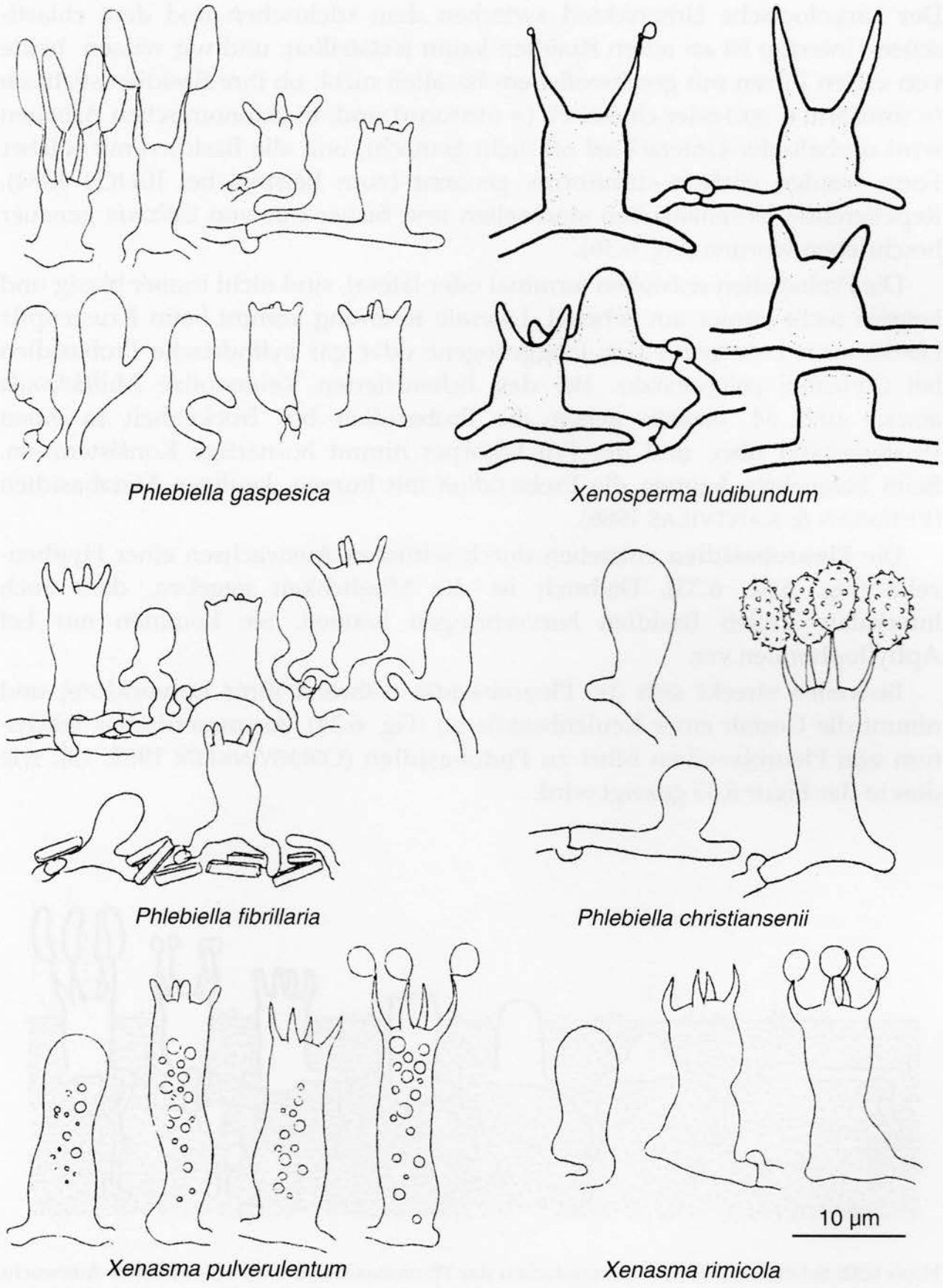
Die **Pleurobasidien** entstehen durch seitliches Auswachsen einer Hyphenzelle (Fig. 6.32, 6.33). Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, dass auch interkalare Zellen Basidien hervorbringen können. Sie kommen nur bei Aphyllophoralen vor.

Bisweilen streckt sich die Pleurobasidie während ihrer Entwicklung und nimmt die Gestalt einer Keulenbasidie an (Fig. 6.34). Asymmetrisches Wachstum von Pleurobasidien führt zu **Podobasidien** (OBERWINKLER 1965: 13), wie dies in der Figur 6.35 gezeigt wird.



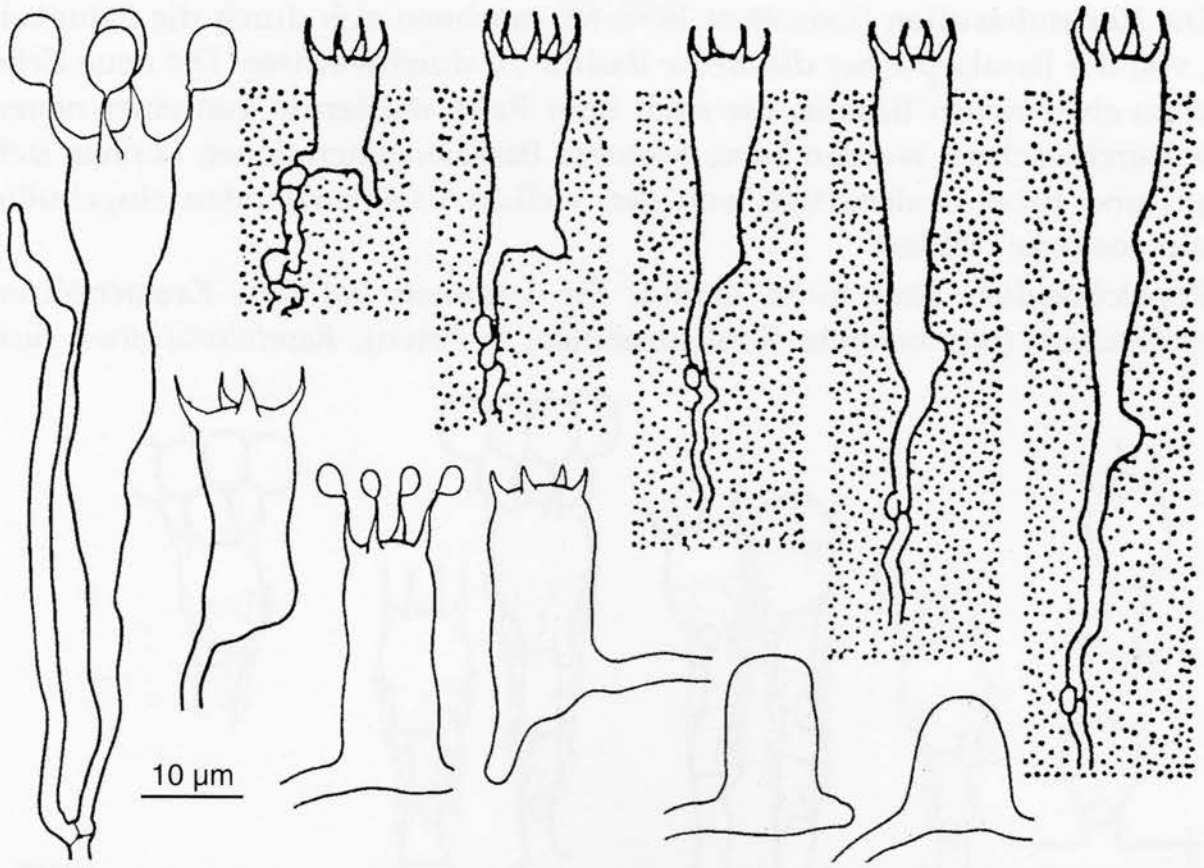
Figur 6.32: Schema der Entwicklungsstadien der Pleurobasidie, die als ein seitlicher Auswuchs einer horizontalen Hyphe innerhalb der (punktiert dargestellten) gelatinösen Fruchtkörpertrama entsteht. Nach Oberwinkler 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.32: Diagram of the development of the pleurobasidium born as a lateral outgrowth of a horizontal hypha embedded in the gelatinous fruit body trama.



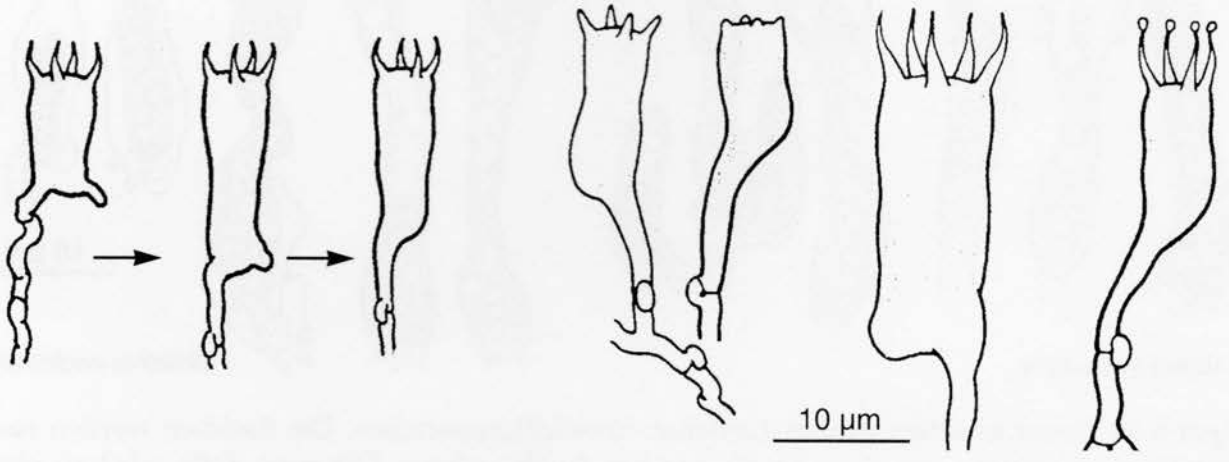
Figur 6.33: Beispiele einiger Pleurobasidien mit ihren Entwicklungsstadien. Nach Hjortstam & al. 1988, und nach Oberwinkler 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.33: Examples of pleurobasidia and their developmental stages.



Figur 6.34: Streckenwachstum der Pleurobasidie des Krustenpilzes *Radulomyces confluens*. Die Basidie gleicht schliesslich einer Keulenbasidie. Schema und einige Stadien. Nach Oberwinkler 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.34: Elongation during the development of the pleurobasidium of the corticiaceous fungus *Radulomyces confluens*. The pleurobasidium finally resembles a claviform basidium. Diagram and some stages of development.

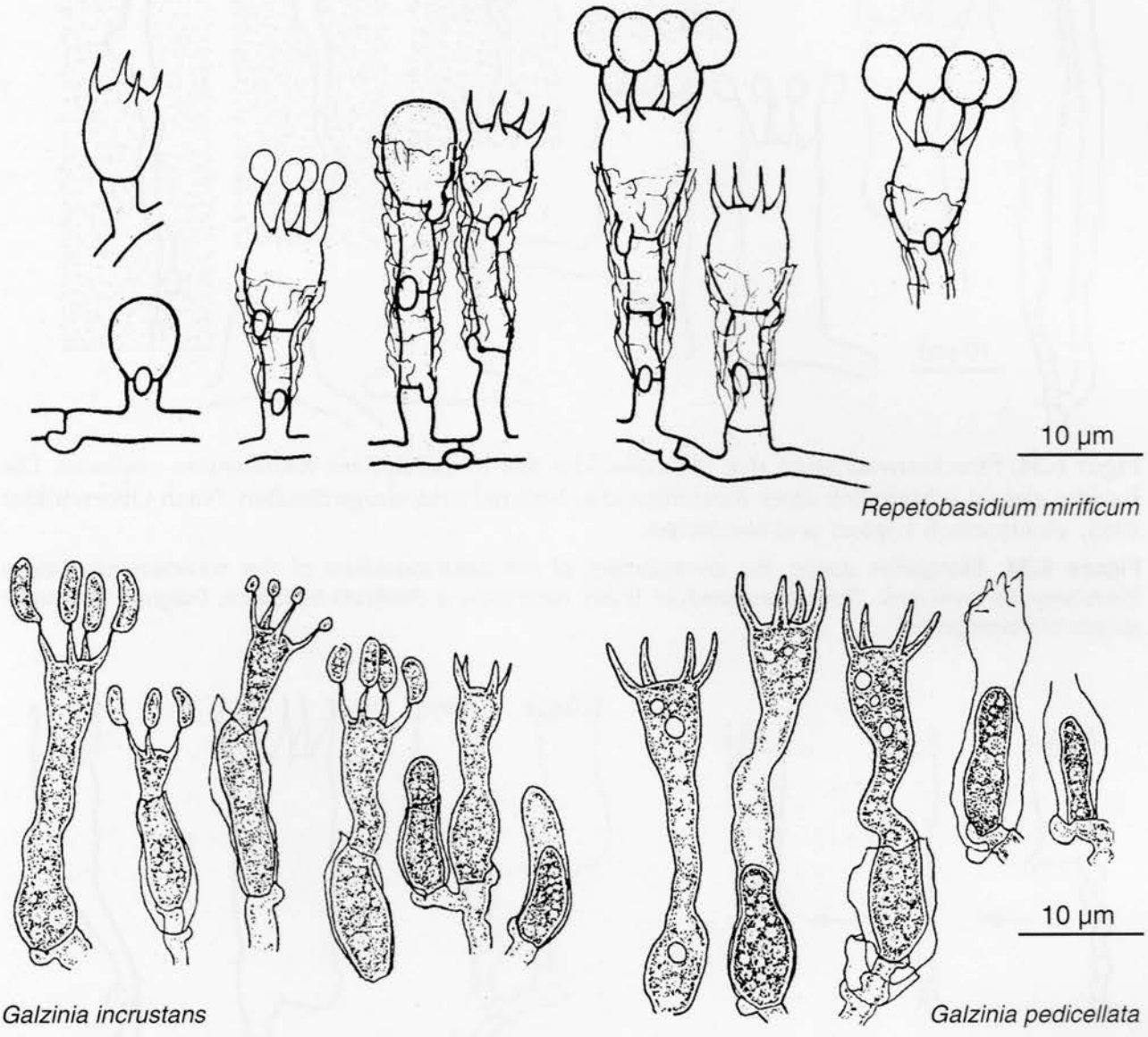


Figur 6.35: Formalistische Ableitung der Podobasidie von der Pleurobasidie und drei Beispiele. Nach Oberwinkler 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.35: Formalistic derivation of the podobasidium from a pleurobasidium and three examples of podobasidia.

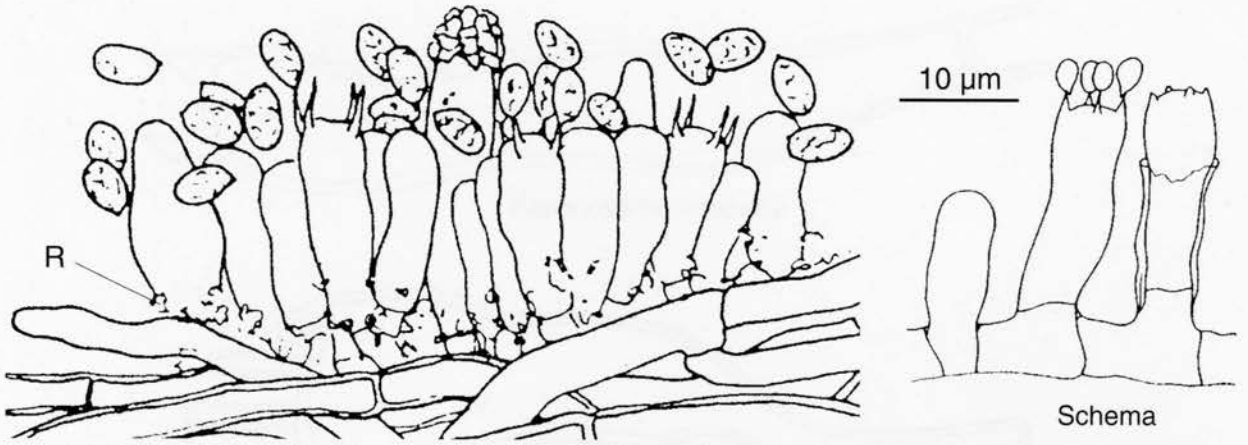
Die **Repetobasidien** (ERIKSSON 1958: 68) zeichnen sich durch die Fähigkeit aus, von der Basalsepte her die welke Basidie zu durchwachsen. Die neue Zelle wird zu einer neuen Basidie, die nach ihrer Reife wiederum von einer neuen Zelle durchwachsen werden kann. Mehrere Basidiengenerationen können sich folgen und dabei säulenartige, von den welken Basidienwänden eingehüllte "Basidienstöcke" bilden.

Repetobasidien sind nicht häufig. Sie kommen bei den Krustenpilzen *Repetobasidium* (repetierende Keulenbasidien, 8 Arten), *Repetobasidiellum fusi-*



Figur 6.36: Repetobasidien in verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Basidien werden nach dem Sporenabsprung von ihrer Basalsepte her durchwachsen. Die neue Zelle wird zu einer Basidie, die ihrerseits wieder durchwachsen werden kann. So können mehrere Basidiengenerationen ineinandergeschachtelt werden. Nach Oberwinkler 1965 und Eriksson 1958, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.36: Repetobasidia in various stages of development. After spore liberation a new cell buds from the basal septum and grows through the old basidium. This new cell turns into a basidium and will be replaced by a new one after it has shed its spores. Thus several generations of basidia may pile up in one continuous column.



Figur 6.37: Repetobasidien des resupinaten Porlings *Oxyporus latemarginatus*. In der Zeichnung des Hymeniums (Padovan in Bernicchia 1990) sind die Reste (R) der alten Basidienwände festgehalten. Schema aus Sundberg 1978. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.37: Repetobasidia of the resupinate polypore *Oxyporus latemarginatus*. Remnants (R) of the old basidial walls are represented in the drawing of the hymenium.

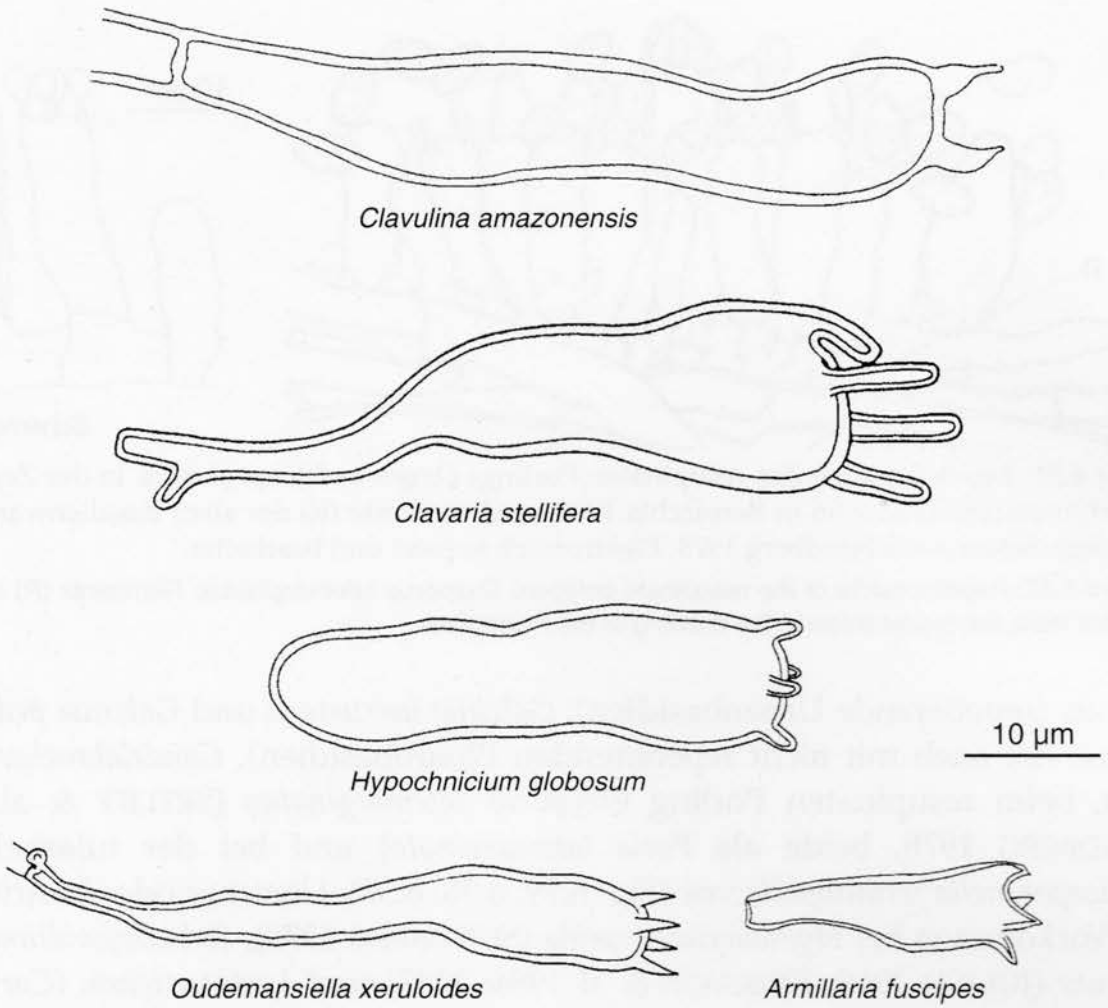
sporum (repetierende Urnenbasidien), *Galzinia incrustans* und *Galzinia pedicellata* (diese Art auch mit nicht repetierenden Pleurobasidien), *Candelabrochaete africana*, beim resupinaten Porling *Oxyporus latemarginatus* (SETLIFF & al. 1974, SUNDBERG 1978, beide als *Poria latemarginata*) und bei der tulasnelloiden *Monosporonella termitophila* vor (Fig. 6.19, 6.36, 6.37). Unsicher oder bestritten ist ihr Vorkommen bei *Hymenochaete arida* (SUNDBERG 1978), *Subulicystidium longisporum* (JÜLICH 1969, ERIKSSON & al 1984: 1443) und *Laeticorticium (Corticium) lundellii* (LARSEN 1984).

Morphologische Variationen der Basidien

Allen Basidientypen sind Modifikationen eigen, die zu verdickten, inkrustierten oder mit Stacheln oder Warzen besetzten Basidienwänden führen.

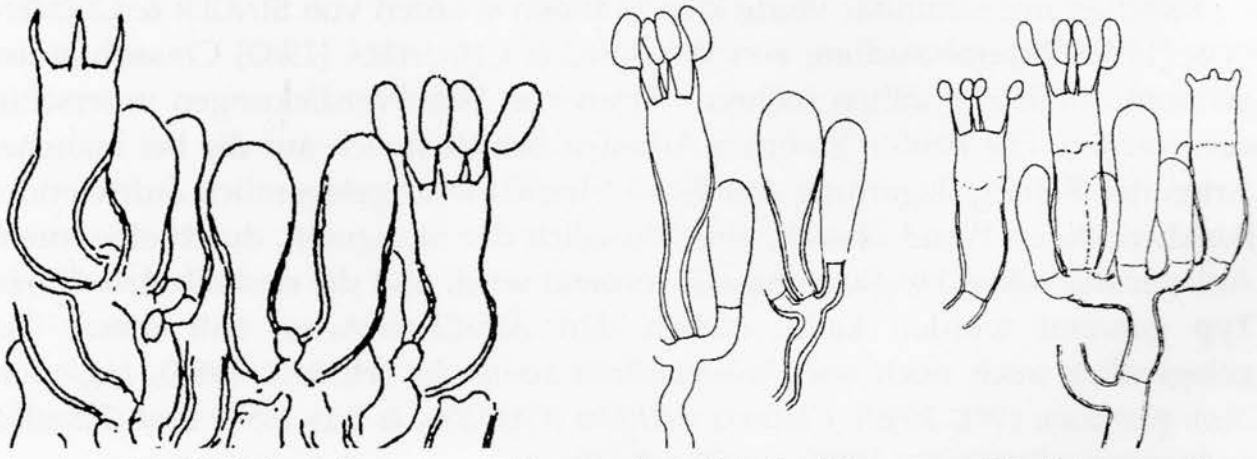
Basidien mit sekundär verdickten Wänden wurden von SINGER & CLÉMENÇON (1972) **Sklerobasidien**, von WATLING & CHANDRA (1983) Crassobasidien genannt. Vielleicht sollten mehrere Arten von Wandverdickungen unterschieden werden. Die beiden zitierten Arbeiten beziehen sich auf die bei manchen Arten der Blätterpilzgattung *Armillaria (Armillariella)* gelegentlich auftretenden Basidien, deren Wand überall, einschliesslich der Sterigmen, durch eine innere Anlagerung sekundär gleichmässig verdickt wird, und die deshalb ***Armillaria*-Typ** genannt werden kann. Neben den *Armillaria*-Arten tritt dieser Typ gelegentlich auch noch bei *Oudemansiella xeruloides* (HORAK 1988), *Hypochnicium globosum* (WU 1990), *Clavaria stellifera* (GEESINK & BAS 1992) und *Clavulina amazonensis* (PETERSEN 1988) auf (Fig. 6.38).

Andere Sklerobasidien zeigen eine nur basal verdickte Wand, und hier muss zwischen den von Anfang an (primär) verdickten und den nachträglich (sekundär) verdickten Wänden unterschieden werden. Einige dieser basal verdickten



Figur 6.38: Sklerobasidien des *Armillaria*-Types: die gesamte Wand (auch die der Sterigmen) ist gleichmässig verdickt. Es handelt sich in jedem Fall um Ausnahmen in einer Gesamtheit normal dünnwandiger Basidien. Nach Petersen 1988b, Geesink & Bas 1992, Wu 1990, Horak 1988 und Watling & Chandra 1983. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.38: Sclerobasidia of the *Armillaria*-type: the entire wall (also the sterigmata) uniformly thickened. Each case is an exception from a population of normal, thin-walled basidia.



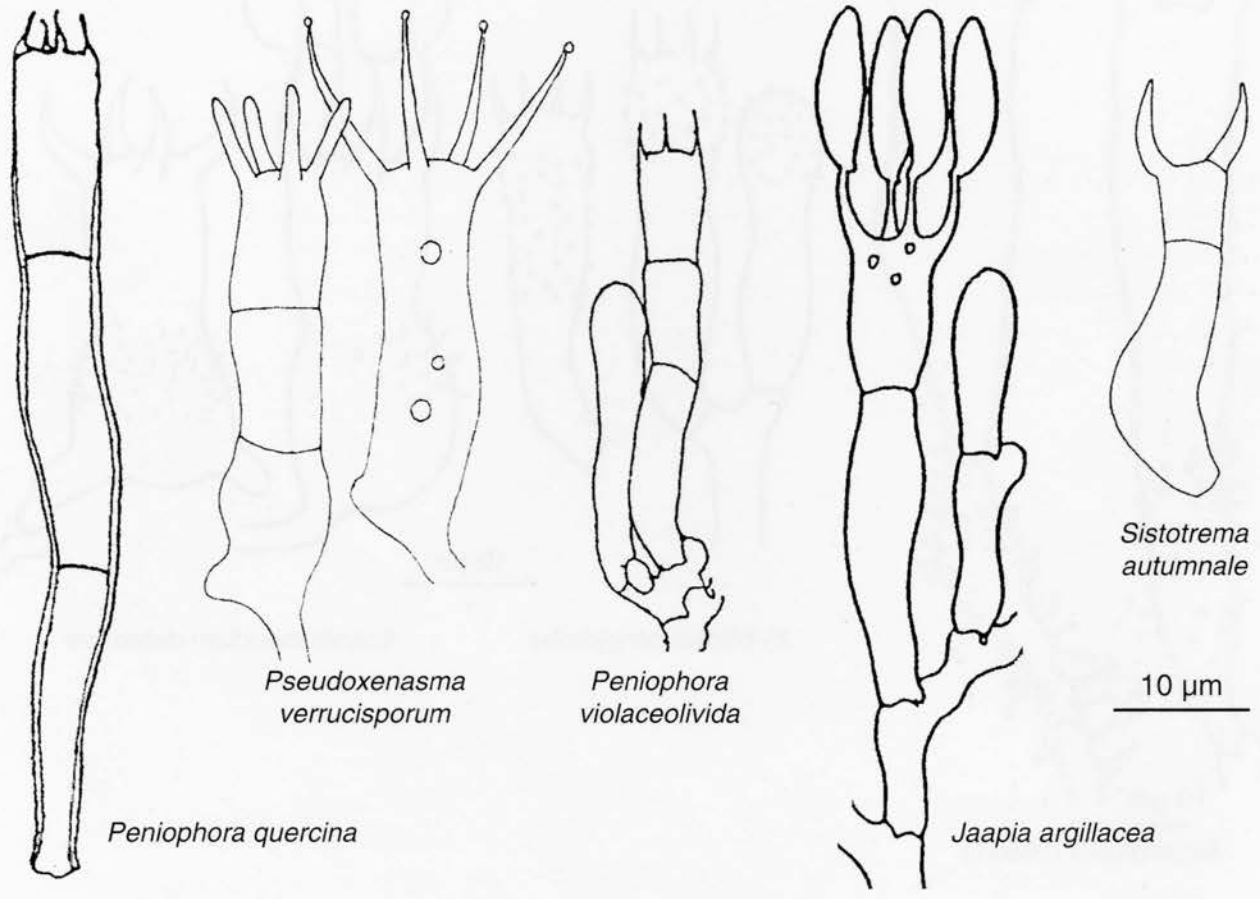
Figur 6.39: Basal verdickte Sklerobasidien verschiedener Krustenpilze. Nach Hjortstam & al. 1988, Eriksson & al. 1981 und Eriksson & al. 1978. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.39: Sclerobasidia with wall thickened in the basal part only.

Basidienwände sind **amyloid** (z. B. *Tubulicrinis borealis,* HJORTSTAM & al. 1988; *Amylobasidium tsugae,* GINNS 1988), andere inamyloid (z.B. *Phanerochaete flabelliradiata,* ERIKSSON & al. 1981); die meisten sind farblos, andere sind braun (z. B. *Psathyrella praeatomata,* SMITH 1972). Bei den meisten basal wandverdickten Basidien verdünnt sich die Wand nach oben graduell, selten ist der Übergang brüsk (*Odonticium romellii,* ERIKSSON & al. 1978; Fig. 6.39).

Die biologische Bedeutung der Sklerobasidien ist unbekannt oder kann nur vermutet werden. Wenn die blasige Basidiole einer Urnenbasidie eine primär verdickte Wand zeigt, so drängt sich der Vergleich mit der phylogenetisch ursprünglichen Zygote oder Probasidie auf. Es kann sich aber auch um eine Anpassung an trockene Standorte handeln, besonders wenn auch die generativen Hyphen des Fruchtkörpers dickwandig sind. Was hingegen sekundär verdickte Wände bedeuten, bleibt völlig schleierhaft.

Sekundäre Septen können gelegentlich gebildet werden. Diese dürfen nicht mit den Septen der "Phragmobasidien" verwechselt werden, die Meiocytenwände darstellen. Die biologische Bedeutung der sekundären Basidiensepten ist unbekannt. Sie kommen bei einer ganzen Anzahl aphyllophoraler Pilze vor, seltener bei den Agaricalen (BAS 1983, *Flammulina velutipes* var. *lactea*).

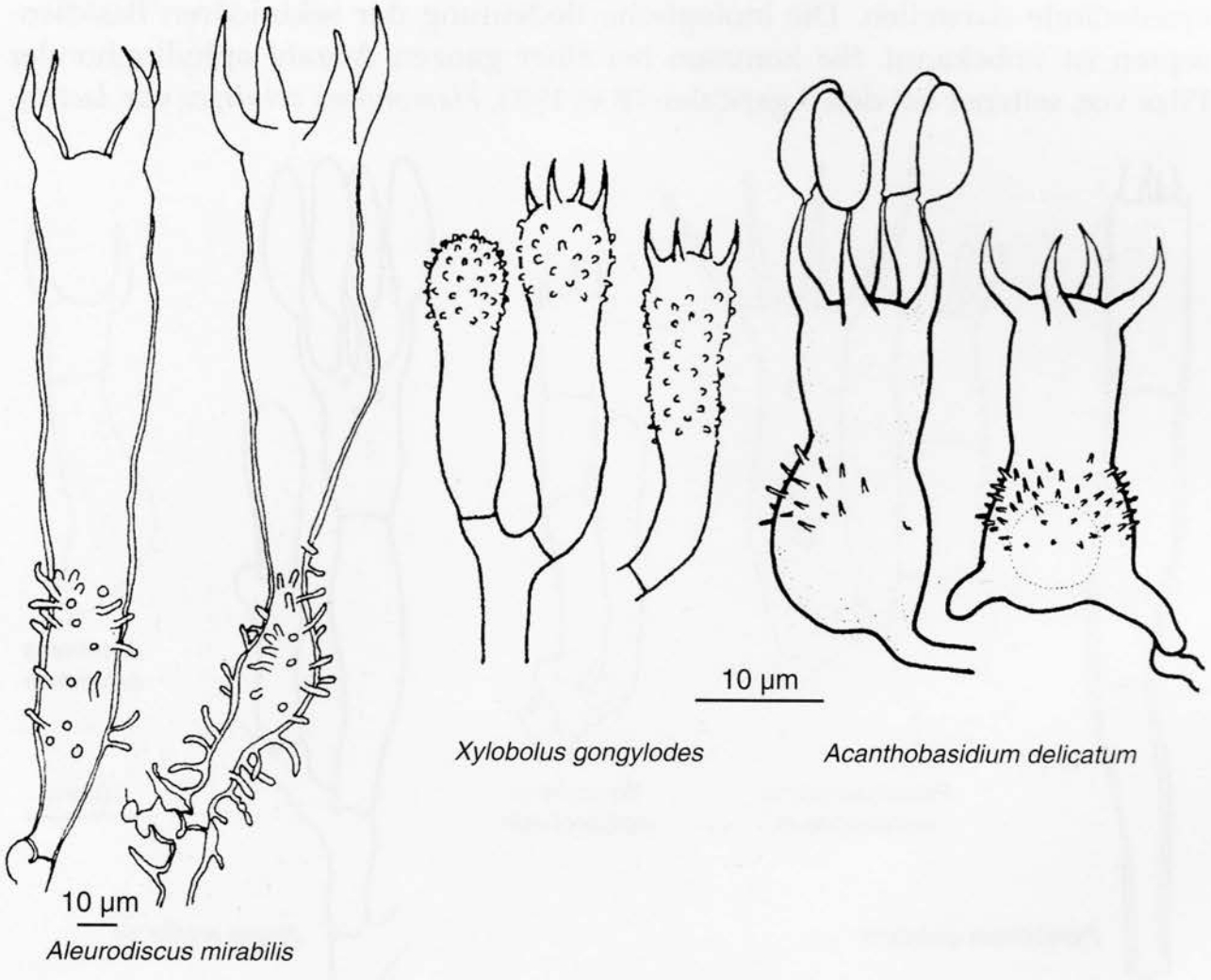


Figur 6.40: Beispiele sekundär septierter Holobasidien. Nach Eriksson & al. 1978, 1981, 1984 und Maser in Krieglsteiner 1991. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.40: Examples of holobasidia with secondary septa.

Durch Stacheln oder Auswüchse fallen die eher seltenen **Acanthobasidien** auf (Fig. 6.41). Falls die basidienführenden Hyphen inkrustiert oder gallertig bedeckt sind, können die Basalteile der Basidien ebenfalls von der **Inkrustation** oder von einer **gallertigen Schicht** bedeckt sein (Fig. 6.42). Bisweilen sind die ganzen Basidien körnig inkrustiert, wie etwa die mancher Aufsammlungen von *Amphinema byssoides* (CLÉMENÇON, unveröffentlicht) und die von *Cortinarius rigidipes* und der verwandten Arten (MOSER 1967).

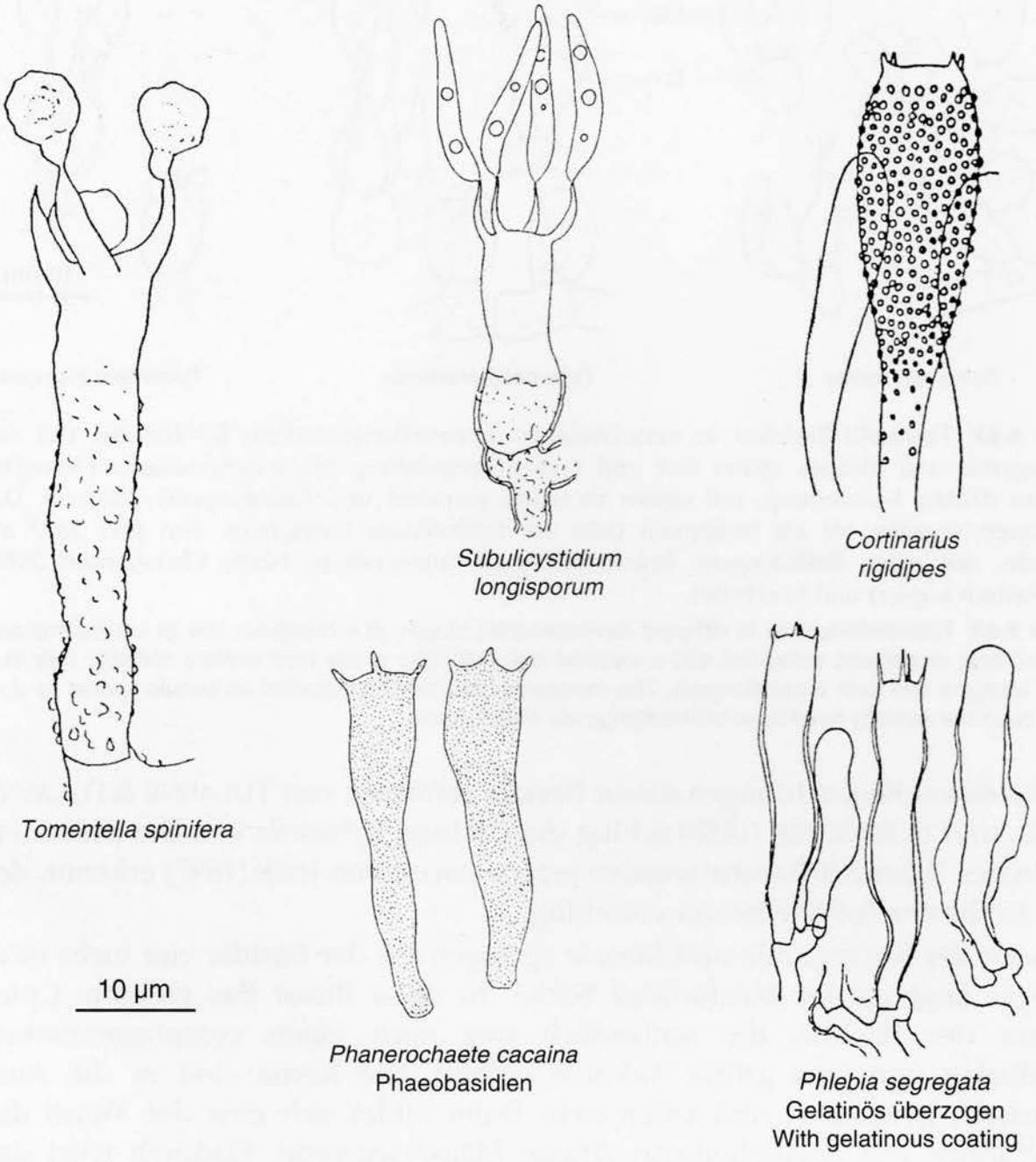
Bei manchen braunsporigen und rosasporigen Blätterpilzen und bei einigen Krustenpilzen mit farblosen Sporen sind Basidien mit gelb bis braun gefärbtem Inhalt nicht selten. Sie sind zwischen den normalen, farblosen Basidien eingestreut. Wahrscheinlich zeigen nur alte Basidien einen gefärbten Inhalt. Gelbe Basidien wurden von MOSER (1967) **Chrysobasidien** genannt, und analog können die braunen Basidien **Phaeobasidien** genannt werden. Beide können normal sporulieren, und dann ist meist auch das Cytoplasma der Sporen wie das der Basidien gefärbt.



Figur 6.41: Acanthobasidien. Nach Boidin & al. 1985, Popoff & Wright 1994 und Oberwinkler 1965. Elektronisch kopiert und leicht verändert.

Figure 6.41: Acanthobasidia .

Bei *Inocybe bongardii* ist das Cytoplasma der Phaeobasidien siderophil, stark cyanophil und dextrinoid, das der farblosen Basidien jedoch nicht (CLÉMENÇON unveröffentlicht). Die braune Substanze ist im Cytoplasma gelöst und deshalb wahrscheinlich hydrophil, während das Pigment der Phaeobasidien und der Sporen des Krustenpilzes *Phanerochaete cacaina* nach ERIKSSON & al. (1978) in einer "öligen Masse" gelöst ist und deshalb lipophil zu sein scheint (Fig. 6.42). Untersuchungen zur Chemie dieser Basidien fehlen.

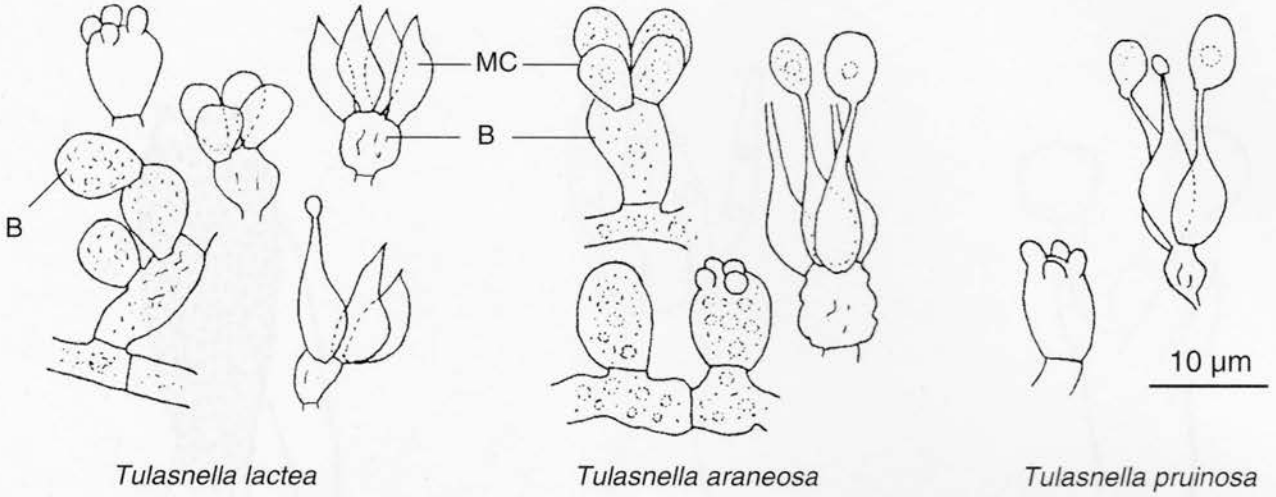


Figur 6.42: Inkrustierte Basidien, gelatinös überzogene Basidien und Phaeobasidien mit braunem Inhalt. Nach Christiansen 1960; Eriksson & al. 1978, 1981, 1984; Moser 1967. Elektronisch kopiert und leicht verändert.

Figure 6.42: Basidia with incrusted walls, with a gelatinous coating or with brown content (Phaeobasidia).

Die *Tulasnella*-Basidie

Die Tulasnellales bilden dünne, gelatinöse, völlig resupinate Fruchtkörper und werden ihrer repetitiven Keimung wegen als Heterobasidiomyceten betrachtet, in diesem Buch aber als eine den Hymenomyceten nah verwandte Gruppe verstanden. Die wesentlichen, lichtoptisch erkennbaren Züge ihrer eigenartigen Basidien werden in der Figur 6.43 gezeigt.



Figur 6.43: *Tulasnella*-Basidien in verschiedenen Entwicklungsstadien. B = Basidie, Ort der Karyogamie und Meiose, später leer und zusammengefallen; MC = exogenisierte Meiocyte, Ort der dritten Kernteilung, mit einem Sterigma keimend und Ballistosporen bildend. Die Meiocyten wurden oft als Sterigmen oder als Epibasidien bezeichnet, von Juel 1897 als sitzende, mit einer Ballistospore keimende Spore interpretiert. Nach Christiansen 1959, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.43: *Tulasnella*-basidia in different developmental stages. B = basidium, site of karyogamy and meiosis; later empty and collapsed. MC = external meiocyte, site of the third nuclear division; they bud with a sterigma and form a ballistospore. The meiocytes have been interpreted as sessile spores by Juel 1897, but more recently have been called sterigmata or epibasidia.

Die ersten Beobachtungen dieser Basidie stammen von TULASNE &TULASNE (1872), und SCHROETER (1888) schlug die Gattung *Tulasnella* vor. Die Besonderheiten der *Tulasnella*-Basidie wurden jedoch zuerst von JUEL (1897) erkannt, der die Familie der Tulasnellaceen vorschlug.

Nach der Karyogamie und Meiose sprossen auf der Basidie vier mehr oder weniger kugelige bis birnförmige Säcke. In diese fliesst das gesamte Cytoplasma der Basidie, die schliesslich nur noch einen cytoplasmatischen Wandbelag und eine grosse Vakuole enthält. Die Kerne sind in die Aussackungen gewandert und teilen sich. Dann bildet sich eine der Wand der Säcke innen eng angeschmiegte, dünne Meiocytenwand. Dadurch wird das Cytoplasma der Meiocyten von dem der Basidie abgetrennt (ROGERS 1932). Diese behält zuerst ihre Turgeszenz, fällt aber später welk zusammen. Die Trennwand an der Basis der Meiocyten zeigt keinen Doliporus (KHAN & TALBOT 1976).

DIE BASIDIOSPOREN

Die Basidiosporen vereinigen drei biologische Rollen in einer einzigen, verbreitungsfähigen Zelle. Sie sind sowohl Mittel zur Besiedelung neuer Substrate (kolonisatorische Rolle), Transporteinheiten eines Genoms (sexuelle Rolle) und Waffen zur Bekämpfung ökologischer Konkurrenzpilze (kriegerische Rolle).

Die **kolonisatorische Rolle** besteht aus zwei Funktionen, die jedoch nicht bei allen Sporen gleichermassen ausgeprägt sind: die räumliche Verbreitung und die Trockenresistenz. Die räumliche **Verbreitung** beginnt mit dem Ausstreuen durch den Wind. Wegen der Sedimentation und der geometrischen Verdünnung nimmt die Zahl der Sporen pro Raumeinheit mit zunehmender Entfernung vom Pilz rasch ab. Die wahrscheinliche Flugdistanz ("probable flight range") gibt an, in welcher Entfernung noch die Hälfte der Sporen zu erwarten ist (SCHRÖDTER 1960). Natürlich beeinflussen die Windverhältnisse und die Höhe der Aussaat über dem Boden die Flugdistanz. GREGORY (1962, 1966) berechnete für verschiedene Windturbulenzen und Sporen mittlerer Grösse eine wahrscheinliche Flugdistanz von 37 m bis 850 m. Die Beobachtungen in der Natur decken sich gut mit seinen Berechnungen. Nach dem gleichen Autor treiben etwa 10% aller Sporen sehr lange in der Atmosphäre und können sehr weit getragen werden. Gelandete Sporen bleiben nicht notwendigerweise ortsgebunden, sondern können durch Tiere oder Samen weiter verbreitet werden. Die **Trockenresistenz** mancher Sporen erlaubt ihnen, ein neues Substrat auch bei Trockenheit zu besetzen und dort auszuharren, bis bessere Verhältnisse zur Keimung führen. Eine Überlebenszeit von mindestens 8 Monaten wurde von FRIES (1943) für eine *Suillus*-Art gegeben, und SUSSMAN (1968) berichtet über eine Beobachtung von McKNIGHT (1960, nicht veröffentlicht) an *Psilocybe mutans*, dessen Sporen nach 9 Jahren Aufenthalt in einem Herbarium noch keimten. WATLING (1963) brachte Sporen von *Psilocybe percincta* nach 2 Jahren, diejenigen von *Conocybe subpubescens* nach 3 Jahren zur Keimung. Alle diese Pilze bilden Sporen mit dicken und gefärbten Wänden, die das Cytoplasma vor starker Austrocknung und UV-Strahlen schützen. Farblose und dünnwandige Sporen sind wesentlich empfindlicher und verlieren ihr Keimvermögen meist schon nach wenigen Wochen oder Tagen.

Die **sexuelle Rolle** der Sporen ist wohl für die Erhaltung der Art ebenso wichtig wie die kolonisatorische. Sporen, die in der Umgebung eines bereits bestehenden (konspezifischen) Myceliums keimen, erfüllen keine kolonisatorische Aufgabe. Vielmehr tritt der Keimling nach kurzer Zeit mit dem Mycel durch Anastomose in Verbindung. Falls sexuell verträgliche Stämme vorliegen, tritt das Genom der Spore durch Kernwanderung in das Mycel über. Damit wird diesem neues Erbmaterial zugeführt, was zur physiologischen, ökologischen und auch morphologischen Stabilisierung der Art notwendig scheint, denn in Laboratorien isoliert gehaltene Arten vieler Hymenomyceten zeigen

schon nach wenigen Jahren Degenerationserscheinungen. Es ist in diesem Zusammenhang interessant, dass manche Sporen in Gegenwart eines lebenden Mycels besser keimen als auf unbesiedelten Substraten (FERGUSON 1902, LÖSEL 1964, N. FRIES 1979, 1981).

Die **kriegerische Rolle** ist physiologisch nahe mit der sexuellen Rolle der Sporen verwandt, beruht sie doch ebenfalls auf der Verschmelzung des Keimlings mit einer Hyphe eines bereits bestehenden Myceliums und wohl auch auf der gleichen physiologischen Grundlage. Falls jedoch das bereits angesiedelte Mycelium einer anderen Pilzart angehört, so stirbt der betroffene Hyphenabschnitt infolge cytoplasmatischer Unverträglichkeit ab. Dieser Mechanismus arbeitet besonders gut zwischen nahe verwandten, konkurrenzierenden Arten, weniger zwischen stark verschiedenen Pilzen, da zwischen taxonomisch zu weit entfernten Arten die Förderung der Sporenkeimung durch ein bestehendes Mycelium weniger stark ist.

MORPHOLOGIE DER BASIDIOSPOREN

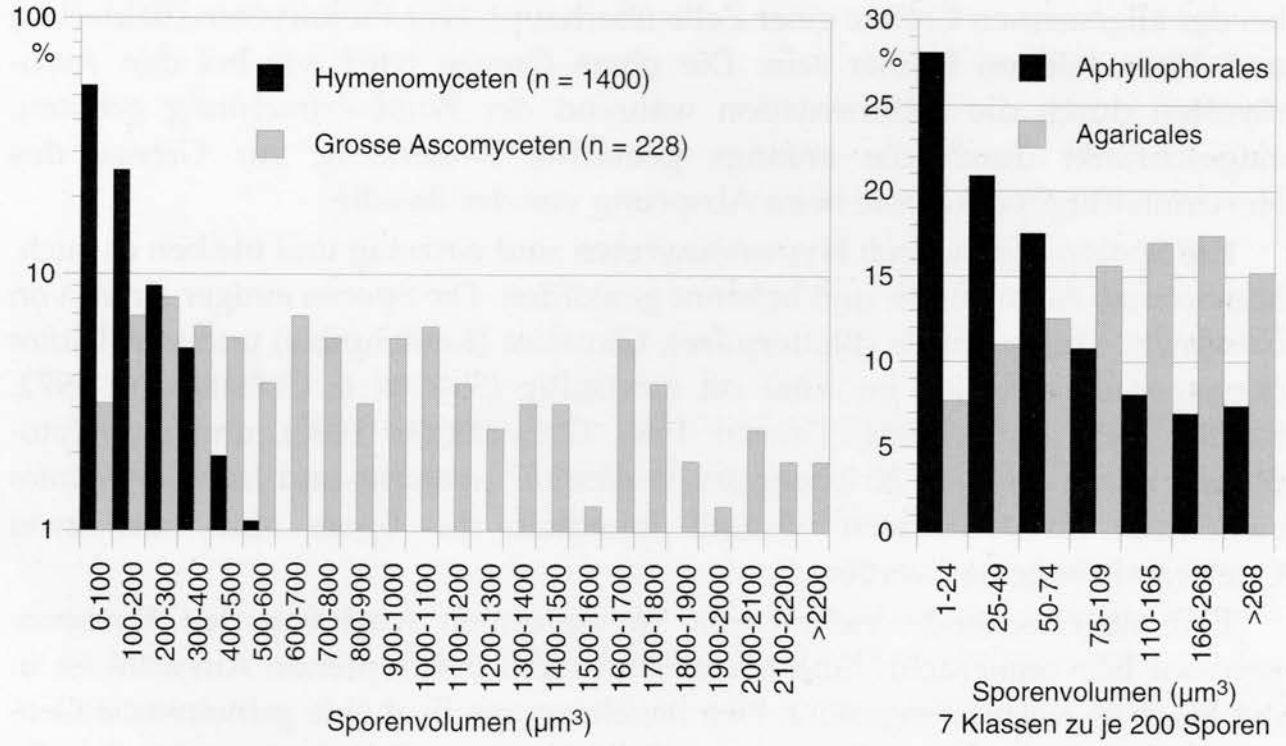
Grösse und Gestalt

Das korrekte Mass für die Grösse der Sporen wäre deren Volumen, das aber von geringer Aussagekraft ist, da sehr verschiedene Formen gleiche Volumina haben können. Zudem ist die exakte Bestimmung des Volumens wegen der oft komplexen Sporengeometrie mit viel Aufwand verbunden, so dass meist Länge und Dicke bevorzugt werden. Die Dicke wird aber meist fälschlicherweise Breite genannt, nur KÜHNER misst die eigentliche Breite (fide JOSSERAND 1952: 309; 1983: 362). Diese beiden Dimensionen sind rasch und genau bestimmbar und sagen bereits etwas über die Geometrie der Spore aus. Da viele Sporen einen (fast) kreisrunden Querschnitt haben, erübrigt es sich, die dritte Dimension zu messen. Es ist selbstverständlich, dass in allen anderen Fällen die Breite gemessen und in taxonomischen Arbeiten berücksichtigt werden muss, wie etwa bei vielen Arten der Gattung *Psilocybe*.

Die kleinsten Basidiosporen sind nur 1-2 μm^3 gross und gehören zu den kleinsten Zellen überhaupt, während die grössten die Ausmasse kleiner Pollenkörner erreichen (PARMASTO & PARMASTO 1992; Tabelle 6.2). Zwei Drittel aller Sporen der Hymenomyceten sind zwischen 5 und 10 µm lang, drei Viertel zwischen 4 und 10 µm, und neun Zehntel zwischen 4 und 14 µm. Die Grössenverteilung der Hymenomycetensporen ist verschieden von derjenigen morphologisch und ökologisch vergleichbarer Sporen der grossen Ascomyceten (Fig. 6.44). Über die Hälfte der Hymenomycetensporen sind unter 100 μm^3 gross, während weniger als ein Dreissigstel der Ascosporen so klein sind. Mit zunehmender Sporengrösse nimmt der Anteil der Basidiosporen rascher ab als derjenige der Ascosporen. Dies ist eine Folge der verschiedenen Verbreitungs-

Tabelle 6.2: Beispiele sehr kleiner und sehr grosser Basidiosporen
Table 6.2: Examples of very small and very big basidiospores

	Länge length µm	Dicke thickness µm	mittleres Volumen mean volume µm³
Skeletocutis nivea	3 - 4	0,5 - 0,7	1
Gloeoporus thelephoroides	3,5 - 5	0,7 - 1	2
Postia simanii	4 - 5	1 - 1,3	3
Baeospora myosura	3 - 4	1 - 2	4
Grandinia microsporella	2,5 - 3,5	1,5 - 1,8	4
Leucogyrophana montana	3 - 4	2 - 2,5	8
Pholiota flammans	3 - 4	2 - 2,5	9
Trechispora microspora	3 - 3,5	2 - 2,5	9
Calocybe cerina	2 - 4	2 - 3	10
Phlebia rufa	4,5 - 6	2 - 2,5	14
Macrolepiota procera	15 - 20	10 - 13	1200
Oudemansiella mucida	14 - 18	12 - 16	1650
Vuilleminia megalospora	20 - 30	10 - 14	1800
Oudemansiella canarii	15 - 19	15 - 19	2600
Aleurodiscus wakefieldiae	19 - 25	14 - 18	2800
Aleurodiscus amorphus	20 - 26	16 - 20	3900
Oudemansiella australis	20 - 26	19 - 26	6100
Oudemansiella yunnanensis	24 - 38	23 - 33	12700



Figur 6.44: **Links:** Grössenvergleich ellipsoidischer, einzelliger Sporen von Hymenomyceten und von grossen Ascomyceten. Häufigkeiten unter 1% sind nicht gezeigt. **Rechts:** Unter den sehr kleinen Basidiosporen sind die Aphyllophorales weit stärker vertreten als die Agaricales.

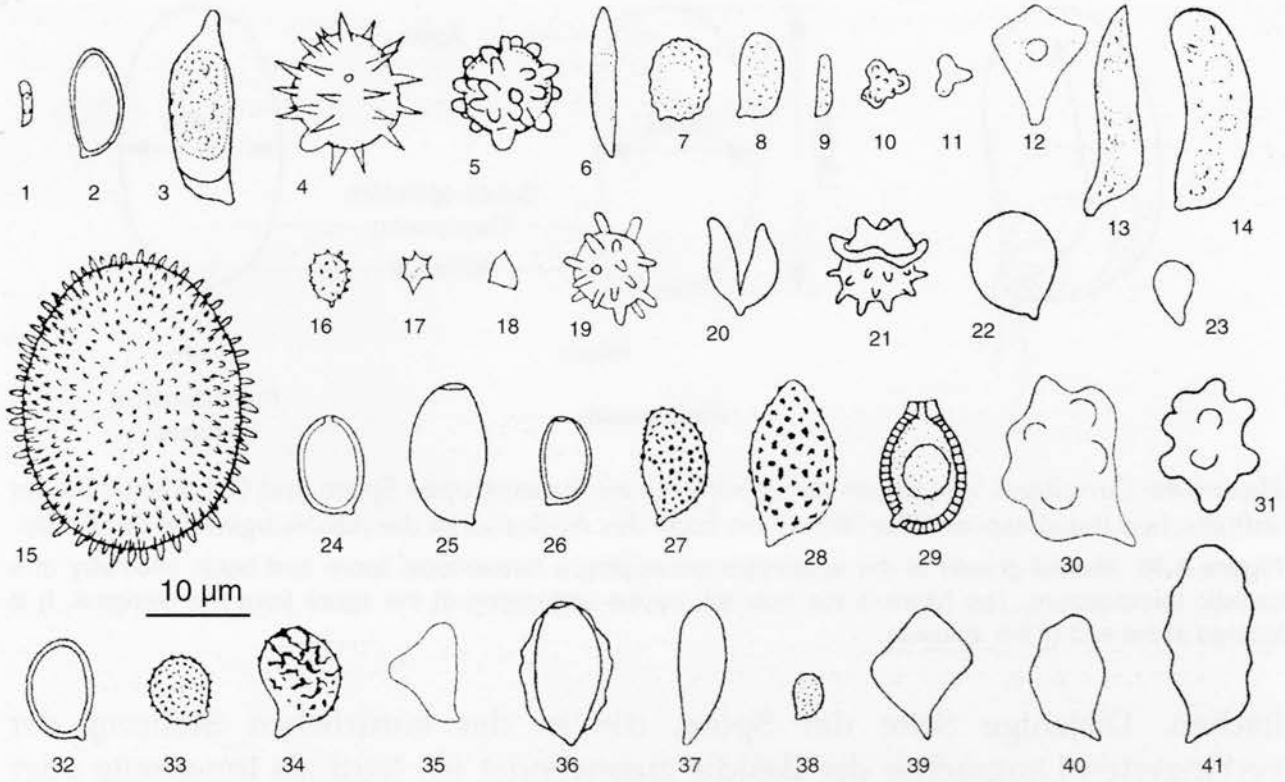
Figure 6.44: **Left**: Comparison of the size of ellipsoidal, unicellular spores of hymenomycetes and big ascomycetes. The ascospores are more massive because they are shot upward against gravity and against air resistance, whereas the smaller basidiospores sediment down from the hymenium and must float in air. Frequencies smaller than 1% are not shown. **Right**: Among the very small basidiospores we find many more Aphyllophorales than Agaricales. Each class of the histogram represents 200 spores.

biologie der beiden Sporengruppen. Die in dieser Statistik berücksichtigten Ascosporen müssen zur Verbreitung in den allermeisten Fällen gegen Schwerkraft und Luftwiderstand einige Zentimeter weit in die Höhe geschossen werden (INGOLD 1971: 9). Dies verbietet zu kleine Sporen, deren kinetische Energie bei den realisierten Geschwindigkeiten zu gering wäre, um die nötige Durchschlagskraft zu erreichen. Anschliessend werden diese Sporen vom Winde verweht. Dazu sind zu grosse Sporen wegen der starken Sedimentation ungeeignet. Die mittlere Ascosporengrösse ist ein Kompromiss aus beiden Forderungen.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Basidiosporen der Agaricalen. Diese springen von den Basidien in horizontaler Richtung in den Raum zwischen zwei Lamellen hinein. Sie haben keine Schwerkraft zu überwinden und dürfen nur einen Bruchteil eines Millimeters weit waagrecht fliegen, meist nur 0,1 bis 0,3 mm weit (BULLER 1909). Ihre kinetische Energie, und damit ihre Masse, dürfen deshalb gering sein. Die Übergabe an den Wind erfolgt durch passives Absinken zwischen den Lamellen bis zur turbulenten Luftströmung unter dem Pilzhut. Die weitere Verbreitung durch den Wind wird durch möglichst kleine Sporen stark begünstigt. Aus diesen Gründen liegt die untere Grössengrenze bei der allgemeinen Grenze einer Zelle überhaupt. Nur Prokaryoten (Bakterien) und Viren können kleiner sein. Die obere Grenze wird wie bei den Ascomyceten durch die Sedimentation während der Windverfrachtung geboten, eingeschränkt durch die anfangs gemachte Bemerkung zur Grenze des Horizontalfluges der Spore beim Absprung von der Basidie.

Die Sporen der meisten Hymenomyceten sind einzellig und bleiben es auch. Nur wenige Ausnahmen sind bekannt geworden. Die Sporen einiger Arten von *Crinipellis, Chaetocalathus* (Blätterpilze), *Clavulina* (Keulenpilze) und von *Waitea* (Krustenpilze) werden im Alter oft zweizellig (SINGER & CLÉMENÇON 1972, SINGER 1976, DONK 1964, TALBOT 1965, CLÉMENÇON 1990), und das Cytoplasma der Sporen der Krustenpilze *Vuilleminia comedens* und *Jaapia argillacaea* zieht sich oft zusammen, worauf innerhalb der Spore eine oder zwei Querwände angelegt werden.

Eine überraschende Vielfalt von Sporenformen wird von den Hymenomyceten hervorgebracht. Eine bei weitem nicht erschöpfende Auswahl ist in der Fig. 6.45 zusammengestellt. Den Basidiosporen liegt eine gemeinsame Geometrie zugrunde (Fig. 6.46). Am auffallendsten und bedeutsamsten ist die asymmetrische Anheftung auf dem Sterigma. Man spricht vereinfachend auch von «asymmetrischen Sporen», obwohl die meisten Basidiosporen, wie auch die allgemeine Grundform, eine Symmetrieebene besitzen. Die asymmetrische Anheftung tritt nur bei aktiv abspringenden Sporen auf und fehlt den Gastromyceten. Sie wird als wesentlich für den Absprungmechanismus angesehen. Dieser Unterschied zwischen den Sporen der Hymenomyceten und der



Figur 6.45: Eine kleine Auswahl von Basidiosporen zur Darstellung ihrer Diversität.

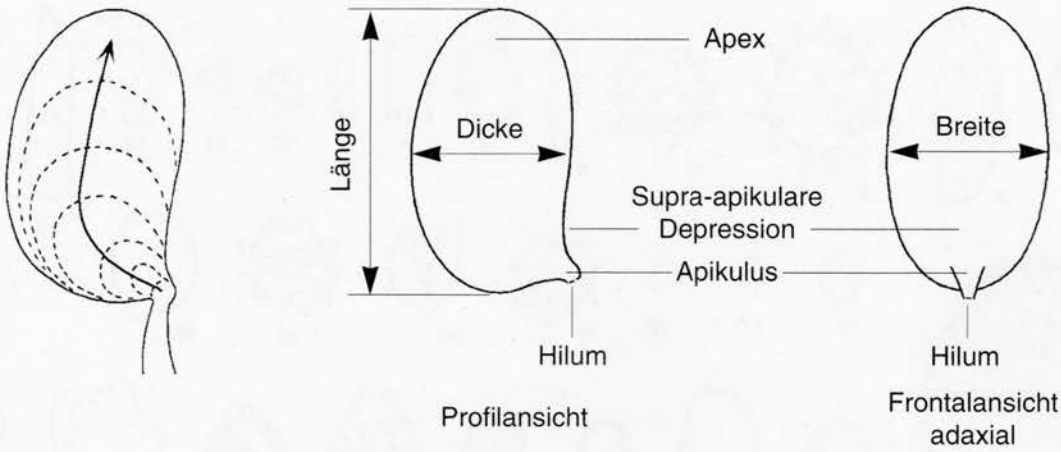
Figure 6.45: A small sample of basidiospores to illustrate their diversity.

1: Skeletocutis subincarnata; 2: Coniophora olivacea; 3: Jaapia argillacea; 4: Tomentellastrum alutaceo-umbrinum; 5: Pseudotomentella mucidula; 6: Subulicystidium longisporum; 7: Hypochnicium analogum; 8: Hyphoderma puberum; 9: *Lepidomyces subcalceus; 10: Tylospora fibrillosa 11: Tylospora asterophora; 12: Xenosperma ludibundum; 13: Tubulicium vermiferum; 14: Vuilleminia comedens; 15: Aleurodiscus amorphus; 16: Trechispora vaga; 17: Trechispora farinacea; 18: Trechispora subsphaerospora; 19: Botryohypochnus isabellinus; 20: Galzinia geminispora; 21: Lindtneria trachyspora; 22: Clavulina cinerea; 23: Clitocybe gibba; 24: Macrolepiota puellaris; 25: Psathyrella prona; 26: Pholiota alnicola; 27: Gymnopilus laricicola; 28: Cortinarius affinis; 29: Ganoderma lucidum; 30: Inocybe pseudoasterospora; 31: Inocybe napipes; 32: Inocybe olivaceo-brunnea; 33: Leucopaxillus pinicola; 34: Russula consobrina; 35: Lyophyllum transforme; 36: Coprinus cinereofloccosus; 37: Hemimycena pseudocrispula; 38: Lepista densifolia; 39: Entoloma rhombisporum; 40: Entoloma sericellum; 41: Entoloma dysthales.*

Abbildungen 1-11, 13-19 nach Christiansen 1960; 12 nach Hjortstam & al. 1988; 20 nach Jülich 1984 b; 21 nach Krieglsteiner 1994; 22-28, 30-34, 37-41 nach Favre 1948, 1955, 1960; 29 nach Gilbertson & Ryvarden 1986; 35 nach Clémençon 1986; 36 nach Orton & Watling 1979. Elektronisch kopiert und bearbeitet. Nomenklatur modernisiert.

Gastromycetensporen wurde bereits von CORDA (1842) festgestellt, der die Sporen der Hymenomyceten **heterotrop**, die der Gastromyceten orthotrop nannte. Beide Bezeichnungen sind heute noch im Gebrauch.

In taxonomischen Werken werden die Sporen meist im Profil gezeigt. In dieser Stellung werden die taxonomischen Merkmale am besten sichtbar. Die Anheftungsstelle, die kleine Fläche, mit der die Spitze des Sterigmas die Spore berührt, ist das **Hilum**. Es befindet sich auf einem kleinen, seitlichen Dorn der Spore, welcher **Apikulus** genannt wird. Das gegenüberliegende Sporenende ist der Apex oder Scheitel. Zwischen Apikulus und Scheitel liegen die Seiten-



Figur 6.46: Einseitiges Wachstum der Apophyse zur heterotropen Spore und Grundschema der ballistischen Basidiospore. Das Hilum am Ende des Apikulus ist die Ablösungsstelle der Spore.

Figure 6.46: Abaxial growth of the apophysis developing a heterotrope spore and basic geometry of a ballistic basidiospore. The hilum is the scar left by the separation of the spore from the sterigma. It is located at the end of the apiculus.

flächen. Diejenige Seite der Spore, die in der natürlichen Stellung der verlängerten Längsachse der Basidie zugewendet ist, wird als Innenseite oder Rücken, die gegenüberliegende Seite als Aussenseite oder Bauch bezeichnet. In der Terminologie von CORNER (1948) liegt der Rücken adaxial, der Bauch abaxial. Die adaxiale Seite weist gegen das Apikularende oft eine leichte Verflachung oder gar Eindellung auf, die **supra-apikulare Depression**. Die Distanz zwischen Scheitel und tiefstem Punkt am Apikularende (unter Ausschluss des Apikulus) ist die Länge, die grösste Entfernung zwischen der Innen- und der Aussenseite die Dicke der Spore. In der Frontalansicht zeigen sich die Sporen symmetrisch und der Apikulus liegt in der Symmetrie-Ebene. In dieser Lage sehen wir die Breite der Spore.

Über die Bezeichnungen der Strukturen am Apikularende herrscht in der mykologischen Literatur beträchtliche Uneinigkeit. Zusammen mit JOSSERAND (1952, 1983) und PEGLER & YOUNG (1971) wird in diesem Buch der Ausdruck Hilum ausschliesslich für die unten am Apikulus liegende Ansatzfläche der Spore auf dem Sterigma gebraucht. Im Gegensatz dazu bezeichnet SINGER (1975, 1986) den ganzen Apikulus als Hilum. Viele Autoren ziehen Hilar-Appendix der Bezeichnung Apikulus vor (HEIM 1931: 34; PEGLER & YOUNG 1971: 24). Die adaxiale Verflachung heisst in diesem Buch supra-apikulare Depression, während auch Apikulardepression, suprahilare Depression und Hilardepression in der Literatur zu finden sind. Eine gute und überzeugende Diskussion dieser Bezeichnungen hat JOSSERAND (1952, 1983) gegeben, dessen Definitionen und Empfehlungen hier gefolgt wird.

Die Heterotropie der Basidiospore entsteht durch unterschiedliches Wachstum der adaxialen und der abaxialen Seiten der jungen Sporenanlage, wie das CORNER (1948) bei *Oudemansiella canarii* gezeigt hat und wie es von MALENÇON

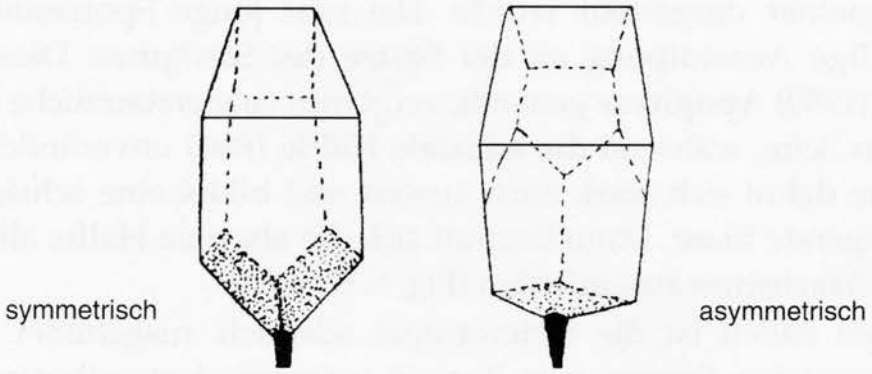
(1950) allgemeiner dargestellt wurde. Die sehr junge Sporenanlage ist eine kleine, kugelige Ausstülpung an der Spitze des Sterigmas. Diese Blase, von MALENÇON (1950) **Apophyse** genannt, zeigt nun eine erstaunliche Entwicklung der abaxialen Seite, während die adaxiale Hälfte (fast) unverändert bleibt. Die abaxiale Seite dehnt sich stark nach aussen und bildet eine schräg zur Sterigmenachse liegende Blase. Dann beginnt sich die abaxiale Hälfte allmählich und unter stetem Wachstum aufzurichten (Fig. 6.17, 6.46).

In seltenen Fällen ist die Heterotropie schwach ausgebildet. So sind die aktiv abspringenden Sporen von *Russula puiggarii* «fast orthotrop», was von SINGER (1975) als Zeichen naher Verwandtschaft mit Gastromyceten gedeutet wird. Eine ganz eigenartige Sporengeometrie wurde von SINGER & GRINLING (1967) bei der afrikanischen *Hiatulopsis amara* gefunden. Die Autoren berichten, hier einen Fall von aktiv abgeworfenen, doch völlig symmetrischer, aber trotzdem nicht typisch orthotropischer Sporen entdeckt zu haben. Sie schreiben dazu (aus dem Englischen übersetzt): "Die exzentrische Lage der Spore wird durch ein Stielchen (spiculum) erreicht, das sich formt, sobald die Spore eine gewisse Grösse erreicht hat, und das nach aussen gerichtet ist. Da nun die Achse der Spore nicht in der gleichen Richtung wie die des Stielchens liegt, ist die Spore nicht typisch orthotrop, auch wenn der Hilarappendix durchaus endständig an der Spore sitzt und in der Längsachse der Spore liegt, so dass sich die Sporen nach dem Abwurf durch nichts von typischen Gastromycetensporen unterscheiden". Es bleibt zu hoffen, dass dieser aussergewöhnliche Fall morphologisch und physiologisch genau untersucht werden kann.

Die Sporenformen der *Entoloma*-Arten

Durch ihre eckigen Formen haben die Sporen der Entolomen schon früh die Aufmerksamkeit der Mykologen auf sich geleitet. FAYOD (1889) versuchte, aus den Sporenumrissen eine geometrische Grundform, ein Prisma mit aufgesetztem Tetraeder zu konstruieren. Wie KÜHNER & BOURSIER (1929) aber zeigten, entspricht dies nicht der Wirklichkeit. Sie unterschieden zum ersten Mal zwei Formenreihen, die durch die Geometrie des Apikularendes definiert wurde: Beim ersten Typ treffen am Apikulus nur zwei Kanten zusammen, und die Basis besteht aus einer mehr oder weniger ebenen Fläche. Beim zweiten Typ treffen am Apikulus drei Kanten zusammen (wie an jeder Ecke eines Würfels), und die Sporenbasis besteht aus einem Dieder gebildet aus zwei aneinanderstossenden Flächen des Würfels.

Diese beiden Typen waren Ausgangspunkt für die Arbeiten von ROMAGNESI in den Jahren 1932 und 1933. Er nannte den ersten Typ «asymmetrisch», den zweiten «symmetrisch» (Fig. 6.47, 6.48), die aber trotz ihres taxonomischen Wertes und trotz des Versuches von EINHELLINGER (1966), dieses Schema im deutschsprachigen Raum besser bekannt zu machen, kein grosses Echo fanden.

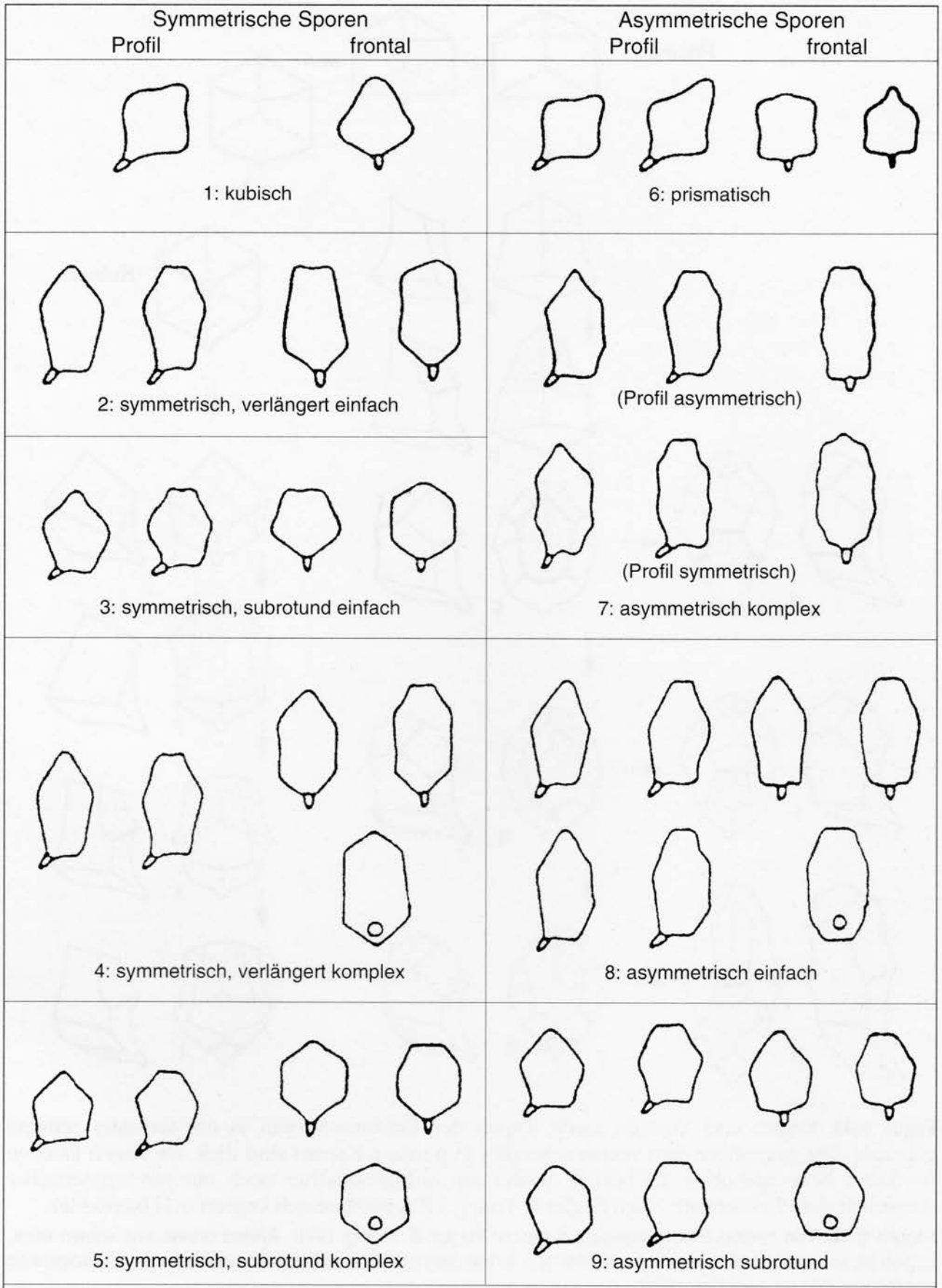


Figur 6.47: Grundschema einer symmetrischen und einer asymmetrischen *Entoloma*-Spore. Nach Romagnesi 1937, elektronisch kopiert und bearbeitet.
Figure 6.47: Diagrams of an asymmetrical and a symmetrical spore of *Entoloma*.

ROMAGNESI führte dies auf die grossen Schwierigkeiten bei der Beurteilung der Sporenformen zurück. Deshalb stellte er 1978 eine weitere Kategorie auf, "zweifelhafte Fälle (Sporenbasis schwer interpretierbar)". Hierher gehören die meisten Arten der Untergattungen *Entoloma* und *Pouzaromyces*.

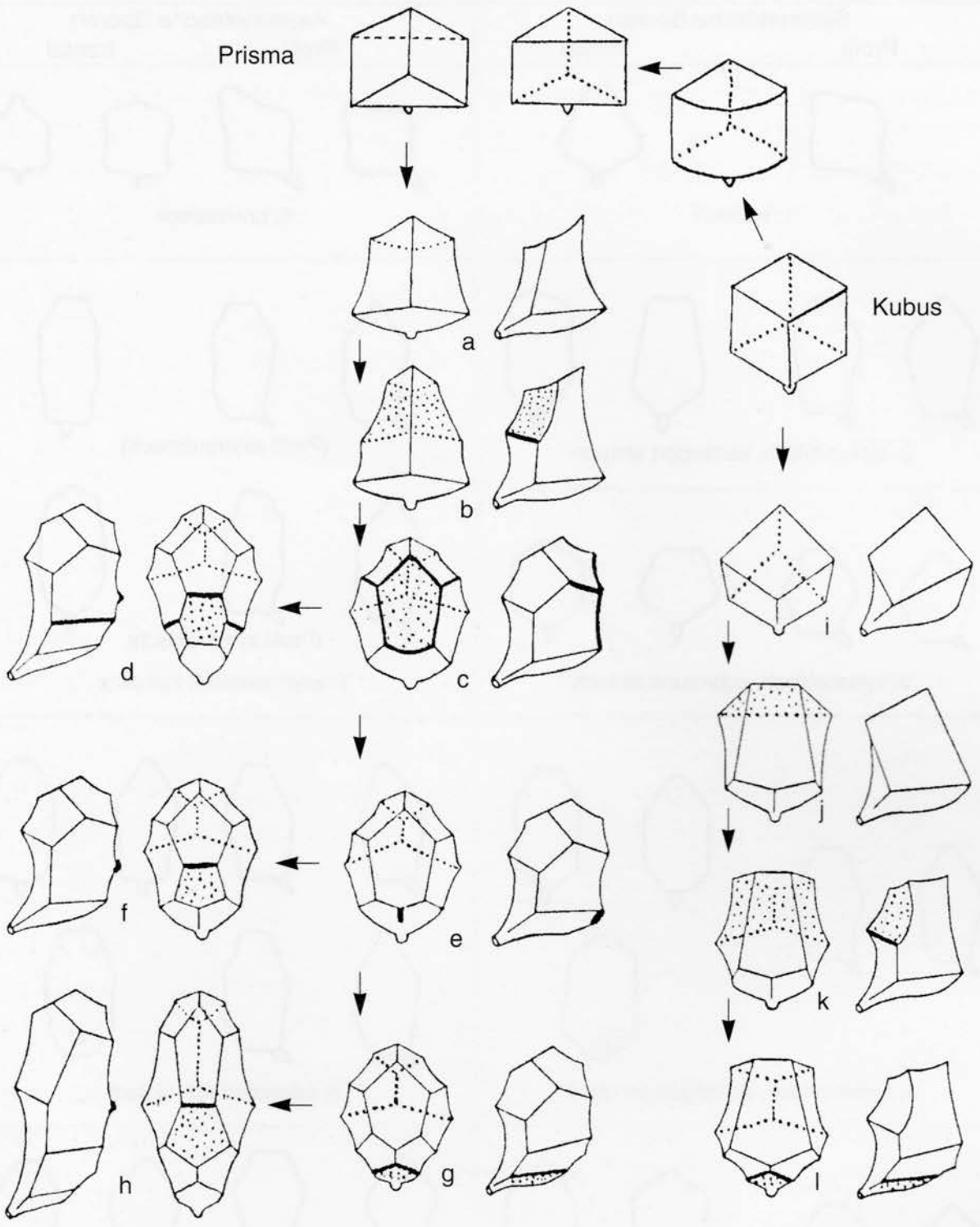
Während ROMAGNESI ausschliesslich lichtoptisch arbeitete, basierten PEGLER & YOUNG (1978) ihr ganz anders ausgelegtes System vorwiegend auf rasterelektronenoptische, leichter analysierbare Bilder. Ihre 12 Typen spiegeln zu einem gewissen Grad ROMAGNESI's Einteilung in symmetrische und asymmetrische Sporen wider, wenn auch diese Bezeichnungen nicht mehr verwendet werden. PEGLER & YOUNG's Sporentypen reichen von einfachen, fünfflächigen Prismen zum komplexen, dreizehnflächigen *Pouzaromyces*-Typ. Sie lassen sich in ein formales Schema ordnen, in welchem die komplizierteren Typen durch kleine Veränderungen von einfacheren abgeleitet werden können (Fig. 6.49). Dies bedeutet nicht, dass die tatsächliche Entwicklung diesen Weg genommen haben muss.

PEGLER & YOUNG (1978) diskutieren die Sporenform im Lichte der Taxonomie und Phylogenie der Entolomataceae. Die Untergattungen von *Entoloma* können nicht ausschliesslich durch die Sporenformen abgegrenzt werden, da in jeder Untergattung sowohl «symmetrische» als auch «asymmetrische» Sporen auftreten. Ja sogar innerhalb einzelner Arten können bisweilen zwei verschiedene Typen beim gleichen Fruchtkörper gefunden werden. Am häufigsten ist Typ c (Common type), der aus 10 Facetten aufgebaut ist. Dabei können die Sporen je nach Art rundlich-isodiametrisch bis deutlich langgezogen sein. Dieser Typ ist besonders häufig in den Sektionen *Undati, Cosmeoexonema, Entoloma, Apriles* und *Paludocybe* der Untergattung *Entoloma* anzutreffen. Bisweilen ist der Typ c mit anderen Sporentypen kombiniert, so etwa mit Typ e (Incomplete dihedral base type) bei *Entoloma anatina*, mit Typ d (*Nigella* type) bei *Entoloma pulcherrima*, und mit Typ g (Y-base type) bei *Entoloma sericeonitida*.



Figur 6.48: Romagnesis 9 Haupttypen der *Entoloma*-Sporen. Nach Einhellinger 1966, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.48: Romagnesi's 9 main types of *Entoloma*-spores.



Figur 6.49: Pegler und Young's zwölf Typen der *Entoloma*-Sporen in ein formales Schema gebracht. Die gegenüber dem vorhergehenden Typ neuen Kanten sind dick, die neuen Flächen punktiert hervorgehoben. Es besteht weder ein ontogenetischer noch ein phylogenetischer Anspruch auf Wirklichkeit. Nach Pegler & Young 1978, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.49: The twelve *Entoloma*-spore types of Pegler & Young 1978. Added crests are shown thick, added faces stippled when going from one type to the next more complicated one. There is no ontogenetic or phylogenetic meaning intended.

Typenbezeichnungen (designations of types): a: prismatic; b: simple base; c: common; d: nigella; e: incomplete dihedral base; f: double abaxial; g: Y-base; h: Pouzaromyces; i: cuboid; j: dihedral base; k: Alboleptonia; l: rhodopolium.

Die einfachsten Sporentypen treten vermehrt bei den morphologisch spezialisierten Arten auf, die etwa durch starke Farbe, Cheilocystiden, freie Lamellen oder stark differenzierte Huthaut gekennzeichnet sind. Die etwas komplexeren Sporen finden sich häufiger bei *Nolanea* und *Alboleptonia*, während *Pouzaromyces* vorwiegend den höchst entwickelten Sporentyp aufweist.

Die individuelle Entwicklung der Spore folgt trotz der Vielfalt der Formen einigen generellen Regeln. Die eckige Form wird im Verlauf der Sporenentwicklung nach und nach erreicht. Die *Entoloma*-Apophyse ist wie die aller Blätterpilze zuerst kugelig. Die erste Facette erscheint apikal. Daran schliessen von unten zwei symmetrische, adaxiale Flächen an. Erst zuletzt werden die basalen Flächen geformt. Die Ausbildung der eckigen Form erfolgt also vom Scheitel zum Apikularende der Spore.

Veränderlichkeit der Grösse und Form der Basidiosporen

RICKEN (1915) war von der Konstanz der Form und Grösse der Sporen überzeugt und legte grossen Wert darauf, wogegen GILBERT (1927) gegenteiliger Ansicht war. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass die Sporen tatsächlich veränderlich sind, dass ihnen aber bei richtiger Auswertung dennoch eine grundlegende taxonomische Bedeutung zukommt. Es sei nur nebenbei bemerkt, dass GILBERT zwar biologisch richtige Schlüsse zog, aber dass diese auf Rechnungsfehlern und totaler Unkenntnis statistischer Prüfverfahren beruhten, wie jedermann seinen Zahlen und deren Behandlung leicht entnehmen kann.

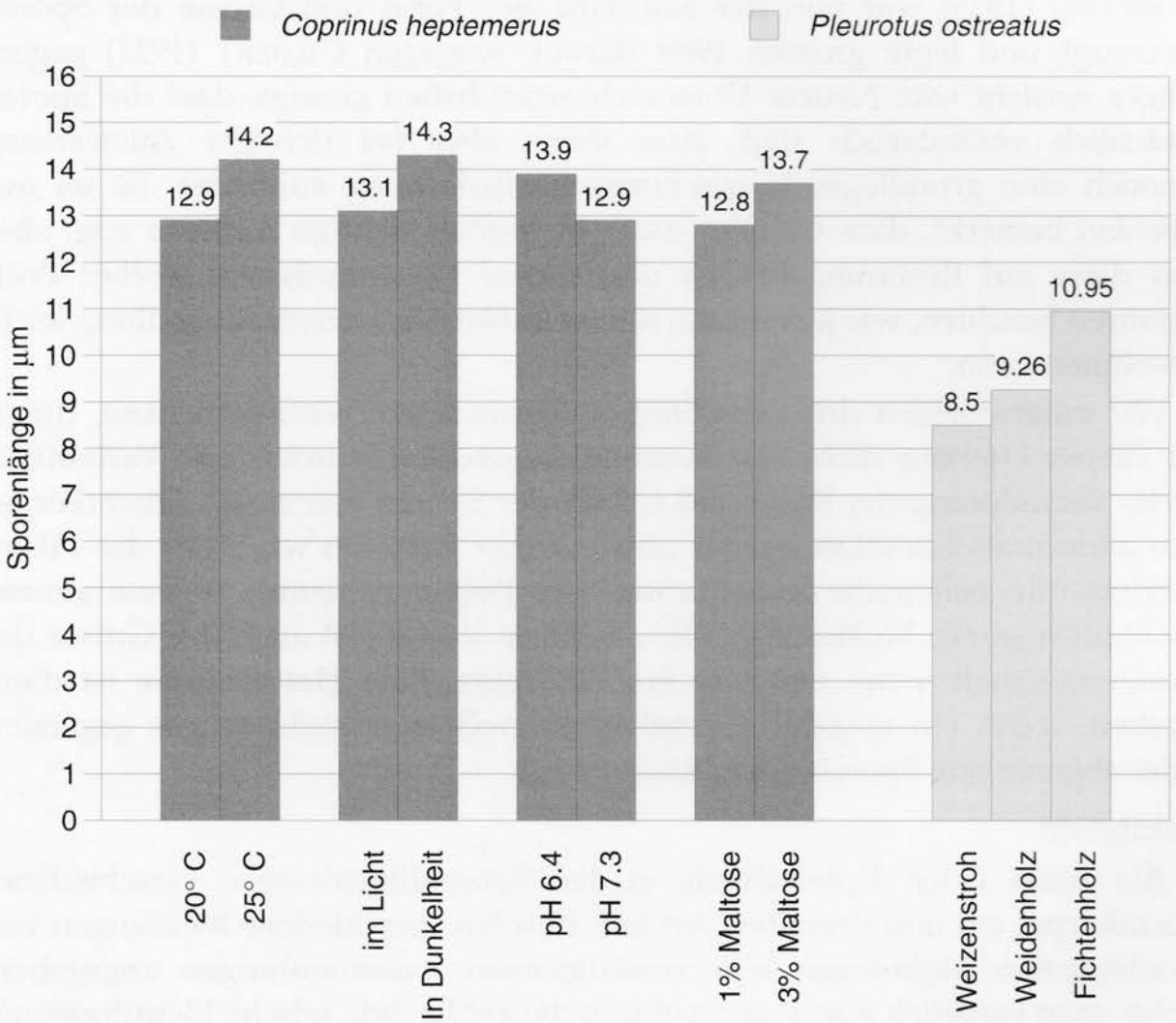
Wir unterscheiden drei verschiedene Formen der Veränderlichkeit, die in der älteren Literatur nicht klar auseinandergehalten wurden: Die **Variabilität** ist die Veränderung der Form und Grösse der Sporen von einem Fruchtkörper zum andern als Funktion innerer und äusserer Faktoren wie Alter des Pilzes, Standort und genetische Konstitution. Der **Polymorphismus** ist eine aussergewöhnlich starke Veränderlichkeit der Form und meist auch der Grösse der Sporen innerhalb eines einzigen Fruchtkörpers. Eine **Heterosporie** ist dann gegeben, wenn ein einziger Fruchtkörper zwei oder mehrere gut gegeneinander abgrenzbare Sporentypen hervorbringt.

Variabilität

Als erstes fielen Unterschiede in den Sporendimensionen verschiedener Fruchtkörper ein und derselben Art auf. Wurden verschiedene Messungen von verschiedenen Mykologen von verschiedenen Aufsammlungen angegeben, dachte man natürlich zuerst an methodische Fehler, wie falsche Identifizierung der Art, falsche Messungen oder Rechnungsfehler. Diese und ähnliche Ursachen unterschiedlicher Massangaben wurden von MAIRE (1926) klargestellt und diskutiert. In der Folge aber bemerkte man, dass die Variabilität zwischen

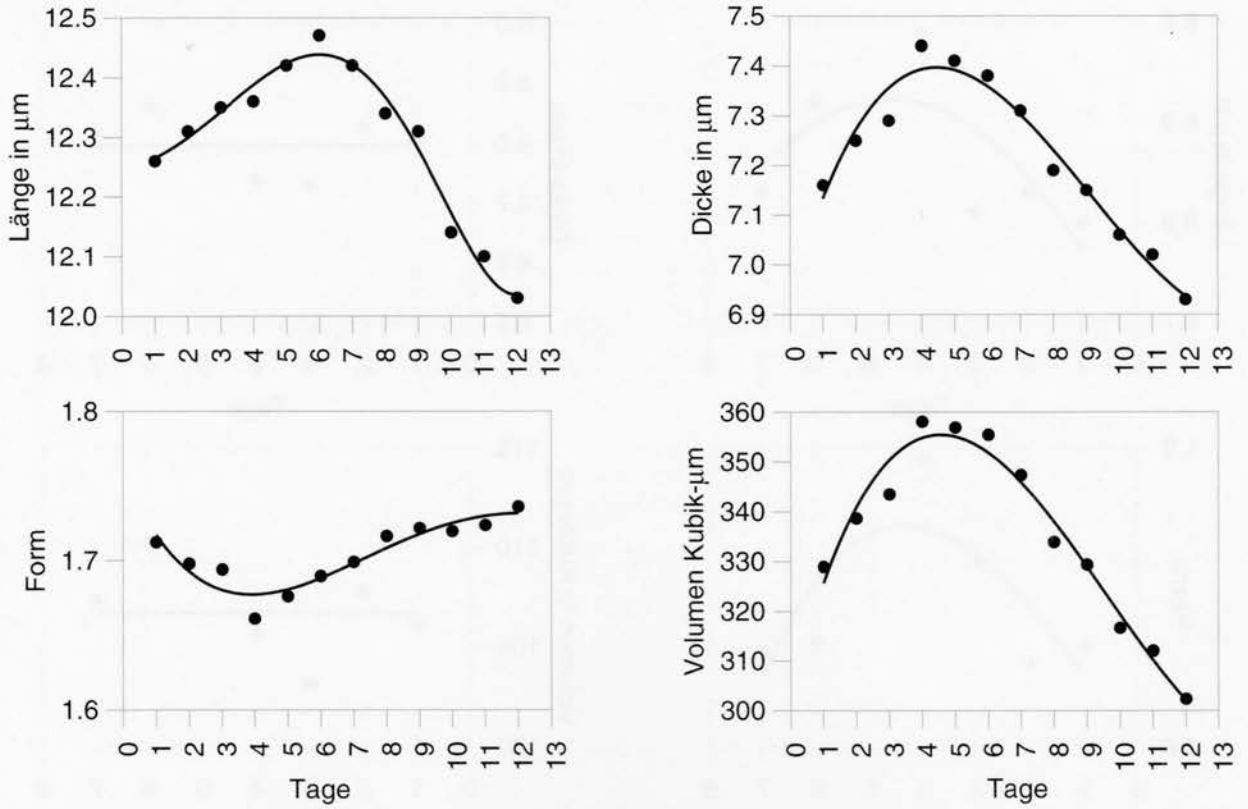
Individuen tatsächlich existiert. Erst viel später wurde festgestellt, dass es auch eine ausgeprägte Variabilität innerhalb des Individuums gibt (HANNA 1926, TOGASHI & ODA 1934, NECASEK 1950, DUNCAN & GALBRAITH 1973b und CLÉMENÇON 1979). Es darf heute als gesichert gelten, dass die Sporendimensionen nicht nur mit dem Alter und der Grösse der Fruchtkörper, sondern auch mit den Kulturbedingungen ändern können (WILLIAMS 1959, BRESINSKY, HILBER & MOLITORIS 1977. Fig. 6.50). Es sei bemerkt, dass eine Veränderung der Länge und der Dicke bei konstantem Volumen aber veränderlicher Form, oder bei konstanter Form aber veränderlichem Volumen möglich sind.

Bei *Hebeloma leucosarx* verändern sich während der etwa zwei Wochen dauernden Sporulation nicht nur die Länge und die Dicke, sondern auch die Form und das Volumen der Sporen (CLÉMENÇON 1979, am natürlichen Standort beobachtet). Die in der Figur 6.51 gezeigten Veränderungen sind zwar gering,



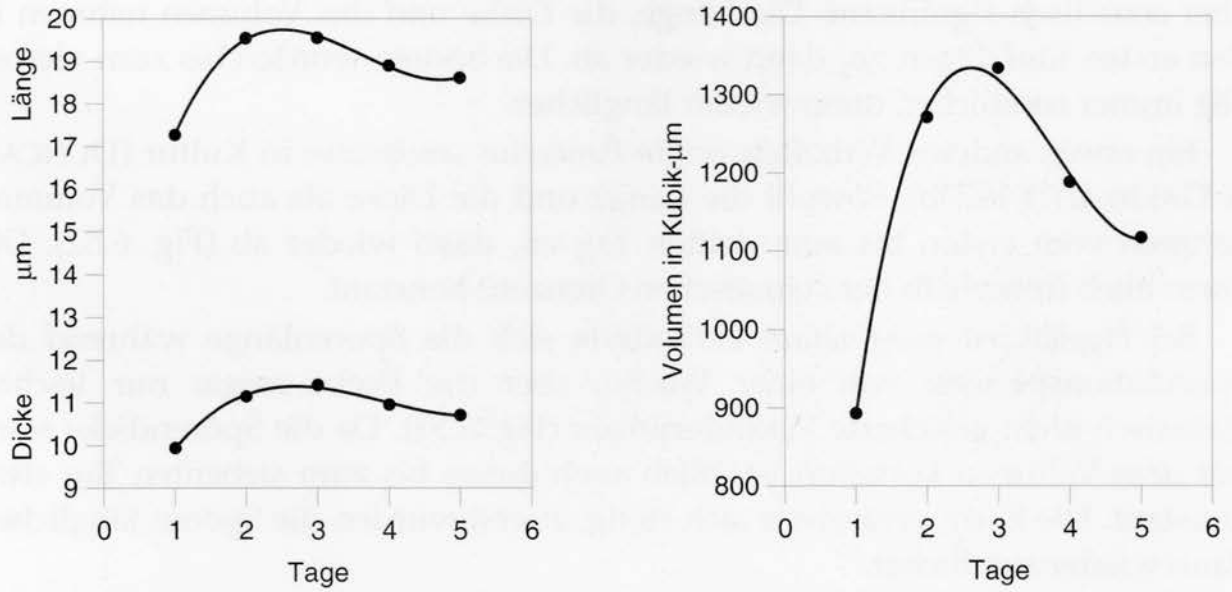
Figur 6.50: Einfluss der Wachstumsbedingungen auf die Sporenlänge zweier Blätterpilze. Nach den Angaben von Williams 1959 und Bresinsky & al. 1977.

Figure 6.50: Influence of the culture conditions on the spore length of two gill fungi.



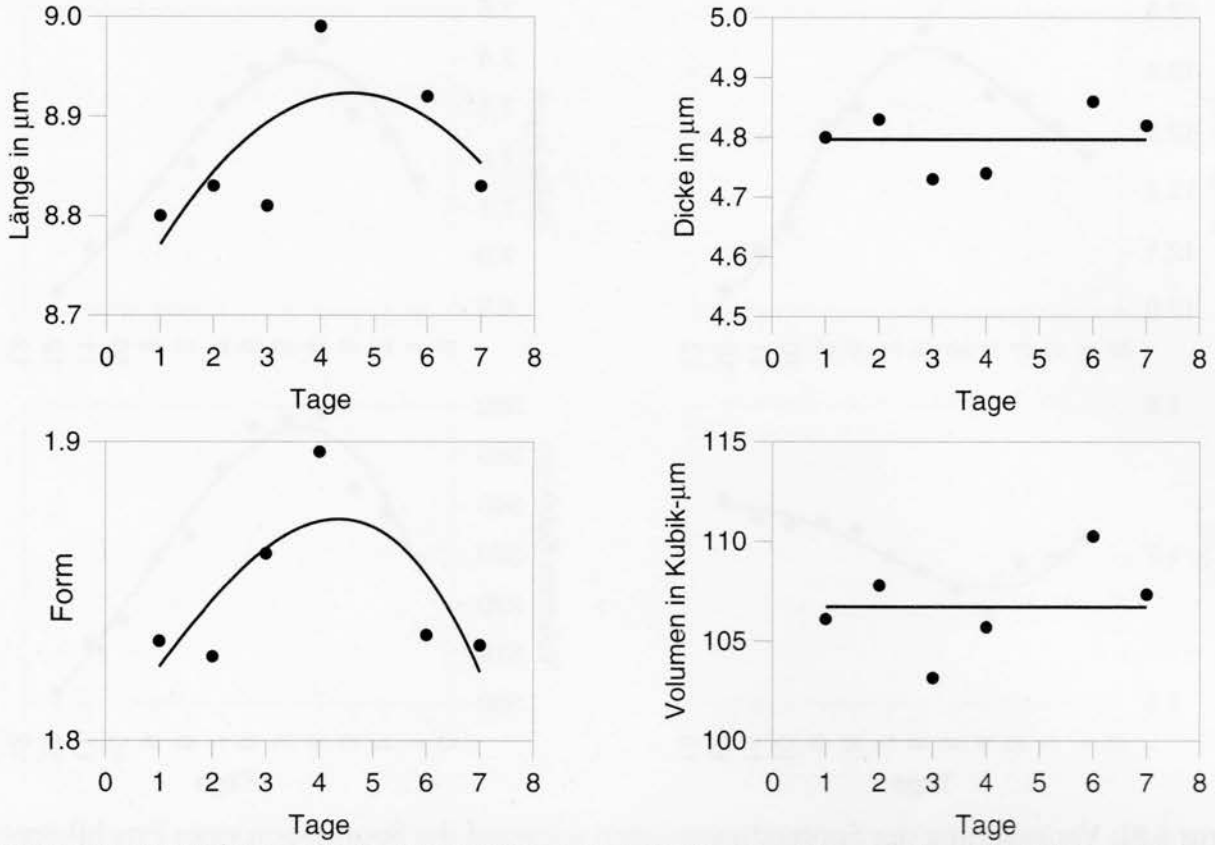
Figur 6.51: Veränderung der Sporendimensionen während der Sporulation eines Fruchtkörpers von *Hebeloma leucosarx*. Mittelwerte aus je 50 Messungen an 12 aufeinanderfolgenden Tagen. Nach den Angaben von Clémençon 1979.

Figure 6.51: Variation of the spore dimensions of a single fruitbody of *Hebeloma leucosarx* during its sporulation time of 12 days. Means values from 50 measurements each.



Figur 6.52: Veränderung der Sporendimensionen während der Sporulationsperiode des Blätterpilzes *Panaeolus semiovatus*. Mittelwerte aus je 50 Messungen aus Sporenpulvern, die an 5 aufeinanderfolgenden Tagen vom gleichen Fruchtkörper gesammelt wurden. Nach den Angaben von Duncan & Galbraith 1973b.

Figure 6.52: Variation of spore dimensions of the gill fungus *Panaeolus semiovatus* during the sporulation of a single fruitbody. Means of 50 measurements from spore prints taken on 5 consecutive days.



Figur 6.53: Veränderungen der Sporenlänge und der Form während der einwöchigen Sporulation eines Fruchtkörpers von *Hypholoma marginatum*. Die Veränderungen der Dicke und des Volumens waren statistisch nicht signifikant. Nach den Angaben von Clémençon 1979.

Figure 6.53: Variation of the spore length and spore form during the sporulation period of *Hypholoma marginatum*. The thickness and the volume of the spores did not change significantly.

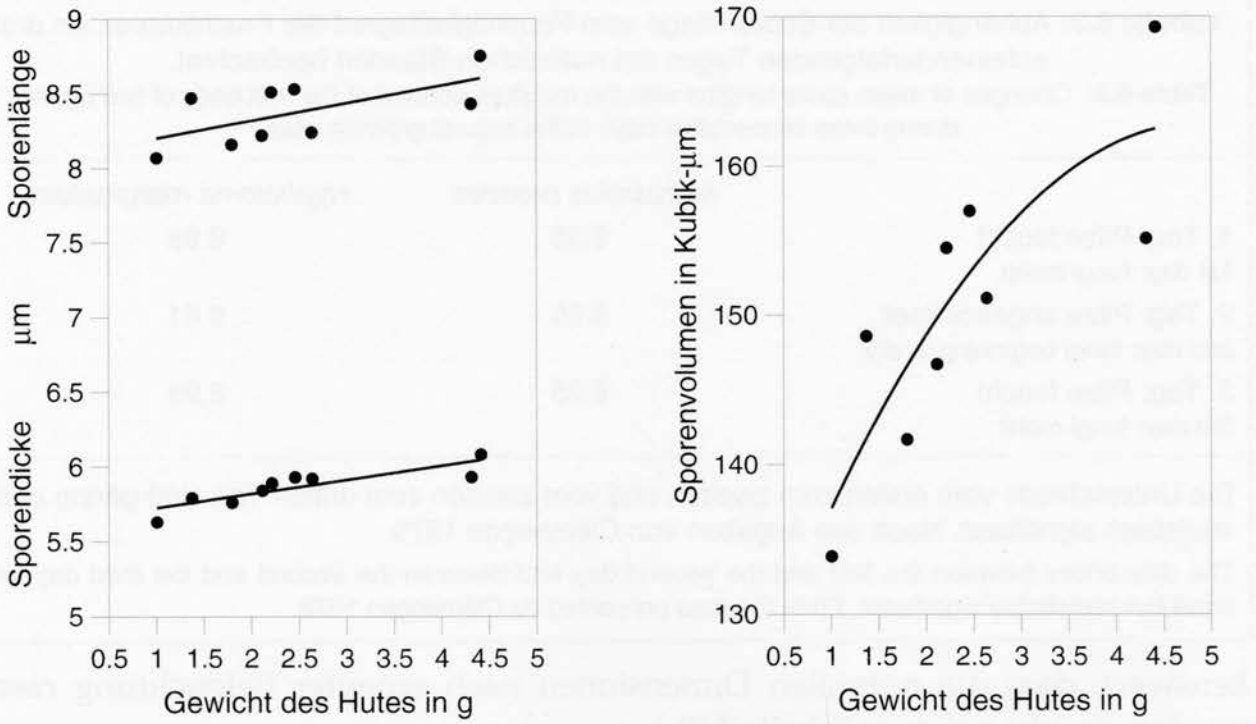
aber statistisch signifikant. Die Länge, die Dicke und das Volumen nahmen in den ersten fünf Tagen zu, dann wieder ab. Die Sporen wurden bis zum vierten Tag immer rundlicher, dann wieder länglicher.

Ein etwas anderes Verhalten zeigte *Panaeolus semiovatus* in Kultur (DUNCAN & GALBRAITH 1973b). Sowohl die Länge und die Dicke als auch das Volumen nahmen vom ersten bis zum dritten Tag zu, dann wieder ab (Fig. 6.52). Die Form blieb (innerhalb der statistischen Grenzen) konstant.

Bei *Hypholoma marginatum* veränderte sich die Sporenlänge während der Sporulationsperiode von einer Woche, aber die Dicke zeigte nur leichte, statistisch nicht gesicherte Veränderungen (Fig. 6.53). Da die Sporendicke stark mit dem Volumen korreliert ist, blieb auch dieses bis zum siebenten Tag etwa konstant. Die Form veränderte sich stetig, zuerst wurden die Sporen länglicher, dann wieder rundlicher.

Einfluss der Fruchtkörpergrösse auf die Sporengrösse.

Die Frage, ob innerhalb der gleichen Art grosse Fruchtkörper grössere Sporen bilden als kleine Fruchtkörper wurde von HANNA (1926) nach Untersuchungen an *Coprinus sterquilinus* bejaht. Ein Vierteljahrhundert später fand NECASEK (1950) ebenfalls eine solche Korrelation, diesmal bei *Coprinus*



Figur 6.54: Korrelation der Sporenlänge und der Sporendicke mit der Hutgrösse der Fruchtkörper von *Marasmius oreades*. Je grösser der Hut, desto grösser die Sporen. Die Form bleibt unverändert (in der Graphik nicht gezeigt). Nach den Angaben von Clémençon 1979.

Figure 6.54: Correlation of the spore length and spore thickness with the size of the pileus of fruitbodies of *Marasmius oreades*. The bigger the pileus, the bigger the spores, but their form ist constant (not shown).

fimetarius, und nochmals ein Vierteljahrhundert danach wies CLÉMENÇON (1979) ähnliche Beziehungen der Sporendimensionen zum Hutdurchmesser von *Marasmius oreades* nach (Fig. 6.54).

In der Regel sind Sporenlänge und Dicke unabhängig voneinander und auf verschiedene Weisen mit dem Gewicht oder dem Durchmesser des Hutes verbunden. Bei *Marasmius oreades* zum Beispiel ist die Länge der Sporen durch eine quadratische Regression, die Dicke und das Volumen hingegen linear mit dem Gewicht des Hutes verknüpft. Mit zunehmendem Hutgewicht werden die Sporen länger, dicker und voluminöser.

Zunehmende Fruchtkörpergrösse führt nicht immer zu grösseren Sporen. Bei *Panaeolus sphinctrinus* bleibt zwar die Sporenlänge konstant, aber mit grösserem Hut werden die Sporen schmaler, und dadurch nimmt ihr Volumen ab (CLÉMENÇON 1979).

Einfluss der Feuchtigkeit auf die Sporengrösse.

Auch die momentan herrschende Feuchtigkeit beeinflusst die Sporengrösse. Bei feuchtem Wetter werden die Sporen etwas grösser, bei trockenem Wetter etwas kleiner. Das gilt auch für einzelne Tage aus einer längeren Sporulationsperiode. Dünnfleischige, rasch trocknende Pilze reagieren rasch auf eine Senkung ihres Wassergehaltes. *Marasmius oreades* und *Hypholoma marginatum* produzieren im angetrockneten Zustand kleinere Sporen. Es ist aber bemer-

Tabelle 6.3: Abhängigkeit der Sporenlänge vom Feuchtigkeitsgrad der Fruchtkörper, an drei aufeinanderfolgenden Tagen am natürlichen Standort beobachtet.
Table 6.3: Changes of mean spore lengths with the moisture content of the fruit body of two agarics during three consecutive days at the natural growing sites.

	Marasmius oreades	*Hypholoma marginatum*
1. Tag: Pilze feucht 1st day: fungi moist	9.35	8.95
2. Tag: Pilze angetrocknet 2nd day: fungi beginning to dry	8.55	8.61
3. Tag: Pilze feucht 3rd day: fungi moist	9.25	8.95

Die Unterschiede vom ersten zum zweiten und vom zweiten zum dritten Tag sind gering aber statistisch signifikant. Nach den Angaben von Clémençon 1979.

The differences between the first and the second day and between the second and the third day are small but statistically significant. From the data presented by Clémençon 1979.

kenswert, dass die normalen Dimensionen nach erneuter Befeuchtung rasch wieder erreicht werden (Tabelle 6.3).

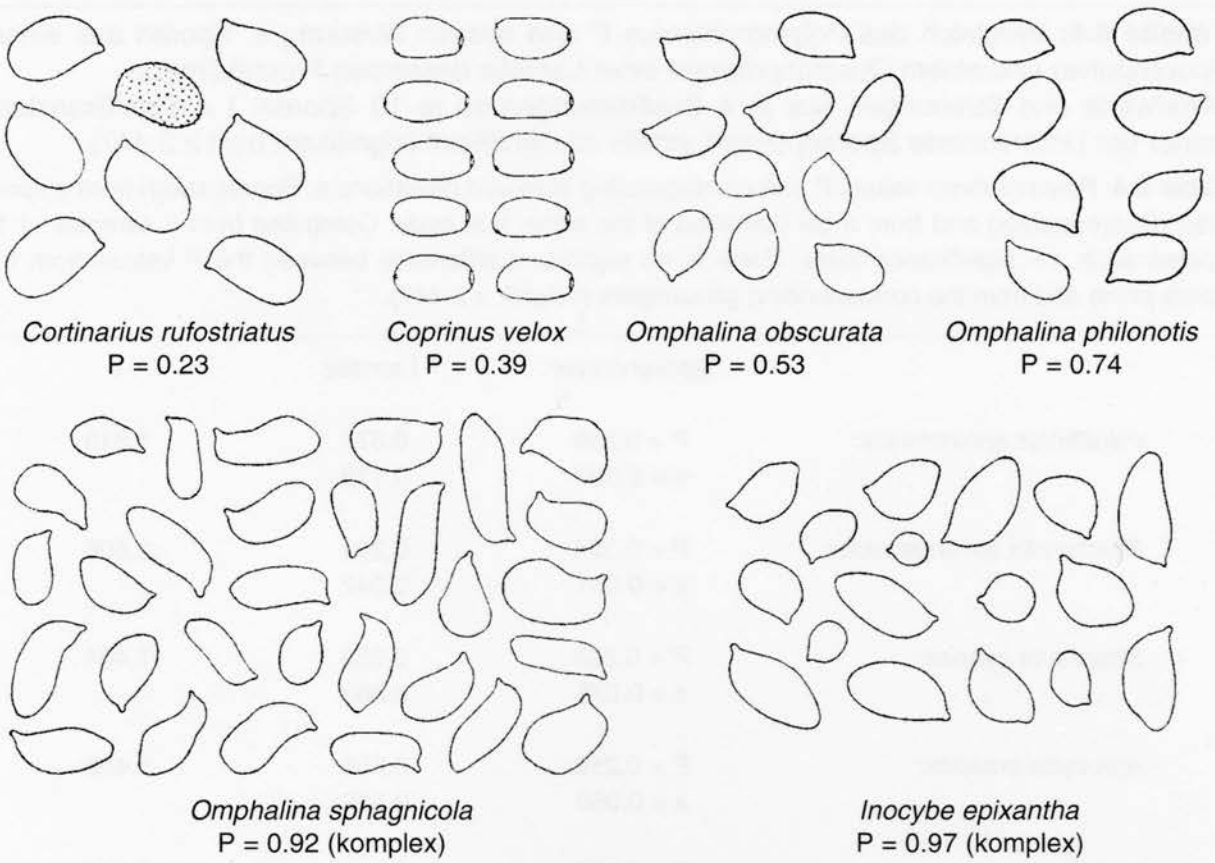
Polymorphismus

Wie bereits gesagt, wird unter Polymorphismus eine aussergewöhnlich starke Streuung der Form und meist auch der Grösse der Sporen einer einzigen Stichprobe verstanden. Diese Veränderlichkeiten können aber auch mehrere Faktoren umfassen, und sie können in einem einzigen Index P ausgedrückt werden, der es gestattet, den Grad aller Variationen gemeinsam als Wert zwischen 0 und 1 zu schätzen (CLÉMENÇON 1997).

Einfacher Polymorphismus liegt dann vor, wenn nur das Verhältnis der Länge zur Dicke und das Volumen von Spore zu Spore stark schwanken. In diesem nur 2 Faktoren umfassenden Fall ergibt sich die hier verwendete Skala des Polymorphismus. Die Figur 6.55 zeigt einige Beispiele, die von normaler Variabilität bis zum starken Polymorphismus reichen.

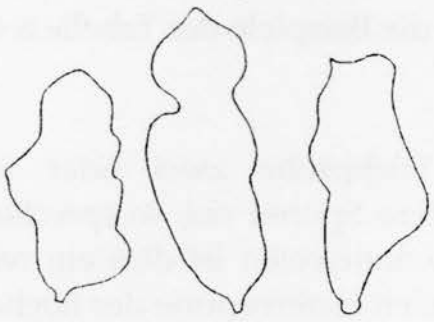
Komplexer Polymorphismus tritt dann auf, wenn zusätzliche Faktoren, wie Krümmungen, Asymmetrien und Allometrien die Sporenform verzerren. Der aus mehreren Faktoren aufgebaute Index P ist nur bedingt mit dem P des einfachen Polymorphismus vergleichbar und muss für jeden Fall neu definiert werden. Beispiele komplexer Polymorphismen sind in der Figur 6.55 unten dargestellt. Der komplexe Polymorphismus leitet zur Krüppelsporigkeit (Teratosporie) über, wie sie etwa von HEIM (1943) bei *Inocybe* gefunden, aber damals noch Heterosporie genannt wurde (Fig.6.56).

Da Krüppelsporen die Ausnahme sind, fragt man sich, ob der komplexe oder auch der einfache Polymorphismus auch Ausnahmen darstellen, oder ob sie für bestimmte Arten charakteristisch sind. Nach FAVRE (1948) und nach



Figur 6.55: Sporen mit verschieden starken Polymorphismen. Zeichnungen nach K. v. Waveren 1968 und Favre 1948, 1955. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.55: Spores with different degrees of polymorphism. Complex polymorphism includes shape changes as well as a variation of the length to thickness ratio.



Figur 6.56: Krüppelsporen einer nicht näher bestimmten *Inocybe*-Art. Nach Heim 1943, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.56: Teratological spores of an undetermined species of *Inocybe*.

eigenen Beobachtungen an *Omphalina sphagnicola, O. philonotis* und *O. oniscus* ist der Polymorphismus auf einzelne, in allen andern Merkmalen ganz normale Individuen beschränkt und stellt daher die Ausnahme dar.

Auf ein anderes Problem haben sowohl JOSSERAND (1952: 88) als auch SMITH (1972: 11) mit Nachdruck hingewiesen. Danach sollen die reifen, noch auf den Sterigmen sitzenden Sporen stärker polymorph sein als die abgeworfenen, dem Sporenpulver des gleichen Fruchtkörpers entnommenen Sporen.

Tabelle 6.4: Vergleich des Polymorphismus P und dessen Streuung s. Sporen aus einem Sporenpulver und einem Quetschpräparat einer Lamelle desselben Fruchtkörpers. Mittelwerte und Streuungen aus je 4 Bestimmungen zu je 10 Sporen. t = Signifikanztest: keiner der Unterschiede Sporenpulver/Lamelle ist signifikant (signifikant bei $t \geq 2.447$).

Table 6.4: Polymorphism values P and corresponding standard deviations s. Spores taken from a spore print (Sporenpulver) and from a gill (Lamelle) of the same fruit body. Computed from 4 samples of 10 spores each. t = significance tests. There is no significant difference between the P values from the spore prints and from the corresponding gill samples (t signif. ≥ 2.447).

	Sporenpulver	Lamelle	t
Panaeolus sphinctrinus:	P = 0,259 s = 0,037	0,377 0,119	1,518
Psathyrella spintrigeroides:	P = 0,324 s = 0,061	0,231 0,042	1,806
Stropharia cyanea:	P = 0,258 s = 0,075	0,359 0,063	1,464
Agrocybe praecox:	P = 0,210 s = 0,050	0,255 0,012	1.452
Hebeloma circinans:	P = 0,285 s = 0,042	0,274 0,048	0,244

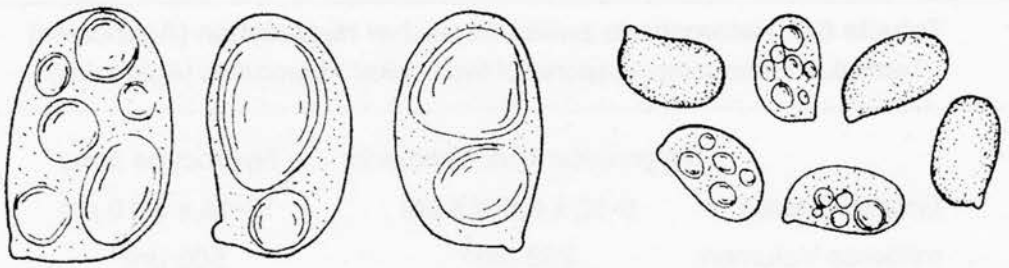
Beim optischen Vergleich im Mikroskop ist man geneigt, diesen Autoren zuzustimmen, doch hält dieser Eindruck einer quantitativen und statistischen Prüfung nicht stand, wie die Beispiele der Tabelle 6.4 zeigen.

Heterosporie

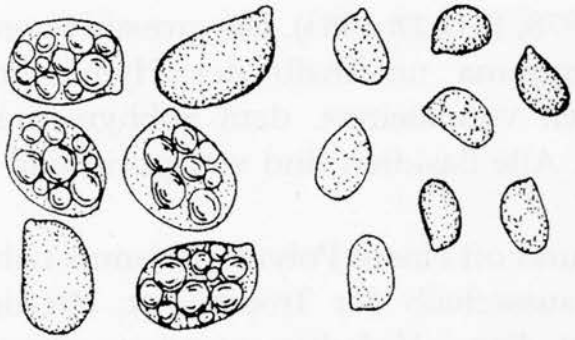
Kommen in einer Stichprobe zwei oder mehrere gut abgrenzbare, morphologisch verschiedene Sporen vor, so sprechen wir von Heterosporie. In der Mykologie der Hymenomyceten ist dies ein rein morphologischer Begriff und scharf von der sexuellen Heterosporie der hochentwickelten Farngewächse zu unterscheiden.

Im Jahre 1917 machte PETCH auf einen auffallenden Sporendimorphismus aufmerksam, der von CORNER (1936) näher untersucht und durch mehrere weitere Fälle ergänzt wurde. Es handelt sich um die Blätterpilze *Hygrocybe firma* und *H. hypohaemacta* aus dem tropischen Fernen Osten. Beide Arten besitzen sowohl grosse, als auch sehr viel kleinere Sporen, welche beide gleichzeitig von einem Fruchtkörper erzeugt werden. Die kleinen Sporen weisen knapp die halben linearen Dimensionen der grossen und nur etwa ein Achtel bis ein Zehntel deren Volumen auf (Fig. 6.57 und Tabelle 6.5).

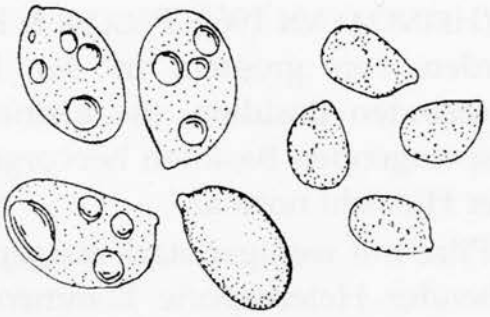
Die Zahl der bekannten Arten mit so ausgeprägter Heterosporie ist sehr klein. Alle sind auf die Tropen beschränkt und gehören der Gattung *Hygrocybe*



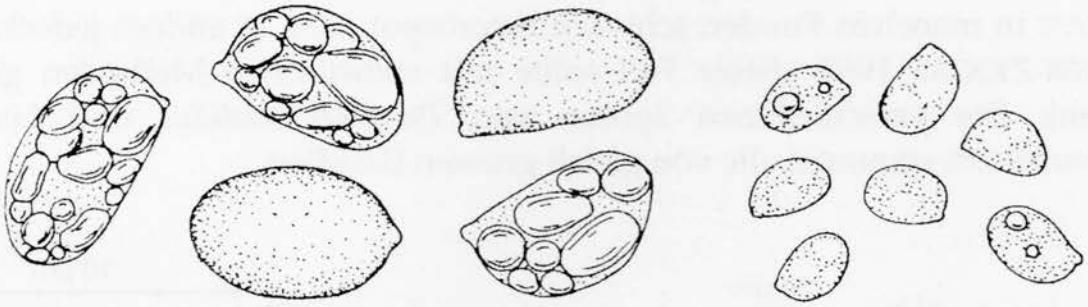
Hygrocybe helvolofirma



Hygrocybe hypohaemacta

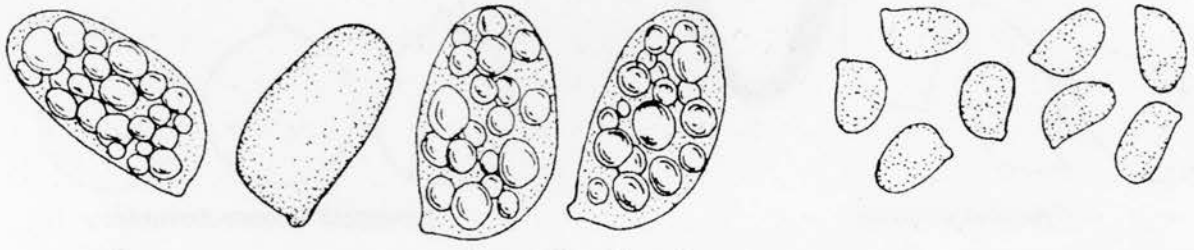


Hygrocybe siparia



Hygrocybe firma

10 µm



Hygrocybe chloochlora

Figur 6.57: Heterosporie einiger tropischer Hygrocyben. Alle Sporen im gleichen Massstab gezeichnet. Nach Pegler 1983, elektronisch kopiert und bearbeitet.

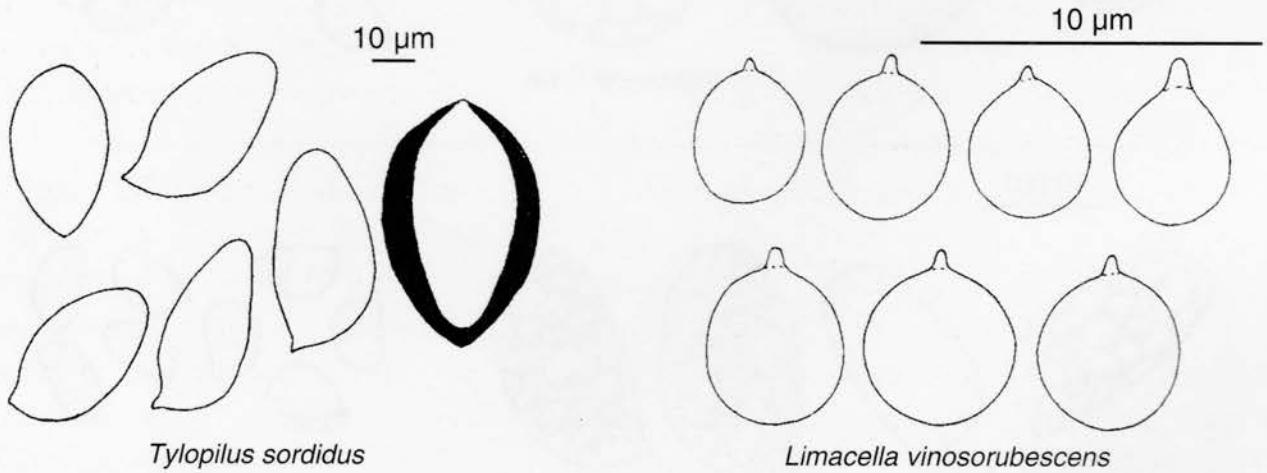
Figure 6.57: Heterospory in some tropical Hygrocybes. Macrospores and microspores drawn to the same magnification.

Tabelle 6.5: Heterosporie zweier tropischer Hygrocyben (Agaricales)
Table 6.5: Heteromorphic spores of two tropical Hygrocybes (Agaricales)

	Hygrocybe hypohaemacta	*Hygrocybe firma*
Grosse Sporen	8-10 x 6,5-8,5 µm	12-16 x 7-10 µm
mittleres Volumen	253 µm^3	505 µm^3
Kleine Sporen	4-5 x 3-3,5 µm	5-8 x 3,5-4,5 µm
mittleres Volumen	24 µm^3	52 µm^3

an (HEINEMANN 1963, PEGLER & FIARD 1978, PEGLER 1983). Die grossen Sporen werden von grossen, in der Lamellentrama unterhalb des Hymeniums wurzelnden Basidien, die kleinen Sporen von kleinen, dem Subhymenium entspringenden Basidien hervorgebracht. Alle Basidien sind viersporig und in jeder Hinsicht normal.

Pilze mit weniger stark ausgeprägter und oft einem Polymorphismus nahestehender Heterosporie kommen auch ausserhalb der Tropen vor. Für den nordamerikanischen *Tylopilus sordidus* ist dieses Verhalten geradezu charakteristisch. SMITH & THIERS (1986, 1971: 5) beschreiben hier dreierlei Sporen. Neben normalen kommen auch breitere mit verdickten Wänden (Fig. 6.58), oft aber auch auffallend verlängerte Sporen vor. In Europa soll *Limacella vinosorubescens* in manchen Funden schwach heterospor sein, in andern jedoch nicht (FURRER-ZIOGAS 1969; dieser Fall sollte mit statistischen Methoden geprüft werden). Die verschiedenen Sporen von *Tylopilus sordidus* und *Limacella vinosorubescens* stammen alle von gleich grossen Basidien.



Figur 6.58: Normale und sehr dickwandige Sporen des amerikanischen Röhrlings *Tylopilus sordidus*, und schwache Heterosporie einer Aufsammlung des europäischen Lamellenpilzes *Limacella vinosorubescens*. Nach Smith & Thiers 1968 und Furrer-Ziogas 1969, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.58: Normal and thick-walled spores of the American bolete *Tylopilus sordidus*, and weak heterospory in the European agaric *Limacella vinosorubescens*.

DIE SPORENWAND

Überraschend viele Sporenwand-Architekturen kommen bei den Hymenomyceten vor. Sie reichen von einfachen bis komplex gebauten, von äusserst dünnen bis auffallend dicken Wänden und von glatten bis sehr reich strukturierten und skulpturierten Oberflächen. Dazu kommen Scheitelstrukturen wie Keimporus, Papille und Kallus, verschiedene Bauarten des Apikulus, natürliche Pigmentationen der Wandschichten sowie chemische Differenzierungen, die sich im unterschiedlichen Verhalten der Wandschichten und der Oberflächenstrukturen gegenüber Farbstoffen, Ätzmitteln und Jodlösungen ausdrücken.

Alle diese Strukturen und Differenzierungen sind artkonstant und oft für eine ganze Familie oder Gattung charakteristisch. Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass ihnen schon früh grosse Aufmerksamkeit zuteil wurde. Verschiedene Wandschichten und Oberflächendifferenzierungen können lichtoptisch unterschieden werden und erhielten eigene Namen. Die Strukturen liegen nahe oder gar unter dem Auflösungsvermögen des Lichtmikroskopes. Zusammen mit falsch gedeuteten optischen Erscheinungen und Kontrastverschiebungen führte die Feinheit der Strukturen sehr oft zu Ungenauigkeiten und Fehlern, zum Teil bis in die neuere Zeit hinein.

Die Untersuchung der Sporenwände mit dem Elektronenmikroskop, vor allem anhand von Ultradünnschnitten, brachte oft eine Klärung zweifelhafter oder kaum sichtbarer Einzelheiten. Andrerseits wurden nie geahnte Strukturen und komplexe Architekturen entdeckt, die eine Vielzahl von neuen Bezeichnungen zur Folge hatten. Bald zeigte es sich, dass die lichtoptisch definierten Strukturen oft verschiedenen elektronenoptisch sichtbaren Differenzierungen entsprechen, so dass mehr und mehr zwei getrennte Terminologien entstanden, die lichtoptische und die elektronenoptische.

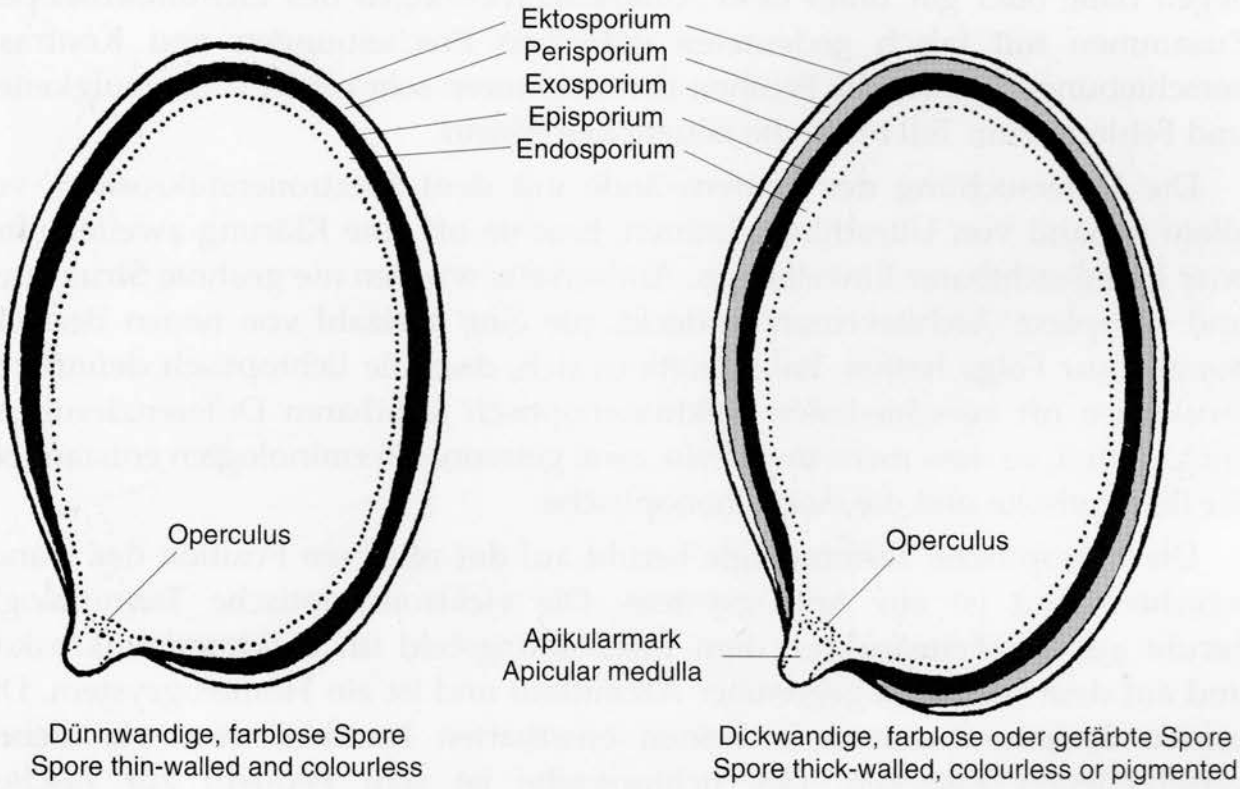
Die lichtoptische Terminologie beruht auf der relativen Position der Wandschichten und ist ein Analogsystem. Die elektronenoptische Terminologie beruht auf der Feinstruktur, dem Erscheinungsbild im Elektronenmikroskop und auf dem Verhalten gegenüber Ätzmitteln und ist ein Homologsystem. Die beiden Systeme kommen in keinen ernsthaften Konflikt, denn sie dienen verschiedenen Zwecken. Das lichtoptische ist sehr bequem zur raschen Beschreibung der Wand für taxonomische Zwecke, das elektronenoptische ist unerlässlich zum Vergleich verschiedener Sporen für systematische Zwecke. Mit zunehmender Kenntnis der Feinstrukturen der Sporenwand können auch die lichtoptischen Strukturen mehr und mehr mit elektronenoptisch begründeten Begriffen identifiziert werden. Es ist jedoch schwierig, elektronenoptische Bilder mit lichtoptisch definierten Bezeichnungen zu interpretieren.

Die lichtoptisch unterschiedenen Wandschichten

Genau ein Jahrhundert, von TULASNE & TULASNE (1861) bis HEIM (1962), dauerte die Entwicklung einer lichtoptischen Terminologie. Die Geschichte der Termini und deren oft widersprechenden Interpretationen wurde von PERREAU-BERTRAND (1967) zusammengefasst.

MELÉNDEZ-HOWELL (1967), PERREAU-BERTRAND (1967) und PEGLER & YOUNG (1971) unterscheiden fünf Schichten, die jedoch nicht bei allen Sporen auftreten (Fig. 6.59, 6.60). Von aussen nach innen sind dies das Ektosporium, Perisporium, Exosporium, Episporium und das Endosporium. Diese Terminologie ist unlogisch und kann nur historisch verstanden werden. Das Exosporium fehlt den dünnwandigen, farblosen Sporen.

Das **Ektosporium**, die äusserste, extrem dünne, historisch zuletzt beschriebene Schicht ist im Lichtmikroskop nur sehr schwer oder oft gar nicht sichtbar. Es wird als von der Basidienwand abgeleitet verstanden, und es wird angenommen, dass es bei Reife oft verschwindet. Diese Auffassung wird jedoch nicht von allen Mykologen geteilt. Untersuchungen mit dem Elektronenmikroskop haben gezeigt, dass fast immer eine sehr dünne, manchmal kaum



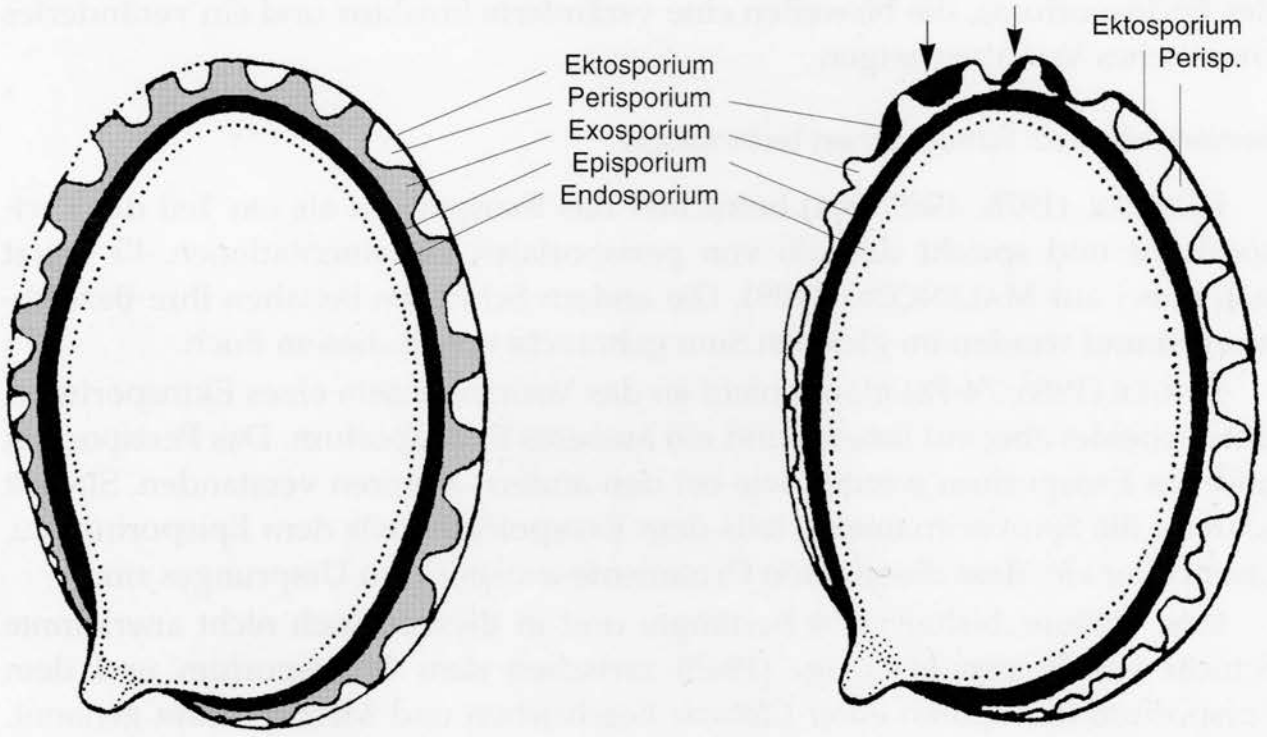
Figur 6.59: Schema der lichtoptisch begründeten Schichten der glatten Sporenwand. Den dünnwandigen, farblosen Sporen (links) fehlt das Exosporium. Die dickwandigen, farblosen oder gefärbten Sporen (rechts) zeigen zusätzlich ein farbloses oder gefärbtes Exosporium. Nach Perreau-Bertrand 1967, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.59: Diagram of the spore wall layers of smooth spores, as seen with the light microscope. The thin-walled and colourless spores (left) lack the exosporium which is present in the thick-walled spores and may be colourless or pigmented (right).

feststellbare, schleimige und klebrige Haut die Sporen überzieht, die dem Ektosporium entsprechen dürfte. Bereits FALCK (1902: 315) hielt fest: "Bemerkenswert ist es noch, dass die Sporen selbst auf der glatten Oberfläche des Glases so fest anhaften, dass sie durch starkes Pusten nicht bewegt werden können."

Das **Perisporium** ist eine schleimige bis gallertige, farblose, zusammenhängende oder tropfig bis netzig zerteilte Masse unter dem Ektosporium. Da das letztere meist unsichtbar ist, stellt das Perisporium in der Regel die äusserste im Lichtmikroskop erkennbare Schicht der Sporenwand dar. Es liegt oft auf exosporialen Ornamenten und ist bisweilen amyloid. Mit heissen Laugen kann es weggelöst werden.

Das **Exosporium** ist eine feste bis gallertige Schicht, die in kalter Kalilauge beständig ist, durch heisse Lauge aber meist aufgelöst werden kann. Es ist oft pigmentiert, kann aber auch farblos sein. Braune Exosporien vertiefen in Lauge oft ihren Farbton. Das Exosporium fehlt den farblosen, dünnwandigen und zugleich glatten Sporen. Falls eine Spore Ornamente (Warzen, Stacheln, Kreten usw.) trägt, werden diese (fast) immer dem Exosporium zugesprochen.



Spore mit gefärbten exosporialen Ornamenten
Spore with coloured exosporial ornaments

Spore mit farblosen exosporialen Ornamenten
Spore with colourless exosporial ornaments

Figur 6.60: Schema der lichtoptisch definierten Architektur der ornamentierten Sporenwand. Das Perisporium der farblosen Spore (rechts) kann schleimig und amyloid sein, z.B. bei *Russula* (die schwarz gezeichnete Masse über dem Exosporium am Scheitel, Pfeile). Nach Perreau-Bertrand 1967, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.60: Diagram of the architecture of ornamented spore walls, as defined by light microscopy. The perisporium of the spore with colourless ornamentations (right) can become slimy and amyloid, as e.g. in *Russula* (top of the right spore, drawn as black material covering the exosporium, arrows).

Das **Episporium** ist die **fundamentale Schicht** in der lichtoptischen Sporenwandstratigrafie und wird als die eigentliche Sporenwand angesehen. Es ist glatt, farblos oder pigmentiert und widersteht heisser Kalilauge. Die einfachen, farblosen, dünnen, glatten Wände der Sporen ohne Keimporus, z.B. von *Schizophyllum, Cantharellus* oder *Clitocybe,* bestehen im wesentlichen aus dem Episporium. Es bildet auch die äussere Wand des Apikulus. Bei dickwandigen Sporen zeigt es oft eine lichtoptisch als **Keimporus** erkennbare, apikale Strukturveränderung, die bei gefärbten Sporen als weniger stark pigmentierter, runder Fleck auffällt. Die apikale Papille (der Cortinariensporen) ist ein lokal "aufgedunsenes" Episporium.

Das **Endosporium** wird zuletzt gebildet und grenzt an das Cytoplasma der Spore. Es ist fest, farblos und glatt und widersteht heisser Kalilauge. Bei einigen Pilzen kann es mit Kresylblau stark metachromatisch gefärbt werden. Bei dünnwandigen Sporen ist das Endosporium nur spurenweise vorhanden oder fehlt sogar ganz, bei vielen dickwandigen ist es gelegentlich aus zwei Strata zusammengesetzt. Der Zapfen im Innern des Keimporus, der Apikulardeckel, das Apikularmark und die innere Seitenwand des Apikulus sind Abkömmlinge des Endosporiums, die bisweilen eine veränderte Struktur und ein verändertes chemisches Verhalten zeigen.

Bemerkungen zur lichtoptischen Terminologie

KÜHNER (1976, 1980: 904) betrachtet das Exosporium als ein Teil des Perisporiums und spricht deshalb von perisporialen Ornamentationen. Er stützt sich dabei auf MALENÇON (1929). Die andern Schichten behalten ihre Bezeichnungen und werden im gleichen Sinn gebraucht wie in diesem Buch.

SINGER (1986: 74-78) glaubt nicht an das Vorhandensein eines Ektosporiums, unterscheidet aber ein inneres und ein äusseres Endosporium. Das Perisporium und das Exosporium werden wie bei den andern Autoren verstanden. SINGER schreibt die Sporenornamente teils dem Exosporium, teils dem Episporium zu, räumt aber ein, dass die meisten Ornamente exosporialen Ursprunges sind.

Eine weitere, bisher nicht bestätigte und in diesem Buch nicht anerkannte Schicht wurde von LOCQUIN (1945) zwischen dem Endosporium und dem Episporium der Sporen einer *Clavaria* beschrieben und Mesosporium genannt. HEIM (1957) glaubte diese in den glatten, gefärbten Sporenwänden von *Bolbitius, Stropharia* und *Psilocybe* zu erkennen, steht aber mit dieser Meinung alleine da.

Es muss an dieser Stelle auf eine optische Erscheinung aufmerksam gemacht werden, die viel Verwirrung stiftete. Da die Sporenwand einen höheren optischen Brechungsindex hat als das Wasser oder die Kalilauge, in der sie untersucht wird, erscheint rund um die Spore ein heller, 0,3-0,4 µm breiter Hof (die BECKEsche Linie), der gegen aussen durch eine feine, scharfe, dunklere

Linie abgegrenzt ist. Der helle Raum zwischen dieser Linie und der wahren Sporenoberfläche wurde in der Folge sehr oft als Perisporium, die dunklere Linie selbst als Ektosporium missverstanden. Bei vielen dicht- und kleinwarzigen Sporen kommt die dunkle Linie mehr oder weniger auf die Warzenspitzen zu liegen und täuscht lichtoptisch eine durchgehende Deckschicht vor, wie zum Beispiel bei *Crepidotus applanatus* und anderen Arten mit solcherart gebauten Sporen. Das Elektronenmikroskop lehrt uns aber, dass es sich in Wirklichkeit nur um eine optische Erscheinung handelt (CLÉMENÇON 1977b).

Die elektronenoptisch unterschiedenen Wandschichten

Zur vollständigen Erfassung der Sporenwand-Architekturen sind zwei einander ergänzende Verfahren nötig. Das Rasterelektronenmikroskop (REM) gibt die Oberflächenansicht mit sehr grosser Schärfentiefe wieder, und die Transmissionselektronenmikroskopie (TEM) gibt Auskunft über den inneren Bau der Wand. Beide Verfahren sind durch sehr hohes optisches Auflösungsvermögen gekennzeichnet. Für vergleichende Arbeiten hat die TEM weit grössere Bedeutung als die REM, wenn auch letztere ansprechendere, unmittelbar verständliche und pädagogisch wertvollere Bilder liefert (Fig. 6.67, 6.68).

Es zeigte sich bald einmal, dass die lichtoptisch erkennbaren Strukturen nicht in allen Einzelheiten vom EM bestätigt wurden. Sowohl die angenommenen Homologien der Wandschichten als auch manche vermutete Struktur der Ornamente mussten neueren Erkenntnissen weichen. Zunächst wurde versucht, die lichtoptische Terminologie auf die EM-Bilder anzuwenden (z.B. PERREAU-BERTRAND 1967). Dabei ergaben sich für die inneren Wandschichten (Endosporium) nur kleine oder gar keine Probleme, aber bei den äusseren Schichten, vor allem dem Perisporium und dem Exosporium, traten Schwierigkeiten auf, da diese im EM je nach Spore ganz verschiedenen Strukturen entsprechen, oder da sie gar nicht gefunden werden konnten.

Die Jahre 1970 bis 1975 brachten eine zunehmende Komplizierung der Terminologie. Es zeichnete sich dann aber ein Grundschema ab, das in verschiedenen Modifikationen auf alle untersuchten Sporenwandtypen anwendbar ist. Das mit dem EM erarbeitete Bild der Sporenwand deckt sich nicht voll mit den lichtoptischen Vorstellungen, wenn auch gewisse Übereinstimmungen gefunden werden konnten.

Während KÜHNER (1973, 1980) die lichtoptisch definierte Terminologie soweit als möglich bewahrte und für die elektronenoptisch beobachteten Schichten eine Hybridterminologie schuf, schlugen CLÉMENÇON (1970, 1986b) und KELLER (1974) gänzlich neue, nur auf das Transmissionselektronenmikroskop gestützte Bezeichnungen vor.

Im Transmissionselektronenmikroskop können nach Permanganatfixierung **zwei Substanzklassen**, eine elektronentransparente und eine elektronenopake,

unterschieden werden. Vieles spricht dafür, dass die opaken, im Bild dunkeln Substanzen schleimig bis gallertig, die hellen Substanzen fest bis hart sind. Durch Ablagerung neuen Materials, durch verschiedenartige Verteilung der Substanzklassen und durch Verhärtung oder Verschleimung gallertiger Teile entstehen die unterschiedlichen Strukturen und Schichtungen der Sporenwand. Wie KÜHNER (1973) bemerkte, erscheinen lichtoptisch gefärbte Strukturen (z.B. die Ornamente der *Cortinarius*-Sporen) im Transmissionselektronenmikroskop meist mehr oder weniger elektronenundurchlässig (grau bis fast schwarz), während lichtoptisch farblose Strukturen sehr oft elektronentransparent sind (z.B. die Grundstruktur der *Russula*-Ornamente).

BESSON & KÜHNER (1972a,b) fassen die Wandschichten der Basidiosporen in **zwei Tegumentklassen** zusammen. Die innern, in heisser Lauge unlöslichen Schichten bilden das **Eusporium**; die äusseren, aus einer schleimigen Matrix entstandenen, in heisser Lauge löslichen Tegumente bilden das **Myxosporium**.

Das Eusporium

Das Eusporium umfasst die inneren, harten, in Laugen unlöslichen Tegumente und bildet keine Sporenornamente. Da Sporenwände mit sehr dünnem oder flüchtigem Myxosporium im wesentlichen nur aus dem Eusporium bestehen, wird dieses oft als die eigentliche Sporenwand betrachtet.

Im Transmissionselektronenmikroskop zeigen sich die inneren Tegumente im wesentlichen als mehr oder weniger mit elektronenopaken Substanzen durchzogene, transparente Massen. Neben fast elektronenopaken Strata gibt es auch völlig elektronentransparente Schichten; aber meist ist die dunkle Substanz in der transparenten Masse fein verteilt eingesprengt und schichtenweise gelagert. Die dadurch entstehenden Strata zeigen unterschiedliche färberische und optische Eigenschaften. Im Lichtmikroskop können sie bisweilen als zwei oder drei Schichten, das (innere und äussere) Endosporium und das Episporium, auseinandergehalten werden. Der an das Cytoplasma grenzende Teil des Endosporiums ist meist mehr oder weniger elektronentransparent; nur selten findet man an dieser Stelle ein dünnes, fast opakes Stratum (Fig. 6.69).

CLÉMENÇON (1970) schlug vor, die innere, elektronentransparente Schicht des Eusporiums **Corium** zu nennen. Da dieser Autor annahm, dass die weniger transparenten Strata des Eusporiums durch eine verschiedenartige Verteilung der opaken Tunicasubstanz in der transparenten Coriumsubstanz entstanden seien, bezeichnete er die Gesamtheit dieser Strata als **Coriotunica**. Da diese Bezeichnung gute Aufnahme fand (z.B. HOLLAND & PEGLER 1983, SINGER 1986), wird sie hier beibehalten, obschon einige Monate früher BESSON (1970) die Bezeichnung Sklerosporium eingeführt hatte. Dies hat zudem den Vorteil, dass die mit "-sporium" endenden Bezeichnungen (Eusporium und Myxosporium) ausschliesslich Tegumentklassen, nicht einzelne Tegumente bezeichnen.

Das Myxosporium

Der Begriff Myxosporium geht auf ANTOINE-BESSON (1972) zurück. Obschon "myxo" schleimig bedeutet, sind die reifen Tegumente des Myxosporiums nicht schleimig, sondern lediglich aus dem schleimigen, unter der Apophysenwand der jungen Spore angelegten **primären Mucostratum** entstanden.

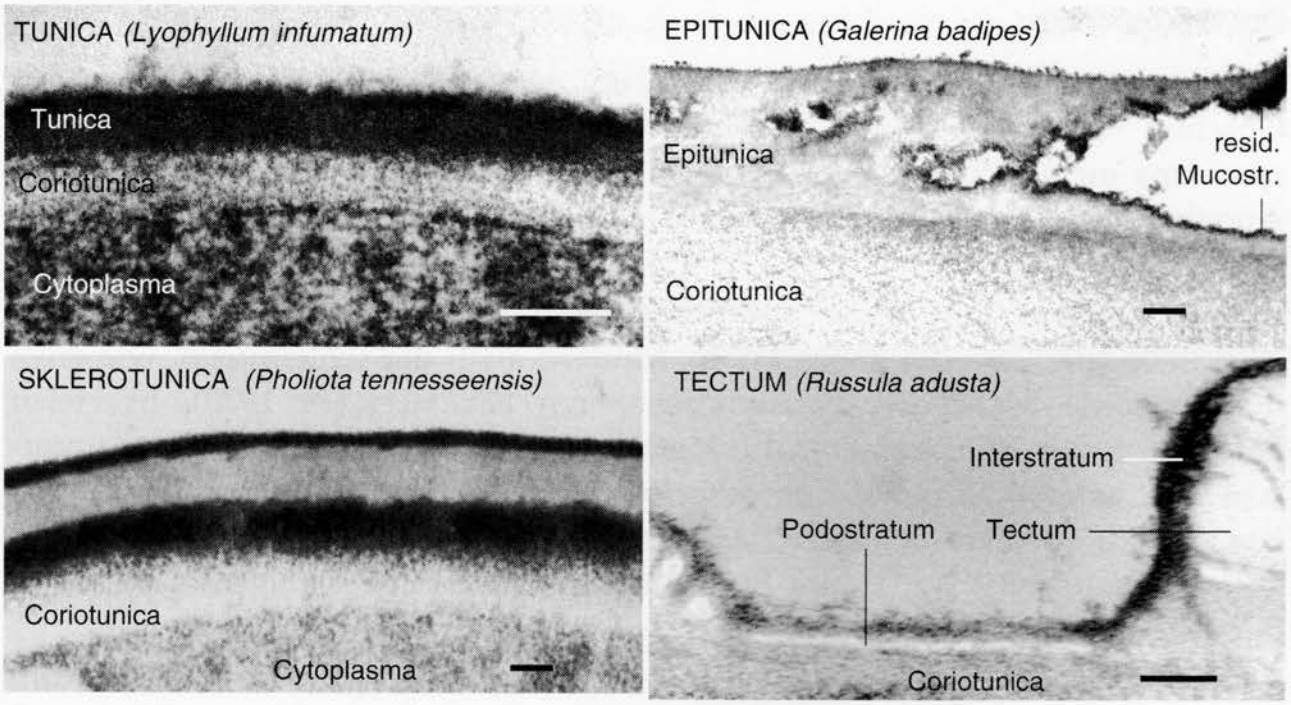
Das zuäusserst gelegene **Sporothecium** überzieht nicht nur die festeren Wandteile rund um die ganze Spore, sondern auch die schleimigen, wie etwa die amyloide Masse der Russulaceensporen (CLÉMENÇON 1970). In vielen Bildern können eine äussere, dunklere und eine innere, hellere Zone unterschieden werden, das Ektosporothecium und das Endosporothecium. Es ist zweifelhaft, ob diese beiden Strata den zwei Wandschichten der Basidie entsprechen (KÜHNER 1973). Das Sporothecium entspricht wenigstens teilweise dem Ektosporium.

Im Laufe der Sporenentwicklung verändert sich das primäre Mucostratum mancher Sporen und bildet gallertige bis harte Sekundärstrukturen. Diese sind bei den reifen Sporen meist als **Sporenornamente** sichtbar. Je dicker das primäre Mucostratum angelegt wird, desto höher werden die Sporenornamente. Es kommt oft vor, dass nicht das gesamte primäre Mucostratum aufgebraucht wird. Das übrig gebliebene, **residuelle Mucostratum** bedeckt die Ornamente als feine, schleimige Schicht oder bildet isolierte Reste. Die schleimigen bis gallertigen Teile des reifen Myxosporiums sind in heisser Lauge rasch löslich (3-5% KOH, 60-70°C, 1-2 Stunden), die härteren lösen sich in ein bis zwei Tagen auf. Mit heisser Kalilauge kann das Myxosporium der Cortinariaceen in 2 Stunden aufgelöst werden, aber die Ornamente der Russulaceen widerstehen dieser Behandlung und verlieren nur ihre amyloide Deckschicht.

Das Myxosporium kann stellenweise verhärten oder verschleimen, wodurch das Exosporium und das Perisporium entstehen, die im Elektronenmikroskop hingegen keine exakten Begriffe mehr sind. CLÉMENÇON (1970) hat deshalb neue Begriffe vorgeschlagen. Die feste, aber in Kalilauge lösliche, elektronenopake und (fast) homogene Aussenschicht wird **Tunica** genannt, deren Morphotypus die *Entoloma*-Spore ist. Die Tunica kommt aber noch bei andern Pilzen vor, so z.B. auch bei *Clitopilus, Rhodocybe* und *Lyophyllum* (Fig. 6.69).

Die gallertigen bis festen, in heisser Lauge rasch löslichen, elektronenoptisch meist heterogenen Ornamente der Cortinariaceensporen werden von der **Epitunica** gebildet. Diese kann nach ihrer Architektur zwei verschiedene Typen annehmen: den Warzentyp und den Höhlentyp. Wahrscheinlich ist die Epitunica nicht auf die Cortinariaceen beschränkt, und vielleicht gibt es noch weitere Epitunicatypen.

Die **Sklerotunica** ist die im Innern eines dicken primären Mucostratums entstandene, harte, in heisser Lauge nur langsam lösliche, elektronenoptisch

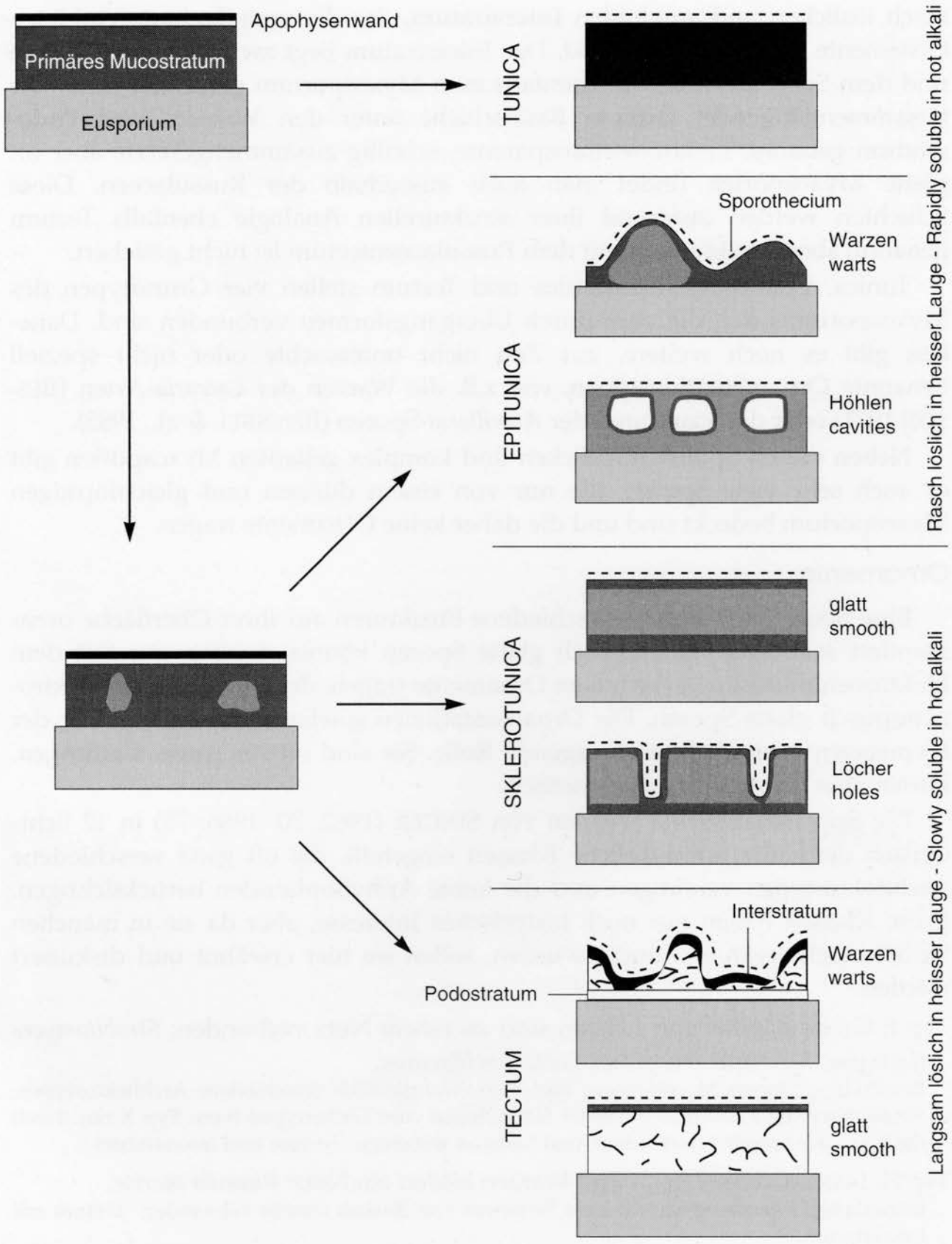


Figur 6.61: Vier Architekturformen des reifen Myxosporiums. In allen vier gezeigten Beispielen ist das Eusporium auf eine nicht stratifizierte Coriotunica beschränkt. Die **Tunica** besteht aus einer fast homogenen, elektronenopaken Masse. Die **Epitunica** zeigt Höhlen, deren Innenwände mit residuellem Mucostratum belegt sind; die Epitunica-Masse erscheint heterogen grau. Die **Sklerotunica** ist eine mässig elektronentransparente Schicht im Innern eines residuellen Mucostratums. Das **Tectum** besteht aus transparenten Schollen, die eine zusammenhängende Schicht und darauf ruhende Warzen über der Coriotunica bilden. Es ist aussen vom schwarz erscheinenden, amyloiden Interstratum bedeckt. — Skalen = 0,1 µm. Kaliumpermanganatfixierung, mit Uranylazetat und Bleizitrat kontrastiert. Dünnschnitte im Transmissionselektronenmikroskop.

Figure 6.61: Four basic forms of the mature myxosporium. In the four examples the eusporium consists of a coriotunica without any stratification. The **tunica** is an almost homogeneous, electron-opaque mass. The gray, heterogeneous **epitunica** contains cavities lined with the residual mucostratum. The **sclerotunica** is a moderately electron transparent layer within a residual mucostratum. The **tectum** is composed of transparent clumps forming a continuous layer bearing warts. On the outisde of the tectum is the amyloid (black) interstratum. — Scale bars = 0.1 µm. Permanganate fixation, contrasted with uranyl acetate and lead citrate; ultra thin sections in the transmission electron microscope.

schwach transparente (in den TEM-Bildern graue) Schicht vieler dickwandiger, glatter Sporen. Da sie aus dem Mucostratum entsteht, muss sie zum Myxosporium gerechnet werden, obschon sie wie eine Schicht der Coriotunica aussieht und sich auch wie eine solche benimmt. Oft ist die Sklerotunica glatt wie bei den Gattungen *Agrocybe, Agaricus* und *Phaeogalera,* doch kann sie auch Löcher oder tiefe Furchen zeigen wie bei manchen Röhrlingen der Gattungen *Boletellus* und *Porphyrellus.*

Die harte, farblose, in Laugen langsam lösliche, elektronentransparente und schollig gebaute Grundmasse der Warzen der Russulaceenspore wird **Tectum** genannt. Das residuelle Mucostratum dieser Sporen wird zum schleimigen,



Figur 6.62: Schema der häufigeren Architekturen des Myxosporiums und deren Entstehung aus dem primären Mucostratum. Das Eusporium ist vereinfacht dargestellt.

Figure 6.62: Diagram of the more common myxosporium types and their derivation from the primary mucostratum. The eusporium is simplified.

rasch löslichen und amyloiden **Interstratum**, das die vom Tectum gebildeten Ornamente stellenweise bedeckt. Das Interstratum liegt zwischen dem Tectum und dem Sporothecium, das ebenfalls zum Myxosporium gerechnet wird. Die zusammenhängende, farblose Basalschicht unter den Warzen wird **Podostratum** genannt. Elektronentransparente, schollig zusammengesetzte aber oft glatte Myxosporien findet man auch ausserhalb der Russulaceen. Diese Schichten werden aufgrund ihrer strukturellen Analogie ebenfalls Tectum genannt, aber ihre Identität mit dem Russulaceentectum ist nicht gesichert.

Tunica, Epitunica, Sklerotunica und Tectum stellen vier Grundtypen des Myxosporiums dar, die aber durch Übergangsformen verbunden sind. Daneben gibt es noch weitere, zur Zeit nicht untersuchte oder nicht speziell benannte Ornamentationstypen, wie z.B. die Warzen der *Laccaria*-Arten (BESSON 1971) oder die Strukturen der *Armillaria*-Sporen (BENNELL & al., 1985).

Neben diesen Sporen mit dicken und komplex gebauten Myxosporien gibt es auch sehr viele Sporen, die nur von einem dünnen und gleichförmigen Myxosporium bedeckt sind und die daher keine Ornamente tragen.

Ornamente

Eine Spore kann durch verschiedene Strukturen auf ihrer Oberfläche ornamentiert sein. Auch lichtoptisch glatte Sporen können feinste, nur mit dem Elektronenmikroskop erkennbare Ornamente tragen, doch gibt es auch elektronenoptisch glatte Sporen. Die Ornamentationen spielen in der Systematik der Hymenomyceten eine hervorragende Rolle. Sie sind oft für ganze Gattungen, immer aber für Arten charakteristisch.

Die Sporenornamente wurden von SINGER (1962: 70, 1986: 75) in 12 lichtoptisch definierte, unnatürliche Klassen eingeteilt, die oft ganz verschiedene Architekturtypen vereinigen und die keine Aphyllophoralen berücksichtigen. Diese Klassen haben nur noch historisches Interesse, aber da sie in manchen Veröffentlichungen gebraucht wurden, sollen sie hier erwähnt und diskutiert werden.

Typ I: Grobe Bänder und Leisten sind zu einem Netz verbunden: *Strobilomyces floccopus, Boletellus retisporus, Lactarius lilacinus.*

Bemerkung: Singers Morphotypen umfassen zwei gänzlich verschiedene Architekturtypen: *Strobilomyces* und *Boletellus* mit einer Sklerotunica vom Löchertypus (vom Typ X nur durch die Form der Löcher verschieden) und *Lactarius* mit einem Tectum und Interstratum.

Typ II: Leisten, feine Linien und Warzen bilden ein Netz: *Russula mariae.*

Bemerkung: *Russula mariae* wird als Synonym von *Russula amoena* verstanden. Tectum mit Interstratum.

Typ III: Warzen und Stacheln zu einem Netz verbunden.

IIIa: Netz vollständig: *Russula emetica.*

Bemerkung: Tectum mit Interstratum. Unterschied zu Typ II sehr fragwürdig.

IIIb: Netz unvollständig (bei Singer ohne Morphotyp).

Typ IV: Warzen und Stacheln nur durch vereinzelte Linien verbunden, so dass kein Netz entsteht: *Strobilomyces velutipes.*
Bemerkung: *Strobilomyces velutipes* hat wahrscheinlich eine Sklerotunica. Für die Russulaceen, z.B. für *Lactarius camphoratus,* bleibt der Unterschied zu Typ IIIb sehr fragwürdig.

Typ V: Warzen oder Stacheln mit kurzen, strichförmigen Ausläufern, die aber die benachbarten Warzen oder Stacheln nicht erreichen: *Leucopaxillus lateratius.*
Bemerkung: Wahrscheinlich ein Tectum ohne Interstratum.

Typ VI: Gänzlich isolierte Warzen oder Stacheln: *Russula schiffneri, Laccaria echinospora.*
Bemerkung: Singers Morphotypen umfassen zwei gänzlich verschiedene Architekturtypen: *Russula* mit einem Tectum und Interstratum und *Laccaria* mit Warzen ganz anderer Bauart (Fig. 6.81).

Typ VII: Punktierte Oberfläche mit feinen, sich oft kreuzenden Linien zwischen den Punkten: *Russula melliolens.*
Bemerkung: Tectum mit Interstratum.

Typ VIII: Warzen durch Linien zu Ketten verbunden: *Russula mustelina.*
Bemerkung: Tectum mit Interstratum.

Typ IX: Kontinuierliche, glatte Oberfläche: *Gymnopilus cacaophyllus. Galerina evelata* mit calyptraten, glatten Sporen.
Bemerkung: *Gymnopilus* und *Galerina* zeigen eine Epitunica.

Typ X: Längsrippen, oft leicht spiralig und oft etwas anastomosierend: *Boletellus ananas, B. russellii.*
Bemerkung: Sklerotunica vom Löchertypus mit stark verlängerten Löchern (Fig. 6.76). Vom Typ I nur durch die Form der Löcher verschieden.

Typ XI: Kurze Warzen oder Zylinder sind in eine heterogene Wandschicht eingebettet oder tragen eine glatte, dauerhafte Wandschicht: *Porphyrellus gracilis, Boletellus betula, Metraria, Chromocyphella, Crepidotus* Sect. *Echinosporae, Melanomphalia.*
Bemerkung: Die Morphotypen widersprechen oft der Definition: *Boletellus betula* (Fig. 6.75) zeigt eine Sklerotunica vom Löchertyp mit feinen Löchern, die von Singer mit Säulchen verwechselt wurden; die *Crepidotus*-Arten zeigen freie Stacheln, die keine Deckschicht tragen (eine solche wird von der Beckeschen Linie vorgetäuscht, vgl. S. 428/429 und Clémençon 1977b). Die Feinstrukturen der Ornamentationen von *Chromocyphella* und *Melanomphalia* sind noch unbekannt. **Das einzige bestätigte Beispiel aus Singers Liste ist *Metraria insignis,*** eine zweifelhafte Art aus Australien, die von Holland & Pegler 1983 zögernd mit *Hebeloma victoriense* identifiziert wird. TEM-Bilder der Sporenwand vom Typusmaterial zeigen eine **Epitunica vom Höhlentyp** (Clémençon, unveröffentlicht). Es ist unverständlich weshalb Singer das Paradebeispiel dieses Ornamentationstypes nicht erwähnt: *Fayodia bisphaerigera* (Fig. 6.72). Auch diese Art zeigt eine (allerdings farblose) Epitunica vom Höhlentyp.

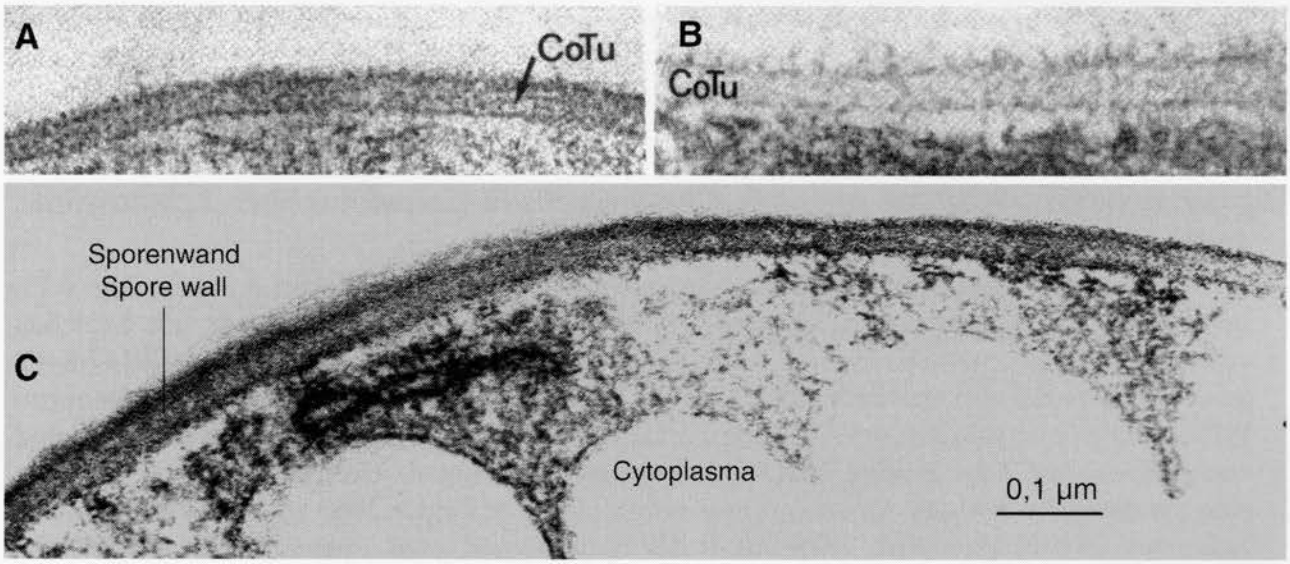
Typ XII: Oberfläche unregelmässig rauh: *Tubaria dispersa.*
Bemerkung: *Tubaria dispersa* hat nur ein dünnes, flockiges Myxosporium ohne sekundäre Differenzierungen (Fig. 6.66). Weitere Beispiele sind *Lyophyllum leucophaeatum* (Clémençon 1977a) und *Psathyrella stigmatospora* (Fig. 6.68).

Einige Beispiele zur Sporenwandarchitektur

Weil eine befriedigende Klassifikation der Sporenwandtypen fehlt, werden die folgenden Beispiele nach zunehmender Komplexität ihrer Architektur gegeben. Es wird keine phylogenetische Reihe angestrebt.

a) Sporenwand nur aus einer einzigen, dünnen Schicht bestehend (Fig. 6.63)

Die Wände einiger farbloser und glatter Sporen erscheinen im Elektronenmikroskop ausserordentlich einfach. Sie bestehen nur aus einer einzigen, wenig oder gar nicht strukturierten, homogen grauen bis leicht scheckigen oder undeutlich zonierten, nur 0,02-0,05 µm dicken Schicht. Im Elektronenmikroskop werden weder Corium noch Myxosporium sichtbar, so dass diese Schicht der Coriotunica analog, vielleicht sogar homolog ist. Deren Interpretation ist im Rahmen der oben beschriebenen Terminologie aber völlig ungewiss, und die strukturelle Beziehung zur Apophysenwand bleibt unbekannt. In vielen Schnitten ist die Wand vom Cytoplasma mehr oder weniger wellenförmig abgelöst, was als Präparationsfehler verstanden wird. KELLER (1974) findet solche Wände bei den Aphyllophoralen *Stromatoscypha fimbriata, Henningsomyces puber, Vuilleminia comedens, Hyphoderma pallidum, H. radula, Columnocystis abietinum, Phellinus ferruginosus, Bjerkandera fumosa, Gloeophyllum sepiarium, Ischnoderma corrugis, Osmoporus odoratus, Schizopora paradoxa, Polyporus brumalis, Trametes confragosa, T. hoehnelii* und *T. versicolor.* Bei den Blätterpilzen sind sie bisher nur von *Hydropus subalpinus* bekannt geworden, aber wahrscheinlich sind sie weiter verbreitet.



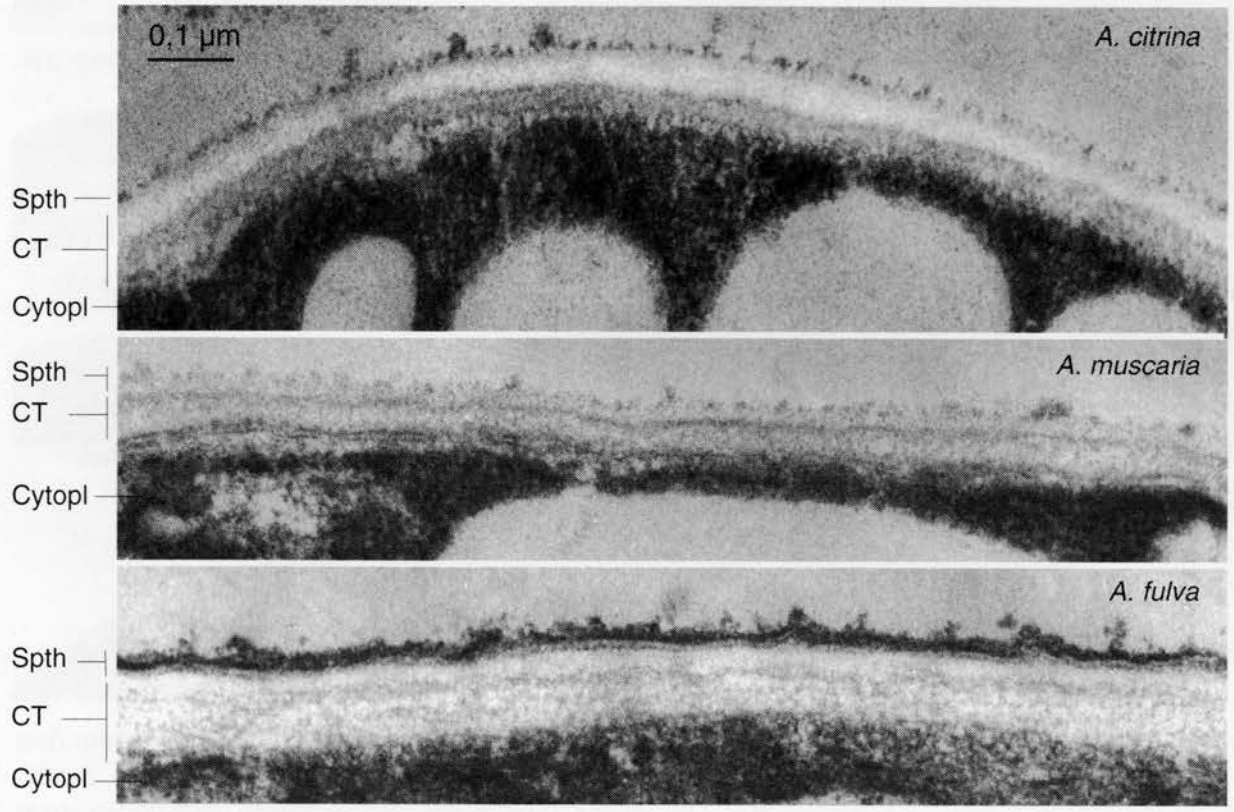
Figur 6.63: Beispiele sehr einfacher, nur aus einer einzigen, dünnen, kaum strukturierten Schicht bestehender Sporenwände. Diese Schicht kann mit Vorbehalt als eine Coriotunica verstanden werden. A: *Stromatoscypha fimbriata;* B: *Vuilleminia comedens;* C: *Hydropus subalpinus.* Permanganatfixierung. A,B nach Keller 1974.

Figure 6.63: Examples of simple spore walls consisting of only a single, hardly structured layer that may perhaps be called a coriotunica. A: *Stromatoscypha fimbriata;* B: *Vuilleminia comedens;* C: *Hydropus subalpinus.* Permanganate fixation.

b) Myxosporium dünn, Coriotunica schwach entwickelt (Fig. 6.64)

Sporenwände mit schwach entwickelter Coriotunica und einem dünnen aber deutlich differenzierten, schleimigen Myxosporium sind von der Apophysenwand nur wenig verschieden. Im Lichtmikroskop erscheinen sie sehr dünn, farblos und glatt. Sie können amyloid oder inamyloid, acyanophil oder schwach cyanophil sein.

Das Elektronenmikroskop zeigt das Myxosporium als feinen, glatten, leicht rauhen bis flockig aufgelösten, dunklen Belag über einem sehr dünnen, transparenten Endosporothecium. Darunter kann meist eine transparente und strukturlose, ebenfalls sehr dünne Schicht erkannt werden, die der Coriotunica entspricht. Ob diese Schicht der inneren Apophysenwand entspricht oder ob sie eine Neubildung darstellt, ist heute noch nicht bekannt. Solche Wände sind bei den Hymenomyceten häufig. KELLER (1974) beschreibt sie von *Auriculariopsis ampla, Phlebia rufa, Ph. hydnoides, Stereum hirsutum, Datronia epilobii, Gloeophyllum abietinum, Fomitopsis pinicola* und *Poria alutacea*. Sie kommen auch bei manchen Blätterpilzen vor, z.B. bei *Amanita muscaria, A. fulva* und *A. citrina*, bei *Clitocybe nebularis, Megacollybia platyphylla, Clitocybula lacerata* und *Marasmiellus ramealis*.

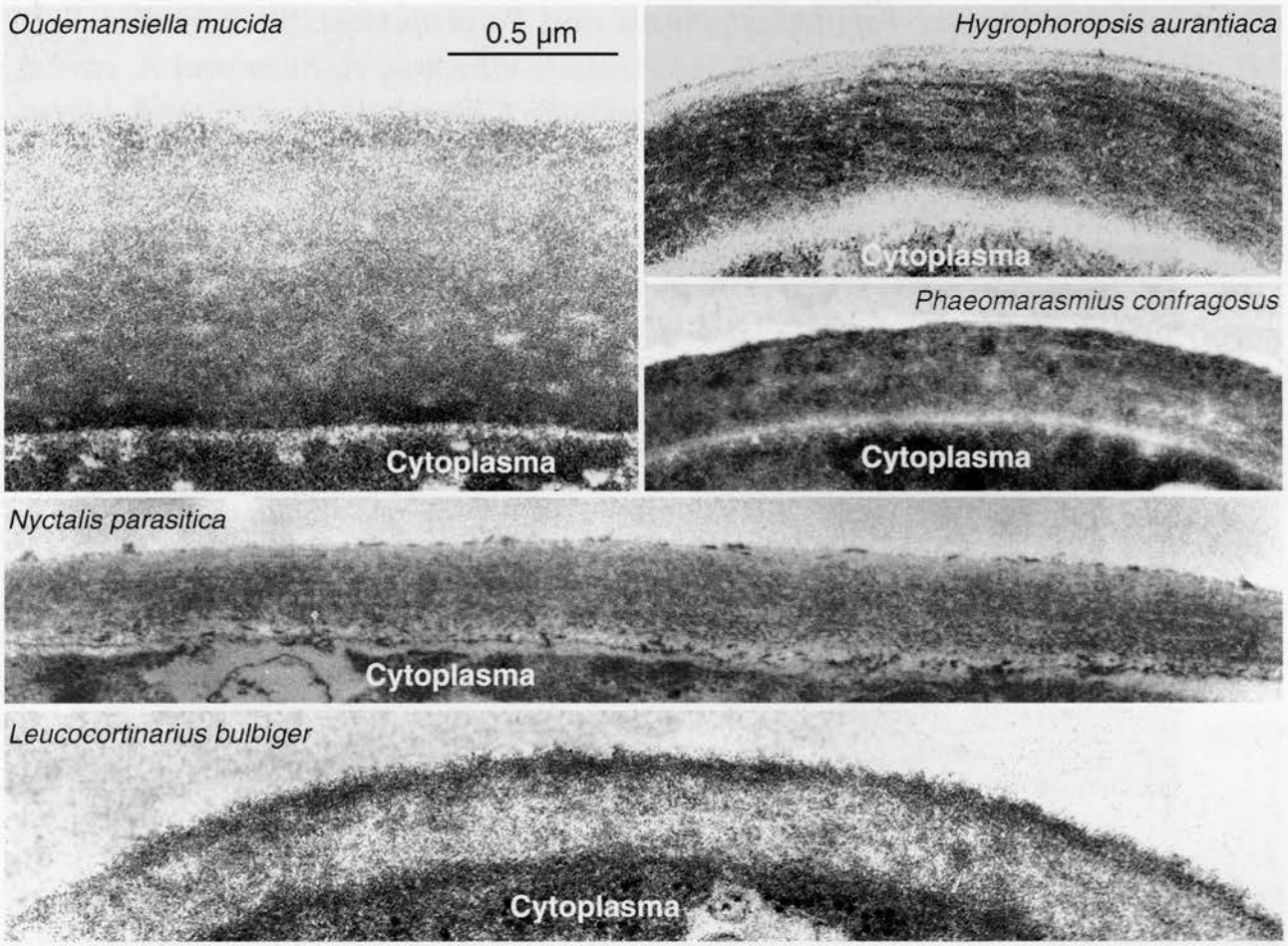


Figur 6.64: Beispiele dünner Wände mit schwach entwickelter Coriotunica (CT) und dünnem Sporothecium (Spth). Reife Sporen dreier *Amanita*-Arten, Permanganatfixierung.

Figure 6.64: Examples of thin spore walls with weakly developed coriotunica (CT) and thin sporothecium (Spth). Mature spores of three *Amanita* species, permanganate fixation.

c) Myxosporium dünn oder fehlend, Coriotunica gut entwickelt (Fig. 6.65)

Die Coriotunica kann mächtig werden und dabei (fast) homogen bleiben oder gut unterscheidbare Strata bilden. Alle dickwandigen Sporen, ob farblos oder gefärbt, zeigen eine solche Coriotunica; aber einige dieser Sporen sind nur von einem dünnen, nicht oder nur wenig differenzierten Myxosporium bedeckt. Gelegentlich ist das Myxosporium elektronenoptisch rauh, aber lichtoptisch glatt. Unter den Aphyllophoralen fand KELLER (1974) solche Sporenwände bei *Amphinema byssoides, Sarcodontia setosa, Hyphodontia quercina, Coniophora betulae, C. puteana, Serpula lacrimans, Phellinus pomaceus, Inonotus nodulosus, I. hispidus, I. radiatus, Fistulina hepatica, Albatrellus cristatus, Fomitopsis cytisina, Oxyporus populinus, Perenniporia medulla-panis* und *P. subacida.* Bei den Blätterpilzen sind sie auch verbreitet, z.B. bei *Phaeomarasmius confragosus, Leucocortinarius bulbiger, Macrolepiota procera, Oudemansiella mucida, Hygrophoropsis aurantiaca* und *Nyctalis parasitica.*



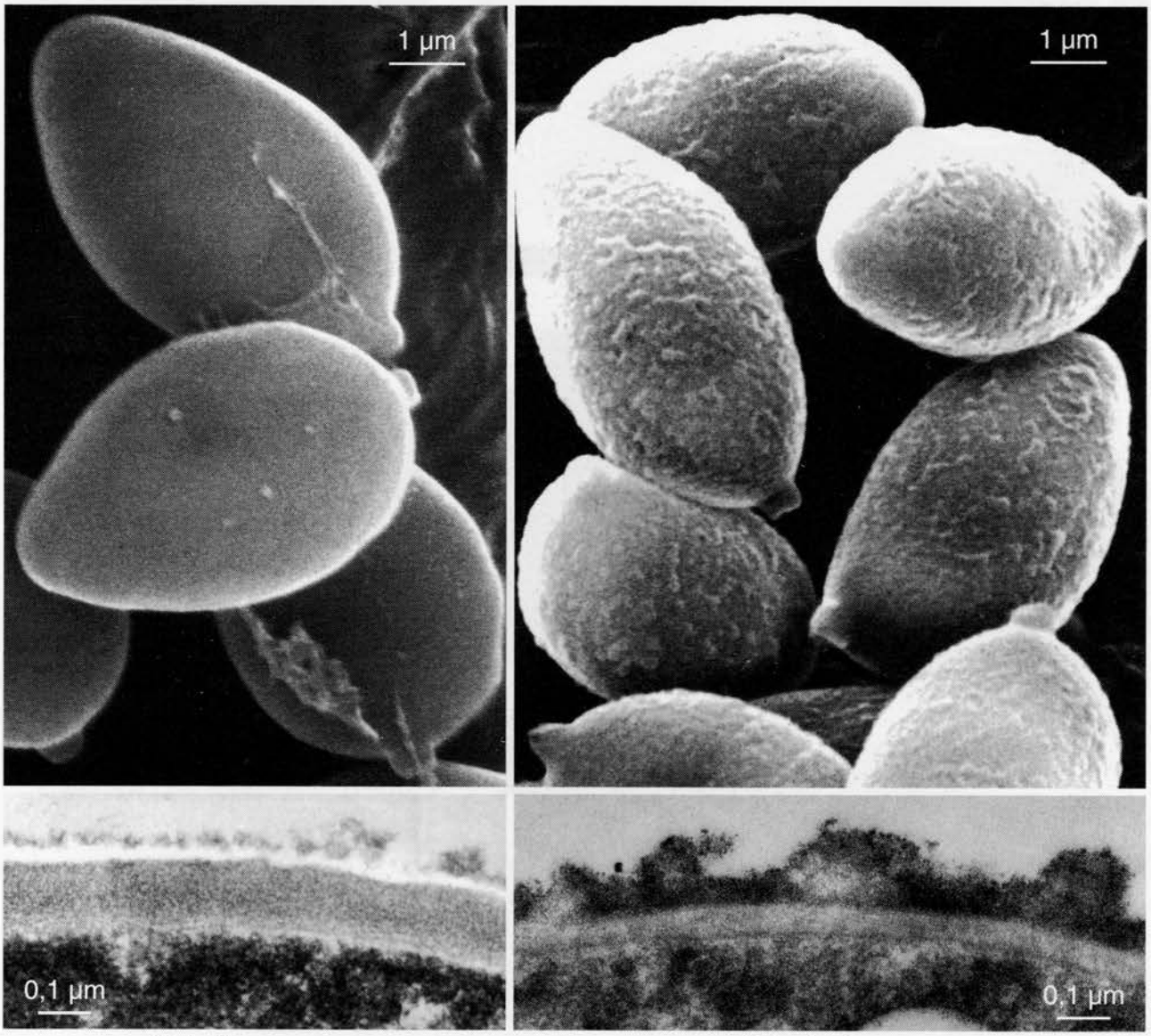
Figur 6.65: Beispiele von Sporenwänden mit stark entwickelter Coriotunica und fehlendem (bei der Präparation weggelöstem?) Myxosporium. Die Coriotunica zeigt bisweilen eine Stratifikation und eine heterogene Feinstruktur. Das dem Cytoplasma angrenzende, hellere Stratum der Sporen von *Hygrophoropsis* kann als Corium interpretiert werden. – Permanganatfixierung.

Figure 6.65: Examples of spore walls with strongly developed coriotunica and missing myxosporium (accidentally removed during preparation for electron microscopy?). The coriotunica is stratified and shows a heterogeneous structure. The electron transparent layer next to the cytoplasm of the spores of *Hygrophoropsis* may be called a corium (or endosporium). – Permanganate fixation.

d) Myxosporium gut entwickelt, flockig bis körnig (Fig. 6.66)

Flockige bis körnige Myxosporien kommen sowohl bei Sporen mit schwach entwickelter, dünner Coriotunica als auch bei Sporen mit dicker, oft stratifizierter Coriotunica vor. Die Sporenwand kann farblos oder gefärbt sein. Dieser Myxosporiumtyp geht nahtlos in die Tunica über.

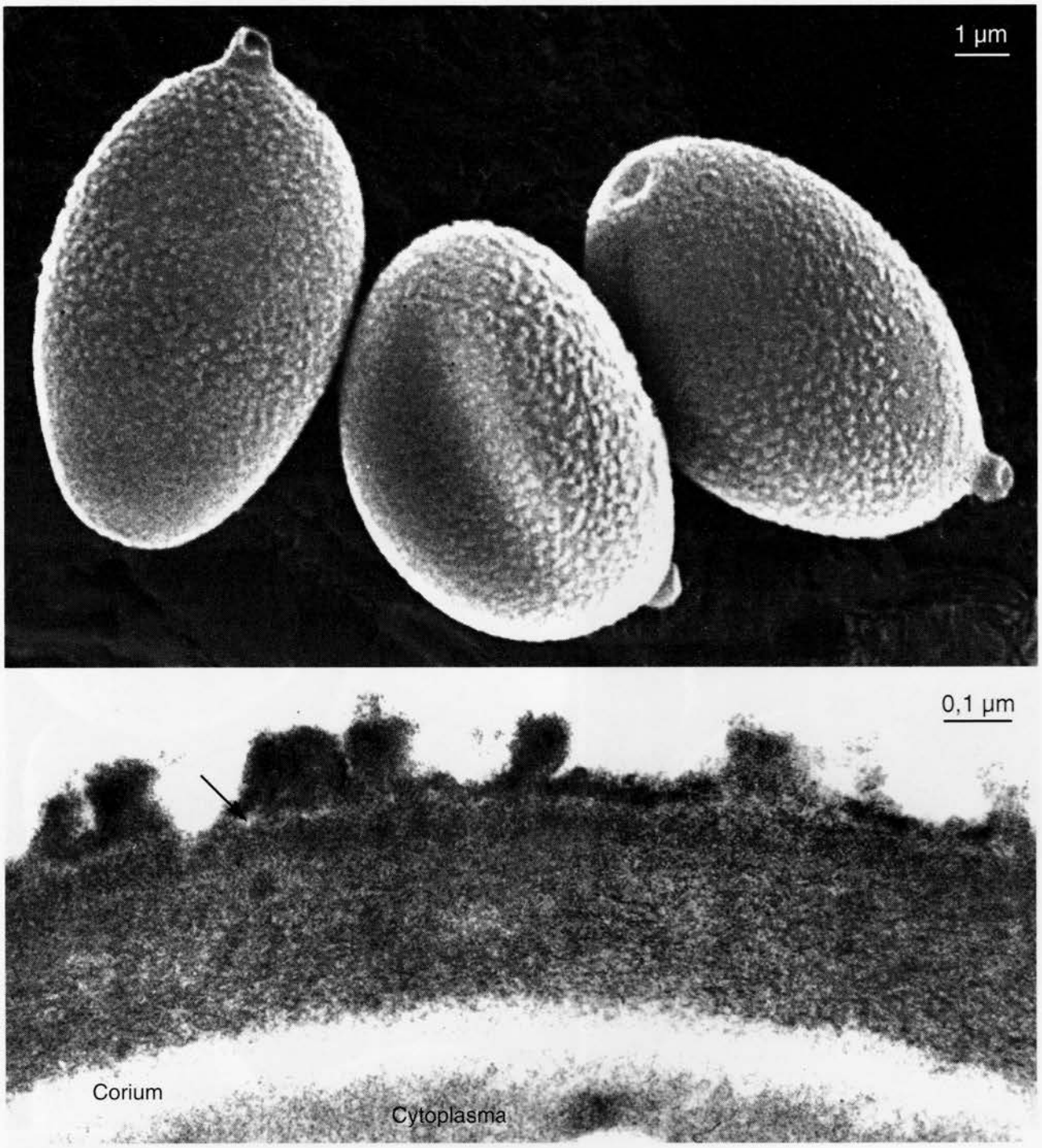
KELLER (1974) fand gut entwickelte, flockige oder körnige Myxosporien bei den aphyllophoralen Pilzen *Botryobasidium pruinosum* (Struktur sehr ähnlich wie bei *Tubaria dispersa*) und *Peniophora incarnata*. Sie sind bei Lamellenpilzen nicht selten, wie z.B. bei *Inocybe cicatricata, I. geophylla, Lepiota cristata, Kuehneromyces mutabilis, Psathyrella stigmatospora, Lyophyllum leucophaeatum, Clitocybe nebularis* und *Tubaria dispersa*.



Tubaria conspersa *Tubaria dispersa*

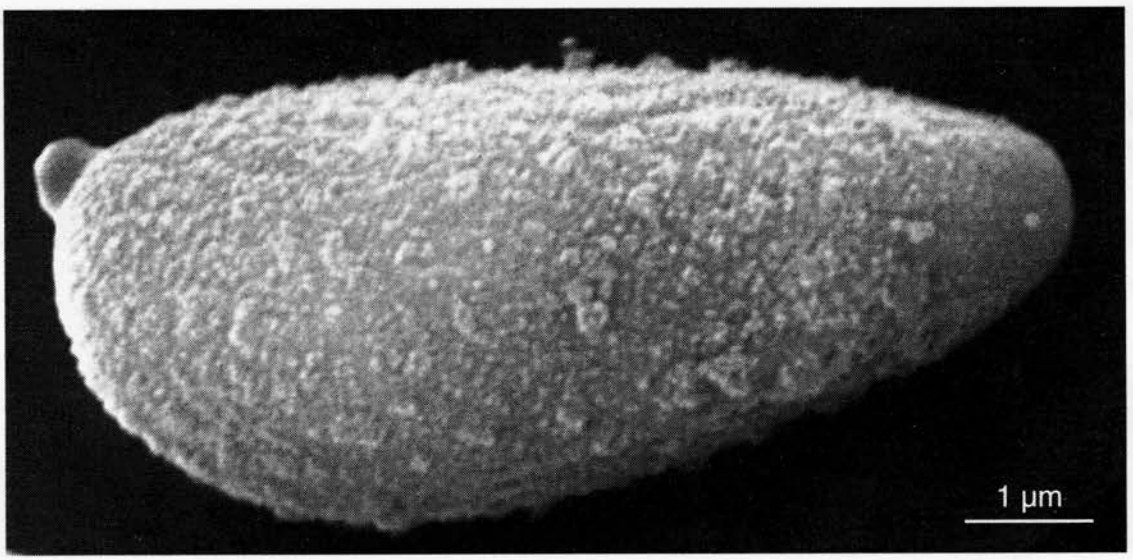
Figur 6.66: Sporen mit flockigem bis körnigem Myxosporium. Die Sporen von *Tubaria conspersa* erscheinen lichtoptisch glatt, die Sporen von *Tubaria dispersa* sind lichtoptisch fein punktiert.

Figure 6.66: Spores with flocculose to granulose myxosporium. The spores of *Tubaria conspersa* are smooth in the light microscope, the ones of *Tubaria dispersa* appear punctuate.



Figur 6.67: *Kuehneromyces mutabilis* hat eine Spore mit dicker, brauner, nur andeutungsweise stratifizierter Coriotunica und gut entwickeltem, körnigem Myxosporium. Obschon die Körner lichtoptisch sichtbar sein sollten, erscheint die Spore völlig glatt. Das Myxosporium ruht auf einer etwas weniger elektronenopaken, unscharf begrenzten Zone, der Coriotunica, die von Besson & Kühner (1972b) Mediostratum, von Clémençon (1973) Podostratum genannt wurde (Pfeil). Unter der dunklen Coriotunica liegt das völlig transparente Corium.

Figure 6.67: *Kuehneromyces mutabilis* produces spores with a thick brown coriotunica showing only a spurious stratification, supporting a well developed, granular myxosporium. Although the ornamentation should be visible in the light microscope, the spores appear completely smooth. The vaguely delimited gray layer between coriotunica and myxosporium (arrow) has been called mediostratum by Besson & Kühner (1972b) and podostratum by Clémençon (1973). Below the coriotunica there is a completely transparent corium (endosporium).



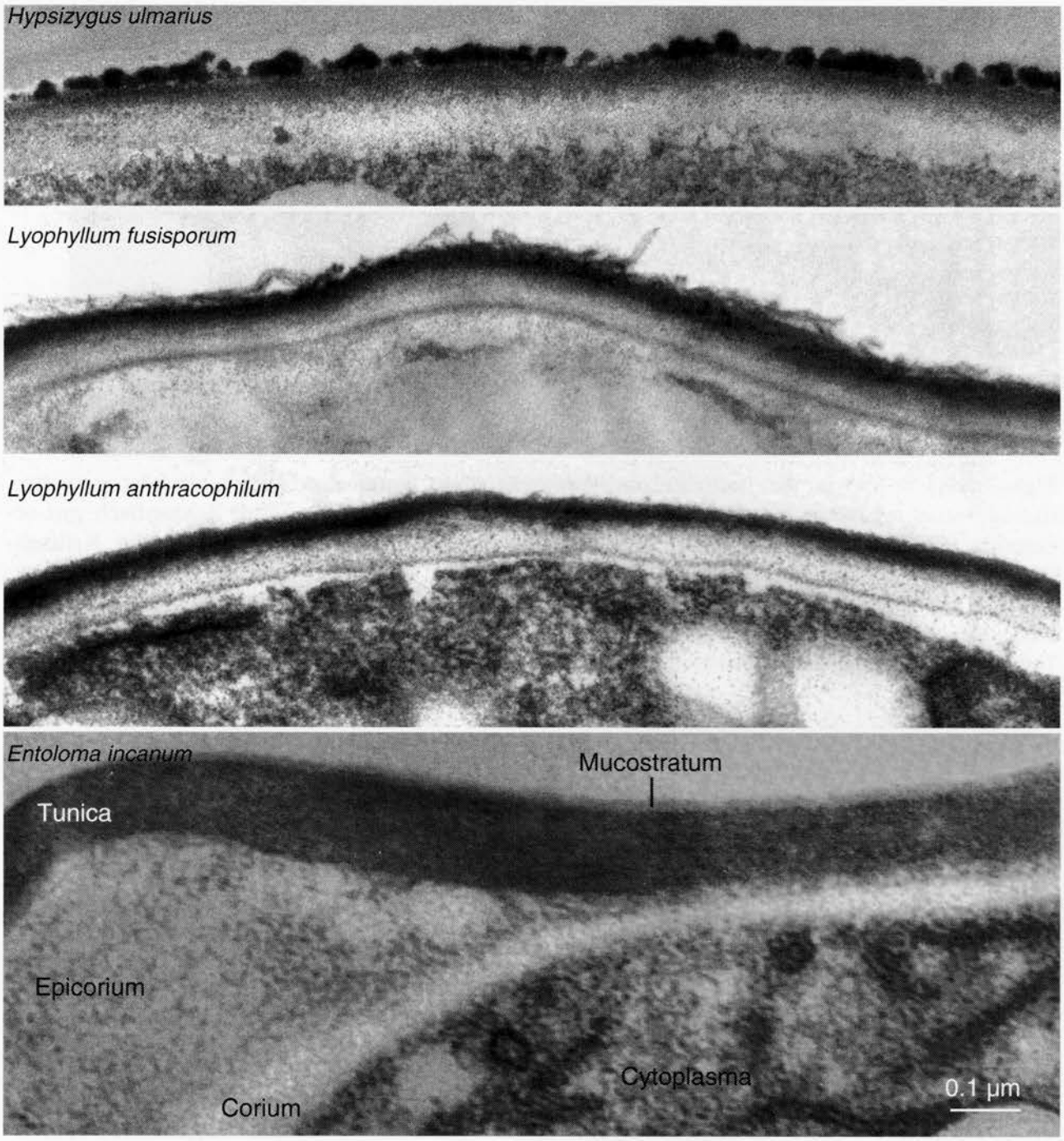
Figur 6.68: Die Sporen des Blätterpilzes *Psathyrella stigmatospora* sind durch ein körnig-rauhes, dunkelbraun gefärbtes Myxosporium gekennzeichnet. Diese Körner sind lichtoptisch gut erkennbar (Clémençon 1985). Rauhe Sporen sind in der Gattung *Psathyrella* sehr selten. Kritisch-Punkt-Trocknung, mit Gold bedampft.

Figure 6.68: The spores of the agaric *Psathyrella stigmatospora* are characterized by a granular, dark brown myxosporium rendering the spore delicately ornamented in the light microscope (Clémençon 1985). The overwhelming majority of *Psathyrella*-species are smooth-spored. Critical point drying, shadowed with gold.

e) Myxosporium homogen dicht, elektronenopak, in heisser Lauge löslich: Die Tunica

Der Übergang vom körnigen Myxosporium zur dichten, homogenen und glatten Tunica kann anhand einiger Blätterpilze der Gattungen *Lyophyllum*, *Hypsizygus* und *Entoloma* gezeigt werden (Fig. 6.69). Gleichzeitig mit dem Zusammenschluss der Gallertkörner des Myxosporiums zu einer glatten, festen Schicht wird die Coriotunica stark stratifiziert. Deren äussere Zone wird zunehmend elektronenopak, als ob die Substanz des Myxosporiums in die Coriotunica eingebaut würde. Während diese Zone bei *Lyophyllum* und *Hypsizygus* unscharf vom darunter liegenden Stratum abgegrenzt ist und als ein Teil des Coriums verstanden wird, hebt sie sich in ihrer vollständigen Ausbildung bei den *Entoloma*-Arten klar von der darunter liegenden Wandschicht ab und wird **Tunica** genannt. Die Tunica ist etwas weniger resistent als die Coriotunica und kann mit heisser Lauge aufgelöst werden. Deshalb wird sie als eine spezielle Form des Myxosporiums verstanden. BESSON & KÜHNER (1972c) und KÜHNER (1980) hingegen rechnen die Tunica zu ihrem Sklerosporium. Sowohl die äussere Zone der Coriotunica als auch die Tunica der Sporen von *Lyophyllum* und *Hypsizygus* sind cyanophil.

CLÉMENÇON (1970) betrachtete die innerste Wandschicht der *Entoloma*-Sporen als ein Corium und nannte deshalb die zwischen ihr und dem Tectum auftretende, körnig-faserige Schicht ein **Epicorium**. Dieses füllt die von der Tunica gebildeten Falten der Sporen von *Entoloma* und *Clitopilus* aus (Fig. 6.69), ist KOH-resistent und stark mit Kongorot färbbar. Es gehört zum Eusporium.

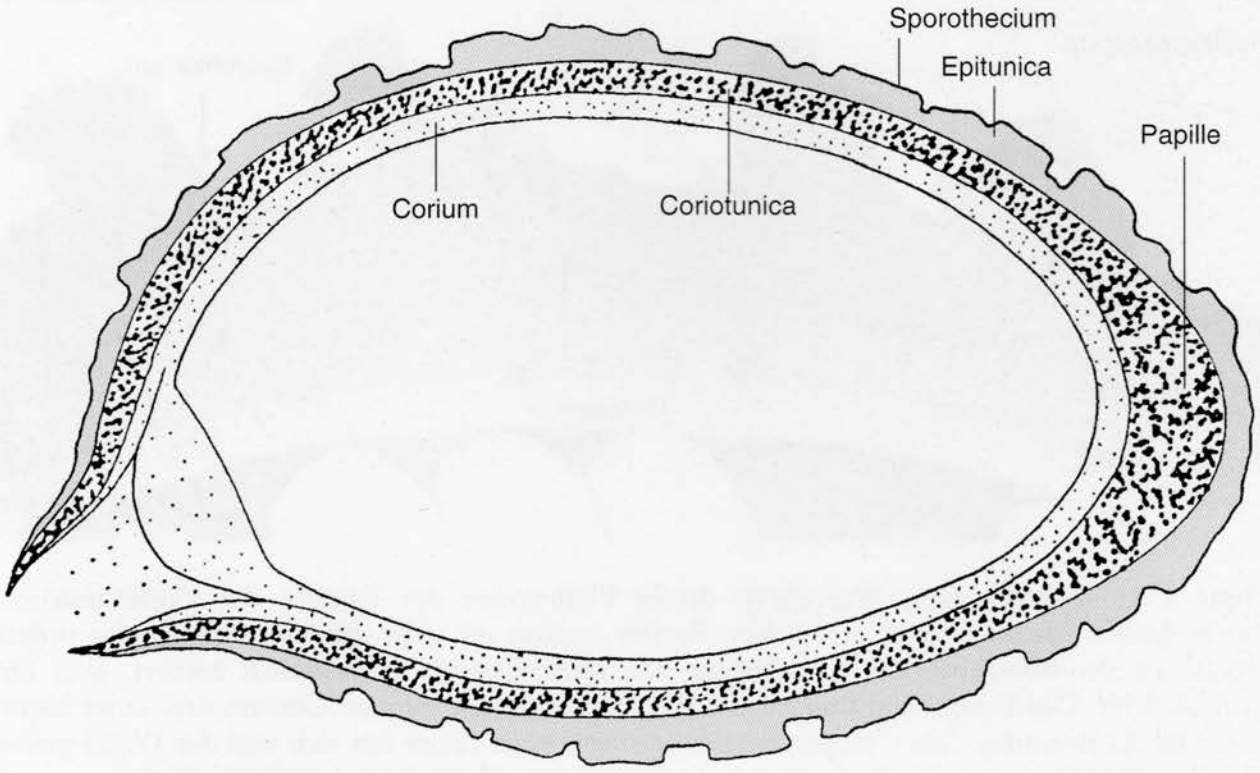


Figur 6.69: Körnig-gallertiges Myxosporium und dessen Übergang zu einer Tunica. Im gleichen Mass wie sich das Myxosporium verdichtet und glättet, treten in der Coriotunica zwei Zonen auf. Die äussere, dunkle Zone hebt sich immer schärfer von der darunterliegenden Schicht ab und ist bei *Entoloma* zur Tunica geworden. Gleichzeitig hat sich über dem Corium eine neue Differenzierung des Eusporiums gebildet, das Epicorium. – Permanganatfixierung, kontrastiert mit Uranylazetat und Bleizitrat.

Figure 6.69: Relation between the tunica and the granular, gelatinous myxosporium. While the myxosporium becomes denser and smoother the coriotunica differentiates into two zones. The outer, darker zone becomes more and more individualized until it becomes the tunica of the *Entoloma*-spores. It seems that the electron opaque matter of the myxosporium becomes incorporated into the Coriotunica, and as a consequence this dark zone is cyanophilous and siderophilous and becomes soluble in hot KOH. Between the corium and the tunica a new differentiation of the eusporium appears. This epicorium resists KOH and stains deeply with Congo red. – Permanganate, uranyl acetate and lead citrate.

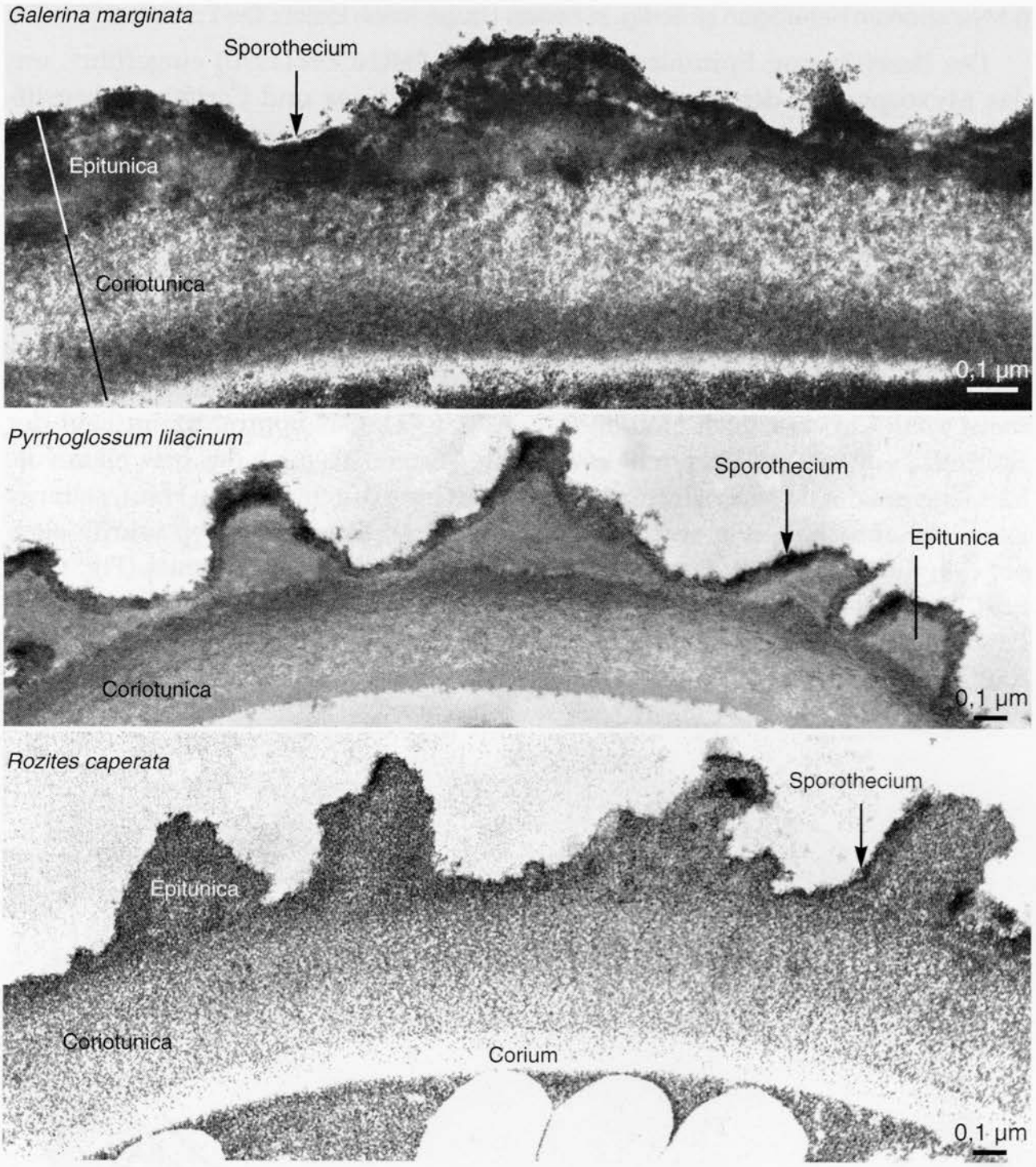
f) Myxosporium heterogen gallertig, in heisser Lauge rasch löslich: Die Epitunica

Die Bezeichnung Epitunica wurde von CLÉMENÇON (1970) eingeführt, um das Myxosporium der Sporen der Gattungen *Galerina* und *Cortinarius* begrifflich von der Tunica zu unterscheiden. Es wurde angenommen, dass die Epitunica von der Tunica abgeleitet sei; aber diese Auffassung wird heute nicht mehr aufrecht erhalten. In einer breiter angelegten Analyse hat dann der gleiche Autor (1973) die Sporenwandarchitektur der Gattungen *Cortinarius* und *Dermocybe* untersucht und gefunden, dass die Epitunica dieser Gattungen zwei verschiedene Formen annehmen kann, die auch bei andern Cortinariaceen, z.B. bei *Hebeloma, Alnicola* und bei *Galerina* gefunden werden können. Beim **Warzentyp** besteht die Epitunica aus isolierten oder verbundenen Warzen und zeigt meist weder Löcher noch Höhlen (Fig. 6.70, 6.71). Das Sporothecium liegt der Epitunica eng an und überzieht sowohl die Warzen als auch das bisweilen vorhandene residuelle Mucostratum. Meist ist es eine durchgehende Haut, seltener ist es unterbrochen, wie etwa bei *Rozites caperata.* Der Warzentyp wurde auch bei den Cortinariaceen *Pyrrhoglossum lilacinum* und *Rozites caperata* (Fig. 6.71) und bei *Alnicola*-Arten gefunden. Beim **Höhlentyp** treten im Innern der Epitunica unregelmässig gestaltete Höhlen auf, die sich oft zu ausgedehnten Räumen zusammenschliessen (Fig. 6.72, 6.73).



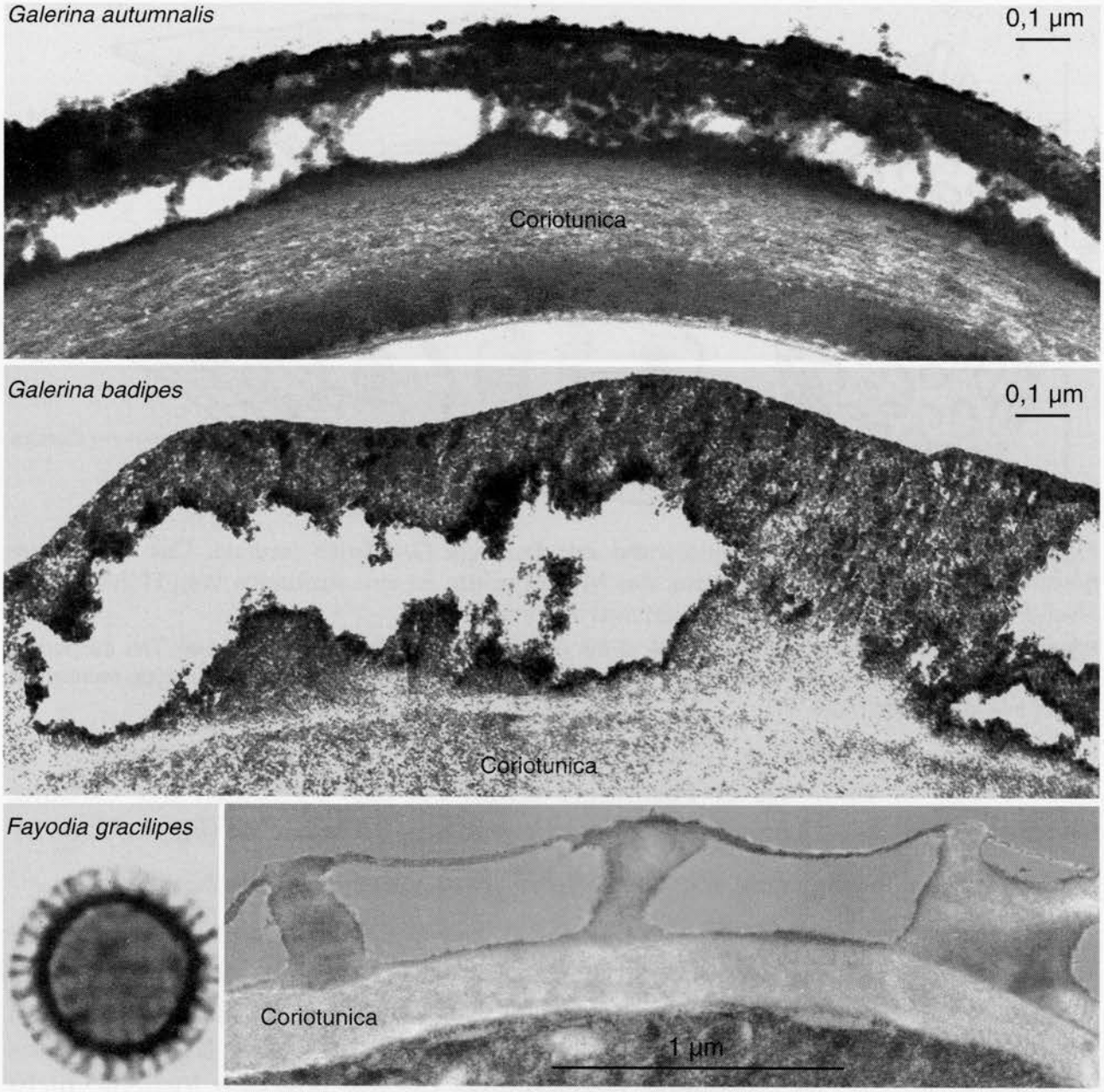
Figur 6.70 Schema der Sporenwand eines Blätterpilzes der Gattung *Cortinarius* mit einer Epitunica vom Warzentyp und einer von der Coriotunica gebildten Papille. Vgl. Fig. 6.71, 6.118.

Figure 6.70: Diagram of the spore wall of the genus *Cortinarius* with an epitunica of the warty type and a coriotunica inflated into a papilla. Compare figures 6.71, 6.118.



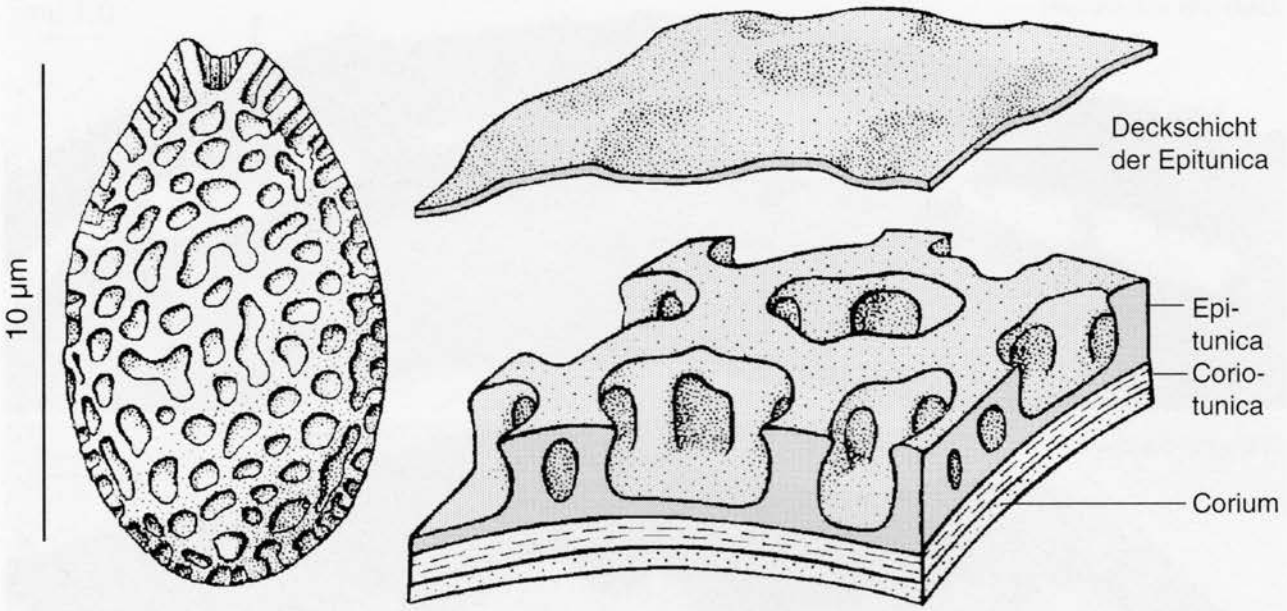
Figur 6.71: Epitunica vom Warzentyp dreier Blätterpilze der Familie der Cortinariaceen. *Pyrrhoglossum lilacinum* zeigt ein dickes, *Rozites caperata* ein sehr dünnes, stellenweise unterbrochenes Sporothecium. Die Coriotunica von *Pyrrhoglossum* ist schwach zoniert, aber ein Corium fehlt. Das Eusporium von *Rozites* besteht aus einem dünnen Corium und einer kaum zonierten Coriotunica. Das Cytoplasma der *Pyrrhoglossum*-Spore hat sich von der Wand gelöst (Trockenmaterial aus einem Fungarium). - Permanganat, Uranylazetat und Bleizitrat.

Figure 6.71: Epitunica of the warty type of three agarics of the family Cortinariaceae. *Pyrrhoglossum lilacinum* has a thick and continuous sporothecium, *Rozites caperata* a thin and discontinuous one. The eusporium of *Pyrrhoglossum* is weakly stratified but lacks a corium, the eusporium of *Rozites* shows a thin corium and an almost unstratified coriotunica. The cytoplasm of the spore of *Pyrrhoglossum* is detached from the spore wall (dried material). - Permanganate, uranyl acetate and lead citrate.



Figur 6.72: Epitunica des Höhlentypes dreier Blätterpilze. – Die Epitunica der ***Galerina autumnalis*** ist zwar glatt, erscheint aber im Lichtmikroskop rauh, da die Höhlen ungleiche Dicke und damit ungleiche Farbtiefen des Myxosporiums hervorrufen. Diese Epitunica trägt ein dickes Ektosporothecium über einem deutlichen Endosporothecium. – Die Höhlen der ***Galerina badipes*** sind vom residuellen Mucostratum ausgekleidet. – Die Höhlen der ***Fayodia gracilipes*** sind sehr ausgedehnt und von einem gleichmässigen Deckblatt überdacht, so dass Singers Ornamentationstyp XI entsteht (links, lichtoptisches Bild, die Spore hat einen Durchmesser von etwa 8 µm). – *Galerina* ist eine Gattung der Cortinariaceen, *Fayodia* wird zu den Tricholomataceen gestellt. – Permanganat; Uranylazetat und Bleizitrat.

Figure 6.72: Epitunica with cavities of three agarics. – The epitunica of ***Galerina autumnalis*** is smooth but appears rough in the light microscope because the cavities cause variation in thickness and in saturation of the colour of the myxosporium. It bears a sporothecium clearly separated into an ectosporothecium and an endosporothecium. – The cavities of ***Galerina badipes*** are lined with the residual mucostratum. – The extended cavities of ***Fayodia gracilipes*** *(= F. bisphaerigera)* are covered by a fine pellicle. The result is Singer's ornamentation type XI (light microscopic view at the left; the spore has a diameter of about 8 µm). – *Galerina* belongs to the Cortinariaceae, *Fayodia* is placed into the Tricholomataceae. - Permanganate fixation; contrasted with uranyl acetate and lead citrate.



Figur 6.73: Architektur der Sporenwand des Porlings *Ganoderma lucidum*. Das Eusporium besteht aus Corium und Coriotunica, das Myxosporium ist eine Epitunica vom Höhlentypus. Nach Perreau 1973, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.73: Architecture of the spore wall of the polypore fungus *Ganoderma lucidum*. The eusporium consists of a corium and a coriotunica, the myxosporium is an epitunica of the cavernous type resulting in Singer's ornamentation type XI.

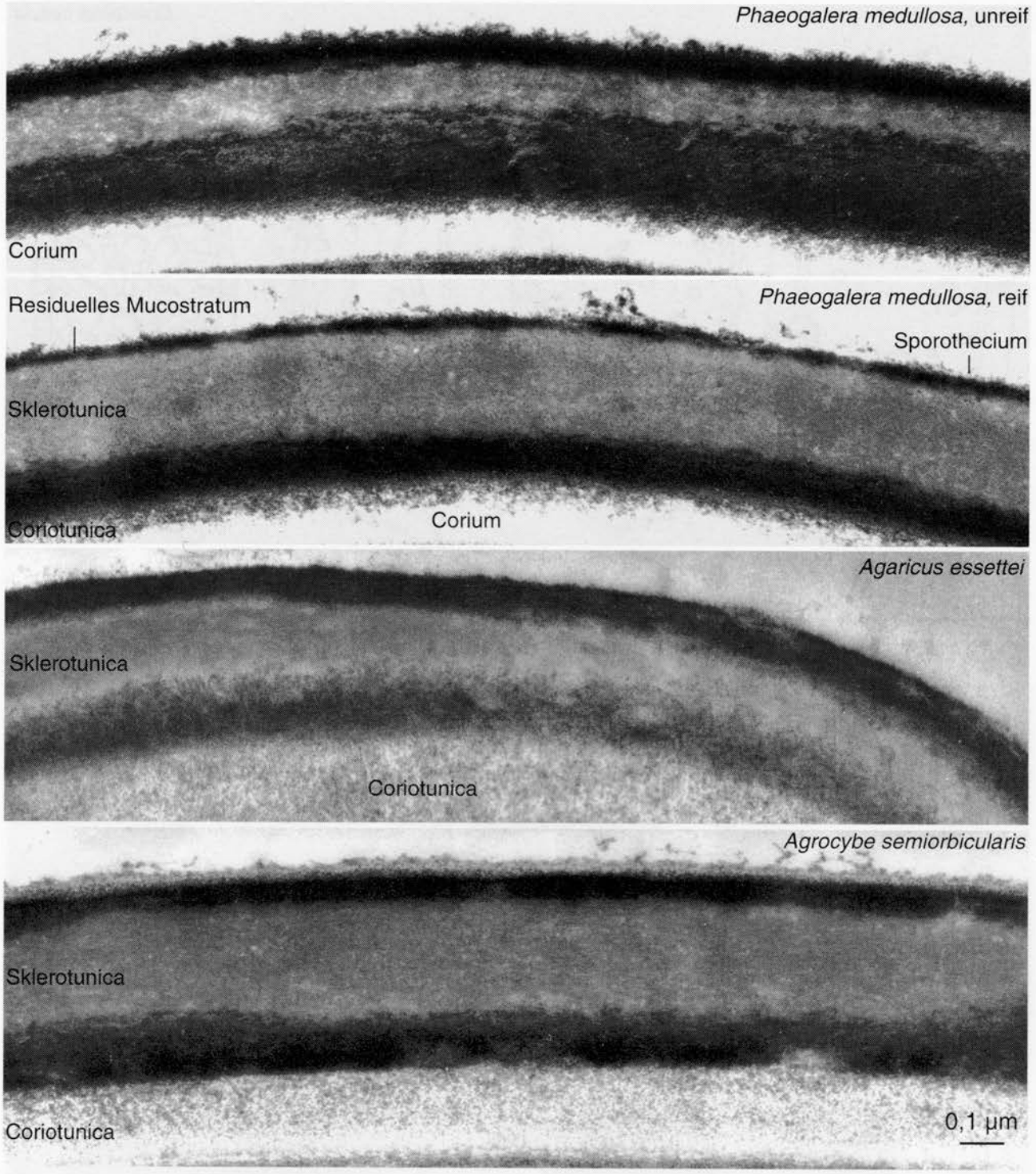
Ein stark entwickelter Höhlentyp kann zu Singers Ornamentationstyp XI führen (vgl. S. 435), wie er besonders schön bei den Porlingen der Gattung *Ganoderma* und beim Lamellenpilz *Fayodia gracilipes* zu sehen ist (Fig. 6.72, 6.73).

g) Myxosporium mässig opak, hart, in Lauge langsam löslich: Die Sklerotunica

In seiner Arbeit von 1977 hatte CLÉMENÇON die "homogene Epitunica" beschrieben und mit der im TEM grau erscheinenden Schicht der Sporenwand von *Phaeogalera (Galerina) medullosa* typifiziert. Da inzwischen die Epitunica auf die grauen, in heisser Lauge rasch löslichen Schichten des Myxosporiums beschränkt wurde, ist eine neue Bezeichnung für die langsam lösliche, nicht völlig elektronentransparente Schicht nötig geworden. Die Entstehung dieser Sklerotunica ist in den beiden oberen Bildern der Fig. 6.74 gezeigt.

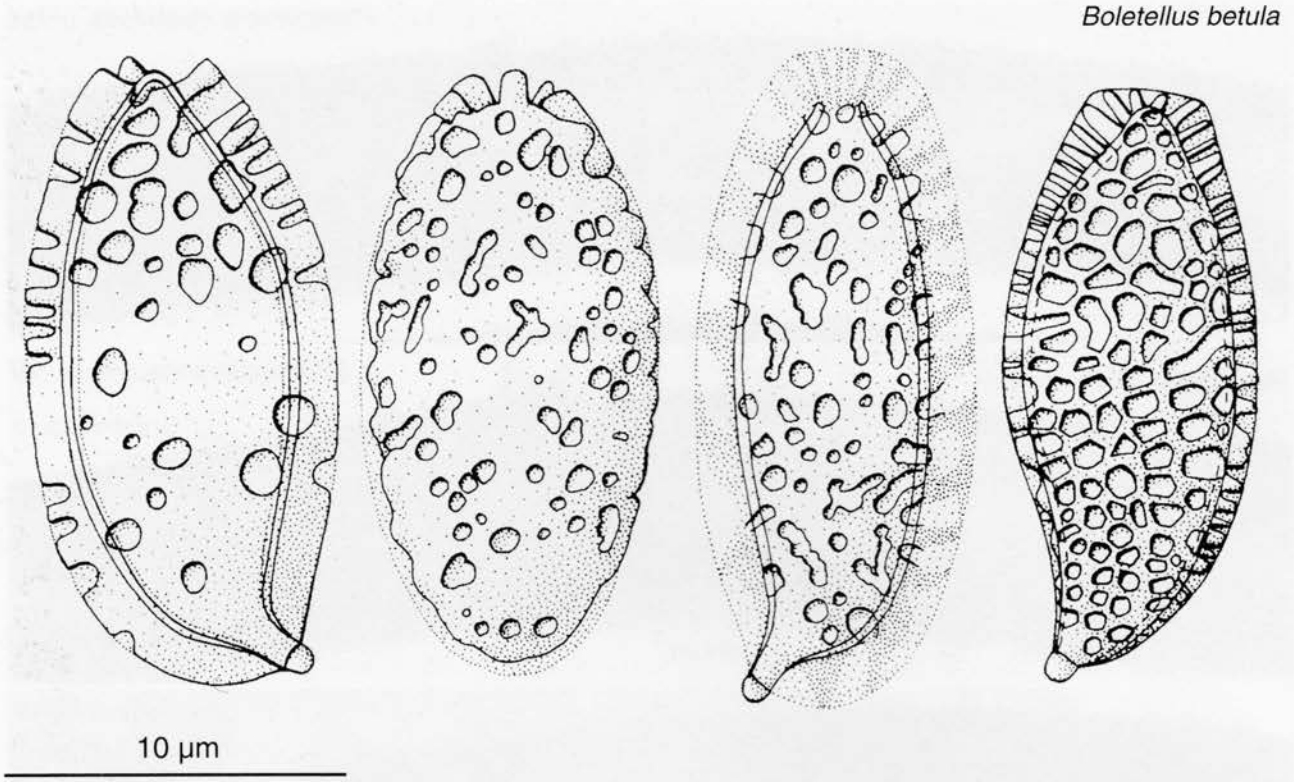
Die glatte Sklerotunica entsteht im primären Mucostratum und ist deshalb als eine Differenzierung des Myxosporiums zu betrachten. Sie ist den Sporenornamenten homolog und kann als Beispiel für Singers Typ IX gelten ("Kontinuierliche, glatte Ornamentation"). Im Lichtmikroskop zeigen solche Sporen dementsprechend zwei gut unterscheidbare Schichten. Bei *Phaeogalera* und *Agrocybe* ist die Sklerotunica gelbbraun gefärbt, bei *Agaricus* ist sie dunkelbraun. Der apikale Keimporus *(Phaeogalera, Agrocybe)* ist eine Unterbrechung der Sklerotunica und wird als heller Fleck sichtbar.

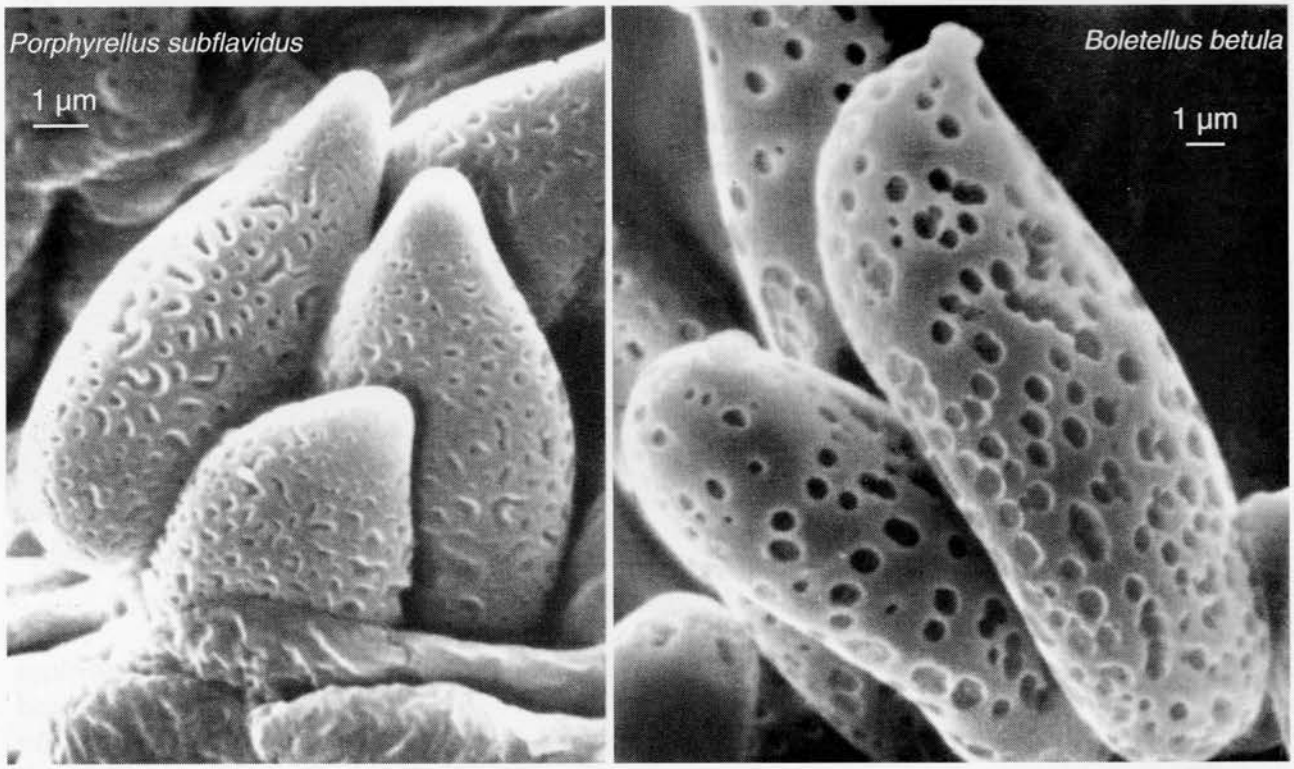
Beim **Löchertyp** sind in einer mehr oder weniger gleichmässig dicken Sklerotunica scharf begrenzte, tiefe Löcher ausgespart, so dass die Spore zwar glatt ist aber dennoch punktiert aussieht. Die Sklerotunica kann sogar recht



Figur 6.74: Glatte Sklerotunica dreier Blätterpilze. Das oberste Bild zeigt den Zusammenschluss mässig elektronentransparenter Flocken zu einer fast homogenen, grauen, glatten, innen und aussen vom residuellen Mucostratum eingeschlossenen Sklerotunica (besonders schön in der Bildmitte zu sehen). Auch die Sklerotunica von *Agaricus essettei* zeigt an ihrer innern Seite noch die schollige Aufbauphase. In allen vier Fällen bleibt die Sklerotunica dauernd im residuellen Mucostratum eingeschlossen. — Permanganat, Uranylazetat und Bleizitrat.

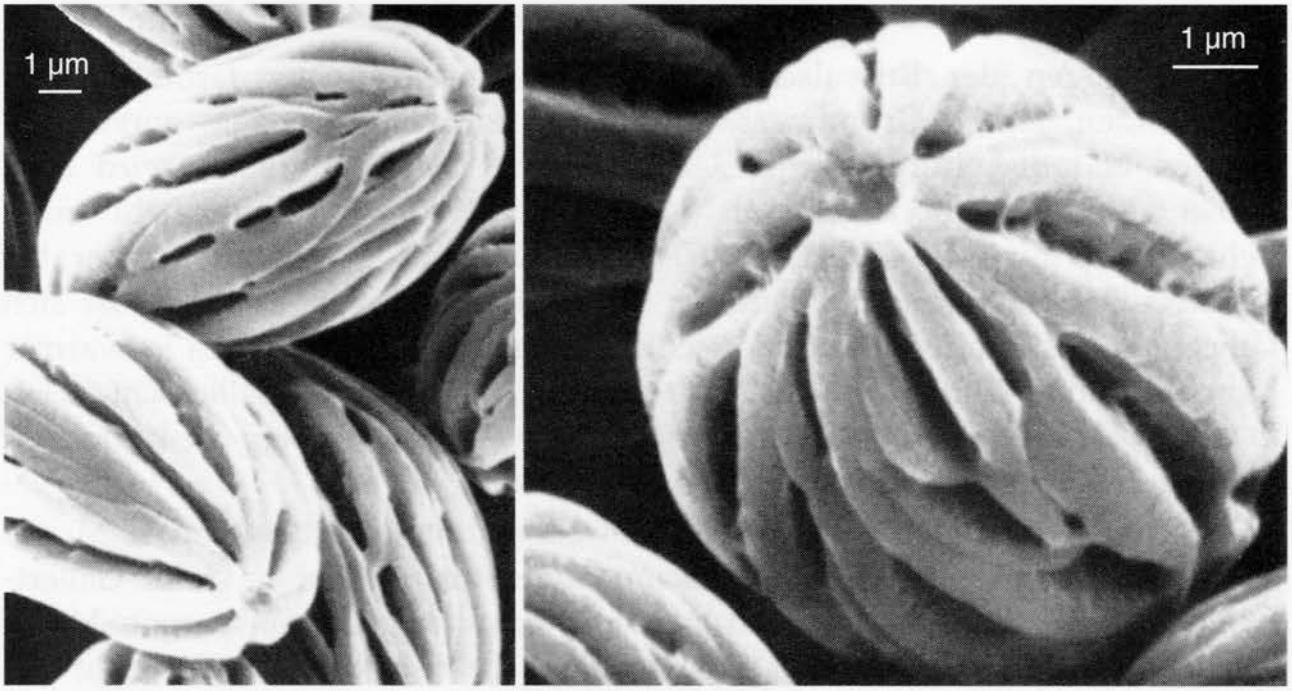
Figure 6.74: Smooth sclerotunica of three gill fungi. The top photograph shows the congregation of squamules of a moderately electron transparent substance (especially nice in the centre of the illustration). The inner surface of the sclerotunica of *Agaricus essettei* also shows the congregation phase. In all four cases the sclerotunica is permanently inclosed in the residual mucostratum. — Permanganate, uranyl acetate and lead citrate.





Figur 6.75: Manche Röhrlinge zeigen eine dicke, unregelmässig mit Löchern durchsetzte, in heisser Lauge nur langsam lösliche Sklerotunica, deren Härte und Chemoresistenz zum Tectum überleiten. — Nach Perreau 1964 und Grand & Moore 1971, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.75: Several boletes have spores with a thick, in hot alkali slowly soluble sclerotunica punctured by narrow and irregular holes. The hardness and chemoresistence of the sclerotunica approach those of a tectum.



Figur 6.76: Die Sporen des amerikanischen Röhrlings *Boletellus russellii* tragen eine dicke Sklerotunica mit langgezogenen Löchern, so dass eine längsgerippte Sporenornamentation entsteht. Das rechte Bild zeigt stellenweise quer über die Spalten gespannte Überreste des Mucostratums. Diese Sklerotunica quillt stark in 5%iger Lauge bei 60° C und löst sich in etwa 2 Tagen auf. – Nach Grand & Moore 1971, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.76: The spores of the North American bolete *Boletellus russellii* have a thick sclerosporium with very elongate holes resulting in a longitudinally ribbed spore ornamentation. The picture on the right shows a few remnants of the mucostratum bridging the gaps between two ribs. This sclerotunica is slowly soluble in hot alkali: it takes about 2 days in a 5% KOH solution at 60° C to swell and then dissolve it.

hart und elektronentransparent werden und somit zu einem Tectum überleiten. Solche Sporen treten vor allem bei aussereuropäischen Röhrlingen auf, besonders bei Arten der Gattungen *Porphyrellus* und *Boletellus* (Fig. 6.75).

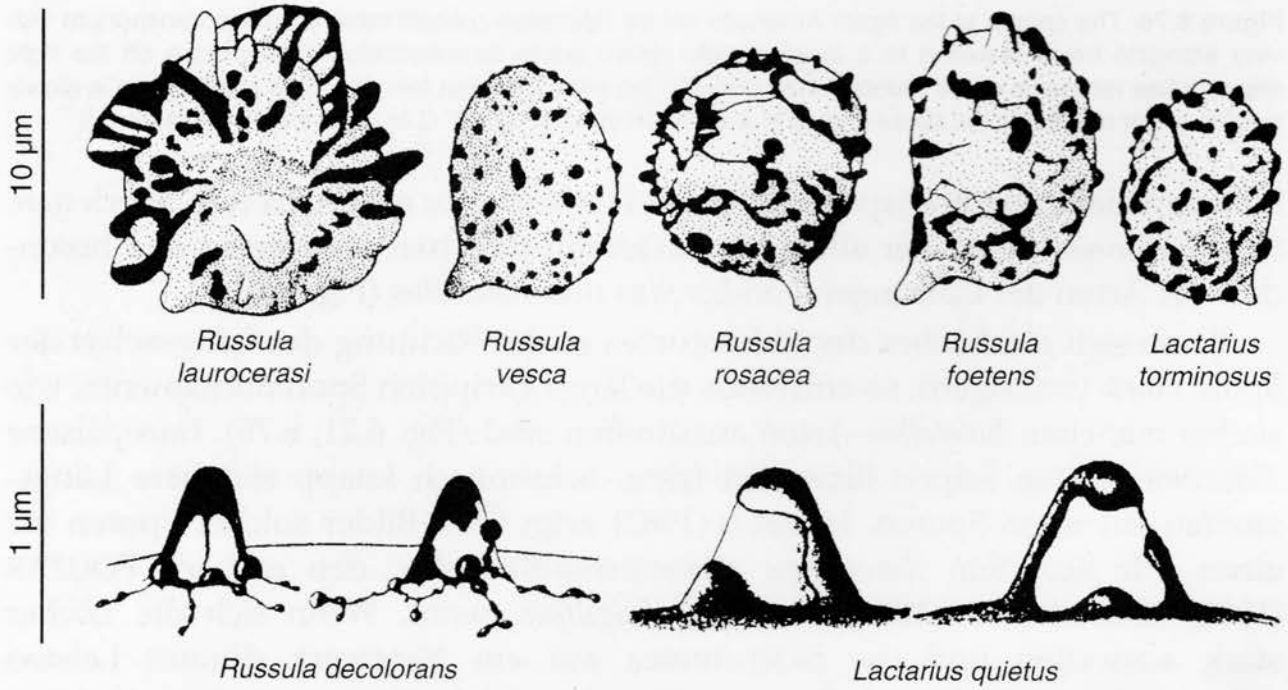
Wenn sich die Löcher der Sklerotunica in der Richtung der Längsachse der Spore stark verlängern, so entstehen die längs gerippten Sporenornamente, wie sie bei manchen *Boletellus*-Arten anzutreffen sind (Fig. 6.21, 6.76). Europäische *Xerocomus*-Arten zeigen bisweilen feine, lichtoptisch knapp sichtbare Längsstreifen auf ihren Sporen. HÜBSCH (1982) zeigt SEM-Bilder solcher Sporen für einen Pilz aus dem *Xerocomus chrysenteron*-Komplex, den er nach POUZAR (1981) und MARTIN (1894) *Xerocomus fragilipes* nennt. Wenn sich die Löcher stark ausweiten und die Sklerotunica auf ein Netzwerk dünner Leisten reduziert ist, so finden wir Sporen mit grob netziger Ornamentation, wie etwa bei *Boletellus retisporus* (Fig. 6.21) und *Strobilomyces floccopus.*

In ihrem Aussehen im TEM und ihrer Chemoresistenz gleicht die reife Sklerotunica einem Tegument des Eusporiums. Dies ist ein Beispiel, wie auch das Myxosporium zum Aufbau einer harten, resistenten Sporenwand beitragen kann. Damit leitet die Sklerotunica zum Tectum über, das durch erhöhte Transparenz und seinen dauernd scholligen Bau charakterisiert ist.

h) Myxosporium transparent, heterogen, in Lauge langsam löslich: Das Tectum

Die Warzen der Russulaceensporen bestehen aus einer farblosen und inamyloiden, harten Grundmasse und einer darüber liegenden, amyloiden, dünnen und diskontinuierlichen Gallertschicht. Die Grundmasse wird Fundamentalornamentation genannt (JOSSERAND 1940). Sie widersteht einer Behandlung mit 3-5% KOH bei 60-70° C während 1-2 Stunden; aber bei höheren Temperaturen und längerer Behandlung schwillt sie und löst sich langsam auf. Die amyloide Gallertschicht hingegen löst sich rasch in warmer Lauge auf und gibt die Grundmasse frei. Über der amyloiden Gallertschicht hat LOCQUIN (1946) bei jungen Sporen eine feine Haut beschrieben, die später mit Hilfe des Elektronenmikroskopes bestätigt wurde.

Die harte, inamyloide Fundamentalornamentation erscheint im TEM aus elektronentransparenten Schollen zusammengesetzt, und die amyloide Gallertschicht erscheint vollständig elektronenopak (schwarz). Die transparente Masse ist nicht auf die Warzen der Sporenwand beschränkt, sondern überzieht das Eusporium mehr oder weniger vollständig wie eine Schale oder ein Dach und wurde deshalb **Tectum** genannt (CLÉMENÇON 1970). Die amyloide Gallertschicht befindet sich zwischen dem Tectum und dem Sporothecium und wurde

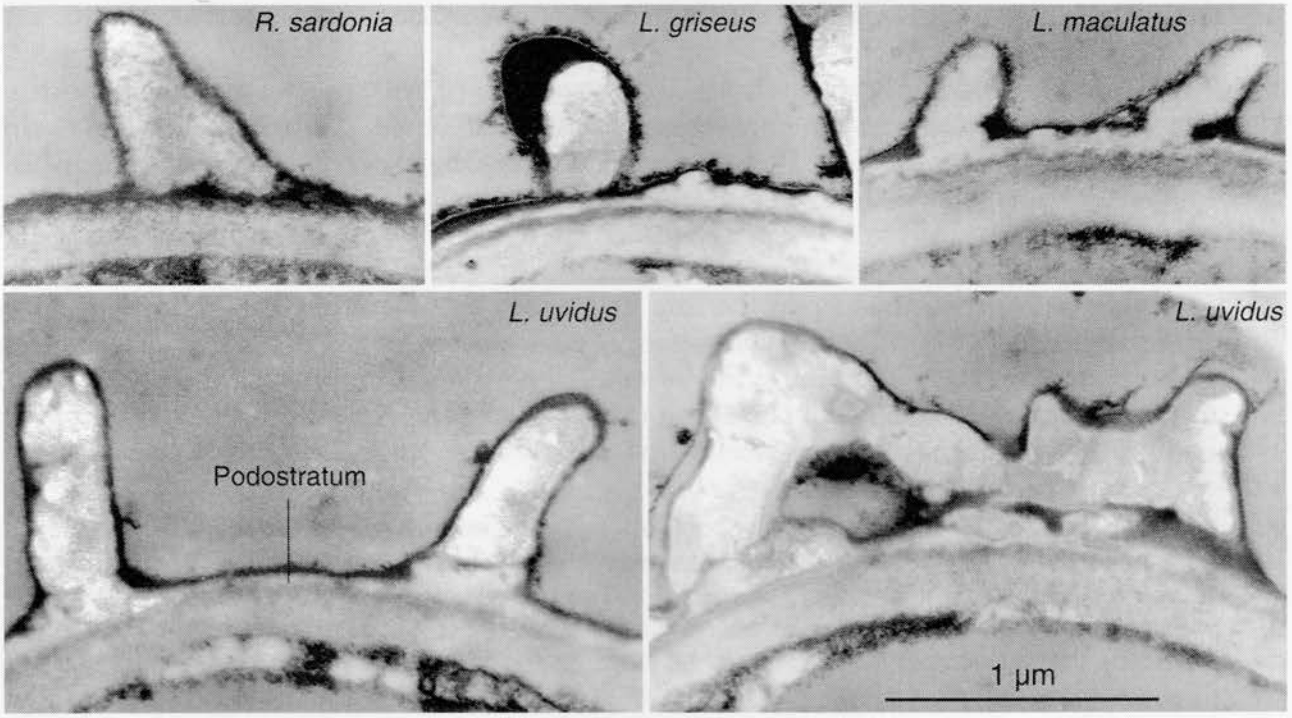


Figur 6.77: Erscheinungsbild des inamyloiden Tectums (Fundamentalornamentation) und des amyloiden Interstratums (schwarz) einiger Russulaceensporen im Lichtmikroskop, in Melzers Lösung beobachtet. Das Interstratum bedeckt die Warzen des Tectums sehr oft nur unvollständig. Nach Perreau-Bertrand 1967, Malençon 1931 und Josserand 1940, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.77: The inamyloid tectum (fundamental ornamentation) and the amyloid interstratum (black) of some Russulaceae as observed in Melzer's solution with the light microscope. Many warts are incompletely covered by the gelatinous interstratum.

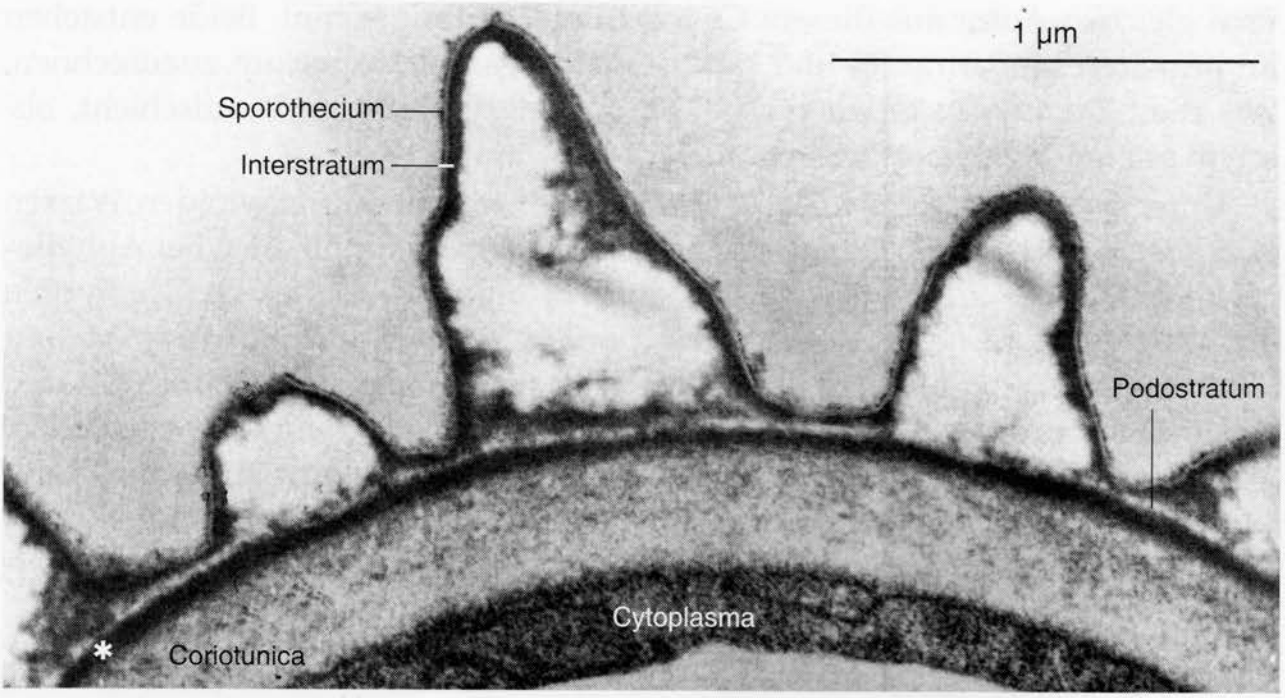
vom gleichen Autor aus diesem Grund **Interstratum** genannt. Beide entstehen im primären Mucostratum und sind deshalb dem Myxosporium zuzurechnen. Wie die Sklerotunica ist auch das Tectum eine vollwertige Wandschicht, obschon es zum Myxosporium gehört.

Unter den Hymenomyceten kommen Sporenwände mit amyloiden Warzen und Kreten noch bei verschiedenen andern Blätterpilzen und auch bei Aphyllophorales vor, doch zeigen nicht alle die Russulaceen-Architektur. Die Sporen der Gattungen *Melanoleuca* und *Leucopaxillus* (Blätterpilze), *Clavicorona* und *Aleurodiscus* (Aphyllophorales) haben nur oberflächliche Ähnlichkeit mit den Russulaceensporen. Der Feinbau ihres Myxosporiums ist deutlich verschieden. Der einzige bis heute bekannt gewordene Hymenomycet ausserhalb der Russulaceen mit einer vergleichbaren Sporenwandarchitektur ist der Porling *Bondarzewia montana*, dessen Tectumwarzen jedoch vollständig vom Interstratum bedeckt sind (Fig. 6.79)



Figur 6.78: Scholliges Tectum und schwarzes Interstratum der Blätterpilze *Russula sardonia, Lactarius griseus, L. maculatus* und *L. uvidus*. Das Eusporium ist überall eine einfache Coriotunica. Das Cytoplasma ist auf einen dünnen Belag unter der Coriotunica beschränkt. Die beiden unteren Bilder zeigen links zwei Kreten im Querschnitt, rechts eine Krete im Längsschnitt. Die Sporothecien von *L. maculatus* und *L. uvidus* sind stellenweise vom Interstratum abgehoben. *L. griseus* zeigt das Endosporothecium und das Ektosporothecium besonders schön. – Permanganat, Uranylazetat und Bleizitrat.

Figure 6.78: Lumpy tectum and black interstratum of the gill fungi *Russula sardonia, Lactarius griseus, L. maculatus* and *L. uvidus*. The eusporium of all those spores is a simple coriotunica. The cytoplasm is reduced to a thin layer beneath the corium. The lower left picture shows two ridges in cross section, the lower right photograph shows a ridge in a longitudinal section. The sporothecia of *L. maculatus* and *L. uvidus* are locally detached from the interstratum. *L. griseus* shows the ectosporothecium and the endosporothecium very nicely. – Permanganate, uranyl acetate and lead citrate.



Figur 6.79: Sporenwand des Porlings *Bondarzewia montana*. Die Warzen sind aus einem elektronentransparenten, schollig zusammengesetzten Tectum aufgebaut, das von Keller (1974) ein Trachystratum genannt wird. Das Podostratum verbindet die Warzenbasen, wenn auch bisweilen das elektronenopake (schwarze), amyloide Interstratum stellenweise zwischen dem Tectum und dem Podostratum angetroffen werden kann, wie dies unter der grossen Warze der Bildmitte der Fall ist. Das Sporothecium überzieht alle Strukturen lückenlos und ist klar in ein Ektosporothecium und ein Endosporothecium gegliedert. Die mit * gekennzeichnete, dunkle Schicht ist entweder ein residuelles Mucostratum oder eine mit dunkler Substanz besonders stark gesättigte Zone der Coriotunica. Sie ist eine Übergangszone zwischen Eusporium und Myxosporium und wird von Keller (1974) mit einer Tunica identifiziert. Dem Eusporium fehlt ein Corium. – Permanganat, Uranylazetat und Bleizitrat. – Nach Keller 1974, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.79: Spore wall structure of the polypore fungus *Bondarzewia montana*. The warts are composed of the electron transparent tectum of lumpy appearance (called trachystratum by Keller 1974) covered by the electron opaque (black) and amyloid interstratum. The podostratum connects the bases of the warts although the interstratum may be seen occasionally between the podostratum and the tectum, as exemplified by the big wart in the middle of the photograph. The sporothecium covers all structures without any interruption and is clearly divided into an ectosporothecium and an endosporothecium. The dark layer marked by an * may be residual mucostratum or an outer zone of the coriotunica especially rich in dark matter. It is an intermediate zone between eusporium and myxosporium and was called tunica by Keller 1974. There is no corium. – Permanganate, uranyl acetate and lead citrate.

i) Unklassierte Myxosporien weiterer Bauarten

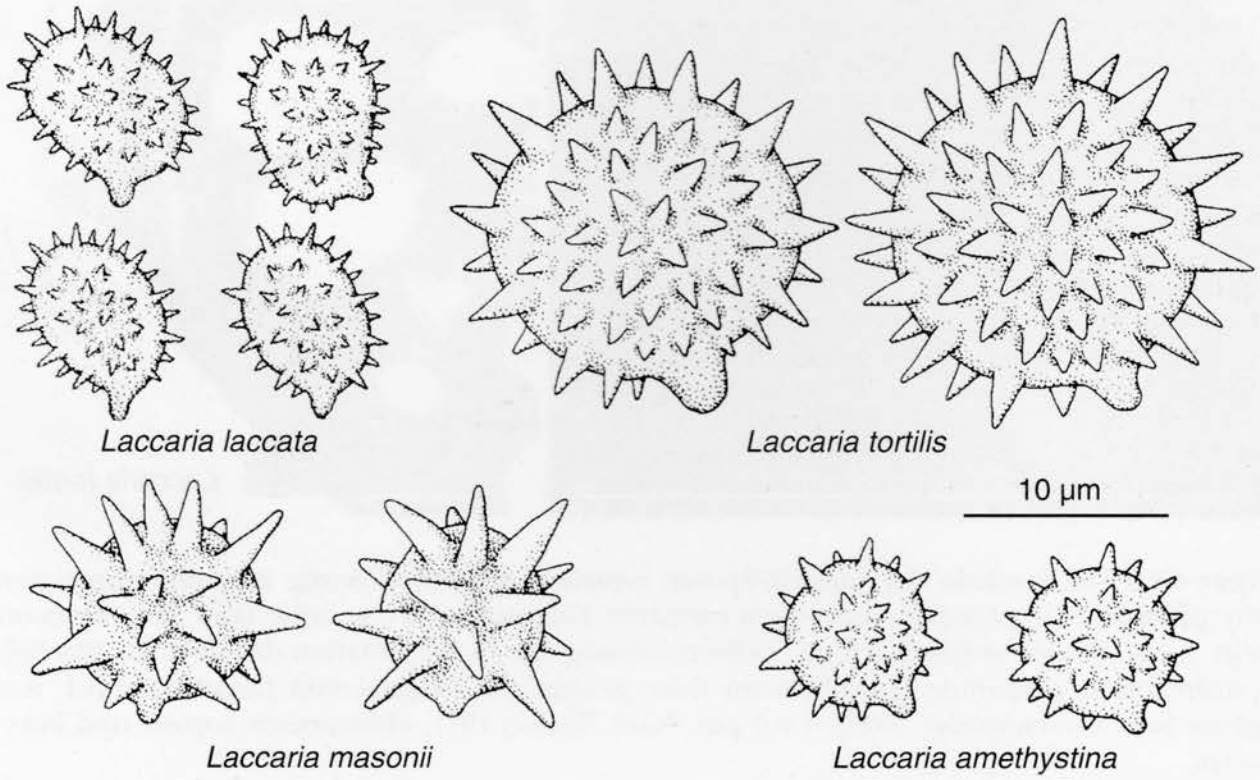
Die bisher beschriebenen Sporenwandarchitekturen umfassen nicht alle bis heute bekannt gewordenen Strukturen, für die auch noch keine eigene Bezeichnungen aufgestellt worden sind. Da zudem viele Sporen noch nicht untersucht worden sind, ist unsere Kenntnis der Sporenwände noch recht unvollkommen. Wir müssen uns deshalb begnügen, hier einige nicht klassierte Sporenwandtypen zu beschreiben, ohne neue Termini einzuführen und ohne Vollständigkeit anstreben zu können.

Einige Blätterpilze und Röhrlinge mit unklassierten Myxosporien

Laccaria — Die Sporen der meisten *Laccaria*-Arten sind von konischen, inamyloiden, acyanophilen aber stark orthochromatischen Stacheln bedeckt, die sich mit Kongorot und Sudan IV (in Lactophenol) nicht färben lassen und die mit Chlorzinkjod keine Reaktion geben. In warmer Kalilauge sind sie rasch löslich.

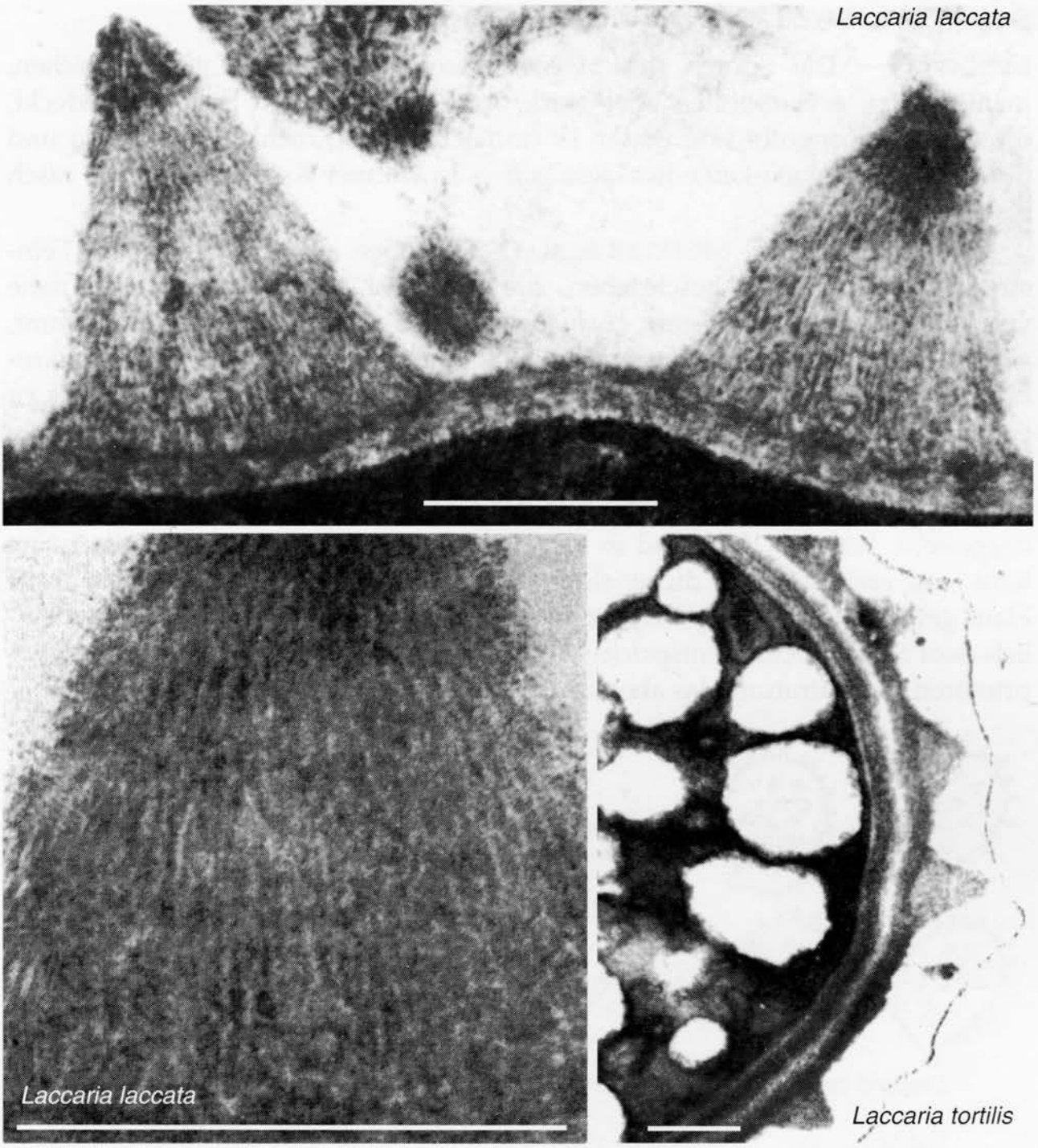
BESSON (1971) und MUELLER & al. (1993) haben eine mikrofibrilläre Feinstruktur der Stacheln beschrieben, die auch bei den phylogenetisch nahe verwandten Gasteromyceten *Hydnangium* und *Podohydnangium* vorkommt, aber sonst noch von keinem andern Pilz bekannt geworden ist. Die Mikrofibrillen sind nur etwa 0,01 µm dick und wie die Haare eines spitzen Pinsels zu einem konischen Bündel zusammengefügt (Fig. 6.81).

Lichtoptisch und auch in den meisten elektronenoptischen Bildern stehen die Stacheln frei und unbedeckt auf der Sporenwand, wie in der Figur 6.80 dargestellt. BESSON (1971, und in KÜHNER 1980: 519) hat aber wiederholt eine feine, nur etwa 0,02 µm dicke, elektronenopake, über die Stacheln gespannte Haut gefunden, die sie "périspore mucilagineuse" nennt und die wahrscheinlich dem Sporothecium entspricht (Fig. 6.81). Die Stacheln entstehen aus einem primären Mucostratum, das aber samt dem Sporothecium bald verschwindet.



Figur 6.80: Die Sporen der Blätterpilze der Gattung *Laccaria* tragen konische Stacheln. Nach Mueller 1992, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.80: The spores of the agaric genus *Laccaria* are studded with inamyloid, acyanophilous, strongly orthochromatic, conical warts soluble in warm alkali. They cannot be stained with Congo red and Sudan IV (in Lactophenol) and they do not react with zinc chloride iodine solution.

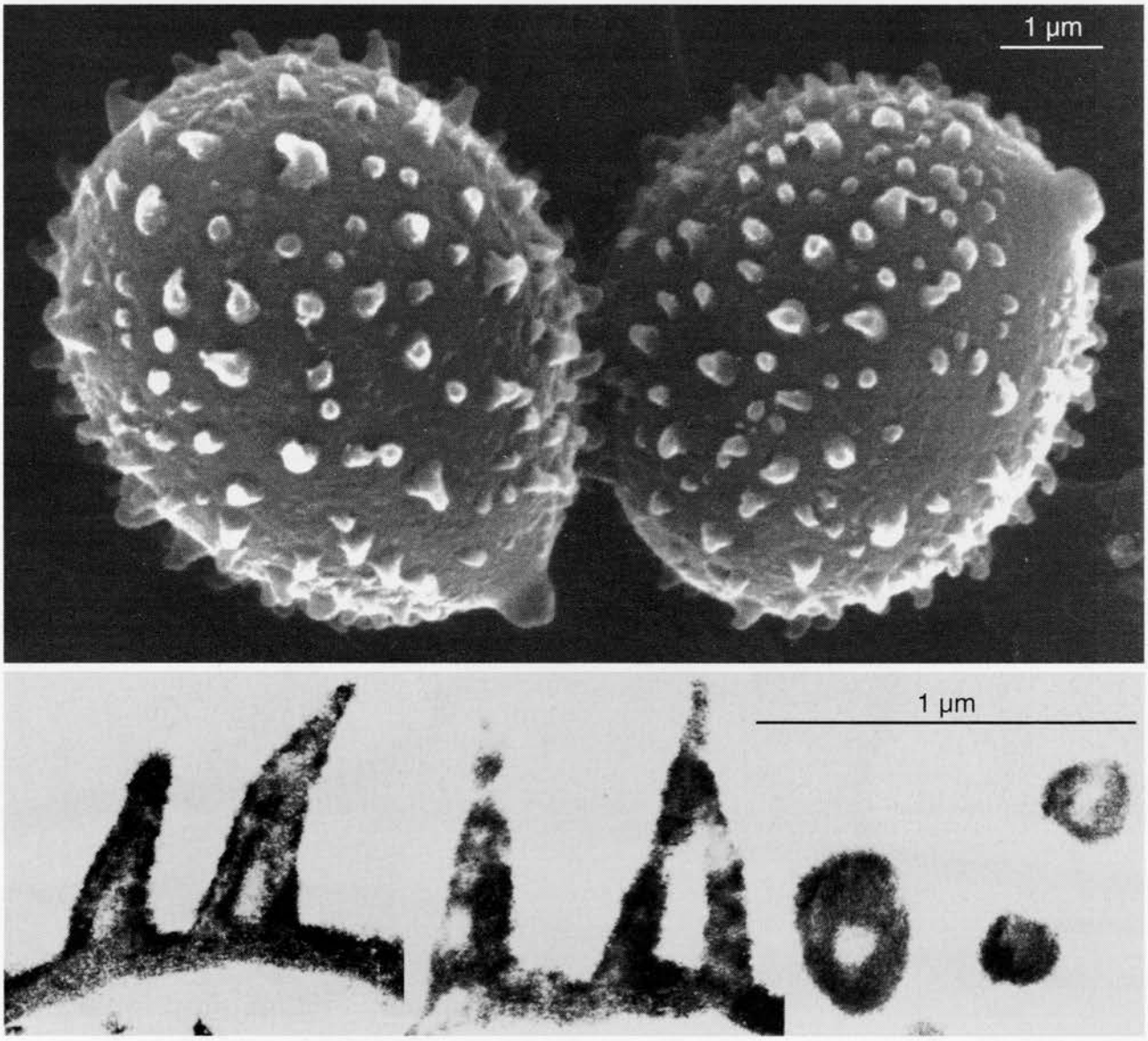


Figur 6.81: Die Stacheln der *Laccaria*-Sporen bestehen aus pinselförmig zusammengeneigten Mikrofibrillen. Sie entstehen aus einem primären Mucostratum, das unter dem Sporothecium liegt. Junge Sporen zeigen nach der Differenzierung der Ornamentation das über die Stachelspitzen locker gespannte Sporothecium (hier gezeigt am Beispiel von *Laccaria tortilis*), das jedoch bald verschwindet. Skala = 0,5 µm. Nach Besson 1971, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.81: The conical warts of *Laccaria* spores are built from converging microfibres only about 0.01 µm thick. They are arranged like the hairs of a pointed brush. The cones differentiate from a primary mucostratum covered by the sporothecium. Young spores still show the sporothecium loosely streched over the cones (here illustrated by *Laccaria tortilis*), but it soon disappears leaving the cones naked. The same or a very similar fine structure of the spore ornamentation is found in the phylogenetically closely related gasteromycetes *Hydnangium* und *Podohydnangium.* Scale bars = 0.5 µm.

Crepidotus — Die *Crepidotus*-Arten zeigen oft stachelige bis warzige Sporen. Die Warzen sind spitz, oben breit abgerundet oder tafelartig flach (CLÉMENÇON 1977). Sie entstehen aus einem primären Mucostratum, dessen Sporothecium bei *Crepidotus applanatus* erhalten bleibt. Sie sind in heisser Lauge löslich.

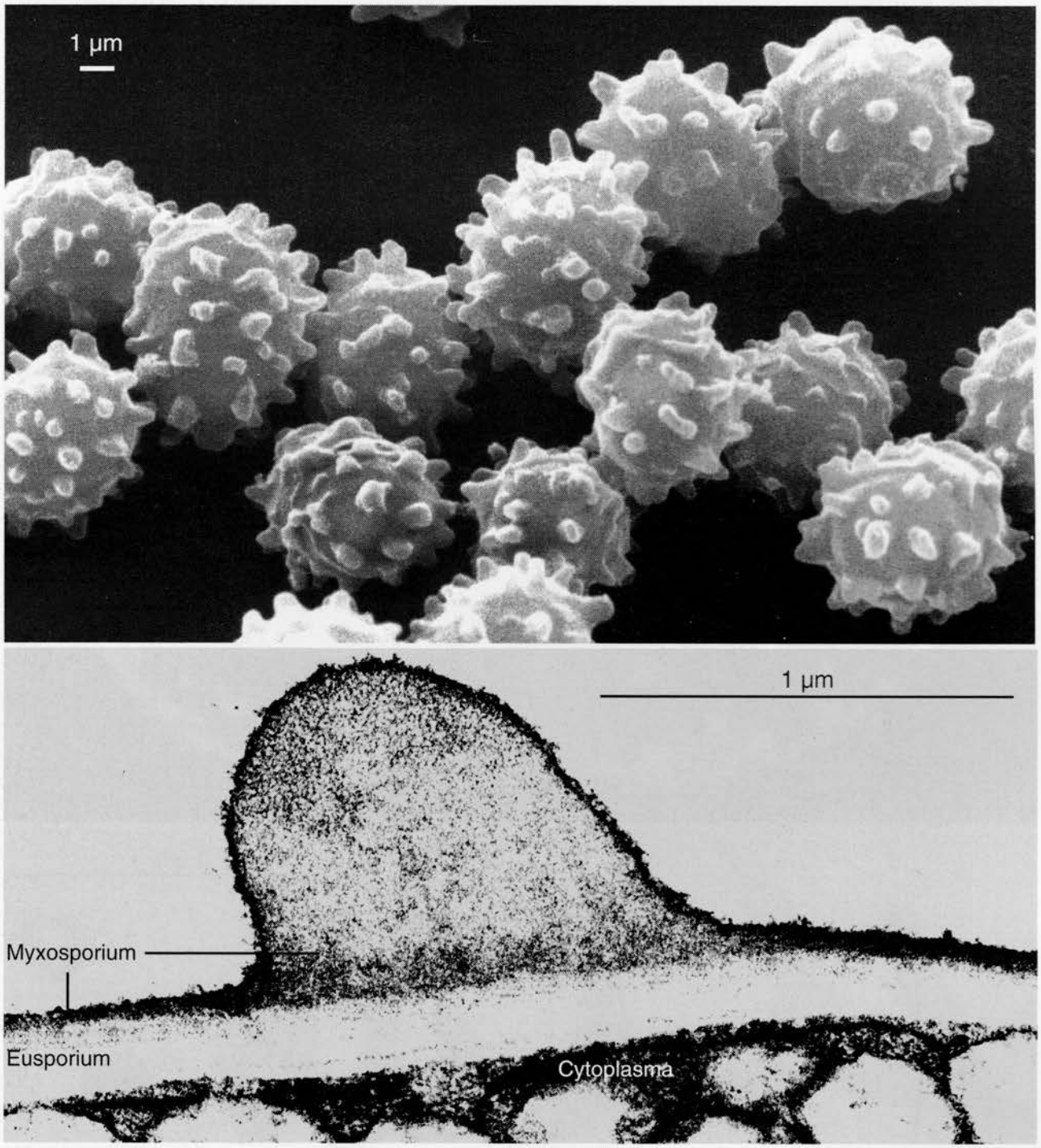
Die konischen Stacheln von *Crepidotus sphaerosporus* sind inamyloid und zeigen auch keine Reaktion mit Chlorzinkjod. Sie lassen sich weder mit Toluidinblau noch mit Kongorot, Trypanblau oder kalter, wohl aber mit heisser Baumwollblaulösung färben. Das Elektronenmikroskop zeigt, dass sie hohl sind. Ihre Masse ist heterogen elektronenopak wie die dünne myxosporiale Basalschicht, aus der sie aufsteigen.



Figur 6.82: Die myxosporialen Stacheln der Sporen von *Crepidotus sphaerosporus* sind hohl. Nach Clémençon 1977, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.82: The myxosporial spines of the spores of the gill fungus *Crepidotus sphaerosporus* are hollow. They arise from a basal layer of the same myxosporial appearance which also stains the same deep blue in hot cotton blue solution as the spines themselves. The spines are inamyloid and do not stain in zinc chloride iodine solution, in Congo red, toluidin blue, trypan blue and cold cotton blue.

Calocybe — Die Sporenwand der *Calocybe*-Arten ist stark cyanophil und meist von einem glatten Myxosporium bedeckt. Bei *Calocybe constricta* treten grosse myxosporiale, in warmer Lauge lösliche, cyanophile, inamyloide, metachromatische, von einer heterogenen Substanz gefüllte Warzen auf.



Figur 6.83: Die abgerundeten, vollen Warzen der Sporen von *Calocybe constricta* bestehen aus einem heterogenen Myxosporium und einer dichteren Aussenschicht. Das Eusporium ist fast homogen elektronentransparent.

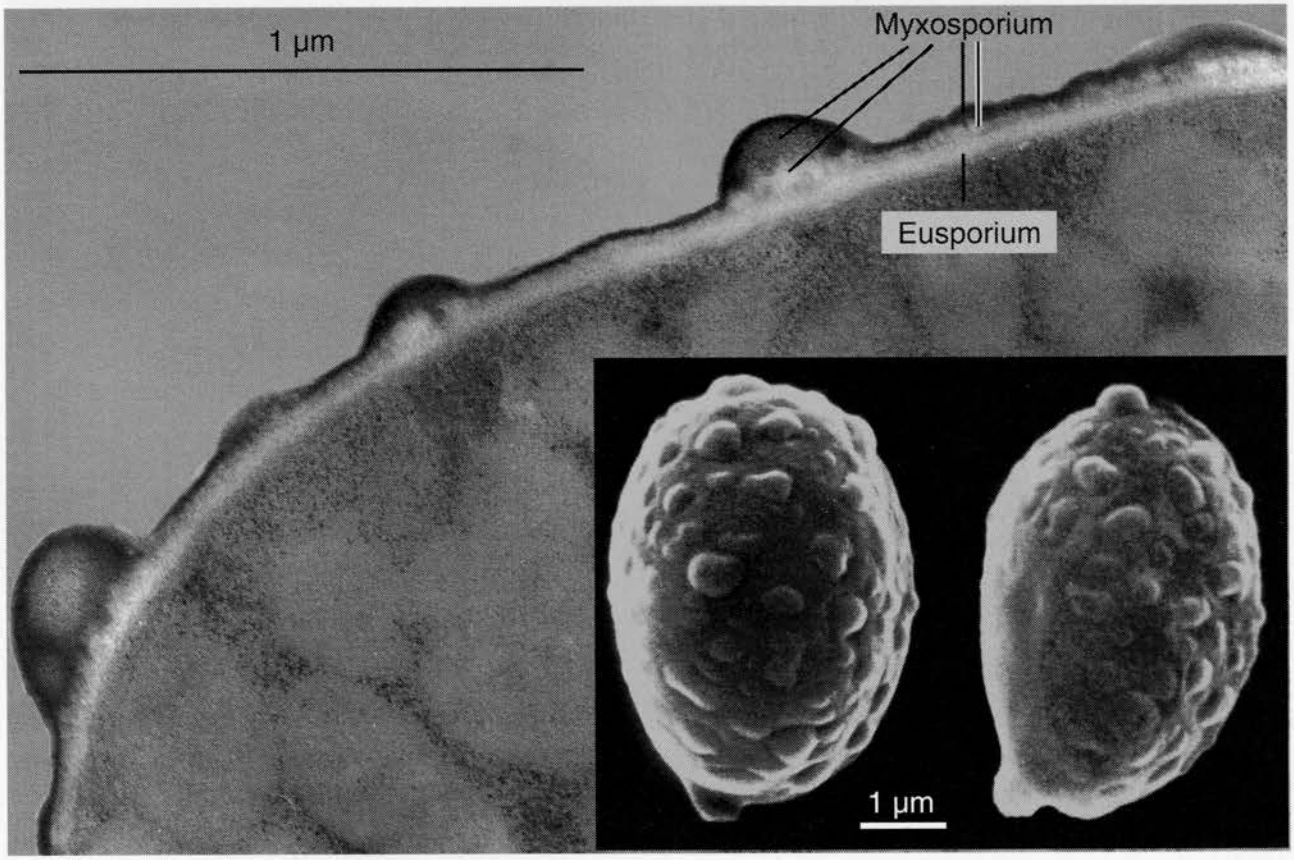
Figure 6.83: The rounded, solid warts of *Calocybe constricta* are filled with a heterogeneous, electron-opaque myxosporial mass covered with a thin sheet of dense, dark material probably derived from the sporothecium. The eusporium is almost homogeneous and electron transparent. The wall and the warts are inamyloid, metachromatic and strongly cyanophilic.

Lepista — Die Blätterpilze der Gattung *Lepista* besitzen rosabraunes Sporenpulver und Sporen mit abgerundeten Warzen. Diese sind inamyloid und stark cyanophil; sie färben sich weder mit Toluidinblau noch mit Kongorot und bleiben auch in Chlorzinkjod farblos. In heisser Kalilauge oder auch in heissem Ammoniak lösen sie sich auf.

Die Sporenwandarchitektur von *Lepista luscina* (als *L. panaeolus*), *L. irina* und *L. inversa* wurde von BESSON (1970b) beschrieben, die von *L. sordida* ist in der Fig. 6. 84 dargestellt.

Das Elektronenmikroskop zeigt ein dünnes, elektronentransparentes Eusporium, bedeckt von einem sehr dünnen, elektronenopaken Myxosporium. Dieses bildet die halbkugeligen bis unregelmässig geformten Warzen. Diese sind bei jungen Sporen erst homogen opak, bei reifen Sporen hingegen enthalten sie einen etwas weniger opaken Kern und gelegentlich einige elektronentransparente Schollen in ihrer Basis.

Das Sporothecium überzieht als sehr dünne, stark elektronenopake Oberflächenschicht sowohl die Warzen als auch das zwischen diesen liegende Myxosporium. In den meisten Schnitten ist es nicht sichtbar, da eine Differenzierung in Endo- und Ektosporothecium nicht festgestellt werden kann.



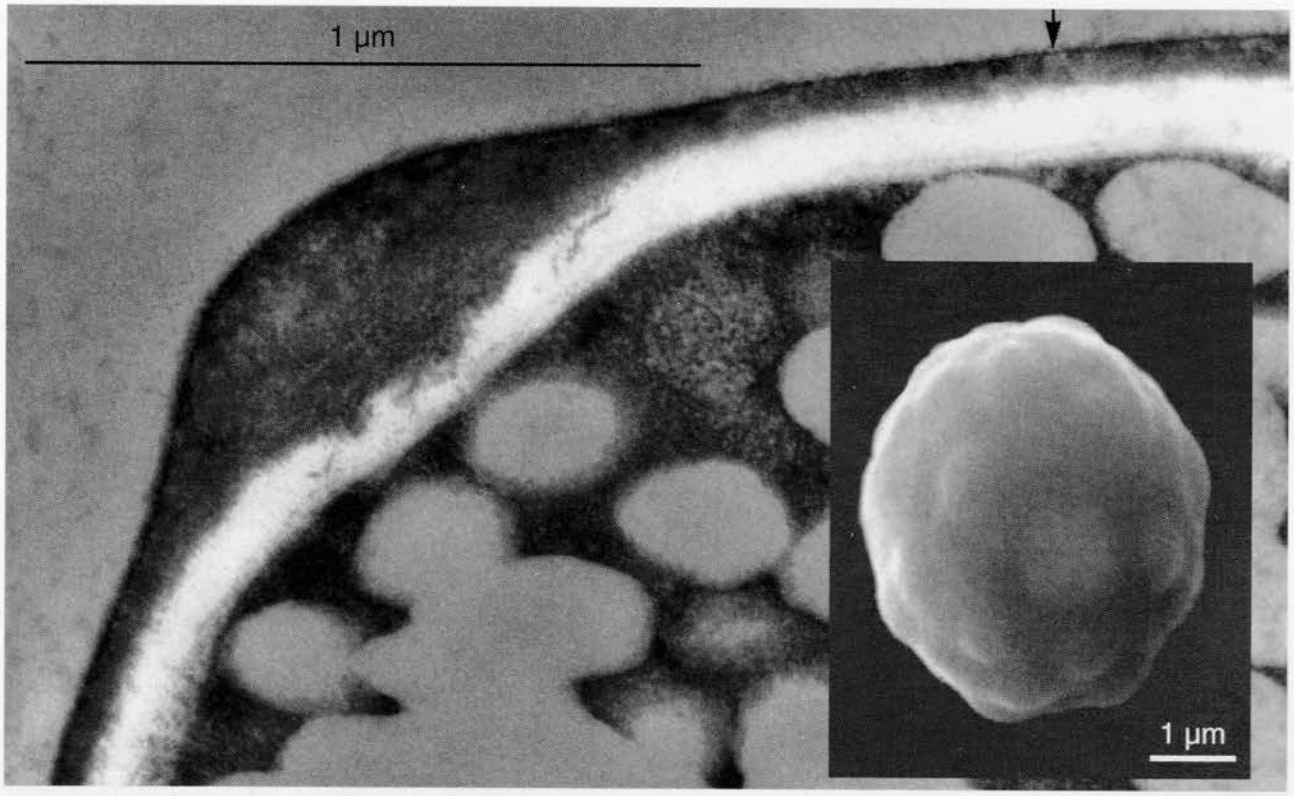
Figur 6.84: Sporenwand von *Lepista sordida* im Ultradünnschnitt und Rasterbild (Einsatz).

Figure 6.84: Spore wall structure of *Lepista sordida*, as seen in a ultrathin section and in the scanning electron microcope (inset). The core of the warts is harder and more transparent than the surface of the spore. Sometimes the base of the warts contains some electron transparent material. The warts are soluble in hot KOH, inamyloid and cyanophilic. The eusporium is very thin.

Lyophyllum ambustum — Die Basidiosporen der Gattung *Lyophyllum* sind durch ein stark cyanophiles und siderophiles, meist glattes Myxosporium gekennzeichnet (vg. S. 441, 442), das bei einigen wenigen Arten jedoch warzig sein kann. Bei *Lyophyllum ambustum* (= *L. carbonarium*, nicht *L. gibberosum*) nimmt die Sporenornamentation die Form flacher Kalotten an, die bereits im Lichtmikroskop gut sichtbar sind. Diese sind inamyloid, färben sich weder mit Toluidinblau noch mit Kongorot, aber gut mit Baumwollblau. Heisse Kalilauge löst sie auf. Das Eusporium ist stark metachromatisch.

Das Elektronenmikroskop zeigt ein elektronentransparentes Eusporium und ein leicht heterogenes, elektronenopakes Myxosporium. Die flachen Kalotten bestehen aus aufgelockertem Myxosporium, unter dem das Eusporium etwas verdünnt und verflacht aussieht und meist schollig strukturiert ist.

Das Myxosporium ist durchgehend von einer sehr dünnen, im TEM dunklen Differenzierung bedeckt, die vielleicht ein Sporothecium ist. Dieses besteht aus einer nur 0,002 µm dicken, schwarzen Basalschicht und einer nur wenig dickeren, etwas flockigen Aussenschicht. Ein transparentes Endosporothecium fehlt.

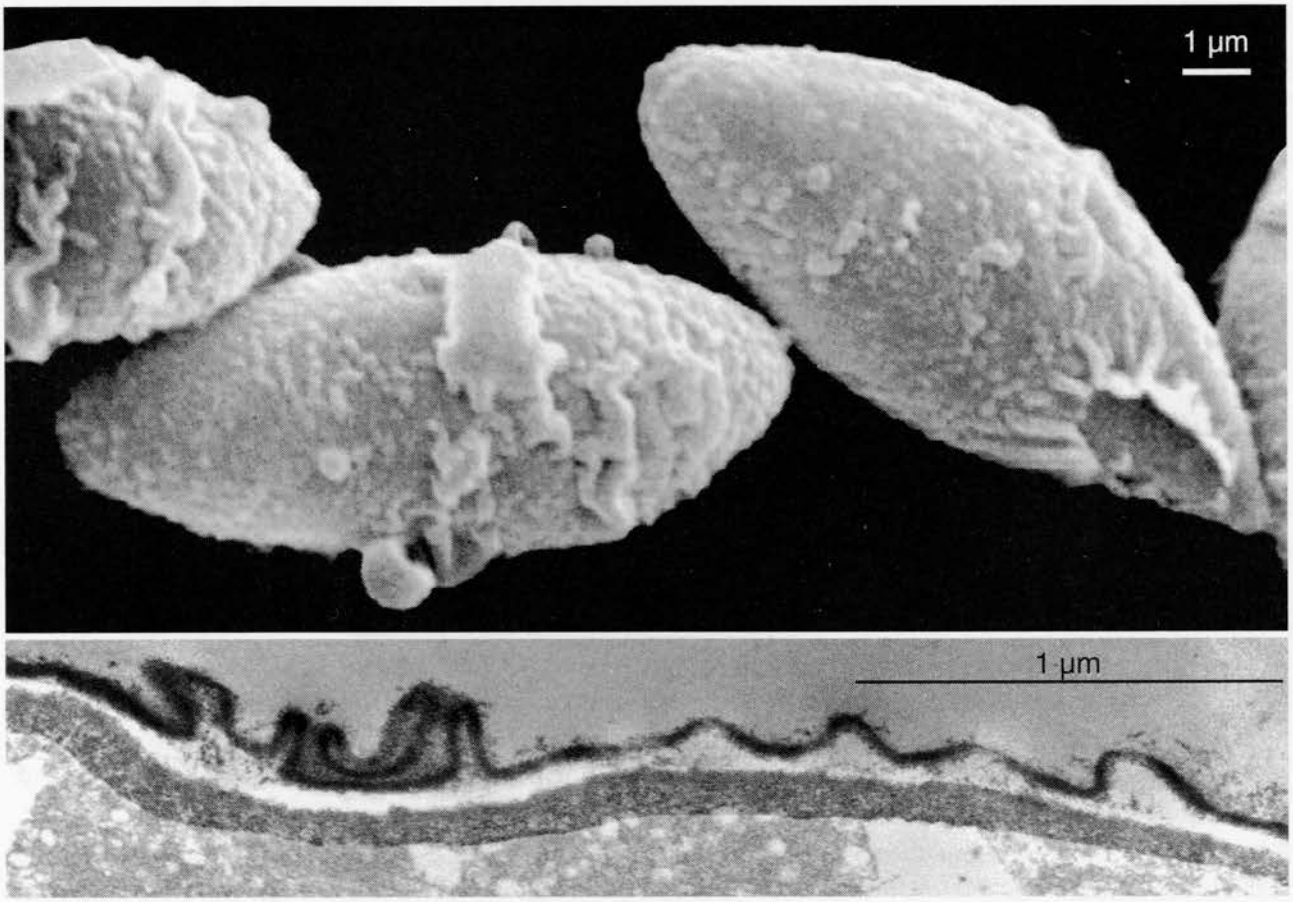


Figur 6.85: Sporenwand von *Lyophyllum ambustum*. Die dunkle Aussenschicht ist vielleicht ein Sporothecium (Pfeil). Das Cytoplasma hat sich leicht von der Sporenwand abgehoben.

Figure 6.85: Spore wall architecture of *Lyophyllum ambustum (= L. carbonarium*, not *L. gibberosum)*. The electron transparent, strongly metachromatic eusporium is covered by the electron opaque myxosporium and a thin, dark layer probably representing a sporothecium (**arrow**). The rather low myxosporial protuberances consist of less transparent, somewhat spongy myxosporium easily dissolved in hot KOH. They are inamyloid and strongly cyanophilous, but they do not stain with Congo red or with toluidine blue. The eusporium beneath the flat warts is thinner than between the warts and shows a lumpy appearance. The cytoplasm has slightly shrunken away from the spore wall.

Phaeolepiota aurea — Die Sporen dieser Art sehen im Lichtmikroskop glatt aus, nur ganz vereinzelt bemerkt man kleine Körnchen auf der Oberfläche, und diese werden meist als Fremdkörper betrachtet. Die von HEIM (1931: 52) und HORAK (1968: 447) veröffentlichten Zeichnungen der Sporenornamente stellen diese im Verhältnis zu den meisten *Phaeolepiota*-Sporen überdeutlich und allzu regelmässig dar. Heisse Kalilauge verändert das Myxosporium, löst es aber nicht völlig auf. Stellenweise werden auf der Sporenoberfläche farblose Blasen sichtbar, die der lokal abgelösten Aussenschicht des Myxosporiums entsprechen. Eusporium und Myxosporium sind inamyloid und färben sich nur schwach mit Kongorot. Beide Tegumente färben sich schwach blau mit Toluidinblau und Baumwollblau, stärker nach Erhitzen.

Das Eusporium besteht aus zwei dünnen Schichten. Die innere, heterogene und mässig elektronentransparente Schicht trägt eine transparente, ungleichmässig dicke Schicht. Darüber liegt ein vielfach gefaltetes und blasiges, dunkles Myxosporium, dessen Falten und Blasen von einer sehr lockeren, vielleicht gallertigen Masse gefüllt sind. Die supra-apkikuläre Depression zeigt ein myxosporiumfreies, lichtoptisch nicht feststellbares Plage.



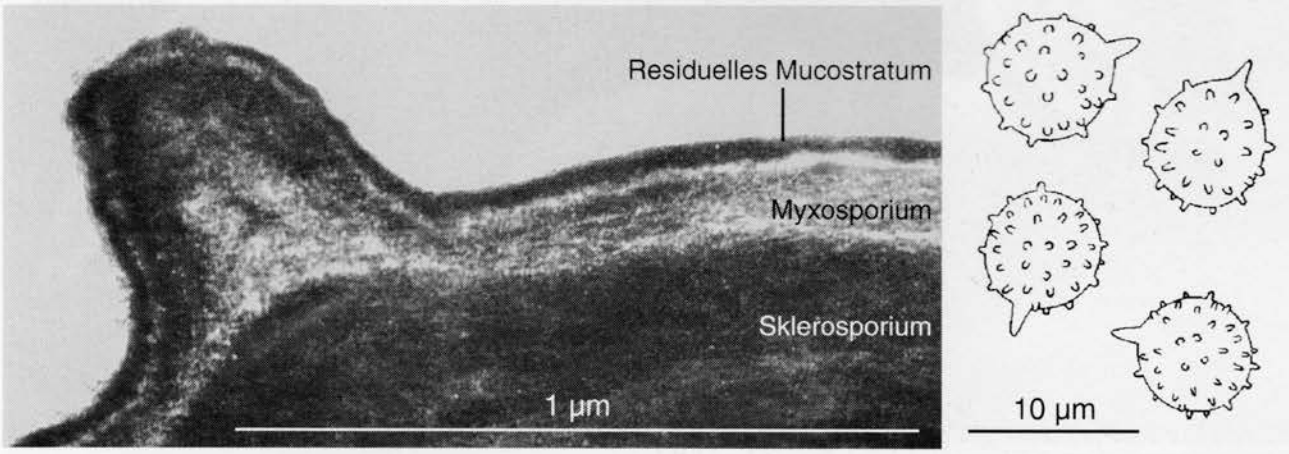
Figur 6.86: Sporenwandstruktur von *Phaeolepiota aurea*.

Figure 6.86: Spore wall architecture of *Phaeolepiota aurea*. The ornamentation is almost invisible in the light microscope. It does not dissolve in hot KOH, but it detaches locally and forms blisters. The two-layered eusporium and the folded myxosporium are inamyloid, weakly cyanophilous and orthochromatic, but do not stain noticeably in Congo red. The supra-apicular depression shows a myxosporium-free plage.

Rhodotus palmatus — Dieser eigenartige und seltene Blätterpilze besitzt kugelige, blass braunrosa gefärbte, mit isolierten, kurzen Warzen besetzte Sporen. Baumwollblau färbt die Warzen stark, die Wand schwach blau. Toluidinblau färbt die Wand und die Warzen kräftig orthochromatisch, in konzentrierteren Lösungen auch leicht metachromatisch. Die Wand und die Warzen färben sich mit Kongorot gleichmässig orangerot. Sowohl die Wand als auch die Warzen sind inamyloid und bleiben auch in Chlorzinkjod ungefärbt.

Die Warzen widerstehen einem Aufenthalt von einige Minuten in 10%iger, heisser Kalilauge. Nach dieser Behandlung kann die Wand stark mit Kongorot angefärbt werden, während die Warzen farblos bleiben. Nach stundenlangem Aufenthalt in heisser Kalilauge trennt sich das Myxosporium bisweilen vom Sklerosporium ab und liegt in Quetschpräparaten oft als stachelige Haut neben der glatten Spore. Schliesslich wird es aufgelöst.

Die Spore ist gleichmässig und lückenlos von einem nur etwa 0,04 µm dicken, opaken, residuellen Mucostratum überzogen, das in Kalilauge gut löslich ist. Darunter liegt eine sehr dünne, elektronentransparente Schicht. Das etwas weniger helle Myxosporium ist stark mit einer elektronenopaken, wahrscheinlich vom primären Mucostratum stammenden Substanz durchzogen und bildet die Warzen. Diese sind besonders reich an dunkler Masse. Das dicke Sklerosporium ist auffallend elektronenopak und fast homogen. Trotz seines hohen Gehaltes an dunkler Substanz ist es in heisser Lauge unlöslich.



Figur 6.87: Sporenwandstruktur von *Rhodotus palmatus*. Das opake Sklerosporium ist von einem heterogenen, die Warzen bildenden Myxosporium bedeckt. Eine dünne, elektronentransparente Schicht überzieht lückenlos die Wand und die Warzen und trägt aussen ein dünnes residuelles Mucostratum. Nach Besson 1969 und Horak 1968, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 6.87: Structure of the sporewall of the pink spored agaric *Rhodotus palmatus*. The warts and the wall are weakly cyanophilic and stain orthochromatically to slightly metachromatically in toluidine blue, but they are inamyloid and remain colourless in Schulzer's reagent. The entire spore is covered by the residual myxosporium laying on a thin, electron transparent layer. The myxosporium is heterogeneous and forms the warts; the sclerosporium is almost homogeneously opaque. Hot alkali (10% KOH, 120° C during 2-3 h) first separates the myxosporium from the sclerosporium and finally dissolves it, but leaves the sclerosporium intact. After a short alkali treatment the sclerosporium stains deeply with Congo red, but the warts and the myxosporium remain unstained.

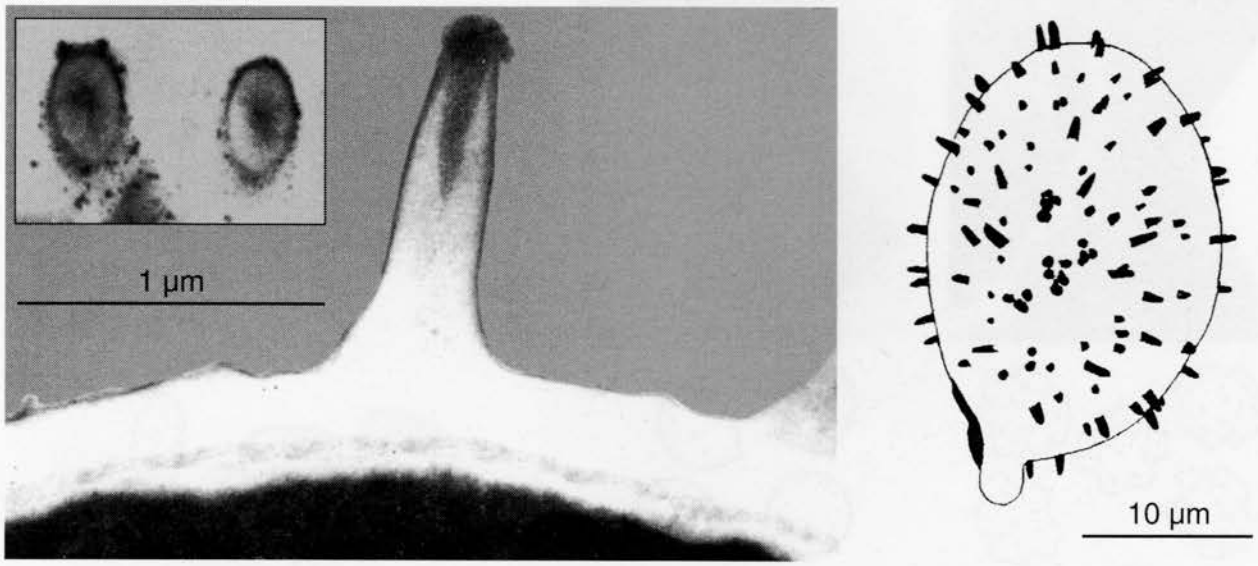
Einige Aphyllophorales und Boletales mit unklassierten Myxosporien

Aleurodiscus wakefieldiae — Dieser kleine, scheibenförmige, auf Laubholz wachsende Pilz zeigt grosse, fast farblose, dünnwandige, mit langen Stacheln besetzte Sporen (BOIDIN & BELLER 1966). Die Stacheln sind von der Basis bis zur Spitze stark amyloid, aber nur die Stachelspitzen sind stark cyanophil. Der Rest der Sporenwand ist acyanophil und inamyloid. Cyanophilie und Amyloidität sind also nicht korreliert, was auch bei *Melanoleuca*-Sporen beobachtet werden kann (BESSON 1970).

Das Elektronenmikroskop zeigt ein fast homogenes, elektronentransparentes Sklerosporium, das nur im unteren Viertel einige undeutliche, dunklere Einlagerungen zeigt (BESSON 1970). Die Stacheln werden vom Sklerosporium gebildet und sind in der oberen Hälfte umgekehrt konisch ausgehöhlt. Diese Höhle ist mit einer dunklen, wahrscheinlich stark cyanophilen Substanz gefüllt, die an der Stachelspitze kuppenförmig austritt.

Die ganze Spore mitsamt den Stacheln ist von einem sehr dünnen, dunklen Myxosporium eingehüllt, das an der Stachelspitze mit der austretenden Füllsubstanz nicht zusammenzufliessen scheint.

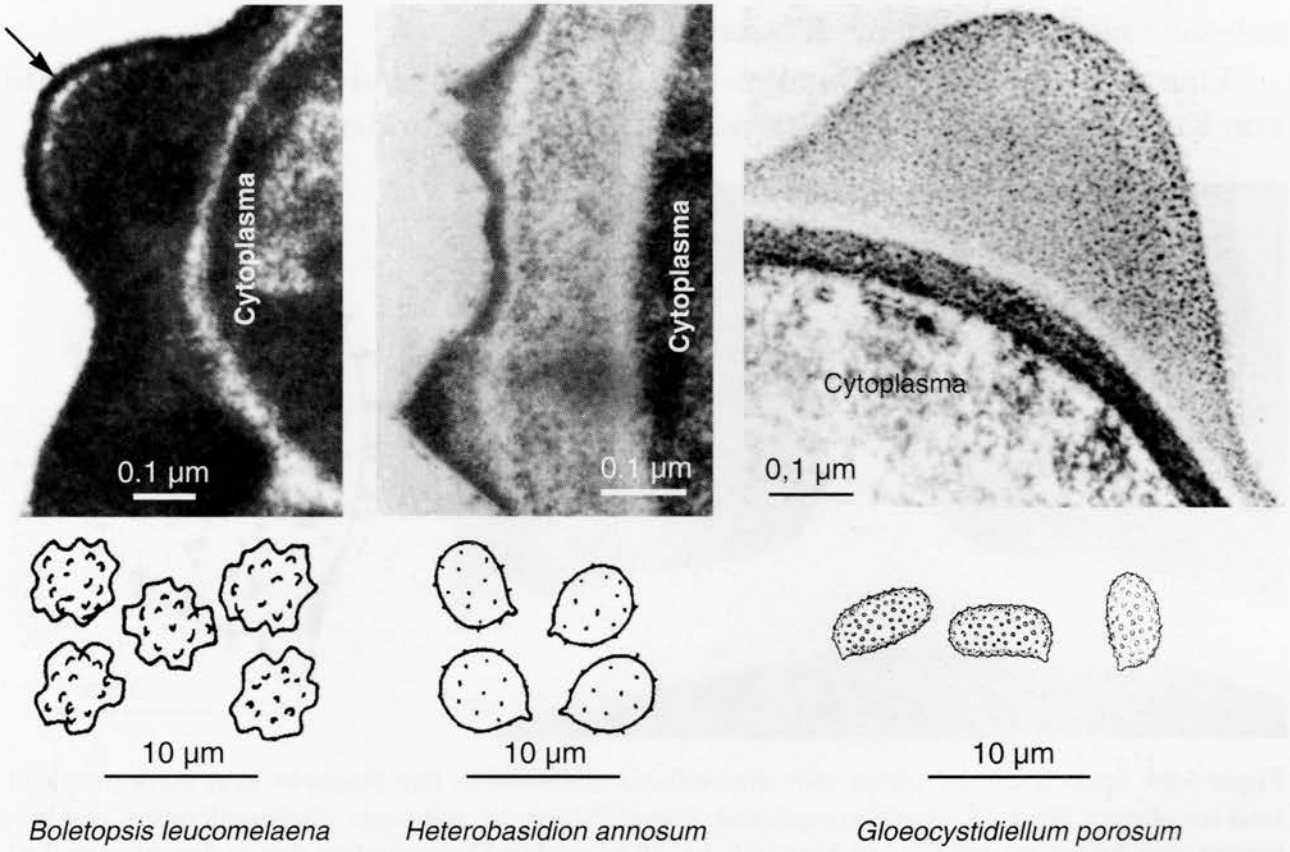
Eine sehr ähnliche Architektur der Sporenwand und der Stacheln wurde von KELLER (1974) auch bei *Aleurodiscus amorphus* gefunden.



Figur 6.88: Sporenwandstruktur von *Aleurodiscus wakefieldiae*. Die Stacheln sind stark amyloid und im oberen Drittel konisch ausgehöhlt. Die Höhlung ist mit einer überquellenden, elektronenopaken Substanz gefüllt. Im **Einsatzbild** sind schräge Querschnitte durch den oberen Teil von zwei Stacheln gezeigt. Nach Besson 1970 und Boidin & Beller 1966, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.88: Spore wall structure of the aphyllophoralean fungus *Aleurodiscus wakefieldiae*. The big, thin walled and colourless spore bears many conico-cylindrical, strongly amyloid spines. These are obconically hollow, but the cavity is filled with an overspilling, electron dense substance. The **inset** shows two spines in oblique cross section. The entire wall and the spines are covered by a very thin, dark myxosporium. The main wall consists of an electron transparent sclerosporium that also forms the basal part of the spines. This substance does not stain in cotton blue, but the spinal tips are cyanophilous.

Boletopsis, Heterobasidion und *Gloeocystidiellum* — Die Sporenwände dieser drei Aphyllophoralen sind farblos und inamyloid. In Baumwollblau erscheint nur die Aussenschicht der *Boletopsis*-Sporen schwach cyanophil, bei den beiden andern Gattungen ist die ganze Wand cyanophil (die Warzen lösen sich in Milchsäure auf oder werden lichtoptisch unsichtbar). In Toluidinblau färben sich die *Boletopsis*-Sporen orthochromatisch, die Sporenwände von *Heterobasidion* und *Gloeocystidiellum* hingegen metachromatisch. Die sehr feinen, lichtoptisch knapp erkennbaren Warzen dieser beiden Gattungen lösen sich in KOH auf. Sie werden vom Myxosporium gebildet. Bei *Boletopsis* ist das Sklerosporium äusserst dünn und elektronentransparent, und das auffallend dichte und dunkle Myxosporium ist von einer stellenweise abgelösten, sehr opaken, nur etwa 0,02 µm dicken Aussenschicht bedeckt, die von KELLER (1974) Tunica genannt wird (Pfeil). Bei *Heterobasidion* ist das Myxosporium viel dünner und liegt auf einem dicken und heterogenen Sklerosporium. Bei *Gloeocystidiellum* ist das Myxosporium auffallend heterogen strukturiert, während das Sklerosporium dünn und unregelmässig elektronenopak ist.

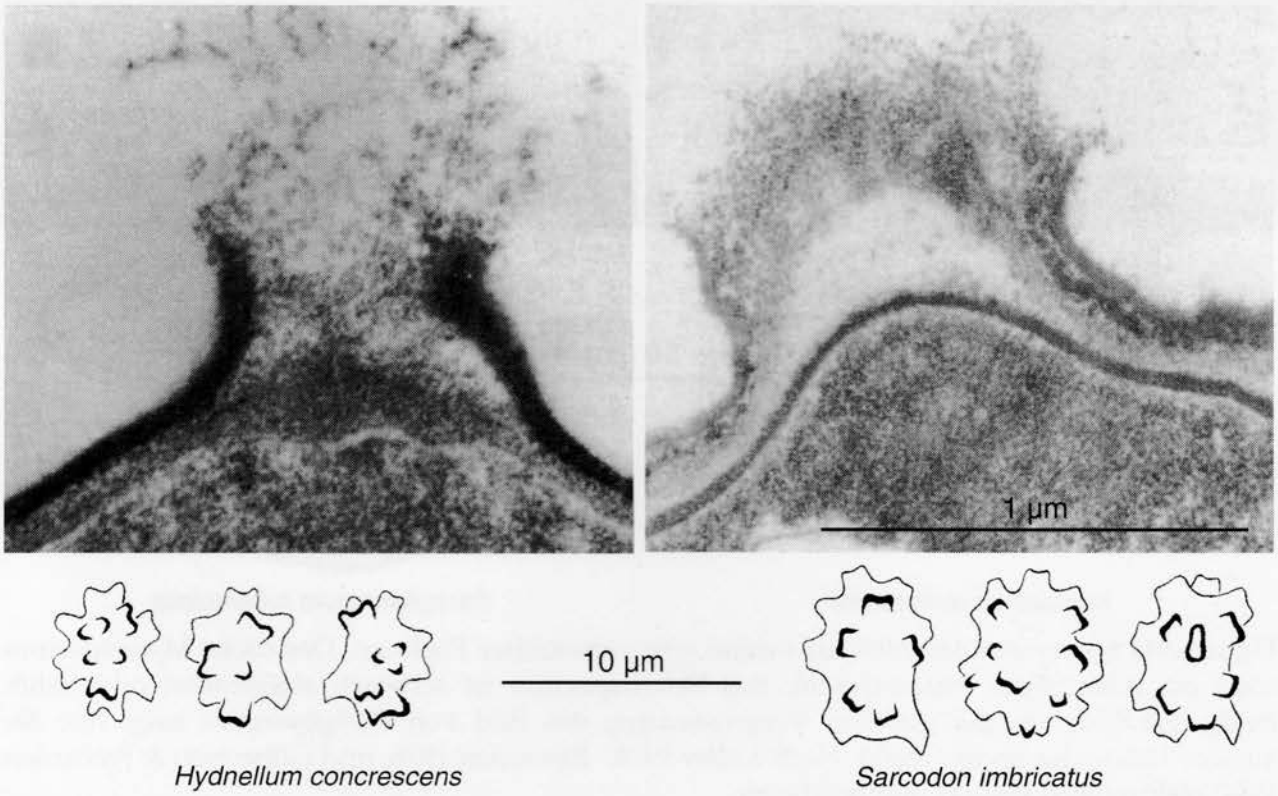


Figur 6.89: Wandstrukturen der warzigen Sporen dreier aphyllophoraler Pilze (die Sporen von *Boletopsis* haben zudem einen unregelmässig eckigen Umriss). Nach Keller 1974, Ryvarden & Gilbertson 1993, und Eriksson & Ryvarden 1975, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.89: Spore wall structures of three aphyllophoralean fungi with warty spores (the spores of *Boletopsis* are irregularly angular in addition to being warty). The warts are formed by the myxosporium. The spores of *Boletopsis* have only a very thin sclerosporium, and the thick, black myxosporium is covered by a thin, opaque, locally detached layer called tunica by Keller 1974 (arrow). The sclerosporium of *Heterobasidion* is thick and heterogeneous, the one of *Gloeocystidiellum* is thin and irregularly opaque.

Hydnellum und *Sarcodon* — Die Sporen dieser beiden Stachelings-Gattungen haben braune, stark eckige und zudem warzige, inamyloide Wände. In Baumwollblau erkennt man eine cyanophile Aussenschicht und cyanophile Warzen, während die Innenschicht der Sporenwand ungefärbt bleibt. Toluidinblau färbt die Warzen und die Innenschicht der Sporenwand blass metachromatisch, während die Aussenschicht farblos bleibt. Kongorot färbt weder die Wand noch die Warzen. Heisse Kalilauge löst die Warzen langsam auf, aber die eckige Form der Sporen bleibt erhalten.

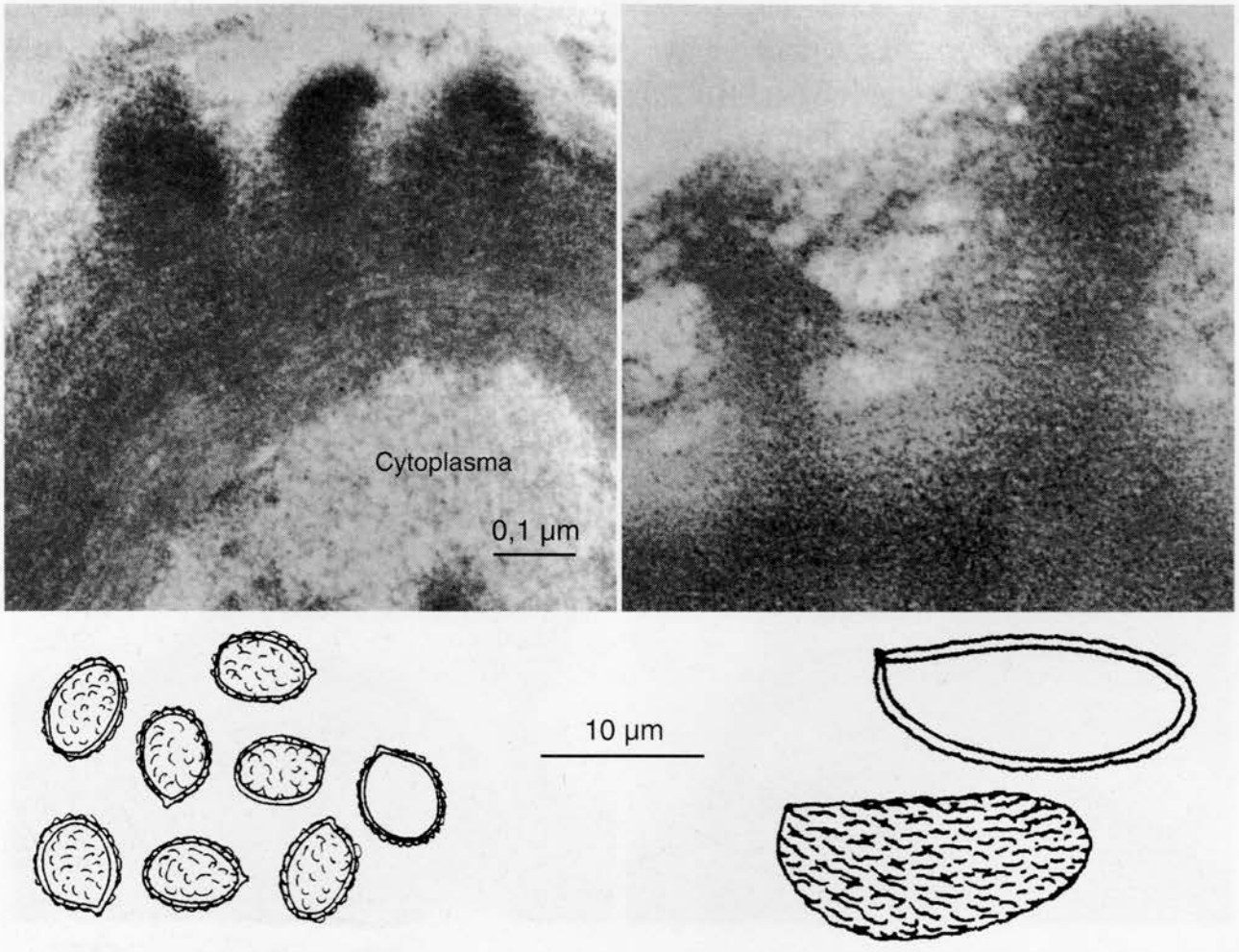
Das Elektronenmikroskop zeigt eine zweischichtige Wand mit einer dunkleren Aussenschicht und einer etwas helleren Innenschicht. Die Warzen entstehen durch lokales Abheben der Aussenschicht von der Innenschicht und durch Ausfüllen des so entstandenen Raumes durch eine lockere, heterogene, wahrscheinlich von der Innenschicht stammende Masse. Die Warzen sind oft aufgeplatzt, und die Füllmasse ergiesst sich nach aussen, wie das in der Figur 6.90 gezeigt wird. Dies könnte ein Präparations-Artefakt sein, doch sind aufgeplatzte Warzen so häufig, dass ihnen eine gewisse, jedoch unbekannte Bedeutung zukommen dürfte.



Figur 6.90: Sporenwandstrukturen zweier Stachelinge mit braunen, warzigen Sporen. Die Warzen sind oft aufgeplatzt. Nach Keller 1974 und Maas Geesteranus 1975, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.90: Spore wall structure of two hydnoid fungi with brown spores. The wall consists of two layers of different electron densities. The warts are formed by local separation of the outer layer from the inner one and by filling of the space so formed by a foamy mass probably derived from the inner layer. Some of the warts seem "exploded" at their top and the filling material oozes out of them. This may be an artefact.

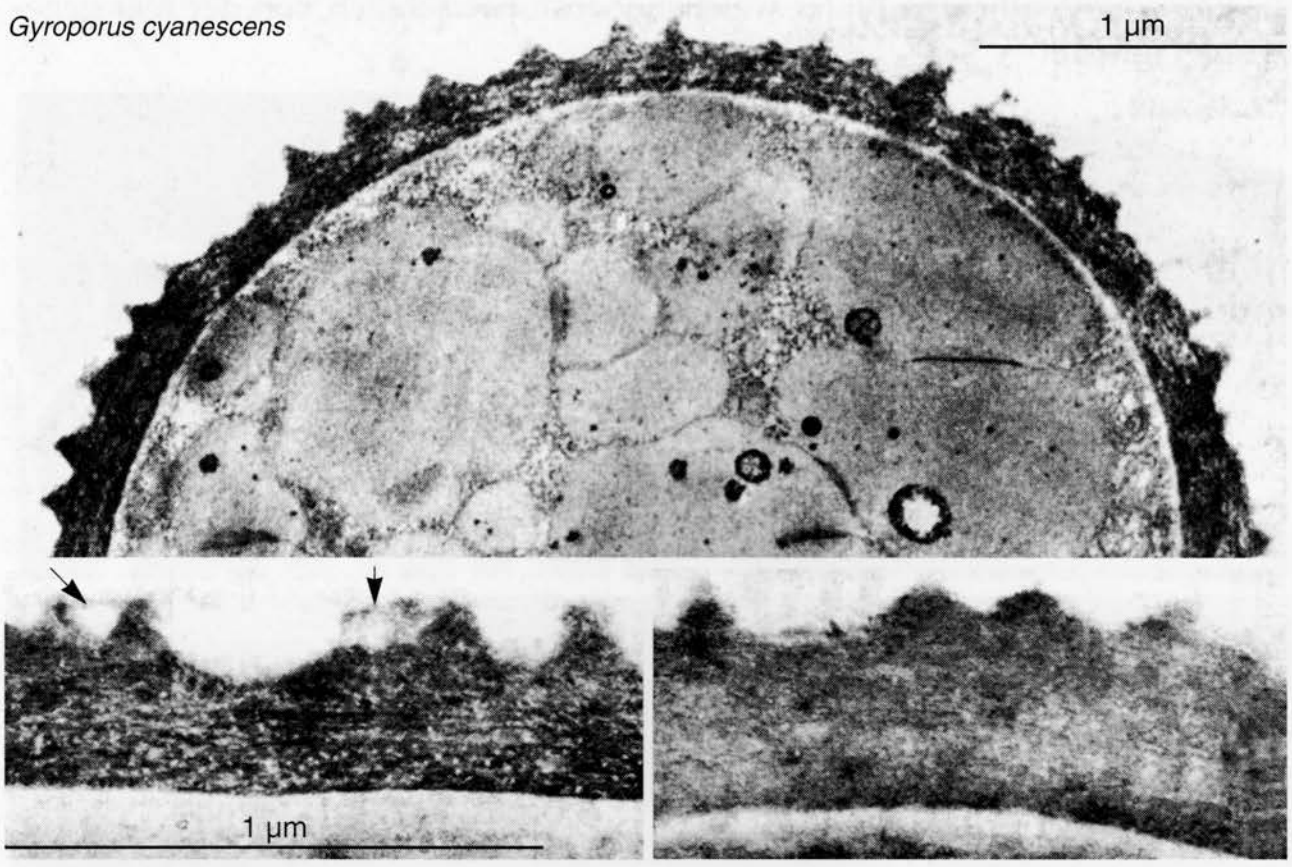
Haploporus und *Pachykytospora* — Die Sporen dieser beiden Porlinge zeigen eine farblose, dicke, fein runzelig-warzige, dextrinoide und cyanophile Wand. *Haploporus suaveolens (= H. odorus)* und *Pachykytospora tuberculosa* zeigen eine ähnlich gebaute, elektronenopake Sporenwand mit einer feinen, mehr oder weniger deutlichen periklinen Schichtung. Die Ornamente sind radial angeordnete, lokalen Verdickungen dieser Wand. Gegen das Cytoplasma wird diese Wand lockerer, doch fehlt ein gut ausgebildetes Sklerosporium. Die Ornamente sind in ein schaumiges residuelles Mucostratum eingebettet, das im Lichtmikroskop nicht sichtbar ist.



Figur 6.91: Sporenwandarchitektur zweier eng verwandter Porlinge. Das dicke Myxosporium trägt ein schaumiges Mucostratum; das Sklerosporium ist schwach ausgebildet oder fehlt. Beide EM-Bilder in der gleichen Vergrösserung; das Bild von *Pachykytospora* zeigt nur die äussere Hälfte der Sporenwand. Nach Keller 1974, Ryvarden 1976, und Gilbertson & Ryvarden 1987; elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.91: Spore wall architecture of two closely related polypores. The spore walls are thick, colourless, dextrinoid, cyanophilic and minutely warted. The main wall is composed of an electron dense, more or less periclinally layered, thick myxosporium. Towards the cytoplasm this myxosporium becomes somewhat less dense, but there is no clearly delimited sclerosporium. The ornamentations are radially arranged prolongations of the myxosporium embedded in a dilute residual mucostratum of a foamy appearance. Both electron micrographs are shown at the same magnification; for *Pachykytospora* the outer half only of the spore wall is shown.

Gyroporus cyanescens und *Gyroporus castaneus* — Die fast farblosen, stark dextrinoiden und cyanophilen Wände der Sporen dieser beiden Röhrlinge werden lichtoptisch als glatt, bisweilen als leicht verdickt und von einer gelatinösen Aussenschicht bedeckt beschrieben (GRUND & HARRISON 1976). Fast die gesamte Sporenwand besteht aus einer stark heterogen strukturierten, elektronenopaken Schicht, die wahrscheinlich ein Myxosporium darstellt. PERREAU (1967, 1981) hat als erste gefunden, dass diese Wand fein stachelig ist, und dass zwischen den Stacheln eine schwer sichtbare, wahrscheinlich schleimige Masse liegt, die vielleicht lichtoptisch die gelatinöse Aussenschicht bildet. Die helle Zone zwischen dem Myxosporium und dem Cytoplasma wird von PERREAU (1981) als "Endosporium" betrachtet, aber diese Interpretation sollte überprüft werden.

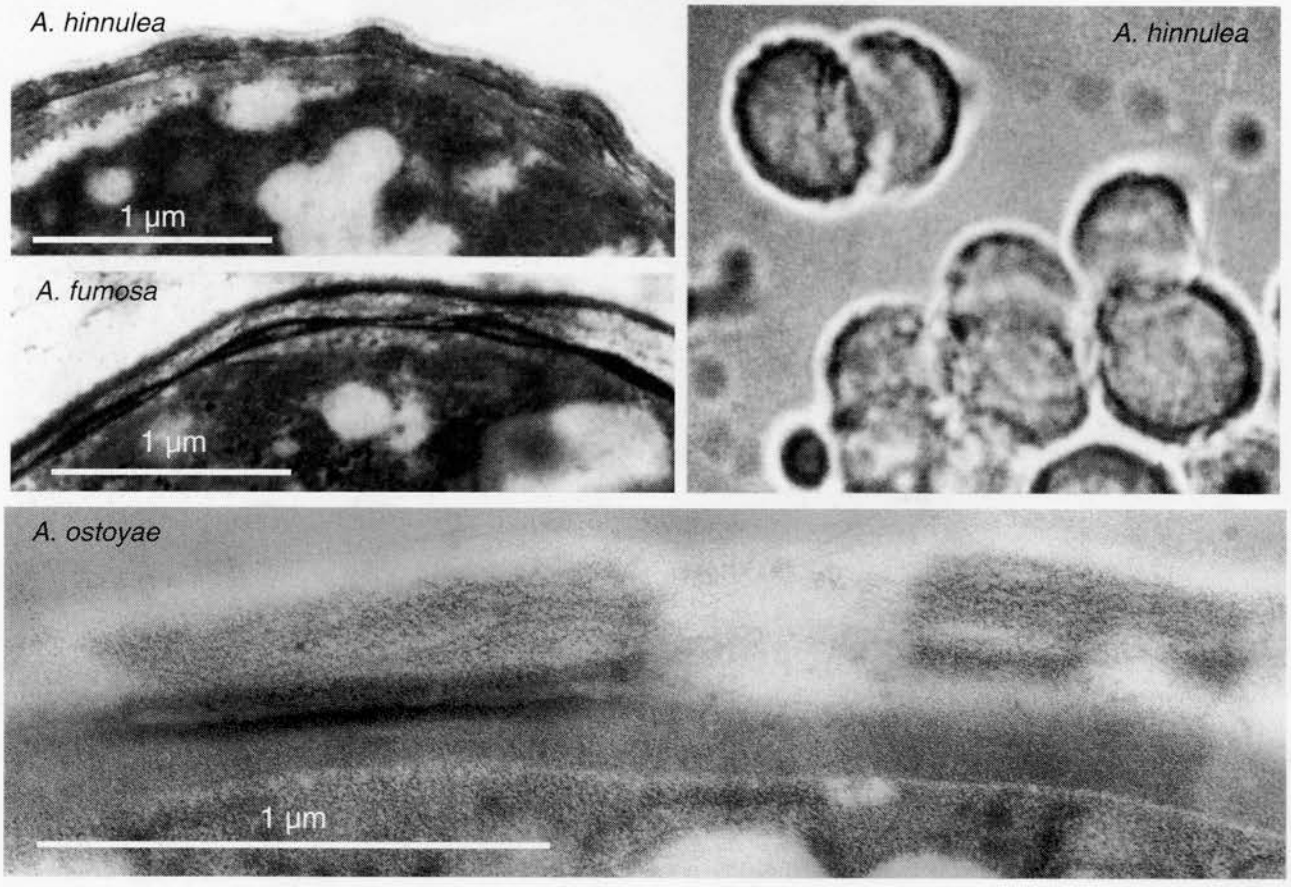


Figur 6.92: Die Sporen der beiden Europäischen *Gyroporus*-Arten sind feinst stachelig, erscheinen aber glatt im Lichtmikroskop. Nach Perreau 1981, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.92: The spores of the two European species of the bolete genus *Gyroporus* appear smooth in the light microscope but finely denticulate in the transmission electron microscope. The entire wall seems to consist of a more or less heterogeneous myxosporium. In *Gyroporus cyanescens* the pits between the spines seem to contain an almost invisible, perhaps mucilaginous mass that gives the spore an appearance described as "hyaline sheath" by Grund & Harrison 1976. The outer surface of this slime may perhaps be seen as an outer layer between two spines (arrows). The narrow electron transparent zone between the dark spore wall and the cytoplasm has been interpreted as a endosporium by Perreau 1981, but it may be an artefact of fixation (retracted cytoplasm) rather than a wall layer. The spore wall appears strongly dextrinoid and cyanophilous in light microscopy.

Sporenwände mit innerer Ornamentation

Armillaria — Die Sporen der Blätterpilzgattung *Armillaria* erscheinen lichtoptisch meist glatt. Einige wenige Sporen einzelner Aufsammlungen zeigen jedoch eine schwach irreguläre Oberfläche, vor allem wenn die Sporen in ammoniakalischem Phloxin oder in Lactophenol-Baumwollblau untersucht werden. Bei der australischen *Armillaria hinnulea* sind diese Unregelmässigkeiten besonders gut sichtbar. Das Elektronenmikroskop zeigt glatte bis höckerige Wände mit interner Ornamentation (BENNELL & al. 1985). *Armillaria ostoyae* hat eine elektronenoptisch glatte bis leicht wellige, zweischichtige Wand. Die innere Schicht ist homogen und mässig elektronenopak (in den TEM-Bildern grau erscheinend), die äussere Schicht ist transparent, enthält aber lokal begrenzte, unregelmässige, dunklere Einlagerungen. Die von BENNELL & al. 1985 veröffentlichten Bilder weichen jedoch beträchtlich von der hier gegebenen Figur ab.



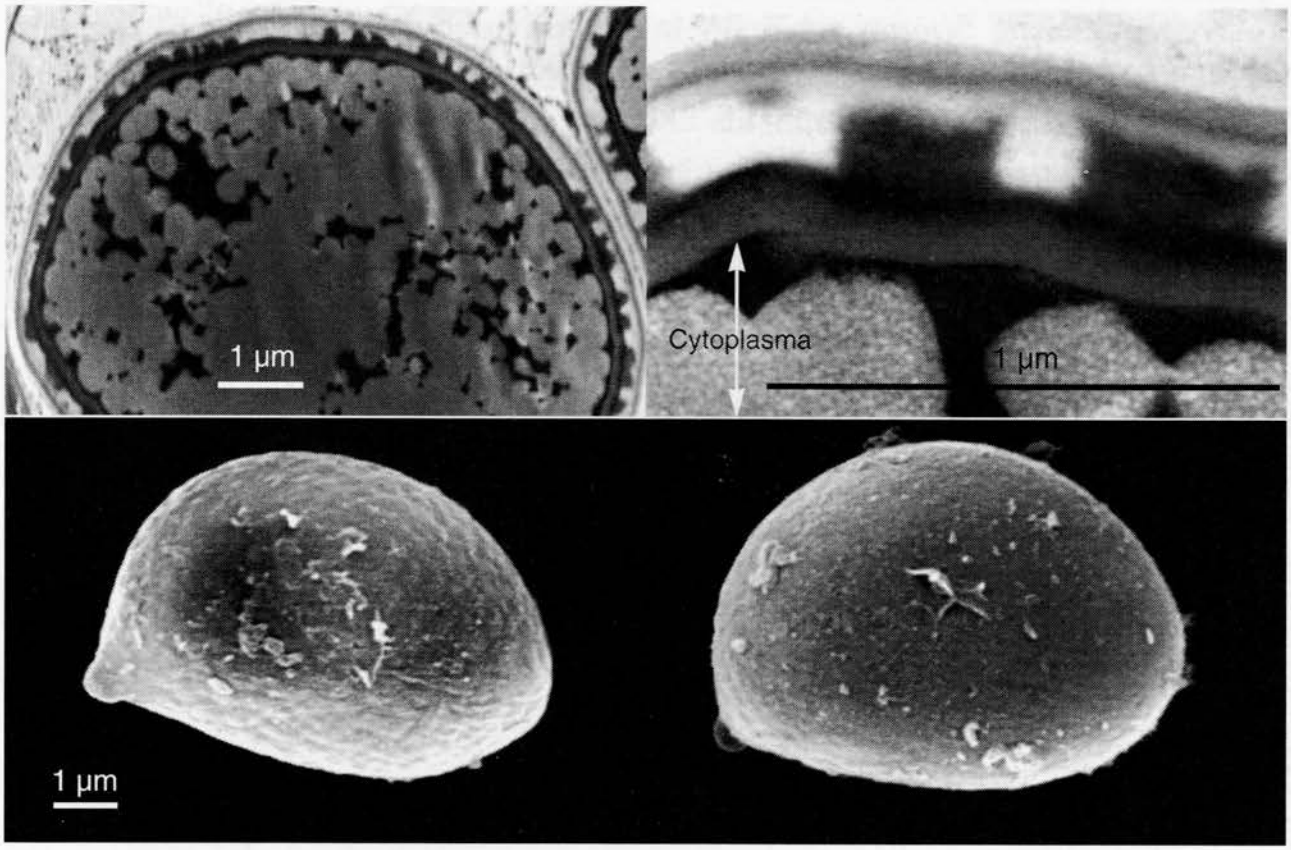
Figur 6.93: Sporenwandarchitektur der *Armillaria*-Sporen. Lichtoptisch erscheinen nur die Sporen von *A. hinnulea* rauh. Die glatte Sporenwand von *Armillaria ostoyae* zeigt eine dunklere Ornamentation im Innern der transparenten Aussenschicht. Die innere Wandschicht ist mässig opak. Nach Bennell & al. 1985, elektronisch kopiert und bearbeitet; *A. ostoyae* Original.

Figure 6.93: Spore wall structure of *Armillaria*. In the light microscope the spores of *A. hinnulea* only appear rough. The outer, transparent layer of the smooth spore wall of *Armillaria ostoyae* includes darker ornamentations. The inner layer is moderately electron opaque.

Oudemansiella — Mit Ausnahme der auffällig sternförmigen Sporen der Sektion Dactylosporina scheinen die Sporen dieser Blätterpilzgattung lichtoptisch glatt. Die Wand ist leicht verdickt und scheint im Lichtmikroskop zweischichtig *(Oudemansiella radicata)* bis dreischichtig *(Oudemansiella mucida, O. xeruloides)*. Die innerste Schicht färbt sich metachromatisch mit Toluidinblau, die äusserste Schicht bleibt mit beiden Farbstoffen ungefärbt. Die mittlere Schicht, falls vorhanden, ist cyanophil.

PEGLER & YOUNG (1986) haben die Sporenwandarchitektur der *Oudemansiella*-Arten elektronenoptisch untersucht. Die mittlere Sporenwandschicht von *Oudemansiella nigra* ist glatt, diejenige von *Oudemansiella xeruloides* zeigt sich im Transmissionselektronenmikroskop als eine opake, dünne Basalschicht mit aufgesetzten, rechteckigen Warzen.

Das Rasterelektronenmikroskop zeigt eine glatte bis leicht höckerige Oberfläche mit unregelmässigen Resten des Sporotheciums *(O. xeruloides, O. pudens, O. melanotricha)*, oder sie ist fein körnig *(O. radicata)*.



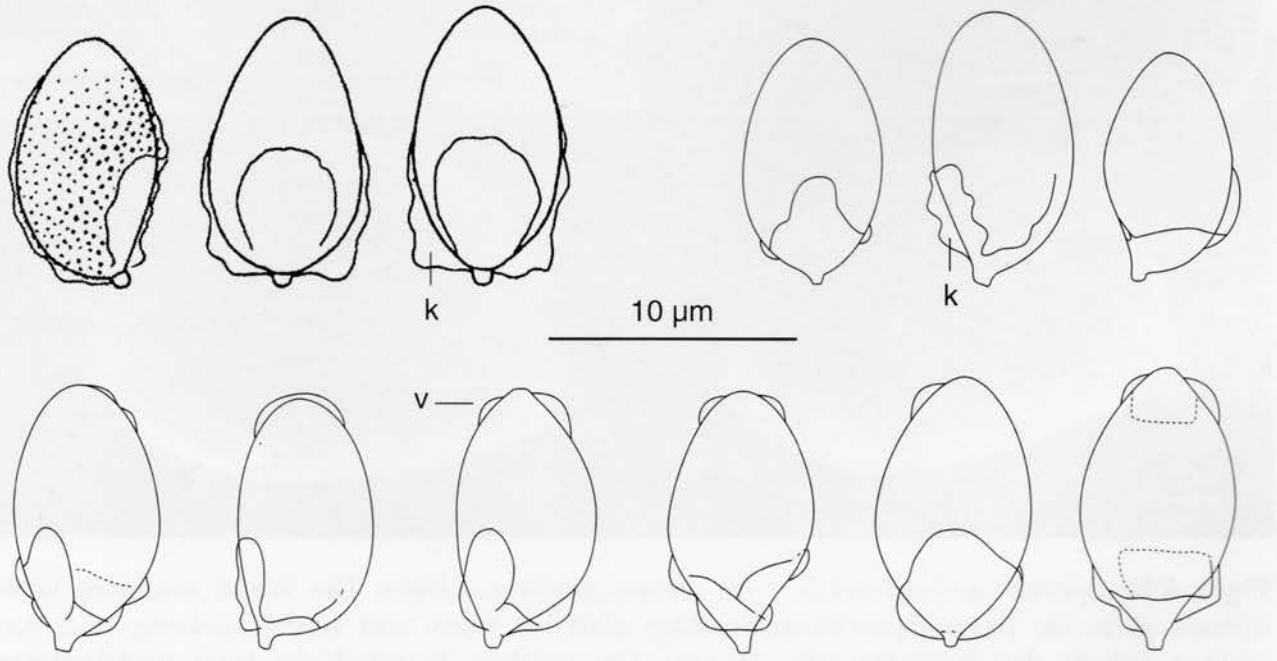
Figur 6.94: Sporenwandarchitektur von *Oudemansiella xeruloides*. Die Wand erscheint lichtoptisch glatt, im Rasterelektronenmikroskop glatt bis klein und seicht höckerig und von kleinen Fetzen des Sporotheciums besetzt. Die mittlere Wandschicht trägt wand-interne Warzen. Nach Pegler & Young 1986, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.94: Spore wall structure of *Oudemansiella xeruloides* (Agaricales). The wall seems smooth in the light microscope but rough to slightly uneven in the scanning electron microscope. A few remains of the sporothecium adhere to the spores. In cross sections we can see an electron dense middle layer bearing rectangular warts. This middle layer is smooth in *Oudemansiella nigra* and absent in *Oudemansiella radicata*. Where present it is cyanophilous. The inner wall layer is metachromatic.

Ausgeweitete Myxosporien

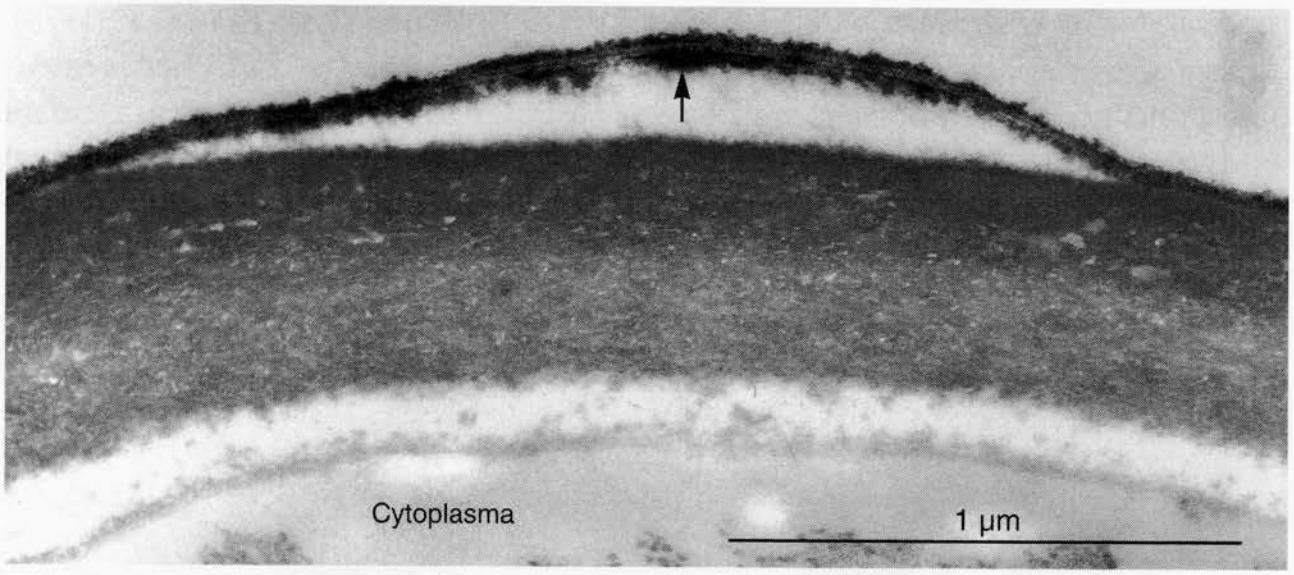
Wenn sich während der Bildung der myxosporialen Warzen im primären Mucostratum der Cortinariaceen-Sporen eine nicht allzu dünne, durchgehende Schicht an die Innenseite des Sporotheciums anlagert und gallertige Konsistenz annimmt, so entsteht der Höhlentyp der Epitunica, wie er bei *Cortinarius, Galerina* und *Hebeloma* angetroffen werden kann (Fig. 6.72; CLÉMENÇON 1973). Ausgeweitete (dilatierte) Myxosporien entstehen durch Ausweitung und Aufblähung der Höhlen, was dazu führt, dass sich die Höhlendeckschicht vom restlichen Myxosporium abhebt und **lichtoptisch erkennbar** wird. Sie kommen auch bei Coprinaceen vor. Es können drei Typen unterschieden werden: **Vesiculate Myxosporien** entstehen, wenn sich nur vereinzelte Höhlen ausweiten, so dass eine lichtoptisch sichtbare Blase entsteht; **kalyptrate Myxosporien** entstehen, wenn sich die Höhlen am Apikularende der Spore dilatieren und sich die Deckschicht dort von der Sporenoberfläche löst, und **utriculate Myxosporien** entstehen, wenn sich alle Höhlen mehr oder weniger gleichmässig ausweiten. Solche Sporen scheinen in einem losen Sack zu liegen, der von SINGER (1986: 522), KÜHNER (1935b), ORTON & WATLING (1979) als Perisporium, von KÜHNER (1980: 33) als Ektosporium angesprochen wird.

Die drei Typen sind nicht streng getrennt. Kalyptrate Myxosporien können gleichzeitig auch vesiculat sein (Fig. 6.95), und vesiculate Myxosporien mit grossflächigen Blasen gehen in den utriculaten Typ über (Fig. 6.98).



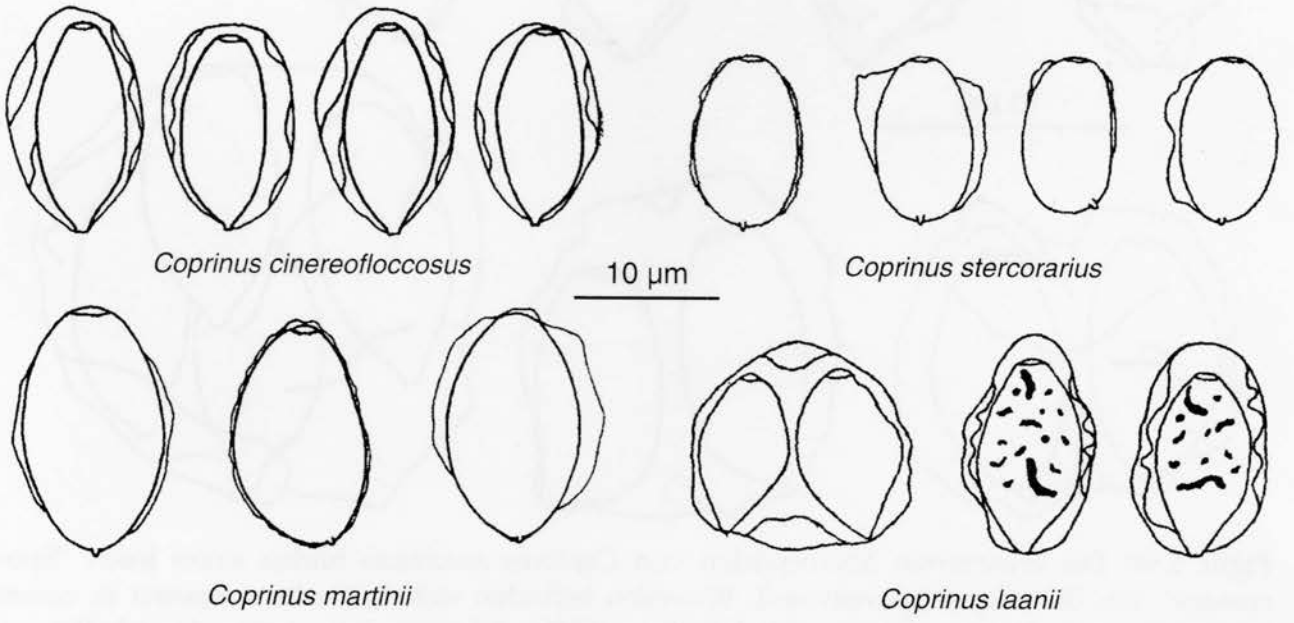
Figur 6.95: Ausgeweitete Myxosporien des Blätterpilzes *Galerina hypnorum*. Die Sporen sind kalyptrat (k) und oft auch noch vesiculat (v). Nur die erste Spore mit vollständig eingezeichneter Ornamentation. Drei Sporen nach Horak & Miller 1992, elektronisch kopiert und bearbeitet; die restlichen Sporen neu gezeichnet nach Kühner 1935.

Figure 6.95: Dilated myxosporia of the spores of the gill fungus *Galerina hypnorum*. The spores are calyptrate (k) and frequently also vesiculate (v). Only the first spore shown with the entire ornamentation.



Figur 6.96: Viele Tintlinge zeigen ein vesiculates Ablösen des Myxosporiums vom Eusporium. Dadurch entstehen kleine Blasen, die teilweise auch mit dem Lichtmikroskop gesehen werden können (vgl. Figur 6.97). Das gezeigte Beispiel lässt das an der Innenseite des Sporotheciums angelagerte Mucostratum erkennen (Pfeil). *Coprinus lagopides*, Permanganat, Bleizitrat.

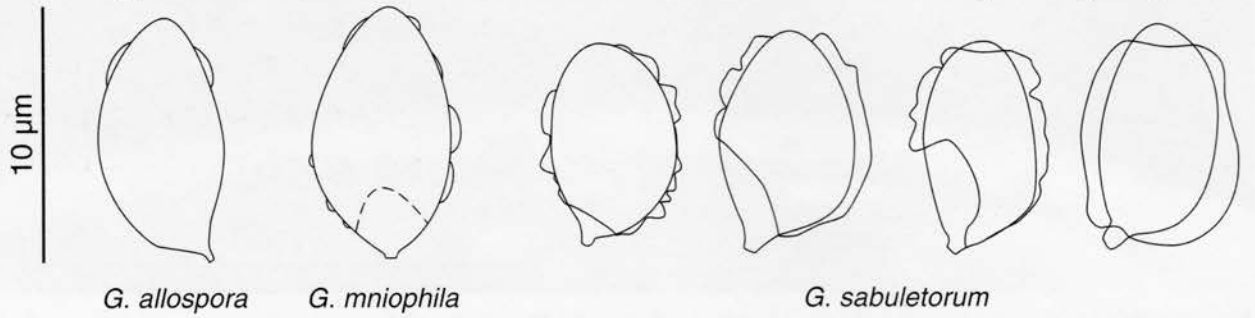
Figure 6.96: Many species of the genus *Coprinus* have a tendency to form blisters at the surface of the spores by the breaking away of the sporothecium from the eusporium. Some blisters grow so big that they can be seen with the light microscope (see figure 6.97). In a few species they may become confluent and very loose, thus forming a "perisporial bag" around the eusporium. The example in this electron micrograph shows the spore wall of *Coprinus lagopides* after permanganate fixation and staining with lead citrate. The sporothecium shows the usual two layers and the dark deposit of the mucostratum on its inner surface (arrow).



Figur 6.97: Utriculat und vesiculat erweiterte Myxosporien von vier Tintlingen. Bei den utriculaten Sporen liegen bisweilen zwei oder mehr Sporen in einem gemeinsamen "Sporensack" (vgl. Figur 6.99). Nach Kits van Waveren 1968, elektronisch kopiert und bearbeitet.

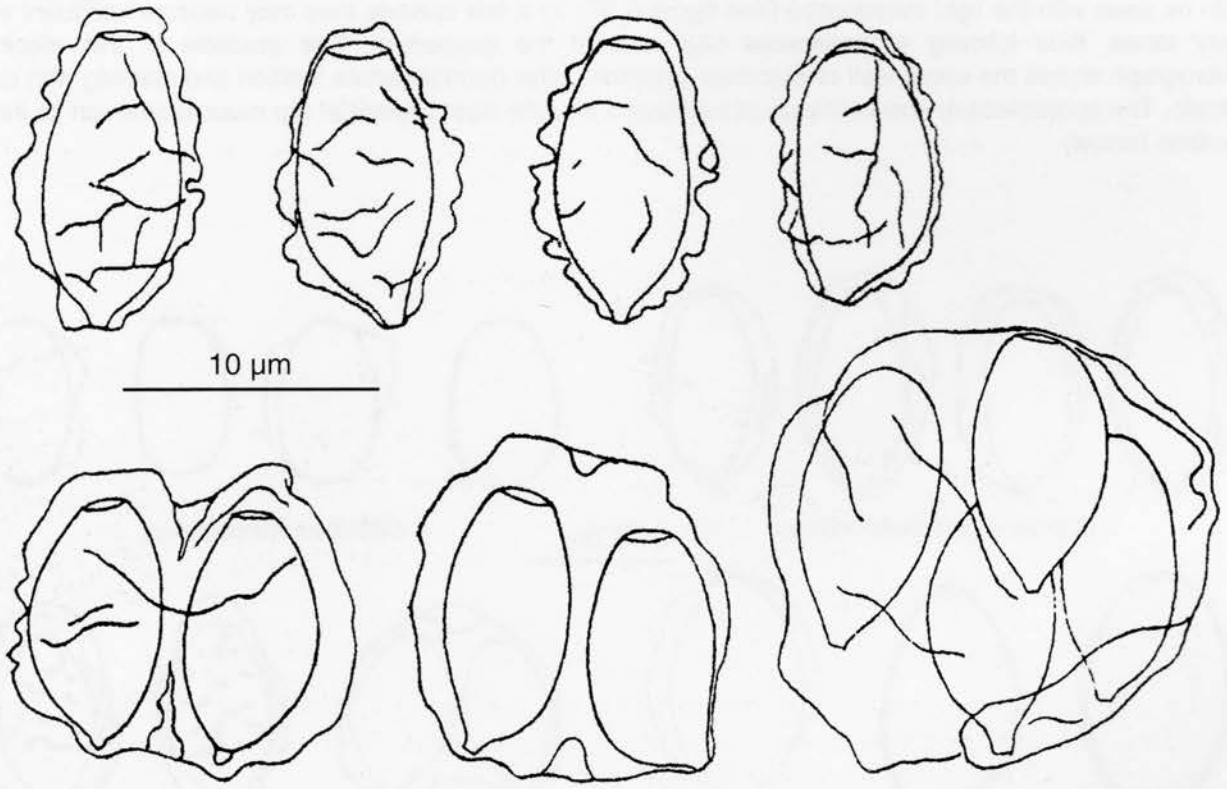
Figure 6.97: Utriculate and vesiculate spores of four inky caps. Utriculae sometimes contain more than one spore (see also fig. 6.99).

Utriculate Myxosporien — Utriculus = kleiner Schlauch (LARGENT & al. 1978). Einige Cortinariaceen und Coprinaceen zeigen Übergänge zwischen vesiculaten und utriculaten Sporen, und einige Tintlinge fallen durch stark utriculate Sporen auf. Besonders bemerkenswert ist die Beobachtung, dass bei solchen Pilzen bisweilen zwei, drei oder vier Sporen in einem gemeinsamen "Sporensack" liegen. Dies kommt durch Zusammenfluss der schleimigen Myxosporien



Figur 6.98: Vesiculate Myxosporien von *Galerina allospora* und *Galerina mniophila*, und Übergang von vesiculaten zu utriculaten Myxosporien bei *Galerina sabuletorum*. Neu gezeichnet nach Arnolds 1982.

Figure 6.98: Vesiculate myxosporia of *Galerina allospora* and *Galerina mniophila*, and transition of vesiculate to utriculate myxosporia of *Galerina sabuletorum*.



Figur 6.99: Die erweiterten Myxosporien von *Coprinus narcoticus* bilden einen losen "Sporensack" um die festere Sporenwand. Bisweilen befinden sich 2, 3 oder 4 Sporen in einem gemeinsamen Sack eingeschlossen. Nach Kühner 1935b, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.99: The dilated myxosporia of *Coprinus narcoticus* form a loose "spore bag" around the more solid spore wall. Sometimes two, three or even four spores share a common bag. This is due to the fact that the myxosporium is mucilaginous at first and becomes confluent between spores that happen to touch one another before full maturity is reached. The same observation can be made in other species, e.g. in *Coprinus laanii* (fig. 6.97).

zustande, wenn sich die Sporen im jungen Zustand zufällig berühren und aneinander kleben bleiben.

Das Elektronenmikroskop zeigt, dass der Raum zwischen dem "Sporensack" und der Spore nicht leer, sondern mit einer transparenten Masse ausgefüllt ist, die mehr oder weniger mit sehr kleinen, stark opaken Teilchen durchsetzt ist. Stellenweise treten diese Teilchen zu Gruppen zusammen, von denen die grössten im Lichtmikroskop als dunkle Ornamentation auf der Sporenoberfläche unter dem "Sporensack" sichtbar werden. Solche Sporen sind von *Coprinus laanii* und *Coprinus narcoticus* bekannt geworden. Eine ähnliche Struktur, jedoch mit sehr wenigen opaken Teilchen im Sporensack, ist auch von *Coprinus cineratus* beschrieben worden (HUGUENEY 1972).

Figur 6.100: Einige Sporen von *Coprinus narcoticus* mit grösseren Zusammenballungen der im "Sporensack" gelegenen, opaken Teilchen, die als dunkle Ornamentation sichtbar werden. Nach Kits van Waveren 1968, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.100: Spores of *Coprinus narcoticus* showing agglomerations of the electron opaque mass within the "spore bag" thus forming dark ornamentations sometimes strechting the gap between the eusporium and the "bag".

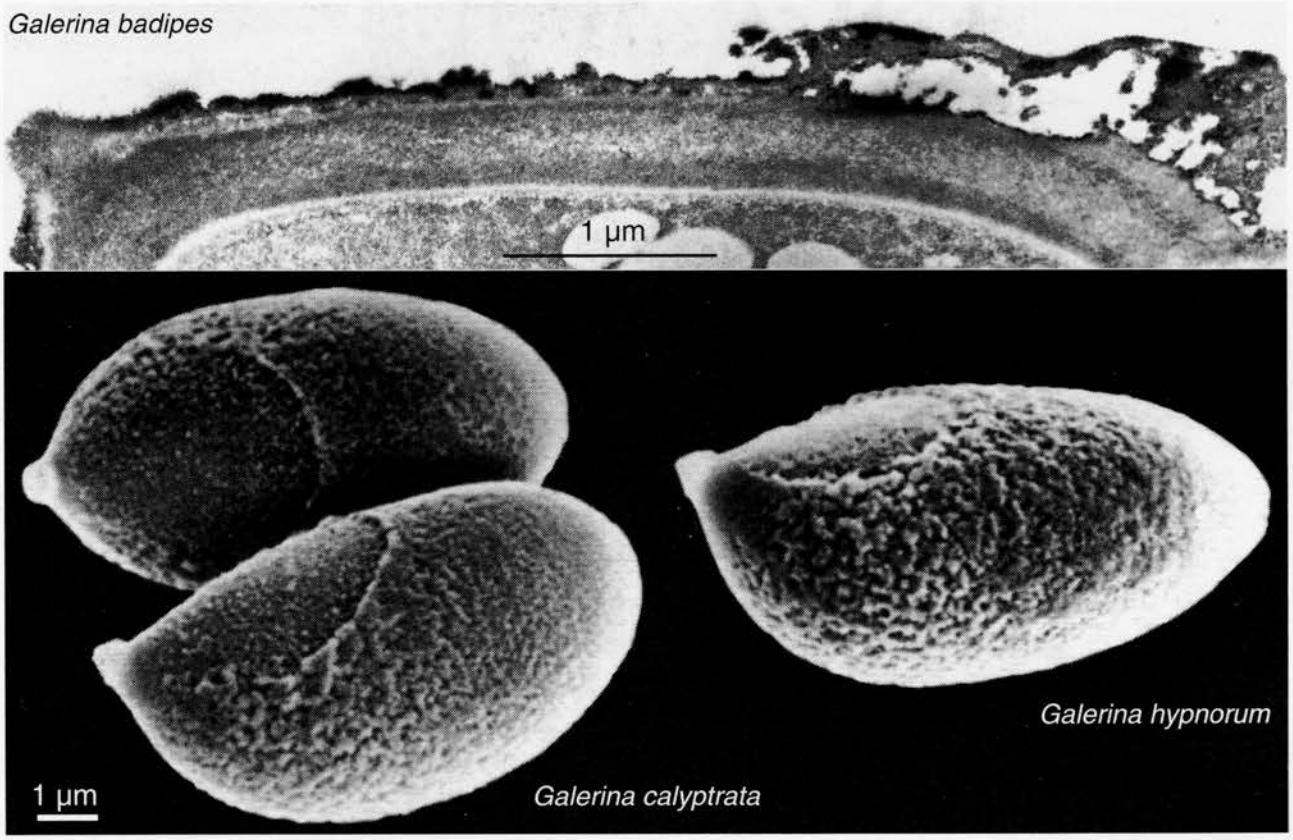
Figur 6.101: Die Aussenhaut des utriculaten Myxosporiums von *Coprinus narcoticus* ist vom Eusporium sackartig abglöst. Der Raum zwischen der harten Sporenwand und der opaken Deckschicht ist mit einer elektronentransparenten Masse ausgefüllt, in der kleine, opake Teilchen aufgeschwemmt sind. Permanganatfixierung und Kontrastierung mit Uranylazetat und Bleizitrat.

Figure 6.101: The utriculate myxosporium of *Coprinus narcoticus* consists of an opaque, folded covering layer enclosing an electron transparent mass in which many tiny opaque particles are suspended. Permanganate fixation, stained with uranyl acetate and lead citrate.

Das Plage *)

Bisweilen ist der untere Teil der adaxiale Seite (über dem Apikulus) oder die supra-apikulare Depression der Basidiosporen von der übrigen Oberfläche verschieden strukturiert. Bei *Galerina* und *Cortinarius* findet man hier oft eine Stelle mit sehr niedriger Ornamentation oder sogar eine glatte Fläche, die meist brüsk vom übrigen Myxosporium abgegrenzt ist (Fig. 6.102, 6.103). Diese Fläche heisst **Plage**, ein von KÜHNER (1926, 1935) eingeführtes, französisches Wort, welches eine Fläche oder einen Platz bezeichnet und auf das lateinische "plaga" mit derselben Bedeutung zurückgeht. KÜHNER nennet als Beispiel die Sporen von *Galerina hypnorum, G. vittaeformis* und *G. triscopa* und zeichnet das Plage für *G. mniophila.*

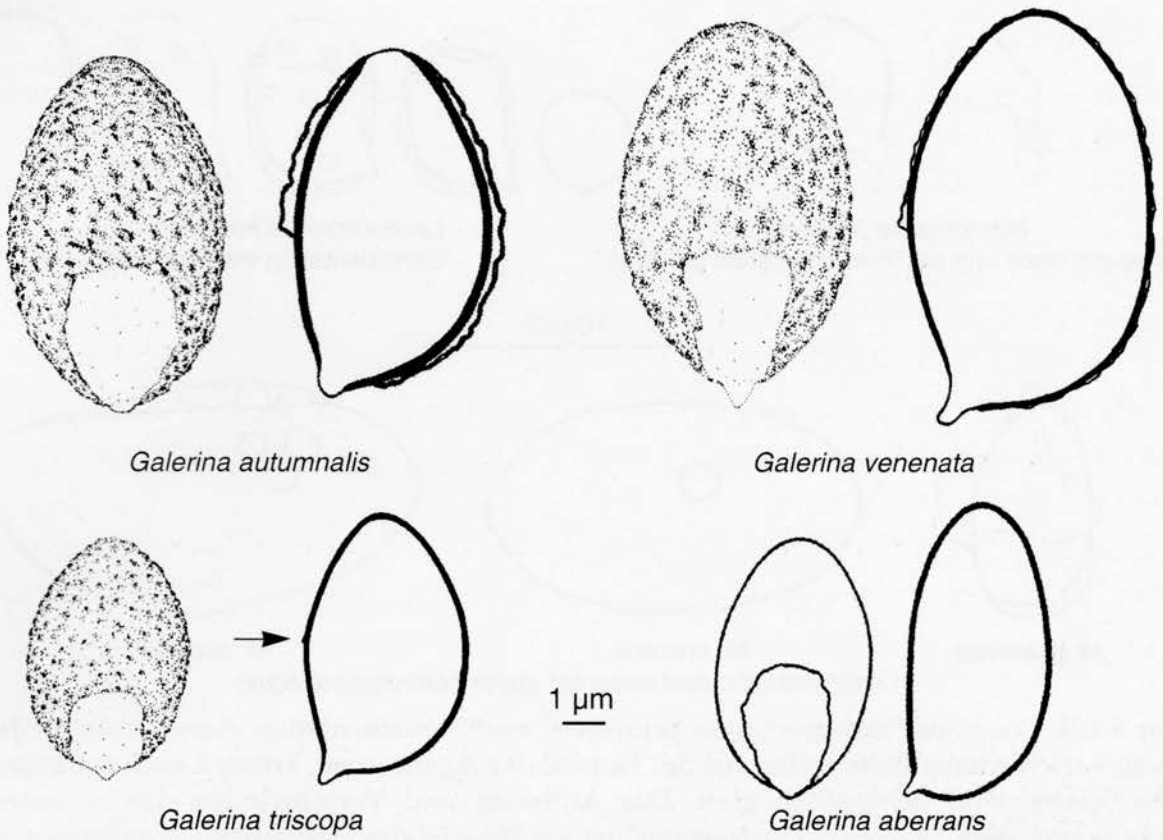
Das Plage kann auch bei *Galerina*-Sporen mit glattem Myxosporium auftreten. Lichtoptisch ist es dann nur noch durch die feine Umrisslinie erkennbar



Figur 6.102: Das Plage ist eine brüske, supra-apikulare Verdünnung des Myxosporiums an der adaxialen Seite (Innenseite) der Sporen mancher Cortinariaceen. SEM-Bilder nach Gulden 1987, elektronisch kopiert und bearbeitet; TEM-Bild *(G. badipes)* original.

Figure 6.102: The "plage" is located on the lower part of the adaxial side of the spores of some Cortinariaceae. It is a surface with very low ornamentation due to the thinness of the myxosporium. The abrupt transition from the myxosporium of normal thickness to the plage becomes visible as a thin demarcation line in the light microscope (see fig. 6.103). The term "plage" has been introduced by Kühner (1926) for some *Galerina*-spores.

*) Obwohl das lateinische plaga und auch das französische plage weibliche Wörter sind, wird "Plage" im Deutschen wie ein sächliches Wort gebraucht (z.B. DÖRFELT (ed.) 1989: 311).



Figur 6.103: Verschieden starke Ausprägungen der myxosporialen Ornamentation von rauhen zu glatten Sporen unter Erhaltung des Plages. Bei *Galerina triscopa* ist das Myxosporium zwar rauh aber so dünn, dass es im optischen Schnitt kaum auffällt (Der Pfeil zeigt die Grenzlinie des Plages). Bei *Galerina aberrans* ist das Myxosporium ausserhalb des Plages dicker als innerhalb des Plages, aber lichtoptisch glatt. Nach Smith & Singer 1964, elektronisch kopiert und bearbeitet.

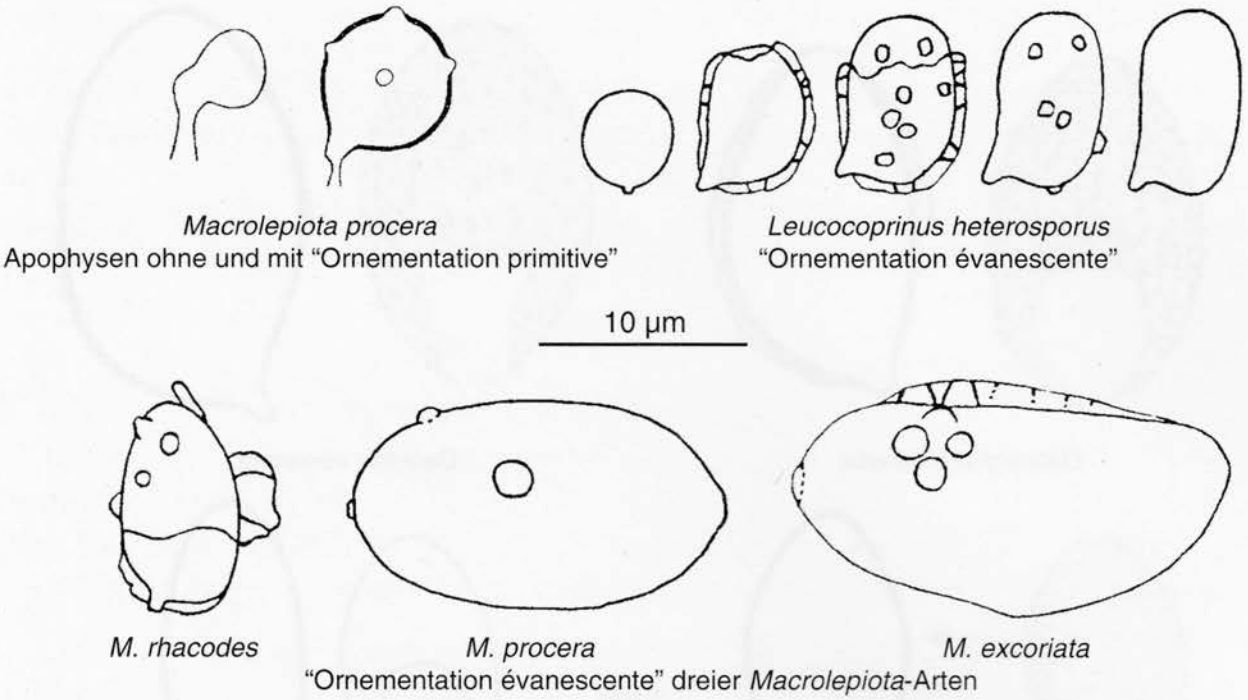
Figure 6.103: Conservation of the plage and its fine borderline during the reduction of the thickness and roughness of the myxosporium in *Galerina*. The myxosporium of *Galerina triscopa* is rough but so thin that is becomes almost invisible in optical section (the arrow indicates the borderline of the plage). The whole myxosporium of *Galerina aberrans* appears optically smooth, but it is considerably thicker outside the plage than within the plage.

(Fig. 6.103). Diese kommt dadurch zustande, dass das (bisweilen auch elektronenoptisch) glatte Myxosporium ausserhalb des Plages wesentlich dicker ist als im Plage selbst.

In Anlehnung an den Gebrauch bei *Galerina* und *Cortinarius* wurden analoge Stellen anderer Sporen ebenfalls Plage genannt. So ist es üblich, die warzenfreie Zone mancher *Melanoleuca*-Sporen so zu bezeichnen (z.B. BOEKHOUT 1988). Das Elektronenmikroskop zeigt, dass auch hier das Myxosporium die Sporenwand überzieht (BESSON in KÜHNER 1980: 537).

Vorübergehend auftretende Ornamentationen

LOCQUIN (1942, 1943) hat bei *Macrolepiota procera, M. excoriata* und *M. rhacodes,* sowie bei *Leucocoprinus heterosporus L. birnbaumii, L. brebissonii* und *L. badhamii* zwei während der Sporenentwicklung auftretende und meist



Figur 6.104: Locquins "ornementation primitive" und "ornementation évanescente" reifender Sporen verschiedener Blätterpilze aus der Familie der Agaricaceae, Tribus Leucocoprineae. Die reifen Sporen sind lichtoptisch glatt. Das Auftreten und Verschwinden der evaneszenten Warzen unter dem "äusseren Perisporium" ist am Beispiel des tropischen *Leucocoprinus heterosporus* gezeigt. Nach Locquin 1942, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.104: Locquin's "ornementation primitive" and "ornementation évanescente" surrounded by a "perisporial bag" in some species of gill fungi of the familiy Agaricaceae, tribus Leucocoprineae. The "primitive ornamentation" appears early, when the apophysis has a diameter of about 5-6 µm and disappears soon. After that the "evanescent ornamentation" develops within the mucostratum (Locquin's perisporium) and disappears at maturity in most spores. This sequence is shown for the tropical *Leucocoprinus heterosporus*. These ornamentations have not yet been confirmed by electron microscopy, but may deserve new investigation.

wieder verschwindende Ornamentationen beschrieben, die bisher nicht bestätigt werden konnten (PERREAU-BERTRAND 1967), die aber neu überprüft werden sollten (Fig. 6.104).

Die **«ornementation primitive, oblitérée»** besteht aus schwer sichtbaren Warzen, die am besten bei jungen, 5-6 µm grossen Sporen von *Macrolepiota procera* in schiefer Beleuchtung gesehen werden können. Sie zeichnet sich durch eine besonders schwache Lichtbrechung aus und verschwindet bald wieder.

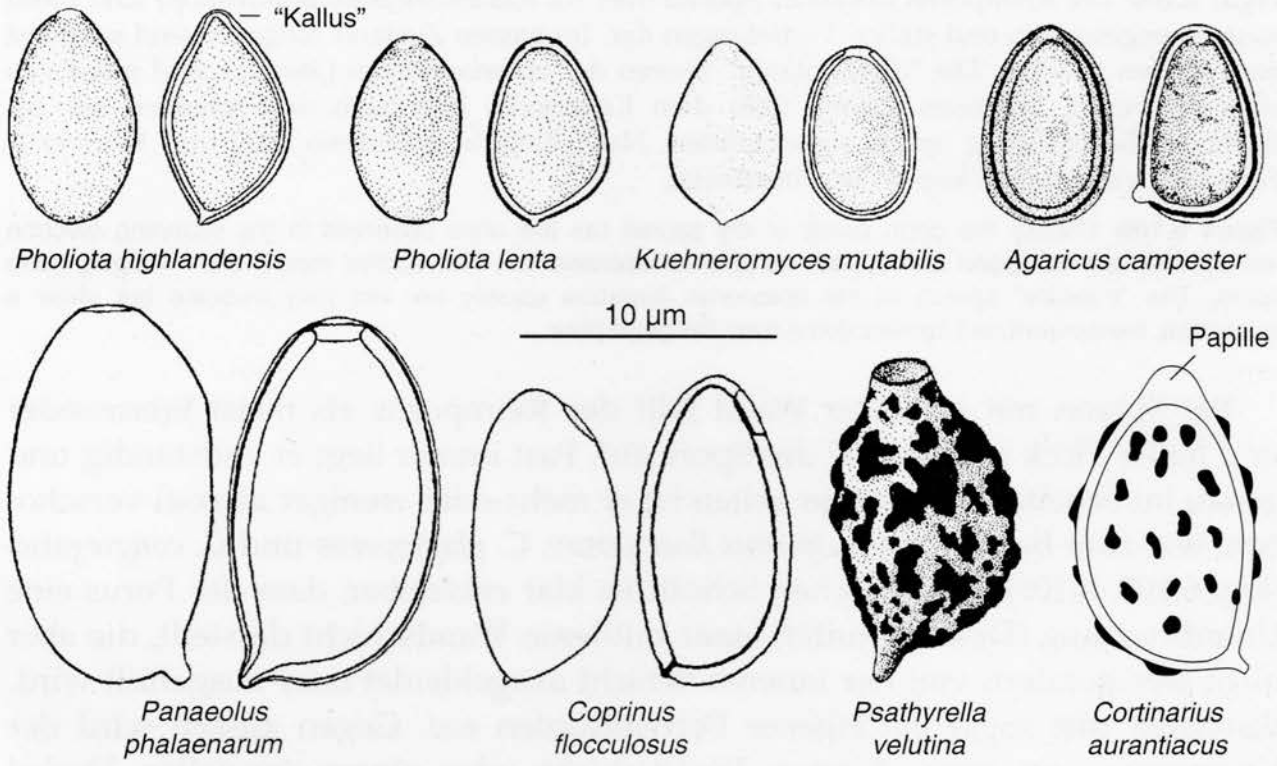
Die **«ornementation périsporique, évanescente»** entwickelt sich in einem "perisporialen Sack" als farblose und schwer sichtbare Warzen, die wohl Verdichtungen des primären Mucostratums sind (LOCQUIN hält fest, dass das «innere Perisporium» flüssig und von einem hautartigen «äusseren Perisporium» umgeben sei. Letzteres entspricht dem Sporothecium). Später reisst der "Sporensack" auf und löst sich von der Spore ab. Dabei bleiben die Warzen meist am "Sporensack" haften, so dass die reifen Sporen in der Regel glatt sind. Bei *Leucocoprinus badhamii* trägt eine von rund 150 Sporen solche Warzen, aber bei *Leucocoprinus heterosporus* sind es etwa die Hälfte.

Scheiteldifferenzierungen

Viele Sporen, vor allem die dünnwandigen, weisen am Scheitel keinerlei Differenzierungen auf. Bei anderen werden lichtoptisch der **Keimporus** und die **Papille** unterschieden. Der von HEIM (1931: 55) eingeführte Kallus wird in diesem Buch nicht als selbständige Struktur gewertet, sondern als ein einfacher, rudimentärer Keimporus verstanden, und KÜHNER (1980: 50) meidet diesen Ausdruck gänzlich.

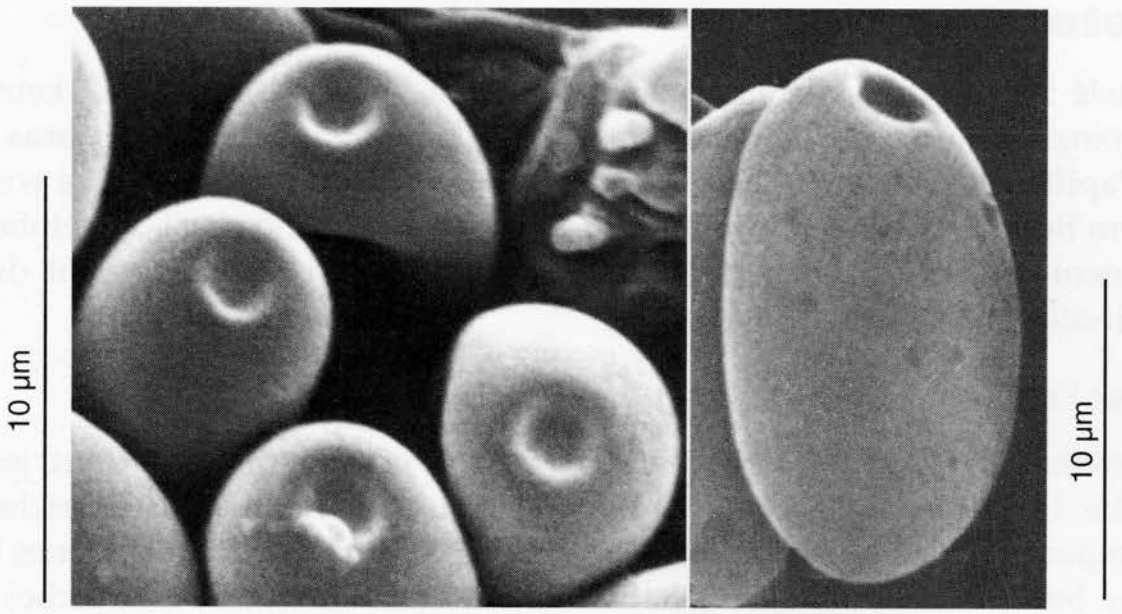
A) Der Keimporus (inkl. "Kallus")

Bereits 1853 hatte TULASNE den Begriff «pore germinatif» eingeführt, jedoch für die Rostpilze, aber erst DE BARY (1884: 109) wandte die Bezeichnung «Keimporus» bei den Hymenomyceten an. Der Keimporus ist kein offenes Loch in der Sporenwand, sondern eine strukturelle (und oft auch chemische) Veränderung der inneren Wandschichten.



Figur 6.105: **Scheiteldifferenzierungen.** Der Keimporus kann sehr klein und unauffällig sein wie bei *Pholiota* und *Agaricus;* er kann klein und zugleich deutlich sein *(Kuehneromyces);* oder er kann gross und auffallend sein. Bei *Psathyrella velutina* ist er vorgezogen, bei *Panaeolus phalaenarum* ist er endständig und bei *Coprinus flocculosus* exzentrisch. Viele Cortinariaceensporen zeichnen sich durch eine apikale Wandverdickung, die Papille, aus. Nach Meléndez-Howell 1967, Perreau-Bertrand 1967, Romagnesi 1945, Moser 1960, Malençon & Bertault 1970; elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.105: **Differentiations of the spore apex.** The germ pore may be small and inconspicuous (sometimes called a "callus") as in *Pholiota* and *Agaricus*, or it may be small but easily visible as in *Kuehneromyces*. *Psathyrella velutina* shows a protruding germ pore. *Panaeolus phalaenarum* is an example of a big pore in apical central position, and *Coprinus flocculosus* is an example of a big excentrical germ pore. Many Cortinariaceae show an apical thickening called papilla.



Coprinus xanthothrix *Coprinus congregatus*

Figur 6.106: Die Keimporen trockener Sporen (hier im Rasterelektronenmikroskop) sind meist zusammengesunken und stellen Vertiefungen dar. Im nassen Zustand hingegen sind sie meist nach aussen gewölbt. Die "abgestutzten" Sporen der taxonomischen Literatur sind meist von einer konvexen, farblosen Kalotte über dem Keimporus überdacht und scheinen nur bei flüchtiger Beobachtung apikal abgeschnitten. Nach Enderle & Moreno 1985 und Moreno & Faus 1984, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.106: Usually the germ pores of dry spores (as the ones observed in the scanning electron microscope) are collapsed and appear as shallow depressions. Wet spores mostly show bulging germ pores. The "truncate" spores of the taxonomic literature usually are not truly truncate but show a colourless, transparent and convex dome over the germ pore.

Bei Sporen mit gefärbter Wand fällt der Keimporus als meist kreisrunder und heller Fleck am Scheitel der Spore auf. Fast immer liegt er endständig und genau im Scheitel (distal), nur selten ist er mehr oder weniger abaxial verschoben, wie zum Beispiel bei *Coprinus flocculosus, C. plagioporus* und *C. congregatus* (Fig. 6.105, 6.106). Im optischen Schnitt ist klar erkennbar, dass der Porus eine Unterbrechung (Diskontinuität) einer mittleren Wandschicht darstellt, die aber nicht leer, sondern von der inneren Schicht ausgekleidet oder ausgefüllt wird. Bisweilen tritt sogar ein eigener Poruspfropfen auf. Gegen aussen wird der Keimporus von einer dünnen Wandschicht oder einem speziellen Deckel (Operculus) abgegrenzt.

Einige Beispiele

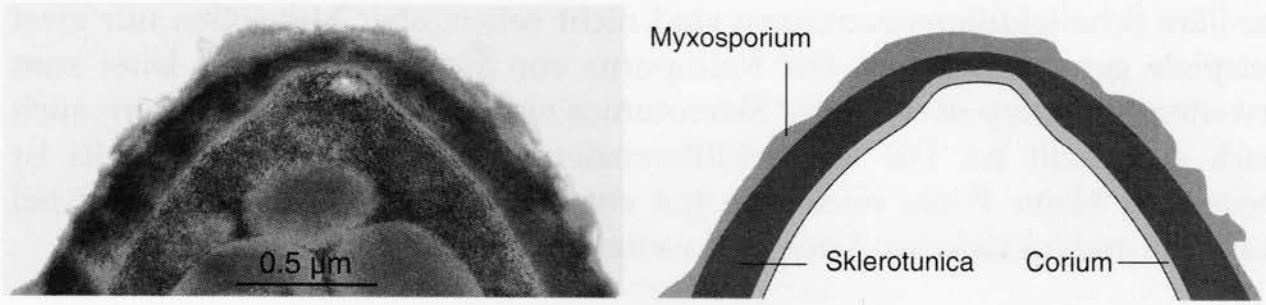
a) Porus klein, von innen her verdünnt: der "Kallus"

In der Erstbeschreibung des "Kallus" brauchte HEIM (1931) Bezeichnungen wie "discontinuité" oder "réfringence différente," die weder über die Struktur noch über die Form des "Kallus" etwas aussagen. Deshalb bestand während mehr als vierzig Jahren eine Unsicherheit darüber, was der HEIMsche "Kallus" eigentlich ist. Sowohl CLÉMENÇON (1973) als auch SINGER (1986: 79) verstanden

darunter einen konvexen bis kallös vorstehenden Scheitel, doch während SINGER von einer verdünnten Region sprach, nahm CLÉMENÇON (1973) an, ein Kallus sei eine verdickte Stelle und nannte die Papille einen Kallus.

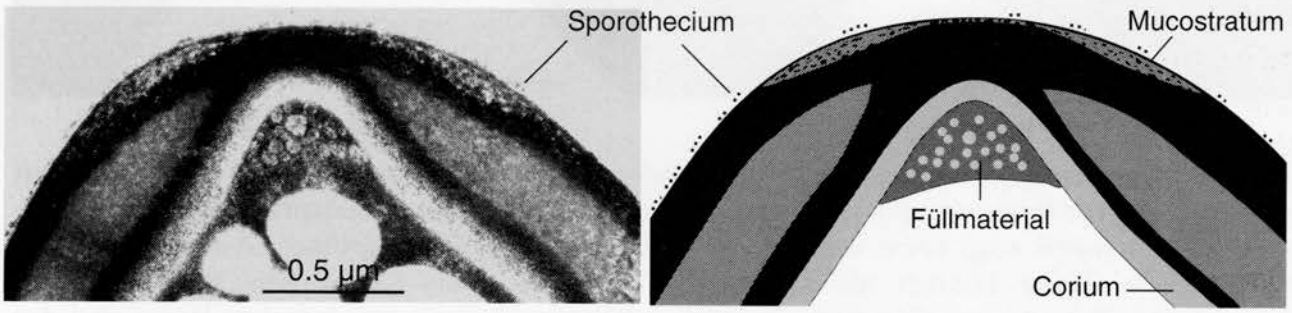
HEIM hatte aber zwei Beispiele gegeben, *Hebeloma radicosum* und *Pholiota highlandensis* (= die europäische *Pholiota carbonaria*). Diese Sporen sind durch das Auftreten einer Sklerotunica ausgezeichnet (vgl. Fig. 6.61 S. 432). Die elektronenmikroskopische Untersuchung dieser Pilze zeigte, dass die Sklerotunica am Scheitel der Sporen von innen her verdünnt ist (MELÉNDEZ-HOWELL 1967, BESSON 1972, CLÉMENÇON 1977a). Der Kallus ist also nicht, wie das Wort vermuten lässt, eine verdickte Stelle, sondern paradoxerweise eine Verdünnung der innern Sporenwandschichten und stellt einen kleinen, einfach gebauten Keimporus dar. Sporen mit einem rudimentären Porus dieser Bauart werden von KÜHNER (1980: 50) "spores subporées" genannt.

Es sind zwei Varianten dieser Porusarchitektur gefunden worden. Bei der einfacheren Architektur dringt das lebende Cytoplasma papillenartig in den



Figur 6.107: *Hebeloma radicosum* zeigt einen Keimporus mit der Struktur des Heim'schen Kallus ohne Füllmaterial. Die Sklerotunica ist nicht unterbrochen, sondern verdünnt. Das Corium und das Cytoplasma sind papillenartig in die verdünnte Stelle hineingezogen. Glutaraldehyd, Uranylazetat und Bleitzitrat.

Figure 6.107: *Hebeloma radicosum* has a germ pore with the structure of Heim's callus without filling material. The sclerotunica is not interrupted but thinned. The corium and the living cytoplasm protrude into the cavity thus formed. Glutaraldehyde, uranyl acetate and lead citrate.



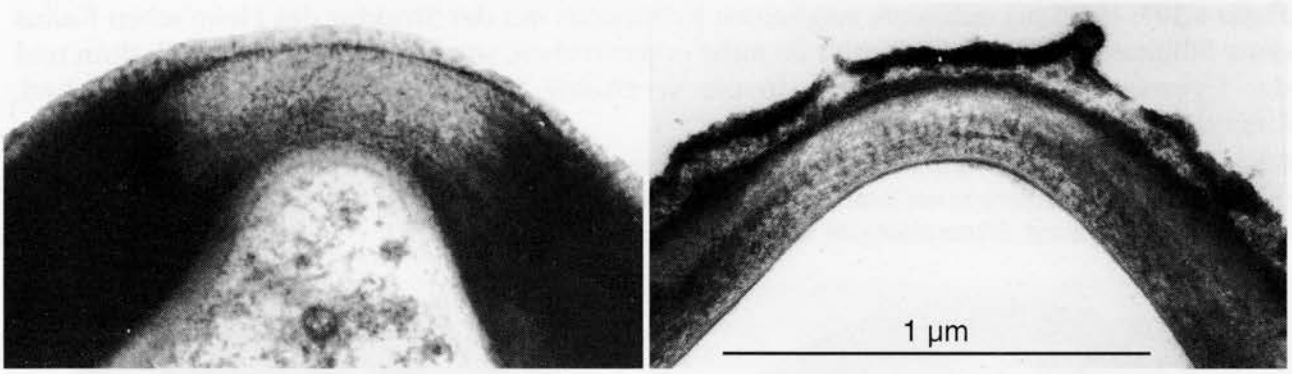
Figur 6.108: *Pholiota highlandensis* zeigt einen Keimporus mit der Struktur des Heim'schen Kallus mit Füllmaterial. Die harte (graue) Schicht der Sklerotunica ist unterbrochen, und der so entstandene Porus wird vom vorgestülpten Corium ausgekleidet. Kaliumpermanganat, Uranylazetat und Bleizitrat.

Figure 6.108: *Pholiota highlandensis* has a germ pore with the structure of Heim's callus with filling material. The sclerotunica (gray) is interrupted and the corium projects into the germ pore. Fixed with potassium permanganate, stained with uranyl acetate and lead citrate.

Porus ein (*Hebeloma radicosum*, Fig. 6.107), bei der andern Bauart hat das Plasma ein Füllmaterial ausgeschieden, das den Porus von innen her ausfüllt und das zwischen dem Corium und dem Plasmalemma liegt (*Pholiota highlandensis*, Fig. 6.108). Solche Scheitelstrukturen sind bei den Blätterpilzen nicht selten. Nach KÜHNER (1980: 49) kommen sie bei den "Strophariaceen, bei *Inocybe* u.s.w." vor. BESSON (1972) bildet sie von *Galerina cedretorum, Hypholoma ericaeum* (beide mit Füllmaterial), *Galerina dimorphocystis, Hypholoma elongatum, Hypholoma polytrichi, Hebeloma cylindrosporum, Agrocybe vervacti* (alle ohne Füllmaterial) ab.

b) Scheiteldifferenzierungen intermediärer Bauarten

Der Kallustyp des Keimporus ist nicht mit Bestimmtheit der primitivste Typ, aber er kann als Ausgangspunkt einer Diskussion dienen. Durch das Auftreten einer apikalen Aufhellung der Sklerotunica und durch das Verschwinden der Verdünnung kann der höher entwickelte, lichtoptisch als heller Fleck erkennbare Porentypus abgeleitet werden. Die Papille kann als eine Weiterentwicklung der apikalen Auflockerung verstanden werden. Intermediäre Scheiteldifferenzierungen sind nicht selten, aber hier sollen nur zwei Beispiele genannt werden. Der Keimporus von *Stropharia coronilla* leitet zum erweiterten Bautyp über, da die Sklerotunica nicht nur verdünnt, sondern auch stark aufgehellt ist. Die Scheiteldifferenzierung von *Galerina autumnalis* ist weder ein klarer Porus noch eine gut entwickelte Papille, wie sie sonst bei manchen andern *Galerina*-Arten und weiteren Cortinariaceen vorkommt.



Stropharia coronilla *Galerina autumnalis*

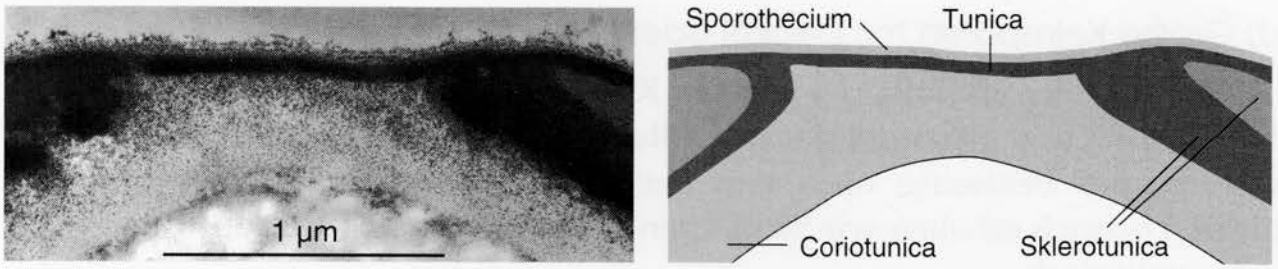
Figur 6.109: Intermediäre Bauarten des Keimporus. Die Sporen von *Stropharia coronilla* zeigen eine apikale Verdünnung und gleichzeitig eine Aufhellung der Sklerotunica. Der Porus von *Galerina autumnalis* zeigt keine wesentliche Verdünnung aber eine grössere Auflockerung der Sklerotunica. Beide können als intermediär zwischen dem Kallustypus und dem voll entwickelten Porustypus, aber auch als intermediär zwischen einem einfachen Porus und der Papille verstanden werden. – *Stropharia* nach Besson 1972, elektronisch kopiert und bearbeitet; *Galerina* original, Permanganatfixierung und Kontrastierung mit Uranylazetat und Bleizitrat.

Figure 6.109: Intermediate types of germ pores. The spores of *Stropharia coronilla* show the internal thinning of the rudimentary pores but also the pigmentless spot of the more advanced pores. The germ pore of *Galerina autumnalis* is not markedly thinned but shows a larger apical differentiation. Both pore types may be interpreted as being intermediate between the callus type pore and the more advanced pores and also as being intermediate between a primitive pore and the papilla.

c) Grosse, einfache Keimporen

Lichtoptisch auffallende, gut entwickelte Keimporen sind hauptsächlich bei den dunkelsporigen Blätterpilzen der Familien Strophariaceae, Bolbitiaceae und Coprinaceae sowie bei den hellsporigen Agaricaceae mit dicker Sporenwand verbreitet. Es gibt einfache Poren, Poren mit einem Operculus und Poren mit einem Poruspfropfen.

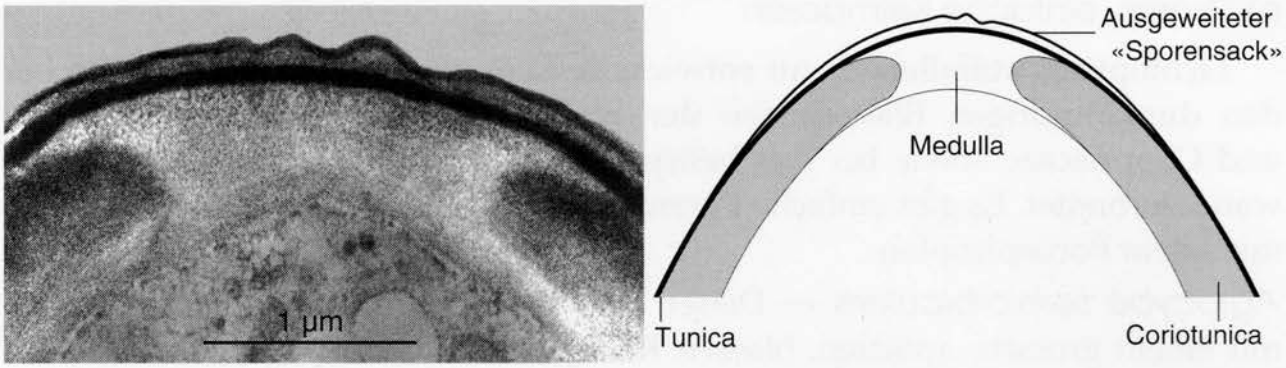
Agrocybe semiorbicularis — Dieser Lamellenpilz hat braune, glatte Sporen mit einem grossen, apikalen, blassen Keimporus. Das Eusporium besteht aus einer Coriotunica, deren äussere Zone stärker dunkel granuliert ist als die innere Zone. Das Myxosporium hat sich zu einer Sklerotunica entwickelt (vgl. Fig. 6.61 S. 432), deren graue, harte Schicht am Sporenscheitel unterbrochen ist und den Porus bildet. Die Coriotunica füllt den Porus aus. Eine äussere, sehr elektronenopake Schicht bedeckt die Sklerotunica und setzt sich über den Porus fort. Diese durchgehende Schicht wird von BESSON & KÜHNER (1972a) als eine Tunica angesprochen. Die ganze Spore ist vom fein flockigen Sporothecium bedeckt, das auch über dem Porus sichtbar ist.



Figur 6.110: Architektur des Keimporus von *Agrocybe semiorbicularis*. Der grosse aber einfach gebaute Porus wird von der Sklerotunica gebildet und von der Coriotunica ausgefüllt. Ein eigentlicher Pfropfen und ein Operculus fehlen. Permanganatfixierung, mit Uranylazetat und Bleizitrat kontrastiert.

Figure 6.110: Architecture of the germ pore of *Agrocybe semiorbicularis*. The big porus is formed by an interruption of the gray, hard layer of the sclerotunica (see fig. 6.61 p. 432) and filled with the coriotunica that shows many granular and electron opaque inclusions toward its outer zones. The porus is covered by an outer, dark layer that may be called a tunica, as do Besson & Kühner (1972a). There is neither an operculus nor a plug. Permanganate fixation, stained with uranyl acetate and lead citrate.

Coprinus truncorum — Dieser Tintling hat schwarze, glatte Sporen mit einem grossen, apikalen, blassen Keimporus. Das Eusporium besteht aus einer dunkelbraunen Coriotunica. Das Myxosporium besteht aus einer dünnen, im Transmissionselektronenmikroskop schwarz erscheinenden Tunica und einem leicht ausgeweiteten, lichtoptisch nicht erkennbaren «Sporensack». Der Porus entsteht durch eine Unterbrechung der braunen Coriotunica. Er ist mit einem leicht granulären Corium ausgefüllt. Da dieses auf die Scheitelgegend beschränkt ist, kann es als Medulla angesprochen oder als pigmentarmer Fleck der Coriotunica aufgefasst werden. Die Tunica und der «Sporensack» überziehen den Porus.



Figur 6.111: Architektur des Keimporus von *Coprinus truncorum*. Die dunkelbraune Coriotunica ist am Sporenscheitel unterbrochen und vom Corium ausgefüllt. Dieses kann auch als Medulla bezeichnet werden, da es auf den Porus beschränkt ist. Der Porus wird vom Myxosporium überdacht, das aus einer Tunica und einem schwach erweiterten «Sporensack» besteht (vgl. Fig. 6.101). – Permanganatfixierung, mit Uranylazetat und Bleizitrat kontrastiert.

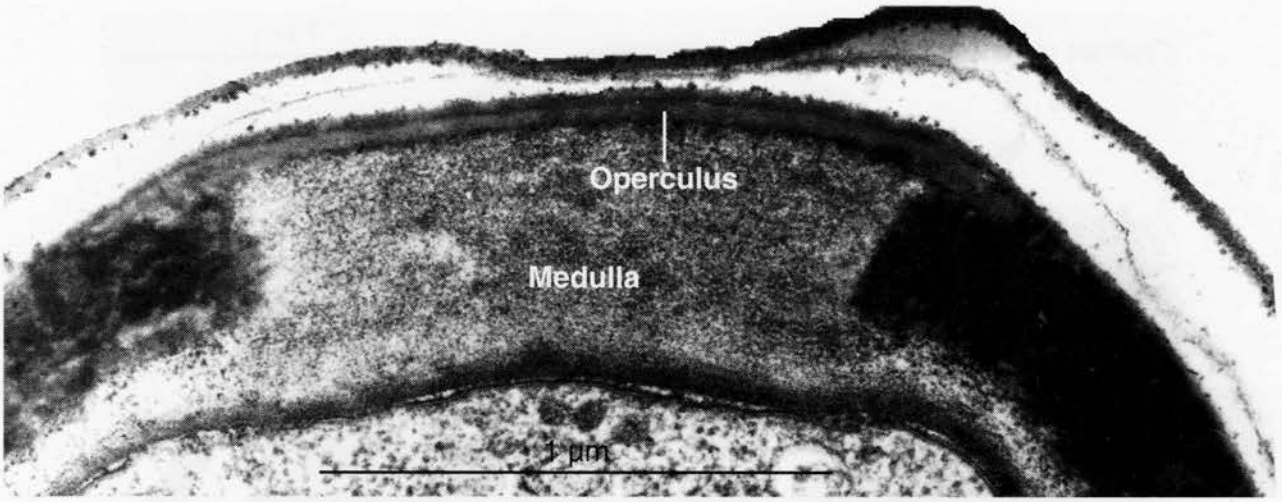
Figure 6.111: The germ pore of *Coprinus truncorum* is an interruption of the dark brown coriotunica filled with the medulla. The medulla consists of a corium restricted to the apical region of the spore. The porus is covered by the myxosporium composed of a thin, dark and homogeneous tunica and a slightly dilated «spore bag» (compare figure 6.101). – Permanganate fixation, stained with uranyl acetate and lead citrate.

d) Grosse Keimporen mit Deckel oder Linse

Die über der Medulla der grossen Keimporen gelegene Tunica kann durch Verdichtung und gleichzeitiger Aufhellung zu einem **Porusdeckel (Operculus)** werden, der beidseitig noch von der unveränderten Tunicamasse bedeckt bleibt. Dadurch erhalten wir Strukturen wie sie in den Figuren 6.112 und 6.113 dargestellt sind.

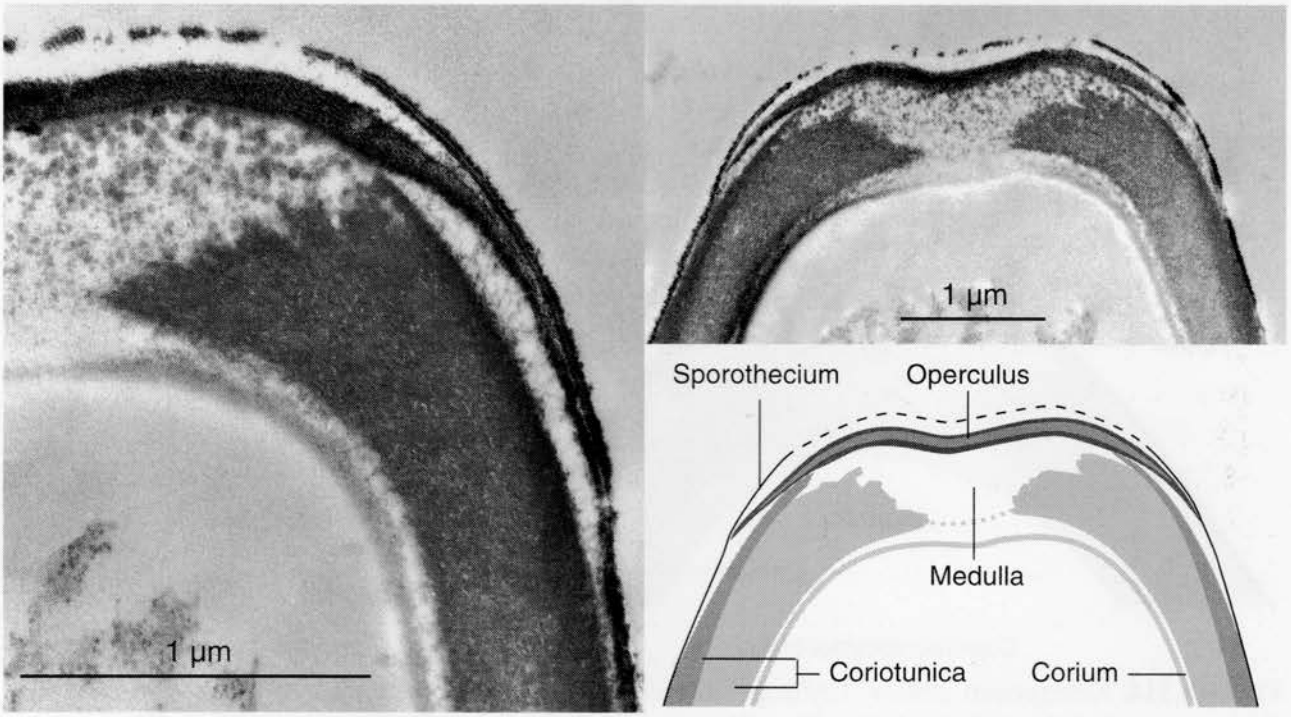
Die innere, hellere Schicht des Operculus wird von BESSON & KÜHNER (1972a) **Intertunica**, die darunter gelegene, schwarze Schicht **Hypotunica** genannt. Die Bauart des Porus von *Coprinus cineratus* var. *nudisporus* ähnelt stark derjenigen des Porus von *Coprinus truncorum* (Fig. 6.111), doch hat sich die über der Medulla gelegene Tunica zu einem Porusdeckel entwickelt (Fig. 6.112). Bei *Coprinus lagopides* (Fig. 6.113) tritt der Porusdeckel etwas stärker in Erscheinung. Die Medulla wird von der stark schollig aufgebrochenen Coriotunica gebildet. Das Corium umgibt das gesamte Cytoplasma und setzt sich auch unter dem Porus fort. Das Sporothecium ist über dem Porus leicht abgehoben.

Bei *Coprinus verrucispermus, C. atramentarius* und *C. disseminatus* hat sich die Intertunica des Porusdeckels durch starkes Schwellen zu einer **Linse** entwickelt (Fig. 6.114). Unter der Linse befindet sich eine gut ausgeprägte Medulla, die als Fortsetzung eines stark granulär durchsetzten Coriums aufgefasst werden kann. Die dunkle Schicht zwischen Linse und Medulla wird von BESSON & KÜHNER (1972a) **Neotunica** genannt. Diese erscheint bei *Coprinus verrucispermus* sehr deutlich, bei den beiden andern Arten etwas verwaschen. Die Linse leitet zur Papille über, wie sie bei den Cortinariaceen häufig ist.



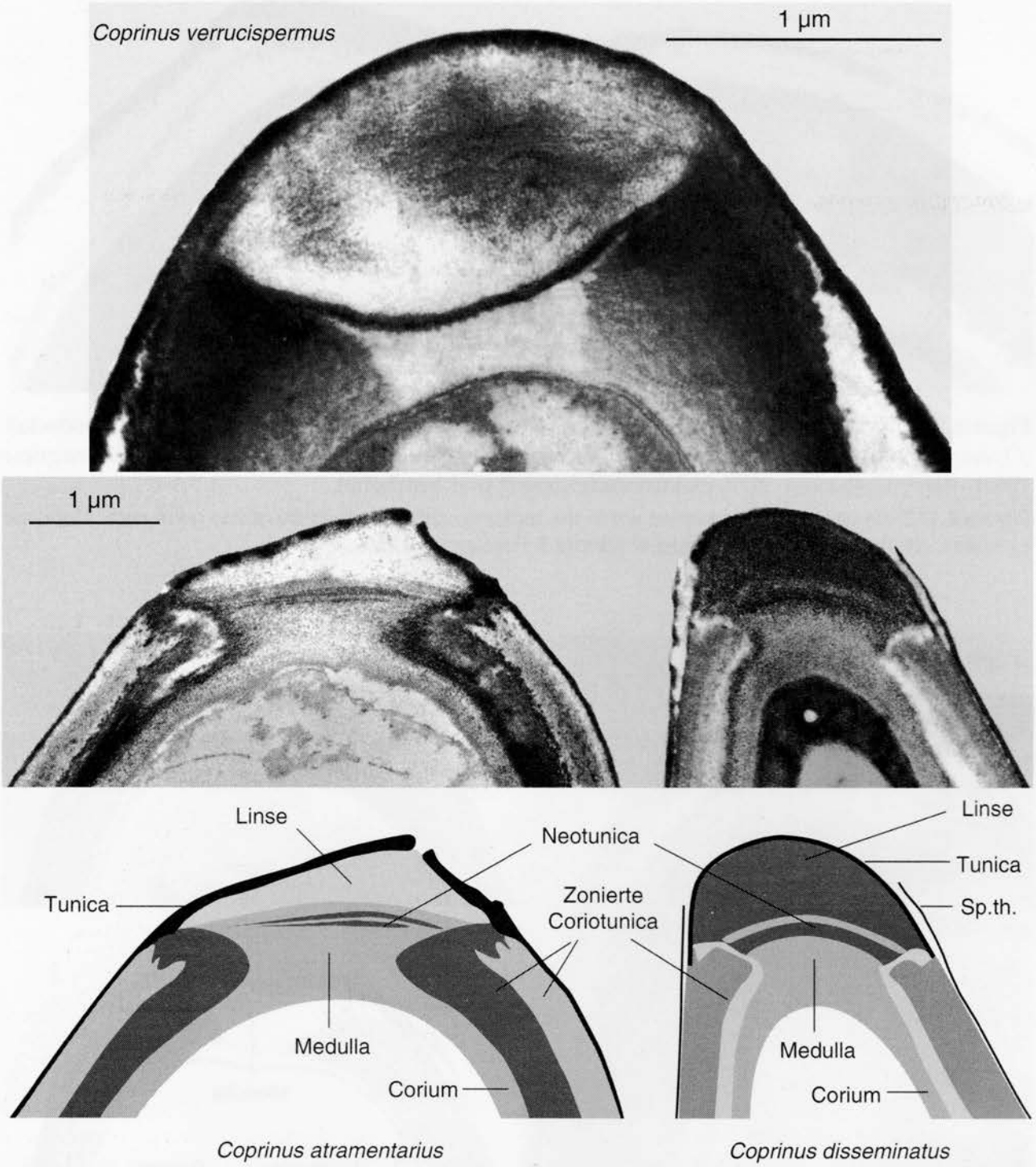
Figur 6.112: Im Innern der Tunica über der Medulla dieses Keimporus hat sich ein Porusdeckel (Operculus) entwickelt. *Coprinus cineratus* var. *nudisporus* (im Sinne von Kühner & Romagnesi 1953). Nach Hugueney 1978, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.112: An operculus has formed within the tunica covering the medulla of this germ pore. *Coprinus cineratus* var. *nudisporus* (in the sense of Kühner & Romagnesi 1953).



Figur 6.113: Architektur des Keimporus mit Porusdeckel von *Coprinus lagopides*. Die Tunica ist auf den Porusdeckel (Operculus) beschränkt. – Permanganat, Uranylazetat und Bleizitrat.

Figure 6.113: The germ pore of *Coprinus lagopides* shows a well developed lid (operculus) consisting of the tunica that is limited to the apical region of the spore. The medulla is formed by the granular dissolution of the coriotunica. The corium is continuous under the germ pore. – Permanganat, uranyl acetate and lead citrate.

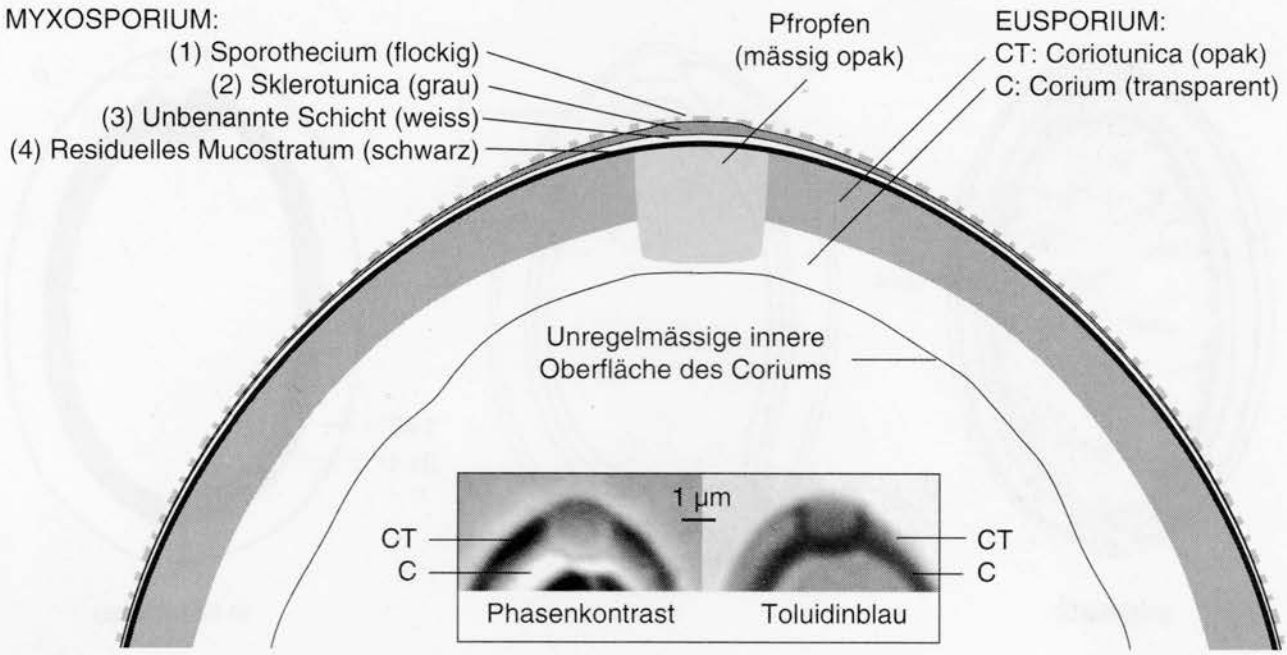


Figur 6.114: Keimporen dreier Tintlinge mit einer gut entwickelten Linse über der Medulla. Diese ist auch lichtoptisch als farbloser Körper sichtbar und in Kalilauge quellbar. Die von der Tunica stammende, zwischen der Medulla und der Linse gelegene, schwarze Schicht wird von Besson & Kühner (1972a) Neotunica genannt. Diese ist bei *Coprinus verrucispermus* sehr deutlich, bei den beiden andern Tintlingen etwas verwaschen. Das Sporothecium (Sp.th.) löst sich bei *Coprinus disseminatus* über dem Porus etwas ab, aber dies könnte ein Präparationsfehler sein. Bei *Coprinus atramentarius* bleibt das Sporothecium mit der Tunica verbunden. – *Coprinus verrucispermus* nach Besson & Kühner 1972a, elektronisch kopiert und stark bearbeitet.

Figure 6.114: Germ pores with well developed lenses over the medulla. It swells in potassium hydroxide. The black layer situated between the medulla and the lens has been called neotunica by Besson & Kühner 1972. It is very distinct in *Coprinus verrucispermus* but much more indistinct in the two other species.

e) Die Keimporen der Leucocoprineae (Agaricaceae)

Macrolepiota procera – Der "Riesenschirmling" besitzt farblose, dickwandige Sporen mit einem grossen Keimporus und einem Poruspfropfen. Das Eusporium besteht aus einem dicken Corium und einer dicken, mässig elektronenopaken Coriotunica. Das Myxosporium ist trotz seiner geringen Dicke komplex gebaut. Über dem Keimporus hat es folgende Struktur: Unter dem verschleimten Sporothecium (1) liegt eine mässig opake, beidseitig vom residuellen Mucostratum überzogene Sklerotunica (2) über einer transparenten, unbenannten Schicht (3), die auf einer dünnen und opaken Lage residuellen Mucostratums (4) liegt. Die Schichten (2) und (3) verdünnen sich seitlich und verschwinden schliesslich, so dass das Sporothecium mit dem residuellen Mucostratum zusammenfliesst. Der Poruspfropfen wurzelt tief im Corium, durchquert die ganze Coriotunica und stösst an das Myxosporium, ohne in die basale Schicht (4) des Mucostratums einzudringen. Der Pfropfen ist mässig opak und hat ein wolkiges Aussehen (BESSON 1972).

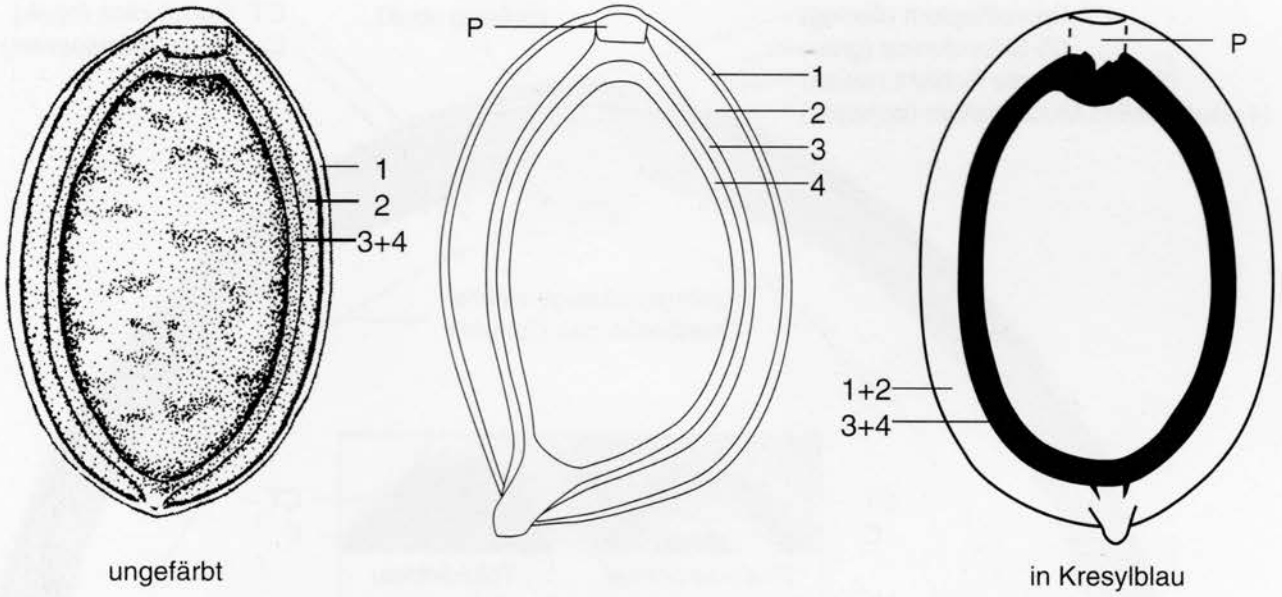


Figur 6.115: Schema der Sporenwand und des Keimporus von *Macrolepiota procera*, gezeichnet nach den Angaben von Locquin 1943, Besson 1972 und Kühner 1972, 1980, sowie nach eigenen licht- und elektronenoptischen Beobachtungen. Es muss betont werden, dass das lichtoptische Erscheinungsbild nur dann mit dem elektronenoptischen und hier dargestellten zusammenfällt, wenn die Sporenwand nicht durch einen Lauge-Säure-Schock gequollen ist.

Figure 6.115: Diagram of the spore wall structure and germ pore of *Macrolepiota procera*, based on information published by Locquin 1943, Besson 1972, Kühner 1972, 1980, and on original observations with the light- and electron microscope. The **myxosporium** is very thin but complex, it consists of the sporothecium (1), a sclerotunica (2), an unnamed transparent layer (3) and a layer of opaque residual mucostratum (4). The **eusporium** shows a thick, transparent corium and a thick opaque coriotunica. The plug (Pfropfen) is moderately opaque and has a cloudy appearance. The light microscopical image of this spore wall conforms closely to the drawing presented here as long as the spores are observed in their normal stage. If the spores are transferred from ammonia or KOH to 10% acetic acid the spore wall swells enormously and acquires an entirely different structure.

Das **normale lichtoptische Erscheinungsbild** der Sporenwand entspricht dem oben beschriebenen elektronenoptischen Bild, wobei jedoch das Myxosporium nur als eine einheitliche, dünne Schicht mit einigen Resten des Sporotheciums erscheint. Das Corium (Endosporium) ist metachromatisch und dextrinoid, wobei ein schwächer färbbares inneres und ein stärker färbbares äusseres Endosporium unterschieden werden können (Fig. 6.116; LOCQUIN 1943). Die Coriotunica (Episporium) ist stark, das Sporothecium schwach cyanophil. Der Poruspfropfen ist inamyloid und lässt sich weder mit Toluidinblau noch mit Kresylblau, wohl aber mit Anilinblau (in verdünnter Essigsäure gelöst) oder mit Giemsalösung färben (KÜHNER 1980: 137). Die Schicht (1) darf nicht mit dem optischen Halo verwechselt werden, wie dies LOCQUIN (1943) getan hat. Sie ist mit Anilinblau und mit Nigrosin färbbar und kann sich stellenweise von der Schicht (2) ablösen.

Neben diesem normalen, unveränderten Erscheinungsbild der Sporenwand gibt es noch **das durch einen Laugen-Säure-Schock veränderte Erscheinungsbild** der stark gequollenen Sporenwand mit einer ganz anderen Struktur (LOCQUIN 1943, KÜHNER 1972, 1980).

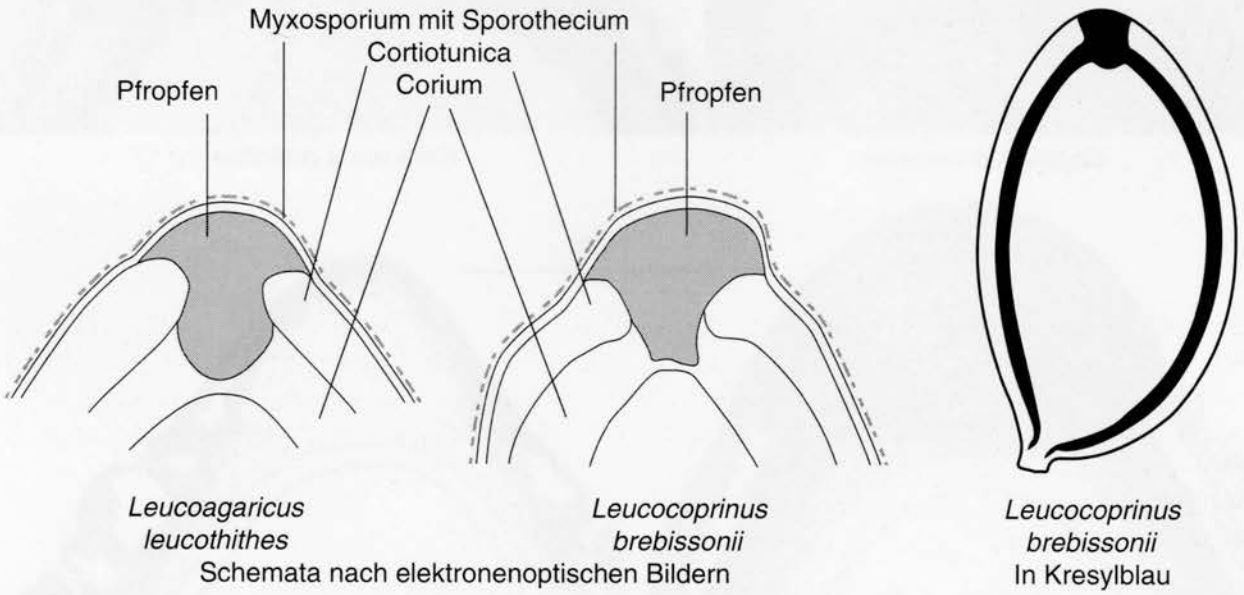


Figur 6.116: Normales (ungequollenes) lichtoptisches Erscheinungsbild der Sporenwand von *Macrolepiota procera*. **1**: Myxosporium (oft mit Resten des Sporotheciums, nicht gezeichnet); **2**: Episporium (Coriotunica); **3**: äusseres, stark metachromatisches und dextrinoides Endosporium (Corium p.p.); **4**: inneres, schwach metachromatisches und schwach dextrinoides Endosporium (Corium p.p.); **P**: Poruspfropfen, in einem Kragen des äusseren Endosporiums (3) stehend. – Nach Meléndez-Howell 1967 (Spore mit Inhalt), Locquin (1943) und Kühner 1934 (Spore in Kresylblau). Elektronisch kopiert und stark bearbeitet.

Figure 6.116: Normal unswollen structure of the spore wall of *Macrolepiota procera*. **1**: Myxosporium (often with residual sporothecium, not shown); **2**: episporium (coriotunica), **3**: external, strongly dextrinoid and metachromatic endosporium (corium p.p.); **4**: internal, weekly dextrinoid and metachromatic endosporium (corium p.p.); **P**: porus plug, inamyloid and not metachromatic, plunged into layer 3 that forms a collar around its base. It must be stressed that in spores that are transferred from ammonia or KOH to 10% acetic acid the spore wall swells enormously and acquires an entirely different structure discussed in the Special Part.

Leucoagaricus leucothithes und *Leucocoprinus brebissonii* — Als erster hat KÜHNER (1934) darauf aufmerksam gemacht, dass der Keimporus von *Leucocoprinus brebissonii* von einem metachromatisch lilarot färbbaren, vom Endosporium ausgehenden Zylinder verschlossen ist, während sich der Inhalt des Porus von *Macrolepiota procera* mit Kresylblau nicht färbt (Fig. 6.116, 6.117). In Weiterführung dieser Arbeit hat LOCQUIN (1943) dann drei Porentypen bei den Leucocoprineae unterschieden, von denen die beiden ersten elektronenoptisch bestätigt wurden: **Typ 1** ist charakterisiert durch einen grossen Poruspfropfen ("bouchon porique"), der sich mit Kresylblau nicht anfärben lässt. Das Endosporium bildet nur einen kleinen Kragen an der Basis des Pfropfens, wie bei *Macrolepiota procera.* **Typ 2** besitzt einen etwa zylindrischen, metachromatisch stark färbbaren Pfropfen, der fast den ganzen Porus ausfüllt und der einen dünnen, nicht färbbaren Deckel trägt. Solche Poren kommen bei *Leucocoprinus birnbaumii, badhamii* und *brebissonii* vor. Eine ähnliche Struktur wurde auch von *Leucoagaricus macrorhizus* beschrieben (KÜHNER 1980). Der Poruspfropfen von *Leucoagaricus* und *Leucocoprinus* hat eine fein granuläre, fast homogene Feinstruktur und unterscheidet sich klar vom wolkigen Aussehen des Pfropfens von *Macrolepiota.*

LOCQUIN's Typ 3, bei *Leucocoprinus denudatus* gefunden, stellt nur einen angedeuteten Pfropfen in einem sonst homogenen Scheitel dar. Das Elektronenmikroskop (BESSON 1972) und die Arbeiten von KÜHNER (1980: 136) haben gezeigt, dass dieser Typ ungerechtfertig ist und nicht beibehalten werden kann.



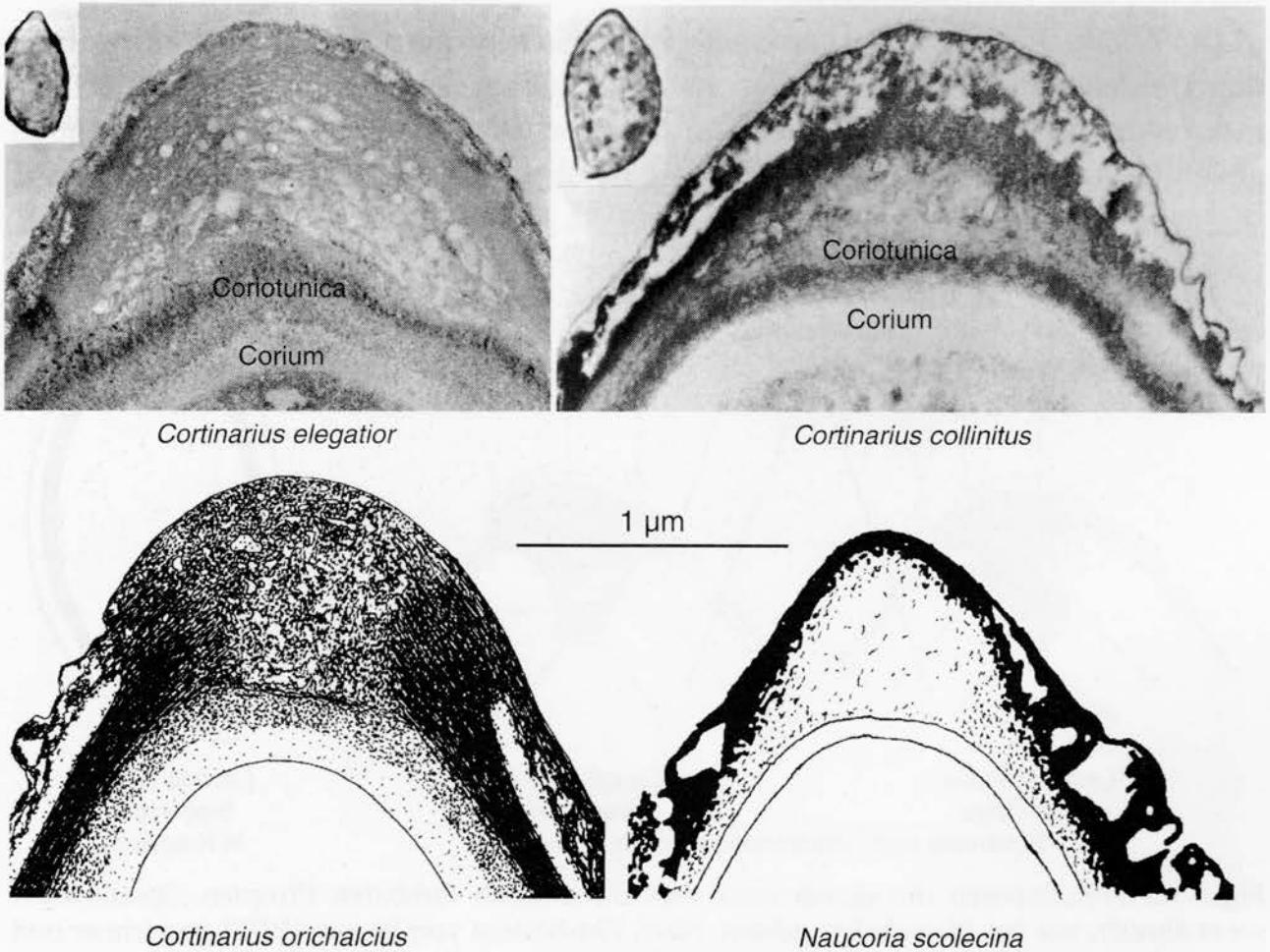
Figur 6.117: Keimporen mit einem stark metachromatisch färbbaren Pfropfen. Sporenwand sonst ähnlich wie bei *Macrolepiota* gebaut. Nach EM-Bildern von Besson (1972) gezeichnet und nach Kühner (1934), elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.117: Germ pores with a metachromatically staining plug. The spore wall architecture is very similar to that of *Macrolepiota.*

B) Die Papillen

Sehr schön ist die Papille bei vielen Cortinariaceen ausgebildet, wo der Sporenscheitel zitronenförmig vorgezogen ist, ohne dass die inneren Konturen dieser Form folgen. Das Cytoplasma bildet also keine Papille, sondern ist gleichmässig gewölbt. Die vorgezogene Papille ist eine lokale Verdickung der Sporenwand und fällt durch ihren optischen Linseneffekt auf (Fig. 6.118: lichtoptische Einsatzbilder). Solche Papillen findet man etwa bei *Cortinarius orichalceus, C. odorifer, C. elegantior* und manchen andern Arten der Untergattung *Phlegmacium.* Aber auch viele Arten der Gattungen *Galerina, Naucoria* und *Hebeloma* können als Beispiele dienen, wie etwa *Hebeloma latifolium, H. circinans* und *H. crustuliniforme.*

Es gibt aber auch Papillen, die nur sehr wenig vorgezogen oder sogar überhaupt nicht vorstehend sind. Sie sind durch ihr optisches Verhalten gekennzeichnet, denn sie wirken wie kleine Linsen und sind als ein wenig hellere Flecken am Sporenscheitel sichtbar. Da die typische Papillenform fehlt, werden sie oft übersehen. Als Beispiel kann der nordamerikanische *Cortinarius corrugatus* dienen (CLÉMENÇON 1973).

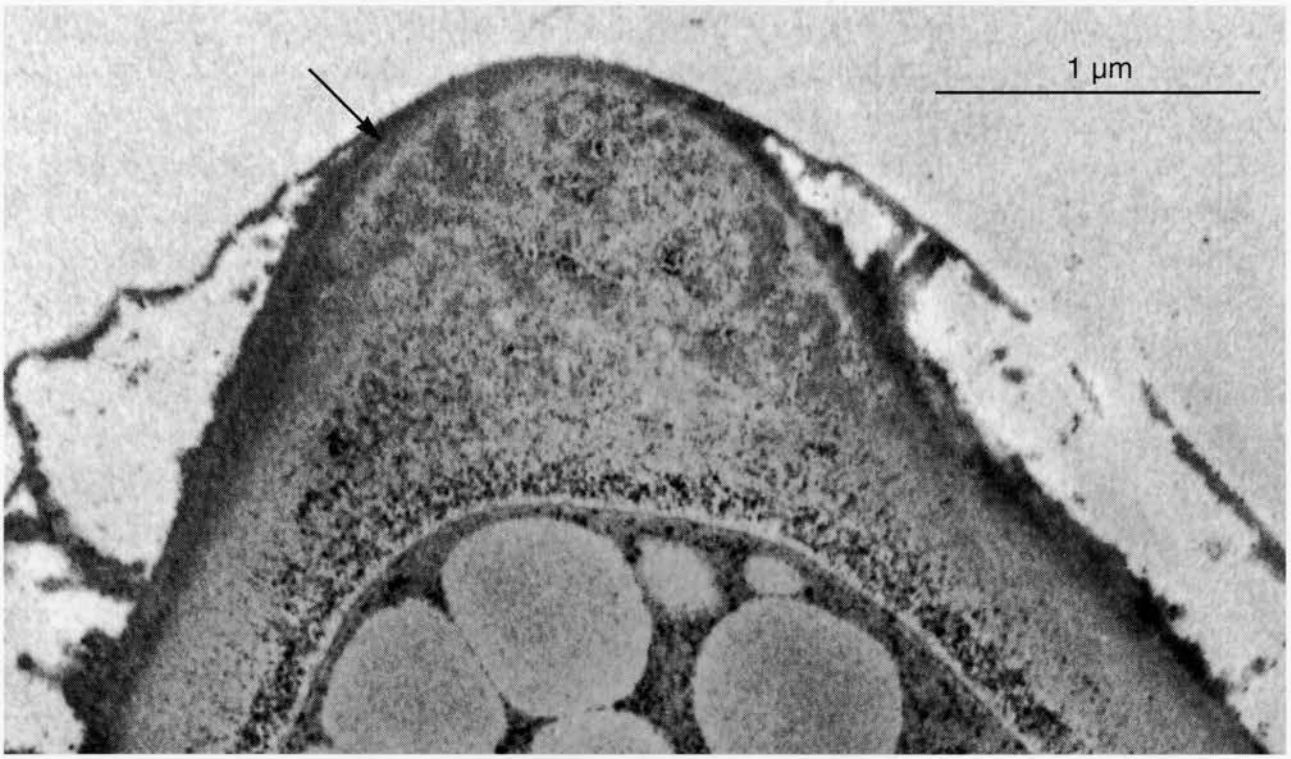


Figur 6.118: Die Papillen werden von der Coriotunica gebildet. *Naucoria scolecina* nach Besson aus Kühner 1980 (als *Alnicola umbrina*), elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.118: The papillae are formed by an extension of the coriotunica.

Elektronenoptisch fallen die Papillen durch ihr heterogenes Aussehen auf. Sie werden (in allen bisher untersuchten Pilzen) vom Eusporium, insbesondere von der äusseren Zone der Coriotunica gebildet. Zwei verschiedene Feinstrukturen sind bekannt geworden: a) die äussere Zone der Coriotunica bläht sich schaumig auf, so dass eine Masse voller "Blasen" entsteht (Fig. 6.118, *Cortinarius*). Ob diese Blasen hohl oder mit einer transparenten Masse gefüllt sind, ist noch unbekannt; b) die dunklere Masse der äusseren Coriotunica bricht schollig auf und wird in der helleren Grundmasse dispergiert (Fig. 6.119, *Hebeloma*). Es geht aus der von KÜHNER (1980: 43) gegebenen Zeichnung nicht hervor, zu welchem Typ die Papille von *Naucoria* gehört (Fig. 6.118).

Das Myxosporium überzieht zwar die Papille, trägt aber nicht wesentlich zu ihrer Bildung bei, auch wenn sie bisweilen etwas dilatiert erscheint (wie z.B. bei *Cortinarius collinitus*, Fig. 6.118).



Figur 6.119: Papille der Spore von *Hebeloma latifolium*. Eine helle Schicht **(Pfeil)** zeigt die Grenze zwischen Myxosporium (hier eine Epitunica) und dem Eusporium an. Wie bei den andern Cortinariaceen wird auch hier die gesamte Papille von der äusseren Zone der Coriotunica gebildet, deren dunkle Masse in der Papille schollig aufgebrochen und in einer helleren Grundmasse dispergiert ist. Lichtoptisch erscheint die Papille homogen. Die Epitunica überzieht die ganze Papille, ist da aber sehr dünn, während sie andernorts stark ausgeweitet ist. – Fixiert mit Glutaraldehyd-Osmiumtetroxid, kontrastiert mit Uranylazetat und Bleizitrat.

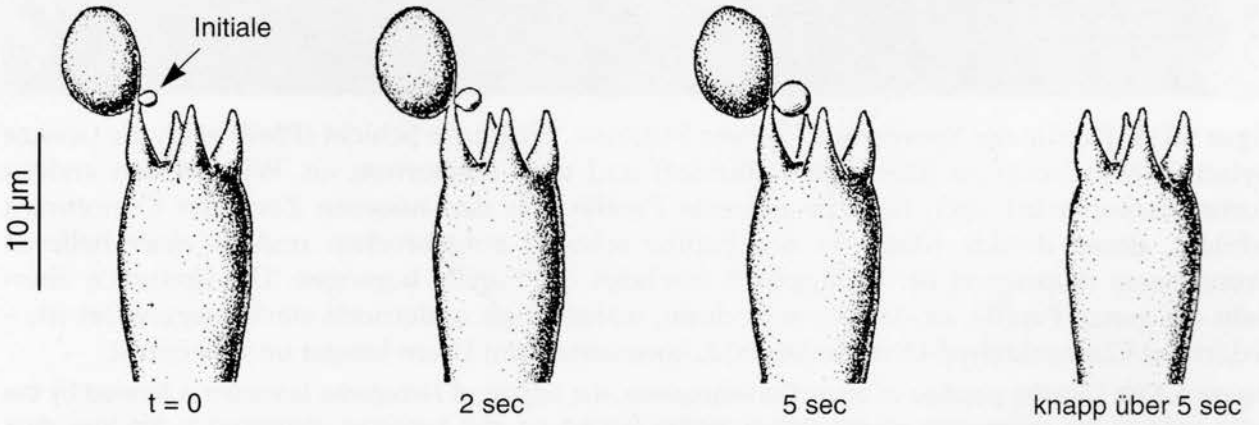
Figure 6.119: Like the papillae of other Cortinariaceae, the papilla of *Hebeloma latifolium* is formed by the outer zone of the coriotunica whose darker matter breaks up and becomes dispersed in the less dark ground matter. In the light microscope the papilla appears homogeneous. The lighter layer **(arrow)** indicates the boundary between the myxosporium (here it is an epitunica) and the eusporium (coriotunica) and probably belongs already to the myxosporium. Thus the whole papilla is formed exclusively by the eusporium. The epitunica covers the papilla as a thin layer but it is strongly dilated elsewhere. – Fixed with glutaraldehyde and osmium tetroxide, stained with uranyl acetate and lead citrate.

Der Apikulus und der Sporenabsprung

Der Bau des Apikulus und die Form der supra-apikularen Depression der Basidiospore sind eng mit dem Mechanismus des Sporenabsprunges verbunden. Tatsächlich sind alle zur Freisetzung der Sporen nötigen Strukturen Teil der Spore und nicht der Basidie, und die Dynamik der Sporenablösung macht es klar, dass die **Spore nicht abgeschleudert** wird, sondern dass sie selbständig abspringt: Nachdem die Spore ihre volle Grösse erreicht hat, tritt am Apikulus eine Tropfeninitiale auf, dann werden der Apikulus und die Sterigmenspitze verschlossen, und schliesslich dehnt sich die Tropfeninitiale rasch zum Apikulartropfen aus, der ruckartig auf die adaxiale Seite der Spore fliesst und damit die Spore vom Sterigma reisst.

Der Apikulartropfen (Fayods Tropfen, «Bullers Tropfen»)

Schon gegen das Ende des 19. Jahrhunderts hat FAYOD (1889: 272) beschrieben (aber nicht abgebildet), wie sich kurz vor dem Sporenabsprung seitlich am Apikulus der Sporen von *Conocybe tenera* ein Tropfen bildet: "J'ai vu très distinctement ... **une goutte d'eau que l'on voit se former à la base du hile** et disparaître lorsqu'elle a atteint une certaine grosseur, parce **qu'elle arrive à toucher l'exospore qui est humide et qu'elle se répand à la surface de la spore** ..." ("Ich habe sehr klar gesehen ... wie sich an der Basis des Hilums ein Wassertropfen bildet ... der schliesslich das Exosporium berührt und der sich auf der feuchten Sporenoberfläche ausbreitet ..."). Die gleiche Beobachtung wurde von BULLER (1922: 6) wieder beschrieben und diesmal auch illustriert (Fig. 6.120), und seither trägt der Apikulartropfen seinen Namen, obschon Buller nicht sein Entdecker ist. Ehrlicher wäre "Fayod's Tropfen," denn bereits FAYOD hat das Wesentliche gesehen und richtig beschrieben, auch wenn er nicht die völlig richtigen Schlüsse aus seinen Beobachtungen zog.



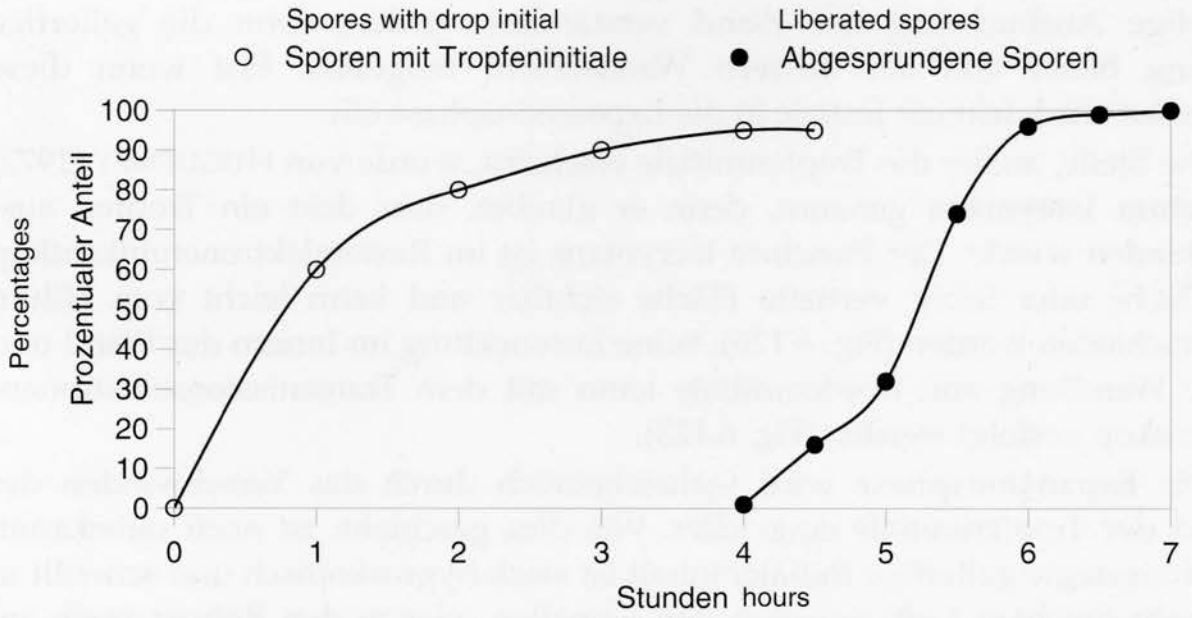
Figur 6.120: Expansion des Apikulartropfens und Sporenabsprung bei *Agaricus campester*. Nach Buller 1922, elektronisch kopiert und schwach verändert.

Figure 6.120: Expansion of the apicular droplet and spore discharge in *Agaricus campester*. Usually the droplet is called "Buller's drop" because Buller 1922 first illustrated the phenomenon, but it was Fayod who had discovered and correctly described the formation and behaviour of the drop in 1889 already.

Nach BULLER (1922: 13) erreicht der Durchmesser des Apikulartropfens von *Agaricus campester* 2-3 µm, bei *Coprinus sterquilinus* maximal 5 µm. Bei *Agaricus campester* dauert die rasche Volumenvergrösserung des Tropfens unmittelbar vor dem Sporenabsprung nur etwa 5 Sekunden, bei *Coprinus sterquilinus* 15-30 Sekunden.

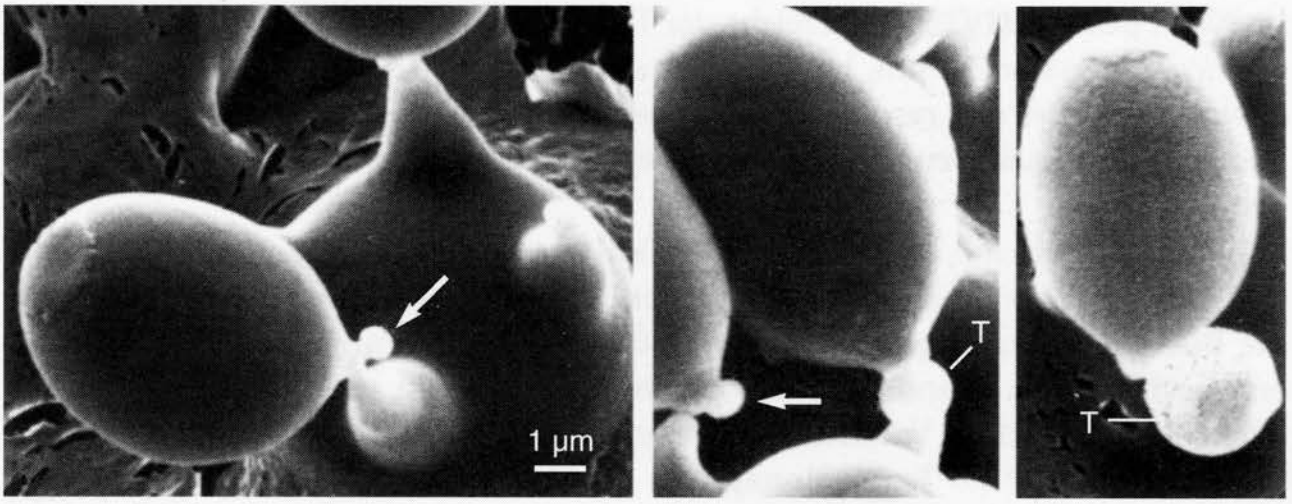
Wir wissen heute, dass sich der Apikulartropfen der dickwandigen Sporen (z.B. von *Agaricus* oder *Coprinus*) in **zwei Phasen** entwickelt. Die erste Phase ist die **Bildung einer Tropfeninitiale** von 0,5-1 µm Durchmesser. Die Initiale tritt erst nach einigen Stunden in die zweite Phase, die in wenigen Sekunden zu einer über 100fachen Volumenvergrösserung und zum Sporenabsprung führt, und die deshalb als **Expansionsphase der Initiale** bezeichnet werden kann (Figur 6.120). Die zweiphasige Entwicklung des Apikulartropfens von *Coprinus cinereus* wurde von MCLAUGHLIN, BECKETT & YOON (1985) und MCLAUGHLIN & BECKETT (1987) beschrieben. Die Tropfeninitialen haben einen Durchmesser von 0,5-0,8 µm (Mittel 0,60 µm). Nach einiger Zeit treten sie in die Expansionsphase ein, während der die Tropfen einen Durchmesser von 1,5-3,6 µm erreichen (Mittel 2,95 µm). Damit nimmt das Volumen durchschnittlich um etwa das 118fache zu. Gleich darauf springen die Sporen ab und tragen die Tropfen mit sich weg. Ein ähnliches zweiphasiges Verhalten wurde auch beim Röhrling *Chalciporus rubinellus* gefunden (YOON & MCLAUGHLIN 1986).

Wie lange die Tropfeninitialen reifen müssen bis sie in die Expansionsphase treten, ist nur ungenau bekannt. Nach den Angaben von HUGUENEY (1978: 83) kann geschätzt werden, dass die Reifezeit bei *Coprinus congregatus* etwas länger als 3 Stunden dauert (Fig. 6.121).



Figur 6.121: Die Tropfeninitialen von *Coprinus congregatus* treten bereits etwa 3 Stunden vor dem Sporenabsprung auf. Nach den Angaben von Hugueney 1978.

Figure 6.121: In *Coprinus congregatus* the apicular droplet-initials appear about 3 hours before spore discharge.



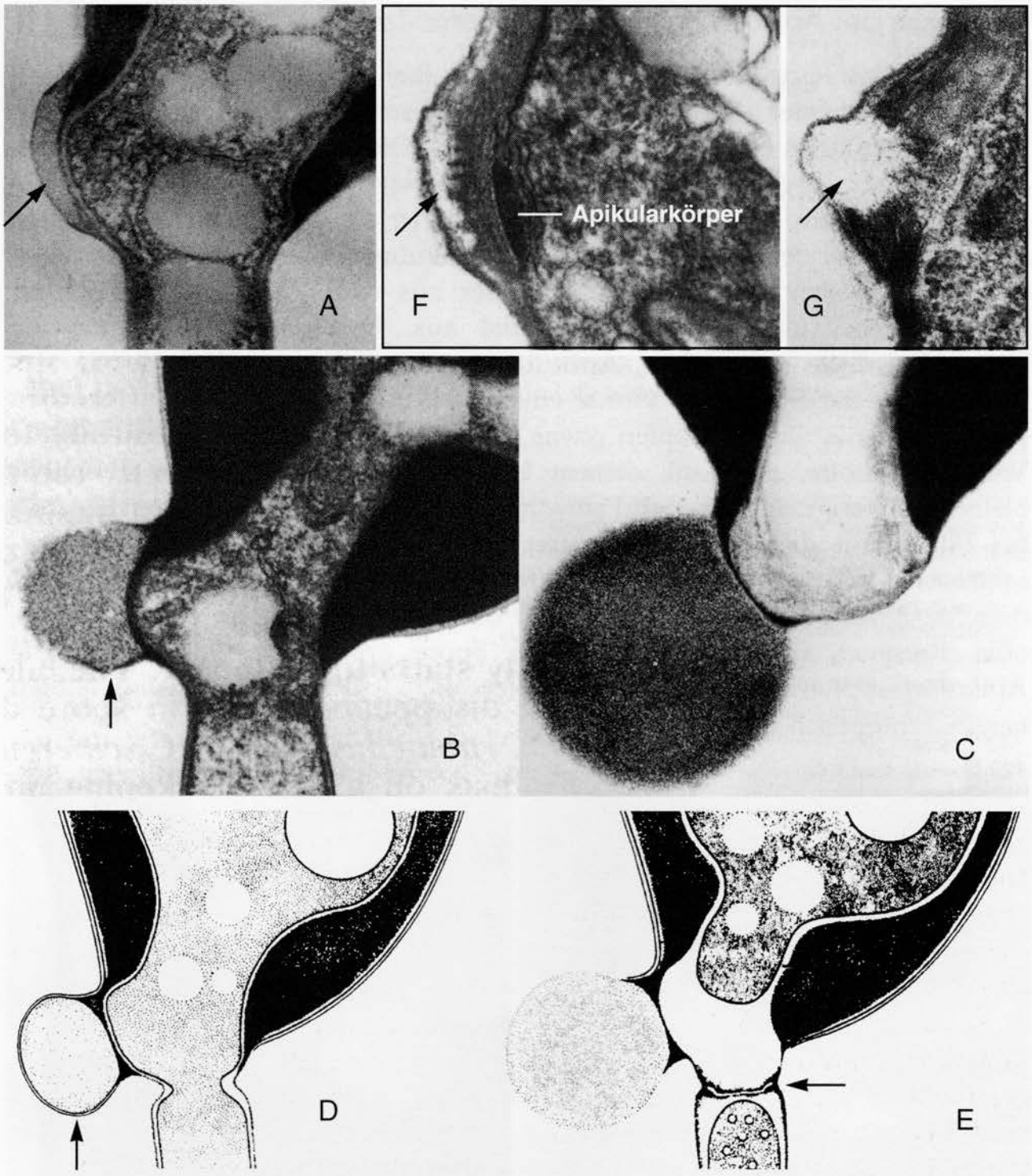
Figur 6.122: Tropfeninitialen (Pfeile) und expandierende Apikulartropfen (T) von *Coprinus cinereus*. - Nach McLaughlin, Beckett & Yoon 1985, elektronisch kopiert und bearbeitet. Vergrösserung angenähert.

Figure 6.122: Droplet initials (arrows) and expanding apicular drops (T) of *Coprinus cinereus*. Scale bar approximate only.

Die **Tropfeninitiale** ist nicht ein Wassertröpfchen, sondern wahrscheinlich eine recht konzentrierte Lösung von Proteinen und Polysacchariden (OLÁH & REISINGER 1974), die sich mit Glutaraldehyd und Osmiumtetroxid formgerecht fixieren lässt (YOON & MCLAUGHLIN 1979, 1986; MCLAUGHLIN, BECKETT & YOON 1985). Die Initiale ist wahrscheinlich sogar **gallertig**, denn sonst würde sie in der wässerigen Glutaraldehydlösung ihre Form verlieren. Sie wird nicht, wie das häufig dargestellt wird, als Tröpfchen ausgeschieden, sondern sie **entsteht im Innern der adaxialen Apikularwand**. Die reife Initiale kann als kugelige Ausbuchtung der Wand verstanden werden, denn die gallertige Lösung bleibt von der äussern Wandschicht umgeben. Erst wenn diese aufgelöst wird, tritt die Initiale in die Expansionsphase ein.

Die Stelle, an der die Tropfeninitiale erscheint, wurde von HUGUENEY (1972) **Punctum lacrymans** genannt, denn er glaubte, dass dort ein Tropfen ausgeschieden würde. Der Punctum lacrymans ist im Rasterelektronenmikroskop als flache oder leicht vertiefte Fläche sichtbar und kann leicht vom Hilum unterschieden werden (Fig. 6.126). Seine Entwicklung im Innern der Wand und seine Wandlung zur Tropfeninitiale kann mit dem Transmissionselektronenmikroskop verfolgt werden (Fig. 6.123).

Die **Expansionsphase** wird wahrscheinlich durch das Verschwinden der Wand der Tropfeninitiale eingeleitet. Wie dies geschieht, ist noch unbekannt. Der freigelegte gallertige Initialeninhalt ist stark hygroskopisch und schwillt in der sehr feuchten Luft zwischen den Lamellen oder in den Röhren rasch an, indem Wasserdampf aus der unmittelbaren Umgebung aufgenommen wird (WELLS 1965, YOON & MCLAUGHLIN 1986, WEBSTER & al., 1984, 1989, WEBSTER & CHIEN 1990).

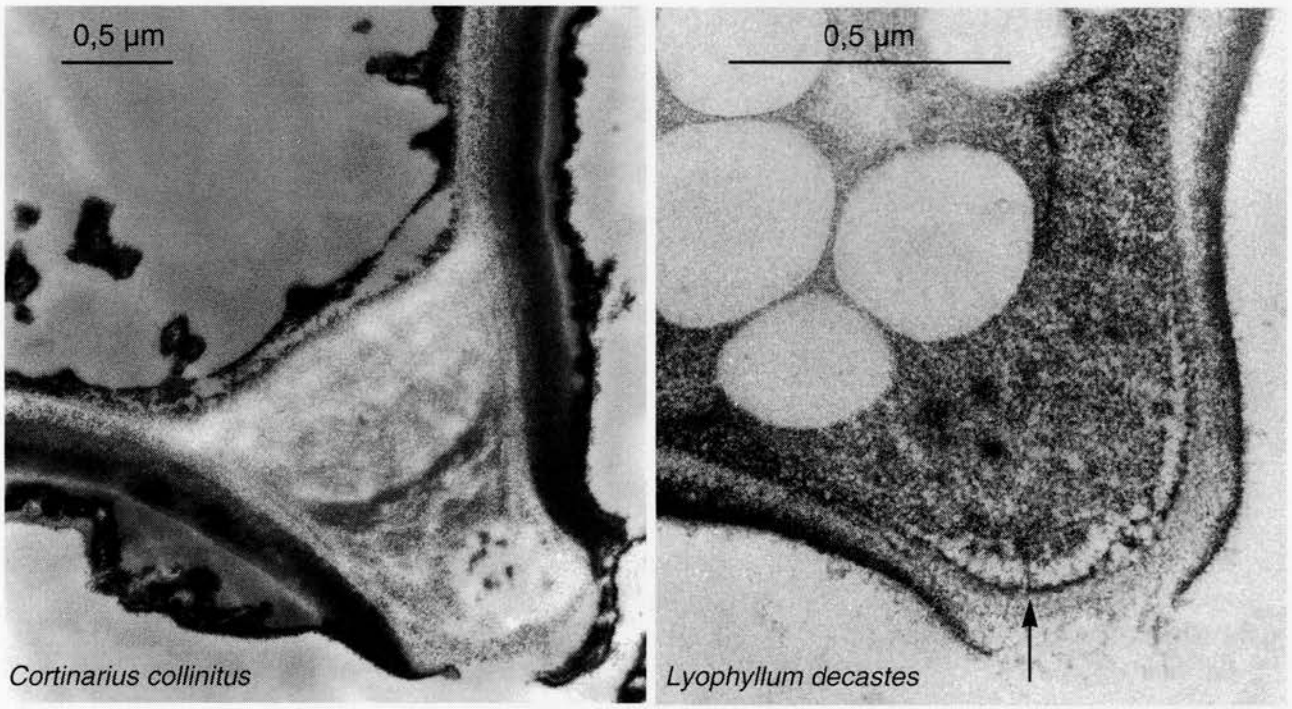


Figur 6.123: Die Tropfeninitiale entsteht in der Apikularwand (Pfeile in A, F, G) über einem Apikularkörper. Die Initiale ist von einer Wandschicht der Spore umgeben (Pfeile in B, D), nicht aber der expandierende Apikulartropfen (C, E). Die Initiale tritt vor dem Verschluss des Apikulus und der Sterigmenspitze auf (B, D). Zwischen den beiden Verschlüssen liegt ein schmaler Trennraum (Pfeil in E). - **A-E**: *Chalciporus rubinellus*, nach Yoon & McLaughlin 1979, 1986; **F, G**: *Coprinus congregatus*, nach Hugueney 1978. Elektronisch kopiert und stark bearbeitet.

Figure 6.123: The droplet-initial is induced by the apicular body in the cytoplasm (Apikularkörper in F) and forms within the wall (arrows in A, F, G). It develops before the apiculus and the sterigma are plugged (B, D). The initial is surrounded by a wall layer (arrows in B, D), but not the expanding drop (C, E). The plugs are separated by a narrow dehiscence zone (arrow in E).

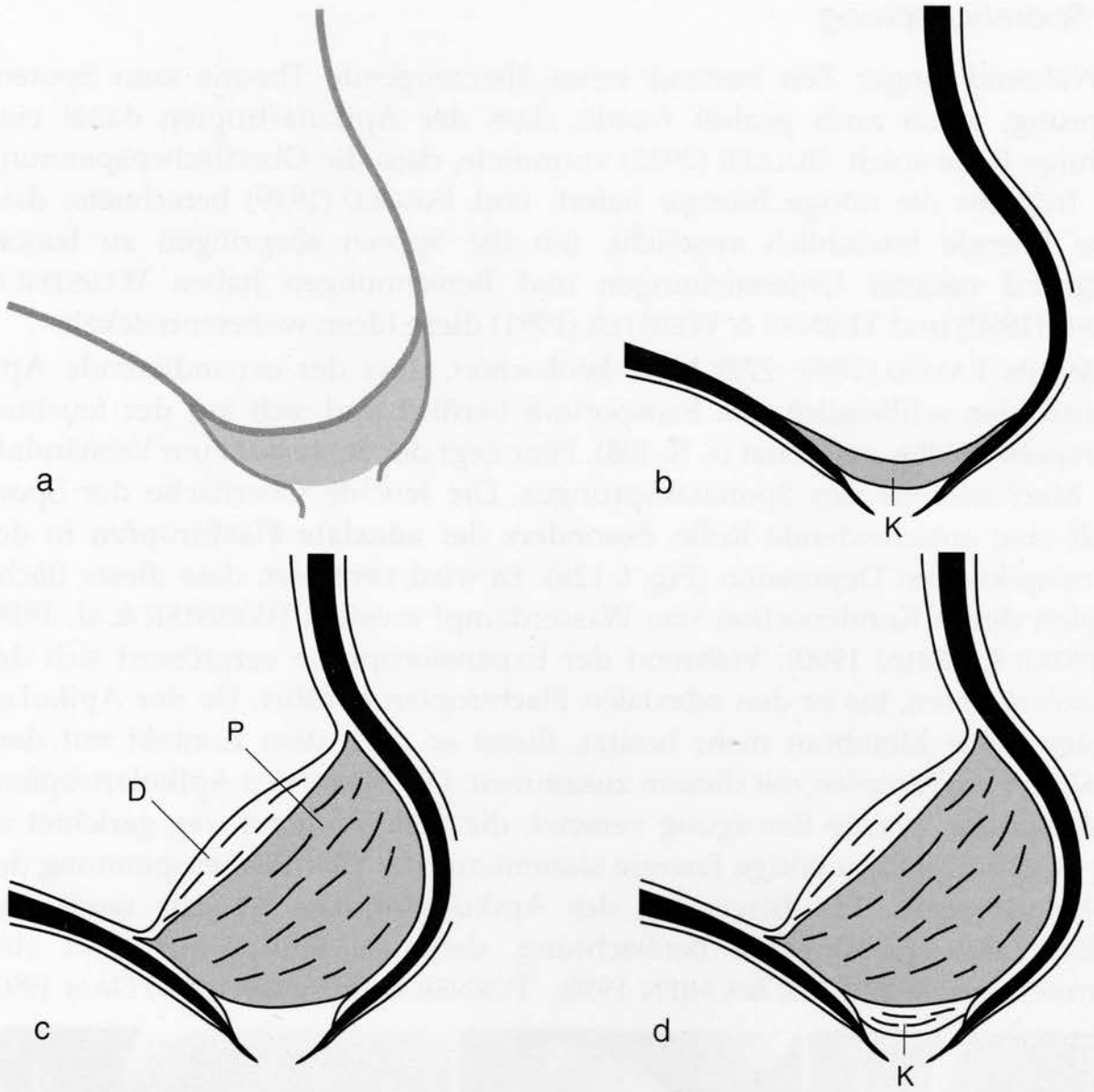
Verschluss des Apikulus und der Sterigmenspitze

Gegen das Ende der Sporenentwicklung (bei dickwandigen Sporen nach dem Auftreten der Apikulartropfen-Initiale) scheidet das Cytoplasma der Spore im Apikulus ein Verschlussmaterial aus. Dieses wird zuerst am zukünftigen Hilum abgelegt. Dadurch entsteht eine nach aussen gewölbte **Verschlusskalotte**. Bei dünnwandigen Sporen ist diese Kalotte oft der einzige Verschluss, über dem das Cytoplasma im Apikulus verharrt. Bei dickwandigen Sporen zieht sich das Cytoplasma weiter aus dem Apikulus zurück und scheidet dabei mehr Verschlussmaterial aus. Dadurch verdickt sich die Verschlusskalotte zu einem **Apikularpfropfen**, der «oben» (gegen das Cytoplasma der Spore) manchmal einen **Apikulardeckel** trägt. Bei manchen Pilzen ist der Apikularpfropfen etwas dichter und heterogener gebaut als die Verschlusskalotte, die dank diesem Unterschied oft noch lange erkennbar bleibt. Die Sterigmenspitze wird sowohl bei Pilzen mit dünnwandigen als auch bei Pilzen mit dickwandigen Sporen durch einen **Sterigmenpfropfen** verschlossen. Zwischen dem Apikularpfropfen (oder der Verschlusskalotte) und dem Sterigmenpfropfen liegt eine mehr oder weniger ausgedehnte Trennzone oder Kammer, die das Ablösen der Spore erleichtert. Oft können die Apikularpfropfen und Sterigmenpfropfen nach Färbung mit Baumwollblau bereits lichtoptisch gesehen werden.



Figur 6.124: Der Apikularverschluss von *Cortinarius collinitus* besteht aus Abschlusskalotte, Apikularpfropfen und Deckel. Bei *Lyophyllum decastes* ist lediglich eine schwach differenzierte Abschlusskalotte vorhanden (Pfeil). – Permanganatfixierung, Uranylazetat und Bleizitrat.

Figure 6.124: The apicular plug of *Cortinarius collinitus* consists of a basal calotte, a heterogeneous plug and an opercule. *Lyophyllum decastes* shows a weakly differentiated calotte only (arrow). – Permanganate fixation, stained with uranyl acetate and lead citrate.



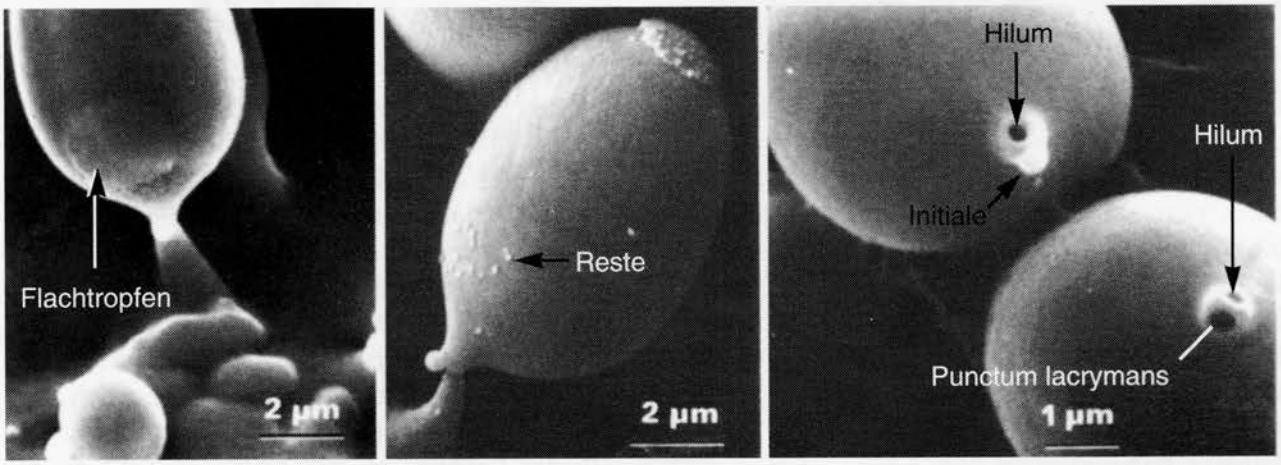
Figur 6.125: Schematische Zeichnungen verschiedener Apikulus-Bauarten. **a**: Sporen mit dünnen, farblosen Wänden zeigen im Elektronenmikroskop oft nur eine einheitlich graue, scheinbar strukturlose, sehr dünne Wand, die sich im Apikularbereich in zwei gleiche Schichten spaltet. Die äussere Schicht bricht beim Sporenabsprung und legt das schwach elektronenopake, meist fast strukturlose Apikularmark frei. Der Apikulartropfen hinterlässt keine Spuren. Dieser Typ wurde bei *Phlebia, Radulomyces, Odontia, Stereum, Merulius, Polyporus, Trametes, Spongipellis, Mycena* und *Hydropus* beobachtet und ist wahrscheinlich weit verbreitet. **b-d**: Mässig bis stark dickwandige, oft gefärbte Sporen zeigen meist eine strukturierte Wandschicht, die auch den Punctum lacrymans zeigt. Die Sporenwand bildet auch die Apikularwand. Wenn das Corium fehlt, so tritt nur eine Abschlusskalotte (K) auf (z.B. bei *Tubaria,* b, *Lyophyllum* Fig. 6.124), sonst beteiligt sich das Corium an der Apikularwand (c, d). Bei dickwandigen Sporen tritt ein Apikularpfropfen (P) und oft auch ein Deckel (D) auf. Die Abschlusskalotte (K) kann auch fehlen (c).

Figure 6.125: Diagrams of different architectures of the apiculus. **a**: Thin colourless walls are frequently almost structureless and gray in the electron microscope and split into two layers at the apiculus. The outer layer breaks when the spore is discharged exposing a weakly electron dense, almost structureless medulla. Such apiculi probably are widespread. **b-d**: Thick walled spores show a calotte (K) or plug (P) or operculus (D) in various combinations. If a corium is present in the spore wall it usually lines the apicular wall as well (c, d). - For examples see German legend.

Der Sporenabsprung

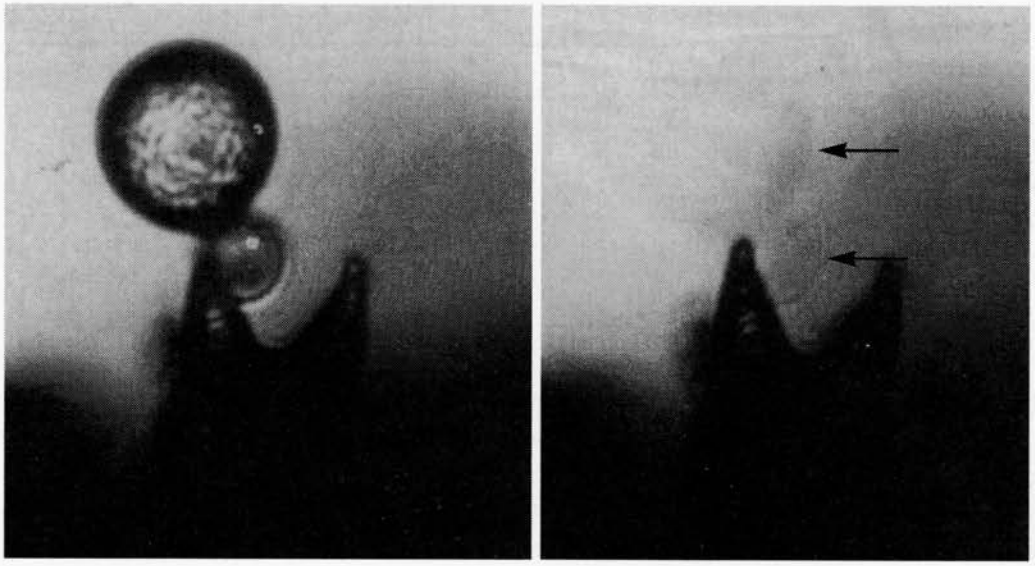
Während langer Zeit bestand keine überzeugende Theorie zum Sporenabsprung, wenn auch geahnt wurde, dass der Apikulartropfen dabei eine wichtige Rolle spielt. BULLER (1922) vermutete, dass die Oberflächenspannung des Tropfens die nötige Energie liefert, und INGOLD (1939) berechnete, dass diese Energie tatsächlich ausreicht, um die Sporen abspringen zu lassen. Aufgrund neuerer Untersuchungen und Berechnungen haben WEBSTER & CHIEN (1990) und TURNER & WEBSTER (1991) diese Ideen weiterentwickelt.

Bereits FAYOD (1889: 272) hatte beobachtet, dass der expandierende Apikulartropfen schliesslich das Exosporium berührt und sich auf der feuchten Sporenoberfläche ausbreitet (s. S. 488). Hier liegt der Schlüssel zum Verständnis des Mechanismus des Sporenabsprunges. Die feuchte Oberfläche der Spore spielt eine entscheidende Rolle, besonders der **adaxiale Flachtropfen** in der supra-apikularen Depression (Fig. 6.126). Es wird vermutet, dass dieser flache Tropfen durch Kondensation von Wasserdampf entsteht (WEBSTER & al. 1989, WEBSTER & CHIEN 1990). Während der Expansionsphase vergrössert sich der Apikulartropfen, bis er den adaxialen Flachtropfen berührt. Da der Apikulartropfen keine Membran mehr besitzt, fliesst er nach dem Kontakt mit dem adaxialen Flachtropfen mit diesem zusammen. Die Masse des Apikulartropfens wird dadurch in eine Bewegung versetzt, die vom Sterigma weg gerichtet ist (Fig. 6.128). Die dazu nötige Energie stammt aus der Oberflächenspannung des Apikulartropfens. Die Bewegung des Apikulartropfens ist sehr rasch und entzieht sich der direkten Beobachtung, denn sie dauert nur etwa eine Mikrosekunde (WEBSTER & CHIEN 1990; TURNER & WEBSTER 1991; DAM 1992,



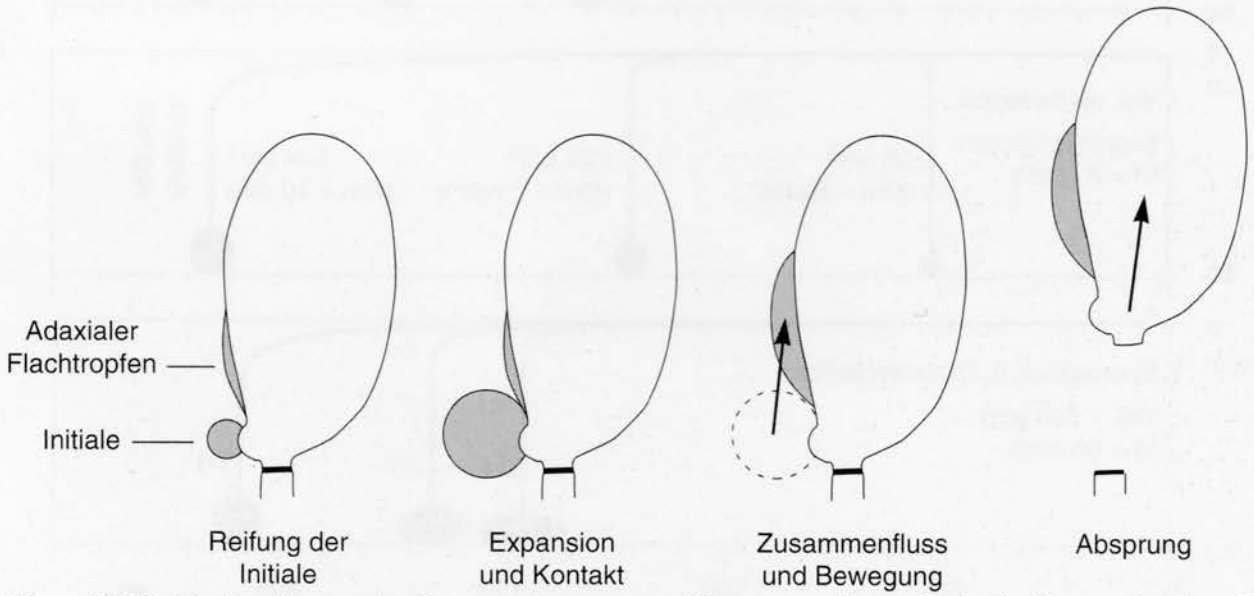
Figur 6.126: Der adaxiale Flachtropfen oder seine Reste (nach dem Verdampfen des Wassers) sind in diesen Bildern der Sporen von *Coprinus cinereus* erkennbar. **Rechts**: Sporen mit einer kleinen Initiale oder (nachdem diese abgefallen ist) mit gut sichtbarem "Punctum lacrymans" und kleinem Hilum. Nach McLaughlin & al. 1985, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.126: The adaxial blob or its rests (after the water has been evaporated) are clearly visible in these scanning electron micrographs of spores of *Coprinus cinereus*. **Right**: two spores showing the hilum (site of detachment of the spore); the upper spore bears a small drop-initial, the lower spore has lost its inital and shows the "punctum lacrymans" in its place.



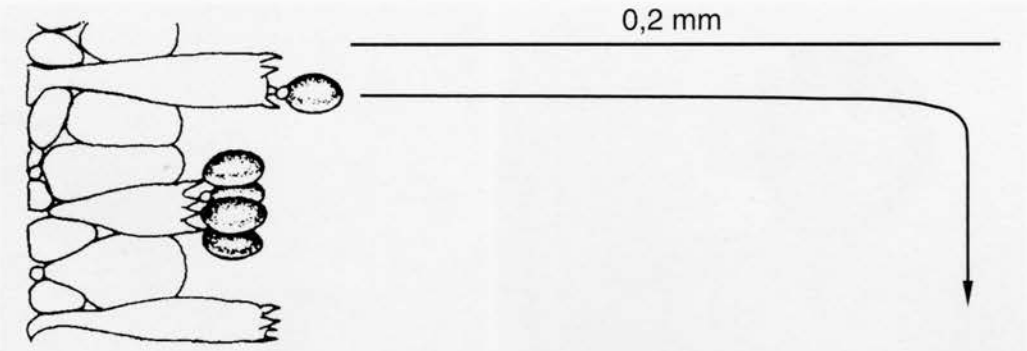
Figur 6.127: Der Sporenabsprung. Fotografien 1 Sekunde vor dem Absprung und während des Absprunges. Das rechte Foto zeigt ein Schattenbild der Spore und des Apikulartropfens (Pfeile), weil die Spore während der etwa 60 Millisekunden dauernden Belichtungszeit absprang. Die Spore sass erst auf dem Sterigma und sprang dann ab, so dass ein unterbelichtetes Schattenbild entstand. *Oudemansiella mucida*. – Nach Webster & Chien 1990, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.127: Basidiospore discharge. Photographs of a basidiospore one second before discharge and during discharge. The right photograph shows a ghost image of the spore and its apicular drop (arrows) because discharge occurred whilst the camera shutter was open (for about 60 milliseconds). The spore was at first attached, and then was discharged so that an underexposed picture resulted. *Oudemansiella mucida*.



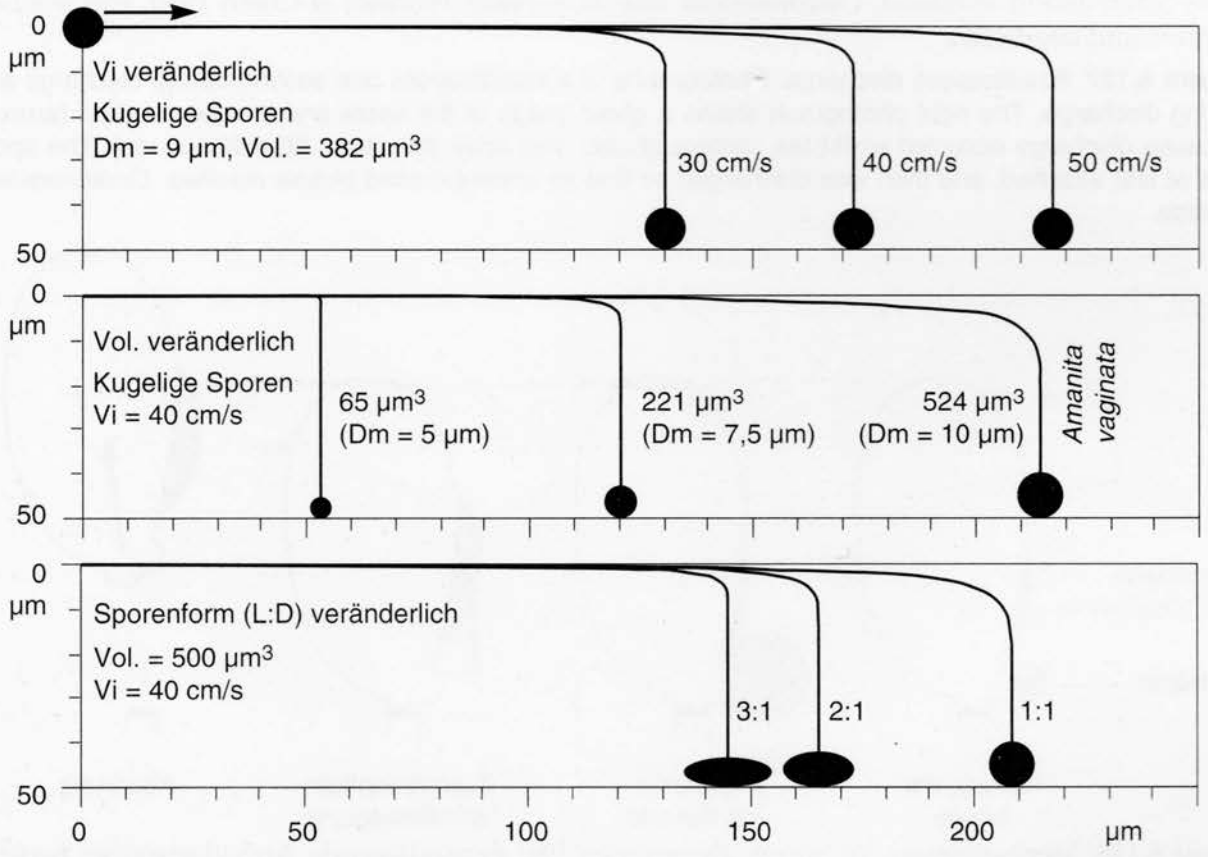
Figur 6.128: Mechanismus des Sporenabsprunges. Der expandierende Apikulartropfen berührt den adaxialen Flachtropfen. Dadurch wird dessen Masse sehr rasch auf die supra-apikulare Depression verlagert. Beim Abbremsen des Tropfens wird dessen Energie auf die Spore übertragen, die damit in Bewegung versetzt wird und abspringt.

Figure 6.128: Mechanism of the spore discharge. The drop initial loses its wall and expands rapidly until it comes into contact with the flat adaxial blob. Then it flows very rapidly (within about 1 microsecond) onto the supra-apicular depression. The energy stems from the surface tension of the drop. When the drop is stopped its energy is transferred to the spore which in turn is set in motion. Thus the spore jumps from the sterigma, it is not projected passively.



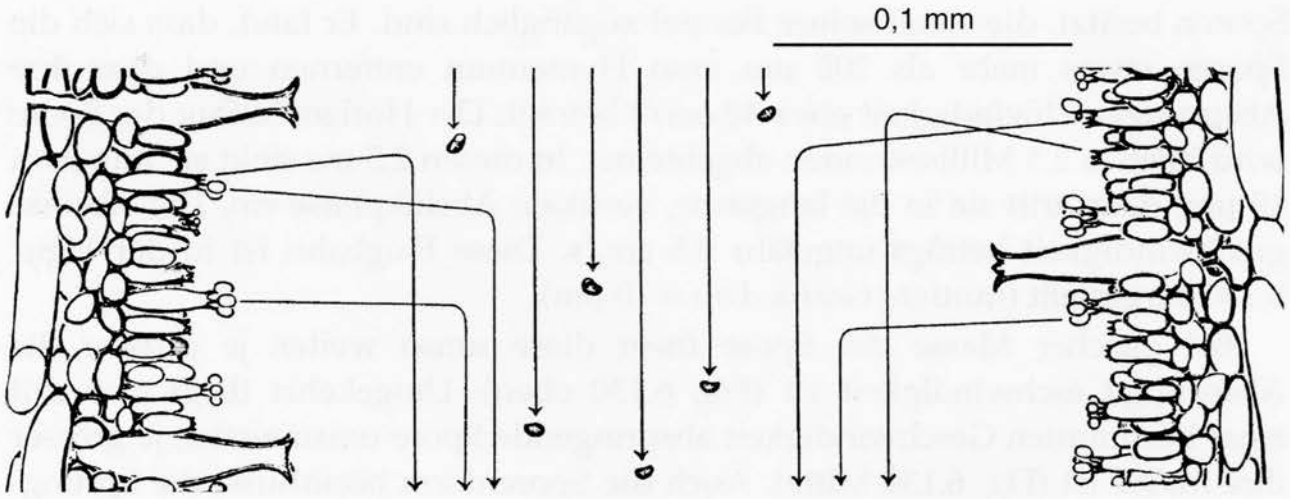
Figur 6.129: Flugbahn (Sporabola) einer abspringenden Spore von *Coprinus sterquilinus*. Basidien, Sporen, Apikulartropfen und Flugbahn massgerecht gezeichnet. – Neu gezeichnet nach Buller 1924: 252, Flugbahn neu berechnet.

Figure 6.129: Sporabola of *Coprinus sterquilinus*. The basidia, spores, apicular droplet and sporabola are drawn to scale. Inspired by Buller 1924, sporabola based on new calculations.



Figur 6.130: Sporenflugbahnen verschiedener Sporen, berechnet nach folgenden Annahmen: Dichte der Sporen = 1.02 g/cm³, Lufttemperatur = 20°C, Luftfeuchtigkeit gesättigt. Vi = Absprung-Geschwindigkeit; Dm = Durchmesser der Spore. Sporen massgerecht gezeichnet.

Figure 6.130: Sporabolas of different spores, calculated for spore density = 1.02 g/cm³, temperature of the air = 20°C, humidity of the air saturated. The top graph shows the influence of the discharge velocity, the middle graph shows the influence of different spore sizes and the bottom graph shows the influence of spore form (length : thickness ratio). Vi = initial velocity at discharge; Dm = diameter of the spore. The spores are drawn to correct size.



Figur 6.131: Blick zwischen zwei Lamellen von *Pluteus cervinus* mit eingezeichneten Sporenflugbahnen. Die Sporen springen nicht immer genau horizontal ab. Die von oben in die Tiefe sinkenden Sporen sind nicht weiter gesprungen, sondern stammen von einer Region, wo der Abstand zwischen den Hymenien infolge der oben erweiterten Keilform der Lamellen geringer ist. Basidien, Cystiden, Sporen, Abstand zwischen den Lamellen und Flugbahnen massgerecht gezeichnet. – Nach Buller 1924:106, stark bearbeitet.

Figure 6.131: Spore discharge between two gills of *Pluteus cervinus*. The initial flight direction of the spores is not always exactly horizontal. The spores sedimenting from above did not jump farther inside but they stem from a region of the gills where the distance between the hymenia is smaller that the one shown in the drawing. This is so because the gills are wedge-shaped and thicker above than below. Basidia, cystidia, spores, distance between the gills and sporabolas are all drawn to scale by Buller 1924.

unveröffentlichte Berechnungen), was einer Geschwindigkeit des Tropfens von rund 8 m/s entspricht. Wenn der Tropfen auf der adaxialen Sporenoberfläche zum Stillstand kommt, wird dessen Bewegungsenergie auf die Spore übertragen. Dadurch kommt die Spore selbst in Bewegung und springt vom Sterigma weg. Da die Spore eine grössere Masse als der Apikulartropfen hat, erreicht sie eine geringere Geschwindigkeit, meist zwischen 30 und 60 cm/s. Dabei ist sie wahrscheinlich einer Beschleunigung von einigen tausend g ausgesetzt (bei *Itersonilia perplexans* um die 25'000 g, WEBSTER & CHIEN 1990, TURNER & WEBSTER 1991).

Da die Basidien der Röhrlinge, Blätterpilze und Porlinge in ihrer natürlichen Stellung im Fruchtkörper waagrecht liegen, springen die Sporen etwa horizontal ab. Nach etwa 100 bis 300 µm ist ihr Flug abgebremst, und sie beginnen vertikal abzusinken. Der so beschriebene Weg wurde von BULLER (1909) für kugelige, glatte Sporen berechnet und «Sporabola» genannt (Fig. 6.129 - 6.131). BULLER's Formel wurde von FALCK (1927) so erweitert, dass auch Flugbahnen ellipsoidischer, glatter Sporen berechnet werden können. Die Flugbahnen der Sporen mit anderen Formen oder mit ornamentierter Oberfläche wurden noch nicht untersucht.

BULLER (1909) berechnete und beobachtete die Sporenflugbahn von *Amanita vaginata* (oder einer nahe verwandten Art), da dieser Pilz glatte und kugelige

Sporen besitzt, die somit seiner Formel zugänglich sind. Er fand, dass sich die Sporen etwas mehr als 200 µm vom Hymenium entfernen und dass ihre Absprunggeschwindigkeit etwa 40 cm/s beträgt. Der Horizontalflug der Spore wird in etwa 2,5 Millisekunden abgebremst. In diesen 2,5 ms sinkt sie nur etwa 10 µm, dann tritt sie in die langsame, vertikale Absinkphase ein. Die Absinkgeschwindigkeit beträgt ungefähr 0,5 cm/s. Diese Flugbahn ist in der Figur 6.130 dargestellt (mittlere Grafik, Dm = 10 µm).

Bei gleicher Masse der Spore fliegt diese umso weiter, je grösser die Absprung-Geschwindigkeit ist (Fig. 6.130 oben). Umgekehrt fliegt eine mit einer bestimmten Geschwindigkeit abspringende Spore umso weiter, je grösser ihre Masse ist (Fig. 6.130 Mitte). Auch die Sporenform beeinflusst die Sprungweite. Bei gleicher Masse und gleicher Absprung-Geschwindigkeit fliegt eine Spore umso weiter, je mehr sie sich der Kugelgestalt nähert (Fig. 6.130 unten).

Keimung der Basidiosporen

Die meisten Veröffentlichungen zu diesem Thema befassen sich mit der Physiologie und Biochemie der Sporenkeimung. Der Zielsetzung dieses Buches entsprechend wird hier das Hauptgewicht auf die Morphologie gelegt.

Im Laboratorium ist das Keimvermögen der Basidiosporen von Art zu Art und von Gattung zu Gattung verschieden. Manche Sporen keimen rasch und leicht (CHAPMAN & BARANKOVICH 1979, INGOLD 1985), sogar in Wasser oder gar bereits auf dem Hymenium, andere haben bis heute jedem Versuch widerstanden (FRIES 1978). Bisweilen können besondere Behandlungen oder Kulturbedingungen zu einem gewissen Erfolg führen (FRIES 1943, 1983, HINTIKKA 1979, OORT 1974, SUZUKI & al. 1982), und oft ermöglicht die Anwesenheit lebender Hefen, Bakterien oder Pilzmycelien das Auskeimen der Sporen und ein Wachstum der Keimlinge (FERGUSON 1902, FRIES 1943, ALI & JACKSON 1989).

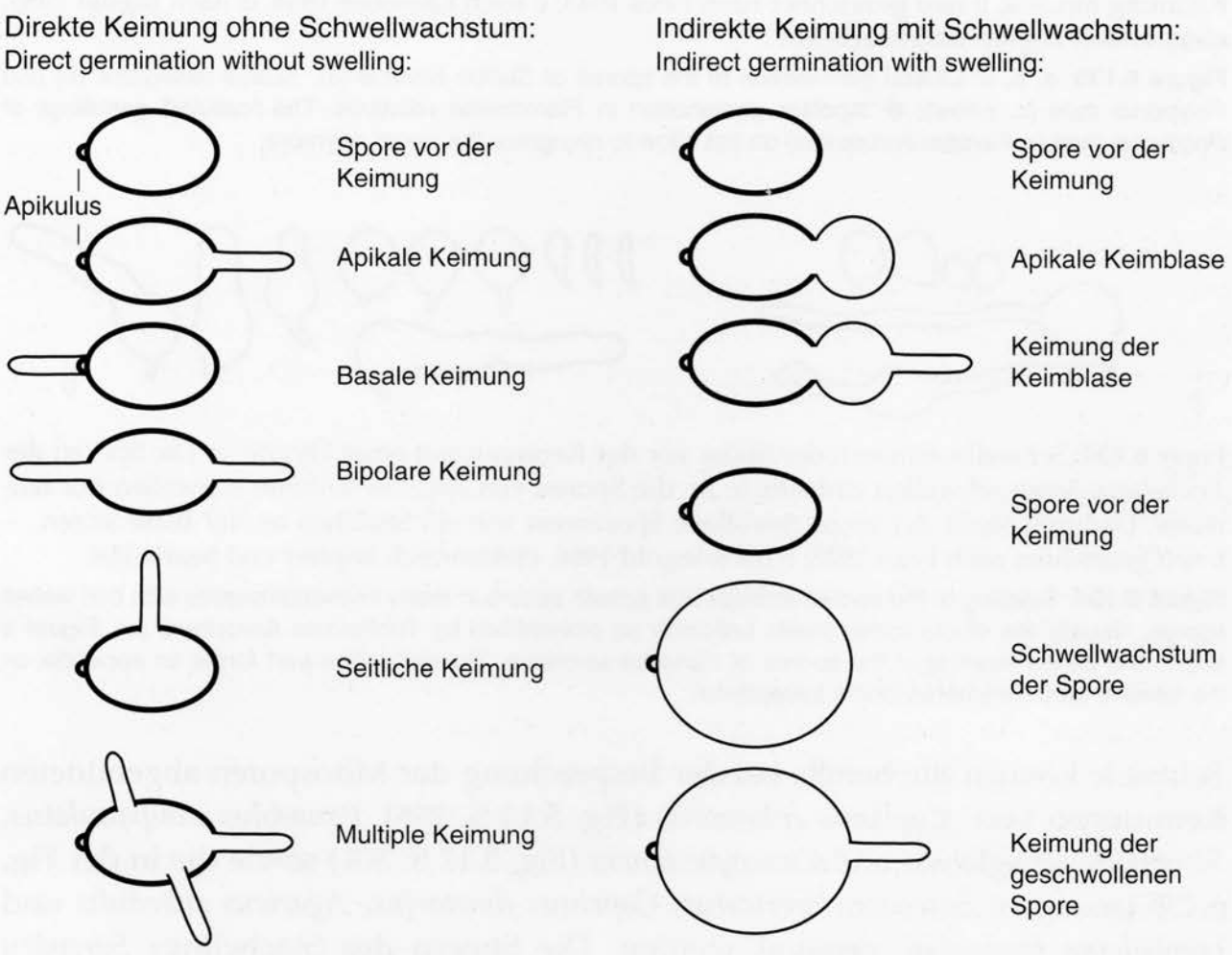
Die Basidiosporen können direkt mit einer Hyphe oder erst mit einer Blase keimen, aus der dann eine oder mehrere Hyphen auswachsen. Sowohl die Sporen als auch die Blasen können vor dem Auswachsen der Hyphe ein mehr oder weniger ausgeprägtes Schwellwachstum zeigen (Fig. 6.132, 6.134, 6.135).

Die **direkte Keimung** mit fehlender oder geringer Schwellung ist vor allem bei Pilzen mit dünnwandigen, farblosen Sporen verbreitet, kommt aber auch bei andern Pilzen vor, auch bei solchen, die bisweilen eine Keimblase bilden. Die Sporen keimen mit einer, zwei oder mehreren Hyphen. Diese wachsen endständig am Sporenscheitel oder durch den Apikulus, seltener konstant seitlich zur Spore aus (Fig. 6.133 a,b). Einige Sporen keimen an irgend einem Punkt ihrer Oberfläche. Bei der Keimung kann die Spore ihr Cytoplasma und ihre Kerne beibehalten und bisweilen sogar so sehr einer mycelialen Zelle gleichen, dass sie kaum mehr erkannt werden kann (Fig. 6.133, c).

Weitere Beispiele von Hymenomyceten mit direkter Sporenkeimung sind *Hygrophorus russula, Lyophyllum shimeji, L. fumosum, Lepiota gueguenii, Mycena galericulata, Schizophyllum commune* und *Hebeloma sinuosum.*

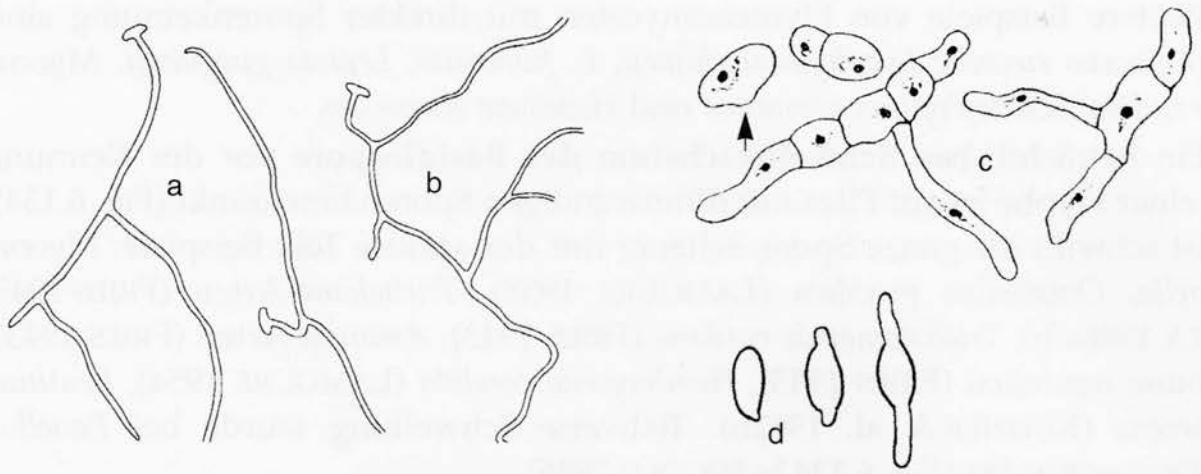
Ein beträchtliches **Schwellwachstum der Basidiospore** vor der Keimung mit einer Hyphe ist auf Pilze mit dünnwandigen Sporen beschränkt (Fig. 6.134). Meist schwillt die ganze Spore, seltener nur der apikale Teil. Beispiele: *Mycena cinerella, Omphalina pyxidata* (LAMOURE 1958), *Tricholoma*-Arten (FRIES 1943; OHTA 1986a,b), *Tricholomopsis rutilans* (FRIES 1943), *Amanita*-Arten (FRIES 1943), *Hydnum repandum* (FRIES 1943), *Hemimycena candida* (LAMOURE 1954), *Lentinus adhaerens* (KÜHNER & al. 1962b). Teilweise Schwellung wurde bei *Panellus serotinus* gefunden (Fig. 6.134 b; INGOLD 1985).

Die **Keimung mit einer Keimblase** ist bei vielen dickwandigen Sporen verbreitet, da die starre Sporenwand kein Schwellwachstum zulässt. Als



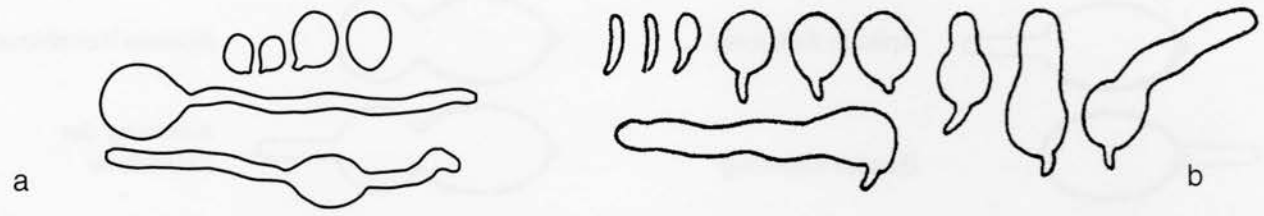
Figur 6.132: Schema des Keimverhaltens der Basidiosporen mit oder ohne Schwellwachstum vor der Hyphenbildung. Das Schwellwachstum ist nicht nur eine Volumenvergrösserung durch Wasseraufnahme, sondern ein echtes Wachstum.

Figure 6.132: Germination types of the basidiospores. During **direct germinatio**n (left column, without swelling) the spores germinate with one or several hyphae in apical, basal, bipolar or lateral position or anywhere (multiple germination). During **indirect germination** (right) the formation of hyphae is preceded by a swelling through true growth either of a germination vesicle or of the spore itself.



Figur 6.133: **a, b, c**: Seitliche Sporenkeimung von *Suillus bovinus* (a), *Suillus variegatus* (b) und *Polyporus mori* (c); **d**: bipolare Sporenkeimung von *Flammulina velutipes*. Die "zellförmigen" Keimlinge von *Polyporus mori* lassen die Sporen nicht mehr erkennen. Der Pfeil weist auf die Keimung hin. – a, b neu gezeichnet nach Fries 1943; c nach Lamoure 1954, d nach Ingold 1985, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.133: **a, b, c**: Lateral germination of the spores of *Suillus bovinus* (a), *Suillus variegatus* (b) and *Polyporus mori* (c, arrow); **d**: bipolare germination in *Flammulina velutipes*. The "cellular" germlings of *Polyporus mori (= Favolus europaeus)* do not allow to recognize the spore anymore.

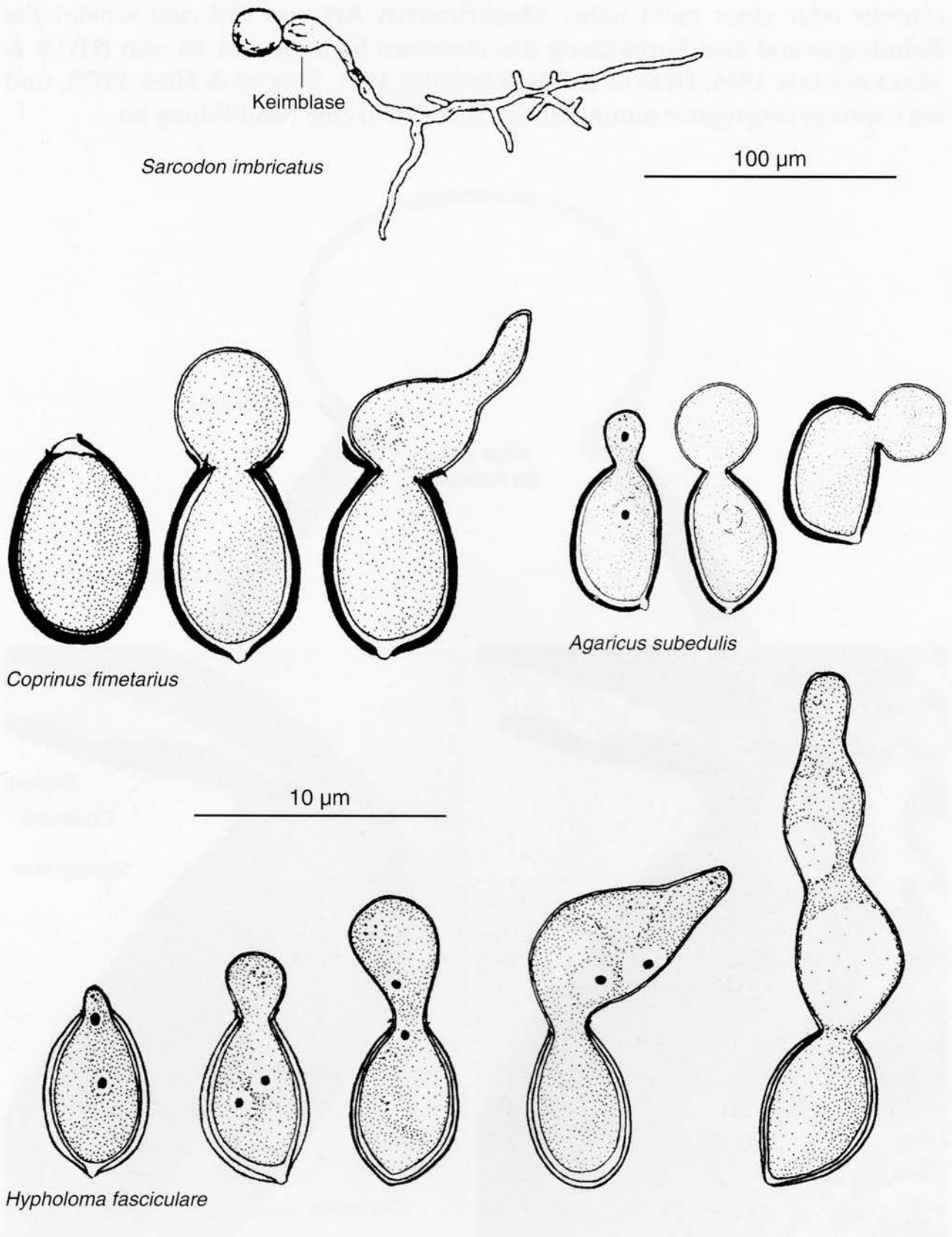


Figur 6.134: Schwellwachstum der Spore vor der Keimung mit einer Hyphe. **a**: Die Sporen der *Tricholoma*-Arten schwellen einheitlich; **b**: die Sporen von *Panellus serotinus* schwellen nur teilweise. Dadurch bleibt der ungeschwollene Sporenrest wie ein Stielchen an der Blase sitzen. – a neu gezeichnet nach Fries 1943, b nach Ingold 1986, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.134: Swelling of the spores through true growth occurs in many Hymenomycetes with thin walled spores. Usually the whole spore swells uniformly as exemplified by *Tricholoma flavovirens* (a). Figure b shows the partial swelling of the spores of *Panellus serotinus*. The unswollen part forms an appendix on the swollen part. This behaviour is exceptional.

Beispiele können die bereits bei der Besprechung der Mitosporen abgebildeten Keimungen von *Coprinus ephemerus* (Fig. 5.13 S. 298), *Panaeolus campanulatus, Stropharia semiglobata* und *Conocybe tenera* (Fig. 5.17 S. 301) sowie die in der Fig. 6.135 gezeigten *Sarcodon imbricatus, Coprinus fimetarius, Agaricus subedulis* und *Hypholoma fasciculare* genannt werden. Die Sporen des Stachelings *Sarcodon imbricatus* schwellen vor dem Auftreten der Keimblase, wobei die Höcker der Spore leicht geglättet werden.

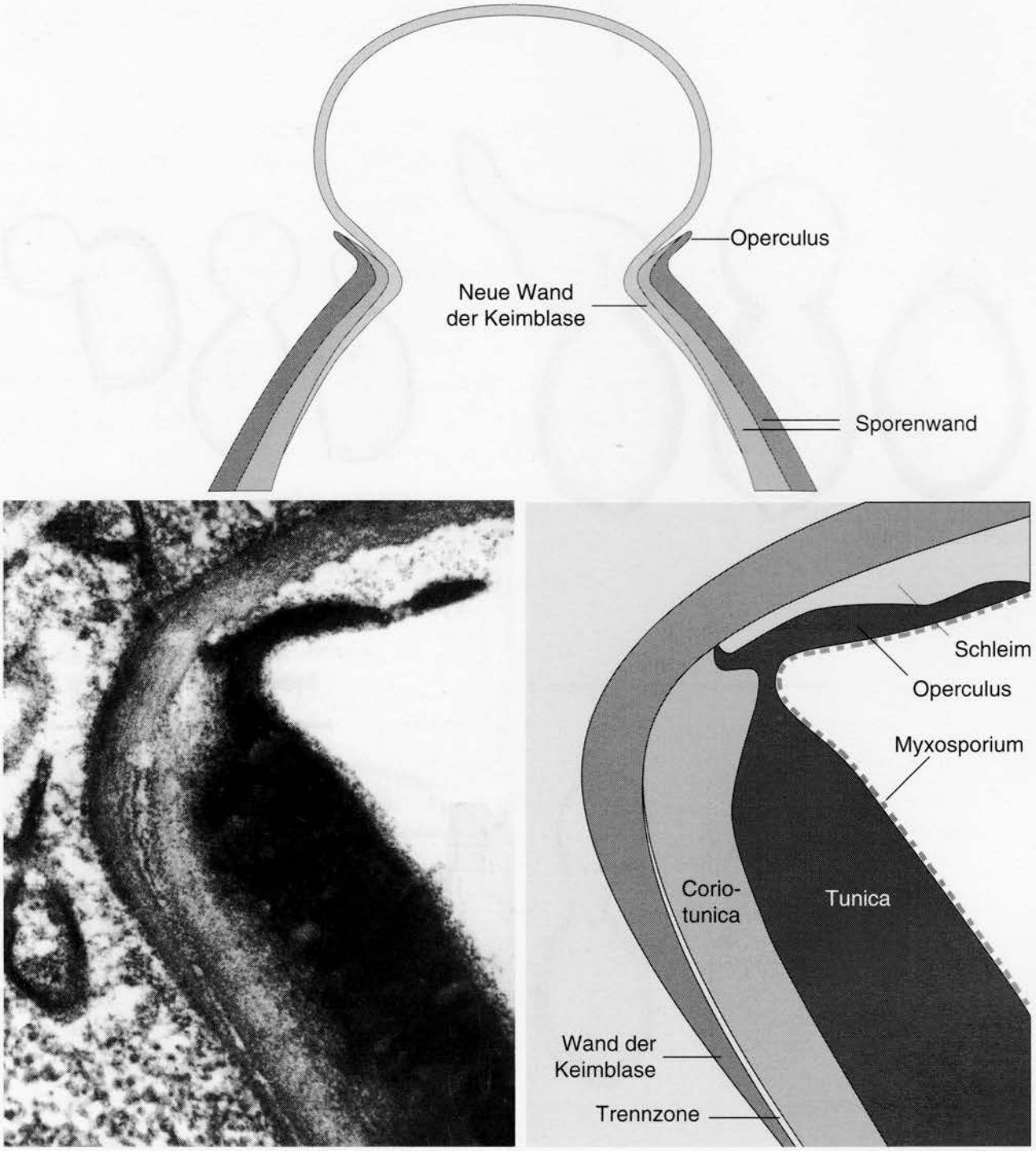
Die **Beziehungen der Sporenwand zur Keimlingswand** sind ungenügend bekannt. Im einfachsten Fall scheint die ganze Sporenwand in die Wand der Keimhyphe überzugehen, wie z.B. bei *Schizophyllum commune* (AITKEN & NIEDERPRUEM 1970). Bei andern Pilzen, z. B. *Gloeophyllum sepiarium, Coprinus*



Figur 6.135: Sporenkeimung mit einer Keimblase, aus der eine Hyphe sprosst. Der Operculus des Keimporus von *Coprinus fimetarius* wird dabei zur Seite geschoben. – Nach Fries 1943 und Meléndez-Howell 1967, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 6.135: Germination vesicles of basidiospores. The operculus of the germ pore of *Coprinus fimetarius* is pushed aside by the vesicle.

cinereus oder einer nicht näher identifizierten Art von *Psilocybe* scheint die Keimlingswand eine Fortsetzung der innersten Sporenwand zu sein (HYDE & WALKINSHAW 1966, HEINTZ & NIEDERPRUEM 1971, STOCKS & HESS 1970), und bei *Coprinus congregatus* nimmt HUGUENEY (1978) eine Neubildung an.



Figur 6.136: Die Wand der Keimblase von *Coprinus congregatus* ist eine Neubildung und von der Sporenwand durch eine Trennzone abgesetzt. Der Operculus wurde zur Seite geschoben. – EM-Bild nach Hugueney 1978, elektronisch kopiert und stark bearbeitet.

Figure 6.136: Germination vesicle of *Coprinus congregatus* with a new wall. The operculus has been punctured at its apex, and the remains are symmetrically dislodged into a lateral position.

7

CYSTIDEN, PSEUDOCYSTIDEN und HYPHIDIEN

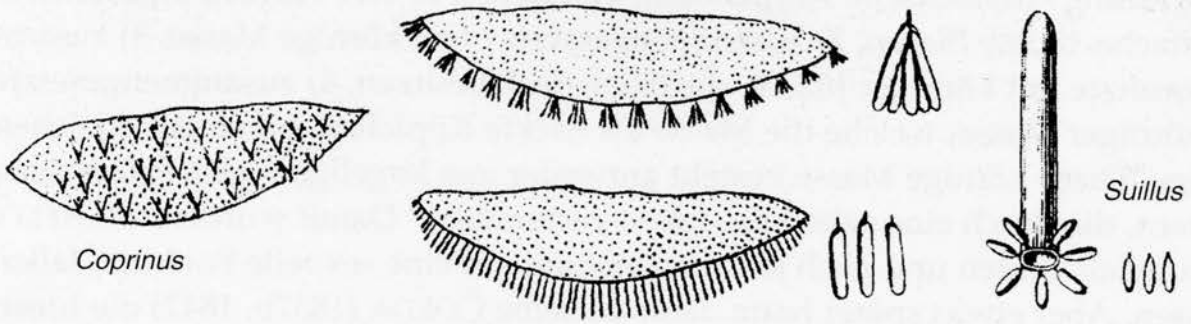
Die Basidiome zahlreicher Hymenomyceten tragen besondere Zellen, die sich durch ihre Form und Grösse, ihren Inhalt und oft auch ihre Wandstruktur auffallend von den übrigen Zellen unterscheiden, und die je nach ihrer Cytologie und Funktion Cystiden (LÉVEILLÉ 1837), Pseudocystiden (KÜHNER 1926) oder Hyphidien (DONK 1956) genannt werden. Die meisten Cystiden und Pseudocystiden treten im Hymenium oder auf Hut und Stiel der Basidiome auf, aber bisweilen findet man sie auch in der Trama eingebettet. Die Mycelcystiden wurden bereits auf den Seiten 155-158 erwähnt und werden hier nicht mehr behandelt. Hyphidien bilden bei resupinaten Pilzen ein palisadenartiges Geflecht in dessen Schutz sich die jungen Basidien entwicklen.

GESCHICHTLICHES

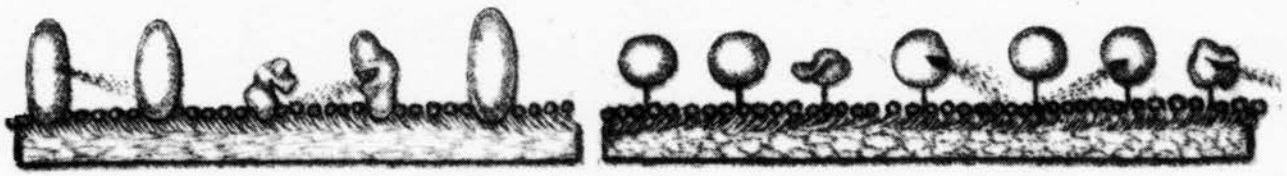
Die ersten bekannten Beschreibungen und Abbildungen von Cystiden stammen von MICHELI (1729), der sie «corpori diaphani» und «flores apetali» nannte. Nach MICHELI halten sie bei *Coprinus* die Lamellen auseinander, und die an der Lamellenschneide oder an den Poren einer *Suillus*-Art sitzenden Cystiden wurden als sterile Blüten angesehen (Fig. 7.1).

Zwei Generationen nach MICHELI glaubte BULLIARD (1791: 44) die Sexualität der Blätterpilze entdeckt zu haben und schrieb den «flores apetali» eine männliche Funktion zu. Er gab ihnen die Bezeichnung "vésicules spermatiques" und bildete sie in ihrer Funktion als Befruchter der Basidien ab (Fig. 7.2).

Eine weitere Mykologengeneration später widmete CORDA (1834) den Cystiden in einer kurzen Notiz seine Aufmerksamkeit und führte die

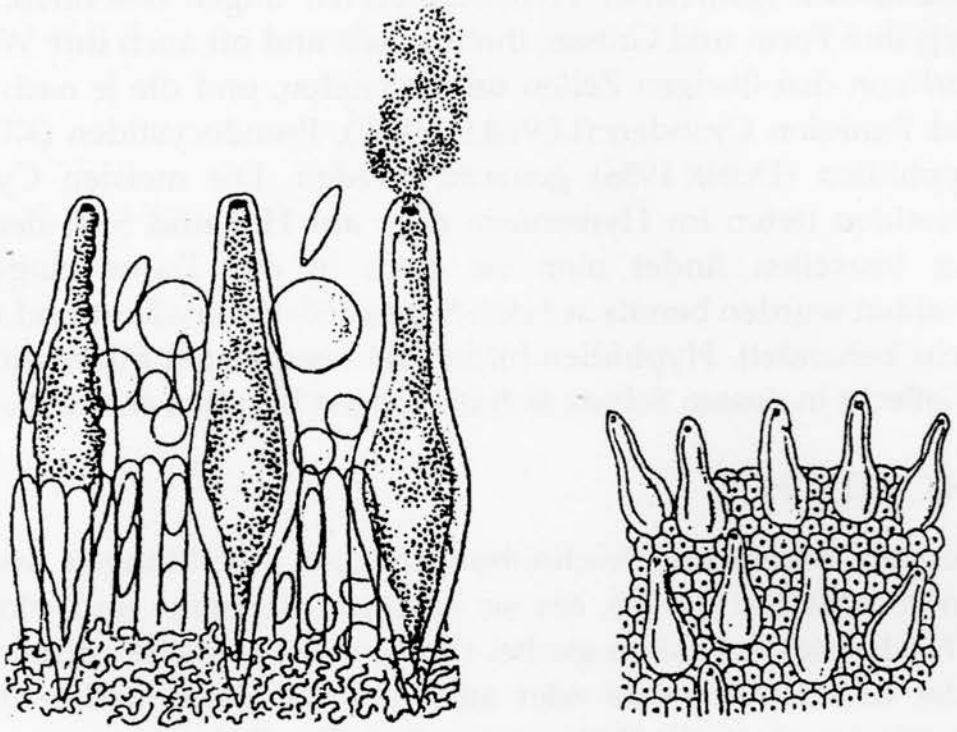


Figur 7.1: Erste Abbildungen von Cystiden, Micheli 1729, neu orientiert.
Figure 7.1: First drawings of cystidia by Micheli 1729, rearranged.



Figur 7.2: So stellte sich Bulliard 1791 die Sexualität der Hymenomyceten vor: "Spermatische Blasen" entleeren ihren Befruchtungssaft auf die Basidien. – Fotografisch kopiert und elektronisch bearbeitet, gegenüber dem Original etwa 3x vergrössert.

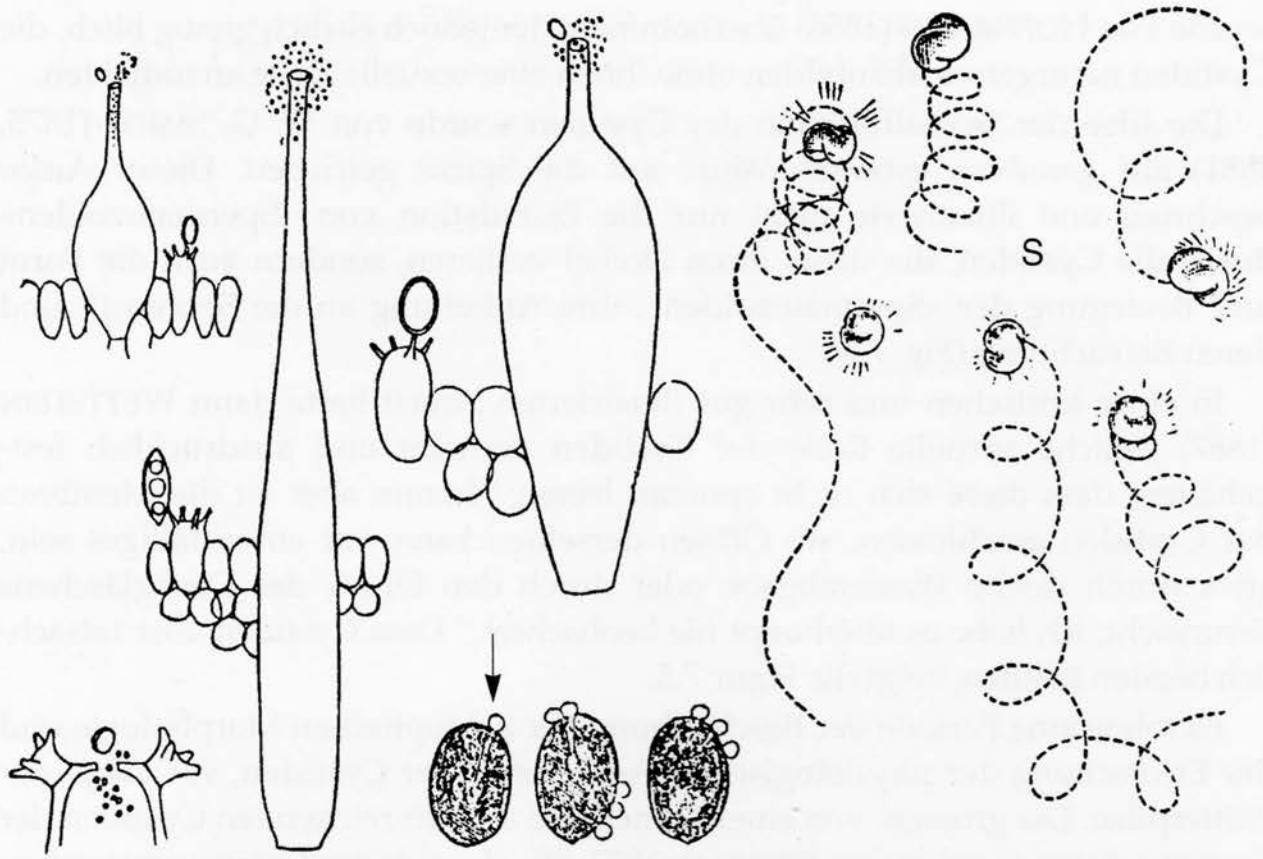
Figure 7.2: In 1791 Bulliard imagined the sexuality of the Hymenomycetes to consist of "spermatic vesicles" ejaculating a fecundating juice over the basidia.



Figur 7.3: Ein wenig realistischer als Bulliard, aber immer noch falsch hatte Corda (1837b) das Hymenium von *Oudemansiella badia* abgebildet. Die "Pollinarien" entlassen einen die Basidien befruchtenden Saft. Man beachte auch, dass die Sporen im Innern der Basidien gezeichnet wurden, als ob die Blätterpilze Ascomyceten wären. - Elektronisch kopiert und bearbeitet.

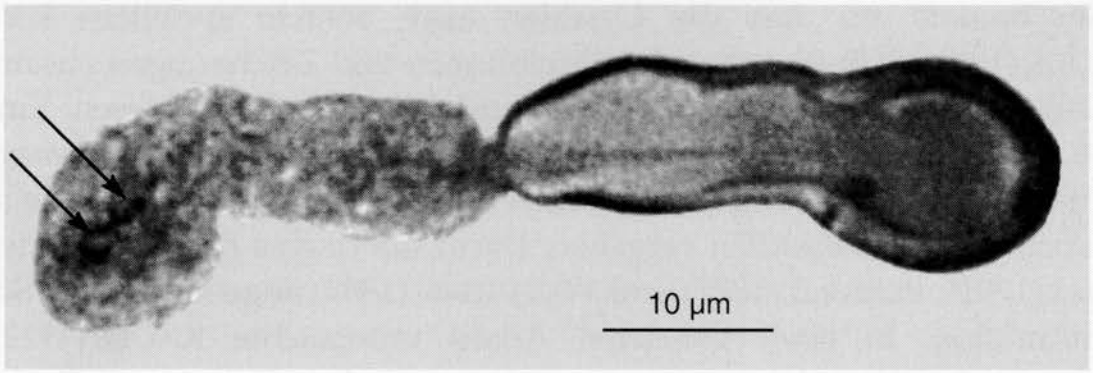
Figure 7.3: Somewhat more realistic than Bulliard's illustration but still wrong is the drawing of the hymenium of *Oudemansiella badia* by Corda in 1837. The "pollinaria" ejaculate a fecundating juice. Please note that the spores are drawn within the basidia as if agarics were ascomycetes.

Bezeichnung «Michelische Körper» ein, von denen er vier Formen unterschied: 1) einfache, blosse Blasen, 2) zusammengesetzte ohne körnige Masse, 3) zusammengesetzte mit körniger Masse, die einen Sack besitzen, 4) zusammengesetzte mit körniger Masse, welche die Masse als nackte Köpfchen auf einem Stielchen tragen. "Diese körnige Masse besteht entweder aus kugeligen oder eyförmigen Körnern, die durch eine zähe Flüssigkeit verbunden." Damit wurden MICHELI's Deutung als Blüten und auch jede Anspielung auf eine sexuelle Funktion fallen gelassen. Aber etwas später hatte dann derselbe CORDA (1837b, 1842) die Ideen von BULLIARD (1791) angenommen, und er illustrierte sogar die Befruchtung der Basidien durch den Saft dieser «Pollinarien» (Fig. 7.3). Diese Bezeichnung



Figur 7.4: Wenn Einbildung die Beobachtung ersetzt und Wunschdenken die Kritik auslöscht, entsteht Unsinn statt Wissenschaft. Die Cystiden sollen sich mit einem Deckel öffnen und Spermatozoiden (S) entlassen, die Sporen befruchten (Pfeil). – Nach W. G. Smith 1875, 1881, elektronisch kopiert und neu arrangiert.

Figure 7.4: When imagination replaces observation and wishful thinking annihilates critical thinking then nonsense results instead of science. As late as 1875 and 1881 W. G. Smith thought that cystidia are sexual cells liberating spermatozoids (S) fecundating spores (arrow).



Figur 7.5: Eine zwischen Deckglas und Objektträger gequetschte, dickwandige Cystide von *Panus conchatus* entlässt ihr Cytoplasma durch den dünnwandigen Apex. Im Cytoplasma sind die beiden Kerne andeutungsweise erkennbar (Pfeile). Solche Bilder könnten dazu beigetragen haben, an die Männlichkeit der Cystiden zu glauben. – Gefärbt mit Kongorot in Ammoniak, gequetscht in 5% Kalilauge mit 20% Glycerin.

Figure 7.5: A thick-walled cystidium of *Panus conchatus* squashed between slide and coverglass empties its cytoplasm through the thin-walled apex. In the cytoplasm the two nuclei are vaguely seen (arrows). Images like this one may have contributed to the idea of a male sexual role of the cystidia. – Stained with Congo red in ammonia, squashed in 5% KOH with 20% glycerol.

wurde von HOFFMANN (1856) übernommen, der jedoch ehrlich genug blieb, die Cystiden naturgetreu abzubilden ohne ihnen eine sexuelle Rolle anzudichten.

Die Idee der Sexualfunktion der Cystiden wurde von W. G. SMITH (1875, 1881) auf geradezu groteske Weise auf die Spitze getrieben. Dieser Autor beschrieb und illustrierte nicht nur die Ejakulation von «Spermatozoiden» durch die Cystiden, die dabei ihren Deckel verlieren, sondern auch die Form und Bewegung der «Spermatozoiden», ihre Anheftung an die Sporen (!) und deren Befruchtung (Fig. 7.4).

In einer kritischen und sehr gut illustrierten Arbeit hatte dann WETTSTEIN (1887) jegliche sexuelle Rolle der Cystiden verneint und ausdrücklich festgehalten, dass diese sich nicht spontan leeren: "Immer aber ist die Membran der Cystiden geschlossen, ein Öffnen derselben kann nur ein zufälliges sein, etwa durch rasche Wasserabgabe oder durch den Druck des Deckgläschens verursacht; ich habe es überhaupt nie beobachtet." Dass Cystiden aber tatsächlich bersten können, zeigt die Figur 7.5.

Es folgte eine Periode der Beschreibung der lichtoptischen Morphologie und der Erforschung der physiologischen **Funktionen der Cystiden**, vor allem der Blätterpilze. Die grossen, von einer Lamelle zu andern reichenden Cystiden der *Coprinus*-Arten wurden von BREFELD (1877: 58) als «Schutzpfosten» verstanden, die verhindern sollen, dass die feucht-schlaffen Lamellen der Tintlinge zusammenkleben. PATOUILLARD (1887: 48) verstand die Cystiden als Exkretionsorgane: "... nous sommes amenés à penser que les cystides jouent un rôle d'organes d'excrétion." TOPIN (1901: 87) schrieb ihnen zwei nacheinander auftretende Funktionen zu: erst sollen die Cystiden als Speicherzellen für Reservestoffe, dann als Ablagerungsort für Exkrete dienen. Keiner dieser Autoren deutete an, dass die Cystiden auch Sekrete speichern könnten. DEMELIUS (1911-1915) trug viele Beschreibungen und Zeichnungen zusammen, aber ihre Arbeiten sind unbedeutend und blieben ohne grossen Einfluss. BULLER (1910) hatte das Verhalten der Cystiden von *Coprinus atramentarius* während der Verschleimung der Lamellen untersucht und fand, dass sie später als die benachbarten Basidien vergehen. Darin sah er eine Bestätigung der von MICHELI (1791), BREFELD (1877) und WETTSTEIN (1887) angenommenen Schutzpfostenfunktion. In einer grösseren Arbeit untersuchte KNOLL (1912) die Physiologie der Cystiden von acht Arten aus den Gattungen *Psathyrella, Inocybe, Strobilurus, Conocybe* und *Tubulicrinis* sowie der einzelligen Haare auf Hut und Stiel dreier *Coprinus*-Arten und kam zum Schluss, dass sie alle in erster Linie der Wasserausscheidung und erst in zweiter Linie der Exkretion dienen. Davon ausgenommen waren nur die grossen Cystiden mit "Schutzpfostenfunktion" einiger Tintlinge, deren eigentliche Funktion nach KNOLL jedoch ungeklärt blieb. KNOLL ging so weit, die Cystiden unumwunden Hydatoden zu nennen. Die Wasserausscheidung wurde von BULLER (1922: 325)

anhand seiner Studien an *Panaeolus campanulatus* bestätigt. Ernsthaftere Arbeiten zur **Cytologie und Karyologie der Cystiden** wurden seit dem Anfang des 20. Jahrhunderts veröffentlicht. Wiederholt wurde berichtet, dass die beiden Kerne junger Cystiden verschmelzen, wodurch die Homologie mit den Basidien unterstrichen wurde (MAIRE 1902: 153, KÜHNER 1925, WHELDEN 1936, RITCHIE 1941), oder dass sie nicht verschmelzen oder bisweilen sogar degenerieren (WAGER 1911, GREIS 1937a, STRACK & SUNDBERG 1981). Zur Feinstruktur der Cystiden liegen nur sehr wenige Arbeiten vor. Die meisten heben die starke Entfaltung des endoplasmatischen Retikulums und die Sekretionsfunktion der Cystiden hervor (OLÁH 1973; THALER & GAILHOFER 1981; THIELKE 1972, 1978, 1983; SETLIFF 1979; CLÉMENÇON 1972a, 1972b, 1975b).

TERMINOLOGIE und KLASSIFIKATION der CYSTIDEN

Es muss zwischen der **topografischen** und der **morphologischen** Terminologie der Cystiden unterschieden werden. Erstere zeigt an, wo sich die Cystide befindet, letztere versucht etwas über die Cytologie auszusagen. Es ist möglich, wenn auch etwas umständlich, beide Terminologien zu verbinden. Eine Cheilocystide befindet sich auf der Lamellenschneide (topografische Terminologie), eine Lamprocystide ist eine dickwandige Cystide (morphologische Terminologie), in Verbindung gibt das eine Cheilolamprocystide.

Es wäre auch denkbar, die cytologischen Differenzierungen als Basis einer ontogenetischen Terminologie zu benutzen, die zudem mit der topografischen Terminologie verbunden werden könnte. Da Sklerifikation, turgeszente Ausweitung, Exkretion, Sekretion und Pigmentation bei der Reifung der Cystiden eine Rolle spielen, könnten Ausdrücke wie sklero-, physalo-, sudo-, deutero-, chromo- und leuco- die Basis der ontogenetischen Terminologie sein. Da diese Differenzierungen zu mehreren kombiniert auftreten können, ergäbe sich eine sehr schwerfällige und unpraktische Terminologie, die sich dem spontanen Verständnis entziehen würde, besonders wenn noch die topografische Lage berücksichtig werden sollte. Die Lamprocystiden der Inocyben würden zu "Pleurophysaloleucosklerosudocystiden" promoviert, und dabei wäre noch nichts über ihr chemisches und färberisches Verhalten ausgesagt! Es ist eben äusserst unpraktisch, eine ganze Beschreibung in ein einziges Wort quetschen zu wollen. Einige Differenzierungen sind ja bereits in den morphologischen Bezeichnungen enthalten, und wenn sie auch nicht direkt ausgedrückt sind, so werden sie doch in der Definition dieser Begriffe erwähnt.

Die topografische Terminologie

Die topografische Terminologie der Cystiden hat sich über einen Zeitraum von über hundert Jahren entwickelt. Von MICHELI (1791) bis FAYOD (1889) verstand man unter den verschiedenen damals gebrauchten Bezeichnungen

immer nur die im Hymenophor vorkommenden Cystiden. FAYOD (1889: 245) war der erste, der darauf aufmerksam machte, dass Cystiden auch auf der Huthaut der Blätterpilze vorkommen können. Er nannte sie **Dermatocystiden**. Damit hatte er den Grundstein zu einer topografischen Terminologie gelegt, die von BULLER weiter ausgebaut wurde. Die auf den Lamellenflächen vorkommenden Cystiden nannte er **Pleurocystiden**, die an der Lamellenschneide sitzenden **Cheilocystiden** (BULLER 1922: 324). Zwei Jahre später baute dieser Autor seine Terminologie aus und schlug die «Pilocystiden» für die auf dem Hut sitzenden und die **Caulocystiden** für die auf dem Stiel vorkommenden Cystiden vor (BULLER 1924: 52). Das Wort «Pilocystide» ist unglücklich gewählt, denn es kann als vom lateinischen pilus = das Haar abgeleitet missverstanden werden. Deshalb wurde es von LOHWAG (1941: 103) auf «Pileocystide» korrigiert (lat. pileus = gr. pilos, eine runde, den Schläfen anliegende Filzkappe; nicht zu verwechseln mit lat. pilus). Zudem ist es ein späteres Synonym von FAYOD's Dermatocystide. In neuerer Zeit wurde die Bezeichnung **Endocystide** für die ganz in der Fruchtkörpertrama eingebetteten Cystiden eingeführt. Endocystiden können deuteroplasmatisch, dickwandig oder exkretorisch sein, und sie können durch Dickenwachstum des Hymeniums eingebettet werden oder direkt im Innern der Trama entstehen.

Die morphologische Terminologie

Die morphologische Terminologie beruht auf dem lichtoptischen Aussehen, der Färbbarkeit und der Reaktivität der Cystiden. Die resupinaten Aphyllophoralen sind besonders reich an Cystidentypen, und es ist wohl kein Zufall, dass die Entwicklung der morphologischen Terminologie mit der Erforschung der Aphyllophoralen-Cystiden begann. Im Laufe von anderthalb Jahrhunderten wurden neue Begriffe eingeführt und viele neue Termini vorgeschlagen, oft in Unkenntnis der bereits bestehenden Bezeichnungen, da sich die mit den Aphyllophoralen und die mit den Agaricalen arbeitenden Mykologen gegenseitig allzu oft ausser acht liessen. Erweiterungen und falsche Anwendungen der Begriffe und Termini haben zu einem fast unübersehbaren Durcheinander voller Widersprüche und Unklarheiten geführt. Die nächsten paar Seiten sollen zeigen, wie es dazu kam.

Als LÉVEILLÉ (1837) die Bezeichnung Cystide vorschlug, dachte er an die Cystiden der Lamellenpilze, vor allem von *Coprinus micaceus*, und er hielt fest, dass es sich um farblose, blasige Zellen handle. Es ist somit nicht verwunderlich, dass er die spitzen, dickwandigen Cystiden der *Hymenochaete*-Arten als etwas anderes empfand und sie Setulae nannte (LÉVEILLÉ 1846: 150 "Hymenium ... setulis rigidis minutissimis persistentibus obsitum" ... "Quels peuvent être la nature et les usages de ses soies? "). Heute wird allgemein die Bezeichnung **Seta** vorgezogen. Im gleichen Geiste wurden die konischen, meist dickwandigen und (fast) farblosen, stark inkrustierten Cystiden der *Peniophora-*

Arten von COOKE (1879) **Metuloiden** genannt. Er unterschied sie grundsätzlich sowohl von den Seten als auch von den Cystiden.

Auch die **Gloeocystiden** wurden im 19. Jahrhundert eingeführt, aber der Erstgebrauch dieser Bezeichnung konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Es handelt sich um deuteroplasmatische, sekretorische Cystiden mit dünner bis dicker Wand. Heute werden sie in mehrere Untertypen aufgeteilt, die zeitweise als selbständige Cystidentypen aufgefasst werden.

In LÉVEILLÉ's Leitbild waren die Cystiden weit über die Basidien hinausragende Zellen. Als später auch viel kleinere, die Basidien kaum oder gar nicht überragende Cystiden entdeckt wurden, musste entweder das ursprüngliche Leitbild geändert oder eine neue Bezeichnung vorgeschlagen werden. Unglücklicherweise geschah das letztere, und es wurde der Begriff der **Cystidiole** eingeführt (BOURDOT & GALZIN 1927). Im Laufe der Zeit wurde dieser Begriff auf verschiedene und oft widersprüchliche Weisen interpretiert, so dass er mehr und mehr gemieden wurde.

Die bei einigen resupinaten Aphyllophoralen vorkommenden flaschenbürstenförmigen oder bäumchenartig verzweigten Zellen des Hymeniums wurden von HÖHNEL & LITSCHAUER (1907: 795) Dendrophysen genannt. Später beschränkte PILÁT (1926: 204) diesen Begriff auf unregelmässig bäumchenartig verzweigte Zellen. Gleichzeitig führte er für die regelmässig dichotom verzweigten Zellen die Bezeichnung Dichophysen, für die unverzweigten, flaschenbürstenartig stacheligen Zellen die Bezeichnung Acanthophysen ein. DONK (1956: 3) führte den Begriff **Hyphidien** ein um diese Zellen generisch von den Cystiden zu trennen. Dendrophysen wurden durch **Dendrohyphidien**, Dichophysen durch **Dichohyphidien** und Acanthophysen durch **Acanthohyphidien** ersetzt. Sie werden von tramalen, generativen Hyphen gebildet, bevor die Basidien entstehen, d.h. die Basidien entwickeln sich später und mehr oder weniger vereinzelt zwischen den Hyphidien und überragen diese erst zur Zeit des Sporenabsprunges.

Gestützt auf Beobachtungen an *Lentinellus omphalodes* hatte KÜHNER (1926: 103) den Begriff der **Pseudocystiden** eingeführt. Darunter verstand er die in das Hymenium der Lamellen eindringenden Hyphenenden der Sekrethyphen. Diese Enden sind von der septenlosen oder nur spärlich septierten Sekrethyphe nicht durch eine Querwand abgetrennt und ahmen Cystiden nach. Der Fruchtkörpertrama entspringende, den Basidien nicht homologe Cystiden wurden von LOHWAG (1941: 39) **Tramalcystiden** genannt. Darunter verstand er nicht nur die sekretorischen Hyphen (KÜHNER's Pseudocystiden), sondern jede Tramahyphe, die in das Hymenium eindringt "um in vielen Fällen ebenfalls ± weit hervorzutreten." Sie "können daher ohne weiteres septiert und beschnallt sein. Zu ihnen gehören auch die durch ihren öligen Inhalt gekennzeichneten Gloeocystiden." Die Tramalcystiden wurden von LENTZ (1954) übernommen,

aber von den Pseudocystiden als selbständige Kategorie abgetrennt. DONK (1964: 229-234) betrachtete auch die in das Hymenium eindringenden Faserhyphen als Tramalcystiden und befürwortete den Gebrauch der Bezeichnung Pseudocystide für alle diese Tramalcystiden. PRICE (1973: 519) lehnte diese Begriffserweiterung ab, aber die meisten modernen Autoren folgen DONK.

Die im Hymenium entstehenden, den Basidien homologen Cystiden wurden von LOHWAG (1941: 39) **Hymenialcystiden**, von DONK (1964: 229) hymeniale Cystiden und von THIND (1980: 10) kurz Hymenocystiden genannt. Diese können sowohl sekretorisch als auch exkretorisch sein, was SINGER (1986: 48) ablehnte, da er solche Cystiden Pseudocystiden nannte.

Ohne die Terminologie der Aphyllophoralen-Cystiden zu berücksichtigen, hatte ROMAGNESI (1944) neue Bezeichnungen für die **Cystiden der Blätterpilze** vorgeschlagen. Nachdem er die auf der Lamellenschneide sitzenden, dünnwandigen Cystiden als «Randhaare» («poils marginaux») von den echten Cystiden abgetrennt hatte, schlug er vor, die dünnwandigen Cystiden **Leptocystiden**, die dickwandigen Cystiden **Lamprocystiden** zu nennen. Seine Beispiele zeigen, dass er keinen Unterschied zwischen exkretorischen und nicht exkretorischen Leptocystiden machte: Die mit einer deutlich sichtbaren, harzartigen Schicht überzogenen, exkretorischen, dünnwandigen Cystiden der Gattung *Gomphidius* wurden zusammen mit den cytologisch völlig anders gebauten, nicht exkretorischen, dünnwandigen Cystiden der *Coprinus*-Arten zu den Leptocystiden gestellt. ROMAGNESI bezeichnete auch die dünnwandigen, endosekretorischen Cystiden von *Mycena erubescens* als Leptocystiden, aber die ebenfalls dünnwandigen und endosekretorischen Cystiden der Arten der Gattungen *Hypholoma, Stropharia* und *Pholiota* (Untergattung *Pholiota*) wurden nicht Leptocystiden sondern **Chrysocystiden** genannt, da ihr Inhalt in Ammoniak im Alter gelb wird. Später wurden auch die dünnwandigen, endosekretorischen Cystiden mancher *Panaeolus*-Arten so genannt, obschon diese in Ammoniak nicht gilben, denn SMITH (1966: 174) und KÜHNER (1980: 292) haben nicht das Gilben, sondern die Anwesenheit lichtbrechender Klumpen in den toten, in KOH wieder aufgequollenen Cystiden als charakteristisch für die Chrysocystiden betrachtet, ob diese Klumpen nun gilben oder nicht. Für die endosekretorische Cystiden der Gattungen *Russula* und *Lactarius* schlug ROMAGNESI die Bezeichnung **Macrocystiden** vor und unterschied sie durch ihren "Inhalt mit speziellem Aussehen" von den Leptocystiden. Es handelt sich um den Russulaceen-Typ der Gloeocystiden, und ROMAGNESI hatte hervorgehoben, dass die Macrocystiden ausserhalb der Russulaceen nicht zu finden sind. Deshalb hatte er KÜHNER's Pseudocystide der Gattung *Lentinellus* (ebenfalls eine Gloeocystide) unverändert übernommen. Trotzdem wurde wiederholt geglaubt, ROMAGNESI hätte den Begriff der Pseudocystiden eingeführt (z. B. DONK 1964: 231).

Zwar hatte ROMAGNESI (1944) seine Cystiden-Terminologie speziell für die Lamellenpilze ausgearbeitet, aber sie ist nicht ohne Einfluss auf die bei den Aphyllophoralen gebrauchten Bezeichnungen geblieben. DONK (1964: 230) und auch JÜLICH (1984) haben die Lamprocystiden übernommen und sogar die Metuloiden durch diesen Ausdruck ersetzt, während SINGER (1986: 47) Metuloiden vorzieht und die Lamprocystiden nur als *Inocybe*-Subtyp der Metuloiden gelten lässt. Auch die Leptocystiden wurden in die Aphyllophoralen-Terminologie aufgenommen, nicht aber die Macrocystiden und die Chrysocystiden.

Ähnlich wie ROMAGNESI (1944) seine Macrocystiden unabhängig von der bei den Aphyllophoralen gebrauchten Terminologie vorgeschlagen hatte, so hatte auch SINGER (1947) die Cystiden von *Gloeocantharellus (Linderomyces)* als **Coscinocystiden** ausgesondert. Diese haben wahrscheinlich keinen grossen Eigenwert und sollten als Untertypus der Gloeocystiden verstanden werden. Eine weitere deuteroplasmatische Cystide wurde von CLÉMENÇON (1972b) bei *Fayodia deusta* gefunden und **Phaeocystide** genannt. Sie gleicht einer gewöhnlichen Gloeocystide, ist aber elektronenoptisch durch 0,3-0,4 µm grosse, im Cytoplasma dicht gepackte Hohlkugeln (Coelosphaeriten) ausgezeichnet. Es handelt sich wahrscheinlich auch bloss um einen Subtypus der Gloeocystiden.

PRICE (1973) hatte die Cystiden der Aphyllophoralen neu diskutiert. Sie lehnte die Unterscheidung von hymenialen und tramalen Cystiden ab und nahm sechs Cystidentypen an. Die bereits von DONK (1964: 232) eingeführten **Skeletocystiden** sind im Hymenium oder auf der Fruchtkörperoberfläche endende Faserhyphen, oft mit einer morphologisch modifizierten Spitze. Sie können auch ein Deuteroplasma enthalten oder mit Kristallen besetzt sein. Die **metuloiden Cystiden** sind dickwandige, oft exkretorische und mit Kristallen besetzte Cystiden. Die Lamprocystiden wurden als unnötige Bezeichnung abgelehnt. Die **Gloeocystiden** sind durch ihr heteropleres oder thrombopleres Deuteroplasma charakterisiert ("with oily, resinous or granular contents" PRICE 1973: 556). Sie können sowohl im Hymenium als auch in der Trama entstehen. Die **Leptocystiden** wurden als nicht deuteroplasmatische aber bisweilen exkretorische, dünnwandige, den Basidien homologe Cystiden verstanden und die Cystidiolen darin eingeschlossen. Die **radicaten Cystiden** (CUNNINGHAM 1955) wachsen seitlich aus den basalen Hyphen resupinater Aphyllophoralen aus. Ihre Basis ist entweder blasig oder trägt zwei bis mehrere seitliche, wurzelähnliche Ausläufer. Die Cystidenwand ist meist dick und bisweilen mit Kristallen besetzt. Die Lyocystiden (DONK 1956) stellen einen Subtyp der radicaten Cystiden dar, deren innere, dicke Wandanlagerungen in Kalilauge löslich sind. Der letzte von PRICE (1973) angenommene Cystidentyp umfasst die von DONK (1964) vorgeschlagenen **Hyphocystiden**, die von CUNNINGHAM (1953) Septocystiden genannt wurden. Es handelt sich um tramale Hyphen, welche durch das Hymenium hindurchwachsen und ihre Hyphennatur

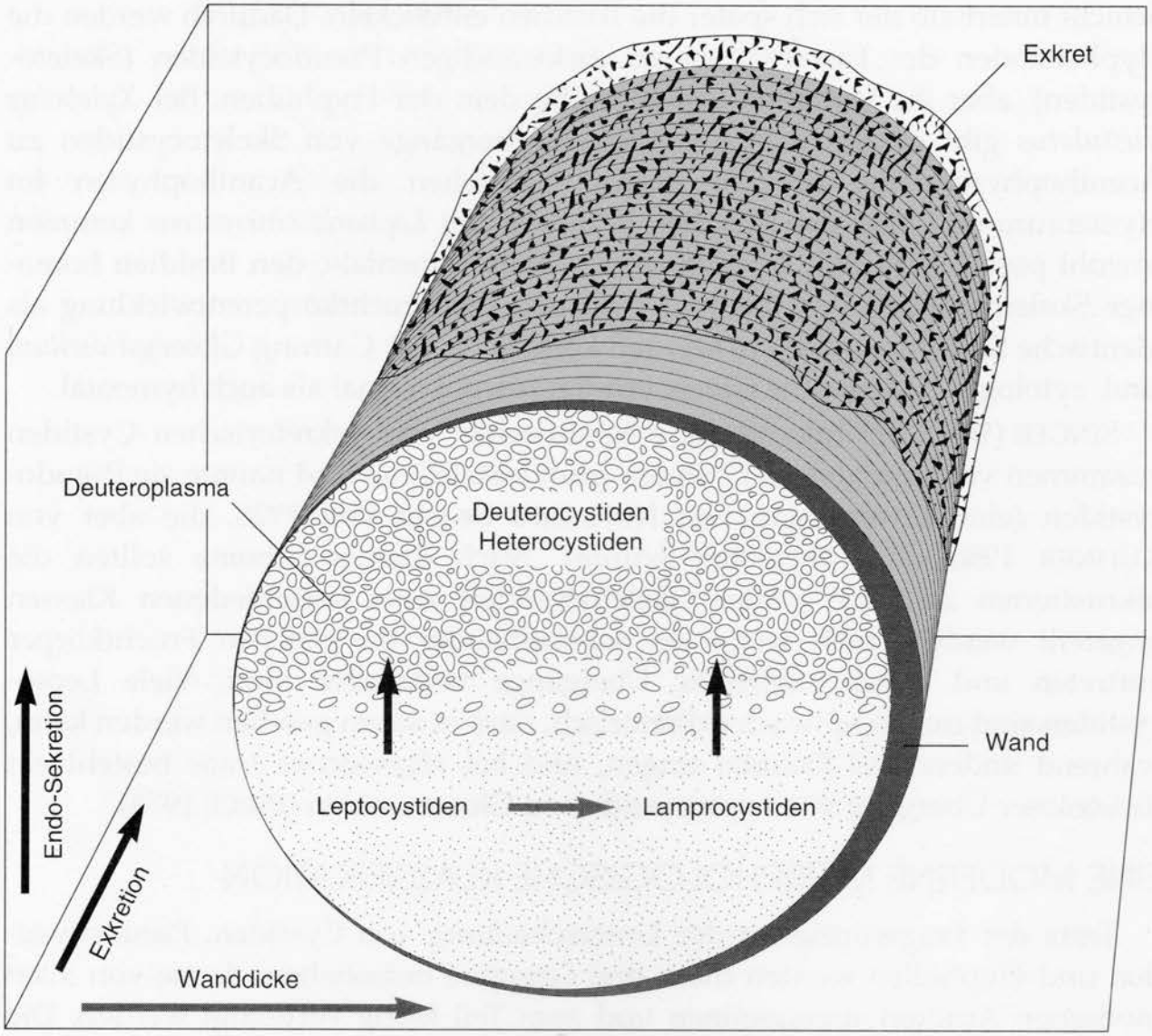
beibehalten. Sie sind septiert und tragen oft Schnallen. Sie fallen daher in LOHWAG's Kategorie der Tramalcystiden und sind Pseudocystiden im erweiterten Sinn (vgl. S. 509).

Die Kriterien zur Abgrenzung neuer Typen wurden laufend verfeinert, so dass immer mehr unwesentliche Einzelheiten hervorgehoben wurden. Dadurch hat sich ergeben, dass die neueren Vorschläge oft nur Banalitäten betonen und nicht mehr Cystidentypen trennen, sondern nur belanglose Varianten unterscheiden. Leider war oft auch die Wortbildung unlogisch und bisweilen geradezu falsch, so dass unannehmbare Termini, wie etwa die «Oleocystide» oder die «Sulfocystide» entstanden sind. Es ist auch vorgekommen, dass unscharf definierte Bezeichnungen noch mehr verwaschen wurden (z.B. "dickwandige Leptocystiden") oder dass sie falsch angewendet wurden (z.B. "Pleurocystiden" für die seitlich aus Hyphen sprossenden Cystiden von Krustenpilzen; oder "Pseudocystiden" für die Cheiloleptocystiden von *Inocybe).*

Mit der Zunahme der Diversifikation der Terminologie wurde auch eine Klassifikation der Cystiden angestrebt. Eine befriedigende Klassifikation wurde aber bisher noch nicht gefunden, denn jeder Vorschlag führt bei der einen oder andern Cystide zu Widersprüchen oder ist von verschiedenen Autoren auf widersprüchliche Weisen abgeändert oder entfremdet worden. Dies wird beim Vergleich der Arbeiten von TALBOT (1954), LENTZ (1954), DONK (1964: 229-234), PRICE (1973) und SINGER (1986: 43-53) störend spürbar.

Die **ontogenetische Klassifikation** basiert auf drei cytologischen Kriterien: die Wandverdickung, die Endosekretion (führt zu einem Deuteroplasma) und die Exkretion (führt zu inkrustierten Cystiden). Diese drei Kriterien bilden stufenlose Gradienten und können beliebig kombiniert werden (Fig. 7.6). In der Natur treten einige Kombinationen weit häufiger auf als andere und werden als selbständige Cystidentypen aufgefasst. Chemische Unterschiede der Wand (z.B. Cyanophilie, Metachromasie, Amyloidität) und des Deuteroplasmas (z.B. Färbbarkeit mit gewissen Farbstoffen oder Reaktivität mit Jod) erlauben Untertypen aufzustellen.

Die **homologisierende Klassifikation** beruht auf vermuteten Homologien, wie sie vom Erscheinungsbild der Cystiden spekulativ abgeleitet werden. Danach unterscheiden manche Autoren Cystiden, Pseudocystiden, Hyphidien und Seten als grundsätzlich verschiedene Organe, etwa nach dem folgenden, auf den ersten Blick bestechenden aber trotzdem unbefriedigenden Schema: Die Cystiden zeichnen sich durch ihre Homologie mit den Basidien aus; die Pseudocystiden sind Enden tramaler Hyphen; die Hyphidien entstehen früher als die Basidien aus generativen, tramalen Hyphen und bilden ein "Hyphidienhymenium," in das die Basidien nachträglich hineinwachsen; und die ebenfalls von tramalen, vegetativen Hyphen stammenden Seten sind xanthochroisch und tragen keine Schnallen.



Figur 7.6: Schematische Darstellung der stufenlosen Veränderung der Kriterien (Wanddicke und Endo-Sekretion) nach denen Leptocystiden, Lamprocystiden und deuteroplasmatische Cystiden (Chrysocystiden und Gloeocystiden) unterschieden werden. Alle diese Cystiden können zudem auch mehr oder weniger exkretorisch sein.

Figure 7.6: Diagram illustrating the gradual changes of the two criteria (wall thickness and endo-secretion) used to distinguish leptocystidia, lamprocystidia and deuteroplasmatic cystidia (chrysocystidia and gloeocystidia). In addition, these cystidia may be more or less covered by an excretion.

Es gibt sicher viele Hymenomyceten, und es dürfte sogar die Mehrheit sein, bei denen diese Unterscheidung von Cystiden, Pseudocystiden, Hyphidien und Seten auf keine besonderen Schwierigkeiten stösst. Bei andern hingegen zeigt es sich, dass diese Kategorien nicht streng getrennt werden können, entweder weil Übergänge innerhalb des gleichen Fruchtkörpers auftreten, oder weil sich das Verhalten der Hyphen im Laufe der Fruchtkörperentwicklung ändert. Es ist das besondere Verdienst von PRICE (1973), dies klar gezeigt zu haben. Die Faserhyphen mancher resupinater Aphyllophoralen bilden eine palisadenartige

Schicht innerhalb der sich später die Basidien entwickeln. Dadurch werden die Hyphenenden der Faserhyphen zu dickwandigen Pseudocystiden (Skeletocystiden), aber ihr Verhalten gleicht völlig dem der Hyphidien. Bei *Xylobolus frustulatus* gibt es alle morphologischen Übergänge von Skeletocystiden zu Acanthophysen. Bei *Stereum illudens* entstehen die Acanthophysen im Hymenium und sind den Basidien homolog. Bei *Lopharia cinerascens* kommen sowohl pseudocystidiale (= tramale) als auch hymeniale, den Basidien homologe Skeletocystiden vor, die aber aufgrund der Fruchtkörperentwicklung als identische Strukturen erkannt werden können. In der Gattung *Gloeocystidiellum* sind cytologisch identische Gloeocystiden sowohl tramal als auch hymenial.

SINGER (1986: 48) trennte die exkretorischen und sekretorischen Cystiden zusammen von den andern Cystiden grundsätzlich ab und nannte sie Pseudocystiden (eine Erweiterung von KÜHNER's Begriff von 1926, die aber von KÜHNER 1980 heftig abgelehnt wurde). Nach diesem Schema sollten die inkrustierten und die glatten Skeletocystiden zwei verschiedenen Klassen zugeteilt werden, auch wenn sie nebeneinander im gleichen Fruchtkörper auftreten und durch zahlreiche Übergänge verbunden sind. Viele Leptocystiden sind nur so schwach exkretorisch, dass es kaum gesehen werden kann, während andere viel Exsudat tragen, und bei *Hyphoderma tenue* besteht ein lückenloser Übergang von Leptocystiden zu Gloeocystiden (PRICE 1973).

EINE MODERNE MORPHOLOGISCHE KLASSIFIKATION

Trotz der Fragwürdigkeit der Unterscheidung von Cystiden, Pseudocystiden und Hyphidien werden diese drei Gruppen beibehalten, da sie von allen modernen Autoren angenommen und zum Teil heftig verteidigt werden. Die Seten jedoch werden als Lamprocystiden gewertet.

Die **Cystiden** werden nach ihrem Cytoplasma in zwei Gruppen gegliedert. Es wird hier vorgeschlagen, die deuteroplasmatischen Cystiden **Deuterocystiden,** die nicht sekretorischen (aber sehr oft exkretorischen) Cystiden **Alethocystiden** zu nennen (aleth- = wahr).

Die **Pseudocystiden** werden in der von DONK (1964) befürworteten Erweiterung verstanden. Für diese Strukturen hat zwar die Bezeichnung Tramalcystide nach LOHWAG (1941) Priorität, aber da alle modernen Autoren DONK folgen und da die "Tramalcystide" als eine in der Fruchtkörpertrama eingeschlossene Endocystide missverstanden werden kann, wird LOHWAG's Bezeichnung hier nicht gebraucht. Für die sekretorischen Pseudocystiden im Sinne von KÜHNER (1926) wird hier die Bezeichnung **Heterocystiden** eingeführt und so die von DONK (1946) eingeführte Zweideutigkeit umgangen.

Die **Hyphidien** werden im klassischen Sinn als Schutzzellen des Catahymeniums verstanden. Die hier angenommene Klassifikation ist in der **Tabelle 7.1** zusammengefasst; die Beschreibungen folgen der Tabellenordnung.

Tabelle 7.1: Übersicht der angenommenen Cystiden, Pseudocystiden und Hyphidien

Table 7.1: Synopsis of the accepted cystidia, pseudocystidia and hyphidia

● meist ○ bisweilen • selten u ungenügend erforscht C mit Cystesien		lateral	terminal	septohyphal	coenohyphal	deuteroplasm.	exkretorisch	dünnwandig	dickwandig	Wand ± braun	Lianenhyphen	in Büscheln	hyphidienartig	● mostly ○ occasionally • seldom u under-explored C with cystesia
CYSTIDEN	Seite													Beispiele
DEUTEROCYSTIDEN	516													
Chrysocystiden	516													
Fasciculare-Typ	516		●			●	○	●						*Hypholoma fasc.*
Semiovatus-Typ	522		●			●		●						*Panaeolus semiov.*
Gloeocystiden (u)	524													
Russula-Typ	526		●	•		●	○	●	○					*Russula, Lactarius*
Gloeocantharellus-Typ	530		●	●		●		●						*Gloeocantharellus*
Deusta-Typ	530		●	●		●		●						*Fayodia deusta*
Peniophora-Typ	533	○	●	○	•	●	•	●	○					*Peniophora, Stereum*
ALETHOCYSTIDEN	534													
Acanthocystiden	534		●					●	•				○	*Stereum, Xylobolus*
Astrocystiden	534	○	●				●	●						*Resinicium bicolor*
Halocystiden	536	○	●				●	●						*Resinicium bicolor*
Lagenocystiden	538	○	●				●	●	•					*Hyphodontia arguta*
Lamprocystiden (u)	540													
Inocybe-Typ	542		●				●		●					*Inocybe geophylla*
Metuloiden	542	○	●	●			●		●	○	•		•	*Peniophora*
Pluteus-Typ	546	•	●				●		●					*Pluteus cervinus*
Setoide Cystiden	546		●				○	•	●	●			•	*Marasmius, Xerula*
Seten	547													
Haploseten	548	•	●				•		●	●	•			*Hymenochaete*
Asteroseten	548	u	●						●	●			○	*Asterostroma*
Leptocystiden (u)	552	•	●				●	●					•	*Baeospora myosura*
Lyocystiden	559	●	○				●		●		•			*Tubulicrinis*
Ornatocystiden	561		●				●	●	•					*Subulicystidium*
Paracystiden	561		●				u	●	•			○		*Inocybe*
Scopulocystiden	562		●					●					○	*Cymatellopsis*
Trabecularcystiden (C)	563		●					●						*Coprinus atrament.*
PSEUDOCYSTIDEN	566													
Heterocystiden	567			•	●	●	○	●	○			u		*Lentinellus*
Septocystiden	569			●		○	●	●	○		•	•		*Phaneroch. septocyst.*
Skeletocystiden	571				●	○	○		●	•		•		*Columnocystis abiet.*
HYPHIDIEN	572													
Acanthohyphidien	573		●					○	●	•			●	*Aleurodiscus*
Dendrohyphidien	573		●			•		○	●				●	*Vuilleminia*
Dichohyphidien	575		●					u	●				●	*Vararia*
Dichofasern	576	u	●						●				○	*Scytinostroma*

CYSTIDEN (LÉVEILLÉ 1837: 324-326; Kystis = Blase). LÉVEILLÉ bezog sich auf die von MICHELI (1729) beschriebenen «corpori diaphani» und schrieb: "Ces corps, je les désignerai sous le nom de Cystides." Er dachte dabei an die Cystiden der Lamellenpilze, vor allem von *Coprinus micaceus,* und er hielt ausdrücklich fest, dass es sich um farblose, blasige Zellen handle, die weit über die Basidien hinausragen: "Les Cystides sont des corps vésiculeux, diaphanes"... "Si on examine de profil une partie de la surface des lames de l'Agaric micacé ... on y voit deux sortes d'organes: les uns beaucoup plus saillants que les autres sont vésiculeux, allongés, diaphanes; les autres représentent des mamelons terminés par quatres pointes; chacune de ces pointes porte une spore".

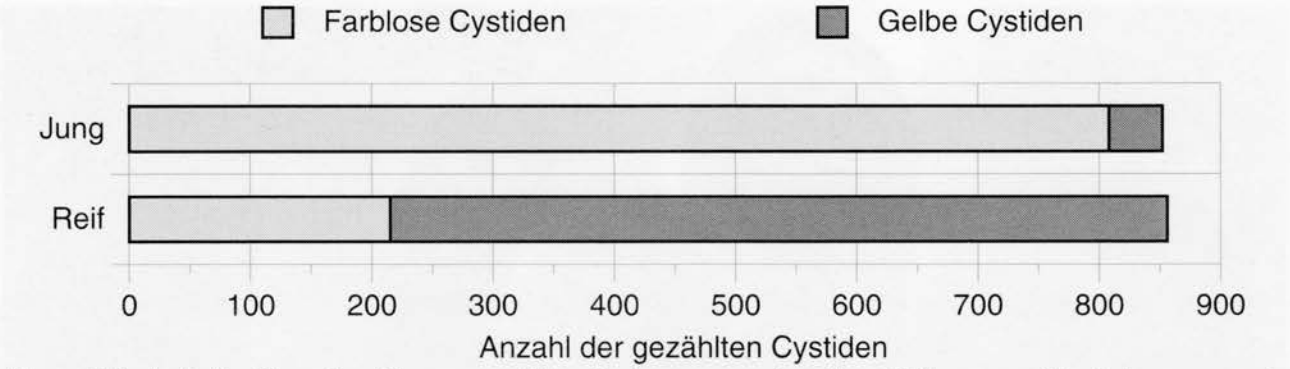
Heute wird der Begriff Cystide in sehr viel weiterem Rahmen verstanden und umfasst sowohl sekretorische als auch exkretorische Zellen. Die Cystiden sind den Basidien homolog und entstehen im Subhymenium oder im Hymenium aus den gleichen generativen Hyphen, die auch die Basidien bilden. Übergänge zu den Pseudocystiden sind jedoch bekannt geworden (z.B. eine sehr lange, tief in der Trama wurzelnde, deuteroplasmatische Cystide, die einer generativen Hyphe entspringt, die anderswo im Hymenium Basidien bildet).

A. Deuterocystiden

Die deuteroplasmatischen Hymenialcystiden werden hier kurz Deuterocystiden genannt. Die deuteroplasmatischen Pseudocystiden (im Sinne von KÜHNER 1926) werden ausgeschlossen (vgl. S. 566).

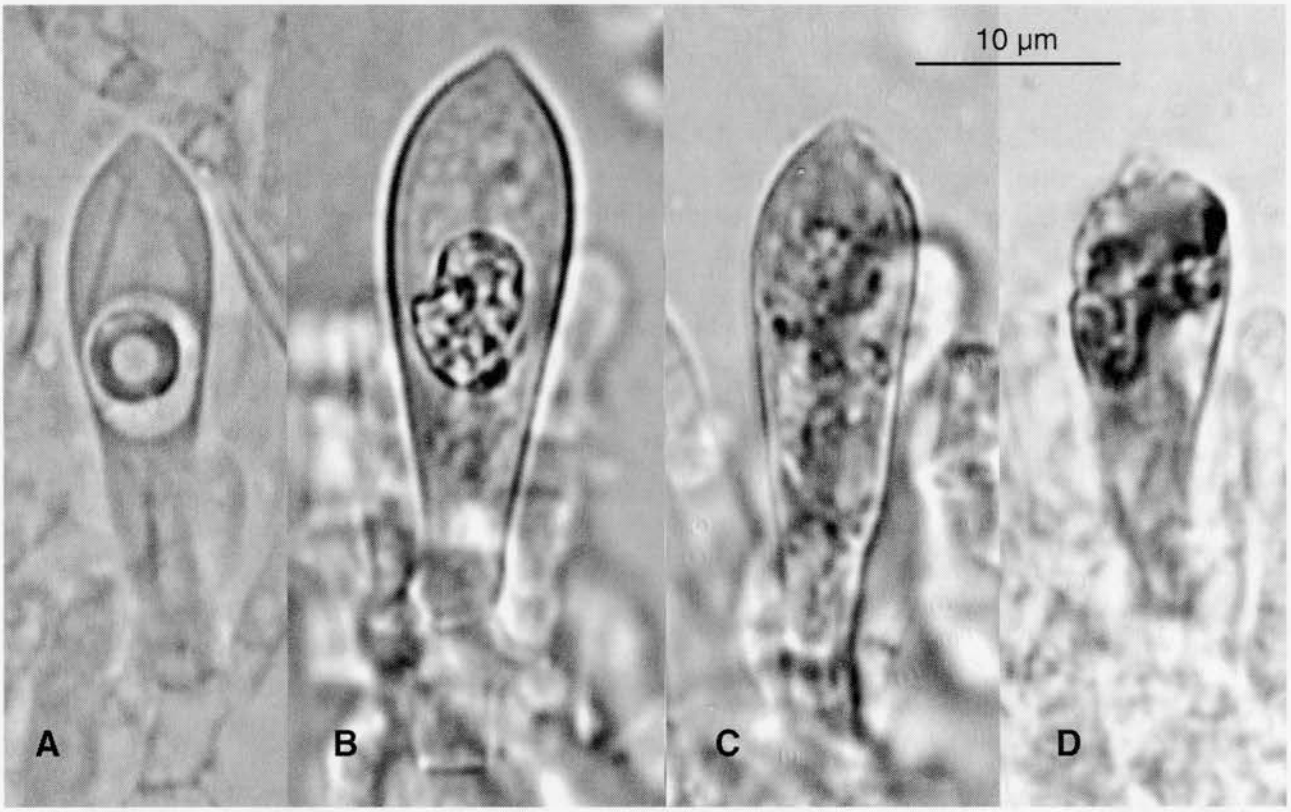
Chrysocystiden (ROMAGNESI 1944; chrysos = goldgelb) **im engeren Sinn** sind dünnwandige, blasige bis spindelige, oft mukronate, nicht exkretorische aber endosekretorische Cystiden deren Deuteroplasma aus einer Grundmasse und einem oder mehreren groben Klumpen besteht, die im Alter in Kalilauge oder Ammoniak gelb bis orange werden und die sich mit Baumwollblau stark und dauerhaft anfärben lassen (Fig. 7.8 - 7.10). ROMAGNESI gibt *Hypholoma* (als *Naematoloma*), *Stropharia* und einen Teil der Gattung *Pholiota* als Beispiele an, schliesst aber die gefärbten Cystiden der Gattung *Pholiota* Untergattung *Flammula* aus (er nennt *Flammula carbonaria* = *Pholiota highlandensis* und spricht von «Leptocystiden mit gefärbtem Inhalt»). *Panaeolus* wird nicht als Beispiel genannt. Um ROMAGNESI's Aussage zu präzisieren sei hier beigefügt dass die Arten der Sektion *Pholiota* (z. B. *Pholiota squarrosa, Ph. aurivella, Ph. flammans*) Chrysocystiden im engeren Sinn besitzen.

Je älter der Fruchtkörper, desto höher der Anteil der gilbenden Cystiden (Fig. 7.7), denn die Chrysocystiden durchlaufen eine charakteristische Entwicklung. Die junge Chrysocystide zeigt im oberen Teil eine grosse Vakuole, in der das nicht gilbende Sekret angehäuft wird. Einige Stunden später verschwindet die Vakuole, und an ihre Stelle tritt ein lichtbrechender, nicht gilbender Klumpen. Dann stirbt die Cystide ab, und das Sekret wird in Laugen



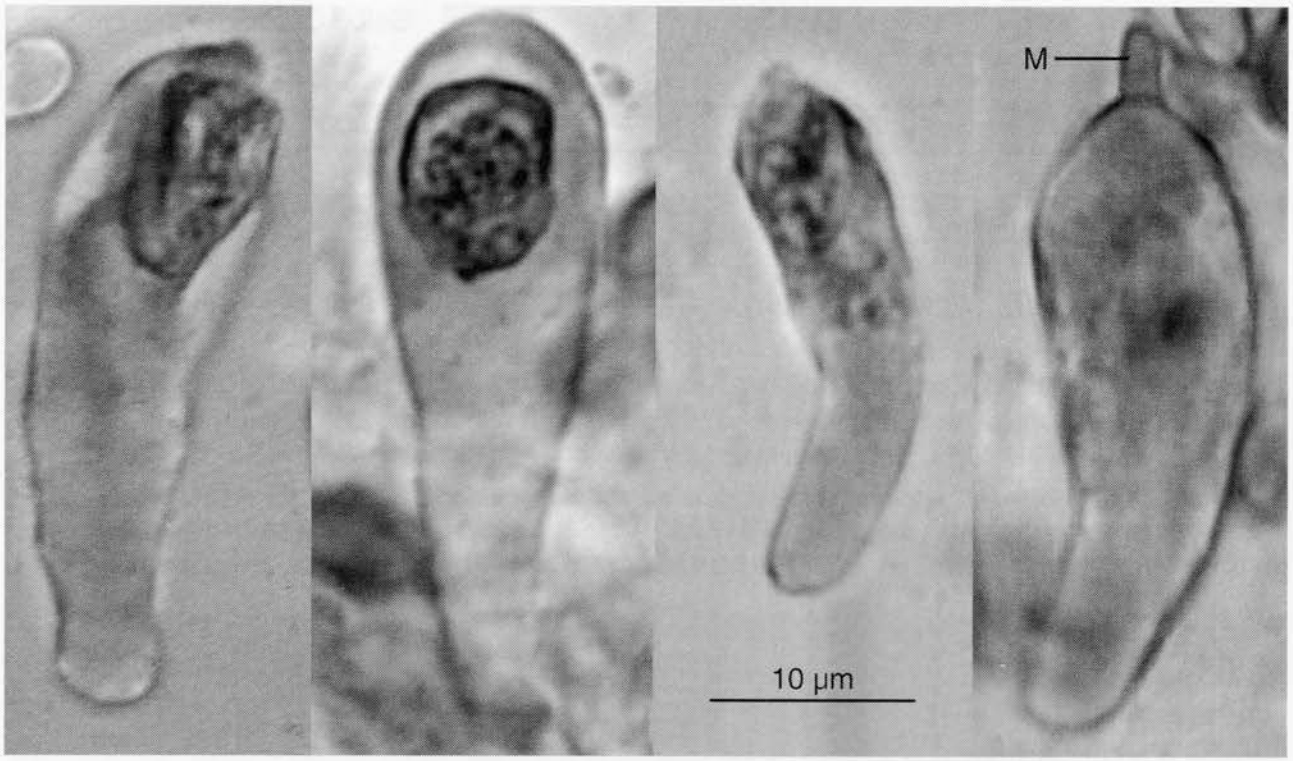
Figur 7.7: Anteil gilbender Chrysocystiden in jungen und reifen Hüten von *Hypholoma capnoides*. Von beiden Hüten wurden je etwas über 850 Cystiden gezählt. Der Anteil gelber Cystiden beträgt im jungen Hut 5,2%, im reifen Hut 74,9%.

Figure 7.7: The number of yellow staining chrysocystidia of *Hypholoma capnoides* increases with age. In this sample the young pileus (Jung) had only 5.2% yellow chrysocystidia, in the mature pileus (Reif) their proportion increased to 74.9%. Slightly more than 850 cystidia of each pileus have been checked.



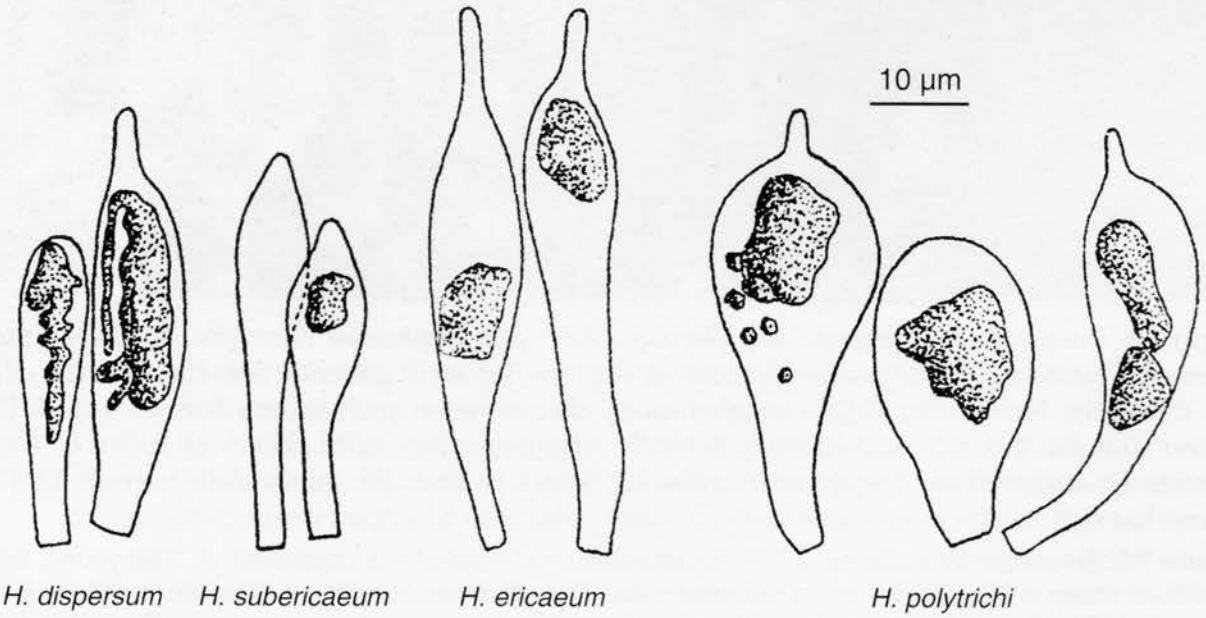
Figur 7.8: Entwicklungszustände der Chrysocystide von *Hypholoma capnoides*. **A**: Diese junge, lebende Cystide zeigt eine grosse Vakuole, in der sich das nicht gilbende Sekret anreichert. Hier hat dieses die Form eines Ringes angenommen, aber es treten auch andere Formen auf. **B**: Das Sekret füllt die Vakuole und ist stark lichtbrechend geworden, gilbt aber noch nicht. **C**: Diese Cystide ist abgestorben, das schwach gilbende Sekret ist über die ganze Zelle verteilt. **D**: Das Sekret hat sich zu einem unregelmässigen, stark gilbenden Klumpen zusammengezogen.

Figure 7.8: Developmental stages of the chrysocystidium of *Hypholoma capnoides*. **A**: This young, living cystidium shows a big vacuole and a secreted mass that accumulates within it. This mass does not turn yellow in KOH. It has taken the form of a ring, but other forms are frequently seen. **B**: In this living cystidium the secreted mass has coagulated into a refractive, colourless body that does not turn yellow. The vacuole has become invisible. **C**: This cystidium has died and the secreted mass is spread out. It turns pale yellow in KOH. **D**: The secreted mass has clumped together in the apex of the cystidium and turns dark yellow in KOH.



Figur 7.9: Gilbende, abgestorbene Chrysocystiden von *Hypholoma fasciculare* (Morphotypus), z.T. mukronat (M). Das Deuteroplasma ist meist im Scheitel zusammengeklumpt, seltener über den oberen Teil der Cystide wolkig verteilt.

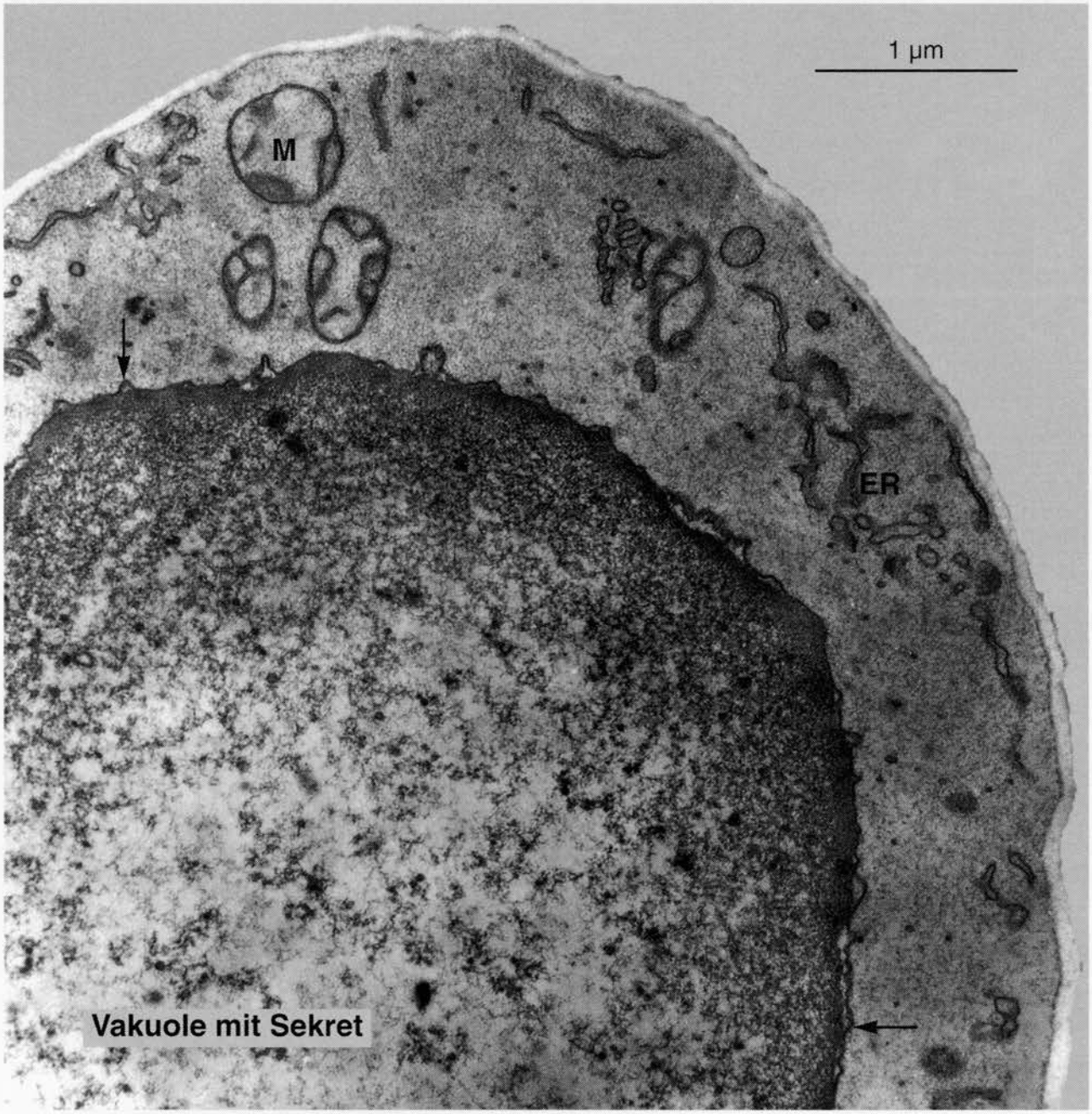
Figure 7.9: Dead chrysocystidia of *Hypholoma fasciculare* (morphotype), one with a mucro (M). The deuteroplasma turns dark yellow in KOH. Usually it is clumped together in the apex of the cystidium, but it may also be distributed in the upper part in a more diffuse way.



Figur 7.10: Chrysocystiden des Fasciculare-Types der Gattung *Hypholoma*. - Nach Kühner 1936, elektronisch kopiert und bearbeitet.

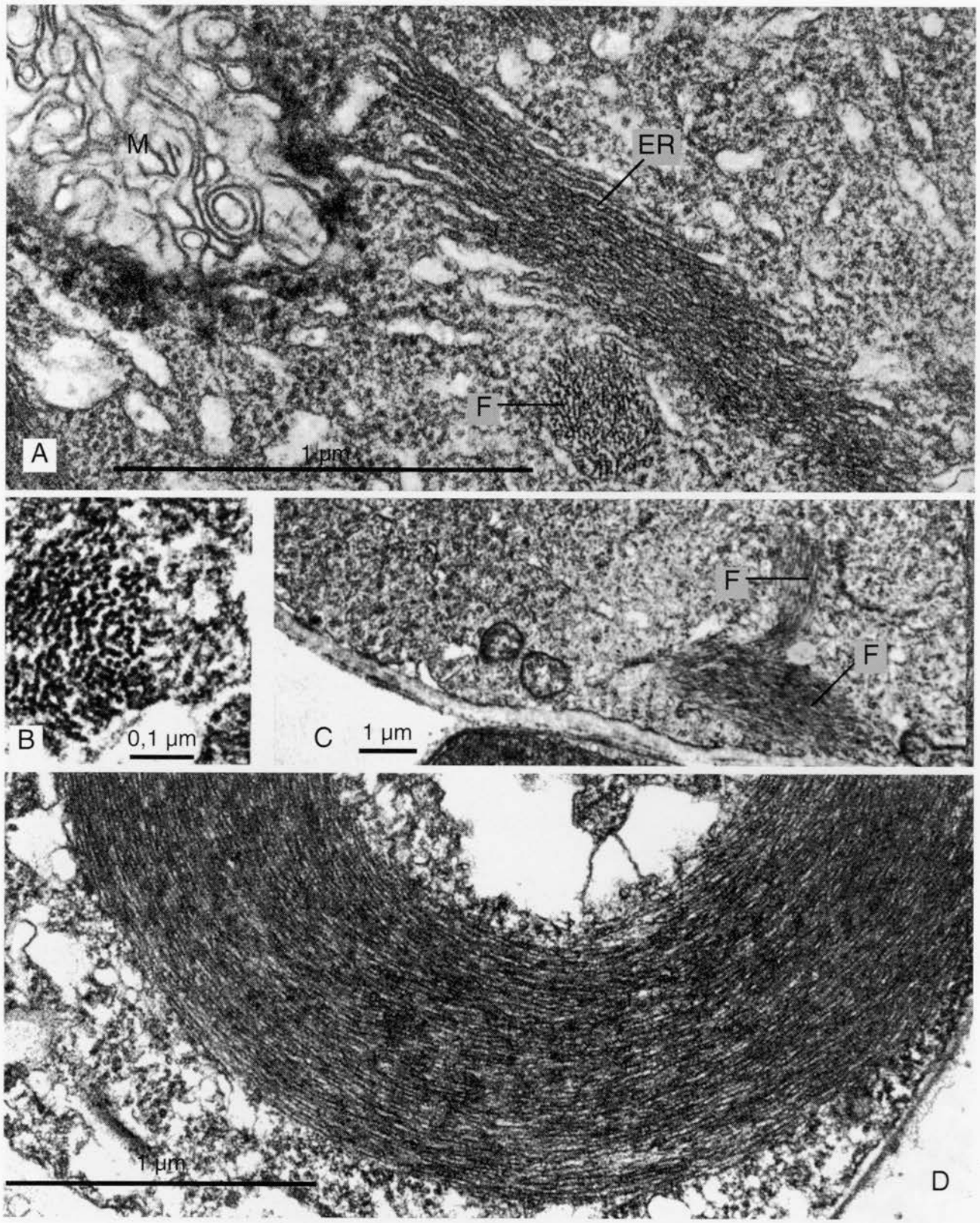
Figure 7.10: Chrysocystidia of the fasciculare-type from the genus *Hypholoma (= Naematoloma)*. These cystidia have been called naematolomoid chrysocystidia by Smith 1951.

gelb. Das Sekret ist bisweilen körnig und auf die ganze Zelle verteilt, doch meist im Scheitel unregelmässig zusammengeklumpt. Bereits KÜHNER (1936) hatte den Zusammenhang des Sekretes mit der Vakuole erkannt: "Les cystides ... montrent une très volumineuse inclusion réfringente qui occupe la même position qu'une grande vacuole qu'on peut apercevoir sur le vivant, au dessus des noyaux." (Die Cystiden ... zeigen einen sehr voluminösen, lichtbrechenden



Figur 7.11: Scheitel der Chrysocystide von *Pholiota aurivella* mit grosser Vakuole und darin angesammeltem Sekret. Die teilweise abgehobene Vakuolenmembran (Tonoplast) ist gut sichtbar (Pfeile). M = Mitochondrien, ER = endoplasmatisches Retikulum. – Permanganatfixierung, mit Bleizitrat und Uranylazetat konstrastiert.

Figure 7.11: Apical part of a chrysocystidium of *Pholiota aurivella* showing the spongy secretion product accumulated in the vacuole. The tonoplast is clearly visible (arrows). M = mitochondria, ER = endoplasmatic reticulum. – Permanganate fixation, contrasted with lead citrate and uranyl acetate.



Figur 7.12: Elektronenoptisch zeichnen sich die Chrysocystiden von *Hypholoma fasciculare* durch das Auftreten von Faserbündeln (F; in Fig. A und B im Querschnitt, in Fig. C und D im Längsschnitt), gestapeltem ER und Aggregaten verschlungener Membranen (M) aus. – Nach Thaler & Gailhofer 1981, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 7.12: The chrysocystidium of *Hypholoma fasciculare* shows stacks of endoplasmatic reticulum ER, bundles of protein fibres (F; figs. A and B in cross section, figs. C and D in longitudinal section) and clusters of contorted membranes (M).

Einschluss, der die gleiche Lage einnimmt wie die grosse Vakuole, die man in der lebenden Cystide über den beiden Kernen beobachten kann). Soweit bekannt sind die Chrysocystiden zweikernig.

Im Elektronenmikroskop fällt eine grosse, im oberen Teil der Cystide gelegene, schwammige Masse auf, die dem in der Vakuole angesammelten Sekret entspricht (Fig. 7.11). In den Chrysocystiden von *Hypholoma fasciculare* haben THALER & GAILHOFER (1981) grosse Bündel feiner Fasern von nur etwa 0,008 bis 0,01 µm Dicke entdeckt (Fig. 7.12). Diese bestehen aus Proteinen und lassen sich mit Pepsin abbauen. In älteren Cystiden werden die Bündel so gross, dass sie im Lichtmikroskop sichtbar sein sollten (Fig. 7.12 D), aber es ist lichtoptisch sehr schwierig, sie als solche zu erkennen. Im Laufe der Alterung der Cystiden treten verschlungene Membranaggregate und dichtgepackte Lagen von Zisternen des endoplasmatischen Retikulums auf (Fig. 7.12 A). Solche wurden von THIELKE (1978) auch bei *Stropharia rugosoannulata* gefunden.

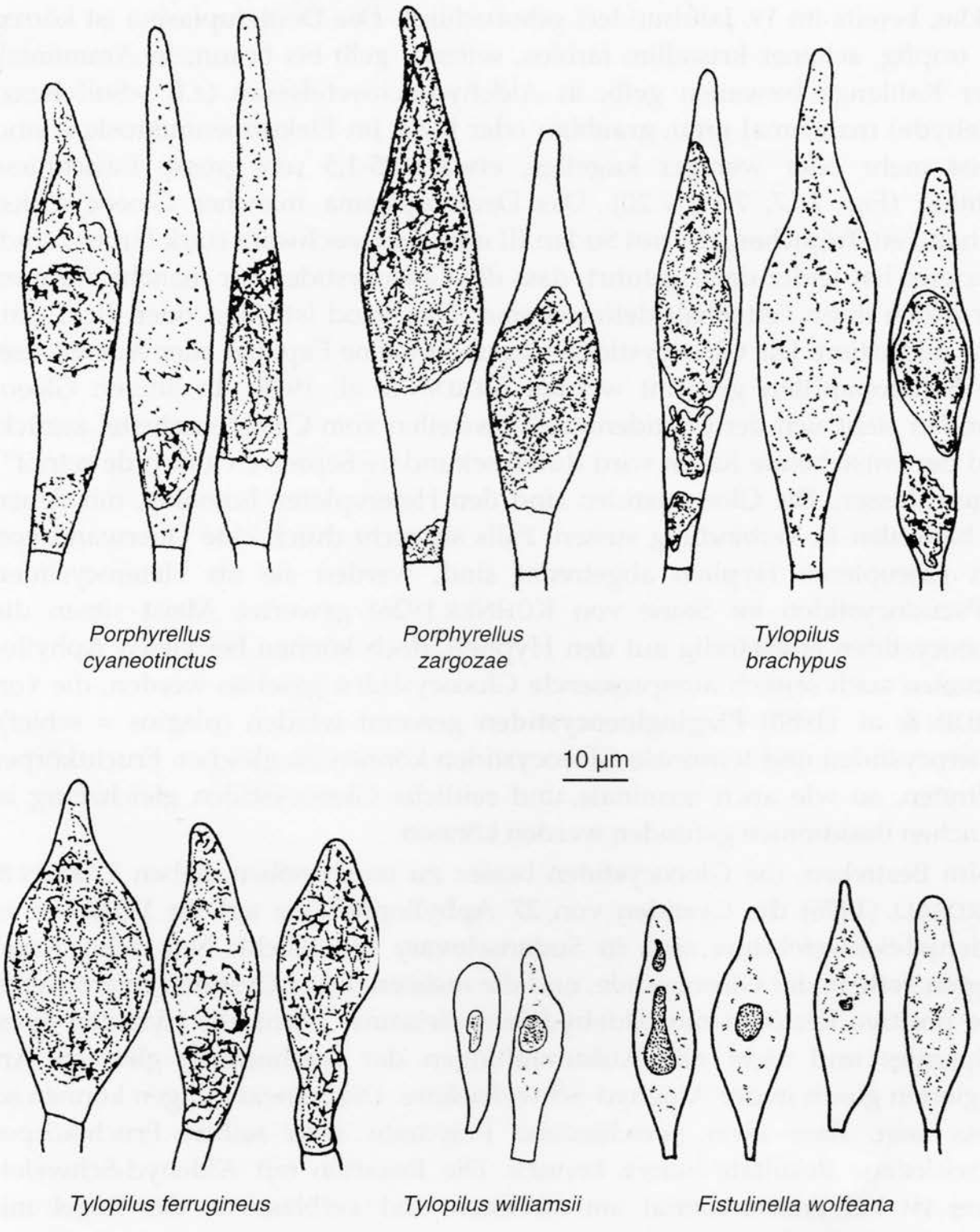
Das **Verhalten in Farblösungen** wird oft zur Charakterisierung der Chrysocystiden beigezogen. Das Deuteroplasma kann mit Baumwollblau, Phloxin, Karmin (ohne Eisenbeize), Patentblau V (HOSTETTLER 1979, JAHNKE 1984) und Eosin (IMLER 1951) dauerhaft gefärbt werden. Meist färben sich die Klumpen, seltener auch die Grundsubstanz des Cystideninhaltes. Bereits gelb gewordenes Deuteroplasma färbt sich nicht mit diesen Farbstoffen (ausser mit Baumwollblau), und sogar innerhalb einer einzigen Cystide können gelbes und künstlich gefärbtes Deuteroplasma gleichzeitig auftreten. Baumwollblau färbt alle Zellen stark blau; aber beim nachfolgenden Erhitzen in Milchsäure oder Lactophenol entfärben sich alle Zellen ausser den Chrysocystiden. Phloxin wird vom Deuteroplasma so stark festgehalten, dass die Cystiden beim Waschen mit Kalilauge oder mit Abelscher Flüssigkeit auch dann noch rot gefärbt sind, wenn die Basidien und Hyphen bereits entfärbt sind. Eosin und Patentblau färben die Chrysocystiden deutlich an, die Basidien hingegen gar nicht oder nur sehr schwach. Patentblau ist jedoch nicht so streng spezifisch wie geglaubt wurde, da sich das Deuteroplasma einiger Thrombopleren mit Patentblau ebenfalls färbt (z.B. von *Clitocybe pithyophila* und von *Amanita virosa*, CLÉMENÇON 1994). Zudem schwankt die Intensität der Färbung in sehr weiten Grenzen von blass türkis bis intensiv himmelblau. Karmin kann in 50%iger Essigsäure oder in Abelscher Flüssigkeit gelöst zur Anwendung kommen. In beiden Lösungen färbt es die Chrysocystiden sehr kräftig und fast selektiv an, wenn das Material kurz darin aufgekocht wird. Das Deuteroplasma der Chrysocystiden wird in Melzers Jodlösung löwenbraun, ockerbraun, tabakbraun oder gar orangebraun; nur selten bleibt es goldgelb oder gar nur blass gelb. Soweit bekannt sind alle Chrysocystiden der Blätterpilze in Aldehyd-Schwefelsäure unreaktiv.

Die **Abgrenzung der Chrysocystiden** ist nicht ganz so problemlos, wie es auf den ersten Blick scheint. Nach SMITH (1951: 479) treten die Klumpen

manchmal erst beim Aufquellen von Trockenmaterial in Laugen auf, und auch KÜHNER nimmt an, dass die Klumpen nur in toten Cystiden sichtbar sind. Sowohl KÜHNER (1936, 1980: 292) als auch SMITH (1966: 174) betrachten nicht das Gilben, sondern die Anwesenheit lichtbrechender Klumpen in den toten, in Kalilauge wieder aufgequollenen Cystiden als ausschlaggebend für die Chrysocystiden, ob diese Klumpen nun gilben oder nicht. In der Folge wurde der Begriff Chrysocystiden von einigen Autoren (z.B. KÜHNER & ROMAGNESI 1953) auf die Cystiden einiger Arten der Gattung *Panaeolus* (einschliesslich *Anellaria*) ausgedehnt, die zwar lichtbrechende, mit Baumwollblau, Phloxin, Eosin, Karmin und Patentblau färbbare Klumpen zeigen, die aber weder im Alter noch in Laugen gilben. MOSER (1983) spricht nur von "chrysocystidenartigen Bildungen," SINGER (1986: 539) nur von «Cystidiolen, die stark an die Chrysocystiden erinnern.» Da diese Cystiden den nicht gilbenden Exemplaren der Chrysocystiden im engeren Sinn stark gleichen, werden sie hier als **Semiovatus-Typus** der Chrysocystiden verstanden, wie dies schon KÜHNER & ROMAGNESI (1953) getan haben (allerdings ohne eine spezielle Bezeichnung einzuführen). Als Morphotypus wird hier die Cystide von *Panaeolus semiovatus* (= *Anellaria semiovata, Panaeolus separatus*) vorgeschlagen, die von IMLER (1951) beschrieben wurde. Die Chrysocystiden im engeren Sinn werden **Fasciculare-Typ** genannt, deren Morphotyp die Chrysocystiden von *Hypholoma fasciculare* sind und die von SMITH (1951) "naematolomoide" Cystiden genannt wurden.

Wenn die Chrysocystiden durch einen lichtbrechenden und zugleich gilbenden Klumpen definiert werden, so sollten vielleicht noch weitere Cystiden einbezogen werden. Das klumpige Deuteroplasma der spindeligen bis mukronaten Cystiden des mexikanischen Röhrlings *Fistulinella wolfeana* gilbt in Kalilauge, und trotzdem sprechen SINGER & al. (1991) nicht von Chrysocystiden. Ähnliche Cystiden mit körnigem bis klumpigem, gelblichem bis braunem Deuteroplasma wurden von den gleichen Autoren bei manchen zentralamerikanischen Arten der Gattungen *Tylopilus* und *Porphyrellus* beschrieben (Fig. 7.13). Auch die Krustenpilze *Scytinostromella heterogenea, Laxitextum bicolor* und *Vararia aurantiaca* sowie manche *Aleurodiscus*-Arten zeigen Cystiden mit mehr oder weniger in Laugen gilbenden Körnern. Sie gelten als Gloeocystiden, und die meisten dieser gilbenden Gloeocystiden sind auch "SV+", d.h. sie werden in Aldehyd-Schwefelsäure blaugrau (FREEMAN & PETERSEN 1979; BOIDIN & LANQUETIN 1975; LEMKE 1964a,b; PRICE 1973). Damit gewinnt die Annäherung der Chrysocystiden an die Gloeocystiden zusätzliches Gewicht (SMITH 1966). Es bedarf neuer cytologischer Untersuchungen um zu entscheiden, ob diese Cystiden als ein weiterer Typ der Chrysocystiden gelten dürfen.

Wenn die Chrysocystiden nur durch die gelbe Farbe oder das Gilben, nicht aber durch einen lichtbrechenden Klumpen bestimmt werden, dann muss der Begriff auf fast alle Cystiden der Gattung *Pholiota* ausgedehnt werden.

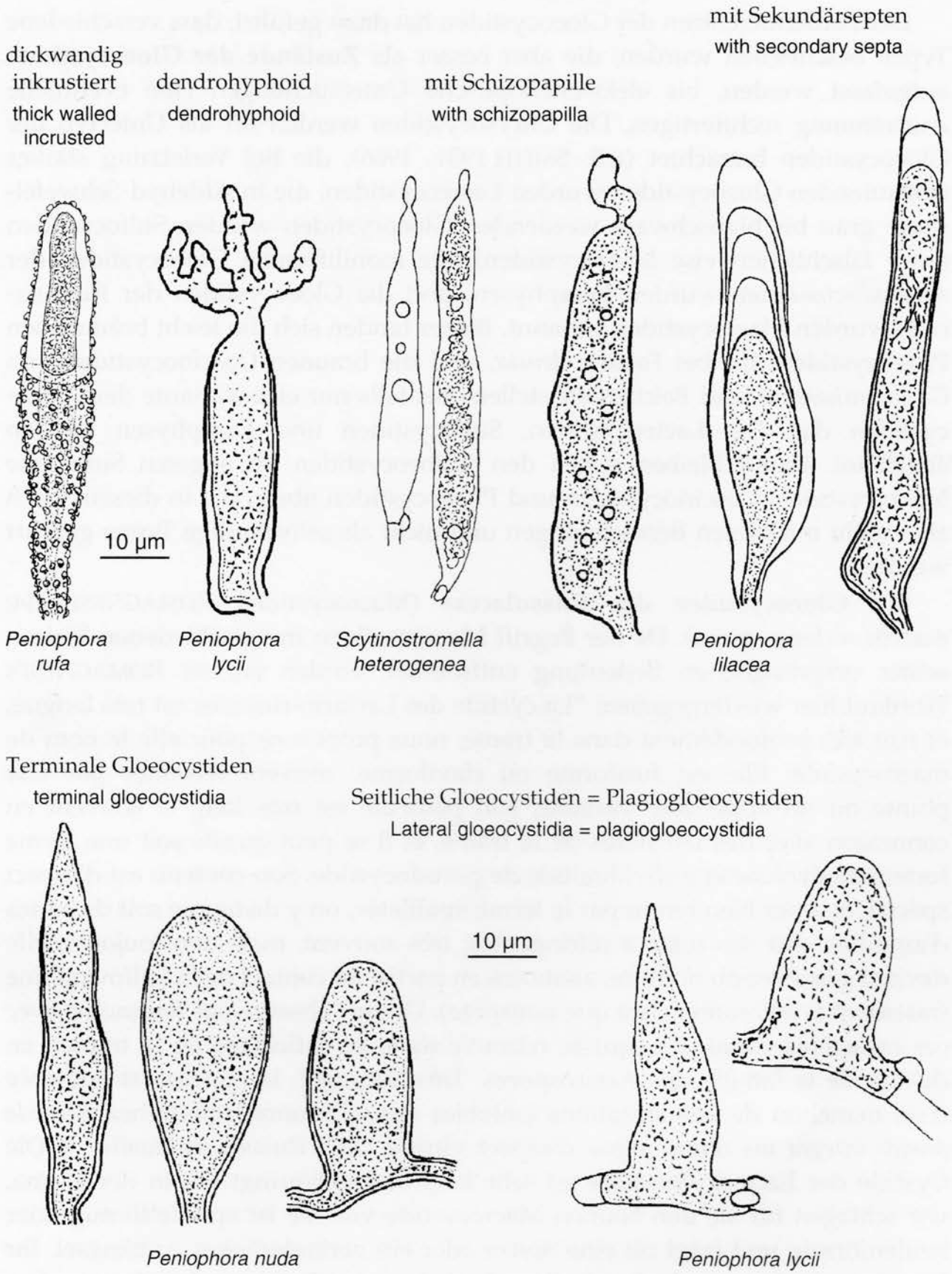


Figur 7.13: Chrysocystidenartige Cystiden mit klumpigem, dextrinoidem, in KOH gelbem oder braunem Deuteroplasma. Für diese Cystiden ist keine eigene Klasse vorgeschlagen worden. Vielleicht als ein Untertyp der Chrysocystiden zu führen. – Nach Singer & al. 1991, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.13: Cystidia resembling chrysocystidia by their clumped, dextrinoid deuteroplasma that appears yellow to brown in KOH. These cystidia have not been grouped into a special class, but perhaps they represent a subtype of the chrysocystidia.

Gloeocystiden (Gloios = Harz; klebrige Flüssigkeit). Ursprung des Begriffes unklar, bereits im 19. Jahrhundert gebräuchlich. Das Deuteroplasma ist körnig bis tropfig, seltener kristallin; farblos, seltener gelb bis braun; in Ammoniak oder Kalilauge bisweilen gelb, in Aldehyd-Schwefelsäure (z.B. «Sulfobenzaldehyd») manchmal grau, graublau oder blau. Im Elektronenmikroskop sind meist mehr oder weniger kugelige, etwa 0,05-1,5 µm grosse Einschlüsse sichtbar (Fig. 7.17, 7.19, 7.20). Das Deuteroplasma mancher Gloeocystiden enthält Fett-Tröpfchen, die mit Sudan III oder Sudanschwarz stark färbbar sind. Letzteres hat leider dazu geführt, dass die Gloeocystiden für manche Autoren nur durch ihren Fettgehalt definiert sind. Die Wand ist dünn oder dick, glatt oder inkrustiert. Die Gloeocystiden tragen oft kleine Papillen oder Auswüchse, die **Schizopapillen** genannt werden (BOIDIN & al. 1976). In älteren Gloeocystiden zieht sich der Cystideninhalt bisweilen vom Cystidenscheitel zurück, und der entstehende Raum wird durch sekundäre Septen ("cloison de retrait") abgeschlossen. Die Gloeocystiden sind den Heteropleren homolog, mit denen sie bisweilen in Verbindung stehen. Falls sie nicht durch eine Querwand von den gloeopleren Hyphen abgetrennt sind, werden sie als Heterocystiden (= Pseudocystiden im Sinne von KÜHNER 1926) gewertet. Meist sitzen die Gloeocystiden endständig auf den Hyphen, doch können bei vielen Aphyllophoralen auch seitlich aussprossende Gloeocystiden gesehen werden, die von BOIDIN & al. (1980) **Plagiogloeocystiden** genannt werden (plagios = schief). Heterocystiden und terminale Gloeocystiden können im gleichen Fruchtkörper auftreten, so wie auch terminale und seitliche Gloeocystiden gleichzeitig in manchen Basidiomen gefunden werden können.

Im Bestreben, die Gloeocystiden besser zu umschreiben, haben LARSEN & BURDSALL (1976) die Cystiden von 27 Aphyllophoralen auf ihr Verhalten in Aldehyd-Schwefelsäure und in Sudanschwarz untersucht. Nur zehn Arten zeigten Fette in der Gloeocystide, und die meisten dieser Cystiden zeigten auch eine positive Reaktion mit Aldehyd-Schwefelsäure. Nicht alle Cystiden eines Präparates und nicht alle Aufsammlungen der (vermutlich) gleichen Art reagierten gleich in der Aldehyd-Schwefelsäure. Die Schwankungen können so gross sein, dass zwei verschiedene Präparate vom selben Fruchtkörper verschiedene Resultate liefern können. Die Reaktion mit Aldehyd-Schwefelsäure ist bei Frischmaterial am stärksten und verblasst in der Regel mit zunehmendem Alter des Trockenmaterials. Auch der Entwicklungszustand der Cystiden wirkt sich auf die Reaktionsfähigkeit des Deuteroplasmas aus. Ältere Cystiden werden oft kaum mehr grau in Aldehyd-Schwefelsäure, während die jüngeren stark reagieren. Dies hat zur Folge, dass in manchen Präparaten neben positiv reagierenden auch negativ reagierende Gloeocystiden vorkommen. Es handelt sich wohl in den allermeisten Fällen nicht um zwei Typen, sondern um zwei Entwicklungsstadien der Gloeocystiden.

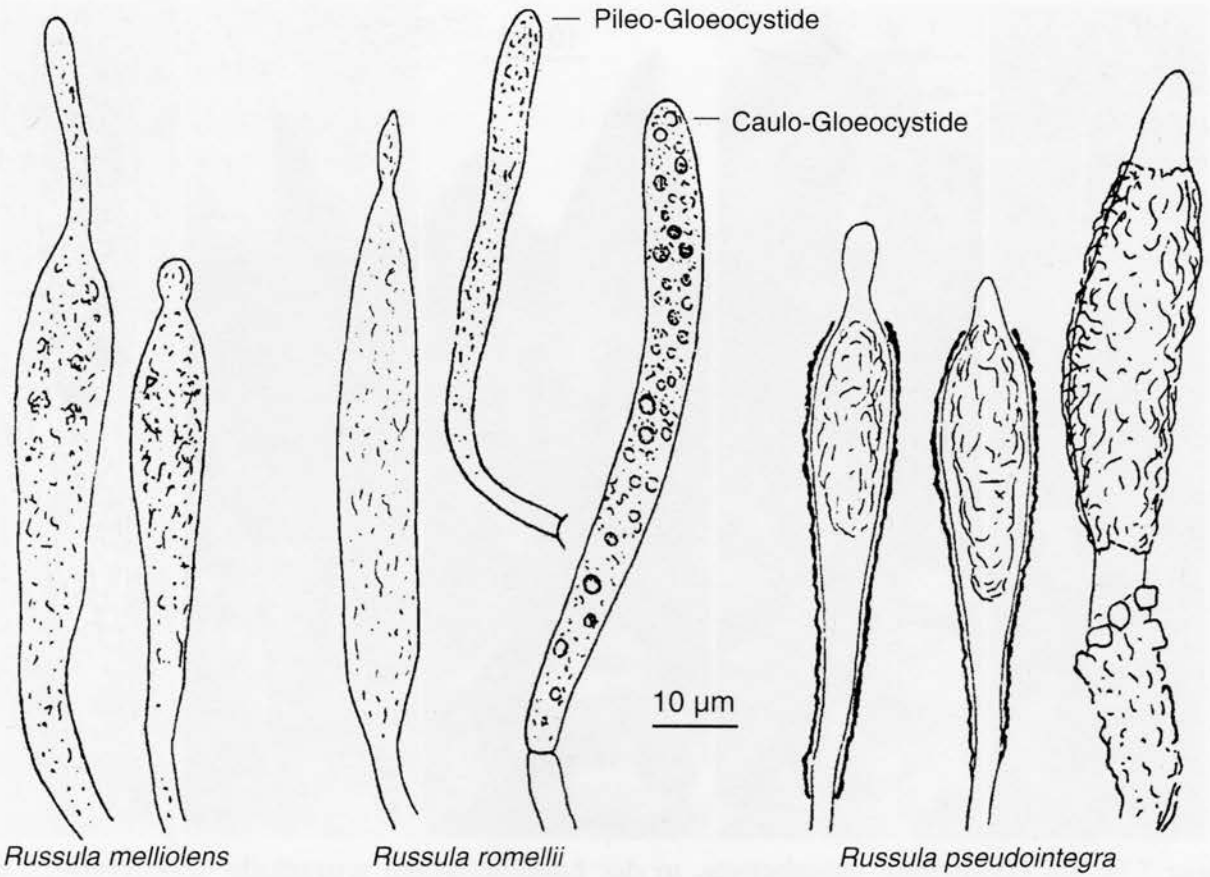


Figur 7.14: Einige morphologische Merkmale der Gloeocystiden. – Nach Eriksson & al. 1978, 1984; elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.14: Some morphological characters of gloeocystidia.

Der Formenreichtum der Gloeocystiden hat dazu geführt, dass verschiedene Typen beschrieben wurden, die aber besser als **Zustände der Gloeocystiden** aufgefasst werden, bis elektronenoptische Untersuchungen eine eventuelle Auftrennung rechtfertigen. Die Chrysocystiden werden oft als Untertyp der Gloeocystiden betrachtet (z.B. SMITH 1951, 1966); die bei Verletzung stärker auslaufenden Gloeocystiden wurden Lacteocystiden, die in Aldehyd-Schwefelsäure grau bis blauschwarz werdenden Gloeocystiden wurden Sulfocystiden (oder fälschlicherweise Macrocystiden), die moniliformen Gloeocystiden der *Aleurodiscus*-Arten wurden Paraphysen, und die Gloeocystiden der Russulaceen wurden Macrocystiden genannt. Bisher fanden sich die leicht bräunlichen Phaeocystiden nur bei *Fayodia deusta,* und die braunen Coscinocystiden von *Gloeocantharellus* und *Boletochaete* stellen ebenfalls nur eine Variante der Gloeocystiden dar. Die Lacteocystiden, Sulfocystiden und Paraphysen werden abgelehnt. Damit bleiben neben den "Gloeocystiden im engeren Sinn" die Macrocystiden, Coscinocystiden und Phaeocystiden übrig, die in diesem Buch aber nicht mit diesen Bezeichnungen und nicht als selbständige Typen geführt werden.

Die **Gloeocystiden der Russulaceae** (Macrocystiden ROMAGNESI 1944; macros = lang, gross). Da der Begriff Macrocystiden in verschiedenen Weisen seiner ursprünglichen Bedeutung entfremdet worden ist, sei ROMAGNESI's Wortlaut hier wiedergegeben: "La cystide des Lactario-russulés est très longue, et naît très profondément dans la trame; nous proposons pour elle le nom de macrocystide. Elle est fusiforme ou claviforme, souvent terminée par une pointe ou un appendice variable; son pédicule est très long et souvent en connexion avec des laticifères de la trame, et il se peut qu'elle soit une forme fortement évoluée et individualisée de pseudocystide. Son contenu est d'aspect spécial, et assez bien rendu par le terme «pailleté»; on y distingue soit de sortes d'aiguilles, soit des masses réfringentes; très souvent, mais non toujours, elle devient gris-bleu ou noirâtre, au moins en partie, au contact de la Sulfovanilline (rarement la coloration n'est que pourprée). On ne l'observe pas (au moins avec ces caractères chimiques, qui se retrouve dans les laticifères de la trame), en dehors de la famille des Astérosporés. Très rarement, la cystide est entourée d'un manchon de cristallisations (solubles dans l'ammoniaque) chez *Russula pseudo-integra* ou d'une gaine d'aspect vitrifié chez *Russula minutalis.*" ("Die Cystide der Lactario-Russulae ist sehr lang und entspringt tief in der Trama; wir schlagen für sie den Namen Macrocystide vor. Sie ist spindelförmig oder keulenförmig und trägt oft eine Spitze oder ein veränderliches Anhängsel. Ihr Fuss ist sehr lang und oft mit einer Laticifere der Trama verbunden, und es könnte sein, dass es sich um eine stark evoluierte und individualisierte Pseudocystide handelt. Ihr Inhalt zeigt ein spezielles Aussehen, recht gut durch den Ausdruck «pailleté» beschrieben («pailleté» = mit kleinen Plättchen aus

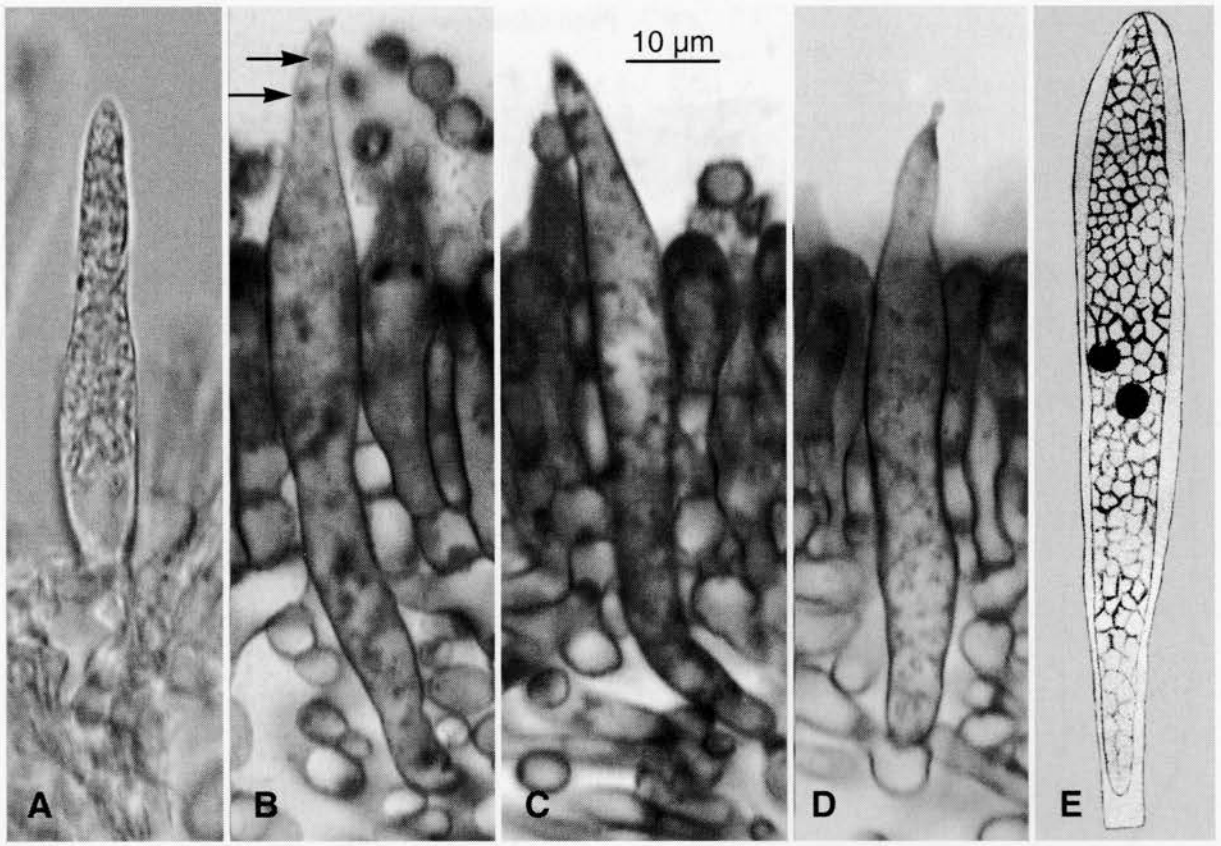


Figur 7.15: Lichtoptische Erscheinung der Gloeocystiden der Russulaceen. Die Cystiden von *Russula pseudointegra* sind exkretorisch. Nicht speziell markierte Cystiden stammen vom Hymenium. – Nach Maire 1910. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.15: Light optical representations of gloeocystidia of the Russulaceae. The cystidia of *Russula pseudointegra* are incrusted by an excreted mass. Unmarked cystidia are from the hymenium.

Perlmutter besetzt); man findet darin entweder eine Art Nadeln oder lichtbrechende Massen, die sehr oft, jedoch nicht immer, in Sulfovanillin wenigstens teilweise graublau oder schwärzlich werden (nur selten ist die Färbung purpur). Man beobachtet sie nicht ausserhalb der Familie der Asterosporeen (oder wenigstens nicht mit diesem chemischen Verhalten, das sich auch in den Laticiferen der Trama wiederfindet). Sehr selten sind die Cystiden von einer kristallinen, in Ammoniak löslichen Hülle wie bei *Russula pseudointegra* oder einer glasartigen Scheide wie bei *Russula minutalis* umgeben").

ROMAGNESI stützte die Macrocystiden in erster Linie auf das Aussehen des Deuteroplasmas, aber im Namen drückte er die auffallende Länge dieser Zellen (im Vergleich mit den Basidien) aus. Es muss ausdrücklich darauf hingewiesen werden, dass ROMAGNESI nicht forderte, dass die Macrocystiden in «Sulfovanillin» blaugrau oder schwärzlich werden sollen. Diese Forderung wurde nachträglich von SINGER (1962: 41; 1986: 51) der Definition der Macrocystiden zugefügt, und in der Folge verstanden auch DONK (1964: 232), LEMKE (1964a,b), PRICE (1973) und THIND (1980) die Macrocystiden in dieser Beschränkung,

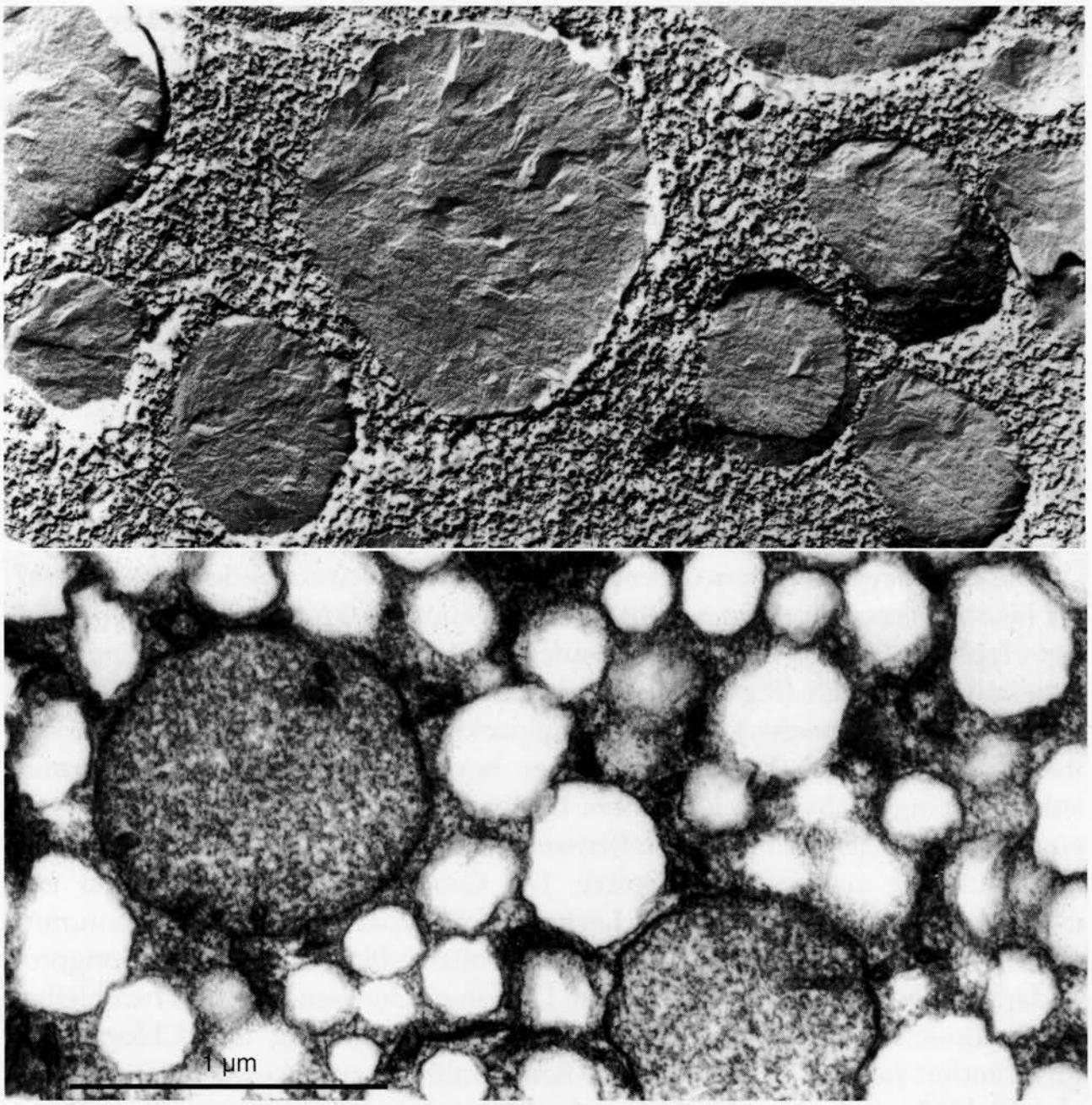


Figur 7.16: Im Hymenium eingebettete, in der Lamellentrama wurzelnde Gloeocystiden der Russulaceen. **A** in Wasser; **B-D** nach Glutaraldehydfixierung im gefärbten Schnitt. Ein Teil des Deuteroplasmas ist während der Einbettung in Kunstharz herausgelöst worden. Dadurch können die Kerne bisweilen gesehen werden (Pfeile). **E**: Zwei Kerne im netzigen, von der Wand abgelösten Cytoplasma nachdem das Endosekret herausgelöst wurde; nach Maire 1902. - A-D: *Lactarius necator*, E: *Russula lepida*.

Figure 7.16: Russulaceae-gloeocystidia originating in the gill trama and crossing the hymenium. **A:** in water, **B-D:** in stained microtome sections. The deuteroplasma has been partially extracted during embedding procedures in methacrylate. This allows sometimes the nuclei to be seen (arrows). **E**: Two nuclei in the reticulate cytoplasm left when the endosecreted substances have been removed by the dehydrating and embedding procedures. – A-D: *Lactarius necator*, E: *Russula lepida*.

glaubten aber, diese gehe auf ROMAGNESI zurück. Im Gegensatz zu SINGER zweifelte DONK den Wert der Macrocystide an, da er sie als Gloeocystide erkannte. DONK, PRICE und THIND lehnten den Begriff Macrocystide ab, allerdings mit der Begründung, dass die Macrocystide (im Sinne dieser Autoren, also die mit «Sulfovanillin» positiv reagierenden Gloeocystiden) nicht grösser seien als die negativ reagierenden Gloeocystiden.

Da die meisten Gloeocystiden der Russulaceen dünnwandig sind, wurden sie von ROMAGNESI nur durch ihr spezielles Aussehen von den Leptocystiden unterschieden, und da ROMAGNESI nicht forderte, dass sie dünnwandig sein müssen liess er implizit auch dickwandige Macrocystiden zu. So wie er die Leptocystiden von den Macrocystiden trennte, trennte er auch die Lamprocystiden von den Macrocystiden. Es ist deshalb unangebrach, die dickwandigen Gloeocystiden von *Russula* Lamprocystiden zu nennen (BUYCK 1989).



Figur 7.17: Membranbegrenzte, fein granuläre Einschlüsse in den Gloeocystiden von *Russula ochroleuca* nach Gefrierätzung (oben) und nach Permanganatfixierung (unten). Nach Entwässerung und Einbettung werden zahlreiche Löcher im Dünnstschnitt sichtbar (unten).

Figure 7.17: Some round bodies in the gloeocystidium of *Russula ochroleuca* are visible in the electron microscope after freeze etching (top) and after fixation with permanganate (bottom). The bottom picture shows two membrane bound bodies of finely granular material besides many empty holes.

Das Sekret in den Russula-Gloeocystiden ist anfangs fein dispers und tropfig, kristallisiert aber in vielen Fällen in Form kleiner Nadeln aus. Diese lösen sich in manchen Lösungsmitteln auf, so dass sie in alkoholhaltigen Beobachtungsflüssigkeiten nach einiger Zeit verschwinden. Die Gloeocystiden enthalten oft geringe Mengen von Lipiden in Form kleiner Tröpfchen, die beim Entwässern und Einbetten in Methacrylat zusammen mit andern, unbekannten Sekretstoffen herausgelöst werden. Dadurch werden bisweilen die Kerne in

Mikrotomschnitten sichtbar. Die bisher untersuchten Gloeocystiden der Russulaceen sind zweikernig (Fig. 7.16).

Das Deuteroplasma besteht nicht nur aus leicht löslichem Sekret, sondern zeigt im Elektronenmikroskop nach Fixierung und Einbettung neben zahlreichen Löchern (herausgelöste Lipide und andere Stoffe) auch runde, von einer Membran begrenzte Einschlüsse mit fein granulärer Struktur. Diese Einschlüsse werden etwa 1 µm gross und sind auch in gefrier-geätzten Cystiden sichtbar (Fig. 7.17).

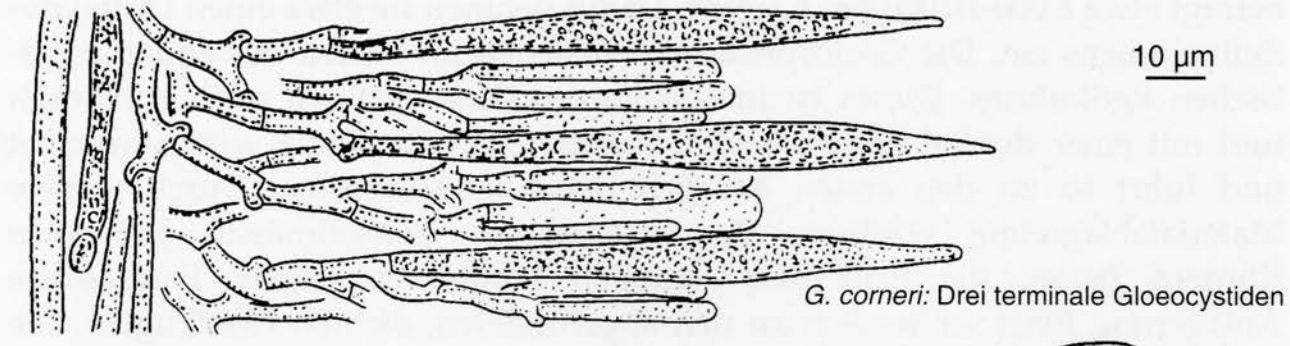
Falsche Anwendungen des Begriffes Macrocystide: Durch die Beschränkung auf die «sulfoaldehyd-positiven» Gloeocystiden der Aphyllophoralen (z.B. durch LEMKE 1964a,b) werden eine chemische Einschränkung und eine taxonomische Ausweitung eingeführt, die beide nicht in der ursprünglichen Definition der Macrocystiden enthalten sind. – Macrocystiden im Sinne von PETERSEN (1985b) sind Metuloiden von *Hohenbuehelia.*

Die **Gloeocystiden von *Gloeocantharellus.*** (Coscinocystiden SINGER 1947, als *Linderomyces;* Coscinon = Sieb). Spindelige, oft mukronate Enden «coscinoider Hyphen» (vgl. S. 67/68) oder deuteroplasmatische, zweikernige Endzellen vegetativer Hyphen (Fig. 7.18). Dünnwandig, nicht inkrustiert. Das Deuteroplasma zeigt zahlreiche kleine, dicht gepackte, stark lichtbrechende, farblose, mehr oder weniger kugelige, in einer homogenen, ockerbraunen Grundsubstanz eingeschlossene Körnchen. Dadurch erinnert das Deuteroplasma an einen feinblasigen Schaum. Stellenweise fehlen die Kügelchen, besonders unterhalb der ausgezogenen Spitze. Die Grundsubtanz ist dextrinoid und cyanophil und kann auch mit Lactophenol-Trypanblau und Rutheniumrot gefärbt werden, bleibt aber ungefärbt in Toluidinblau, Patentblau, Kongorot, Sudan III, Phloxin, Eosin und Karmin. Die eingeschlossenen Kügelchen bleiben in all diesen Farblösungen und auch in Melzers Lösung und Chlorzinkjod unverändert farblos. In Lactophenol-Baumwollblau aufgekocht färben sie sich oberflächlich stark an, schwellen auf und werden durch gegenseitigen Druck abgerundet polygonal. Da die Masse der Grana ungefärbt bleibt, entsteht ein dreidimensionales Netz dunkler Linien, die aus dem cyanophilen Grundplasma und den Oberflächen der Grana bestehen.

SINGER (1947) sah in der Struktur des Deuteroplasmas der Coscinoiden ein Gewirr tunnelartiger Gänge in einer homogenen Masse (vgl. S. 68), aber das Elektronenmikroskop bestätigt das Vorkommen kugeliger Grana. CORNER (1969: 793) vergleicht SINGER's Coscinocystiden mit den *Paxillus*-Cystiden.

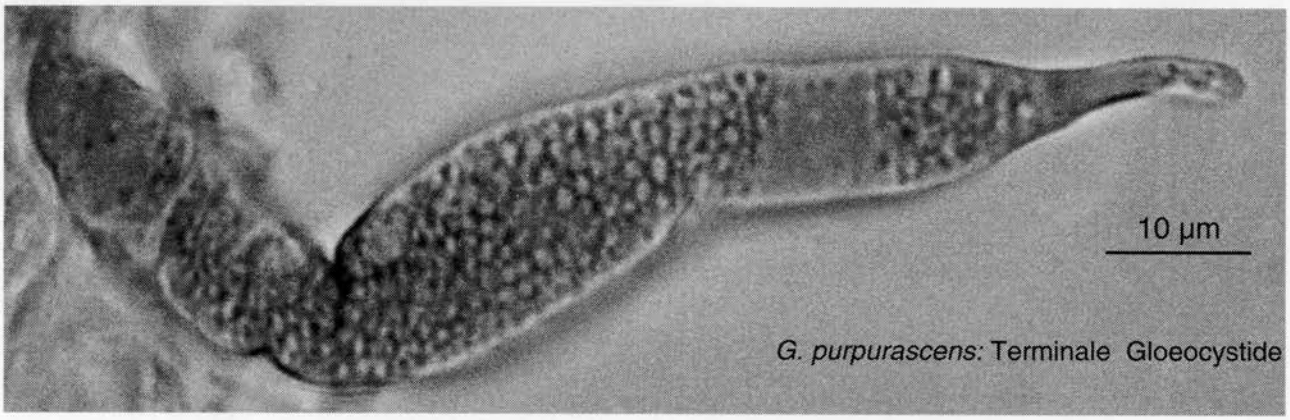
Die **Gloeocystiden von *Fayodia deusta.*** (Phaeocystiden CLÉMENÇON 1972b; phaios = braun). Dünnwandige, leicht bräunliche und dextrinoide Gloeocystiden. Das Deuteroplasma besteht aus einer gelbbraunen bis olivbraunen (KOH) Grundmasse mit vielen eingebetteten, stark lichtbrechenden Körnchen. Die Zellwand ist gleichmässig dünn, farblos bis gelblich, aussen

glatt und ohne Inkrusten. Die Cystiden sind schlank keulig bis keulig-kopfig, manchmal etwas unregelmässig und würden zwischen den Basidien nicht auffallen, wäre es nicht wegen ihrer hellbraunen Farbe. Sie wurzeln meist im Subhymenium oder in der Lamellentrama, oft hingegen auch im Hymenium. Hie und da entspringen sie einer vegetativen Hyphe, meist können sie jedoch an Hand der gleichermassen braun gefärbten Hyphen bis in die Lamellentrama zurückverfolgt werden. Diese Heteropleren sind oft nur eine einzige Zelle lang und gehen dann in eine vegetative Hyphe über, oder sie können länger und sogar verzweigt sein und dann mehrere Gloeocystiden tragen. Diese zeigen in der Zellmitte zwei kleine Kerne. In Melzers Lösung wird die Grundsubstanz des Deuteroplasmas gelbbraun bis rotbraun, die Körnchen hingegen bleiben



G. corneri: Drei terminale Gloeocystiden

G. okapaensis: Zwei pseudocystidiale Gloeocystiden



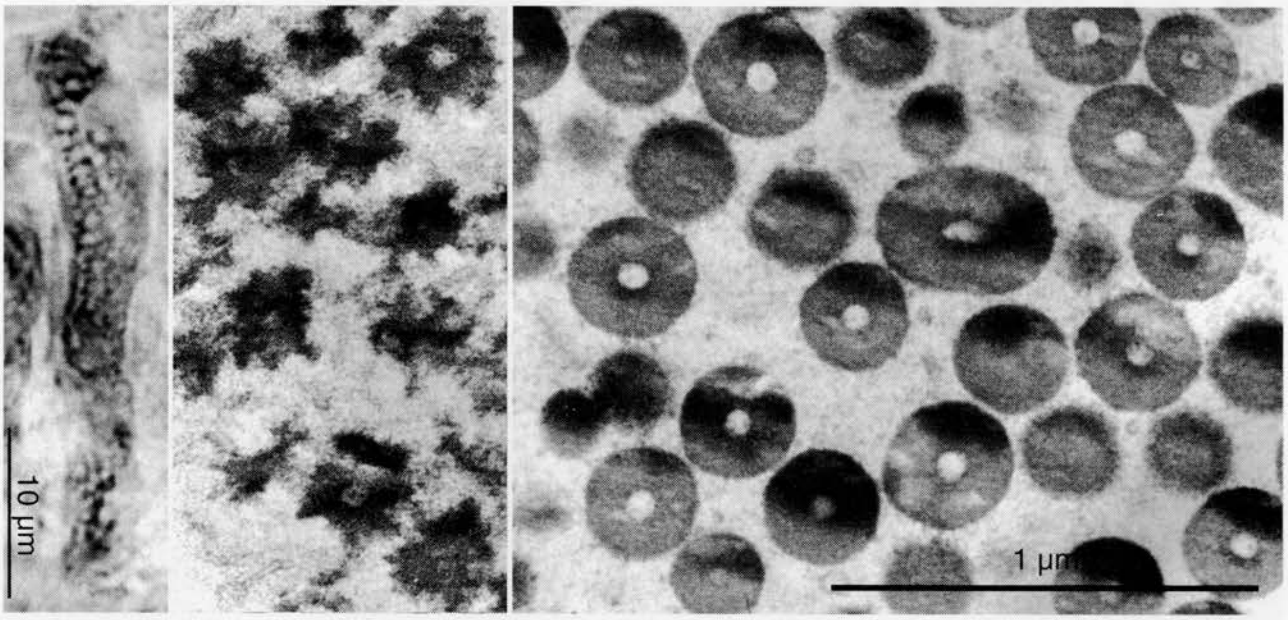
G. purpurascens: Terminale Gloeocystide

Figur 7.18: Gloeocystiden («Coscinocystiden») der Gattung *Gloeocantharellus* im Lichtmikroskop. – Zeichnungen nach Corner 1969, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.18: Gloeocystidia («Coscinocystidia») of the genus *Gloeocantharellus* in the light microscope.

farblos. In 1%iger Kresylblaulösung färbt sich die Cystidenwand orthochromatisch blau, der Inhalt metachromatisch lilarot; schwächere Lösungen färben kaum. Mit Baumwollblau lässt sich das Plasma nicht anfärben; mit Vanillin-Schwefelsäure («Sulfovanillin») färbt sich der Inhalt braunrot, dunkel ziegelrot bis hell weinrot (Trockenmaterial). Im getrockneten Material sind sie zusammengefallen und quellen in Kalilauge nur schwer.

Das Elektronenmikroskop zeigt sehr zahlreiche, elektronendichte, kugelige Einschlüsse mit einem zentralen Hohlraum, die **Coelosphaeriten** (Fig. 7.19). Sie liegen oft dichtgepackt im Deuteroplasma und füllen einen grossen Teil der Cystiden. Sie haben einen Durchmesser von etwa 0,2-0,4 µm und sind lichtoptisch in Form der oben beschriebenen Körnchen sichtbar. Ihre Zahl beträgt etwa 8'000-10'000 pro Cystide. Damit nehmen sie etwa einen Drittel des Zellvolumens ein. Die Coelosphaeriten entstehen im Innern des endoplasmatischen Retikulums. Dieses ist in den jungen Gloeocystiden reich entwickelt und mit einer dunkel erscheinenden Substanz gefüllt. Diese wird verdichtet und führt so zu den ersten Anlagen der Coelosphaeriten. Durch weitere Materialablagerung wachsen die Anlagen zu unregelmässig geformten Körnern heran, die bald den zentralen Hohlraum zeigen. Fortgesetzte Anlagerung führt schliesslich zu den abgerundeten, dichten Hohlkugeln. Die Herkunft der zentralen Höhlung ist unklar.

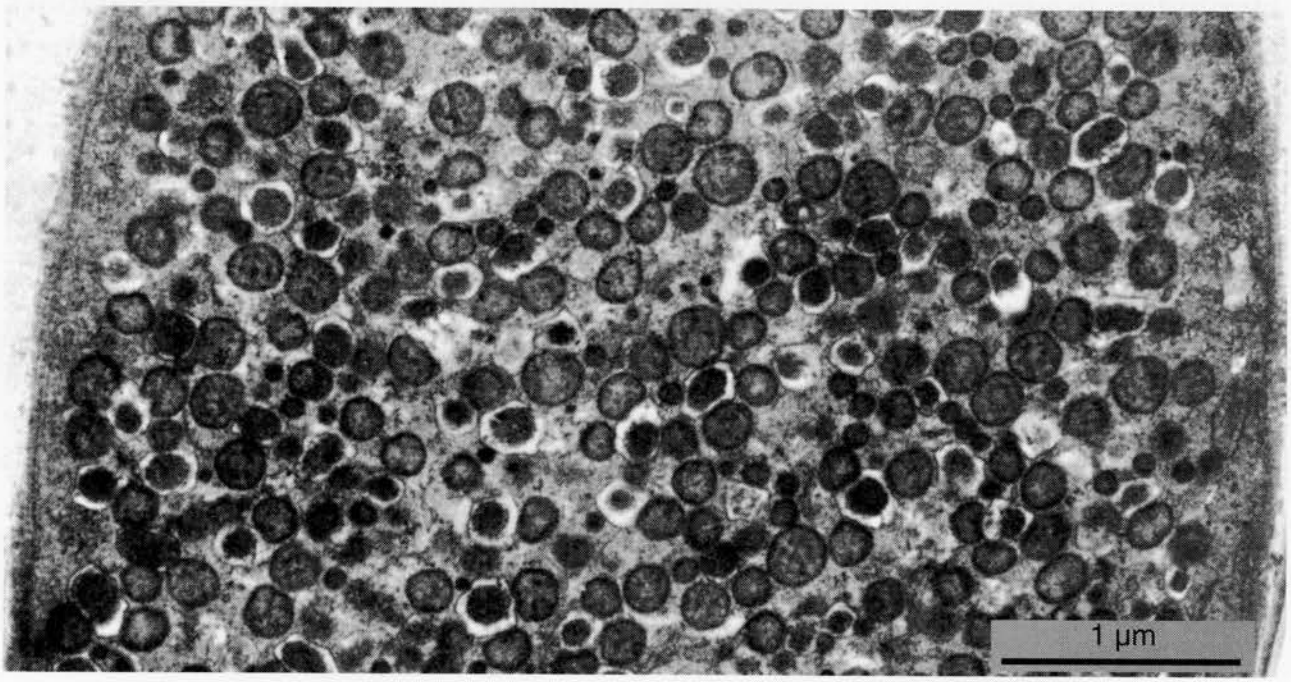


Figur 7.19: Gloeocystide von *Fayodia deusta* im Lichtmikroskop und im Elektronenmikroskop. Das mittlere Bild zeigt unreife, noch unregelmässig geformte Coelosphaeriten, das rechte Bild zeigt abgerundete, reife Coelosphaeriten von etwa 0,2-0,4 µm Durchmesser. – Nach Clémençon 1972b, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 7.19: The gloeocystidium of *Fayodia deusta* contains numerous membrane-bound coelospherites. Left: Light microscopy; Middle: immature bodies; Right: mature coelospherites.

Übrige Gloeocystiden, Gloeocystiden im engeren Sinn (Fig. 7.14, S. 525). Die meisten Gloeocystiden der Aphyllophoralen treten in keinem der vier oben beschriebenen Zustände auf. Sie sind mehr oder weniger farblos bis gelb, seltener braun, und alle zeigen ein mehr oder weniger körniges bis tropfiges, oft fetthaltiges Deuteroplasma. Die Reaktion des Deuteroplasmas in Aldehyd-Schwefelsäure reicht von negativ bis positiv. Die Wand ist dünn oder dick oder leicht gelatinisiert, glatt oder inkrustiert. Sie entspringen seitlich (= Plagiogloeocystiden) oder endständig aus vegetativen oder gloeopleren Hyphen (wenn diese septenlos sind, werden die Gloeocystiden oft kurz Pseudocystiden genannt, besser wäre Gloeo-Pseudocystiden). Vermutlich können aus dieser Masse noch einige weitere Gloeocystidentypen herausgeschält werden.

Bisher sind nur zwei Gloeocystiden im engeren Sinn cytologisch untersucht worden, aber in beiden Fällen bleibt die Information lückenhaft. Zudem wurden die Pilze falsch identifiziert. Der von WHELDEN (1936) untersuchte Pilz kann nicht einmal mehr auf die Gattung bestimmt werden (WHELDEN nannte ihn *Peniophora livida*, aber diese Art hat keine Gloeocystiden), und die cytologischen Resultate beschränken sich auf eine Zeichnung ohne brauchbare Information. THIELKE (1978) hat die Gloeocystiden von *"Peniophora quercina"* (ebenfalls eine Art ohne Gloeocystiden) untersucht und gibt eine Abbildung des Deuteroplasmas (Fig. 7.20). Es gibt keine Information über die Chemie, die Herkunft und die Funktion der zahlreichen Einschlusskörper dieser Cystiden.



Figur 7.20 Deuteroplasma einer *Peniophora*-Gloeocystide mit zahlreichen kugeligen Einschlüssen mit fein granulärem Inhalt. Die Einschlüsse sind von einer Elementarmembran umgeben. Glutaraldehyd-Osmiumtetroxid-Fixierung. – Nach Thielke 1978, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.20: Deuteroplasm of a *Peniophora*-gloeocystidium with numerous round, membrane-bound bodies with finely granular contents. Glutaraldehyd-osmium tetroxide fixation.

B. Alethocystiden

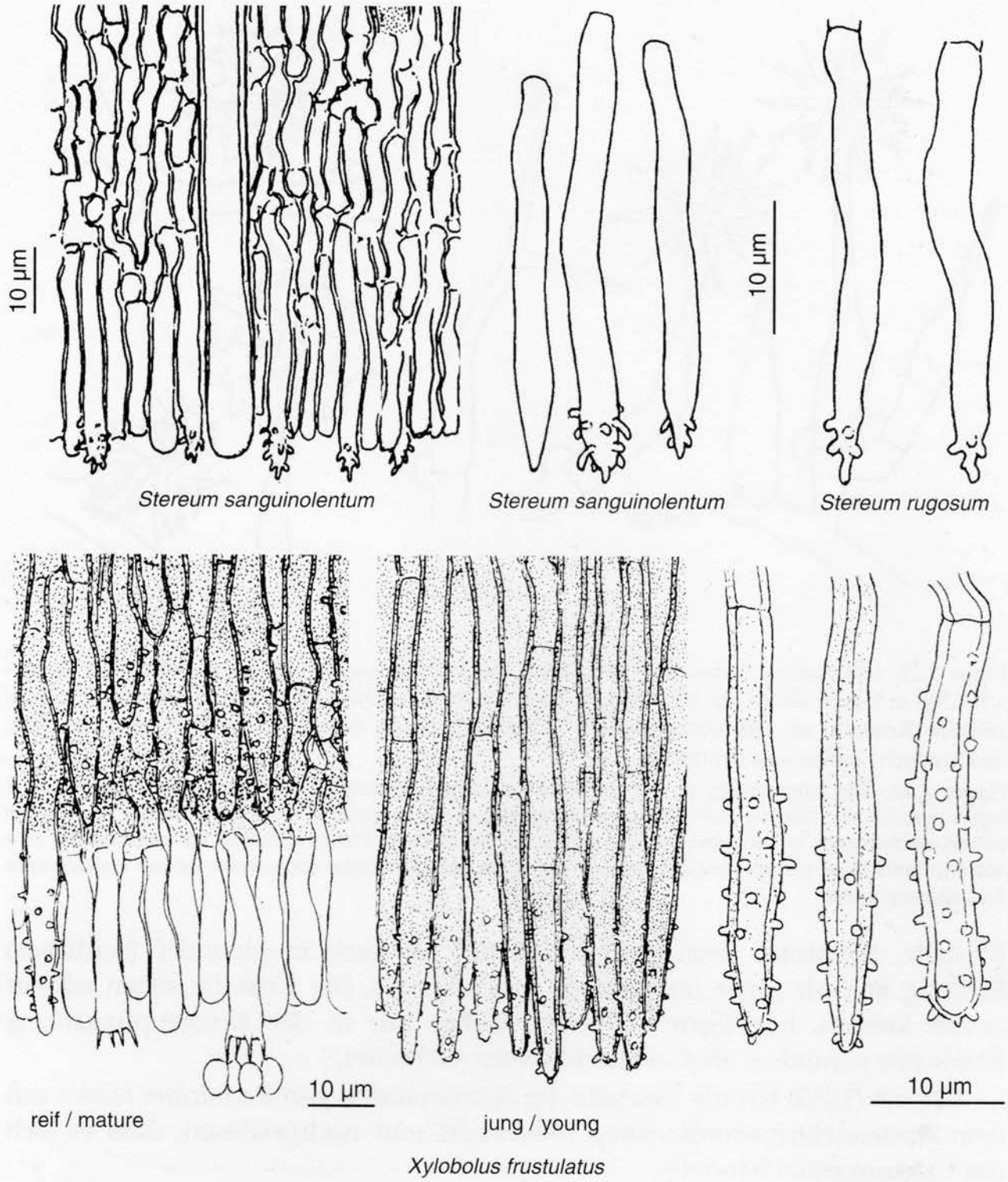
Der Formenreichtum der Alethocystiden (aleth- = wahr; euplasmatische Cystiden) ist überraschend gross. Die seit ROMAGNESI (1944) praktizierte Einteilung nach Wanddicke (Lamprocystiden - Leptocystiden) ist unbefriedigend, und es sind einige Cystidentypen beschrieben worden, die auf andern Kriterien beruhen. Manche der vorgeschlagenen Bezeichnungen überlappen sich jedoch oder benennen lediglich die durch Übergänge verbundenen Extremformen eines einzigen Cystidentypes. Die Seten werden als Lamprocystiden verstanden und mit diesen besprochen.

Acanthocystiden im engeren Sinn (ERIKSSON & al. 1984: 1416; Acantha = Stachel) sind apikal kurz fingerförmig verzweigte, dünnwandige, farblose, terminale Cystiden der Gattung *Stereum* (Fig. 7.21 oben). In Erweiterung des ursprünglichen Begriffes schliessen HJORTSTAM & al. (1988) und HJORTSTAM & RYVARDEN (1990) auch die dickwandigen und braunen Acanthohyphidien von *Xylobolus frustulatus* ein, die apikal nicht verzweigt sind und die solide Wandhöcker tragen (Fig. 7.21 unten). Zu Beginn der Fruchtkörperentwicklung bilden sie vor dem Auftreten der reifen Basidien eine geschlossene Palisade. Acanthocystiden sind deshalb mit den Acanthohyphidien eng verwandt und vielleicht sogar mit ihnen identisch. Durch die starke Zunahme der Zahl der Basidien, die sich während des Wachstums des Fruchtkörpers zwischen die Hyphidien hineindrängen, werden die Hyphidien mehr und mehr voneinander entfernt, so dass diese schliesslich weit verstreut im Hymenium vorkommen. Im reifen Hymenium können sie auch neu gebildet werden und nehmen so das Verhalten echter Cystiden an und werden Acanthocystiden genannt. Die Unterscheidung der zwei Zelltypen ist willkürlich und mehr theoretisch als praktisch, und es wäre angebracht, nur eine einzige Bezeichnung zu gebrauchen.

Die Acanthocystiden dürfen weder mit den Acanthocyten im Sinne von FARR (1980, bei *Stropharia*) noch mit den Acanthocyten im Sinne von SINGER (1983, bei *Amparoina* und *Mycena*) verwechselt werden.

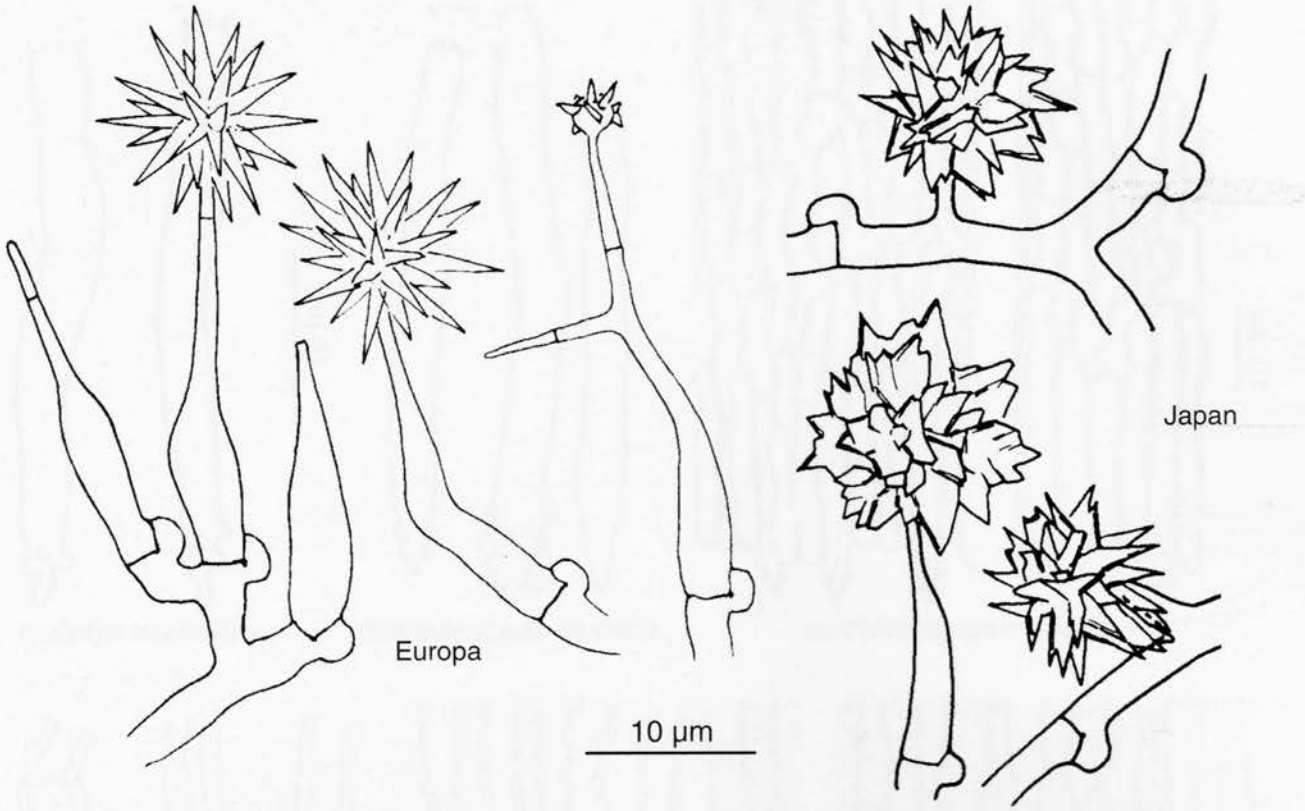
Acutocystiden (ERIKSSON & al. 1984: 1416; acutus = spitz) sind kleine, die Basidien nicht überragende, dünnwandige Leptocystiden mit spindelig verjüngter Spitze. Sie kommen oft mit Acanthocystiden im gleichen Fruchtkörper vor, wie dies in der Fig. 7.21 oben in der Mitte gezeigt ist. Es handelt sich wahrscheinlich um unverzweigte Acanthocystiden. Sie können auch mit spindeligen Basidiolen verwechselt werden, wie sie in der Gattung *Marasmius* vorkommen. Der Begriff "Acutocystiden" wird in diesem Buch abgelehnt.

Astrocystiden (Asterocystiden, HJORTSTAM & al. 1987; WU 1990) erinnern mit ihren fein ausgezogenen und mit Kristallen besetzten Spitzen an die Lagenocystiden, unterscheiden sich aber durch die kugelig-strahlige Anordnung der



Figur 7.21: **Acanthocystiden im engeren Sinn** der Krustenpilze der Gattung *Stereum* sind farblose Leptocystiden mit fingerförmigen Auswüchsen in der Scheitelregion. **Acanthocystiden im erweiterten Sinn** umfassen auch die dickwandigen und leicht gefärbten, im jungen Fruchtkörper eine geschlossene Palisade bildenden Acanthohyphidien der Gattung *Xylobolus*. – Nach Eriksson & al. 1984, Hjortstam & Ryvarden 1990, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.21: Acanthocystidia in the narrow sense are slender leptocystidia of the genus *Stereum* bearing apical, fingerlike protuberances. They intergrate with the acanthohyphidia from which they are difficult to separate. **Acanthocystidia in the wide sense** of Hjortstam & Ryvarden 1990 include the thick-walled and coloured acanthohyphidia of the genus *Xylobolus*. In young fruit-bodies they form a continuous palisade long before the basidia develop.



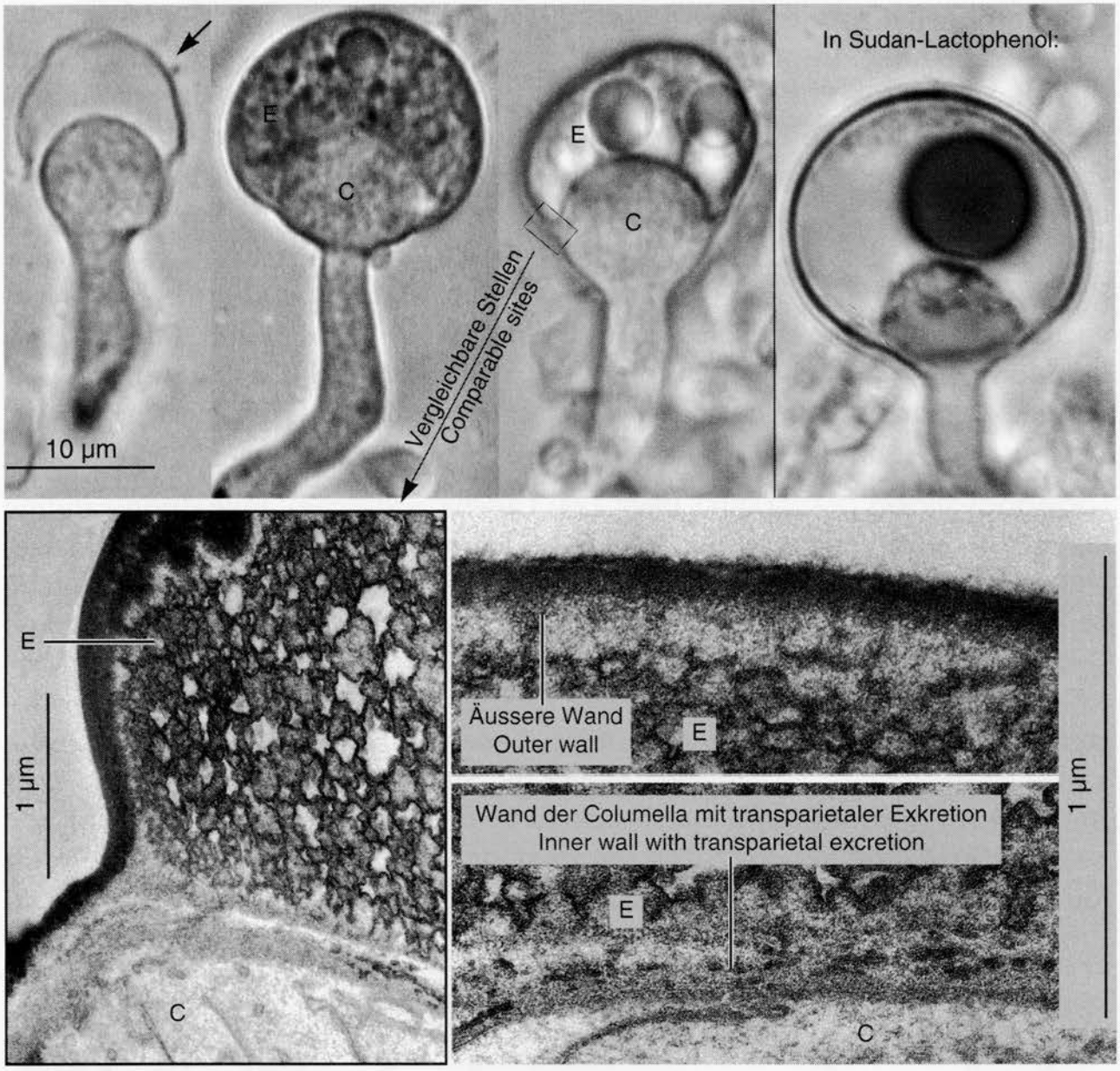
Figur 7.22: Die Astrocystiden von *Resinicium bicolor* erinnern an die Lagenocystiden, unterscheiden sich aber durch die Anordnung der Kristalle. Die japanischen Aufsammlungen zeigen gröbere Kristalle als die europäischen. – Nach Eriksson & al. 1981 und Maekawa 1993, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.22: The astrocystidia of the corticiaceous fungus *Resinicium bicolor* are reminiscent of the lagenocystidia but differ by the radiating arrangement of the crystals in a spherical cluster and by the occasional formation of an apical swelling supporting the crystals. Please note that the astrocystidia may occur in terminal or pleural (lateral) position. The European collections show more slender crystals than the Japanese ones.

Kristalle. Sie treten sowohl in terminaler als auch in pleuraler (seitlicher) Stellung auf, oft sogar im gleichen Fruchtkörper. Die Kristalle sitzen oft auf einem kleinen, kugeligen Köpfchen. Bisher nur in der Krustenpilzgattung *Resinicium* gefunden, aber vielleicht weiter verbreitet.

KELLER (1985) hat die Kristalle der Astrocystiden von *Resinicium bicolor* mit dem Rasterelektronenmikroskop untersucht und nachgewiesen, dass es sich um Calciumoxalat handelt.

Halocystiden (ERIKSSON & al. 1981: 1264; halo = aushauchen, ausdünsten). Die etwa kugelige, apikale Blase der Halocystide besteht aus einer Columella mit normalem Cytoplasma und einer äusseren, mit einem tropfigen, farblosen bis blass bräunlichen Exkret gefüllten Kalotte. Die Wand ist dünn oder leicht verdickt, farblos oder gelblich. Das Elektronenmikroskop bestätigt das Vorkommen von zwei Wänden in der apikalen Blase und zeigt, dass die Wand der Columella transparietal exkretorisch ist und dass sich ihr Exkret in der Kalotte ansammelt. Damit erinnert die Columella stark an die transparietal



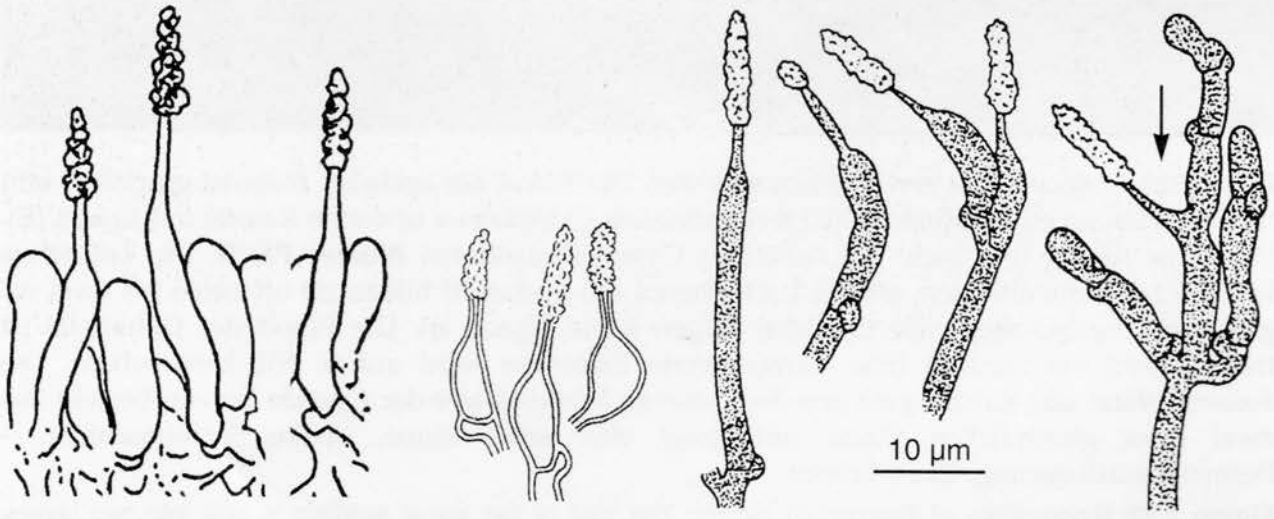
Figur 7.23: Halocystiden von *Resinicium bicolor*. Die Wand der apikalen Blase ist gespalten und teilt die Blase in eine Columella (C) mit normalem Cytoplasma und eine Kalotte mit Exkret (E). Dieses ist flüssig und kann bei verletzten Cystiden auslaufen **(kurzer Pfeil)**. Die Tröpfchen können zusammenfliessen, und in Lactophenol mit Sudan III bilden sie oft einen bis zwei rot gefärbte Tropfen, aber viele Cystiden zeigen keine Lipide an. Die Wand der Columella ist transparietal exkretorisch (Die transparietale Exkretion wird auf S. 552 besprochen). Die äussere Wand der Kalotte geht aus der äusseren Wandschicht der Cystide hervor, besteht aus zwei etwa gleichdicken Strata und trägt eine sehr dünne, opake Schleimschicht. – Permanganatfixierung, Uranylazetat.

Figure 7.23: Halocystidia of *Resinicium bicolor*. The wall of the apical swelling is split into two layers, defining a columella (C) with normal cytoplasm and an outer part filled with an excretion (E). The heterogeneous mass is liquid and contains many droplets. It can escape when the swelling is injured, leaving an empty bladder **(short arrow)**. Sometimes the droplets are confluent. In Sudan III (dissolved in Lactophenol) one or two red drops form, indicating the presence of lipids. The excretion (E) crosses the wall of the columella (the "inner wall") and takes a very heterogeneous appearance (The transparietal excretion is discussed on p. 552). The outer wall of the swelling derives from the outer layer of the wall of the cystidium and consists of two strata of about equal thickness covered by a very thin, opaque, slimy layer. – Permanganate fixation, contrasted with uranyl acetate.

exkretorischen Cystiden von *Baeospora* (vgl. S. 552). Das tropfige Sekret ist flüssig, und die Tröpfchen fliessen oft zu grösseren Tropfen zusammen. Manche Einschlussmittel, wie etwa das Lactophenol, fördern dieses Zusammenfliessen, so dass oft nur ein oder zwei grosse Tropfen auftreten. Das Exkret enthält oft Öl, das sich mit Sudan III (in Lactophenol gelöst) anfärben lässt, aber manche Cystiden zeigen keine Lipide.

Der Begriff der Halocystide wurde für die exkretorischen Cystiden der Krustenpilze der Gattung *Resinicium* eingeführt, aber sie kommen vielleicht auch noch bei andern Pilzen vor. CORNER (1950: 20) definiert seine «Oleocystiden» der Gattungen *Physalacria* und *Hormomitaria* als keulenförmige, oft kopfige Cystiden mit einer scheitelständigen, dicken, ölig-harzigen Ausscheidung im Innern der Cystidenwand.

Lagenocystiden (PARMASTO 1968: 124; Lagena = Flasche). Eine dünnwandige bis leicht dickwandige, hymeniale Cystide mit dünnem, zylindrisch ausgezogenem, mit Kristallen besetztem Scheitel. Morphotyp: *Hyphodontia alutaria (= Grandinia alutaria).* Lagenocystiden sind terminale oder laterale Cystiden, aber beide Varianten kommen im gleichen Fruchtkörper vor (LENTZ & MCKAY, 1976; BREITENBACH & KRÄNZLIN, 1986: 101), so dass es wenig Sinn hat, "Plagiolagenocystiden" als eine eigene Cystidenklasse zu führen. KELLER (1985) hat die Lagenocystiden von *Hyphodontia arguta, H. alutaria* und *H. sambuci* mit dem Rasterelektronenmikroskop untersucht und nachgewiesen, dass die Kristalle aus Calciumoxalat bestehen. Die Spitze zeigt bisweilen ein Tröpfchen, das im Rasterelektronenmikroskop rauh erscheint. Wahrscheinlich handelt es sich um

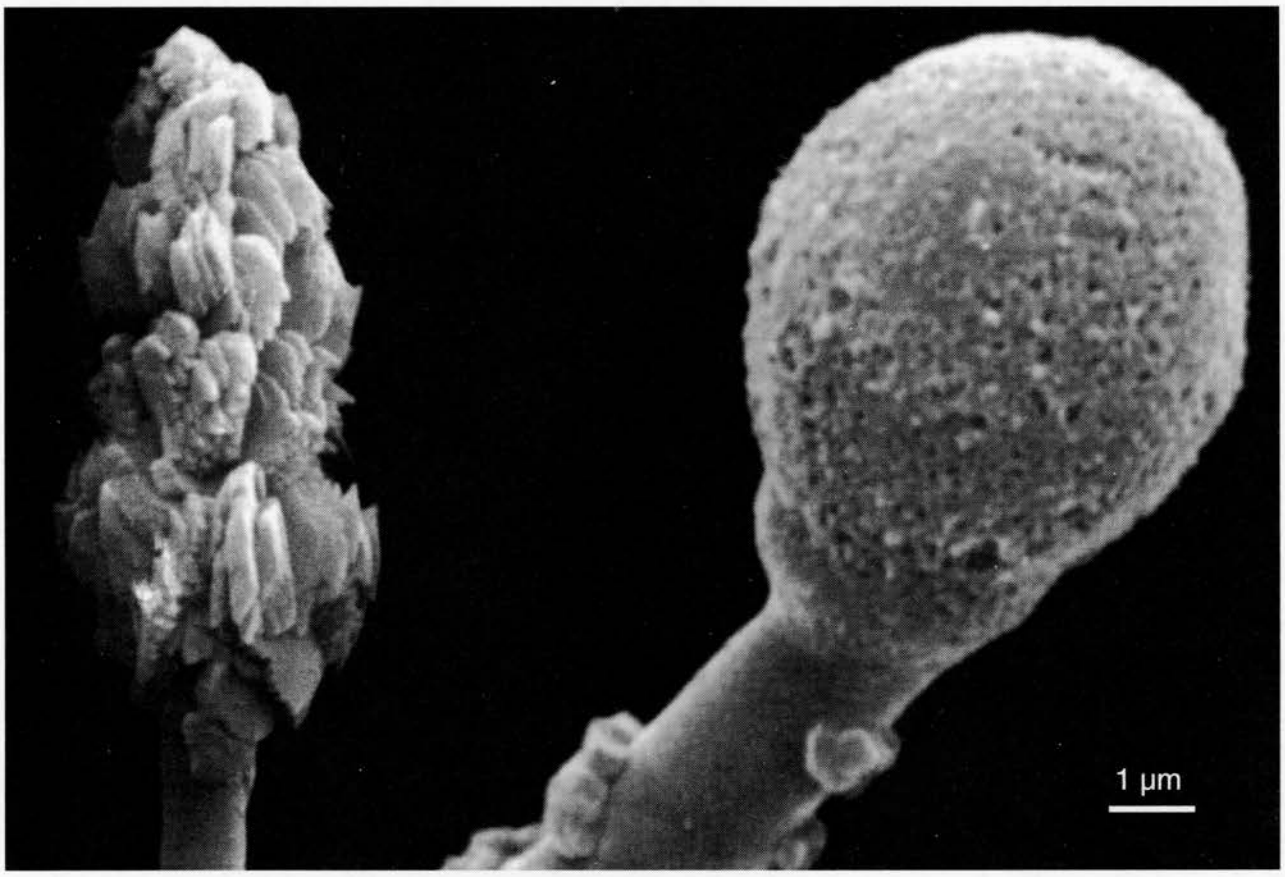


Figur 7.24: Lagenocystiden werden meist in terminaler Stellung ausgebildet, doch kommen auch laterale (pleurale) Lagenocystiden vor (Pfeil). – Nach Eriksson 1958, Wu 1990, Lentz & McKay 1976. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.24: Lagenocystidia are characterized by their pointed and incrusted apex and may be thick-walled or thin-walled. Usually lagenocystidia occur in terminal position, but sometimes also as lateral outgrowths (arrow). So far they have been observed in corticiaceous fungi only.

junge Cystiden, deren Exkret noch nicht kristallisiert ist (Fig. 7.25, *Hyphodontia sambuci*).

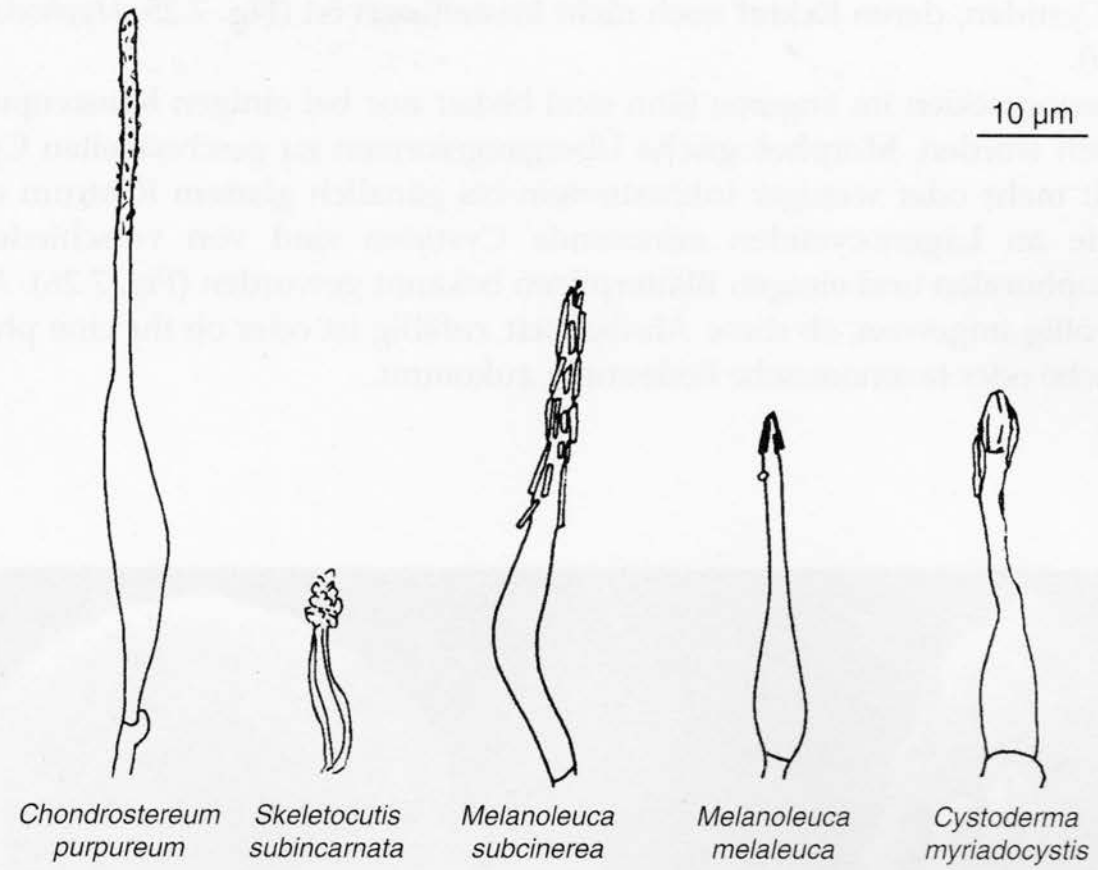
Lagenocystiden im engeren Sinn sind bisher nur bei einigen Krustenpilzen gefunden worden. Morphologische Übergangsformen zu geschnäbelten Cystiden mit mehr oder weniger inkrustiertem bis gänzlich glattem Rostrum oder sonstwie an Lagenocystiden erinnernde Cystiden sind von verschiedenen Aphyllophoralen und einigen Blätterpilzen bekannt geworden (Fig. 7.26). Aber es ist völlig ungewiss, ob diese Ähnlichkeit zufällig ist oder ob ihr eine phylogenetische oder taxonomische Bedeutung zukommt.



Hyphodontia alutaria *Hyphodontia sambuci*

Figur 7.25: Lagenocystiden im Rasterelektronenmikroskop. Die Cystide von *Hyphodontia alutaria* zeigt einen apikalen Belag aus Calciumoxalat-Kristallen. Möglicherweise ist die abgebildete Cystide von *Hyphodontia sambuci* eine junge Zelle, deren Spitze einen Exkrettropfen ausgeschieden hat, in dem noch keine Kristalle aufgetreten sind. Solche finden sich jedoch etwas tiefer auf dem Rostrum. – Nach Keller 1985, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.25: Lagenocystidia in the scanning electron microscope. The cystidium of *Hyphodontia alutaria* shows its coating of calcium oxalate crystals. It is possible that the shown cystidium of *Hyphodontia sambuci* is a young cell whose apex has excreted a droplet but whose calcium oxalate has not yet crystallized except on the lower part of the rostrum.



Figur 7.26: Apikal inkrustierte, an Lagenocystiden erinnernde Cystiden. – Nach Breitenbach & Kränzlin 1986, Christiansen 1960, Pfister 1984 und Heinemann & Thoen 1973. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.26: Some apically incrusted cystidia reminiscent of lagenocystidia.

Lamprocystiden (ROMAGNESI 1944; lampros = hell. Die Bezeichnung deutet an, dass die Cystidenwand im Lichtmikroskop bei stark geschlossener Kondensorblende infolge Linsenwirkung heller als der Hintergrund erscheint). Lamprocystiden sind dickwandige, nicht deuteroplasmatische Cystiden, trocken oder exkretorisch und dann meist mit wenigen bis vielen Kristallen besetzt, seltener von einer dünnen, glasartigen Schicht bedeckt oder nur eine Schleimkappe tragend, die bisweilen in Wasser löslich ist und sich leicht der lichtoptischen Beobachtung entzieht. Die Wand ist farblos bis braun, orthochromatisch oder metachromatisch, cyanophil oder acyanophil, bisweilen in Kalilauge mehr oder weniger stark gilbend. ROMAGNESI nannte folgende Beispiele: *Inocybe, Galerina nana, Psathyrella spadicea, Ps. sarcocephala, Ps. papyracea (= Ps. cernua), Pluteus cervinus* und *Faerberia carbonaria (= Geopetalum carbonarium)*. Heute werden auch einige dickwandige Cystiden der Aphyllophoralen als Lamprocystiden bezeichnet.

PRICE (1973: 536) betrachtet die Lamprocystiden als unnötiges Synonym der Metuloiden (die er "metuloid cystidia" nennt). Auch SINGER (1986: 47) zieht die ältere Bezeichnung Metuloiden vor, räumt aber ein, dass die Lamprocystiden

als Bezeichnung des *Inocybe*-Subtypes der Metuloiden gebraucht werden könnten. Im Gegensatz dazu halten SMITH (1966) und THIND (1980) den Ausdruck Metuloiden für überflüssig und ziehen Lamprocystiden vor.

Kritik des Begriffes: Die Abgrenzung eines Cystidentypes nur aufgrund der Wanddicke scheint sowohl willkürlich als auch unnatürlich, da von einer wirklich dünnen bis zu einer stark verdickten Wand alle Stufen vorkommen. Wo soll die Grenze zwischen einer dünnen und einer dicken Wand gezogen werden? SMITH & HESLER (1968: 18) schlugen vor, eine Wand dann als dick zu bezeichnen, wenn ihre Dicke lichtoptisch gemessen werden kann, und zogen die Grenze willkürlich bei 0,5 µm. Dies führt natürlich dann zu Schwierigkeiten, wenn innerhalb eines einzigen Fruchtkörpers Cystiden mit einer Wand von etwa 0,2-1 µm Dicke auftreten, wie das zum Beispiel in der Gattung *Inocybe* öfters der Fall ist. Und es kann auch zu solch merkwürdigen Beschreibungen wie "dünnwandige Lamprocystide" oder "dickwandige Leptocystide" führen. Man kann sich fragen ob die Wanddicke zur Klassifizierung der Cystiden gebraucht werden darf und ob die Lamprocystiden als Cystidentyp beibehalten werden dürfen. In vieler Hinsicht wäre es wohl besser, dieses Kriterium nicht zu gebrauchen, wie dies bei den Gloeocystiden, Lagenocystiden, Ornatocystiden und Septocystiden getan wird, die auf andern Kriterien beruhen und von denen es sowohl dünnwandige als auch dickwandige Varianten gibt.

In einem frühen Bestreben, die Wanddicke als Hauptkriterium der Lamprocystiden zu umgehen, schlug DONK (1967: 50) vor, diese Bezeichnung auf Cystiden mit einer «glasartig lichtbrechenden und brüchigen Wand» zu beschränken ("...the substance of the walls is more reminiscent of glass (refringent) and breakable rather than tough..."). Dickwandige Cystiden mit zäher, nicht glasartig brüchiger Wand sollten hymeniale Skeletocystiden genannt werden. Diese Unterscheidung ist praktisch kaum durchführbar, und DONK's Vorschlag wurde deshalb auch nicht befolgt.

Abgrenzung der Lamprocystiden: Dickwandige Gloeocystiden, Lagenocystiden, Ornatocystiden und Septocystiden werden von den Lamprocystiden ausgeschlossen, die Seten und setoiden Cystiden aber als Lamprocystiden verstanden. Auch SMITH (1966) schliesst die Seten im Begriff der Lamprocystiden ein, aber THIND (1980) lehnt dies ab. Die Lyocystiden (Plagiocystiden mit einer dicken, in Kalilauge löslichen oder schwellbaren Wand), Skeletocystiden (Enden tramaler Faserhyphen) und Hyphidien werden als eigene Cystidentypen gewertet (Die vor der Basidienreifung auftretenden, oft dickwandigen Hyphidien werden zwar von den meisten Autoren von den Cystiden prinzipiell abgetrennt, aber die Lamprocystiden mancher krustenförmiger Aphyllophoralen entstehen lange vor den Basidien und verhalten sich somit ähnlich wie die Hyphidien (PRICE 1973), und einige Metuloiden tragen hyphidienähnliche Apikalverzweigungen).

Aufteilung der Lamprocystiden in Typen: Werden die dickwandigen Varianten der Gloeocystiden, Lagenocystiden, Ornatocystiden und Septocystiden sowie die Skeletocystiden und Hyphidien von den Lamprocystiden abgetrennt, bleiben noch mehrere unterscheidbare Formen übrig, die als Typen der Lamprocystiden geführt werden können.

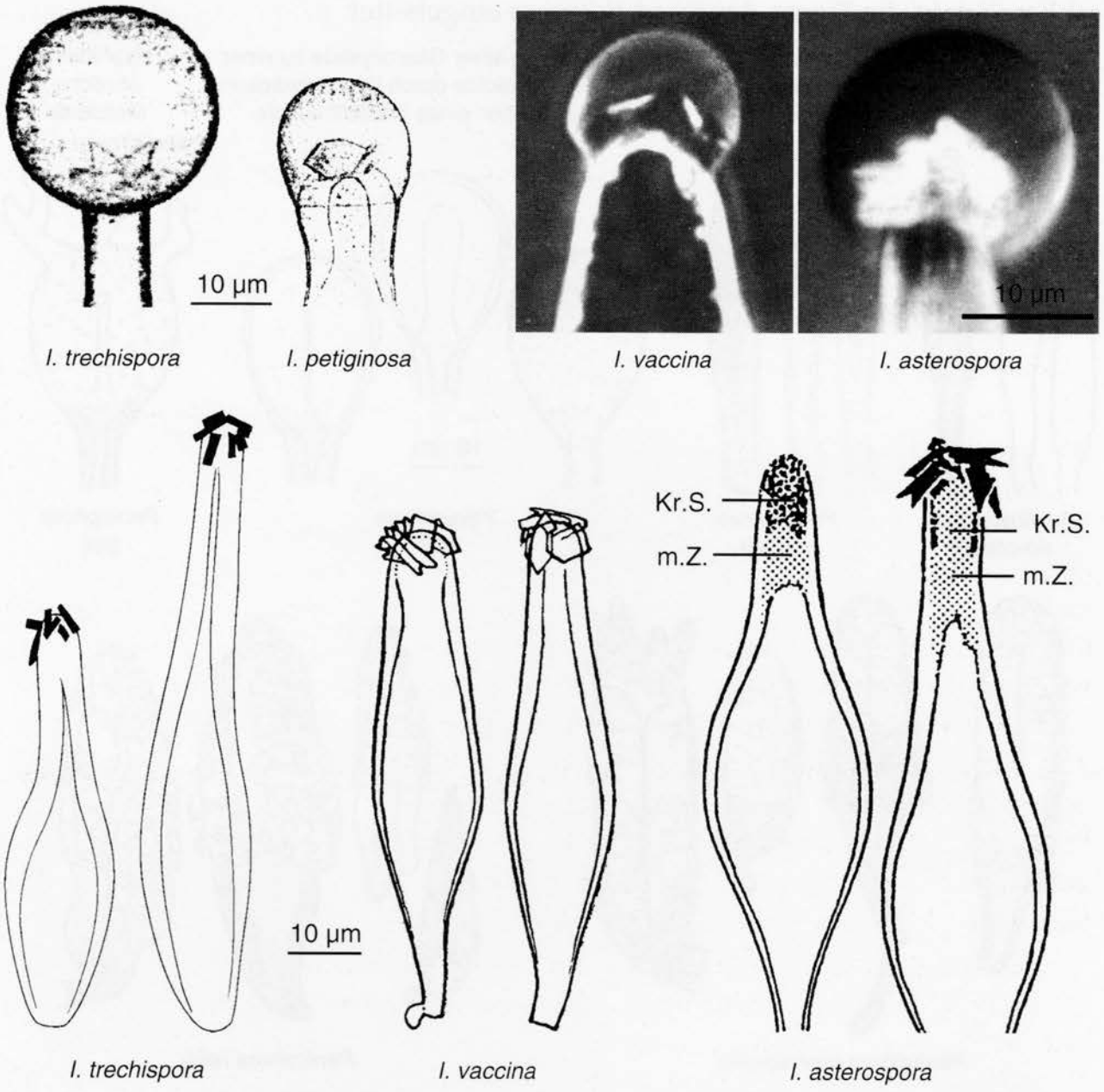
a) Inocybe-Typ (= Lamprocystiden s.str.). Bereits im 19. Jahrhundert wurden die dickwandigen, einen apikalen Kristallschopf tragenden Cystiden mancher *Inocybe*-Arten mehr oder weniger richtig beschrieben und abgebildet, aber erst KNOLL (1912) erkannte, dass die Kristalle in einem kugeligen Tropfen liegen (Fig. 7.27). Dieser Tropfen zerfliesst augenblicklich in den üblichen Quetschpräparaten, die nur noch die freigestellten Kristalle zeigen. Um den Tropfen zu sehen, müssen die Cystiden an einem nicht zu dünnen Schnitt von Frischmaterial untersucht werden, der zwischen Objektträger und Deckglas in Luft liegt. In manchen Fällen bleibt der Tropfen in Alkohol bestehen, und solchermassen fixierte Tropfen bleiben oft auch in Wasser beständig. Dies zeigt, dass die Tropfen nicht nur aus Wasser bestehen. Das Vorkommen eines Tropfens wurde von WATERKEYN & al. (1992) bestätigt.

Die Kristalle bestehen aus Calciumoxalat-Monohydrat und treten meist als Zwillinge auf, die wiederum aus je zwei rhomboiden Kristallen bestehen (WATERKEYN & al. 1992). Mehrere Zwillingskristalle sind zu einer Kristalldruse zusammengefügt. Sie wachsen aus der Wand heraus und bleiben teilweise in ihr verankert. Die Kristalle entstehen durch transparietale Exkretion, und die Wandstruktur ist daher im Scheitel der Cystide stark verändert. Toluidinblau und Kresylblau färben den Scheitel metachromatisch rotviolett (oft in parallelen Zonen), während die übrige Cystidenwand blass grünlich blau gefärbt wird oder farblos bleibt. Das Polarisationsmikroskop und auch die Färbung nach PIZZOLATO (1964, zitiert nach WATERKEYN & al. 1992) zeigen bei *Inocybe asterospora* nicht nur die grossen, äusseren Kristalle, sondern auch einen feinen Kristallsand im Innern der apikalen Wand (Fig. 7.27).

Die Wand der *Inocybe*-Lamprocystide erscheint lichtoptisch zwei- bis dreischichtig. Die äusserste Schicht ist sehr dünn und schwach cyanophil. Darunter liegt eine meist recht dicke, schwach cyanophile bis acyanophile Schicht. Bei sehr dicken Wänden wird zusätzlich eine dünne, innere, stark cyanophile Schicht sichtbar. KÜHNER (1980: 241) beschreibt eine den Cystidenscheitel überziehende cyanophile Kappe. Die Scheitelzone kann auch mit Phloxin schwach angefärbt werden. Kongorot und Trypanblau (in Abelscher Flüssigkeit gelöst) färben die Wand blass, die innerste Wandschicht aber oft stark an. Beide Farbstoffe lassen den transparietalen Scheitel ungefärbt. Die Wand ist bis auf eine bisweilen dextrinoide Innenschicht inamyloid.

b) Metuloiden im engeren Sinn (COOKE 1879; Eine Metula ist ein kleiner Kegel). Eine kegelige bis ellipsoidale oder zylindrische, terminale oder seitliche

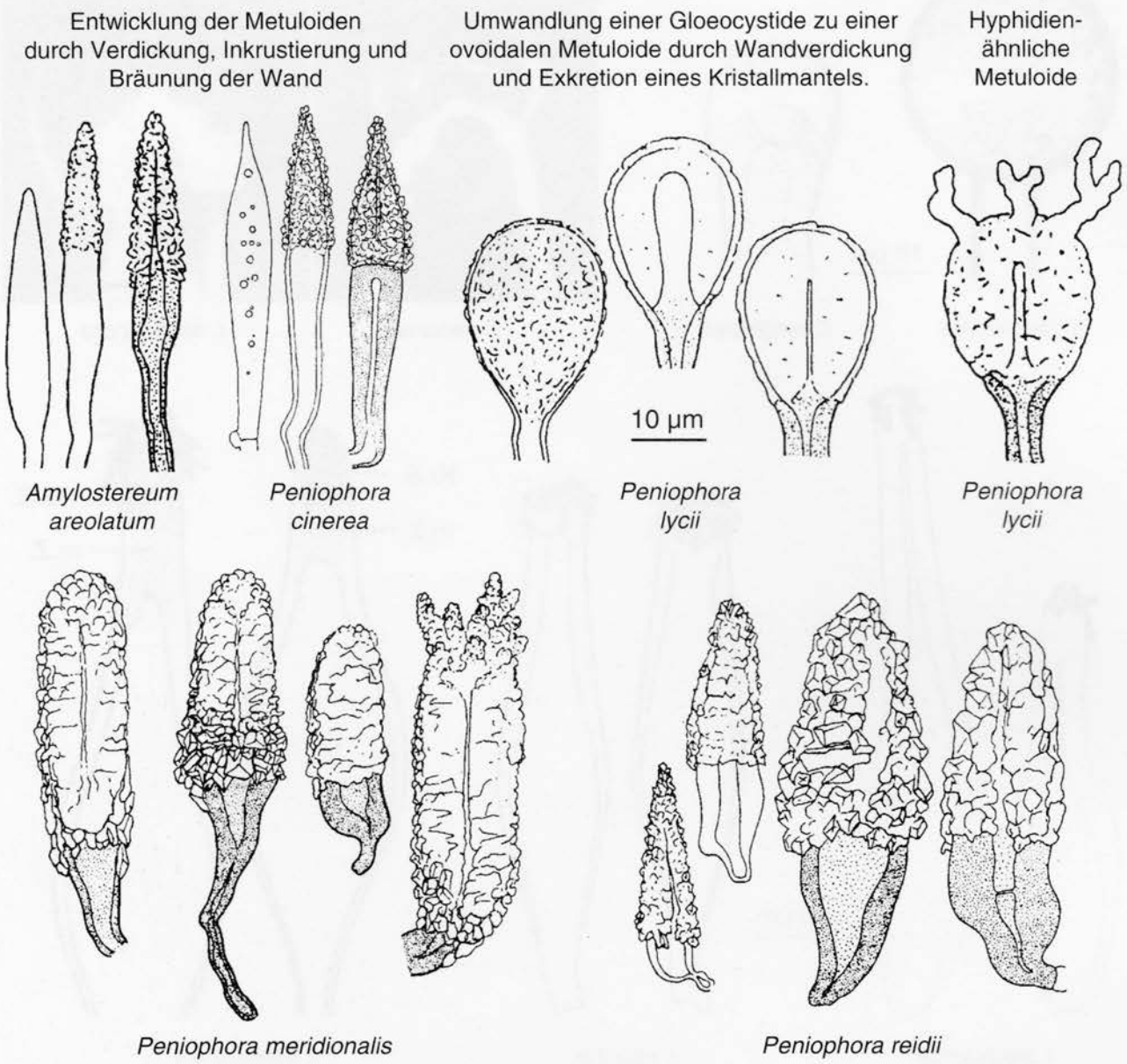
Lamprocystide mit spitzem bis rundem Scheitel und farbloser bis brauner Wand, deren oberer Teil meist mit Kristallen inkrustiert ist. Der basale Teil ist oft dünnwandig und stellt eine Art Fuss oder Stiel dar. Gelegentlich treten sekundäre, dünne Septen auf. Die Metuloiden entwickeln sich aus



Figur 7.27: Die Lamprocystiden der Blätterpilzgattung *Inocybe* scheiden am Scheitel einen Tropfen Exsudat und darin eingeschlossene Calciumoxalatkristalle aus. In einem wässerigen Beobachtungsmedium zerfliesst der Tropfen, wodurch die Kristalle freigelegt werden (untere Reihe). Der Cystidenscheitel zeigt eine metachromatische Zone (m.Z.) und oft eine Schicht Kristallsand (Kr.S.) in der Wand. – Nach Knoll 1912, Kühner 1955, Horak 1968, Waterkeyn & al. 1992, elektronisch kopiert und bearbeitet.

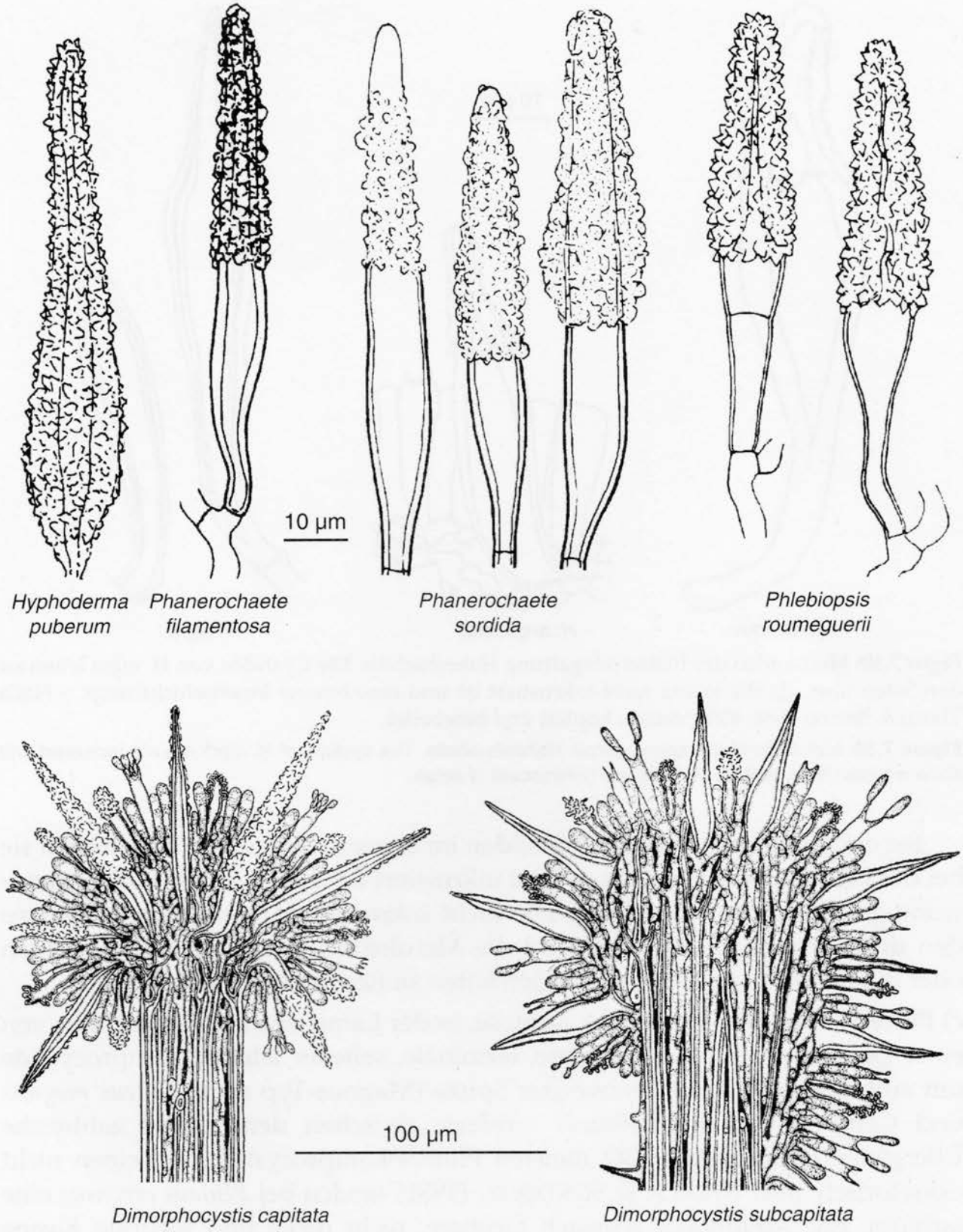
Figure 7.27: The lamprocystidia of the agaric genus *Inocybe* excret an apical droplet and crystals of calcium oxalate monohydrate. Squashed between slide and coverglass the droplet dissolves in the aqueous mounting medium and bares the crystals (bottom row). The apex of the cystidia shows a metachromatic zone (m.Z.) and frequently an intraparietal sand-like deposit of crystals (Kr.S.).

dünnwandigen, euplasmatischen oder deuteroplasmatischen Zellen durch Wandverdickung und Exkretion eines Kristallmantels. Bei einigen Arten wurden auch hyphidienartige Strukturen beobachtet. Bei verdickendem Hymenium (wenn neue Basidien die alten überwachsen) werden die überragenden Cystiden von den nachrückenden Basidien überwachsen und auf diese Weise schliesslich in die Trama des Fruchtkörpers eingebettet.



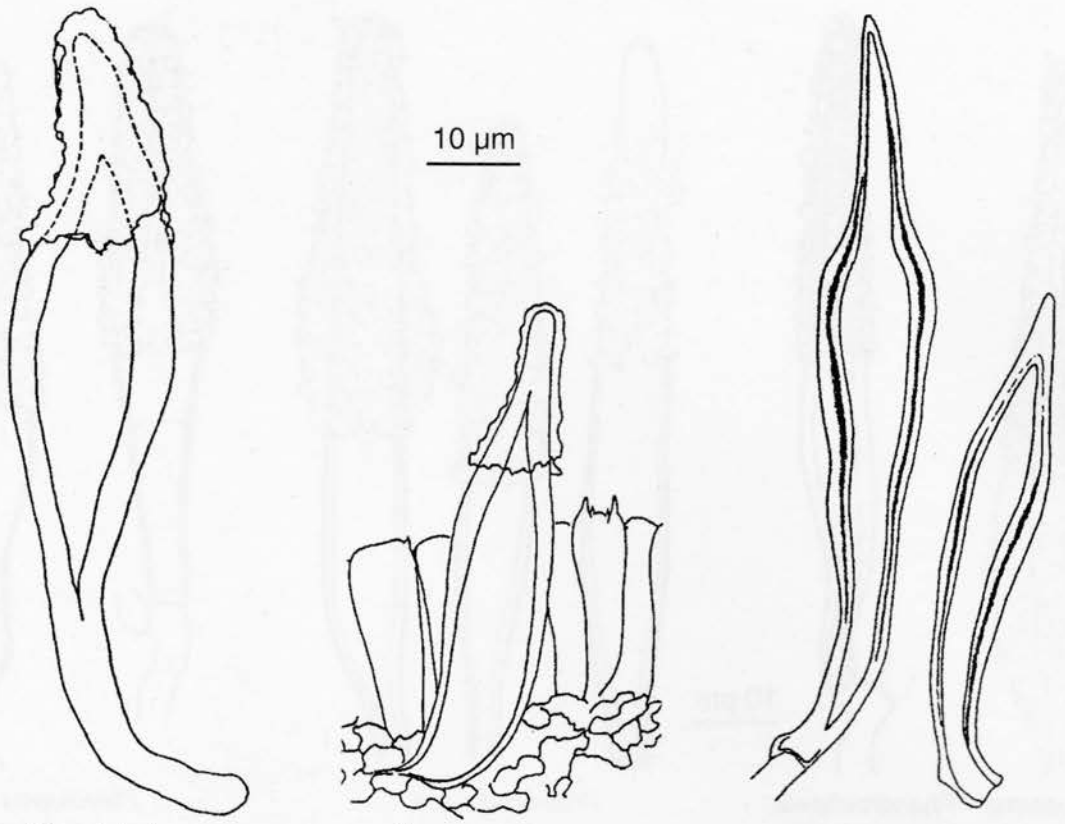
Figur 7.28: Beispiele einiger Metuloiden von Krustenpilzen. Zwei Metuloiden zeigen hyphidienähnliche Verzweigungen auf dem Scheitel. **Obere Reihe**: Reifung aus dünnwandigen, euplasmatischen oder deuteroplasmatischen Cystidien. **Untere Reihe**: Reife Metuloiden, die grösseren mit braunen Wänden. – Nach Eriksson 1950, Eriksson & al. 1978 und Duhem 1990; elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.28: Examples of metuloids from resupinate Aphyllophorales. Two metuloids show apical hyphidia-like ramifications. *Amylostereum areolatum* and *Peniophora cinerea* show the development of the metuloids through thickening, incrustation and brown pigmentation of the wall. *Peniophora lycii* shows the transformation of a round gloeocystidium into a round metuloid through wall thickening and excretion of a thin crystal layer. The bigger metuloids of *Peniophora meridionalis* and *Peniophora reidii* have brown walls.



Figur 7.29: Einige weitere Metuloiden von Aphyllophoralen z. T. mit schwach verdickter oder nicht inkrustierter Wand, z.T. mit sekundärer Septe. – Nach Eriksson & Ryvarden 1975, Eriksson & al. 1978, 1981; Corner 1950; elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.29: Some more examples of metuloids from Aphyllophorales. Some walls are only slightly thickened, others are not incrusted, and one cystidium contains a secondary cross wall.



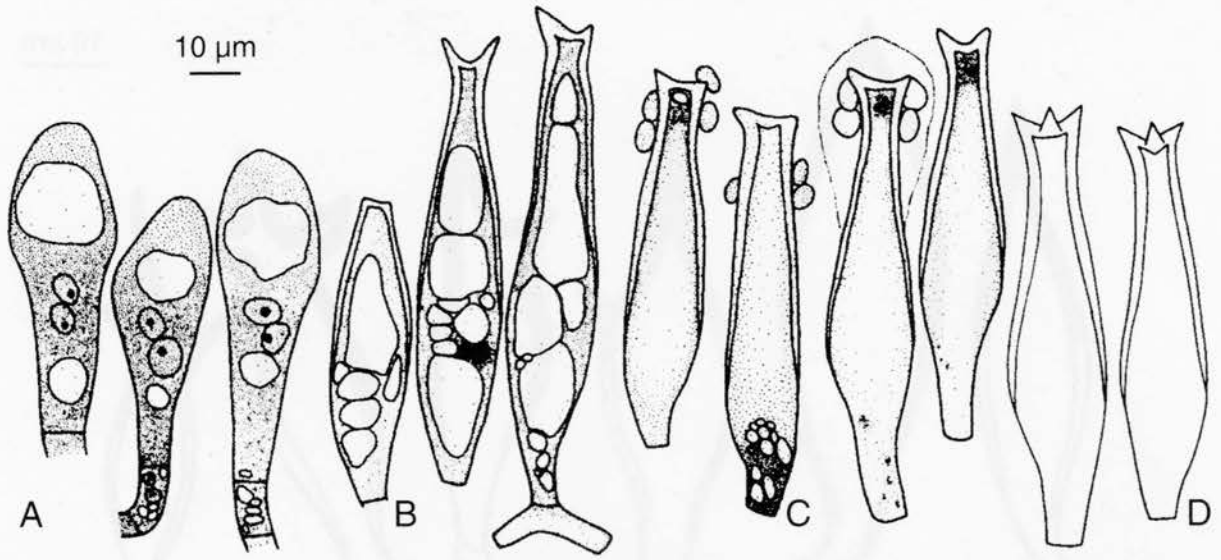
Figur 7.30: Metuloiden der Blätterpilzgattung *Hohenbuehelia*. Die Cystiden von *H. nigra* leiten zu den Seten über, da die Wand nicht inkrustiert ist und eine braune Innenschicht zeigt. – Nach Thorn & Barron 1986, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.30: Metuloids of the agaric genus *Hohenbuehelia*. The cystidia of *H. nigra* are not incrusted and show a brown inner wall layer. They are reminiscent of setae.

Bei den Blätterpilzen sind Metuloiden im engeren Sinn selten. Wir treffen sie bei der Gattung *Hohenbuehelia*, wo sie inkrustiert oder glatt, farblos oder braunwandig sein können (Fig. 7.30). Die nicht inkrustierten Metuloiden leiten zu den dickwandigen Seten über, und die Metuloiden mit nur basal verdickten oder nur schwach verdickten Wänden leiten zu den Leptocystiden über.

c) Pluteus-Typ. Eine spindelige, farblose, in der Lamellentrama wurzelnde, von einer generativen Hyphe gebildete, terminale, seltener laterale Lamprocystide mit einfacher oder kurz verzweigter Spitze (Magnus-Typ nach *Pluteus magnus* und Cervinus-Typ nach *Pluteus cervinus*, zwischen denen aber zahlreiche Übergänge vorkommen). Die meisten *Pluteus*-Lamprocystiden scheinen nicht exkretorisch, aber STRACK & SUNDBERG (1981) fanden bei *Pluteus cervinus* eine farblose, mit Amidoblau schwach färbbare, recht dicke und klebrige Kappe über dem apikalen Teil der Cystide (Fig. 7.31). Die jungen Cystiden sind zweikernig, aber die Kerne werden während der Entwicklung aufgelöst und fehlen in den reifen Cystiden.

d) Setoide Cystiden (z.B. bei SINGER 1980: 51) sind braunwandige, pfriemenförmige bis verzweigte Lamprocystiden. Sie stellen einen Übergang zu den

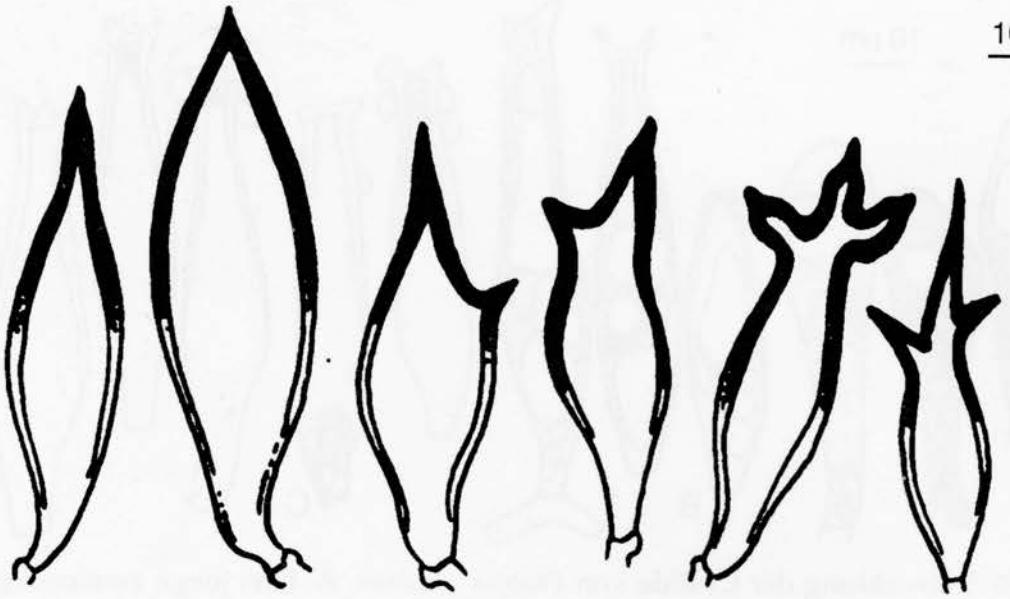


Figur 7.31: Entwicklung der Cystide von *Pluteus cervinus*. **A**: Drei junge zweikernige Cystiden mit eingezeichneten Vakuolen und Kernen mit Nucleoli. **B**: Eine halb und zwei fast voll ausdifferenzierte Cystiden mit aufgelösten Kernen und stark vakuolisiertem Plasma. Die dritte Cystide dieser Gruppe ist in lateraler Stellung. **C**: Vier reife Cystiden mit fast gänzlich aufgelöstem Plasma. Die dritte Cystide dieser Gruppe zeigt die farblose und strukturlose, klebrige Scheitelkappe. Die drei ersten Cystiden dieser Gruppe zeigen angeklebte Sporen. **D**: Zwei reife Cystiden, Umrissbilder. – Nach Strack & Sundberg 1981, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.31: Development of the cystidium of *Pluteus cervinus*. **A**: Three young cystidia showing some vacuoles and two nuclei with their nucleoli. **B**: One half and two almost mature cystidia showing resorption of the nuclei and vacuolisation of the cytoplasm. The third cystidium of this group is in a lateral position. **C**: Four mature cystidia. The nuclei and the cytoplasm have been resorbed. The third cystidium of this group shows the apical cap of colourless, structureless and sticky material. The first three cystidia of this group show adhering spores. **D**: Contours of two mature cystidia.

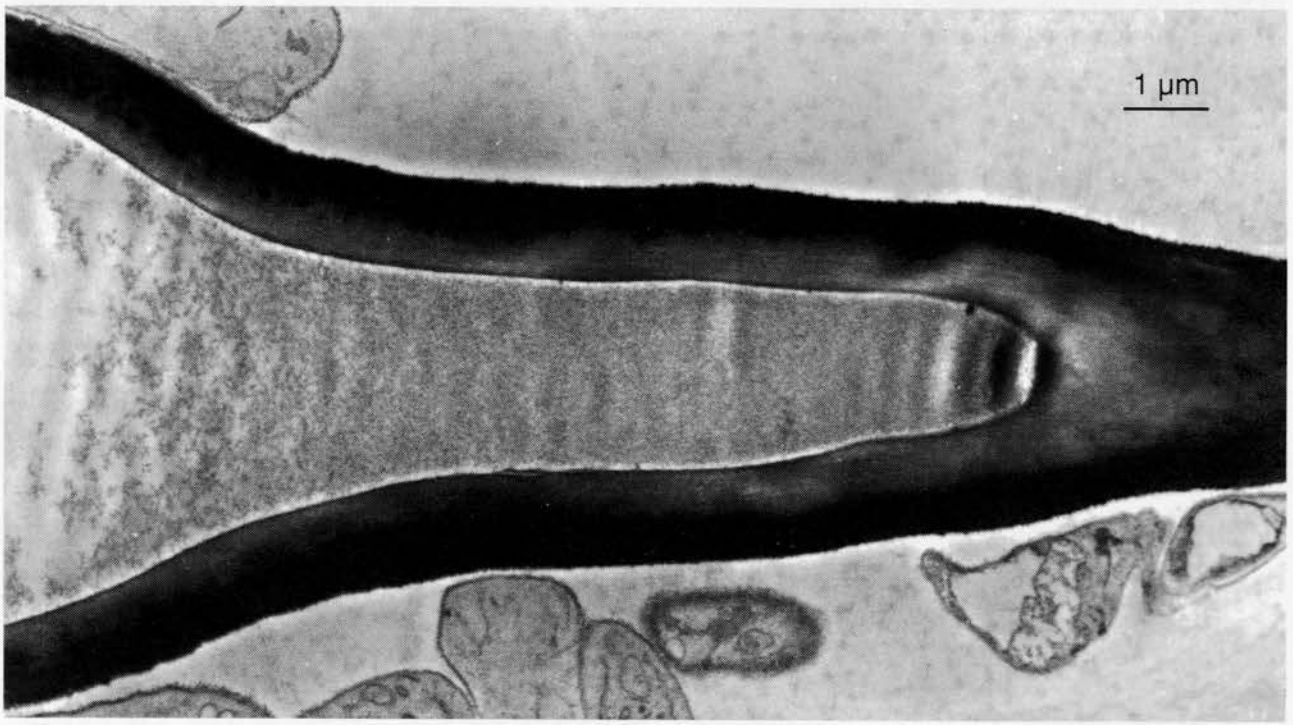
Seten im engeren Sinn dar, von denen sie sich durch das Fehlen der ausgeprägten xanthochroischen Reaktion und oft auch durch das Auftreten von Schnallen unterscheiden (Fig. 7.32). Sie kommen nicht nur bei Aphyllophoralen vor, sondern treten auch auch Blätterpilzen auf, besonders bei der Gattung *Marasmius*, wo auch verzweigte oder bürstenförmige setoide Cystiden mit leicht bis stark verdickter, brauner Wand häufig sind. Die sehr grossen, braunen Haare auf Hut und Stiel mancher *Xerula*-Arten werden von DÖRFELT & SCHRÖDER (1982, 1984) **Macroseten** genannt. Nach diesen Autoren sind sie exkretorisch und zeigen sowohl Exkretionspapillen als auch Exkretionskapillaren in der Cystidenwand.

e) Seten (LÉVEILLÉ 1846: 150; Seta = Borste, dickes Haar) im engeren Sinn sind einzellige, pfriemförmige, konische bis sternartig verzweigte, spitze, oft hakenförmige, schnallenlose Lamprocystiden mit brauner, xanthochroischer Wand (die Wand wird in Kalilauge dunkler). Die Bezeichnung wurde zusammen mit der Abgrenzung der aphyllophoralen Gattung *Hymenochaete* eingeführt und später zum Hauptmerkal der Hymenochaetaceen gemacht. Aus diesem Grund



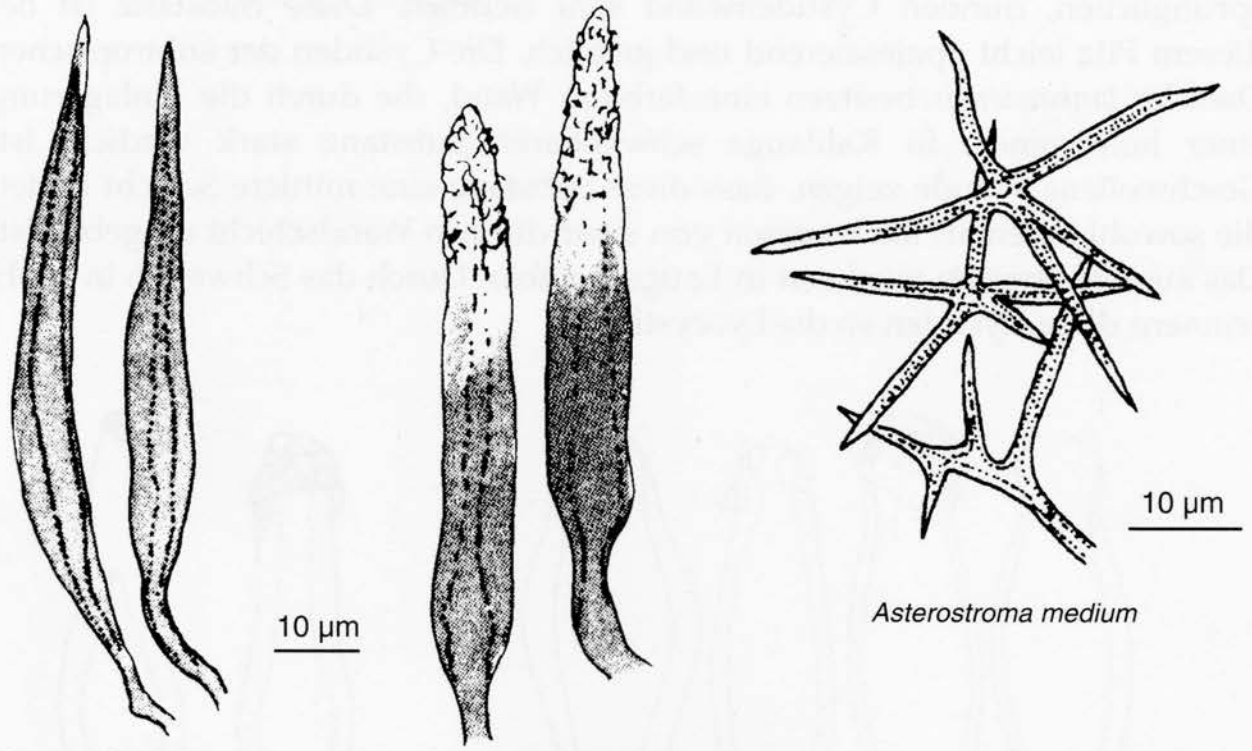
Figur 7.32: Setoide Cystiden des tropischen Porlings *Echinochaete brachypora*. – Setoide Cystiden sind Übergangsformen zu den Seten im engeren Sinn und wie diese oft auch apikal verzweigt. – Nach Corner 1984, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.32: Setoid cystidia of the tropical polypore *Echinochaete brachypora*. – Setoid cystidia are transitional to true setae characterized by the xanthochroic reaction and the absence of clamp connections. Because the variation of setoid cystidia and of setae are overlapping it is impossible to separate setae and cystidia. Setoid cystidia and setae are considered as lamprocystidia in this book.



Figur 7.33: Die Spitze der braunen, nicht exkretorischen setoiden Cystide von *Marasmius cohaerens* ist von der Innenschicht der Wand ausgefüllt. – Permanganatfixierung, Uranylazetat.

Figure 7.33: The brown-walled, non-excretory lamprocystidia of *Marasmius cohaerens* are setoid cystidia. The acute apex is filled up with the inner layer of the wall. Toward the cytoplasm the wall is delimited by a very thin, sharp, dark line. – Permanganate fixation, contrasted with uranyl acetate.



Figur 7.34: Einige Seten im engeren Sinn: Haploseten der Gattung *Hymenochaete* und Asteroseten der Gattung *Asterostroma*. – Nach Breitenbach & Kränzlin 1986, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.34: Setae in the restricted sense: haplosetae of the genus *Hymenochate* and asterosetae of the genus *Asterostroma*.

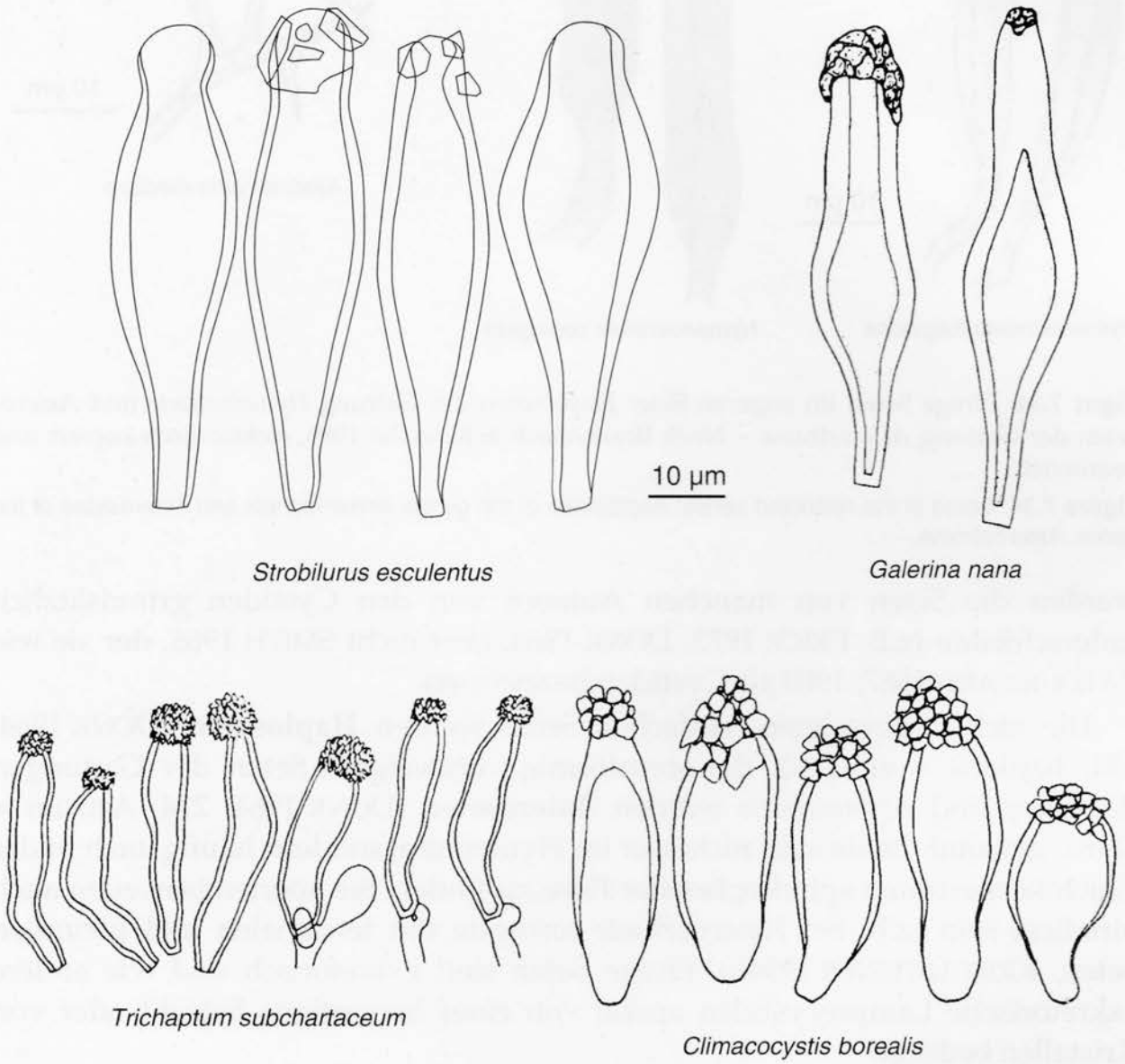
werden die Seten von manchen Autoren von den Cystiden grundsätzlich unterschieden (z.B. PRICE 1973, DONK 1964, aber nicht SMITH 1966, der sie wie PATOUILLARD 1887, 1900 als Cystiden bezeichnet).

Die nicht verzweigten, einfachen Seten werden **Haploseten** (DONK 1964: 234; haploos = einfach), die sternförmig verzweigten Seten der Gattungen *Asterodon* und *Asterostroma* werden **Asteroseten** (DONK 1964: 234; Astrum = Stern) genannt. Beide sind nicht nur im Hymenium, sondern häufig auch in der Fruchtkörpertrama aphyllophoraler Pilze zu finden. Sie können bisweilen auch biradicat sein (z.B. bei *Hymenochaete corrugata* mit terminalen und pleuralen Seten, KRIEGLSTEINER 1994b). Einige Seten sind exkretorisch und wie andere exkretorische Lamprocystiden apikal von einer harzartigen Schicht oder von Kristallen bedeckt.

f) Einige weitere Lamprocystiden. Die Lamprocystiden sind sehr formenreich, und viele Typen sind nur unvollständig bekannt und wurden nicht benannt. Die Figuren 7.35 und 7.36 zeigen eine Auswahl weiterer dickwandiger Cystiden.

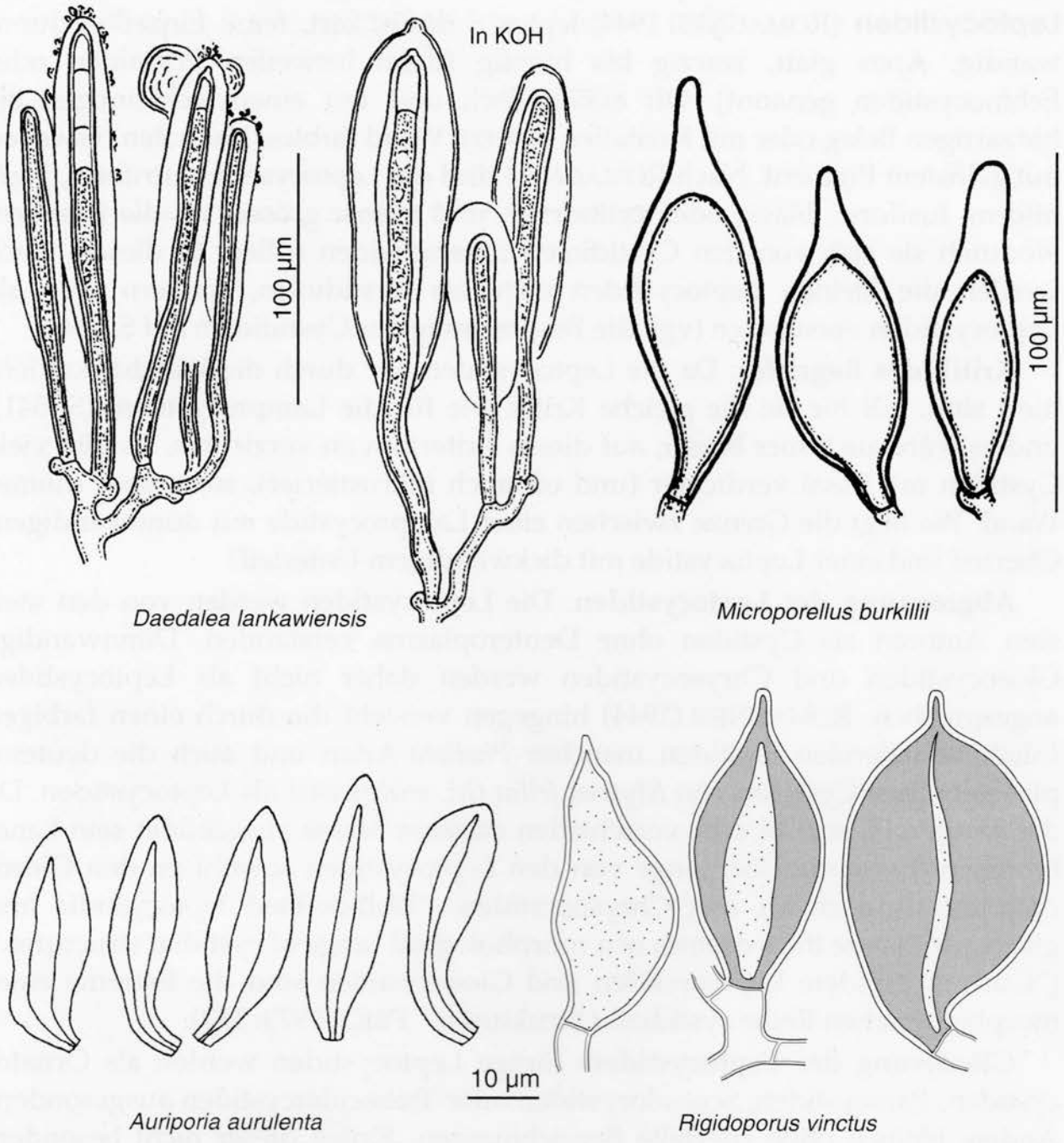
Die Cystiden des subtropischen, resupinaten Porlings *Rigidoporus vinctus* zeigen die Anlagerung einer sekundären Substanz an die Innenseite der ur-

sprünglichen, dünnen Cystidenwand sehr deutlich. Diese Substanz ist bei diesem Pilz leicht opaleszierend und gelblich. Die Cystiden der subtropischen *Daedalea lankawiensis* besitzen eine farblose Wand, die durch die Einlagerung einer homogenen, in Kalilauge schwellbaren Substanz stark verdickt ist. Geschwollene Wände zeigen, dass diese Substanz eine mittlere Schicht bildet, die sowohl innen als auch aussen von einer dünnen Wandschicht umgeben ist. Das äussere Stratum wird erst in Lauge sichtbar. Durch das Schwellen in KOH erinnern diese Cystiden an die Lyocystiden.



Figur 7.35: Einige weitere Lamprocystiden. Die Cystiden von *Strobilurus esculentus* und *Galerina nana* (Blätterpilze) und von *Trichaptum* und *Climacocystis* (Porlinge) sind farblos und apikal stark inkrustiert. – Nach Natarajan & Raman 1983, Gilbertson & Ryvarden 1987, Ryvarden & Gilbertson 1993; elektronisch kopiert und bearbeitet. *Strobilurus* original.

Figure 7.35: Some more lamprocystidia. The cystidia of *Strobilurus* and *Galerina* (gill fungi) and of *Trichaptum* and *Climacocystis* (polypores) are hyaline and apically incrusted.



Figur 7.36: Einige weitere Lamprocystiden (Aphyllophorales). *Daedalea lankawiensis:* glatt oder apikal inkrustiert; oft mit sekundären Septen; Wand in KOH geschwollen, blass braun mit farbloser, dünner Aussenschicht. *Microporellus burkillii:* Wand farblos, glatt oder ein wenig inkrustiert, mässig dickwandig, aber mit massivem, lang ausgezogenem Apex. *Auriporia aurulenta:* Glatt, farblos, lichtoptisch nicht erkennbar inkrustiert. *Rigidoporus vinctus:* Cystiden erst dünnwandig, dann Wand von innen her zunehmend mit einer opaleszierenden Masse verdickt. Apex glatt bis schwach inkrustiert. – Nach Corner 1987 und Ryvarden & Gilbertson 1993, elektronisch kopiert und bearbeitet oder neu gezeichnet *(Rigidoporus).*

Figure 7.36: Some more lamprocystidia (Aphyllophorales). *Daedalea lankawiensis:* apex smooth or incrusted; often with secondary septa; wall swelling but not dissolving in KOH, pale brown with hyaline outer lining. *Microporellus burkillii:* wall hyaline, smooth or apically incrusted, moderately thick-walled but with a solid mucro at the apex. *Auriporus aurulentus:* Smooth, hyaline, without incrustation detectable with the light microscope. *Rigidoporus vinctus:* Cystidia at first thin-walled, then wall gradually thickening because an opalescent material is deposited on the inside.

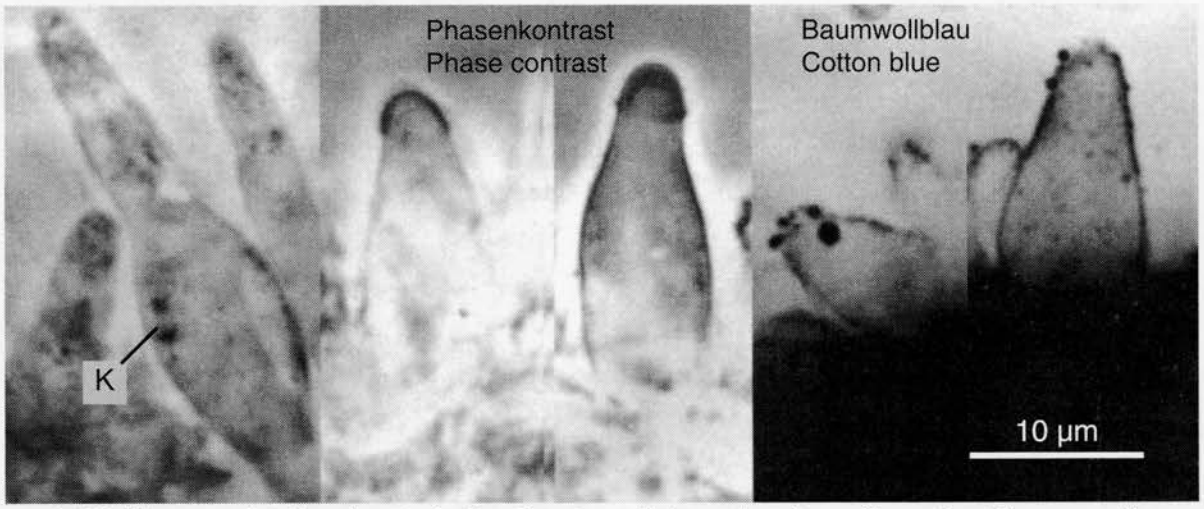
Leptocystiden (ROMAGNESI 1944; leptos = dünn, zart, fein). Einzellig, dünnwandig, Apex glatt, warzig bis bürstig (dann bisweilen Echiniden oder Echinocystiden genannt). Oft exkretorisch und mit einem schleimigen bis harzartigen Belag oder mit Kristallen besetzt. Wand farblos; Vakuolen bisweilen mit gelöstem Pigment. Nach ROMAGNESI sind die Leptocystiden utriform, lageniform, fusiform, blasig oder zylindrisch und immer grösser als die Basidien, wodurch sie sich von den Cystidiolen unterscheiden sollen. In diesem Buch werden die kleinen Leptocystiden nicht als Cystidiolen, sondern eben als Leptocystiden verstanden (vgl. die Besprechung der Cystidiolen auf S. 584).

Kritik des Begriffes: Da die Leptocystiden nur durch die Wanddicke definiert sind, gilt für sie die gleiche Kritik wie für die Lamprocystiden (S. 541), und es wäre auch hier besser, auf dieses Kriterium zu verzichten. Es gibt viele Cystiden mit basal verdickter (und oft auch inkrustierter), sonst aber dünner Wand. Wo liegt die Grenze zwischen einer Lamprocystide mit dünnwandigem Oberteil und einer Leptocystide mit dickwandigem Unterteil?

Abgrenzung der Leptocystiden: Die Leptocystiden werden von den meisten Autoren als Cystiden ohne Deuteroplasma verstanden. Dünnwandige Gloeocystiden und Chrysocystiden werden daher nicht als Leptocystiden angesprochen. ROMAGNESI (1944) hingegen versteht die durch einen farbigen Inhalt auffallenden Cystiden mancher *Pholiota*-Arten und auch die deuteroplasmatischen Cystiden von *Mycena fellea (M. erubescens)* als Leptocystiden. Da das Deuteroplasma in sehr verschieden starkem Masse ausgebildet sein kann, bestehen fliessende Übergänge von den Leptocystiden sowohl zu den Gloeocystiden als auch zu den Chrysocystiden. "Well-defined leptocystidia and gloeocystidia are the extremes of a morphological range of cystidial structures." ("Gut ausgebildete Leptocystiden und Gloeocystiden sind die Extreme einer morphologischen Reihe cystidialer Strukturen." PRICE 1973: 572).

Gliederung der Leptocystiden: Einige Leptocystiden werden als Ornatocystiden, Paracystiden, Scopulocystiden oder Trabecularcystiden ausgesondert. Andere bleiben ohne spezielle Bezeichnungen. Einige dieser nicht besonders benannten Leptocystiden wurden cytologisch untersucht, aber es gibt noch viele Leptocystiden mit unbekannter Cytologie.

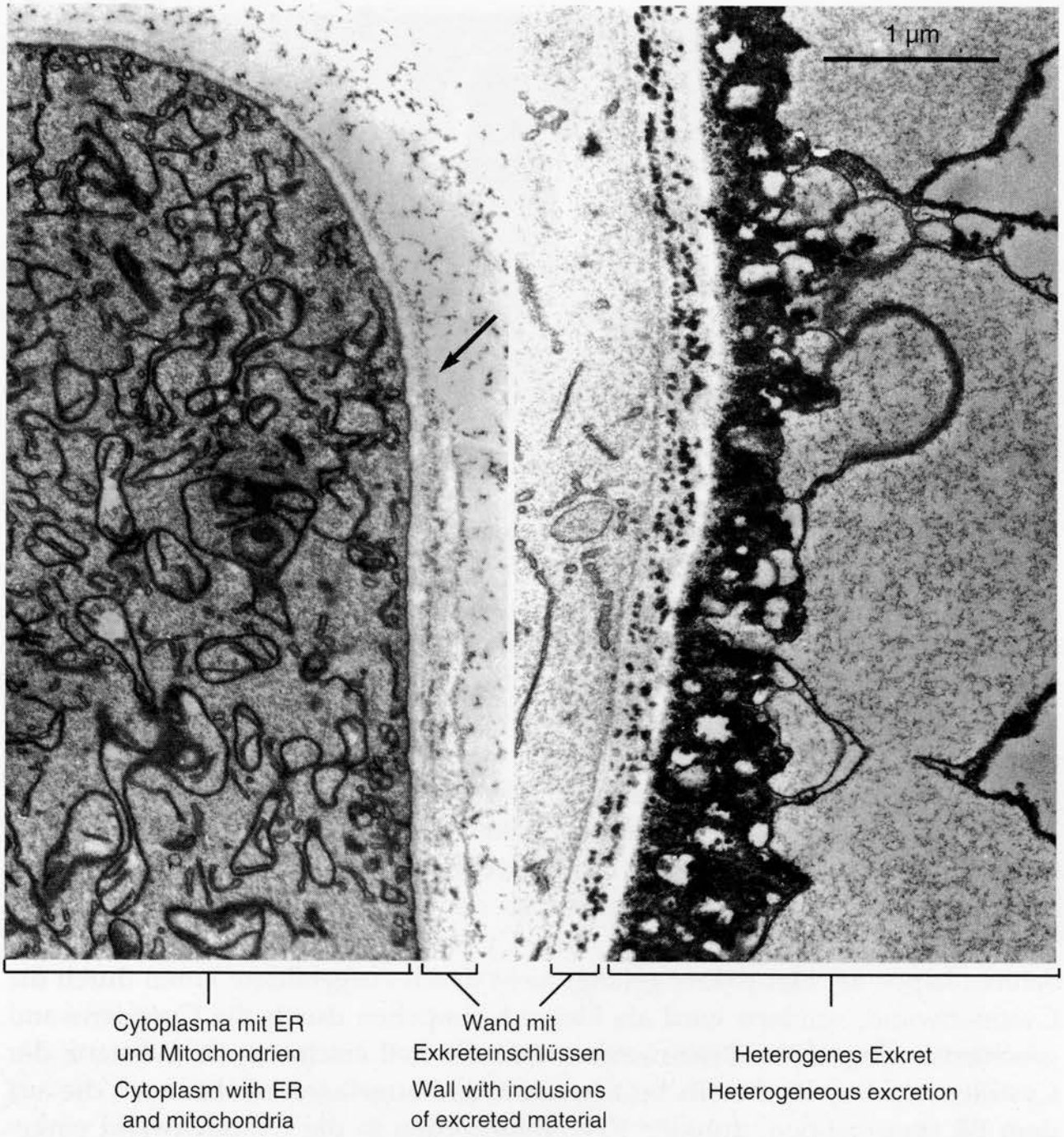
Baeospora myosura zeigt farblose, zweikernige Leptocystiden, deren Scheitel von einer dünnen Schleimschicht bedeckt ist, die mittels einer **transparietalen Exkretion** ausgeschieden wird (Fig. 7.37, 7.38; CLÉMENÇON 1972a). Lichtoptisch ist die Schleimschicht im Phasenkontrast erkennbar und bildet mit Baumwollblau-Milchsäure stark blau gefärbte, an der Cystide haftende Tröpfchen. Im Cytoplasma ist das endoplasmatische Retikulum sehr stark entwickelt. An verschiedenen Stellen findet man das Plasmalemma in engem Kontakt mit einzelnen Zisternen des Retikulums, so dass dieses wiederholt in offener, wahrscheinlich temporärer Verbindung mit der Zone zwischen Cytoplasma



Figur 7.37: Transparietal exkretorische Leptocystiden der Lamellenschneide von *Baeospora myosura*. Die Ausscheidung ist auf den Scheitel beschränkt. K: Kerne.

Figure 7.37: Transparietal excretion at the apex of the leptocystidia from the gill edge of *Baeospora myosura*. The mucilage cap is visible in the phase contrast microscope. Cotton blue in lactic acid stains the mucilage a dark blue but also causes it to contract into a few droplets. K: Nuclei.

und Zellwand steht. Das Exkret tritt zuerst im Retikulum auf und gelangt schliesslich durch die temporären Verbindungen in den Raum zwischen Plasmalemma und Cystidenwand. Im oberen Teil der Cystide befinden sich zahlreiche Exkreteinschlüsse in der Zellwand, und streckenweise beobachtet man 2-3 Lagen solcher Einschlüsse. An einzelnen Stellen gehen diese in die Inkrustation auf der Aussenseite der Cystide über. Die Exkret-Klümpchen sind durch locker gepackte, elektronenopake Granula gekennzeichnet. Diese Granula finden sich wieder in den Einschlüssen der Zellwand und in der Inkrustation der Cystide und zeigen so den Weg des Exkretes vom endoplasmatischen Retikulum durch die Cystidenwand hindurch bis in die Schleimkappe an. Das Exkret gelangt nicht durch vorgebildete Poren durch die Cystidenwand, sondern wird als kleine Klümpchen durch die Cystidenwand geschleust. Über dem Plasmalemma wird die hell erscheinende Substanz der Cystidenwand an die bereits bestehende Wand angelagert, wobei auch die aus dem ER stammenden, dunklen Exkretklümpchen in die Cystidenwand eingebaut werden. Auf der Aussenseite löst sich die Wand durch Verschleimung auf, wodurch die dortigen Klümpchen frei werden. Durch laufende Anlagerung an der Innenseite und gleichzeitige Auflösung auf der Aussenseite werden die eingeschlossenen Exkretteilchen durch die Cystidenwand nach aussen befördert. Dieser Transport ist zeitlich ungleichmässig, so dass die Zonierungen der Exkreteinschlüsse entstehen. Die äussere Auflösung ist am Cystidenscheitel besonders stark und deutlich. Exkret und Zellwandschleim bilden zusammen die Inkrustation, vermengen sich aber nur unvollständig. Die Inkrustation fliesst der Cystide entlang basalwärts und gelangt so unter die eigentliche Ausscheidungszone, wo die etwas dickere, homogene Cystidenwand keine Exkreteinschlüsse enthält.

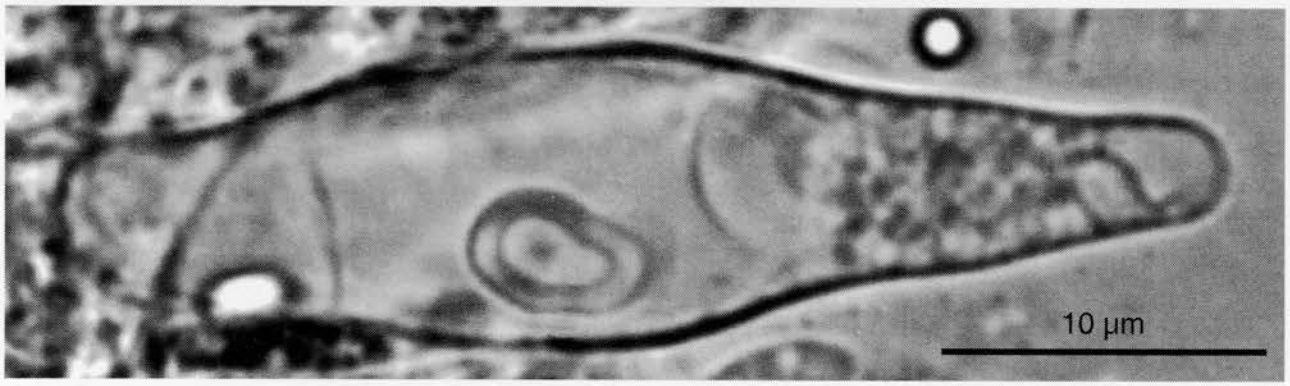


Figur 7.38: Transparietale Exkretion bei der Leptocystide des Blätterpilzes *Baeospora myosura*. Das Exkret entsteht im endoplasmatischen Retikulum und wird in die Wand eingelagert. Da sich diese aussen auflöst **(Pfeil)** gelangt das Exkret nach aussen, wo es sich mit dem Schleim vermischt. – Permanganatfixierung, Uranylazetat.

Figure 7.38: Transparietal excretion by the leptocystidia of the gill fungus *Baeospora myosura*. The excreted substance forms within the endoplasmic reticulum which communicates with the plasmalemma and empties the substance into the region between the cystidial wall and the plasmalemma. As new wall material is deposited at the same time, the excreted substance becomes included in the wall. On the outside the wall dissolves into a slime **(arrow)** and the dark substance excreted by the endoplasmatic reticulum is liberated to the outside and mixes with this mucilage. The slimy incrustation is thus composed of two types of substances. It flows down the sides of the cystidium for a short distance. The lower part of the cystidium wall is thicker than the apical part and does not contain any inclusions of dark matter (not shown). Therefore the transparietal excretion seems limited to the top part only. – Permanganate fixation, contrasted with uranyl acetate.

Agrocybe praecox trägt zahlreiche vielkernige Leptocystiden auf den Seiten seiner Lamellen. Lichtoptisch scheinen diese Cystiden frei von Exkreten, aber GULL & NEWSAM (1975) zeigten, dass der Scheitel von einer nur 0,15-0,2 µm dünnen Exkretschicht bedeckt ist. Die Cystidenwand ist an dieser Stelle nur etwa 0,1 µm dick, völlig elektronentransparent und frei von jeglichen Einschlüssen. Das endoplasmatische Retikulum ist sehr stark entwickelt und dient wahrscheinlich der Exkretion, aber der Exkretionsmechanismus wurde von den Autoren nicht beschrieben. Die starke Entwicklung des endoplasmatischen Retikulums lässt eine starke Exkretionstätigkeit erwarten, steht aber in auffallendem Widerspruch zu der sehr dünnen und nicht sehr dichten Exkretschicht. Da in der Wand weder Poren noch Exkreteinschlüsse sichtbar sind, scheint es sich nicht um eine transparietale Exkretion zu handeln. Es ist denkbar, dass die Exkretion zum grossen Teil im Cytoplasma oder zwischen Plasmalemma und Cystidenwand gespeichert wird. Das Vorkommen von elektronenopaken Massen unter der Cystidenwand spricht für diese Möglichkeit. GULL & NEWSAM halten diese Massen für Lipide, aber die veröffentlichten experimentellen Daten zwingen nicht zu einer solchen Interpretation. Auch die chemische Zusammensetzung des apikalen Exkretes bleibt unbekannt.

Hydropus subalpinus fiel bereits KÜHNER (1938) wegen seiner Leptocystiden auf, denn diese zeigen einen oder mehrere farblose, hohle und stark lichtbrechende Einschlüsse (Fig. 7.39). Sie sind nur bei frisch gesammelten Pilzen sichtbar, und bereits 4-5 Stunden nach dem Sammeln sind sie verschwunden. Im Lichtmikroskop erscheinen sie als mehr oder weniger deformierte Ringe, aber diese Bilder stellen optische Schnitte durch den unregelmässig geformten, hohlen Einschluss dar (in verschiedenen Beobachtungslagen erscheint der Einschluss immer als hohler, unregelmässiger Ring.) Die Einschlüsse sind mit Azur A, Kresylblau, Toluidinblau, Hämatoxylin und Pyronin stark färbbar.



Figur 7.39: Die Leptocystiden des Blätterpilzes *Hydropus subalpinus* zeichnen sich durch einen oder mehrere rasch vergängliche, farblose, stark lichtbrechende, hohle Einschlüsse aus.

Figure 7.39: The leptocystidia of the freshly collected gill fungus *Hydropus subalpinus* show one or several hollow, refractive, colourless inclusions that vanish a few hours after collecting the fungus. The cystidium in this microphotograph shows one such inclusion in optical cross section. They can be stained with azure A, toluidine blue, cresyl blue, hematoxylin and pyronin.

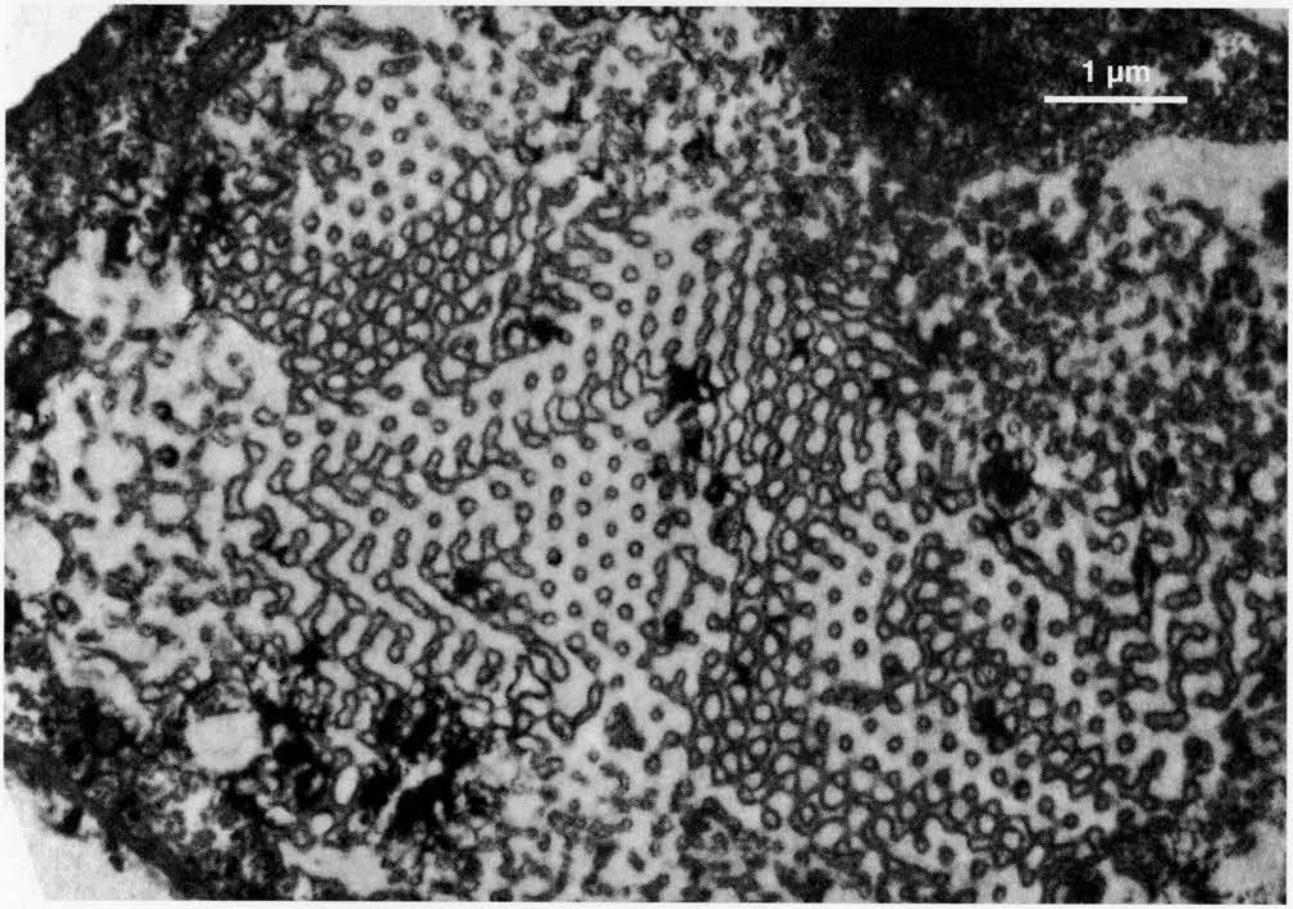
Die Cystidenwand ist sehr dünn, farblos und apikal von einer dünnen Schleimschicht bedeckt, die aber oft unsichtbar bleibt. Der Exkretionsmechanismus wurde nicht festgestellt, aber es scheint sich nicht um eine transparietale Exkretion nach dem *Baeospora*-Muster zu handeln.

Das Elektronenmikroskop zeigt, dass die Einschlüsse aus dichtgepacktem endoplasmatischen Retikulum bestehen. Die grosse Empfindlichkeit der Einschlüsse kommt vielleicht in der Figur 7.40 als lokale Desorganisation der sonst streng parallelen Cisternen zum Ausdruck. Die Funktion dieser ER-Strukturen ist unbekannt.

Figur 7.40: Schnitt durch einen hohlen Einschlusskörper der Cystide von *Hydropus subalpinus*. In diesem Beispiel sind die parallel laufenden Cisternen des endoplasmatischen Retikulums stellenweise stark deformiert, was vielleicht auf eine bereits eingesetzte Auflösung deutet (zwischen Einsammeln des Pilzes und der Fixierung vergingen etwa anderthalb Stunden). – Fixiert mit Kaliumpermanganat und mit Bleizitrat kontrastiert.

Figure 7.40: Section through a hollow inclusion of the cystidium of *Hydropus subalpinus*. In this example the tightly packed, parallel cisternae of the endoplasmatic reticulum show local disarrangements. This may be due to a beginning desintegration, as the cystidium was fixed about one and a half hour after the fungus had been collected. – Permanganate fixation, contrasted with lead citrate.

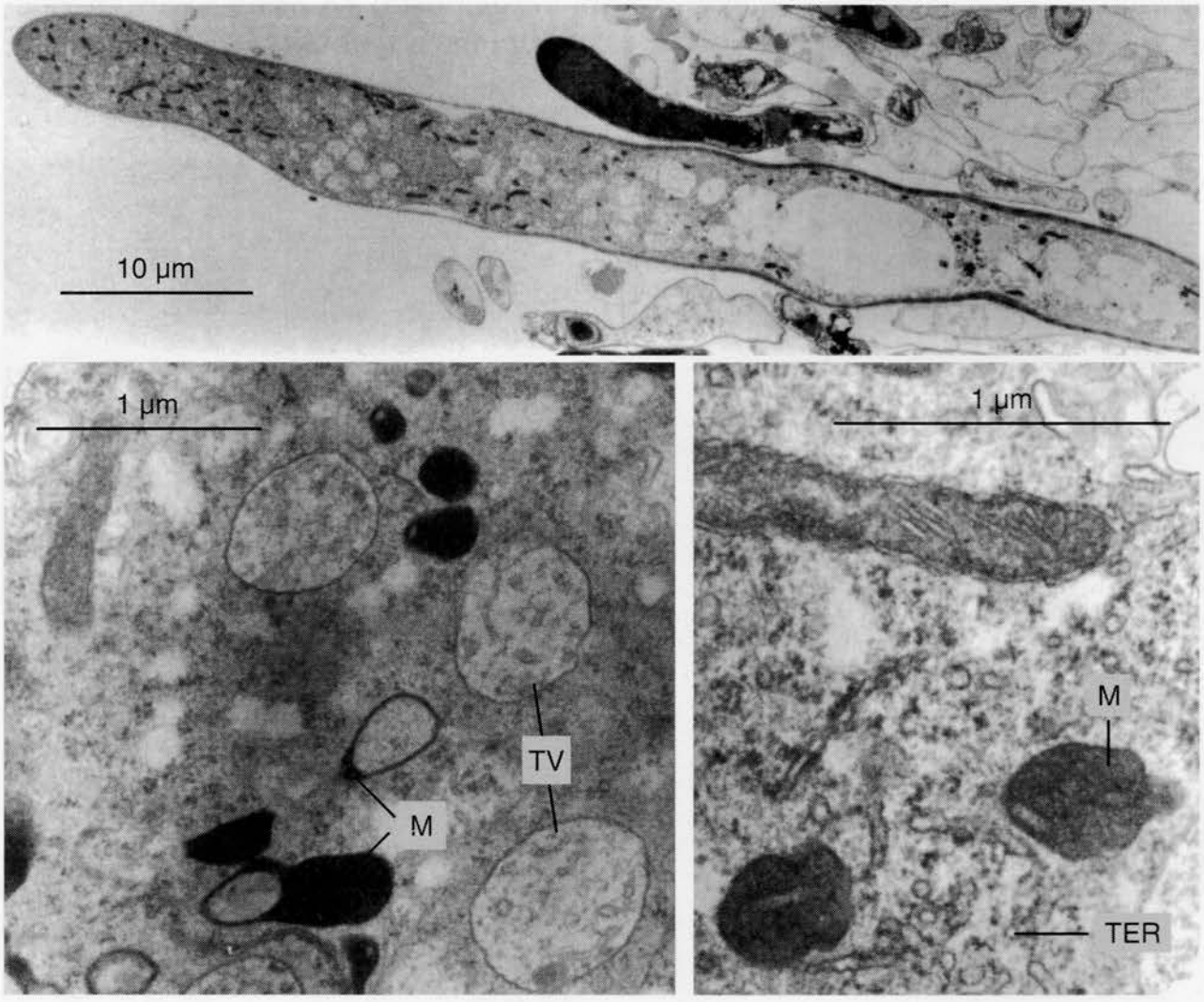
Volvariella bombycina und *Volvariella volvacea* wurden von THIELKE (1983) untersucht. Die Leptocystiden dieser Lamellenpilze sind flaschenförmig und besitzen ein apikales Köpfchen mit besonders dünner, elastischer Wand. In Wasser schwillt dieses Köpfchen stark an, in Luft scheidet es einen grossen Tropfen aus, der nach THIELKE aus Wasser besteht. Im Cytoplasma der Cystide sind 4-12 kleine Kerne, eine apikale, grosse Vakuole und einige mit Janusgrün oder Toluidinblau färbbare Einschlüsse sichtbar. Das Elektronenmikroskop zeigt, dass diese Einschlüsse vom endoplasmatischen Retikulum gebildet werden. "Sie bilden unterschiedliche Muster von Membranen, die im Schnittbild als perforierte Zisternen erscheinen. In einer bestimmten Schnittebene stellt sich ein regelmässiges Gitterwerk dar, das jedoch partiell von einem Muster anderer Art abgelöst werden kann. Danach scheint ein dreidimensionales Wabenwerk vorzuliegen, das einem stark verdichteten ER ohne Ribosomenbesatz gleicht." Da die ER-Cisternen Vesikel mit einem dichten Inhalt abgliedern, scheint die Cystide exkretorisch zu sein, aber es gelang THIELKE nicht, die Natur des Exkretes zu bestimmen.



Figur 7.41: Gitterartige Membranaggregate kennzeichnen die Leptocystiden von *Volvariella bombycina* (Bild) und *Volvariella volvacea*. Sie werden vom endoplasmatischen Retikulum gebildet und sondern Vesikel mit einem dichten Inhalt ab. – Nach Thielke 1983, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.41: The leptocystidia of *Volvariella bombycina* (shown here) and *Volvariella volvacea* are characterized by unique membrane aggregates derived from the endoplasmic reticulum that produces vesicles filled with a dense material. These leptocystidia secrete water but no detectable residue.

Phanerochaete chrysosporium zeigt schlanke, zweikernige, exkretorische Leptocystiden, deren flüssiges Exsudat während der Fixierung und Einbettung erhalten bleibt und das deshalb nicht nur aus Wasser besteht (SETLIFF 1979). Die bereits an der Basis der Cystide recht dünne Wand verdünnt sich nach oben noch mehr und besteht aus einer einzigen, elektronentransparenten, homogenen Schicht. Die Cystide fällt durch das Auftreten von 0,1-0,5 µm grossen Vesikeln mit anhaftender, elektronenopaker Masse, durch das Vorkommen tubulärer Vesikel (röhrenförmige Membranen im Innern einer Blase) und durch das tubuläre endoplasmatische Retikulum auf (Fig. 7.42). Die cytologischen Funktionen all dieser Organellen ist unbekannt. Die Cystiden von *Phanerochaete chrysosporium* werden von SETLIFF als «Reservoir selbstverdauender Enzyme» gedeutet, eine Auffassung, die neu geprüft werden sollte.



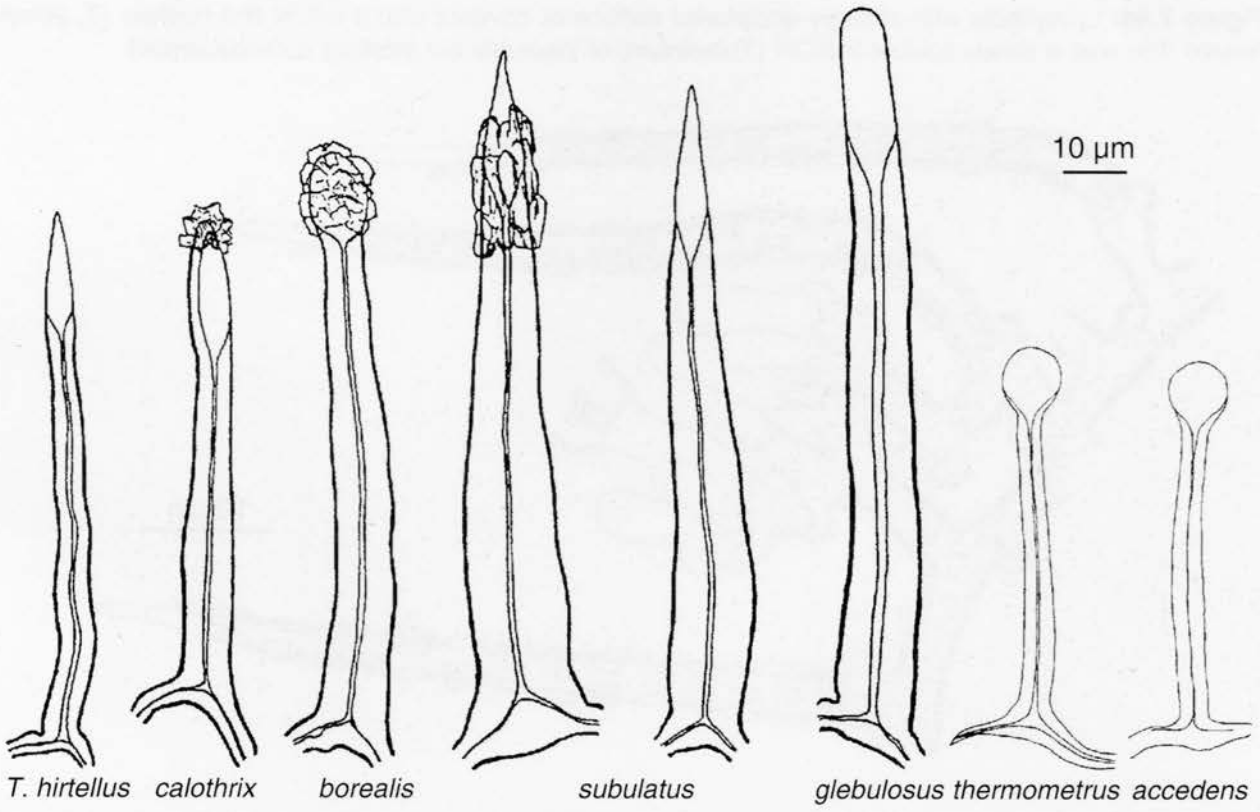
Figur 7.42: Struktur der exkretorischen Leptocystide von *Phanerochaete chrysosporium*. M : Elektronenopake Massen mit Blasen; TV: tubuläre Vesikel; TER: tubuläres endoplasmatisches Retikulum. – Nach Setliff 1979. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.42: Structure of the excretory leptocystidia of *Phanerochaete chrysosporium*. M: Electron dense bodies with associated vesicles; TV: tubular vesicles; TER: tubular endoplasmic reticulum. The functions of these organelles are unknown.

Lyocystiden (DONK 1956: 13-14. Lysis = Auflösung. Fig. 7.43, 7.44). Schlank konisch bis zylindrisch, dickwandig, Apex dünnwandig und oft blasig; bisweilen exkretorisch, selten von einem feinen Hyphennetz bedeckt; Wand farblos, die innere, dicke Anlagerung bereits in kalter Kalilauge schwellend oder löslich (feine Aussenhaut beständig); inamyloid, dextrinoid oder amyloid, cyanophil oder acyanophil. Bisher nur bei krustenförmigen Pilzen der Gattungen *Tubulicrinis, Tubulicium* und *Litschauerella* gefunden.

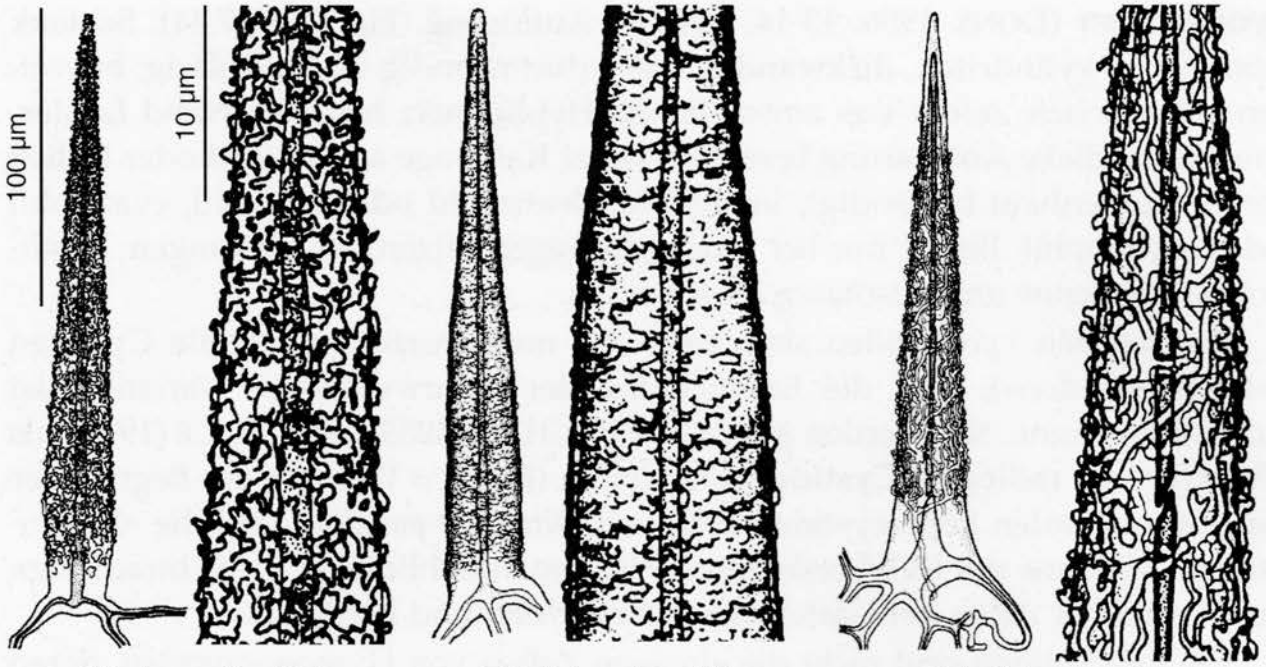
Die meisten Lyocystiden sind zwei- bis mehrwurzelige, laterale Cystiden («Plagiocystiden»), aber die Entwicklung der mehrwurzeligen Varianten ist noch unbekannt. Sie werden von CUNNINGHAM (1955) und PRICE (1973) als Untertyp der **radicaten Cystiden** verstanden (Radix = Wurzel), ein Begriff, der auch die lateralen Leptocystiden (z.B. von *Oliveonia pauxilla*) und die «Plagiolamprocystiden» mit KOH-resistenten Wänden einschliesst (z.B. die biradicaten Seten mancher Arten der Gattungen *Hymenochaete* und *Phellinus*).

Die Lyocystiden sind nicht die einzigen Zellen von Hymenomyceten, deren Wand in Kalilauge schwillt oder gar löslich ist. Die Lamprocystiden von *Daedalea lankawiensis* (S. 551) und *Dacryobolus karstenii,* die Speicherzellen des Sklerotiums von *Wolfiporia cocos* (*Pachyma cocos,* S. 235), und die Hyphen von *Cinereomyces lindbladii* (S. 42) sind weitere Beispiele.



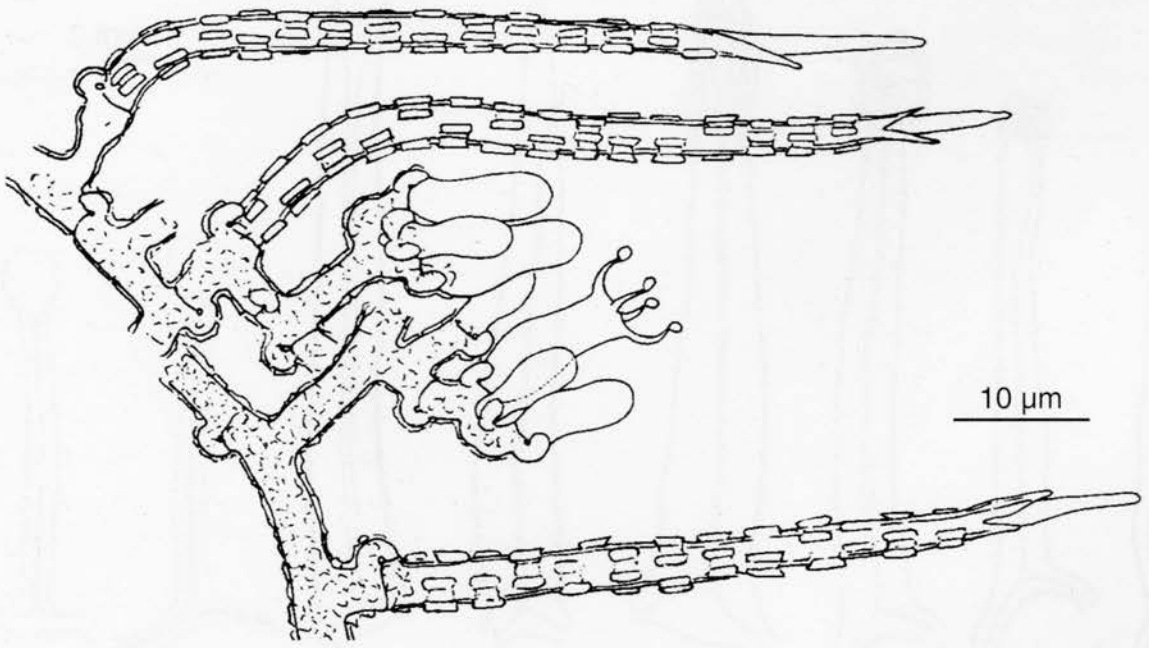
Figur 7.43: Die Wand der Lyocystiden der Gattung *Tubulicrinis* ist durch eine innere, in KOH rasch lösliche Anlagerung stark verdickt. Der Scheitel ist dünnwandig und oft inkrustiert. – Nach Eriksson 1958 und Christiansen 1960. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.43: The wall of the lyocystidia of the genus *Tubulicrinis* is thickened by a material rapidly soluble in KOH. The apex remains thin-walled and is sometimes incrusted.



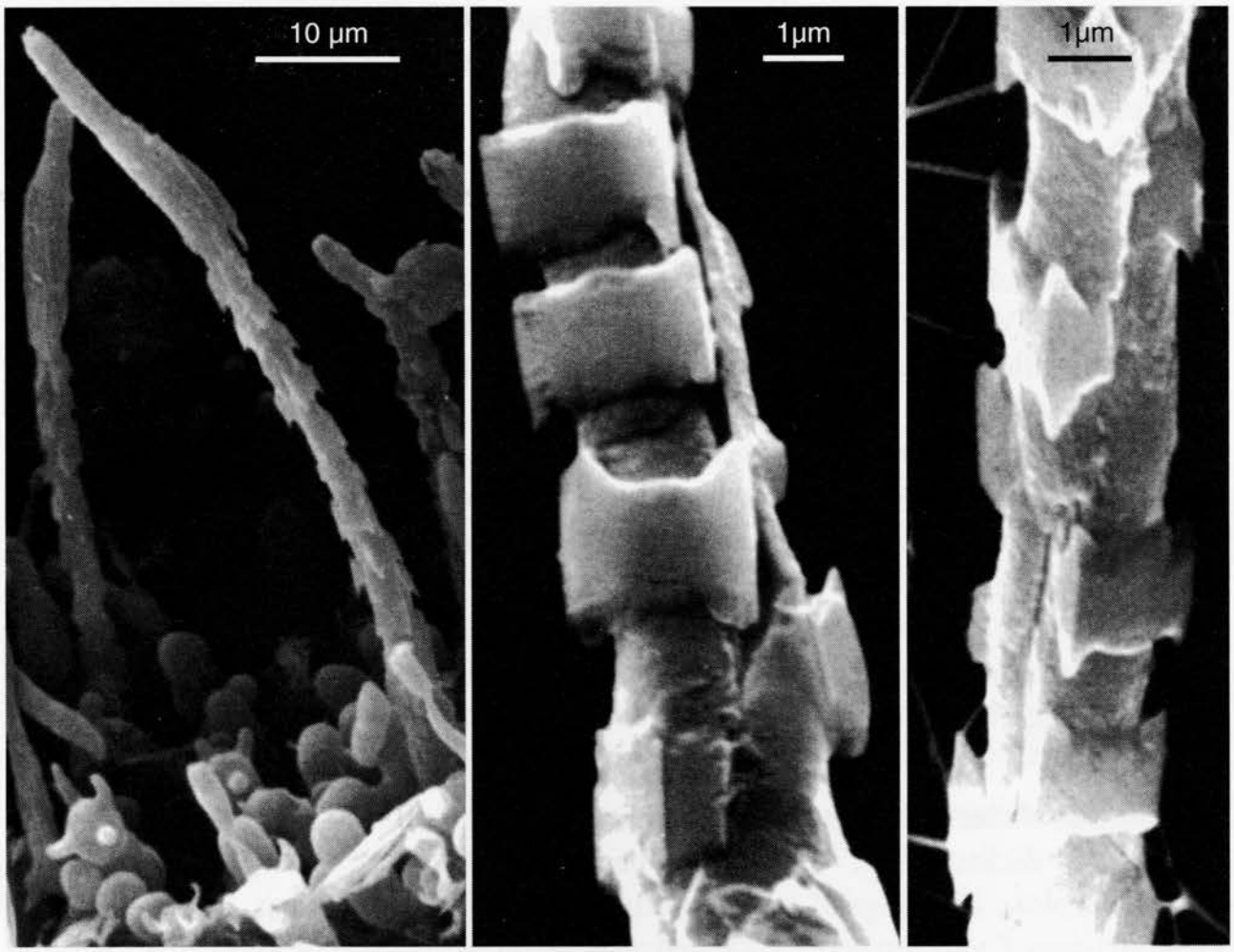
Figur 7.44: Lyocystiden mit stark strukturierter oder mit einem Netz feiner Hyphen bedeckter Oberfläche *(T. vermiferum)*. Die Cystidenwand ist in Kalilauge langsam löslich *(Tubulicium)* oder unlöslich, aber schwellbar *(Litschauerella)*. – Nach Oberwinkler 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.44: Lyocystidia with strongly sculptured surface or covered with a net of fine hyphae *(T. vermiferum)*. The wall is slowly soluble in KOH *(Tubulicium)* or insoluble but swelling *(Litschauerella)*.



Figur 7.45: Die Ornatocystiden von *Subulicystidium longisporum* tragen ornamentähnlich angeordnete Kristalle aus Calciumoxalat. Die Homologie der Cystiden mit den Basidien kommt hier gut zum Ausdruck. – Nach Eriksson & al. 1984, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.45: The ornatocystidia of *Subulicystidium longisporum* bear regularly arranged crystals of calcium oxalate. The homology of the cystidia with the basidia is well represented in this drawing.



Figur 7.46: Ornatocystiden von *Subulicystidium longisporum* im Rasterelektronenmikroskop. Diese Form der Calciumoxalat-Kristalle wurde bisher nur bei *Subulicystidium* angetroffen. – Nach Keller 1985, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.46: Ornatocystidia of *Subulicystidium longisporum* in the scanning electron microscope. This form of calcium oxalate crystals has not yet been found outside the genus *Subulicystidium*.

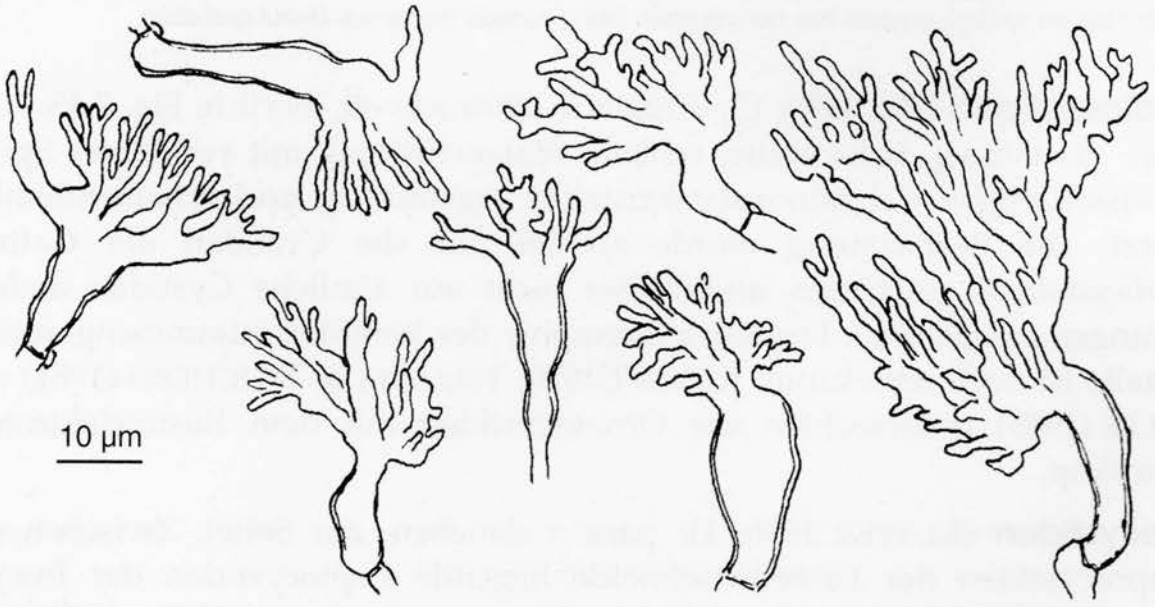
Ornatocystiden (WU 1990: 15; ornatus = schmuckvoll, zierlich. Fig. 7.45, 7.46). Dünn- bis mässig dickwandig, schlank schlauchförmig mit verjüngter Spitze, mit kissenartigen Calciumoxalat-Kristallen regelmässig und ornamentähnlich besetzt. Die Bezeichnung wurde speziell für die Cystiden der Gattung *Subulicystidium* geschaffen und bisher nicht auf ähnliche Cystiden anderer Gattungen ausgedehnt. Die Kristallographie der komplex zusammengesetzten Kristalle ist noch unbekannt. JÜLICH (1975), TELLERIA & TRUCHERO (1981) und KELLER (1985) untersuchten die Ornatocystiden mit dem Rasterelektronenmikroskop.

Paracystiden (KUYPER 1986: 11; para = daneben, zur Seite). Zwischen den Lamprocystiden der Lamellenschneide liegende Leptocystiden der *Inocybe*-Arten. KUYPER schreibt: "The lamella edge consists of true cheilocystidia and thin-walled, clavate to pyriform elements; these latter elements are called here paracystidia." Es ist klar, dass bei KUYPER die dickwandigen, kristalltragenden

Lamprocystiden der Schneide (die gleichen Cystiden, die auch auf der Lamellenfläche vorkommen) Cheilocystiden genannt werden. Dies entspricht der Terminologie nach BULLER (1922), widerspricht aber dem Gebrauch dieser Bezeichnung bei SINGER (1986), der die dünnwandigen, keuligen bis birnförmigen Elemente der Schneide Cheilocystiden, die dickwandigen dagegen Lamprocystiden nennt, auch wenn diese auf der Lamellenschneide stehen. KUYPER's Bezeichnung Paracystide entspricht deshalb SINGER's Cheilocystiden, hat aber den Vorteil, unzweideutig zu sein. Es wird deshalb empfohlen, diesen Begriff auf alle Cheilocystiden im Sinne von SINGER auszudehnen, z.B auch auf die Strophariaceen, wo auf der Lamellenschneide mancher Arten sowohl Chrysocystiden als auch Paracystiden auftreten, aber auch auf alle Pilze, bei denen ausschliesslich dünnwandige Cheilocystiden vorkommen.

Die Paracystiden der Inocyben sind einfache, blasenförmige Zellen ohne apikale Auswüchse oder Verzweigungen. Man kann erwägen, die «Bürstenzellen» der Lamellenschneide, wie sie bei manchen *Mycena*-Arten auftreten, ebenfalls zu den Paracystiden zu ziehen, obwohl für diese Zellen bereits die Bezeichnungen **Echiniden** (ROMAGNESI 1944) und **Echinocystiden** (LOCQUIN 1953; PARMASTO 1984;) vorgeschlagen worden sind.

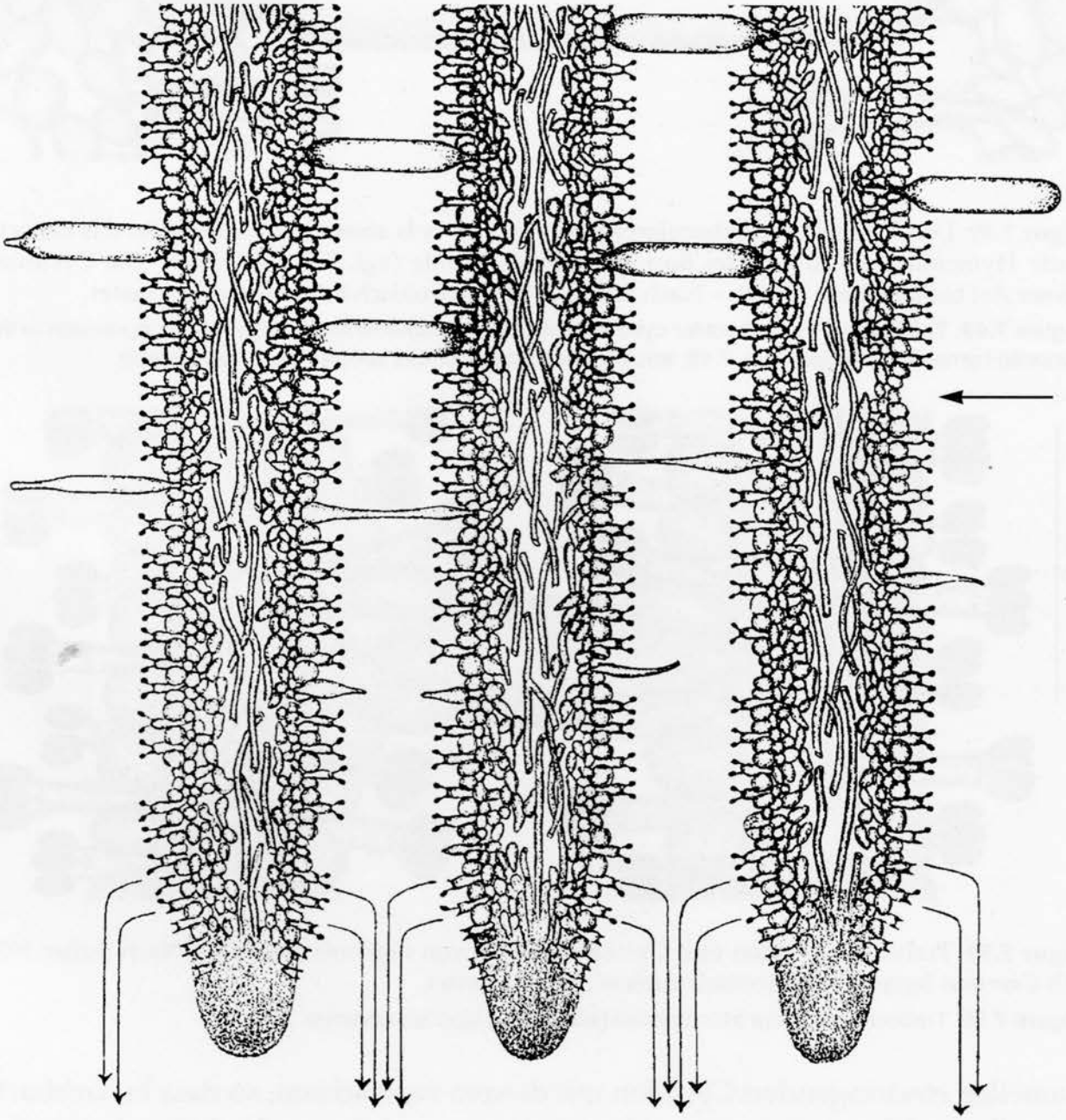
Scopulocystiden (PARMASTO 1984; Scopa = Reis, Zweig; Scopae = Besen). Basis leicht dickwandig, Apex stark buschförmig ästig verzweigt, dünnwandig. Wand farblos, acyanophil und inamyloid. Die Bezeichnung wurde für die besenartigen Cystiden von *Cymatellopsis* eingeführt und gleichzeitig auf die besenartigen «Bürstenzellen» von *Marasmiellus* und *Mycena* (Subsektion Granulatae) ausgeweitet. Die kurz igeligen «Bürstenzellen» jedoch wurden ausgeschlossen.



Figur 7.47: Scopulocystiden von *Cymatellopsis ilmiana*. – Nach Parmasto 1984, elektronisch kopiert und bearbeitet.

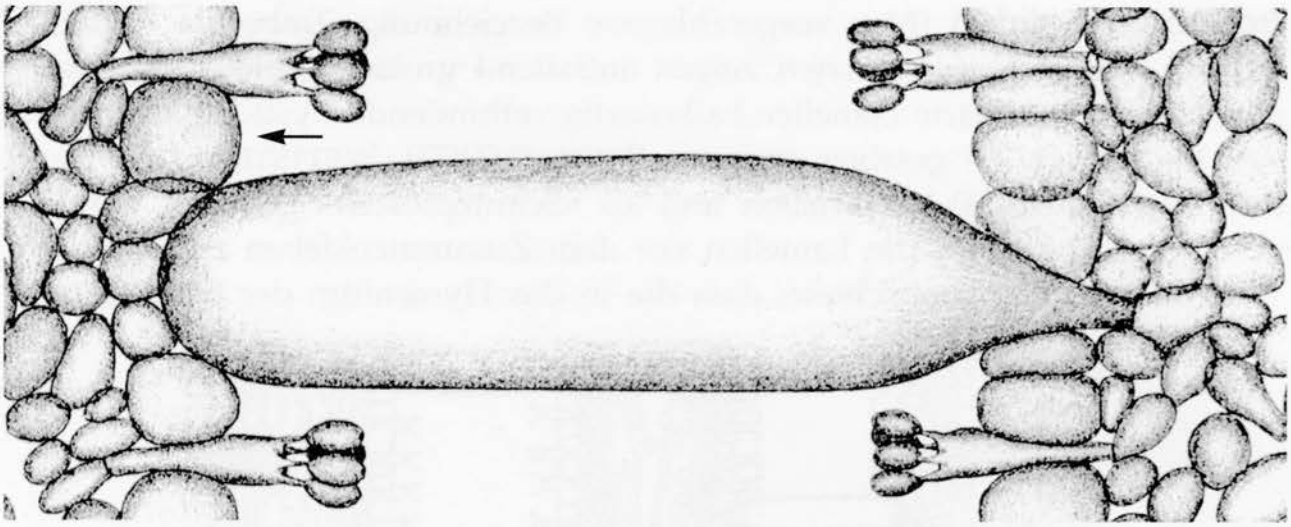
Figure 7.47: Scopulocystidia of *Cymatellopsis ilmiana*.

Trabecularcystiden (Neu vorgeschlagene Bezeichnung. Trabecula = kleiner Balken). Einige *Coprinus*-Arten zeigen auffallend grosse, farblose, dünnwandige, zwei benachbarte Lamellen balkenartig verbindende Cystiden, die bereits von MICHELI (1729) gesehen und von BREFELD (1877), WETTSTEIN (1887) und BULLER (1910, 1924) beschrieben und als «Schutzpfosten» gedeutet wurden, deren Aufgabe es ist, die Lamellen vor dem Zusammenkleben zu bewahren. WETTSTEIN (1887) beobachtete, dass die in das Hymenium der benachbarten



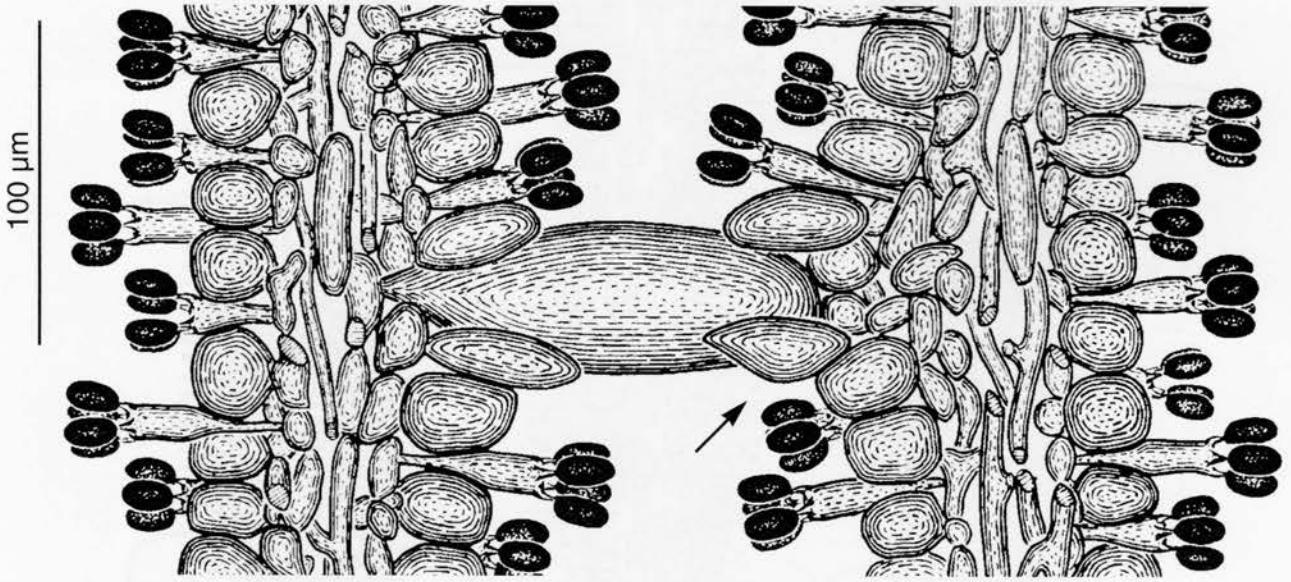
Figur 7.48: Die Trabecularcystiden von *Coprinus atramentarius* halten benachbarte Lamellen auseinander und zerfliessen vor der Autolyse des Hymeniums. Der Sporenabsprung erfolgt knapp über der Zone des Zerfliessens der Lamelle. Der **Pfeil** zeigt auf eine Mulde, aus der ein Cystidenscheitel ausgerissen wurde. – Nach Buller 1910, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.48: The trabecular cystidia of *Coprinus atramentarius* separate neighbouring gills and are lysed before the auto-lysis of the hymenium begins. The spores project just above the zone of deliquescence of the gill. The **arrow** indicates the location where a cystidial apex has been torn away.



Figur 7.49: Der Scheitel der Trabecularcystide von *Coprinus atramentarius* dringt in das benachbarte Hymenium ein und bildet dort eine seichte Mulde (vgl. Fig. 7.48, Pfeil). Die Cystesien dieser Art bleiben klein **(Pfeil).** – Nach Buller 1910, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.49: The apex of the trabecular cystidium of *Coprinus atramentarius* lodges in a depression in the opposite hymenium (compare fig. 7.48, arrow). The cystesia of this species are small **(arrow)**.



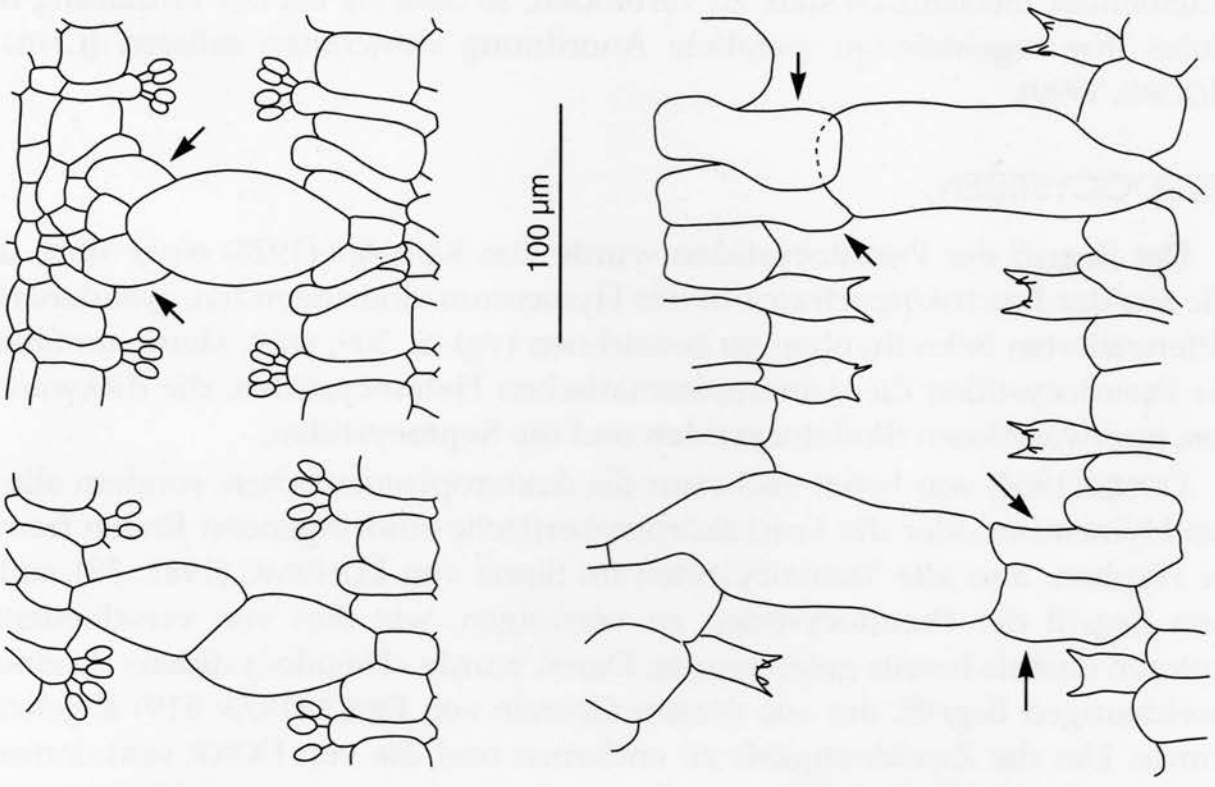
Figur 7.50: Trabecularcystiden und Cystesien **(Pfeil)** von *Coprinus cinereus*. – Nach Buller 1924 (als *Coprinus lagopus*), elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.50: Trabecular cystidia and cystesia **(arrow)** of *Coprinus cinereus*.

Lamellen eindringenden Cystiden mit diesem verwachsen, so dass benachbarte Lamellen nicht nur auseinandergehalten, sondern auch fest miteinander verbunden werden. "Die Festigkeit dieser Verbindung ist so gross, dass die Hüte solcher *Coprini* sich nicht, wie jene mit freien Cystiden, flach ausbreiten, dann zurückrollen und zerreissen, sondern eine walzlich glockige Form erlangen und auch behalten. Alle diese Arten werfen auch die Sporen im halbgeöffneten Zustand ab ... Ein Zerreissen des Hutes erfolgt erst nach dem

Auswerfen der Sporen, wenn die Cystiden schon zu Grunde gegangen sind ..." BULLER (1910, 1924) bestätigte diese Beobachtungen und präzisierte, dass die Trabecularcystiden kurz vor den Basidien zerfliessen und so den Weg für einen ungehinderten Sporenabsprung bereiten.

WETTSTEIN (1887) beobachtete, dass der Kontakt der Cystide mit dem benachbarten Hymenium in diesem eine morphologische Veränderung bewirkt. Bei *Coprinus tomentosus* wachsen die berührten Zellen über das Niveau des Hymeniums hinaus und verkleben mit dem Cystidenscheitel (Fig. 7.51, Pfeile). Die gleiche Erscheinung wurde von BULLER (1924) bei *Coprinus cinereus* und von BOEDIJN (1936) bei *Coprinus retisporus* beobachtet. HORNER & MOORE (1987) untersuchten diesen Vorgang bei *Coprinus cinereus* genauer und schlugen für die "Empfängerzellen" die Bezeichnung **Cystesien** vor. Die Cystesien der verschiedenen Coprini werden nicht gleich gross. Bei *Coprinus atramentarius* bleiben sie klein und bilden eine Mulde im Hymenium (Fig. 7.48, Pfeil; 7.49, Pfeil); bei *Coprinus retisporus* sind sie besonders gross (Fig. 7.51).



Figur 7.51: Die Trabecularcystiden sind mit den Cystesien **(Pfeile)** verwachsen und bilden eine starre Brücke zwischen benachbarten Lamellen. Benachbarte Cystiden stehen meist in cis-Stellung (s. *Coprinus retisporus*). Seltener verwachsen zwei gegenüberliegende Cystidien mit einander (*Coprinus tomentosus*, unten). – Neu gezeichnet nach Wettstein 1887 und Boedijn 1936.

Figure 7.51: Trabecular cystidia adhere to cystesia **(arrows)** and form a solid bridge between two gills. Neighbouring cystidia usually occur in cis-position (see *Coprinus retisporus*). More rarely two cystidia adhere to one another, as shown for *Coprinus tomentosus*, bottom drawing.

Die Entwicklung und morphogenetische Rolle der Trabecularcystiden und Cystesien während des Wachstums der Lamellen in Fruchtkörperanlagen von *Coprinus cinereus* wurde von ROSIN & MOORE (1985), HORNER & MOORE (1987) und CHIU & MOORE (1990, 1993) beschrieben. Die Trabecularcystiden und Cystesien sind zweikernig und bleiben es auch. (Die Cystiden der zukünftigen Lamellenschneide hingegen sind von Anfang an mehrkernig.) Die jungen, undifferenzierten Trabecularcystiden und Cystesien unterscheiden sich in keiner Weise von den jungen Basidiolen. Eine dieser Zellen beginnt ihr Grössenwachstum und berührt nach einiger Zeit einige undifferenzierte Zellen des gegenüberliegenden Hymeniums. Danach werden diese zu Cystesien, und ihr Cytoplasma nimmt das Aussehen des Cytoplasmas der Trabecularcystiden an. Eine Trabecularcystide hemmt die Bildung benachbarter Trabecularcystiden im gleichen Hymenium auf eine Distanz von etwa 30 µm, nicht aber die Bildung solcher Cystiden im gegenüberliegenden Hymenium. In den Fruchtkörperanlagen von *Coprinus cinereus* werden die Lamellen als verbogene und gefaltete Platten angelegt. Die morphogenetische Rolle der Trabecularcystiden und deren Cystesien besteht wahrscheinlich darin, diese gewundenen Platten miteinander mechanisch starr zu verbinden, so dass sie bei der Entfaltung des Hutes ihre regelmässige, parallele Anordnung einnehmen müssen (CHIU & MOORE, 1990).

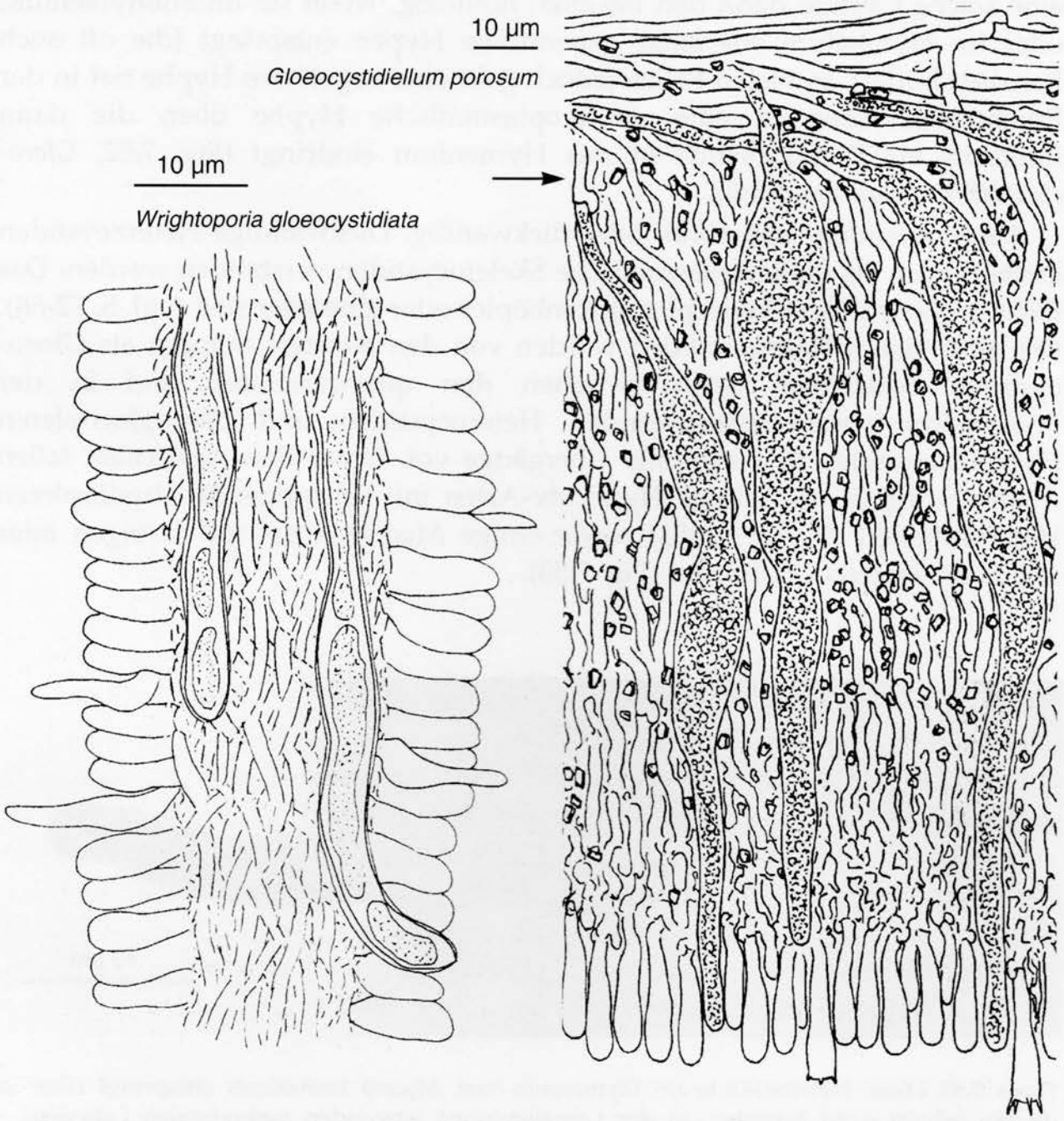
PSEUDOCYSTIDEN

Der Begriff der **Pseudocystiden** wurde von KÜHNER (1926) eingeführt, um alle aus der Fruchtkörpertrama in das Hymenium eindringenden, cystidenartig differenzierten Sekrethyphen zu bezeichnen (vgl. S. 509, 660). Heute umfassen die Pseudocystiden die deuteroplasmatischen **Heterocystiden**, die dickwandigen, querwandlosen **Skeletocystiden** und die **Septocystiden**.

DONK (1964) war bereit, nicht nur die deuteroplasmatischen, sondern alle in das Hymenium oder die Fruchtkörperoberfläche eindringenden Enden tramaler Hyphen, also alle Tramalcystiden im Sinne von LOHWAG (1941: 39), unter dem Begriff der Pseudocystiden zu vereinigen, wie dies von verschiedenen Autoren damals bereits getan wurde. Damit wurde «Pseudocystiden» zu einem zweideutigen Begriff, der aus diesem Grunde von PRICE (1973: 519) abgelehnt wurde. Um die Zweideutigkeit zu entfernen und die von DONK sanktionierte und von allen modernen Autoren (ausser SINGER) angenommene Erweiterung des Begriffes Pseudocystide zu bewahren, genügt es, die deuteroplasmatischen Pseudocystiden neu zu benennen. Es wird deshalb vorgeschlagen, sie **Heterocystiden** zu nennen.

SINGER (1986: 51) schloss nicht nur die endosekretorischen, sondern auch alle exkretorischen Cystiden in den Begriff Pseudocystide ein. KÜHNER (1980: 596) wehrte sich gegen diese Entfremdung, und sie wird auch hier abgelehnt.

Heterocystiden (Pseudocystiden im engeren Sinn, KÜHNER 1926). Es handelt sich ursprünglich um die in das Hymenium oder die Fruchtkörperoberfläche eindringenden Enden von Sekrethyphen. Da diese Pseudocystiden nicht von generativen Hyphen stammen und nicht wie die Basidien im Subhymenium entstehen, sind sie nach KÜHNER den Basidien nicht homolog. KÜHNER hatte

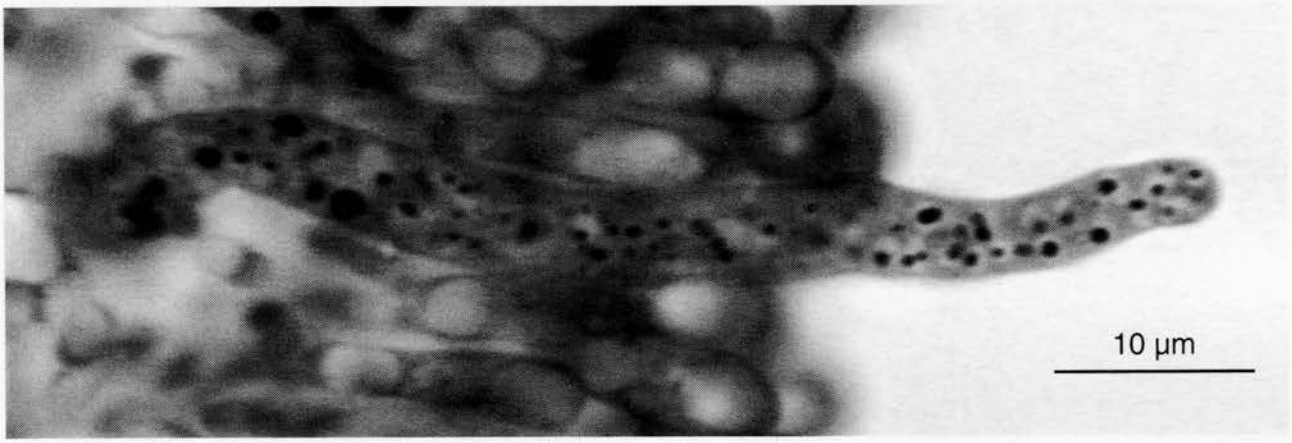


Figur 7.52: Heterocystiden sind deuteroplasmatische Pseudocystiden. Sie gehen querwandlos in Sekrethyphen der Fruchtkörpertrama über oder können aus vegetativen Hyphen in der Fruchtkörpertrama entstehen **(Pfeil).** Vgl. *Lentinellus cochleatus,* S. 629 – Nach Johansen & Ryvarden 1979 und Eriksson & Ryvarden 1975, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.52: Heterocystidia are deuteroplasmatic Pseudocystidia. They are the ends of non septate secretory hyphae or they may arise from vegetative hyphae deep within the fruit body tissue **(arrow).** If such cystidia arise within the subhymenium they are deuteroplasmatic hymenial cystidia, usually gloeocystidia. - Compare *Lentinellus cochleatus* on page 629.

jedoch nicht berücksichtigt, dass eine Hyphe nur streckenweise oder gar nur in einzelnen Zellen sekretorisch (deuteroplasmatisch) sein kann (vgl. S. 68-110). Wenn nur die letzte Zelle einer Hyphe deuteroplasmatisch geworden ist, so stellt sie eine sekretorische (deuteroplasmatische) Cystide dar, sei sie nun im Hymenium, auf einem Stiel oder auf einem Hut zu finden. Im Hymenium ist eine solche Cystide dann den Basidien homolog, wenn sie im Subhymenium oder im Hymenium aus einer generativen Hyphe entspringt (die oft auch Basidien bildet). In vielen Fällen jedoch geht eine vegetative Hyphe tief in der Fruchtkörpertrama in eine deuteroplasmatische Hyphe über, die dann ihrerseits als Pseudocystide in das Hymenium eindringt (Fig. 7.52, *Gloeocystidiellum porosum*, Pfeil).

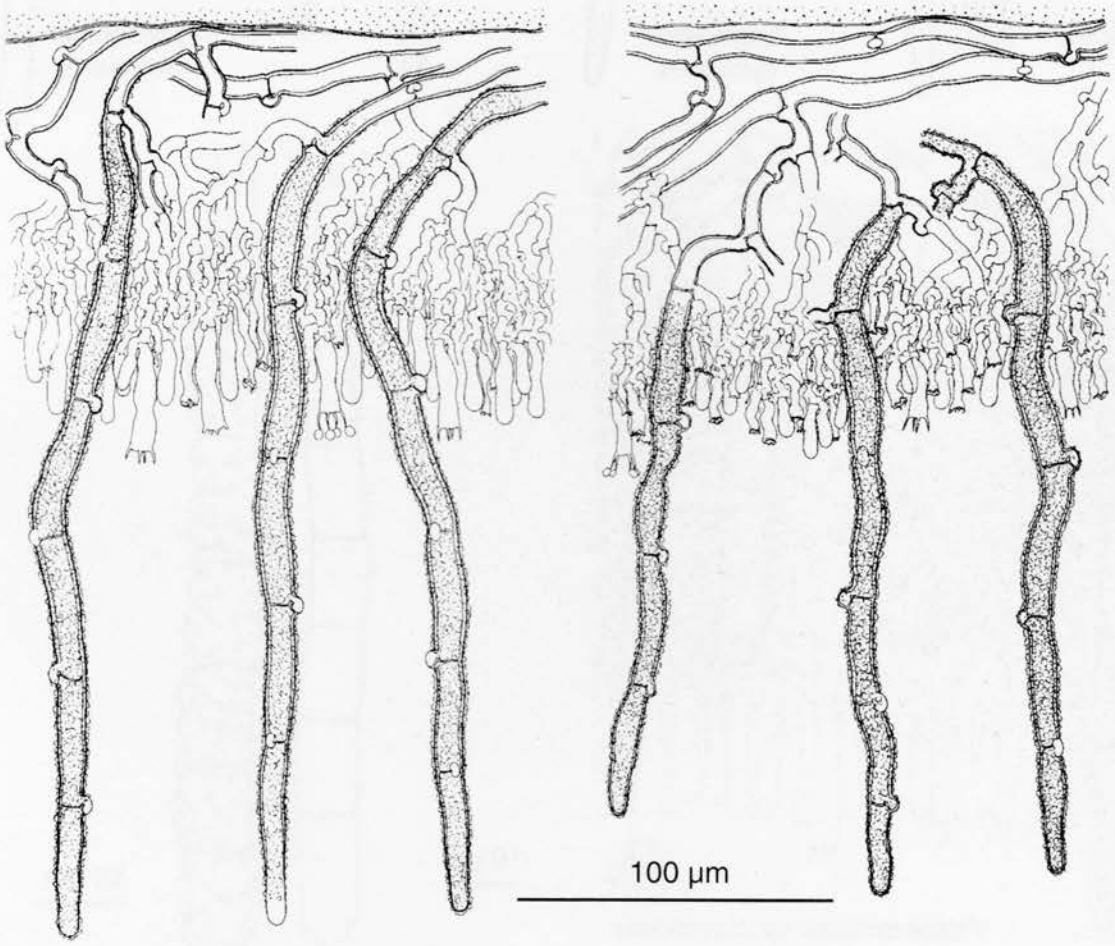
Heterocystiden sind dünn- oder dickwandig. Dickwandige Heterocystiden können auch als deuteroplasmatische Skeletocystiden verstanden werden. Das Deuteroplasma kann hydropler, thrombopler oder gloeopler sein (vgl. S. 72-88). Die gloeopleren Heterocystiden werden von den meisten Autoren als Gloeocystiden bezeichnet, denn zwischen den querwandlosen, tief in der Fruchtkörpertrama entspringenden Heterocystiden und den gloeopleren Hymenialcystiden kommen alle Übergänge vor. Unter den Agaricalen fallen *Hydropus nigrita* und einige *Hygrocybe*-Arten mit schwärzenden hydropleren Heterocystiden (HALLER 1953) sowie einige *Mycena*-Arten mit farbigen oder milchigen Heterocystiden auf (Fig. 7.53).



Figur 7.53: Diese Heterocystide im Hymenium von *Mycena haematopus* entspringt einer in diesem Schnitt nicht erfassten, in der Lamellentrama gewunden verlaufenden Laticifere. – Glutaraldehydfixierung, gefärbt mit Zirkonium-Eisen-Haematoxylin.

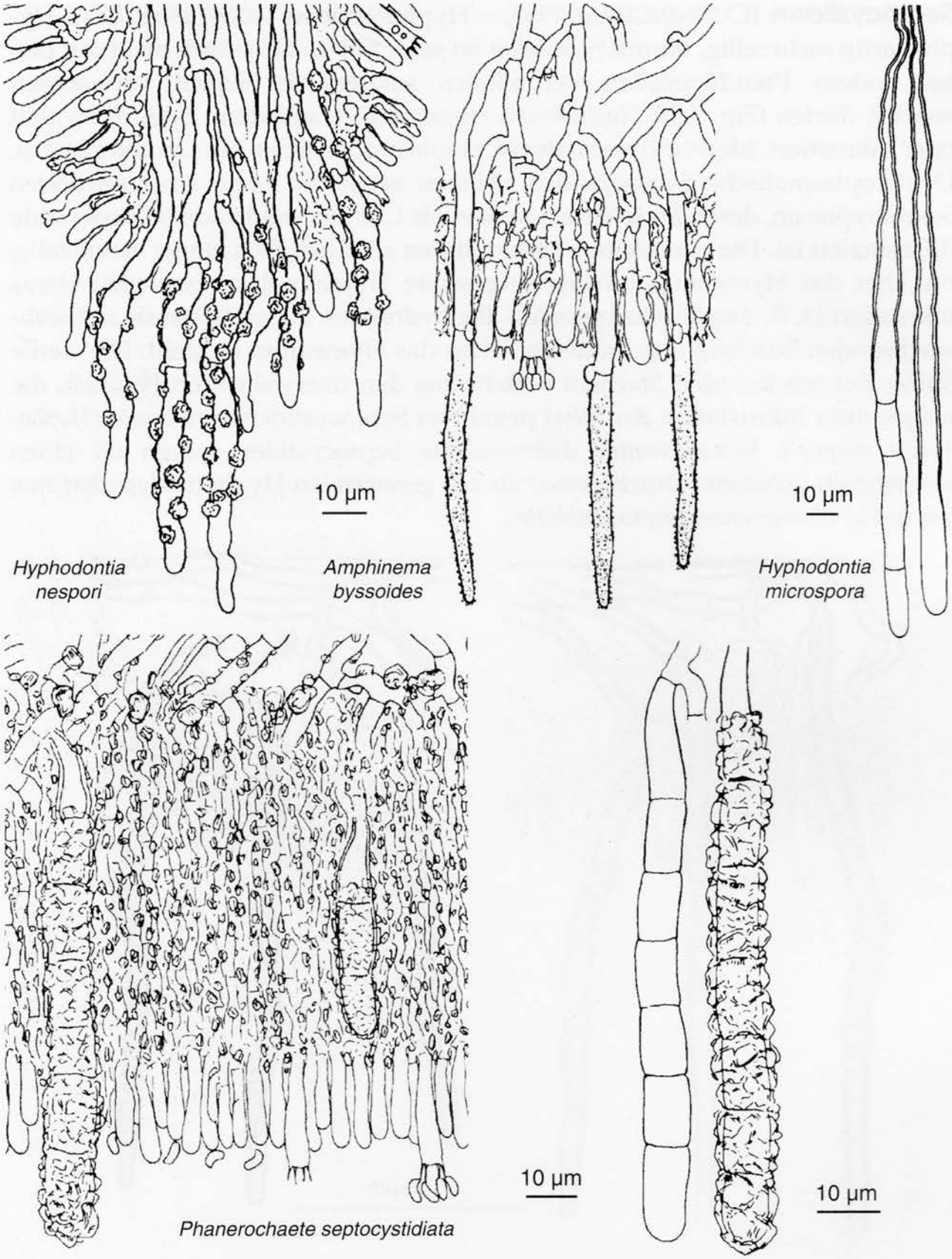
Figure 7.53: This heterocystidium in the hymenium of *Mycena haematopus* is the protruding end of a tramal laticiferous hypha not visible in this section. – Glutaraldehyde fixation, stained with hematoxylin after mordanting with zirconium and iron.

Septocystiden (CUNNINGHAM 1953; = Hyphocystiden DONK 1964: 234). Hyphenartig mehrzellig, oft mit Schnallen an jeder Septe, die jedoch nicht mit den bei andern Pseudocystiden verbreiteten sekundären Septen verwechselt werden dürfen (Fig. 7.55, *Hyphodontia microspora*). Wand dünn oder dick, glatt oder inkrustiert. Meist mit normalem Cytoplasma, seltener mit Deuteroplasma. Deuteroplasmatische Septocystiden nehmen meist die Form einer septierten Sekrethyphe an, deren Endzelle als hymeniale Chrysocystide oder Gloeocystide differenziert ist. Die einfachsten Septocystiden sind lediglich einige vereinzelte, bis über das Hymenium hinaus fortgesetzte Tramahyphen, bisweilen etwas inkrustiert (z. B. *Amphinema byssoides*). Bei hydnoiden Pilzen treten sie in herabwachsenden Büscheln auf, an deren Seiten das Hymenium entsteht. Die sterile Spitze der wachsenden Stacheln besteht aus den überstehenden Hyphen, die wegen ihrer Inkrustation den Wert primitiver Septocystiden annehmen (*Hyphodontia nespori*). Etwas weiter differenzierte Septocystiden zeigen oft einen beträchtlich grösseren Durchmesser als die generativen Hyphen *(Hypochnicium polonense, Phanerochaete septocystidiata).*



Figur 7.54: Die inkrustierten, beschnallten und leicht dickwandigen Septocystiden von *Hypochnicium polonense* sind auffallend dicker als die generativen Hyphen. – Nach Eriksson & Ryvarden 1976. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

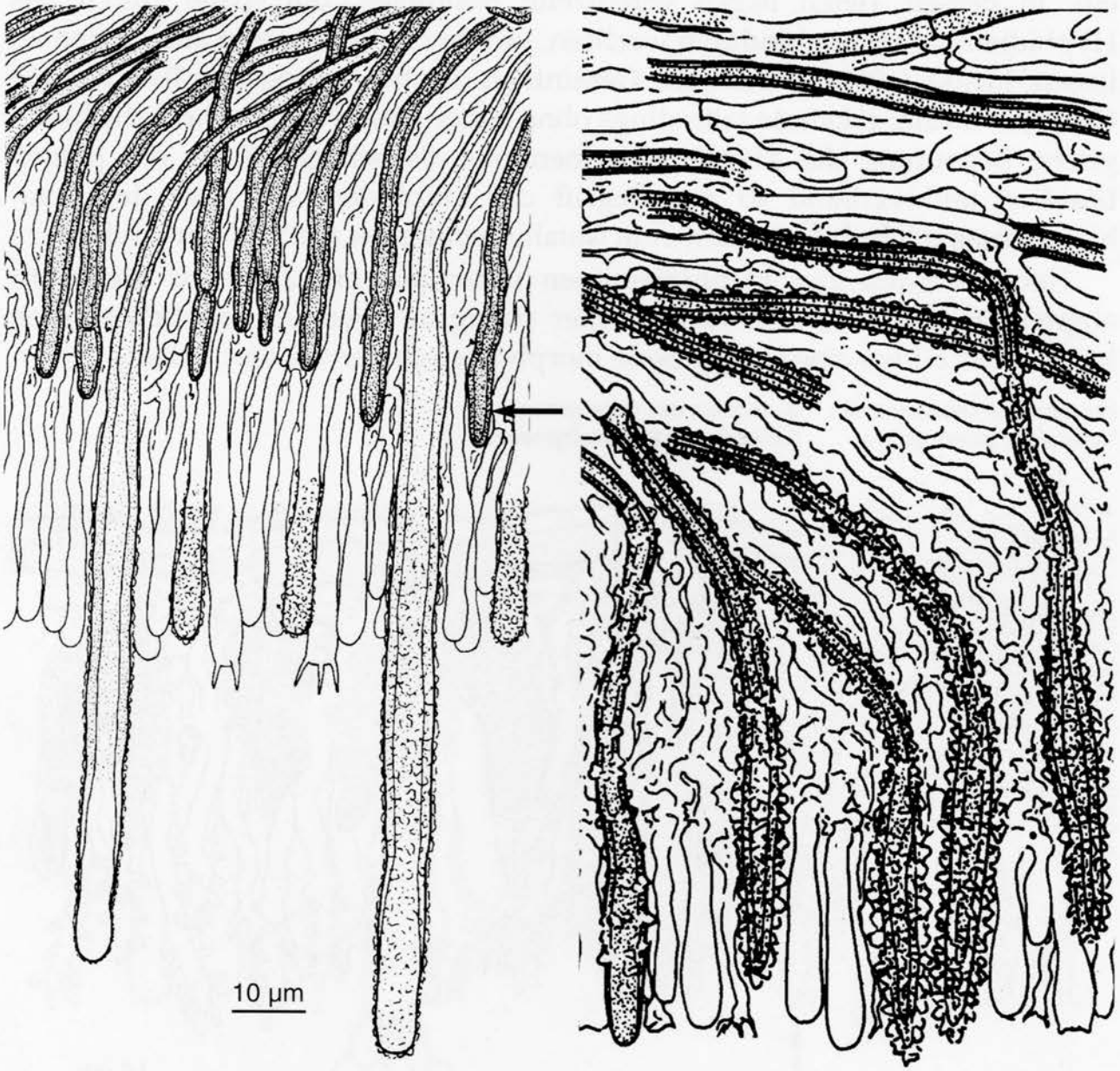
Figure 7.54: The incrusted and clamped septocystidia of *Hypochnicium polonense* have slightly thickened walls and are strikingly broader than the generative hyphae.



Figur 7.55: Falsche Septocystide mit sekundären Septen *(Hyphodontia microspora)* und echte Septocystiden mit primären Septen. – Nach Eriksson & Ryvarden, 1973, 1976, Eriksson & al. 1978, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.55: A false septocystidium with secondary septa *(Hyphodontia microspora)* and true septocystidia with primary septa.

Skeletocystiden (DONK 1964: 232; skelo-, skello- = dürr) sind dickwandige Enden tramaler Faserhyphen («Skeletthyphen»), die in das Hymenium eindringen. Sie sind oft morphologisch modifiziert. DONK (1967) möchte sie von den Lamprocystiden durch ihre nicht glasartig brüchige, sondern elastische Wand unterscheiden (vgl. S. 541). Die Enden der Skeletocystiden sind meist dünnwandig und oft etwas erweitert, bisweilen aber auch spindelig zugespitzt. Die Wand ist oft inkrustiert, bisweilen glatt. Der Inhalt ist manchmal deuteroplasmatisch (z.B. bei *Stereum sanguinolentum*).



Columnocystis abietinus *Lopharia spadicea*

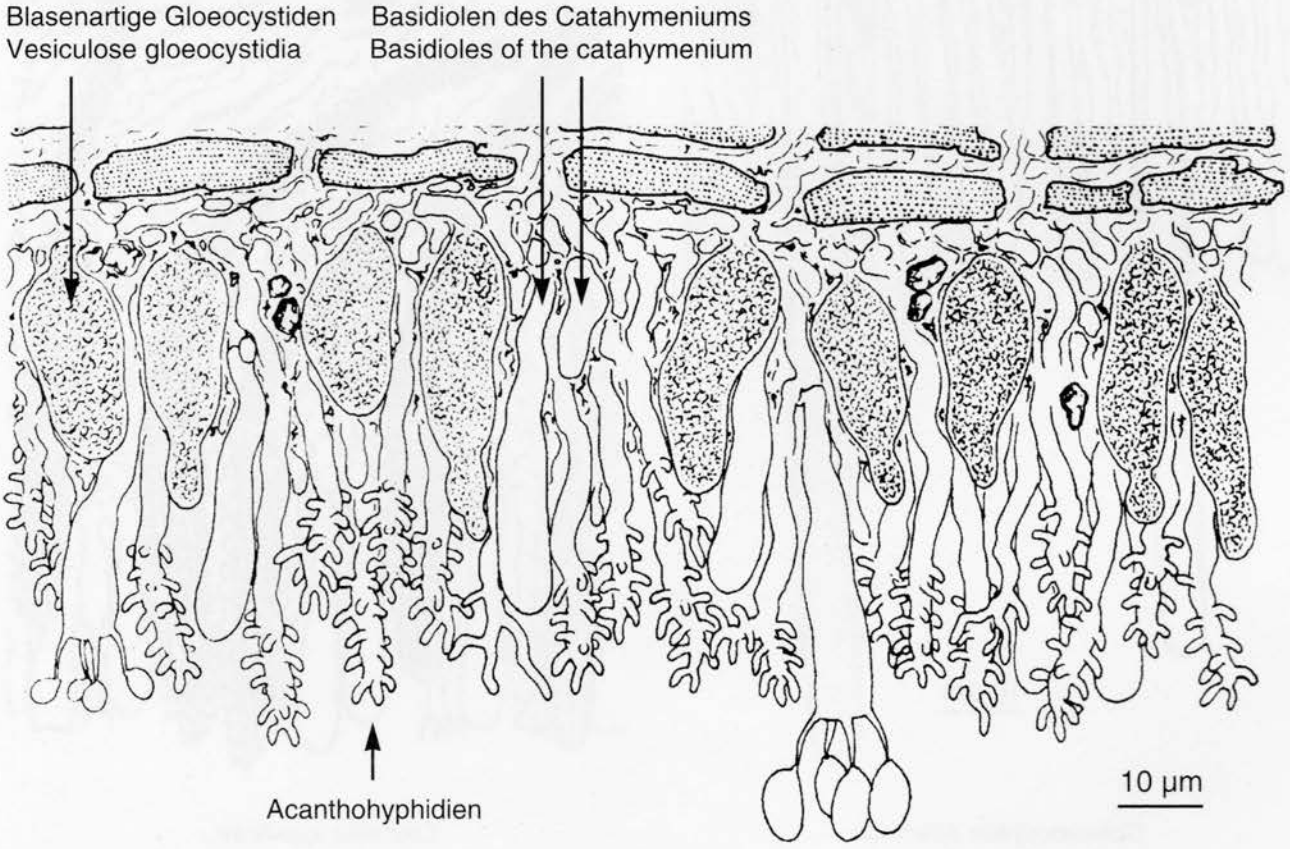
Figur 7.56: Inkrustierte Skeletocystiden. In der Trama von *Columnocystis* sind zahlreiche Endocystiden eingebettet **(Pfeil).** – Nach Eriksson & Ryvarden 1973, 1976, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.56: Incrusted skeletocystidia. The trama of *Columnocystis* contains numerous endocystidia **(arrow).**

HYPHIDIEN

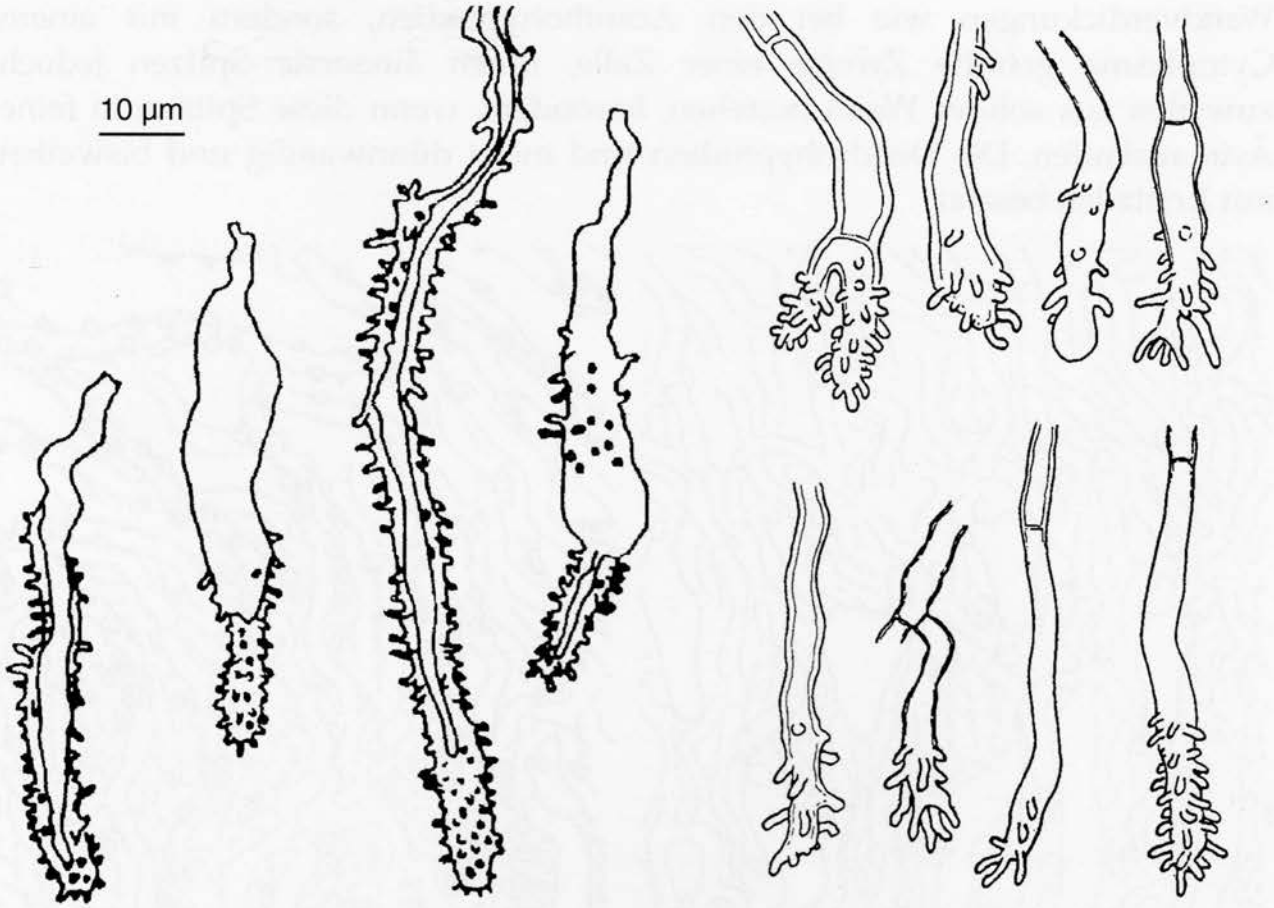
Die bei einigen Krustenpilzen beobachtete Neigung, zuerst eine Palisade von Tramalcystiden hervorzubringen und später die Basidien zwischen diese Zellen hineinwachsen zu lassen (vgl. PRICE 1973), ist bei einigen Pilzen besonders stark ausgeprägt. Diese Pilze bilden morphologisch differenzierte, oft stark verzweigte Zellen aus, die nach DONK (1956: 3; 1964: 230) **Hyphidien** genannt werden und die sich zu einer lückenlosen Deckschicht zusammenschliessen. DONK (1957: 4) führte für diese Schicht die Bezeichnung **Hyphidienhymenium** ein. In dessen Tiefen liegen vereinzelte Basidiolen, die später durch das Hyphidienhymenium hindurch wachsen, um ihre Ballistosporen abspringen zu lassen. LEMKE (1964a) nannte die Gesamtheit der tief verbogenen Basidien ein **Catahymenium**, erkannte (allerdings ohne näher darauf einzugehen) die biologische Bedeutung des Hyphidienhymeniums als Schutzgeflecht der jungen Basidien und verband so den Begriff der Hyphidien mit dem des Catahymeniums (mehr Information zum Catahymenium ist auf S. 619 zu finden).

Heute werden vier Hyphidientypen unterschieden, die zwar meist gut abgrenzbar sind, die aber nicht immer streng auseinander gehalten werden können. Sie bilden eine einzige Serie morphologisch verwandter Zellen.



Figur 7.57: Hyphidienhymenium mit Catahymenium von *Aleurodiscus cerussatus*. Einzelne Acanthohyphidien erinnern an Dendrohyphidien. – Nach Eriksson & Ryvarden 1973. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.57: Hyphidial hymenium with catahymenium of *Aleurodiscus cerussatus*. Some acanthohyphidia are reminiscent of dendrohyphidia.



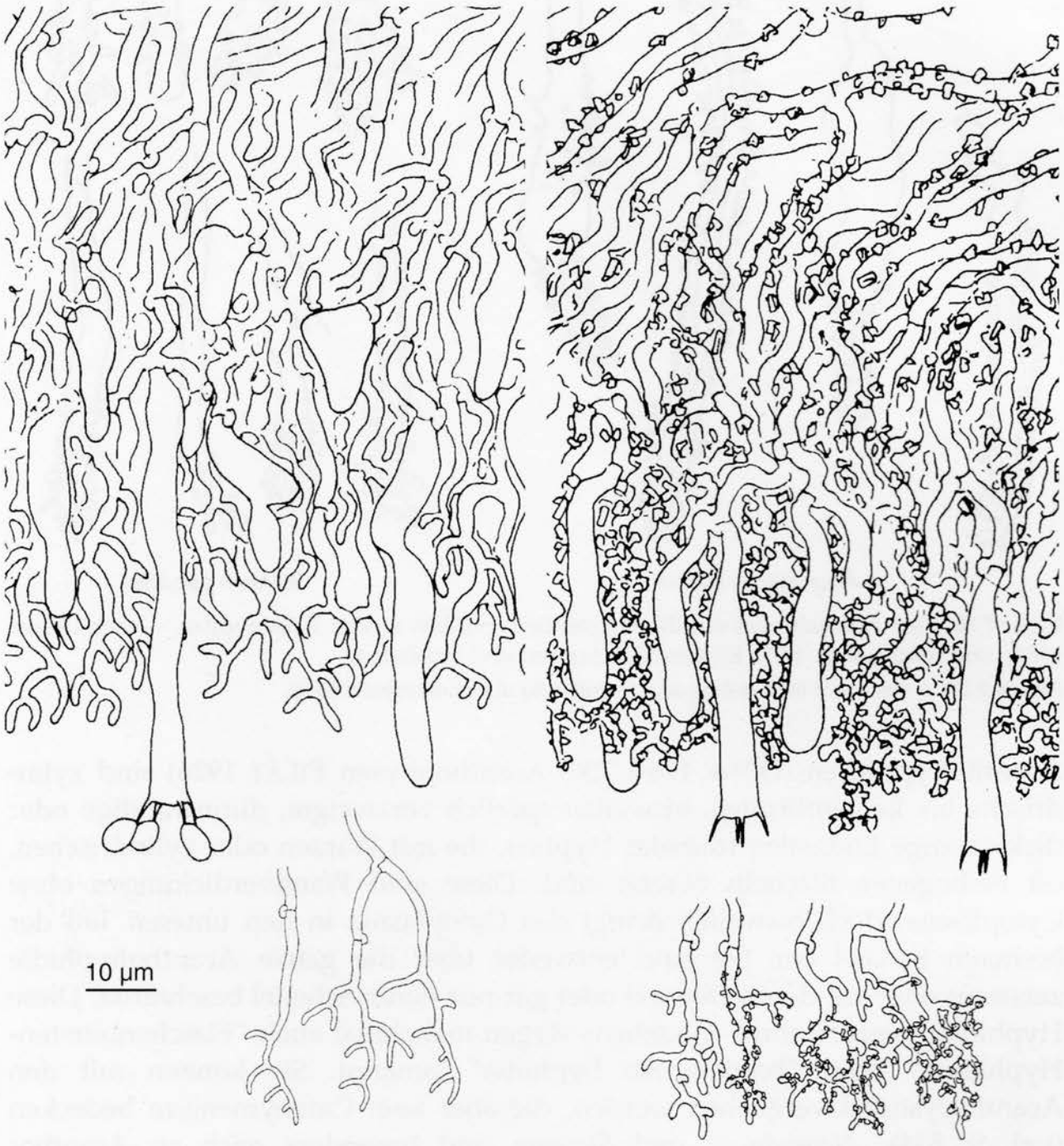
Figur 7.58: Eine Auswahl dickwandiger Acanthohyphidien zweier Krustenpilze. – Nach Lemke 1964a und Boidin & al. 1979. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.58: A sample of thick-walled acanthohyphidia of two resupinate fungi.

Acanthohyphidien (DONK 1964: 230; Acanthophysen PILÁT 1926) sind zylindrische bis keulenförmige, bisweilen spärlich verzweigte, dünnwandige oder dickwandige Endzellen tramaler Hyphen, die mit Warzen oder zylindrischen, oft verbogenen Stacheln besetzt sind. Diese sind Wandverdickungen ohne Cytoplasma, doch bisweilen dringt das Cytoplasma in den unteren Teil der breiteren Stachel ein. Sie sind entweder über die ganze Acanthohyphidie zerstreut oder auf deren Oberteil oder gar nur deren Scheitel beschränkt. Diese Hyphidien werden ihres Aussehens wegen manchmal auch "Flaschenbürsten-Hyphidien" oder "bottle-brush hyphidia" genannt. Sie können mit den Acanthocystiden verglichen werden, die aber kein Catahymenium bedecken (vgl. S. 534). *Aleurodiscus* und *Stereum* sind besonders reich an Acanthohyphidien, die jedoch nicht bei allen Arten dieser Gattungen auftreten.

Dendrohyphidien (DONK 1964: 230; Dendrophysen, v. HÖHNEL & LITSCHAUER 1907; Dendron = Baum) sind unregelmässig verzweigte Hyphidien, oft mit einem bäumchenartigen Aussehen. Die Verzweigungen sind nicht wiederholt dichotom und oft von sehr verschiedener Länge. Es sind nicht nur

Wandverdickungen wie bei den Acanthohyphidien, sondern mit einem Cytoplasma gefüllte Zweige einer Zelle, deren äusserste Spitzen jedoch zuweilen aus solider Wand bestehen, besonders, wenn diese Spitzen in feine Äste auslaufen. Die Dendrohyphidien sind meist dünnwandig und bisweilen mit Kristallen besetzt.

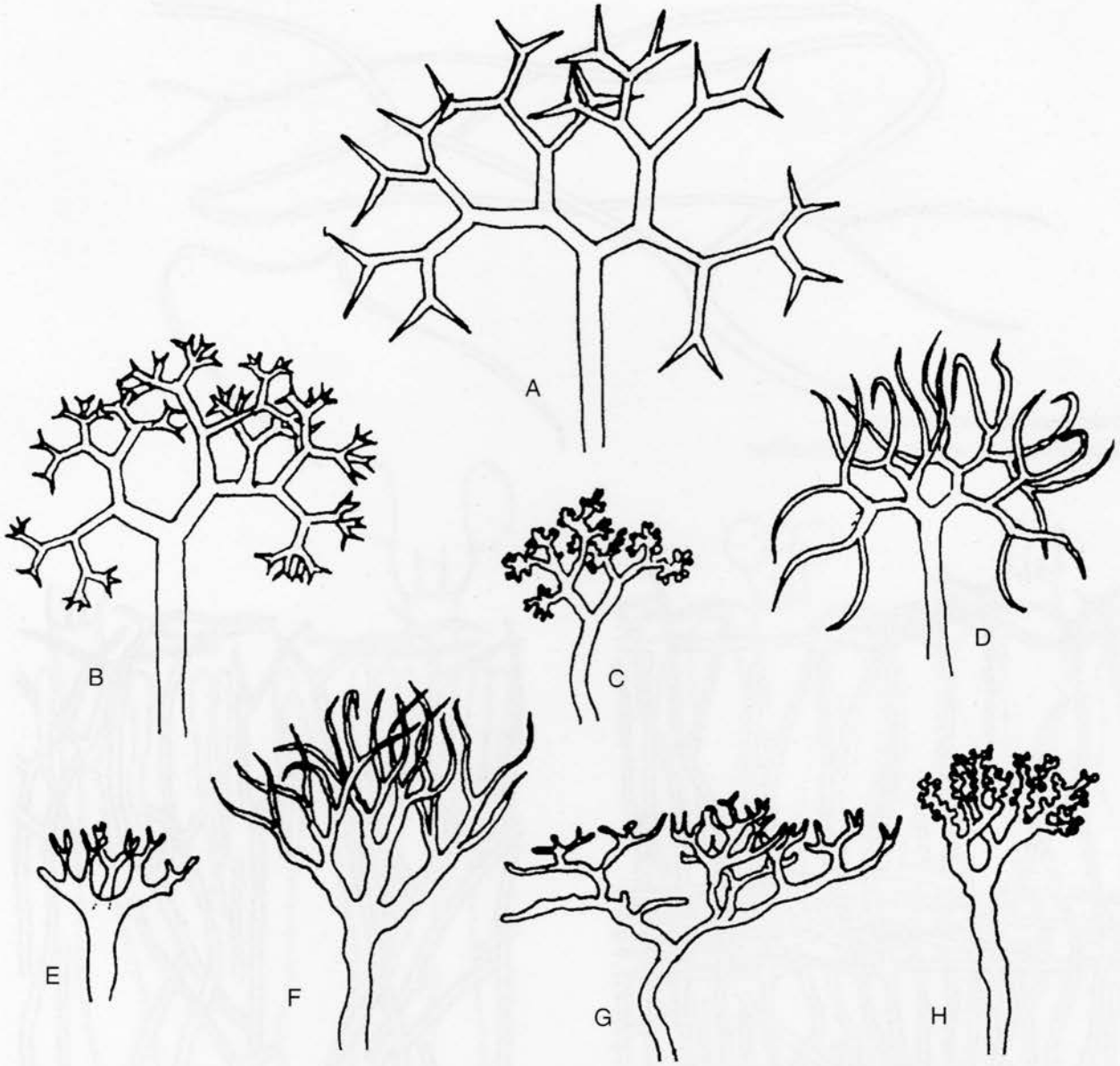


Figur 7.59: Dendrohyphidien zweier Krustenpilze und aus den tieferen Schichten durch das Hyphidienhymenium hindurchwachsende Basidien des Catahymeniums. – Nach Eriksson & Ryvarden 1976. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.59: A sample of dendrohyphidia from two corticiaceous fungi. The basidia from the catahymenium grow through the hyphidial hymenium for spore release.

Dichohyphidien (DONK 1964: 230; Dichophysen, PILÁT 1926; dicho- = zweifach, in zwei Teile gespalten) unterscheiden sich von den Dendrohyphidien im wesentlichen nur durch die mehr oder weniger regelmässig dichotomen Verzweigungen. Sie zeigen eine grosse morphologische Variationsbreite. Die weniger regelmässig verzweigten erinnern stark an die Dendrohyphidien, und Dichohyphidien mit langen, fadenförmig ausgezogenen Zweigen leiten zu den Dichofasern über.

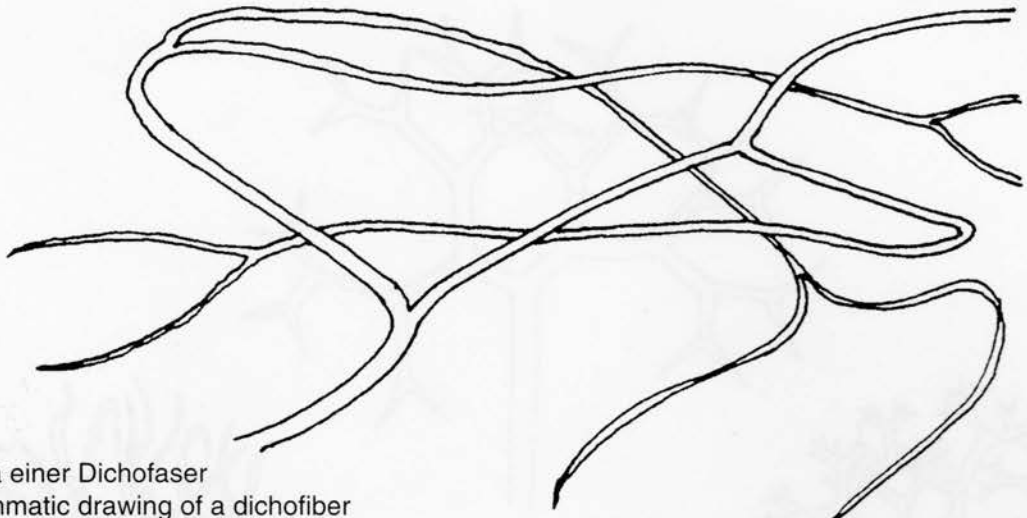
BOIDIN & al. (1980) haben versucht, aus der grossen Mannigfaltigkeit der Dichohyphidien einige Formen zu typisieren. Sie unterscheiden vier verschiedene Verzweigungsformen und drei verschiedene Kronenformen.



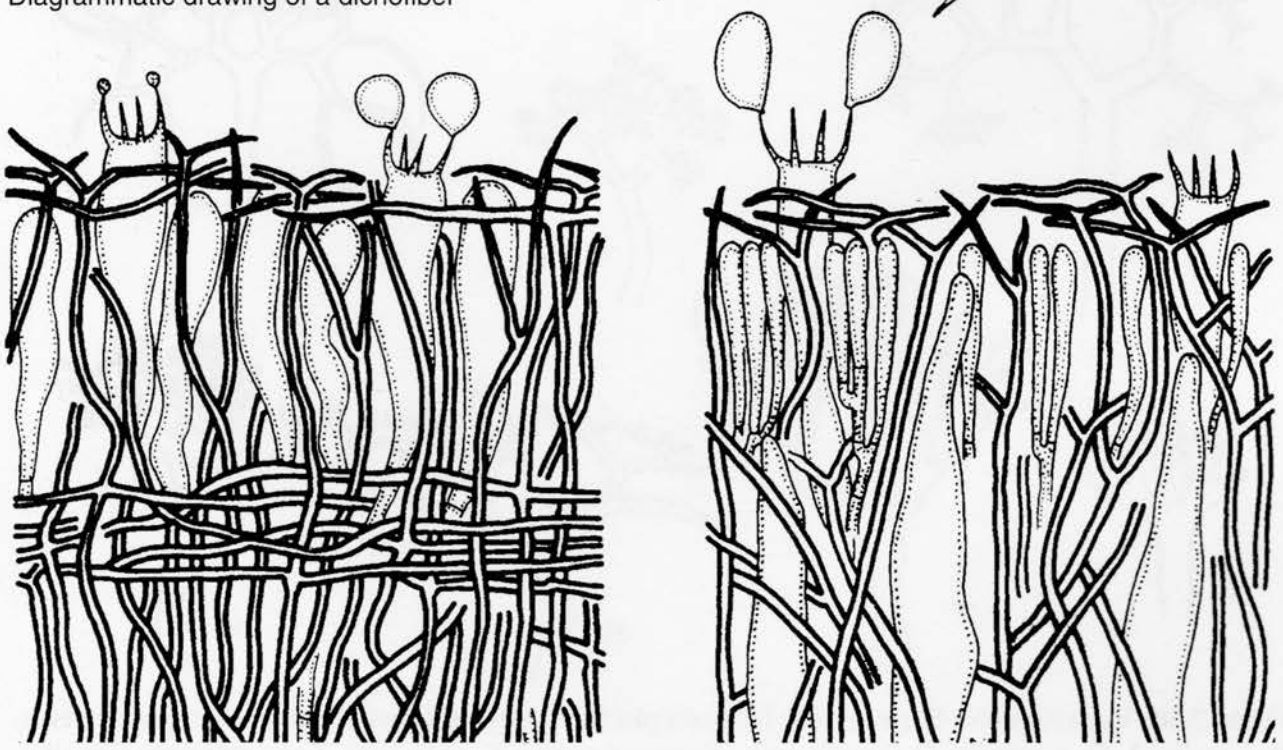
Figur 7.60: Verschiedene Formen der Dichohyphidien. **Verzweigungsformen: A**: geometrisch, **B**: koralloid, **C**: razemös, **D**: haarförmig; **Kronenformen: E**: reduziert, **F**: haarförmig-flabellat, **G**: ausgebreitet, **H**: razemös-flabellat. – Nach Boidin & al., 1980. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.60: Different forms of Dichohyphidia: **A**: geometric, **B**: coralloid, **C**: racemous, **D**: capilliform, **E**: reduced, **F**: capilliform-flabellate, **G**: expanded, **H**: racemous-flabellate.

Dichofasern (Dichofiber, BOIDIN & LANQUETIN 1987; Scytinostromoide Dichohyphidien, BOIDIN & al. 1980) sind Dichohyphidien mit extrem langen, faserhyphig ausgezogenen und oft verschlungenen Zweigen. Sie bilden in krustenförmigen Fruchtkörpern ein Geflecht von dichotom verzweigten Faserhyphen und leiten damit zu den eigentlichen Faserhyphen über, von denen sie oft nur mit Mühe unterschieden werden können. Der Unterschied zwischen den tramalen Faserhyphen und den Dichofasern besteht darin, dass die Dichofasern ein Catahymenium einschliessen, während die tramalen Faserhyphen spätestens im Subhymenium enden und die Basidien nicht umspinnen.



Schema einer Dichofaser
Diagrammatic drawing of a dichofiber



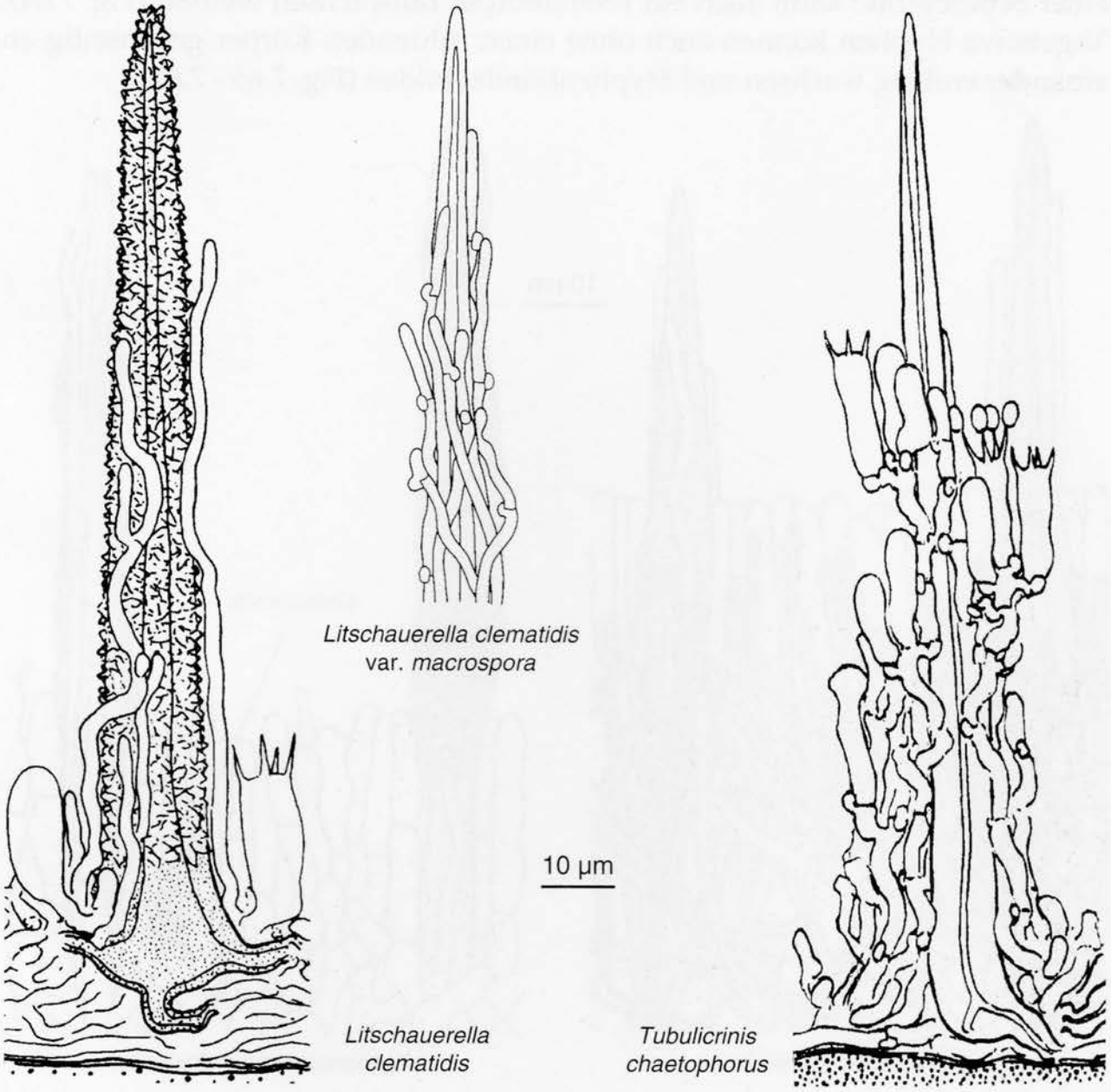
Scytinostroma portentosum *Scytinostroma odoratum*

Figur 7.61: Dichofasern der Gattung *Scytinostroma* mit resupinaten Fruchtkörpern. – Nach Boidin & al. 1980 und Rattan 1977. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.61: Dichofibres of the genus *Scytinostroma* with resupinate fruit bodies.

Lianenhyphen, Hyphenbündel und Cystidenbüschel

Das Wachstum der Hyphen entlang der Oberfläche fester Körper wird **thigmotropes Wachstum** genannt (thigm- = berühren, trop- = sich zuwenden). Die Lyocystiden von *Tubulicium vermiferum, Tubulicrinis chaetophorus* und *Litschauerella clematidis* werden von thigmotropen Hyphen überwachsen, deren Verhalten an das der Lianen erinnert (MAEKAWA 1993: "liane-like hyphae") und die **Lianenhyphen** genannt werden können (Fig. 7.62, 7.63). Weitere

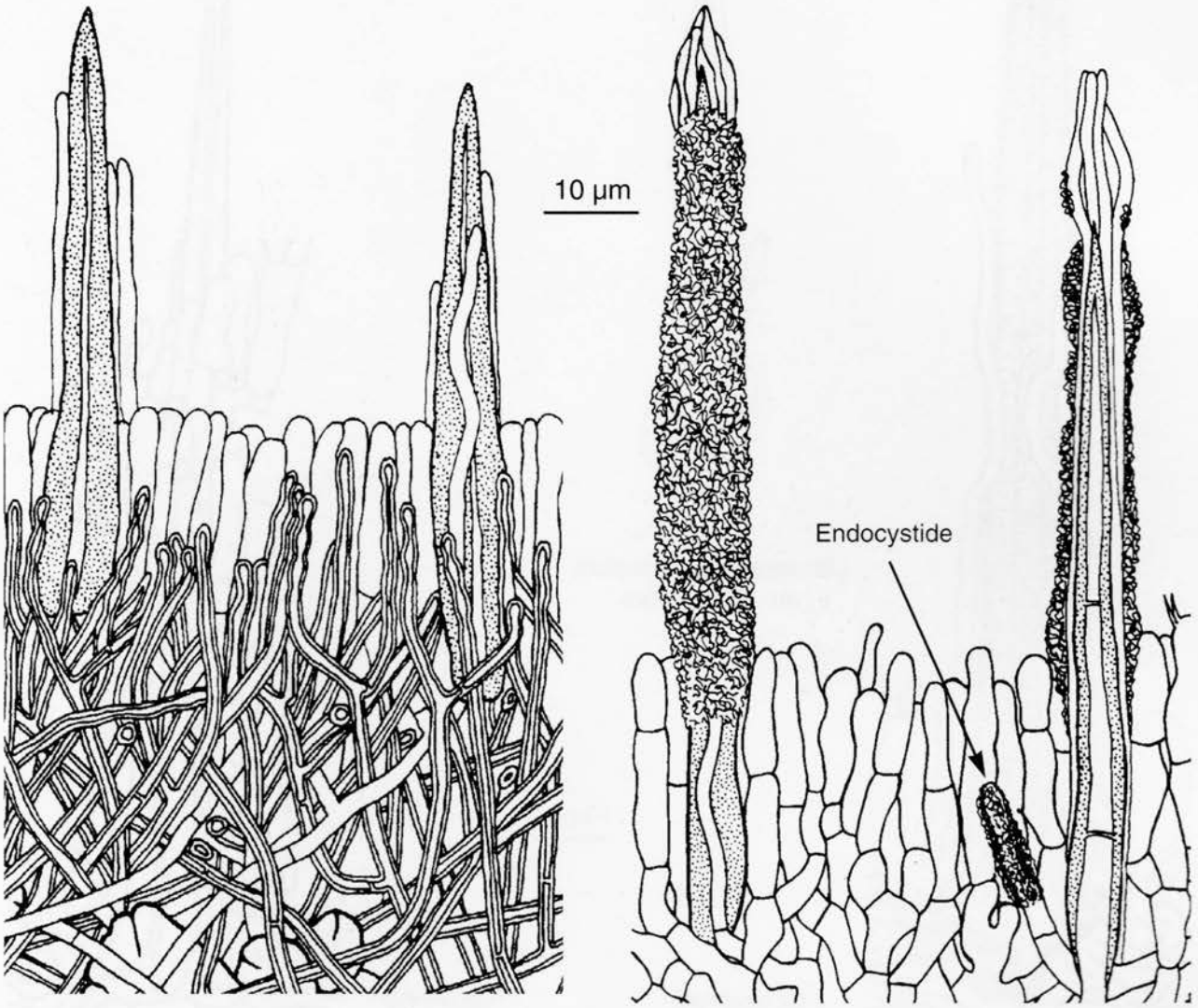


Figur 7.62: Die Lyocystiden der Krustenpilze *Litschauerella clematidis* und *Tubulicrinis chaetophorus* werden von thigmotropen Hyphen bewachsen, die manchmal sogar Basidien bilden. – Nach Eriksson & Ryvarden 1976, Hjortstam & al. 1988, und Maekawa 1993. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.62: The lyocystidia of the corticiaceous fungi *Litschauerella clematidis* and *Tubulicrinis chaetophorus* are overgrown by thigmotropic hyphae in a liane-like manner. The covering hyphae are called liane-hyphae. They may even produce basidia in some species.

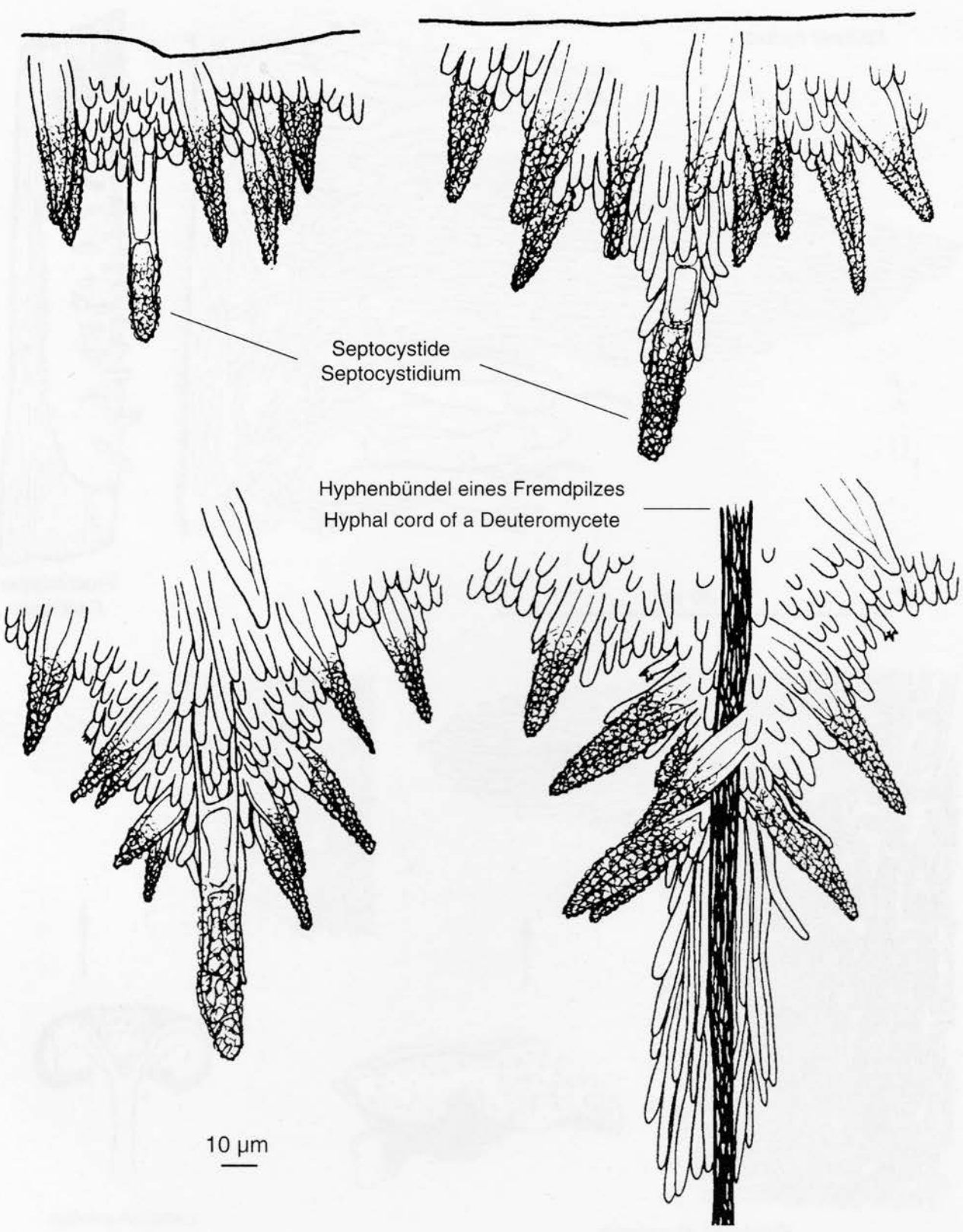
Beispiele thigmotroper Lianenhyphen können in der Gattung *Hymenochaete* gefunden werden (Fig. 7.63).

Das thigmotrope Verhalten auswachsender Hyphen kann zur Bildung von **Hyphenbündeln** (hyphal pegs) führen. Bei *Scopuloides hydnoides (= Phlebia hydnoides)* wachsen Lianenhyphen schichtenweise entlang einer Septocystide nach unten und bilden auf diese Weise die kurzen Stacheln des Hymeniums. Diese tragen Basidien und viele dickwandige, inkrustierte Cystiden. Anstelle einer Septocystide kann auch ein Fremdkörper umwachsen werden (Fig. 7.64). Vegetative Hyphen können auch ohne einen führenden Körper gegenseitig an einander entlang wachsen und Hyphenbündel bilden (Fig. 7.65 - 7.67).



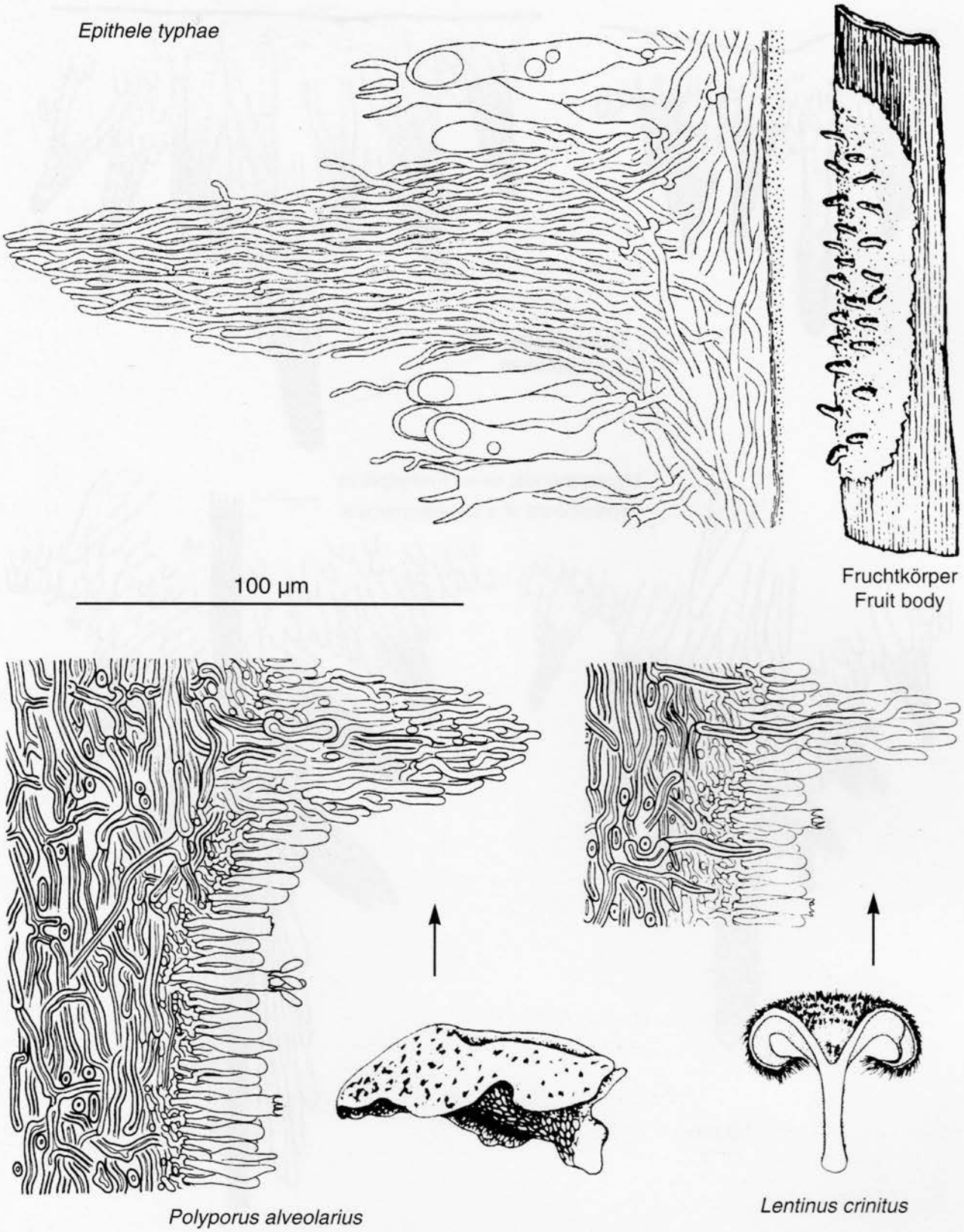
Figur 7.63: Zusammengesetzte Metuloiden entstehen durch das thigmotrope Entlangwachsen vegetativer Hyphen auf den Cystiden. Bei *Hymenochaete rhabarbarina* bilden diese Deckhyphen zudem einen feinkörnigen Exkretmantel. Diese Hyphen bilden innerhalb der Fruchtkörpertrama exkretorische Endocystiden aus. – Nach Léger & Lanquetin 1987, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.63: Compound metuloids are the result of the thigmotropic growth of vegetative hyphae on the cystidial surface. In *Hymenochaete rhabarbarina* these hyphae are covered by a finely granular excretion. They stem from the interior of the fruit body where they also form endocystidia.



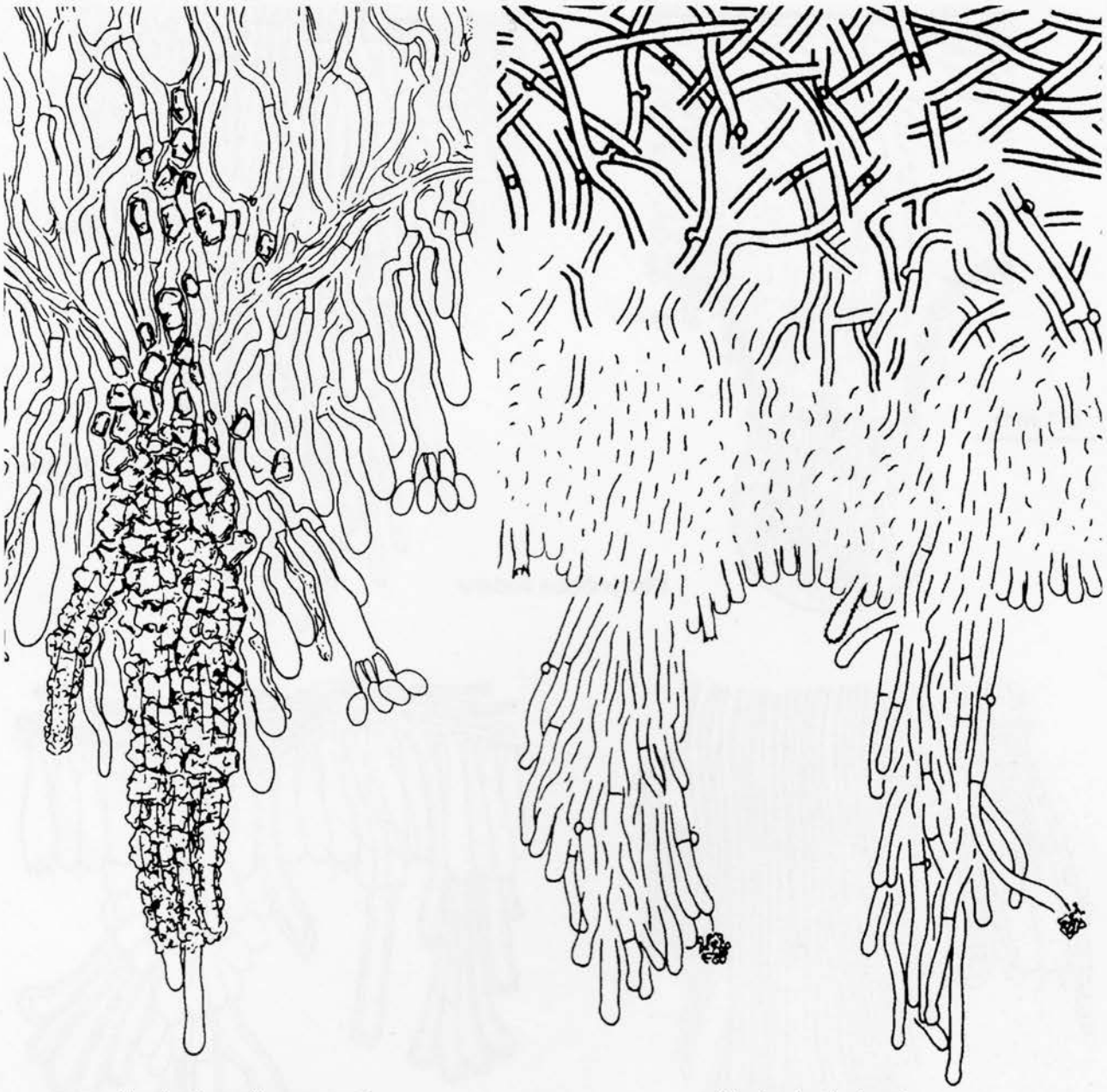
Figur 7.64: Thigmotropes Wachstum vegetativer Hyphen entlang einer Septocystide oder eines Fremdkörpers (hier ein Hyphenbündel eines Deuteromyceten) führt zur Bildung der Stacheln des Hymeniums von *Scopuloides hydnoides*. – Nach Price 1973, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.64: The thigmotropic growth of vegetative hyphae along a septocystidium or another body (here a hyphal cord of a Deuteromycete) results in the formation of hymenial aculei covered with basidia and incrusted lamprocystidia in the corticiaceous fungus *Scopuloides hydnoides*.



Figur 7.65: Waagrechte Hyphenbündel von *Epithele typhae* an aufrechten *Typha*-Stengeln, auf den Röhrenwänden von *Polyporus alveolarius* und auf den Lamellen von *Lentinus crinitus*. – Nach Patouillard 1900, Eriksson & Ryvarden1975, und Oberwinkler 1977. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.65: Horizontal hyphal pegs of *Epithele typhae* (on upright plants of *Typha*) and on the sides of the vertical hymenophores of *Polyporus alveolarius* and *Lentinus crinitus*.

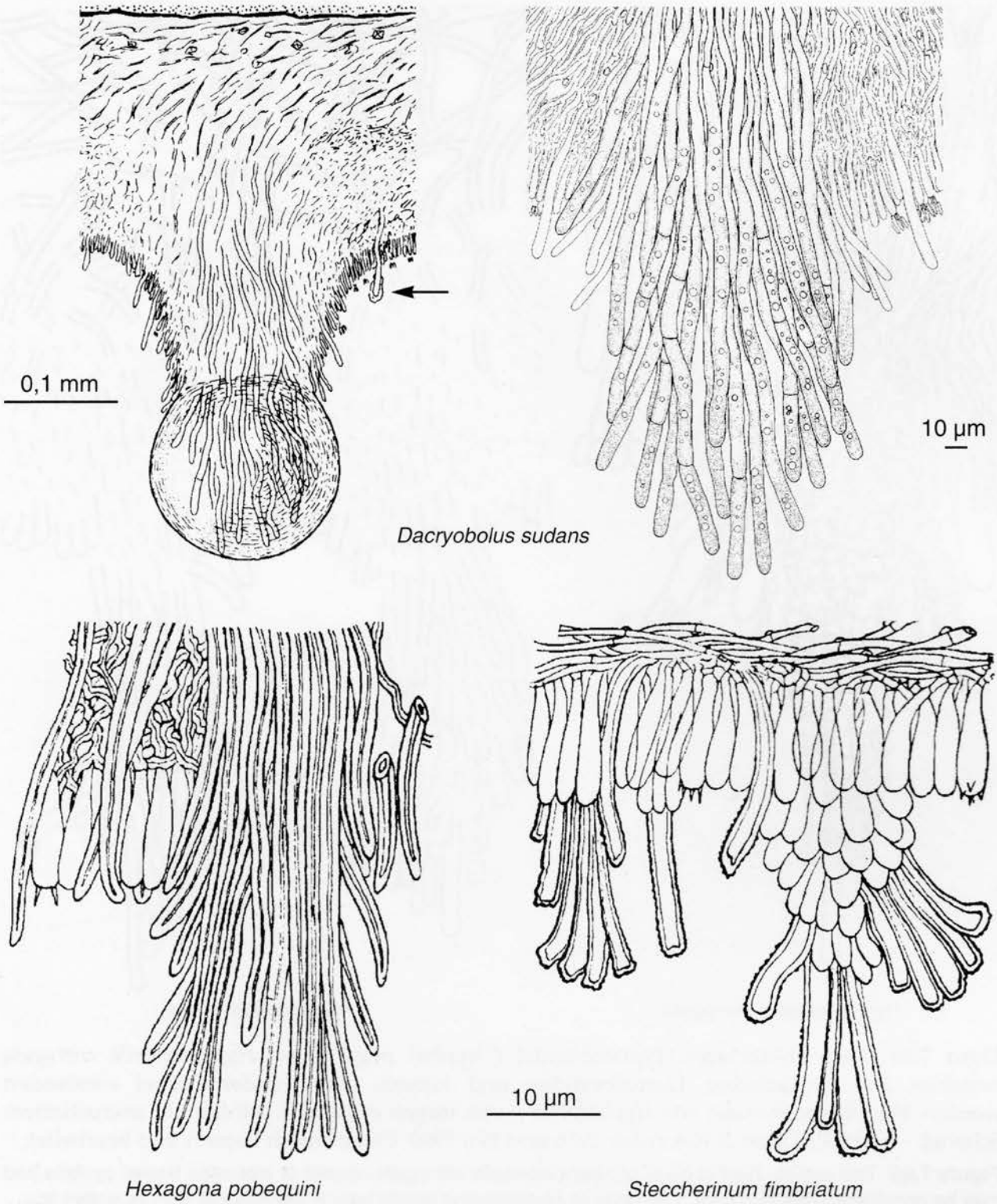


Hyphodermella corrugata *Hyphodontia lanata*

Figur 7.66: Die senkrechten Hyphenbündel ("hyphal pegs") von *Hyphodermella corrugata* bestehen aus inkrustierten Tramalcystiden und können als Cystidenbüschel verstanden werden. Die Hyphenbündel von *Hyphoderma lanata* tragen einzelne Cystiden mit inkrustiertem Scheitel. – Nach Eriksson & Ryvarden 1976 und Wu 1990. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 7.66: The vertical hyphal pegs of *Hyphodermella corrugata* consist of incrusted tramal cystidia and may be considered cystidial tufts. The pegs of *Hyphoderma lanata* bear a few cystidia with incrusted tips.

Hyphenbündel können auch aus Tramalcystiden (meist Septocystiden oder Skeletocystiden) zusammengesetzt sein und deshalb als **Cystidenbüschel** verstanden werden (Fig. 7.66, 7.67). Diese können exkretorisch und auch inkrustiert sein (z. B. bei *Hyphodermella corrugata, Dacryobolus sudans* oder *Steccherinum fimbriatum*). Die in Büscheln zusammengefassten Cystiden können im gleichen Hymenium auch als einzelne Cystiden auftreten (Fig. 7.67, Pfeil).

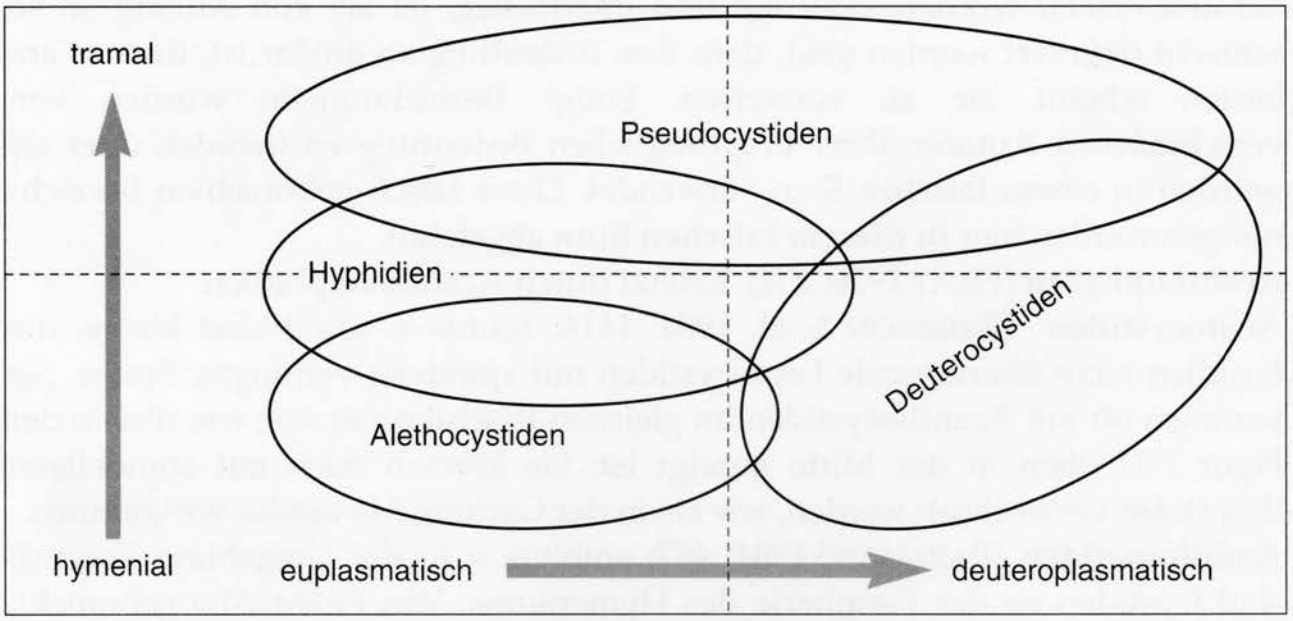


Figur 7.67: Die Cystidenbüschel von *Dacryobolus sudans* scheiden grosse Tropfen aus und bestehen aus exkretorischen, sekundär septierten Tramalcystiden, die auch als einzeln Cystiden auftreten können **(Pfeil)**. Auch Skeletocystiden können Cystidenbüschel bilden (*Hexagona pobequini* und *Steccherinum fimbriatum*). – Nach Eriksson & Ryvarden 1975 und Patouillard 1900. Elektronisch kopiert und bearbeitet. – Vergrösserungen angenähert.

Figure 7.67: The cystidial tufts of *Dacryobolus sudans* excrete big drops and consist of excretory tramal cystidia with secondary septa. The **arrow** indicates a single cystidium. Skeletocystidia too may form cystidial tufts, as shown here for *Hexagona pobequini* and *Steccherinum fimbriatum*. – Scale bars approximate only.

Überlappende Bereiche und Bezeichnungen

MAAS GEESTERANUS (1971) und PRICE (1973) haben beide mit Nachdruck darauf hingewiesen, dass die verschiedenen Cystidenarten lückenlos ineinander übergehen, und das vorliegende Kapitel macht es klar, dass weder die Hyphidien noch die Seten davon ausgenommen werden können. Die Überlappungen sind schematisch in der Figur 7.68 angetönt.



Figur 7.68: Schema der überlappenden Bereiche und Beziehungen der Cystiden im weiten Sinn.
Figure 7.68: Diagram of the overlapping concepts and terms of the cystidia in the widest sense.

Nicht zum Gebrauch empfohlene Bezeichnungen

Die folgenden Bezeichnungen werden zwar nicht abgelehnt, aber ihr Gebrauch scheint unnötig oder noch nicht genügend gerechtfertigt. Da einige Bezeichnungen heute sehr verbreitet sind und häufig angewendet werden, ist ihr Gebrauch kaum mehr rückgängig zu machen.

Caulocystiden (BULLER 1924; Caulis = Stengel, Stiel der Gewächse) sind Cystiden auf dem Stiel der Blätterpilze. «**Caulo-**» kann als topografische Präzisierung eingesetzt werden, z.B. Caulolamprocystiden.

Cheilocystiden (BULLER 1922; Cheilos = Lippe, Saum) sind Cystiden auf den Lamellenschneiden der Blätterpilze oder den Porenrändern der Röhrlinge und Porlinge. «**Cheilo-**» kann als topografische Präzisierung eingesetzt werden, z.B. Cheilolamprocystiden. Man vergleiche auch Paracystiden.

Dendrocystiden (PARMASTO 1968; 132) sind vereinzelte dendrohyphidienartig verzweigte Cystiden.

Dermatocystidien (FAYOD 1889. Derma = Haut). Cystiden auf dem Hut der Blätterpilze. Identisch mit BULLER's Pilocystiden und LOHWAG's Pileocystiden.

Echinocystiden (LOCQUIN 1953; PARMASTO 1984;). Dünnwandig, Apex rund, warzig bis bürstig. Werden als Leptocystiden oder Paracystiden verstanden.

Pleurocystiden (BULLER 1922; Pleura = Seite). Cystiden auf den Lamellenflächen der Blätterpilze. **«Pleuro-»** kann als topografische Präzisierung eingesetzt werden, z.B. Pleurolamprocystiden.

Abgelehnte Bezeichnungen

Die folgenden Bezeichnungen sind entweder durch neuere und präzisere Termini ersetzt worden, oder sie sind überflüssig, da sie von Anfang an so schlecht definiert worden sind, dass ihre Bedeutung so unklar ist, dass es am besten scheint, sie zu verwerfen. Einige Bezeichnungen wurden von verschiedenen Autoren ihrer ursprünglichen Bedeutung entfremdet, oder sie wurden in einem falschen Sinn verwendet. Diese falsch gebrauchten Bezeichnungen werden hier **in diesem falschen Sinn** abgelehnt.

Acanthophysen (PILÁT 1926: 204). Ersetzt durch Acanthohyphidien.

Acutocystiden (ERIKSSON & al. 1984: 1416; acutus = spitz) sind kleine, die Basidien nicht überragende Leptocystiden mit spindelig verjüngter Spitze. Sie kommen oft mit Acanthocystiden im gleichen Fruchtkörper vor, wie dies in der Figur 7.21 oben in der Mitte gezeigt ist. Sie können auch mit spindeligen Basidiolen verwechselt werden, wie sie in der Gattung *Marasmius* vorkommen.

Ambitocystiden (PARMASTO 1984: 467; ambitus = in der Umgebung liegend) sind Cystiden an der Peripherie des Hymeniums. Von PARMASTO gebraucht, aber nicht formell vorgeschlagen.

Cheilocystiden im Sinne von SINGER (1986) sind weder exkretorische noch deuteroplasmatische Leptocystiden der Lamellenschneide. In diesem Sinne identisch mit ROMAGNESI's Randhaaren (1944) und mit den Paracystiden.

Chiastocystiden (LOCQUIN 1953) sind septierte Cystiden.

Coscinocystiden (SINGER 1947) sind Gloeocystiden *(Gloeocantharellus).*

Cystidiolen. Ein chaotischer Begriff, vor dessen Gebrauch dringend abgeraten werden muss. Da die Originalveröffentlichung nicht gefunden werden konnte, wird hier die Definition von BOURDOT & GALZIN (1928: 168) gegeben, die der Auffassung von BOURDOT wohl sehr nahe kommt: "... une baside stérile, terminée en pointe ou obtuse, peu émergente, conservant le diamètre de la baside et naissant au même niveau" ("... eine sterile Basidie, mit spitzem oder stumpfem Ende, wenig überstehend, vom gleichem Durchmesser wie die Basidien und auf dem gleichen Niveau entstehend"). Aus dieser Beschreibung wurde in der Folge nicht die geringe Grösse der Cystiden als Kriterium verwendet (wie dies in der Bezeichnung festgehalten wird!), sondern die Forderung, dass sie «auf dem gleichen Niveau wie die Basidien» entstehen sollen. Dies führte dazu, dass BOEDIJN (1936) erwähnte, dass sogar die riesigen, weit überstehenden *Coprinus*-Cystiden eigentlich Cystidiolen genannt werden müssten; und SINGER (1986) bezeichnete die deuteroplasmatischen Cystiden von *Panaeolus semiovatus* (Semiovatus-Typ der Chrysocystiden) als Cystidiolen.

LENTZ (1954: 186) sondert nicht die Verwurzelung der Cystidiolen «auf dem gleichen Niveau wie die Basidien» aus, sondern betont "They are not juvenile cystidia, nor are they immature basidia, but probably represent the simplest form of distinctly modified, permanently sterile basidium." ("Sie sind weder junge Cystiden noch unreife Basidien ..."). Demgegenüber fasst sie DONK (1957: 6) als junge Cystiden auf, räumt aber ein (1964: 231), dass es sich auch um abortive Basidien handeln könne. THIND (1980: 12) fügt diesen Auffassungen noch bei, dass eine Cystidiole auch eine ausgewachsene, aber kleine Cystide sein kann. Überzeugend hat SMITH (1966: 172) vom Gebrauch des Wortes Cystidiolen abgeraten. In Anlehnung an die Basidiole sollte eine Cystidiole als eine junge, noch nicht differenzierte Cystide betrachtet werden, aber in vielen Fällen wäre sie von der Basidiole morphologisch nicht unterscheidbar. Die Tendenz, kleine Cystiden als Cystidiolen zu betrachten, kann nicht gerechtfertigt werden, da die Grösse eine der am meisten veränderlichen Züge der Leptocystiden ist. Auch die Tatsache, dass einige Cystiden das Hymenium nicht überragen, hat keinen Einfluss auf deren Nomenklatur. Von BOURDOT & GALZIN (1927), ROMAGNESI (1944), LENTZ (1954), TALBOT (1954), JÜLICH (1984), BREITENBACH & KRÄNZLIN (1986) und SINGER (1986) wird die Cystidiole angenommen, von DONK (1964), SMITH (1966), PIERCE (1973) und THIND (1980) hingegen abgelehnt.

Dendrophysen (PILÁT 1926: 204. Dendron = Baum). Ersetzt durch Dendrohyphidien.

Dichophysen (PILÁT 1926: 204). Ersetzt durch Dichohyphidien.

Epicystiden (LOCQUIN 1953): hymeniale, die Basidien überragende Cystiden.

Hymenocystiden (LOCQUIN 1953) ist die Gesamtheit aller Cystiden auf den Lamellenflächen und Lamellenschneiden

Hyphocystiden (DONK 1964: 234) sind Septocystiden.

Hypocystiden (LOCQUIN 1953) entspringen den tieferen Schichten des Hymeniums und ragen nicht über die Basidien hinaus.

Lacteocystiden (LOCQUIN 1953; lacteus = milchig). Von einer Laticifere gebildete Pseudocystide mit stärker auslaufendem Deuteroplasma ("Cystides issues de laticifers à contenu lactescent"). LOCQUIN hat weder ein Beispiel genannt noch einen Morphotypus bezeichnet.

Lamprocystiden im Sinne von BUYCK (1989) sind dickwandige Gloeocystiden (Macrocystiden) von *Russula lamprocystidiata* und *R. guayarensis.*

Macrocystiden (ROMAGNESI 1944) sind Gloeocystiden *(Russulaceae).*

Metuolide Cystiden (PRICE 1973) sind Lamprocystiden.

Mycoscleriden sind Endolamprocystiden, oft hyphenähnlich (SMITH 1966).

Oleocystiden (CORNER 1950: 20. Oleum = Oel) ist ein irreführender Name; durch Halocystiden ersetzt. *Physalacria, Hormomitaria.* CORNER (1950: 20) definiert seine «Oleocystiden» der Gattungen *Physalacria* und *Hormomitaria* als

keulenförmige, oft kopfige Cystiden mit einer ölig-harzigen Ausscheidung, die von der äussern Schicht der Cystidenwand bedeckt sein soll. PETERSEN (1980) und BERTHIER (1985) bezweifeln das Vorhandensein dieser Wand.

Oleocystiden im Sinne von PETERSEN (1985) sind Gloeosphexen von *Hohenbuehelia.*

Phaeocystiden (CLÉMENÇON 1972b) sind Gloeocystiden *(Fayodia deusta).*

Pileocystiden (LOHWAG 1941; lat. pileus = gr. pilos = eine runde, den Schläfen anliegende Filzkappe, nicht zu verwechseln mit lat. pilus = Haar). Korrektur für BULLER's Pilocystiden. **«Pileo-»** kann als topografische Präzisierung eingesetzt werden, z.B. Pileolamprocystiden.

Pilocystiden (BULLER 1924; Griechisch Pilos = eine runde, den Schläfen anliegende Filzkappe). Cystiden auf dem Hut der Blätterpilze. Identisch mit FAYOD's Dermatocystiden und LOWAG's Pileocystiden.

Plectocystiden (LOCQUIN 1953) entspringen direkt den Faserhyphen der Fruchtkörpertrama, sind also Skeletocystiden.

Pleurocystiden im Sinne von BOIDIN & LANQUETIN (1975: 487) sind seitlich aus einer Hyphe wachsende Gloeocystiden, also Plagiogloeocystiden *(Vararia fusispora).*

Primordiocystiden (LOCQUIN 1953) entspringen direkt einer Primordialhyphe.

Pseudocystiden im Sinne von KUBICKA (1971) sind die Leptocystiden an der Lamellenschneide von *Inocybe.*

Radicate Cystiden (CUNNINGHAM 1955; Radix = Wurzel).

Plagiolamprocystiden wachsen seitlich aus den basalen Hyphen resupinater Aphyllophoralen aus. Ihre Basis ist entweder blasig oder trägt zwei bis mehrere seitliche, wurzelähnliche Ausläufer. Die Cystidenwand ist meist dick und bisweilen mit Kristallen besetzt. Die Lyocystiden von DONK (1956) können als Untertyp der radicaten Cystiden betrachtet werden. Die **dickwandigen radicaten Cystiden** sind seitlich aus einer Hyphenzelle auswachsende Lamproystiden und stellen deshalb **Plagiolamprocystiden** dar (die **dünnwandigen radicaten Cystiden** sind **Plagioleptocystiden**).

Randhaare (ROMAGNESI 1944) sind Cheilocystiden im Sinne von SINGER (1986).

Retinocystiden (KÜHNER 1980: 591) wurde als Bezeichnung von CORNER's Oleocystide ins Auge gefasst, aber nicht vorgeschlagen. Geht vielleicht auf einen Druckfehler für **"Resinocystide"** zurück.

Setocystiden (LOCQUIN 1953) sind dickwandige Pileo- und Caulocystiden.

Stellocystiden (LOCQUIN 1953) sind sternförmige Setocystiden.

Sulfocystiden (BOIDIN 1958b; Sulfur = Schwefel). Gloeocystiden, deren Deuteroplasma in Aldehyd-Schwefelsäure einen grauen, graublauen oder schwärzlichen Ton annimmt. Gleichbedeutend mit den falsch verstandenen Macrocystiden von SINGER (1962: 41; 1986: 51), DONK (1964: 232), LEMKE (1964a,b), PRICE (1973) und THIND (1980), vgl. S. 527 unten.

8

BASIDIOME

Für die basidienführenden und sporenerzeugenden Organe der Hymenomyceten (die «Pilze» der Pilzsammler und Köche) werden mehrere Ausdrücke gebraucht: z.B. Fruchtkörper, Carpophor, Basidiocarp, Sporocarp, Sporophor und Receptaculum. Viele Mykologen lehnen diese Bezeichnungen ab und brauchen an deren Stelle den Ausdruck Basidiom.

DONK brauchte die Bezeichnung **Basidiom** zum ersten (und wahrscheinlich einzigen) Mal im Jahre 1969, allerdings ohne Erklärung und ohne Begründung, und es war sein Mitarbeiter MAAS GEESTERANUS (1970, 1971), der diesen Ausdruck korrekt einführte, erläuterte und auch später konsequent gebrauchte: "Nous préférons ce terme (latin: basidioma) ... pour désigner le réceptacle sporifère d'un Basidiomycète. Le terme s'emploie par analogie avec ascome (latin: ascoma), mot introduit par Wallroth pour caractériser le réceptacle d'un Ascomycète" ("Wir ziehen diesen Ausdruck vor ... um das sporulierende Receptaculum eines Basidiomyceten zu bezeichnen. Der Ausdruck wird in Analogie zu Ascom gebraucht, ein Wort, das von Wallroth eingeführt wurde, um das Receptaculum eines Ascomyceten zu benennen").

Nach OBERWINKLER (1977, 1985) gibt es basidienführende, aber fruchtkörperlose Basidiomyceten, deren sporulierendes Stadium nur aus wenigen, dem Substrat zerstreut aufliegenden Hyphen mit vereinzelten Basidien besteht (z.B. *Sphaerobasidium minutum*). Ein anderer primitiver Pilz ist *Ambiniva filobasidia*, ein Saprophyt amerikanischer Wälder, der in der Laubstreu und in Kulturen vereinzelte Mycelbasidien anlegt, deren zerstreute Anordnung in keiner Weise an ein Hymenium erinnert (Fig. 8.4, S. 601; KATZ 1974). Auch dieser Pilz ist ein basidienführender, aber fruchtkörperloser Basidiomycet. Unter den höher entwickelten Hymenomyceten gibt es einige Arten, die zusätzlich zu den echten Fruchtkörpern und unabhängig davon auch noch Mycelbasidien bilden, z.B. *Armillaria «mellea»* s.l., *Fistulina hepatica, Lyophyllum tylicolor* und *Phellinus contiguus* (KNIEP 1911, CARTWRIGHT 1937, YAMANAKA & SAGARA 1990, BUTLER 1992). Diese basidienführenden Mycelien können nicht als die Fruchtkörper dieser Pilze betrachtet werden, und auch *Sphaerobasidium minutum* kann als ein Mycelium mit Mycelbasidien verstanden werden.

Da MAAS GEESTERANUS (1970, 1971) die Bezeichnung Basidiom ausdrücklich als Ersatz für Fruchtkörper eingeführt hat, bleiben die Sporulationsstadien der fruchtkörperlosen Pilze und die Ansammlungen von Mycelbasidien von diesem Begriff trotz der Anwesenheit von Basidien ausgeschlossen. Deshalb wird hier vorgeschlagen, den Begriff Basidiom auf alle basidienführenden Teile oder Organe eines Pilzes zu erweitern. Diese Begriffserweiterung betrifft nur eine geringe Anzahl Arten und hat in der Praxis keine grossen Folgen. Fast immer wird ein Basidiom einen Fruchtkörper bezeichnen, und in den andern Fällen kann der Ausdruck **Mycelbasidiom** gebraucht werden.

Zwar sind alle basidienführenden Fruchtkörper gerade wegen der Anwesenheit von Basidien auch Basidiome, aber **ein Basidiom wird erst durch das Auftreten von zusätzlichen Geflechten zum Fruchtkörper**. Die zusätzlichen Geflechte übernehmen Aufgaben der Sporulationsbiologie und sind Antworten auf ökologische Faktoren wie Schutz der Basidien vor Austrocknung oder vor Räubern, Steigerung der Sporenproduktion oder Verbesserung der Sporenaussaat. Der Übergang vom Mycelbasidiom zum Fruchtkörper ist oft fliessend, und viele Krustenpilze beginnen ihre Fruchtkörperentwicklung als Mycelbasidiome und enden mit einem differenzierten Basidiom, das aus verschiedenen Geflechten (Subiculum, Trama und Hymenium) besteht.

Die Dimensionen der Fruchtkörper reichen von winzig zu riesig. Der bisher **kleinste Fruchtkörper** ist ein mit Basidien besetztes Kügelchen von nur 20-100 µm Durchmesser (*Mycostigma aegeritoides* auf Farnen in Europa, BOURDOT & GALZIN 1911, JÜLICH 1976), der **grösste** ein amerikanischer Porling, der bis 130 kg wiegen kann (*Oxyporus nobilissimus*, VOLK 1992). Der kleinste Fruchtkörper wiegt nur etwa ein Billionstel (10^{-12}) des grössten.

So wie es "fruchtkörperlose Basidiome" gibt, so gibt es auch "basidienlose Fruchtkörper." Diese sehen (fast) wie echte Fruchtkörper aus, sporulieren aber nicht und bilden auch keine Konidien (S. 698). Es sind nur zwei Blätterpilze mit fruchtkörperähnlichen Sterilformen bekannt geworden, *Mycena citricolor* und *Coprinus clastophyllus*, und beide bilden neben diesen Sterilformen auch echte Fruchtkörper mit reifenden Basidien.

GESCHICHTLICHES

Die äussere Form der Basidiome (z.B. Hutpilz, Keulenpilz, Lamellen, Stacheln) bildete die erste und lange Zeit einzige Grundlage der Systematik der Hymenomyceten. Eine Ausnahme stellte die Beschreibung des Hymeniums durch **PERSOON** (1794) und die Einführung der darauf begründeten «Hymenomyceten» dar. Als kurz vor der Mitte des 19. Jahrhunderts das Mikroskop weite Verbreitung fand, wurde auch die **mikroskopische Anatomie** der Pilze in zunehmendem Masse untersucht, zuerst als Beitrag zur Morphologie, dann auch zum Zweck der Taxonomie und Systematik der Hymenomyceten. Die ersten

grösseren, zusammenfassenden Arbeiten stammen von BONORDEN (1858) und HOFFMANN (1861), aber erst **FAYOD** (1889) führte eine Terminologie ein, die teilweise heute noch im Gebrauch ist. Ausschliesslich auf die weichfleischigen Blätterpilze gestützt, unterschied FAYOD das Fundamentalgeflecht (tissu fondamental) aus turgeszent erweiterten Hyphen, das Bindegeflecht (tissu connectif) aus generativen Hyphen und das Stützgeflecht (tissu de soutien) aus dickwandigen oder verklebten Hyphen. Die beiden ersten Begriffe wurden eine Zeitlang von französischen Autoren weiter gebraucht, aber heute sind alle drei Bezeichnungen obsolet. Der anatomische Bau der Lamellentrama wurde zuerst von HEESE (1883) untersucht, aber es war wiederum FAYOD, der einige der heute gebrauchten Bezeichnungen einführte. Auch das Subhymenium wurde von FAYOD benannt: "Nous appellerons ainsi, seulement pour autant qu'elle est individualisée par son aspect, la couche sur laquelle repose l'hyménium et qui donne naissance aux éléments de ce dernier" (So nennen wir die Schicht, insofern sie durch ihr Aussehen individualisiert ist, auf der das Hymenium ruht und die dessen Elemente hervorbringt). Er unterschied vier Bauarten: subhymenium permixtum (untermischt), ramosum (verzweigt), viscosum (gelifiziert) und cellulosum (zellulär). FAYOD beschrieb auch die Strukturen der Hutdeckgeflechte, die er unglücklicherweise Cuticula nannte. Er unterschied die cuticule dense, régulière, visqueuse und celluleuse. Die Adjektive wurden von den modernen Autoren übernommen, nicht aber das Wort Cuticula, da dieses in der Botanik eine ganz andere Struktur bezeichnet.

LOHWAG (1937) und **LOHWAG & PERINGER** (1937) korrigierten FAYOD's «Cuticula» und führten die Bezeichnungen Cutis, Subcutis, Trichoderm, Trichodermpalisade und Epithel für die verschiedenen Formen des Hutdeckgeflechtes ein. **LOHWAG** (1941) bezeichnete die Geflechte nach ihrer Funktion als Corticalgeflechte (Derm, Cutis, Cortex, Kruste), Involucralgeflechte (Hüllsysteme), Vernarbungsgeflechte (Borke und Wundgeflecht), mechanische Geflechte und Bildungsgeflechte. Nur wenige seiner Vorschläge werden heute noch gebraucht.

BAS (1969) und CLÉMENÇON (1982) führten einige Erweiterungen und Präzisierungen der Terminologie der Hutdeckgeflechte und der Lamellentrama der Blätterpilze ein. **REIJNDERS & STALPERS** (1983, 1992) gingen neue Wege und teilten die Hymenophoraltrama der Hymenomyceten erst in drei, dann in fünf Typen: trametoid, cantharelloid, boletoid, amanitoid und agaricoid (mit den Untertypen coprinoid, russuloid und pluteoid).

Das Aussehen der Geflechte der Hymenomyceten kann teilweise mit den von **STARBÄCK** (1895) und **KORF** (1952) für die Ascomyceten vorgeschlagenen Bezeichnungen textura globulosa, angularis, prismatica, intricata, epidermoidea, oblita und porrecta beschrieben werden (Fig. 8.10, 8.11). Für die meisten Geflechte der Hymenomyceten werden jedoch andere Termini bevorzugt.

Durch die Einführung des **mitischen Systems** durch **CORNER** (1932a,b) und dessen Anwendung auf die Taxonomie der Porlinge durch **CUNNINGHAM** (1954) wurde die Aufmerksamkeit der Mykologen auf einen weiteren Aspekt der Anatomie der Hymenomyceten geleitet: Basidiomgeflechte können aus verschiedenen Hyphentypen aufgebaut sein, z.B. aus generativen und sklerifizierten Hyphen, und erst die Analyse des mitischen Systems eines Pilzes ermöglicht ein besseres Verständnis dessen Geflechte. Terminologie und Konzept des mitischen Systems wurden laufend ausgebaut, und neben generativen und sklerifizierten Hyphen werden auch die Physalohyphen und die Sekrethyphen mit einbezogen.

Die **Carpogenese** von über 350 Blätterpilzen wurde von etwa 60 Autoren beschrieben. Viele Arten wurden in Amerika von **ATKINSON** (1906-1916) und seinen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern untersucht. Dabei mussten viele neue Begriffe eingeführt werden, die leider nicht die verdiente Beachtung fanden. In Europa widmete sich erst KÜHNER (1925b, 1926a,b, 1929) und dann vor allem **REIJNDERS** (1933 - 1993) in zahlreichen Veröffentlichungen dem Studium der Fruchtkörperbildung bei Blätterpilzen. REIJNDERS schuf eine umfangreiche Terminologie und fasste diese im Werk von SINGER (1986: 20-32) zusammen. Alter mykologischer Tradition gemäss bewertete REIJNDERS die Hüllgeflechte (Velum universale usw.) ausserordentlich stark, was nicht nur seine Terminologie, sondern auch seine Interpretationen der Carpogenese wesentlich beeinflusste.

BASIDIOMTYPEN UND HYMENOPHORAL-KONFIGURATIONEN

Bei den Hymenomyceten kommen neben dem undifferenzierten Mycelbasidiom noch **sechs Basidiomtypen mit plectologischer Differenzierung** vor (krustenförmig, stalaktitenförmig, glockenförmig, konsolenförmig, stiftförmig und hutförmig). Mehr oder weniger unabhängig davon gibt es **fünf Hymenophoralkonfigurationen** (glatt, warzig bis stachelig, faltig bis netzig, lamellig, röhrig). **Habitusformen der Fruchtkörper** entstehen durch die Kombination von Basidiomtypen mit Hymenophoralkonfigurationen (z.B. ein hutförmiges Basidiom mit stacheligem Hymenophor), aber eine ganze Reihe von Kombinationen kommen in der Natur nicht vor oder sind noch nicht gefunden worden (z.B. krustenförmige Fruchtkörper mit Lamellen oder stalaktitenförmige Basidiome mit röhrenförmigem Hymenophor). Die Formen der Fruchtkörper sind Anpassungen an **morphogenetisch wirksame ökologische Faktoren**, die hier kurz besprochen werden.

Die **Schwerkraft** spielt eine grosse Rolle in der Morphogenese der Basidiome. Die Hyphen des Myceliums, des Fruchtkörpergeflechtes und des Hymenophors können unabhängig voneinander auf verschiedene Weisen auf die Schwerkraft reagieren. **Positiver Geotropismus** (Wachstum nach unten) des Myceliums im Innern eines Substrates (z.B. in einem liegenden Ast) bewirkt,

dass die Hyphen auf der Unterseite des Substrates herausbrechen, um ein Basidiom zu bilden. Positiver Geotropismus bewirkt auch das genaue Ausrichten des Hymenophors nach unten, so dass die Sporen ungehindert in den Röhren oder zwischen den Lamellen und Stacheln herabsinken können. **Negativer Geotropismus** bewirkt das Erscheinen der Basidiome auf der Oberseite des Substrates und das nach oben gerichtete Wachstum der Basidiome. Dies ermöglicht grosse Basidiome für alle im Boden lebenden Pilze, mit wichtigen ökologischen Folgen (z.B. erlaubt dies den Mykorrhizapilzen eine Fruchtkörperbildung). Das Hymenophor (z.B. die Lamellen) negativ geotroper Basidiome zeigt wieder positiven Geotropismus. **Fehlender Geotropismus** ist ebenfalls verbreitet und erlaubt einem Mycelium, seitlich an einem Substrat (z.B. an einem stehenden Baum) ein Basidiom entstehen zu lassen und einen waagrecht wachsenden Fruchtkörper, z.B. einen seitlich sitzenden Porling zu bilden. Die Hyphen dieser Fruchtkörpertrama zeigen ebenfalls keine geotropische Reaktion, aber das Hymenophor zeigt oft positiven Geotropismus.

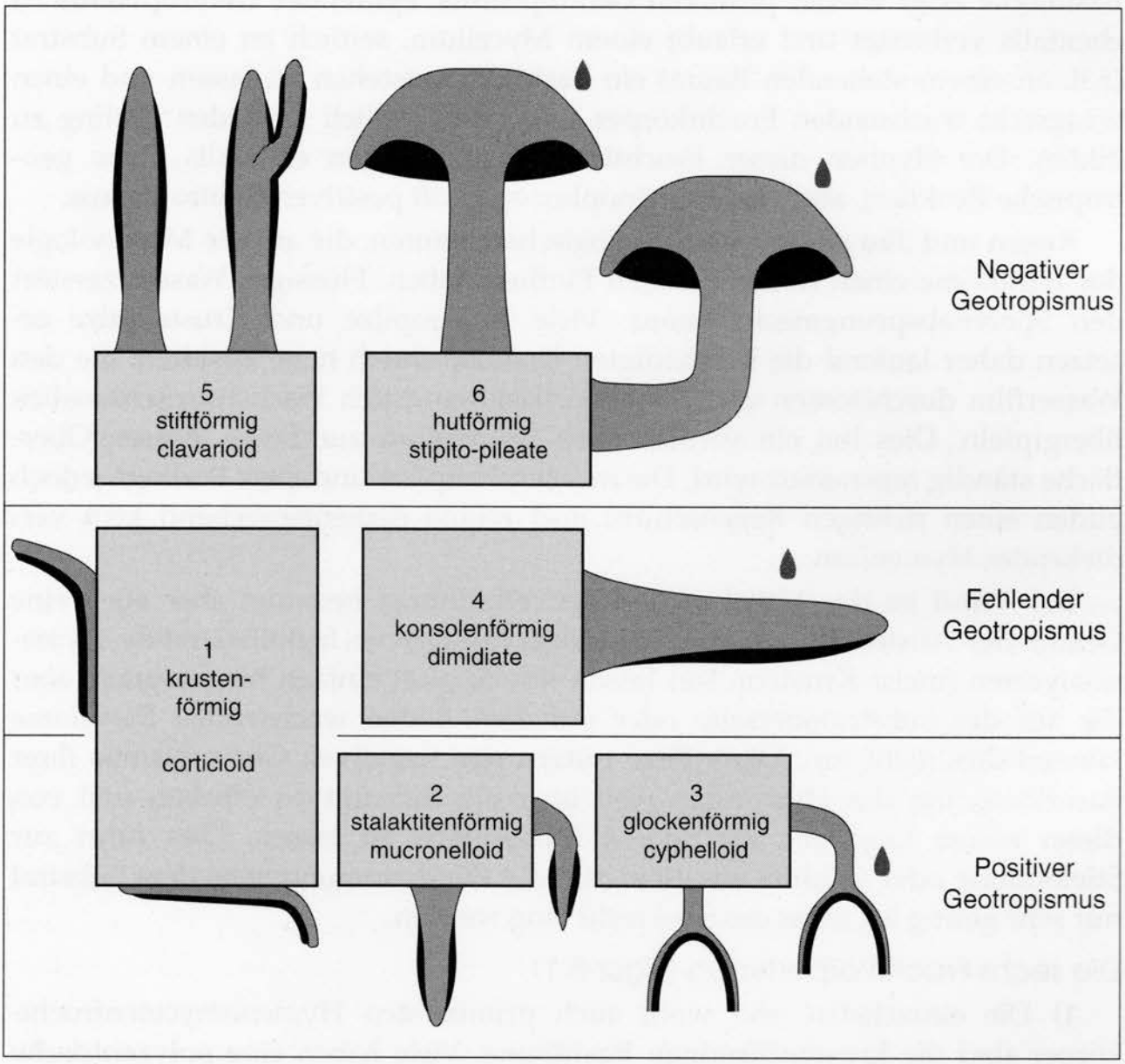
Regen und Tau sind weitere ökologische Faktoren, die auf die Morphologie der Basidiome einen fundamentalen Einfluss haben. Flüssiges Wasser zerstört den Sporenabsprungmechanismus. Viele Keulenpilze und Krustenpilze ersetzen daher laufend die beschädigten Basidien durch neue Basidien, die den Wasserfilm durchstossen und die alten Basidien durch Wachstum schliesslich übergipfeln. Dies hat ein verdickendes Hymenium zur Folge, dessen Oberfläche ständig regeneriert wird. Die meisten Hutpilze und viele Porlinge jedoch bilden einen richtigen Regenschirm und zeigen dementsprechend kein verdickendes Hymenium.

Der **Wind** ist das Mittel zur Sporenverbreitung, bedeutet aber auch eine Gefahr der Austrocknung. Auf der Substratunterseite fruktifizierende Hymenomyceten (meist Krustenpilze) lassen ihre Sporen einfach hinabregnen, aber die auf der Substratoberseite oder auf dem Boden wachsenden Basidiome können dies nicht tun. Diese Pilze nützen den negativen Geotropismus ihrer Basidiome, um das Hymenium weit über das Substrat zu erheben und von dieser neuen Lage aus die Sporen hinabsinken zu lassen. Dies führt zur Stielbildung oder «Pedunculisation». Da die Windströmung nahe dem Substrat nur sehr gering ist, muss der Stiel recht lang werden.

Die sechs Fruchtkörpertypen (Figur 8.1)

1) Die einfachsten und wohl auch primitivsten Hymenomycetenfruchtkörper sind die **krustenförmigen Basidiome**. Viele haben eine polyzentrische Entwicklung: Die Hyphen brechen etwa gleichzeitig an verschiedenen Stellen aus dem Substrat (meist Holz) an die Oberfläche und lassen dort vereinzelte, später gruppierte Basidien entstehen. Jede solche Gruppe ist das Entwicklungszentrum eines primitiven, oft lückenhaften, sich seitlich ausbreitenden Hymeniums. Mehrere Gruppen können schliesslich zusammenfliessen und ein

ausgedehntes Hymenium bilden, das einen einheitlichen, aber aus verschiedenen Anlagen hervorgegangenen Fruchtkörper darstellt. Da substratnahe Luftströmungen laminar und langsam sind, können krustenförmige Basidiome ihre Sporen nur dann wirksam verbreiten, wenn es ihnen gelingt, ihre Sporen in weiter entfernte, turbulente Luftströmungen zu bringen. Dies kann dadurch erreicht werden, dass die Basidiome auf überhängenden oder direkt nach unten gerichteten Oberflächen angelegt werden. Die meisten Krustenpilze sind deshalb auch positiv geotrop, denn die Hyphen treten auf der Unterseite des Substrates aus und bilden dort ihre Basidiome (z.B. *Corticium*).



Figur 8.1: Die sechs zu Fruchtkörpern differenzierten Basidiomtypen der Hymenomyceten. Das Hymenophor ist schwarz gezeichnet, aber seine Konfiguration ist nicht angegeben. Die Tropfen zeigen die Fruchtkörper an, deren Hymenium vor Regen geschützt ist.

Figure 8.1: The six basidiome types with plectological differentiation of the hymenomycetes. The hymenophore is drawn in black, but its configuration is not indicated. The drops indicate the fruitbodies whose hymenia are protected from rain.

Oft bilden die aus dem Substrat tretenden Hyphen erst ein ausgedehntes, steriles Hyphengeflecht. Wird dieses so dick, dass es zur morphologisch gut abgrenzbaren Basis des krustenförmigen Basidioms wird, so wird es **Subiculum** genannt. Dieses hat beträchtliche morphogenetische Eigenschaften und kann zu einem wichtigen Organ mit fehlendem Geotropismus werden, das die weiter unten besprochenen konsolenförmigen Fruchtkörper und die Stromatocarpien ermöglicht, indem es sich teilweise vom Substrat ablöst (z.B. *Stereum*).

Das sterile Primordialgeflecht bietet auch die Möglichkeit, die Hymenialanlage in einem gewissen Masse gegen Austrocknung und Abweidung zu schützen. Die Basidien werden in den tieferen Lagen des Hyphenfilzes angelegt. Erst während der Reifung drängen sie sich durch die Schutzhyphen (Catahymenium; *Vararia, Vuilleminia, Laeticorticium*).

Zur Vergrösserung der sporulierenden Oberfläche können die krustenförmigen Basidiome Warzen, Stacheln, Röhren oder Falten bilden, die durch Anastomosen netzig oder gar röhrenförmig werden können *(Leucogyrophana)*.

2) Das unten oder seitlich aus dem Substrat brechende Mycelium kann vereinzelte oder rasig gedrängte, hängende und positiv geotrop wachsende, **stalaktitenförmige (mucronelloide) Fruchtkörper** bilden. Diese unterscheiden sich grundsätzlich von den negativ geotrop wachsenden, stiftförmigen, clavarioiden Basidiomen. Die hängenden Basidiome können einem gemeinsamen Subiculum entspringen und das Ganze als ein zusammengesetzter Fruchtkörper verstanden werden, der ein **mucronales Stromatocarpium** genannt werden kann. Auf der Unterseite des Substrates bleibt das Subiculum krustenförmig *(Mycoacia)*, seitlich aus dem Substrat herauswachsende Subicula mit fehlendem Geotropismus sind knollig oder korallenförmig und tragen die hängenden, positiv geotrop wachsenden, stalaktitenförmigen Basidiome, die meist als «Zähne» eines «hydnoiden» Pilzes beschrieben werden *(Hericium)*. Das Hymenophor ist glatt.

3) Die **glockenförmigen (cyphelloiden) Basidiome** sehen wie kleine, einzeln aufgehängte Glocken oder Röhrchen aus. Sie sind positiv geotrop, treten meist in Massen auf und bedecken oft mehrere Quadratzentimeter Substrat in gleicher oder ähnlicher Lage wie die krustenförmigen Basidiome. Dies erinnert stark an die polyzentrische Entwicklung mancher Krustenpilze, doch an Stelle des Zusammenfliessens der Hymenien bildet jedes Zentrum ein kleines Becherchen aus, indem seine Ränder vom Substrat wegwachsen. Die cyphelloiden Basidiome können als eine Einrichtung zum Schutze des Hymeniums aufgefasst werden, denn die Becherchen oder Röhrchen können sich oft hygroskopisch öffnen und schliessen. Das Hymenophor dieser Fruchtkörper ist glatt, faltig oder wabenförmig. Der ganze Pilz erinnert an ein aufgehängtes Apothecium, trägt aber natürlich Basidien statt Asci. *(Cyphella, Henningsomyces, Chromocyphella, Merismodes)*.

So wie krustenförmige oder einige stalaktitenförmige Basidiome erst einen sterilen Hyphenfilz auf der Unterseite des Substrates bilden, tritt auch bei den cyphelloiden Basidiomen oft ein steriles Hyphengeflecht auf, in dessen Innern sich dann die einzelnen Becherchen herausbilden. Dieses Geflecht kann recht auffällig werden und so dick sein, dass die Becherchen ganz darin eingesunken erscheinen. Durch dicht gedrängte Anordnung der Becherchen kann so das Bild eines krustenförmigen Porlinges vorgetäuscht werden. In wenigen Fällen kann das sterile Hyphengeflecht weit voluminöser und auffälliger gestaltet sein als die Gesamtmasse der cyphelloiden Basidiome, kann eigene Formen annehmen und sich vom Substrat weg entwickeln (fehlender Geotropismus). Dadurch kommen die cyphelloiden Basidiome in eine andere, zur Sporenaussaat günstigere Lage, denn sie sind weiter vom Substrat entfernt auf der Unterseite eines abstehenden, konsolenförmigen, dicht geflochtenen Stromas aufgehängt. Das Ganze ist ein zusammengesetzter Fruchtkörper, der ein **cyphellales Stromatocarp** genannt werden kann. Bei *Fistulina hepatica* täuscht er einen seitlich gestielten Porling vor, dessen Röhren nicht miteinander verwachsen sind. (Stromatocarpien sind nicht auf die Hymenomyceten beschränkt. Viele Ascomyceten bilden peritheciale Stromatocarpien, z. B. *Xylaria* und *Cordyceps*).

4) So wie ein krustenförmiges Basidiom oder ein Subiculum durch fehlenden Geotropismus waagrecht vom Substrat wegwachsen kann, kann auch das sterile Hyphengeflecht einer Basidiomanlage waagrecht vom Substrat weg wachsen und auf diese Weise an senkrechten Substratoberflächen (z.B. an aufrechten Bäumen) fächerartige oder **konsolenförmige (dimidiat-pileate) Basidiome** bilden, die an ihrer Unterseite ein Hymenophor tragen. So entstehen die Fruchtkörper mancher Porlinge (*Fomitopsis, Laetiporus, Piptoporus* etc.) und die lamellentragenden Basidiome von *Gloeophyllum* und *Lenzites.*

5) Der negative Geotropismus, die Fähigkeit, von der Schwerkraft weg zu wachsen, ist eine Eigenschaft, die zeitlich und örtlich begrenzt auftritt. Er erlaubt vielen Pilzen, auf einer nach oben gerichteten Oberfläche mit **stiftförmigen Basidiomen** zu sporulieren, z.B. auf der Schnittfläche eines Baumstumpfes oder auf dem Boden. Die Stielbildung ("Pedunculisation") der Basidiome erlaubt, die Hymenien über das Substrat zu erheben. Von diesem erhöhten Standort können die Sporen mit viel grösserer Wirksamkeit an die turbulenten Luftströmungen abgegeben werden als von substratnahen Schichten. Im ersten Schritt führt die Stielbildung zu keuligen Hymenomyceten, deren Fruchtkörper **clavarioide** oder **ramarioide** Basidiome sind. Das Hymenophor ist glatt bis runzelig. Das ständige Ersetzen der alten Basidien des ungeschützten Hymeniums durch neue Basidien führt zu einem beträchtlichen Dickenwachstum, wie es bei den meisten keulenförmigen Pilzen zu finden ist (z.B. *Clavaria, Ramaria, Clavulina, Clavicorona, Clavariadelphus, Typhula, Pterula*).

6) Eine andere Reaktion negativ geotroper, aufgerichteter Basidiome ist die Hutbildung, die das Hymenium vor direktem Regen schützen. **Hutförmige (stipito-pileate) Basidiome** entstehen dadurch, dass sich die Keule oben kreiselförmig verbreitert und sich das Hymenium auf die Unterseite beschränkt. Auch hier kann das Hymenophor mehrere Formen annehmen. Die Hutunterseite kann glatt oder faltig sein oder Lamellen, Röhren oder Stacheln tragen. Bei den primitiven stipitopileaten Basidiomen wird das Hymenium oberflächlich angelegt und nie durch irgendwelche Hyphen oder Geflechte überdeckt.

Der **Hutrand** stellt ein **neues Organ** dar, dessen Wachstumsverhalten ein neuer morphogenetischer Faktor darstellt. Er kann durch übergreifendes und sich einbiegendes Wachstum die Hymenialanlage zusätzlich gegen Austrocknen und Abweidung schützen, besonders wenn er sich so weit nach unten einbiegt, bis er auf den Stiel stösst. Dadurch ensteht ein sekundärer Hohlraum, in dem sich das Hymenium entwickelt (z.B. *Hygrophorus dichrous, Suillus luteus*). Der Kontakt des Hutrandes mit der Stieloberfläche löst oft das Auswachsen von Hyphen aus, die einen noch besseren Verschluss der Hymenialhöhle gewährleisten. Dies geht auf einen weiteren morphogenetischen Faktor zurück, die Fähigkeit zur Ausbildung sekundärer Hüllen. Diese können bei höher entwickelten Basidiomen die ganze Fruchtkörperanlage einhüllen (z.B. *Psathyrella (Lacrymaria) velutina*).

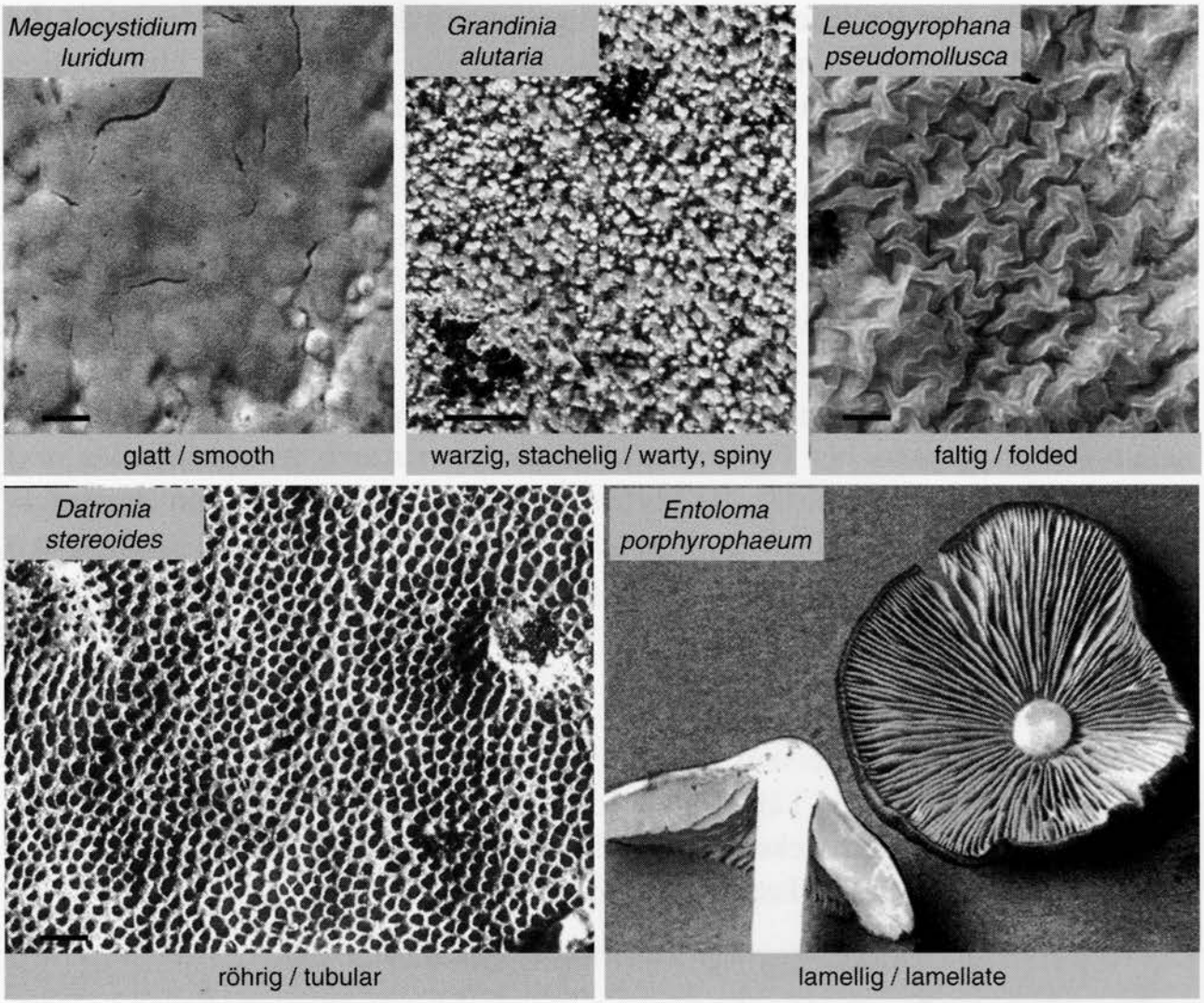
Die fünf Hymenophoral-Konfigurationen (Figur 8.2)

Das Hymenophor ist ein Fruchtkörpergeflecht mit grosser morphogenetischem Potential. Es trägt das Hymenium und hat Formen zur Vergrösserung dessen Oberfläche und damit der Anzahl Basidien entwickelt. Oft zeigt es eine eigene geotrope Reaktion, die von derjenigen des Basidiomes verschieden ist (z.B. das negativ geotrope Wachstum eines Hutpilzes kontrastiert mit dem positiven Geotropismus dessen Lamellen). Die fünf Konfigurationen gehen ineinander über: Warzen und Stacheln verbreitern sich und werden zu flachen Zähnen, die durch Anastomosen Netzwerke oder gar Röhren bilden können oder die lamellenartig angeordnet sind. Die Hymenophoralkonfigurationen sind äusserliche Aspekte. Sie dürfen weder mit den Hymeniumstypen noch mit der Plectologie des Hymenophors verwechselt werden.

Die **Oberflächenvergrösserung** des Hymeniums einiger Blätterpilze wurde von BULLER (1909) gemessen, der folgende Werte mitteilte:

Russula citrina	7.0	*Lepista personata*	16.0
Amanita rubescens	11.1*	*Hypholoma sublateritium*	17.5
Armillaria «mellea»	12.8	*Agaricus campester*	20.0

* Mittelwert zweier Pilze (10.0 und 12.2) / Mean of two fruit-bodies (10.0 and 12.2)

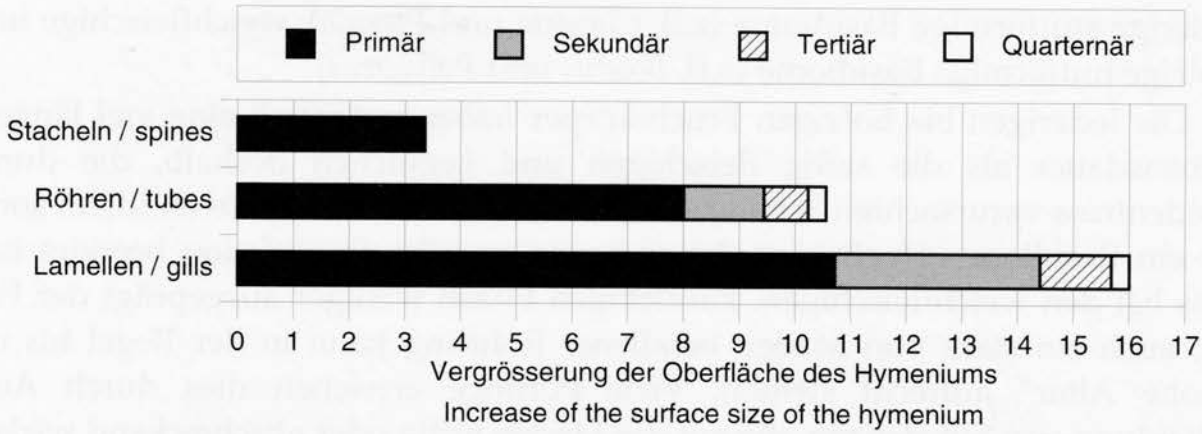


Figur 8.2: Beispiele der fünf Hymenophoralkonfigurationen. – Nach Breitenbach & Kränzlin 1986 und Phillips 1983. Elektronisch kopiert und bearbeitet. Skala = 1 mm.

Figure 8.2: Examples for the five basic hymenophoral configurations. Scale bars = 1 mm.

Für den Fruchtkörper von *Lepista personata* (Hutbreite = 127 mm, Stieldurchmesser = 28 mm) gab BULLER eine Gesamtoberfläche des Hymeniums von 1942 cm^2 an, was einem Quadrat von 44 cm Seitenlänge entspricht.

Nach PÖDER (1983) bringen gedrängt stehende Lamellen den grösseren Oberflächengewinn als gedrängte Röhren, und die Stacheln haben nur einen bescheidenen Zuwachs zur Folge («Primär» der Fig. 8.3). Eine weitere Steigerung der Oberflächenvergrösserung wird durch das Einschieben von sekundären bis quarternären Kurzlamellen zwischen die durchgehenden Lamellen oder durch weitere Unterteilung der Röhren erreicht. Zur Berechnung der in der Figur 8.3 angegebenen Faktoren wurden PÖDER's theoretische Werte auf BULLER's Messungen von *Lepista personata* übertragen und weiter auf ein röhrenförmiges Hymenophor extrapoliert. Sie zeigen, wie die Wirksamkeit der Sekundärlamellen rasch abnimmt. Diese Werte gelten nur unter den von PÖDER gemachten Voraussetzungen, insbesondere der maximalen Zusammen-



Figur 8.3: Vergleich der Oberflächenvergrösserung des Hymeniums durch Stacheln, Röhren und Lamellen primärer bis quarternärer Ordnung, basierend auf Pöders Angaben von 1983 und Bullers Messungen an *Lepista personata* von 1909.

Figure 8.3: A comparison of the increase of the hymenial surface by spines, tubes and primary through quarternary gills, or by corresponding subdivisions of the tubes. The factors have been obtained by applying the theoretical values derived by Pöder (1983) to the measurements made by Buller (1909) on *Lepista personata*, and they have been extrapolated to the tubular hymenium. They are valid only under the conditions used by Pöder (highest possible gill crowding and gills 10 mm broad) and change considerably when applied to different fungi.

drängung der Lamellen und einer Lamellenbreite von 10 mm. Andere Pilze geben natürlich beträchtlich abweichende Faktoren.

Morphologische Anpassungen an ökologische Faktoren

Die Fruchtkörper der Hymenomyceten werden durch einige weitere ökologische Faktoren morphologisch gestaltet. Diese Faktoren werden hier als sekundär angesehen, da sie nicht den Basidiomtyp bestimmen, sondern die Basidiome sekundär morphologisch verändern. Die gleichen (oder analogen) Veränderungen können bei verschiedenen Basidiomtypen auftreten, wie etwa die Ausbildung von Röhren bei krustenförmigen und bei hutförmigen Fruchtkörpern. Die beiden hier aufgeführten Anpassungen sind nur zwei Beispiele aus einer grösseren Reihe, die teilweise an andern Orten in diesem Buch erwähnt werden (z.B. das Auftreten sekundärer Schutzhüllen).

Basidiomversteifung. Um die Sporenaussaat zu gewährleisten, entwickeln die grösseren Basidiome eine mechanische Festigkeit zur Stabilisierung ihrer Form und ihres Hymenophors. Dies kann durch **Turgeszenz**, durch **Wandverdickung** und durch **Verkleben** der Hyphen erreicht werden. Turgeszenz führt zu weichfleischigen, Wandverdickung und Hyphenverklebung zu holzartig harten oder lederig-zähen Fruchtkörpern. Diese Mechanismen können im gleichen Fruchtkörper gleichzeitig auftreten und sogar die gleichen Hyphen betreffen. Sie treten als parallele ökologische Alternativen bei den meisten Basidiomtypen auf: es gibt weichfleischige und lederige krustenförmige Basidiome (z.B. *Hyphoderma* und *Stereum*), weichfleischige und holzige konsolenförmige Basidiome (z.B. *Fistulina* und *Fomitopsis*), weichfleischige und

lederige stiftförmige Basidiome (z.B. *Clavaria* und *Pterula*), weichfleischige und holzige hutförmige Basidiome (z.B. *Boletus* und *Polyporus*).

Die lederigen bis holzigen Fruchtkörper haben potentiell eine viel längere Lebensdauer als die saftig fleischigen und versuchen deshalb, die durch Madenfrass verursachten Schäden auf ein Minimum zu reduzieren (denn sonst ist ein Basidiom aufgefressen, lange bevor es seine Sporulation beendet hat, was bei den weichfleischigen, kurzlebigen Pilzen weniger ausgeprägt der Fall ist; auch ein stark von Maden befallener Röhrling kann in der Regel bis ins "hohe Alter" aufrecht stehen). Viele Porlinge erreichen dies durch Ausscheidung von Substanzen, die auf die Maden giftig oder abschreckend wirken und die deren Entwicklung hemmen. Diese Substanzen sind oft Mitosegifte und wurden deshalb auch auf ihre Eignung zur Hemmung von Krebsgeschwüren geprüft (zusammenfassendes Referat von MIZUNO & al. 1995). Der Gehalt an solchen Substanzen ist oft sehr hoch.

Für eine verlängerte Sporenaussaat ist die **Wasserspeicherung** durch die Basidiome von grosser Bedeutung. Fleischige Basidiome wirken wie feine Schwämme (ein fleischiger Blätterpilz oder Röhrling enthält ungefähr 85-95% Wasser, bei einem dickfleischigen Steinpilz eine beträchtliche Menge); durch Schleim oder Harz verschlossene Oberflächen setzen die Verdunstung herab, und gelifizierte Geflechte halten das Wasser besser zurück.

PHYLOGENETISCHE HYPOTHESEN

Die frühen Hypothesen über die Entwicklungsgeschichte der Basidiomyceten stützen sich ausschliesslich auf die Fruchtkörpermorphologie und die lichtoptisch erkennbaren Strukturen der Cystiden und Basidien, der Sporen und des Keimverhaltens. Später wurden auch elektronenoptische Einzelheiten, besonders die Struktur des Doliporus und des Parenthesomes, und seit etwa 1985 auch vereinzelte molekulare Daten der RNA und der DNA in die Hypothesen einbezogen. Seit ungefähr 1993 erlebte die Biologie eine gewaltige Leistungssteigerung der molekularen Analysetechniken, die erlaubten, mehr und mehr Pilze gentechnologisch zu untersuchen. Diese Daten brachen mit Gewalt in die Taxonomie und Systematik der Basidiomyceten ein und brachten zum ersten Mal in der Geschichte der Mykologie zuverlässigere, weniger subjektive und vor allem für die Phylogenie direkt auswertbare Informationen über die historische Entwicklung einiger ausgelesener Gene. Zur Zeit (1997) ist diese kritische Information noch gering und reicht nicht aus, die alten Hypothesen durch moderne, objektiv begründete Ansichten zu ersetzen.

PARMASTO (1986) hat vier verschiedene phylogenetische Hypothesen seit PATOUILLARD (1900) kurz besprochen, die weit verbreitete Annahme der allgemeinen regressiven Evolution auf eine überzeugende Art abgelehnt und die sekundäre Vereinfachung des Fruchtkörpers auf wenige Spezialfälle

beschränkt. (1) Die Idee der allgemeinen regressiven Evolution wurde von PATOUILLARD (1900: 38, 51) aus der damaligen Auffassung der biologischen Taxonomie auf die Hymenomyceten übertragen, indem er erklärte, dass das glatte Hymenophor und die Krustenpilze Endglieder einer stetigen Vereinfachung sind, etwa nach dem Schema Röhren wurden zu Stacheln, diese zu Falten, diese zu Warzen, und schliesslich verschwanden auch die Warzen. Auch MAIRE (1902: 104, 195) glaubte, die Krustenpilze seien «reduzierte Formen», die er von Keulenpilzen über die Cantharellaceen und Cyphellaceen ableitete. CORNER (1954) stellte ebenfalls keulenförmige Fruchtkörper an den Anfang der Evolution und leitete davon die krustenförmigen ab, und diese Idee wurde von JÜLICH (1982) übernommen. (2) Im Gegensatz zu der allgemeinen regressiven Evolution steht die Idee der allgemeinen progressiven Evolution, die von Krustenpilzen mit glattem Hymenophor ausgeht und über Warzen, Falten, Zähne, Stacheln und Röhren zu den Lamellen führt (GÄUMANN 1926, 1949; ROGERS 1934; HEIM 1948; ALEXOPOULOS 1966; PARMASTO 1968, 1969, 1986; PILÁT 1971). (3) In einer teilweise progressiven, teilweise regressiven phylogenetischen Hypothese leiteten SINGER (1932, 1986) und KREISEL (1967, 1969) die Agaricalen über secotioide Formen von Gastromyceten und die cyphelloiden Fruchtkörper (die «reduzierten Formen») von den Agaricalen ab. In der Tat gibt es zahlreiche Pilze, die in vielen cytologischen, plectologischen und chemischen Daten sowohl mit Blätterpilzen als auch mit hypogäischen Gastromyceten übereinstimmen, die wie Hutpilze aussehen, aber deren Hymenophor der Bauart der Gleba der Gastromyceten entspricht. Die Richtung der Evolution, ob von Gastromyceten zu Agaricalen oder umgekehrt, blieb jedoch umstritten (vgl. SINGER 1986). (4) Schliesslich schlug OBERWINKLER (1977) eine multiparallele Evolution vor, die in mehreren parallelen Entwicklungsreihen von einfachen, krustenförmigen Pilzen über die komplexeren Hymenomyceten zu gastroiden Formen führte.

PARMASTO (1986) baute ökologische Überlegungen in den Evolutionsgedanken ein, indem er das Erscheinen der Hymenomyceten mit dem Auftreten der Wälder verknüpfte und den Geotropismus der Basidiome berücksichtigte. Er unterschied zwei grundsätzlich verschiedene Morphogenesetypen: Basidiome mit horizontalem und solche mit vertikalem Wachstum. In diesem Bild gibt es zwei gleichzeitig existierende primitive Formen: krustenförmige, positiv geotrope und stiftförmige, negativ geotrope Hymenomyceten. Beide zeigten eine phylogenetische Entwicklung, die meist zu komplizierteren Basidiomen führte. Einige moderne Pilze hingegen vereinigen fortgeschrittene Merkmale mit einem krustenförmigen Basidiom. Für PARMASTO ist krustenförmig nicht synonym mit einer primitiven, sondern mit einer alten Wachstumsform. Die Evolution in diesem Bild ist meist progressiv, doch stellenweise auch regressiv. PARMASTO unterscheidet drei homobasidiale Krustenpilzformen: 1) die primä-

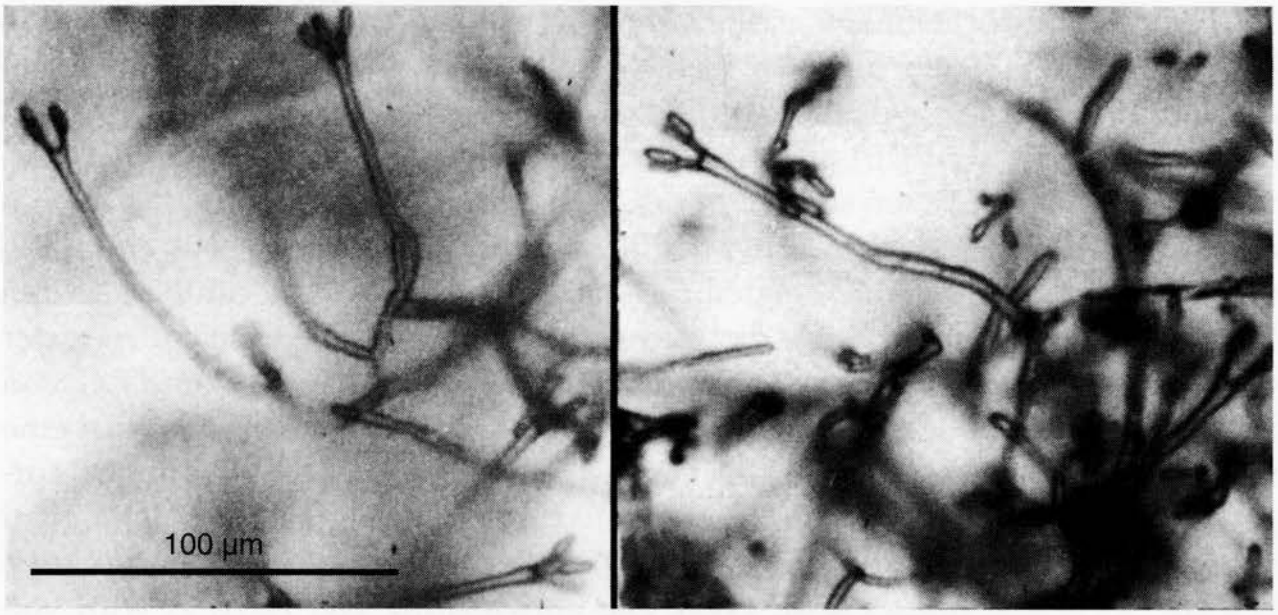
ren, monomitischen Basidiome der Corticiaceen; 2) die von Corticiaceen abgeleiteten, heteromitischen Basidiome, die aufgrund plectologischer und cytologischer Daten mit Basidiomen komplizierterer Bauart in verschiedenen Familien in Verbindung gebracht werden können (z.B. mit Steccherinaceae, Coriolaceae, Stereaceae, Coniophoraceae, Thelephoraceae); 3) sekundäre, reduzierte Basidiome, zu denen *Hymenochaete, Kavinia, Clavulicium* und *Ramaricium* gehören. PARMASTO nahm an, dass der gemeinsame Vorfahre der beiden primitiven Formen (horizontales und vertikales Wachstum) unbekannt sei, beschreibt aber einen hypothetischen, weder ökologisch noch morphologisch spezialisierten Pilz ohne Hymenium und mit kleiner Sporenproduktion.

Die in diesem Buch vorgestellte **neue phylogenetische Hypothese** geht von einem sehr primitiv organisierten, mycelialen Basidiom aus, das sowohl zu den Gastromyceten als auch zu den Hymenomyceten führen könnte. Die Evolution ist meist progressiv, nur stellenweise kommen Regressionen vor. Sowohl die Basidiomversteifung durch Turgeszenz oder durch sklerifizierte Hyphen als auch der Geotropismus werden berücksichtigt.

Der Ausgangspunkt: ein sehr einfaches Basidiom

Ein **sehr einfacher Holobasidiomycet** darf keinerlei Geflechte, keinerlei physiologische Spezialisierung, keine Fruchtkörper und keine spezialisierten Zellen ausser den Basidien zeigen. Sein Basidiom darf nur aus vegetativen, schnallenlosen Hyphen und aus primitiven Holobasidien bestehen, darf sein Substrat zur Sporulation nicht verlassen und darf keinerlei Mechanismen weder zum Schutz der Basidien noch zu deren Exposition entwickelt haben. Die Basidiosporen dürfen nur passiv von den Basidien getrennt werden, und jegliche Einrichtung zur erleichterten Sporenbefreiung oder zur vermehrten Sporulation muss fehlen. Es ist klar, dass ein solcher Pilz zwar ein Holobasidiomycet ist, aber weder zu den Hymenomyceten noch zu den Gastromyceten gerechnet werden kann, dass er zwar ein Basidiom bildet, das aber mangels Differenzierung keinen eigentlichen Fruchtkörper im üblichen Sinn darstellt.

Die Wahrscheinlichkeit, einen lebenden Pilz solcher Art in der Natur zu finden schien äusserst gering, doch hat KATZ (1974) einen solchen aus Laubstreu isoliert und in Reinkultur gehalten. Er hat diesen Pilz *Ambivina filobasidia* genannt, liess sich aber in keinerlei phylogentische Hypothesen ein. *Ambivina* durchzieht als Saprophyt mit einem lockeren Mycelium die Laubstreu, ist also physiologisch nicht spezialisiert. Seine Basidien sind ausserordentlich langgestreckt, was dem Bild einer primitiven Basidie als endständige, kaum differenzierte Hyphenzelle entspricht (Fig. 8.4). Sie sind sehr locker und ohne erkennbare Anordnung im vegetativen Mycel verteilt. Es besteht keinerlei Ansatz zu deren Schutz gegen Wassermangel oder Räuber. Die Sporen springen nicht aktiv von den Basidien, und ihre Zahl schwankt mit



Figur 8.4: *Ambivina filobasidia* ist ein fruchtkörperloser Laubstreubewohner, dessen Basidiom nur aus vereinzelten Mycelbasidien besteht. Da weder eine Peridie noch ein Hymenium gebildet werden, ist dieser Holobasidiomycet weder ein Gastromycet noch ein Hymenomycet. – Nach Katz 1974. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.4: *Ambivina filobasidia* is a holobasidiomycete without a fruiting body. In leaf litter it forms basidiomes consisting solely of scattered mycelial basidia. Since neither a peridium nor a hymenium is formed this fungus is neither a gastromycete nor a hymenomycete.

primitiver Inkonstanz zwischen 2 und 6 pro Basidie. Die Basidie besitzt eine basale Schwellung, die der Probasidie der primitivsten Basidiomyceten entspricht. Das Basidiom von *Ambivina* ist mycelial und kann nicht als Fruchtkörper im üblichen Sinn gelten.

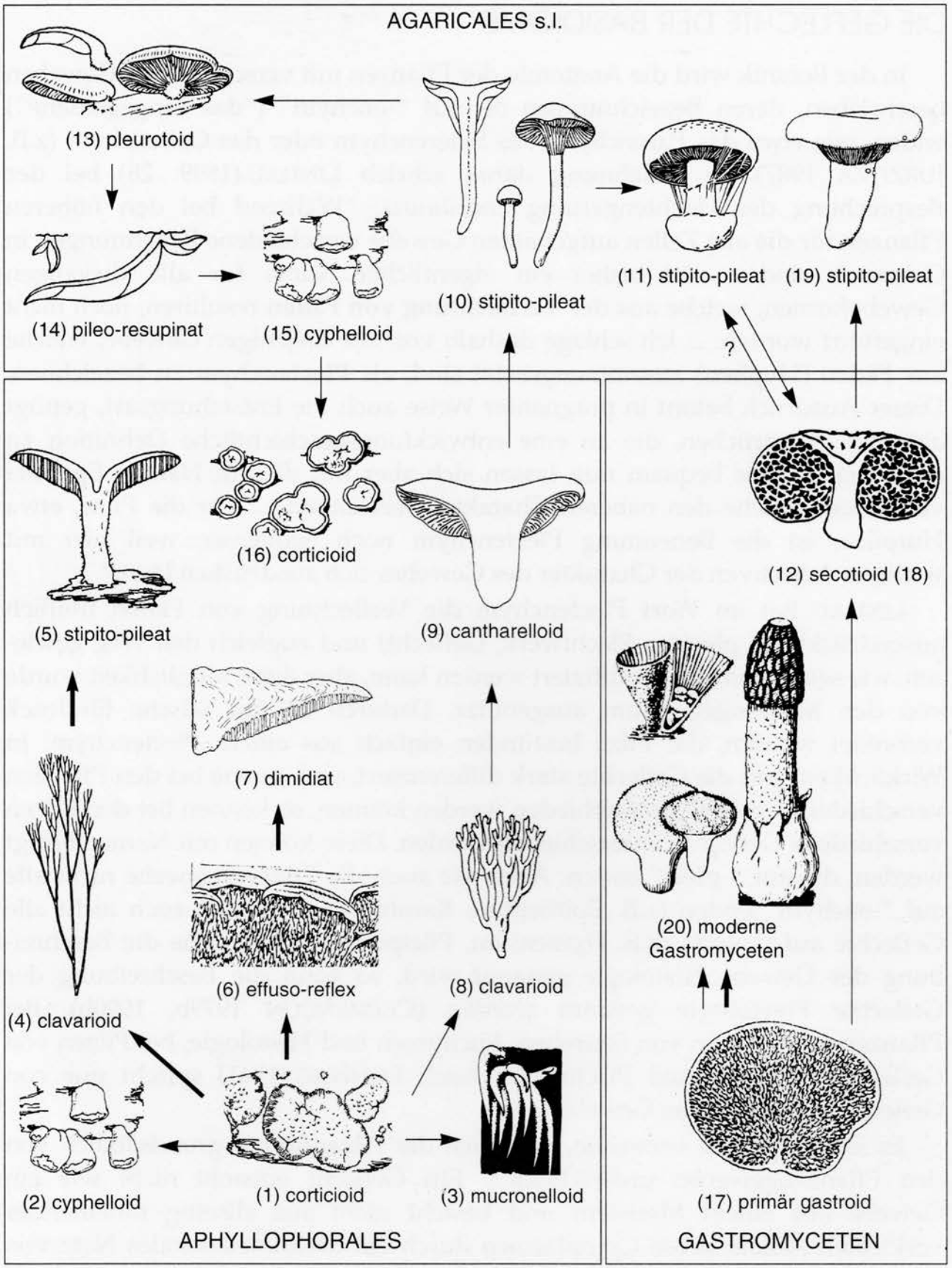
Es ist hypothetisch einfach, vom Mycelbasidiom des *Ambivina*-Types sowohl die Gastromyceten als auch die Hymenomyceten funktionell abzuleiten, indem man die gegenläufigen ökologischen Tendenzen "Schutz der Basidien" (bei Erschwerung der Sporenaussaat) und "Verbesserung der Sporenaussaat" (bei vermindertem Schutz der Basidien) ins Spiel bringt. Das heisst aber nicht, dass die Phylogenie tatsächlich diese Wege gegangen sein muss. Bei den einfachen, **primitiven, hypogäischen Gastromyceten** wird der mechanische Schutz der Basidien innerhalb des Substrates durch Hüllhyphen gewährleistet, die das ganze Mycelbasidiom umspinnen und sich zu einer Peridie zusammenschliessen. Statt die Basidien zu schützen und in Hüllen zu verbergen, werden sie von **primitiven Hymenomyceten** zur besseren Sporenverbreitung auf der Oberfläche des Substrates exponiert, wo sie sich geotrop positiv zu einer mehr oder weniger geschlossenen Schicht zusammendrängen oder auf einem Basidiom mit fehlendem oder negativem Geotropismus ein Hymenium bilden. Die exponierten Basidien entwickeln den aktiven Sporenabsprung, der die Sporen mit grösserer Wirksamkeit den Luftströmungen mitteilt.

Das primäre corticioide Basidiom (1) wird an den Anfang gestellt, aber wie bei PARMASTO (1986) wird auch hier ein sekundär corticioides Basidiom (16) angenommen. Die cyphelloiden Pilze umfassen wahrscheinlich sowohl reduzierte Agaricalen (15) als auch glockenförmige Aphyllophoralen (2). Clavarioide Basidiome treten sowohl in der Reihe mit Sklerohyphen (4, *Pterula*) als auch in der Reihe mit Physalohyphen (8) auf, und hier sowohl mit einfachen *(Clavaria)* als auch mit verzweigten Basidiomen *(Ramaria).* Die cantharelloiden Basidiome (9) umfassen auch die trompetenförmig hohlen Fruchtkörper der *Craterellus*-Arten. Die secotioiden Formen werden meist als sekundäre, von Agaricalen abgeleitete Pilze betrachtet (12). Der Übergang von 11 zu 12 ist eine xerophytische Anpassung, die bei manchen Blätterpilzen und Röhrlingen aufgetreten ist, z.B. von *Cortinarius* 11 zu *Thaxterogaster* 12, oder von *Suillus* zu *Gastrosuillus* (dies ist der zur Zeit (1995) einzige durch molekulare Daten belegte Übergang; BAURA & al, 1992). Die Entwicklung von 12 zu 11 wird von SINGER (1986) angenommen. Die Reihe von 17 zu 18 und 19 ist bei den Russulales gut belegt und erklärt die isolierte Stellung der Russulaceen. Die stipito-pileaten Basidiome sind mehrmals entstanden: mit Sklerohyphen (5, Hymenophor röhrenförmig oder stachelig), mit Physalohyphen (9,10,11,19, Hymenophor glatt, faltig, stachelig, lamellig oder röhrig). Der Übergang von 10 zu 11 ist auf das Einrollen des Hutrandes und auf das Auftreten sekundärer Hüllen am Hutrand zurückzuführen. Die Reihe von 10 über 13 zu 15 umfasst die "reduzierten Formen" der Agaricales im Sinne von SINGER (1986).

Es können mehrere phylogenetische Reihen postuliert werden, die von primär gastroiden Fruchtkörpern (17) über die secotioiden Fruchtkörper (18) zu den stipitopileaten Agaricalen (s.l.) führen könnten (z.B. THIERS & TRAPPE 1984). Diese Reihen werden bisweilen als unabhängige Ordnungen gewertet, so z.B. die Russulales, Tricholomatales, Coprinales, Amanitales und Boletales, aber diese Hypothesen müssen noch genauer geprüft werden.

Figur 8.6: Eine phylogenetische Hypothese, wie sie ohne Berücksichtigung molekularer Daten nach der Anatomie und Morphologie der Basidiome aufgestellt werden kann.

Figure 8.6: A phylogenetic hypothesis based on anatomy and morphology of the basidiomes, but without taking molecular data into consideration. The primary corticioid basidiome (1) is placed at the beginning of the evolution, but together with Parmasto (1986) secondary, reduced corticioid basidiomes (16) are also admitted. Cyphelloid fungi are either reduced agarics (15) or genuine Aphyllophorales (2). Clavarioid basidiomes occur in two variants: based on sclerified hyphae (4, *Pterula*) or on physalohyphae (8), and then they are either simple *(Clavaria)* or strongly ramified *(Ramaria).* The cantharelloid basidiomes (9) are sometimes hollow like a trumpet, as in *Craterellus.* The secotioid forms are either derived from boletes or agarics (e.g. from *Cortinarius* 11 to *Thaxterogaster* 12) or from primitive, hypogeous gasteromycetes (18). The development from 12 to 11 is advocated by Singer (1986) but seems unlikely. The line from 17 to 18 to 19 represents the Russulales and explains the isolated position of the Russulaceae within the gill fungi. The stipito-pileate basidiome has arisen several times: with sclerified hyphae (5, hymenophore tubular or with spines), or with physalohyphae (9, 10, 11, 19, hymenophore smooth, folded, spiny, tubular or lamellate). The development from 10 to 11 is based on the behaviour of the cap margin which grows downwards to meet the stipe and on the appearance of secondary veils on the pileus margin and on the stipe. The line from 10 via 13 to 15 represents the reduced forms of agarics in the sense of Singer 1986.


AGARICALES s.l.
(13) pleurotoid
(14) pileo-resupinat
(15) cyphelloid
(10) stipito-pileat
(11) stipito-pileat
(19) stipito-pileat
?
(16) corticioid
(5) stipito-pileat
(9) cantharelloid
(12) secotioid (18)
(7) dimidiat
(4) clavarioid
(6) effuso-reflex
(8) clavarioid
(20) moderne Gastromyceten
(2) cyphelloid
(1) corticioid
(3) mucronelloid
(17) primär gastroid
APHYLLOPHORALES
GASTROMYCETEN
mit Sklerohyphen
mit Physalohyphen
Exposition der Basidien
Schutz der Basidien
Ambiniva-Typ Basidiom

DIE GEFLECHTE DER BASIDIOME

In der Botanik wird die Anatomie der Pflanzen mit verschiedenen Geweben beschrieben, deren Bezeichnungen oft auf "-enchym" ("das Eingegossene") enden, wie etwa das Parenchym, das Sklerenchym oder das Collenchym (z.B. JURZITZA 1987). In Anlehnung daran schrieb LINDAU (1899: 28) bei der Besprechung der Flechtengattung *Umbilicaria:* "Während bei den höheren Pflanzen für die aus Zellen aufgebauten Gewebe verschiedene Benennungen in Gebrauch sind ..., ist bisher ein eigentlicher Name für alle diejenigen Gewebeformen, welche aus der **Verflechtung von Fäden** resultiren, noch nicht eingeführt worden. ... Ich schlage deshalb vor, alle diejenigen Gewebe, welche aus Fäden (Hyphen) zusammengesetzt sind, als **Plectenchym** zu bezeichnen. Dieser Ausdruck betont in prägnanter Weise auch die Entstehungsart, genügt also den Ansprüchen, die an eine entwicklungsgeschichtliche Definition zu stellen sind. Sehr bequem nun lassen sich aber mit diesem Namen Epitheta verbinden, welche den näheren Charakter bezeichnen. ... Für die Pilze, etwa Hutpilze, ist die Benennung Plectenchym noch bequemer, weil hier mit wenigen Adjectiven der Charakter des Gewebes sich ausdrücken lässt."

LINDAU hat im Wort Plectenchym die Verflechtung von Fäden trefflich ausgedrückt (gr. plecte = Flechtwerk, Geflecht) und zugleich den Weg gewiesen, wie sein Ausdruck modifiziert werden kann, aber diese Möglichkeit wurde von den Mykologen kaum ausgenützt. Dadurch ist der falsche Eindruck verbreitet worden, die Pilze bestünden einfach aus einem Plectenchym. In Wirklichkeit sind die Geflechte stark differenziert, und so wie bei den Pflanzen verschiedene Gewebe unterschieden werden können, so können bei den Pilzen verschiedene Geflechte unterschieden werden. Diese können mit Namen belegt werden, die auf "**-plect**" enden. Aber wie auch die Pflanzengewebe nicht alle auf "-enchym" enden (z.B. Epithelium, Kambium), so enden auch nicht alle Geflechte auf "-plect" (z.B. Hymenium, Pileipellis). Und so wie die Beschreibung der Gewebe Histologie genannt wird, so kann die Beschreibung der Geflechte **Plectologie** genannt werden (CLÉMENÇON 1979b, 1990b). Bei Pflanzen spricht man von Geweben, Enchymen und Histologie, bei Pilzen von Geflechten, Plecten und Plectologie. Auch LOHWAG (1941) spricht nur von Geflechten, niemals von Geweben.

Es ist wichtig zu verstehen, dass sich die Pilzgeflechte grundsätzlich von den Pflanzengeweben unterscheiden. Ein Geflecht entsteht nicht wie ein Gewebe aus einem Meristem und besteht nicht aus allseitig miteinander verklebten Zellen, deren Cytoplasmen durch ein dreidimensionales Netz von Plasmodesmen miteinander verbunden sind. Ein Geflecht kann mit einem Watteknäuel (oder einer Watteschicht) verglichen werden, dessen Fäden (in den meisten Fällen) nicht fest miteinander verklebt sind, und die deshalb auseinanderweichen oder auseinander gestossen werden können. Ähnlich wie

neue Fasern oder Fäden in einen Watteknäuel hineingezogen werden können, so können auch zwischen den Hyphen eines bestehenden Plectenchyms neue Hyphen hindurchwachsen. Dadurch gewinnen die Pilze eine den Pflanzen versagte Möglichkeit, die bei der Fruchtkörperbildung voll ausgenützt wird: Innerhalb eines Geflechtes kann ein neues Geflecht dadurch entstehen, dass aus zahlreichen bereits bestehenden Hyphen Seitenzweige auswachsen, die durch koordiniertes Wachstum im Innern des alten Geflechtes eine neue Struktur entstehen lassen, zum Beispiel einen Hut im Innern eines Protoplectes.

Ein morphologisch hoch entwickeltes Basidiom, zum Beispiel der Fruchtkörper einer Tramete oder einer *Amanita*, besteht aus mehreren Geflechten, die verschiedene Funktionen ausüben und die verschieden aussehen. Beim reifen Fruchtkörper können die **Grundgeflechte**, **Hymenialgeflechte, Cortical-geflechte** und **Hüllgeflechte** unterschieden werden. Bei Primordien und wachsenden Fruchtkörpern sind auch noch **Primordialgeflechte** vorhanden.

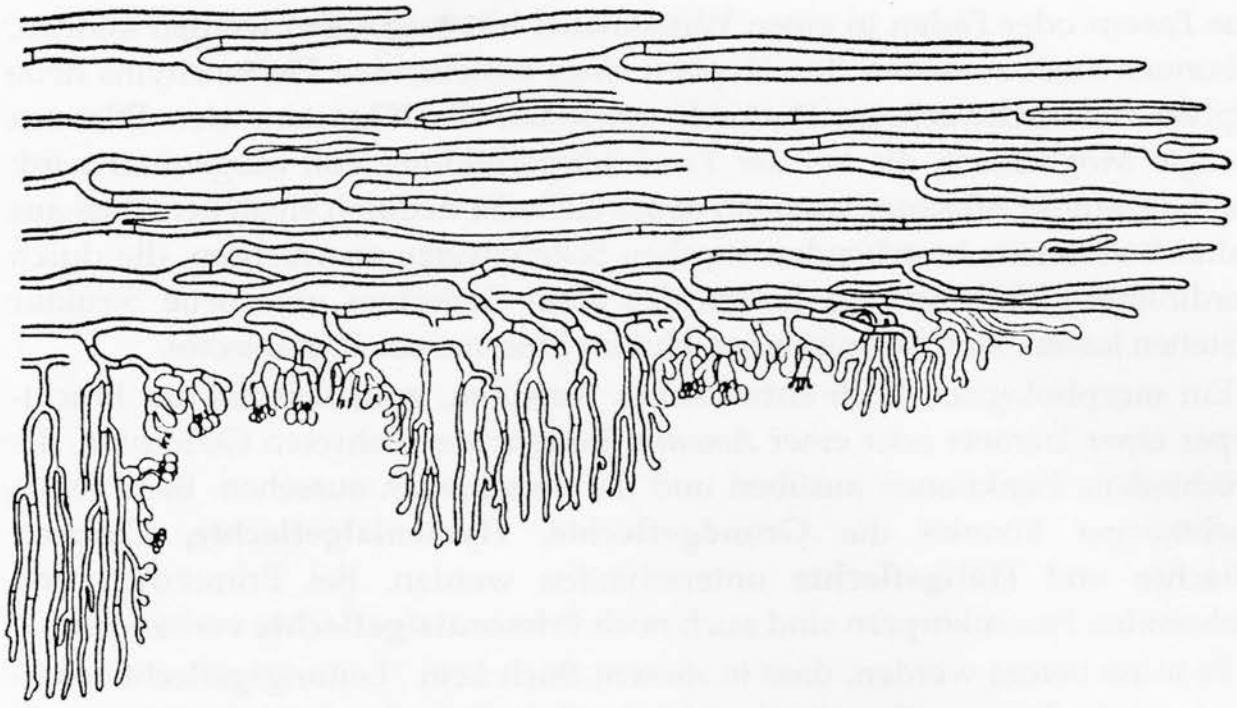
Es muss betont werden, dass in diesem Buch kein "Leitungsgeflecht" anerkannt wird, das aus "conducting hyphae" (= Sekrethyphen) bestehen soll. Dieser Gedanke stammt aus dem 19. Jahrhundert, ist in Analogie zum Leitungsgewebe der Pflanzen erdacht worden und ist falsch.

Die Geflechte werden nach Architektur, Funktion und relativer Lage benannt und ihr Aussehen mit Adjektiven beschrieben, z.B. eine intricate Ixocutis, aber es ist nicht üblich, sie nach ihrer Entstehungsweise zu benennen. Eine besondere Terminologie wird für die aus verschiedenen Hyphenarten zusammengesetzten **Miktoplecte** gebraucht, die als **mitische Systeme** bekannt sind.

Mitische Systeme

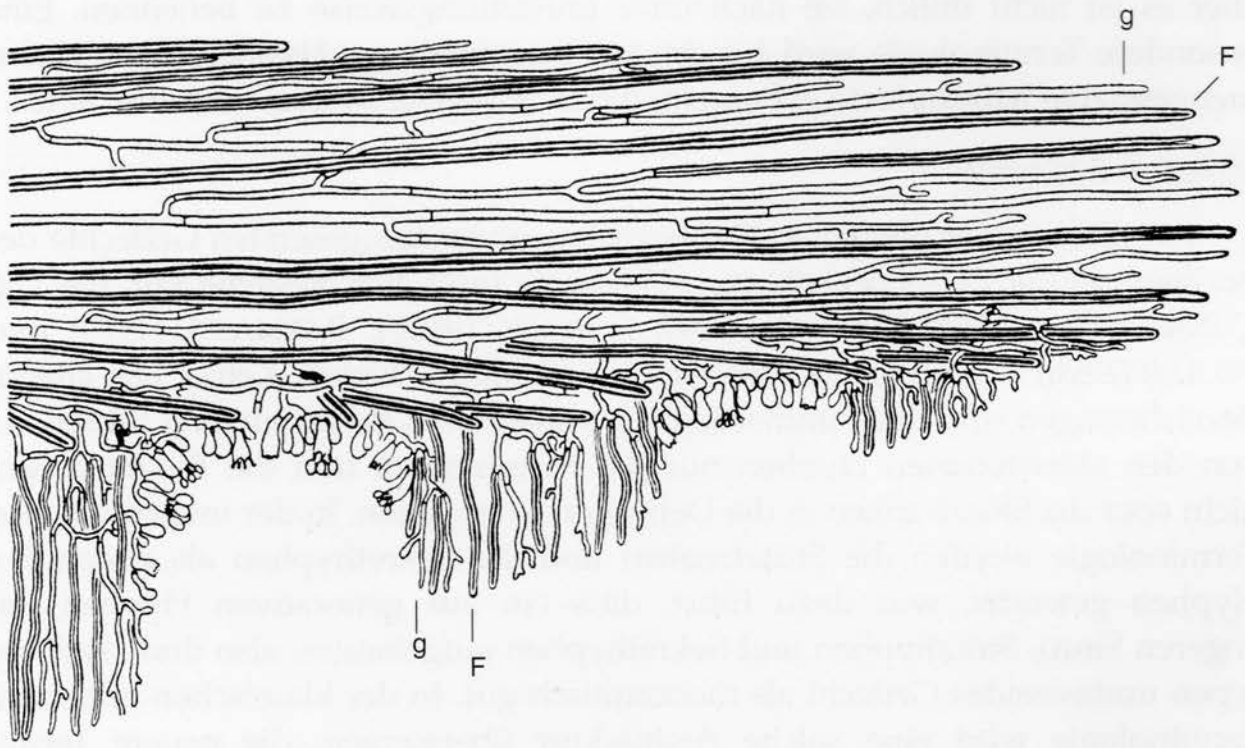
Für die aus verschiedenen Hyphenarten zusammengesetzten Geflechte der Porlinge schlug CORNER (1932a,b, 1953) seine mitischen Systeme vor, die von CUNNINGHAM (1954), TALBOT (1954), CORNER (1966b), PARMASTO (1970) und PEGLER (1996) ausgebaut wurden (mitos = Schlinge, Faden, Kette). Die älteren Bezeichnungen sind nicht immer logisch und können zu Verwirrung führen, da von den sklerifizierten Hyphen nur die Faserhyphen und die Bindehyphen, nicht aber die Stützhyphen in die Definitionen eingehen. In der ursprünglichen Terminologie werden die Stützhyphen und die Sekrethyphen als generative Hyphen gewertet, was dazu führt, dass ein aus generativen Hyphen (im engeren Sinn), Stützhyphen und Sekrethyphen aufgebautes, also drei Hyphentypen umfassendes Geflecht als monomitisch gilt. In der klassischen mitischen Terminologie wird eine solche Architektur übergangen; die neuere Terminologie versucht über die Porlinge hinaus gültig zu sein und den ursprünglich unbenannten Hyphenkombinationen Rechnung zu tragen (PEGLER 1996).

Monomitische Geflechte bestehen nur aus einer einzigen Hyphenart, und da kein Fruchtkörper auf generative Hyphen verzichten kann, besteht ein



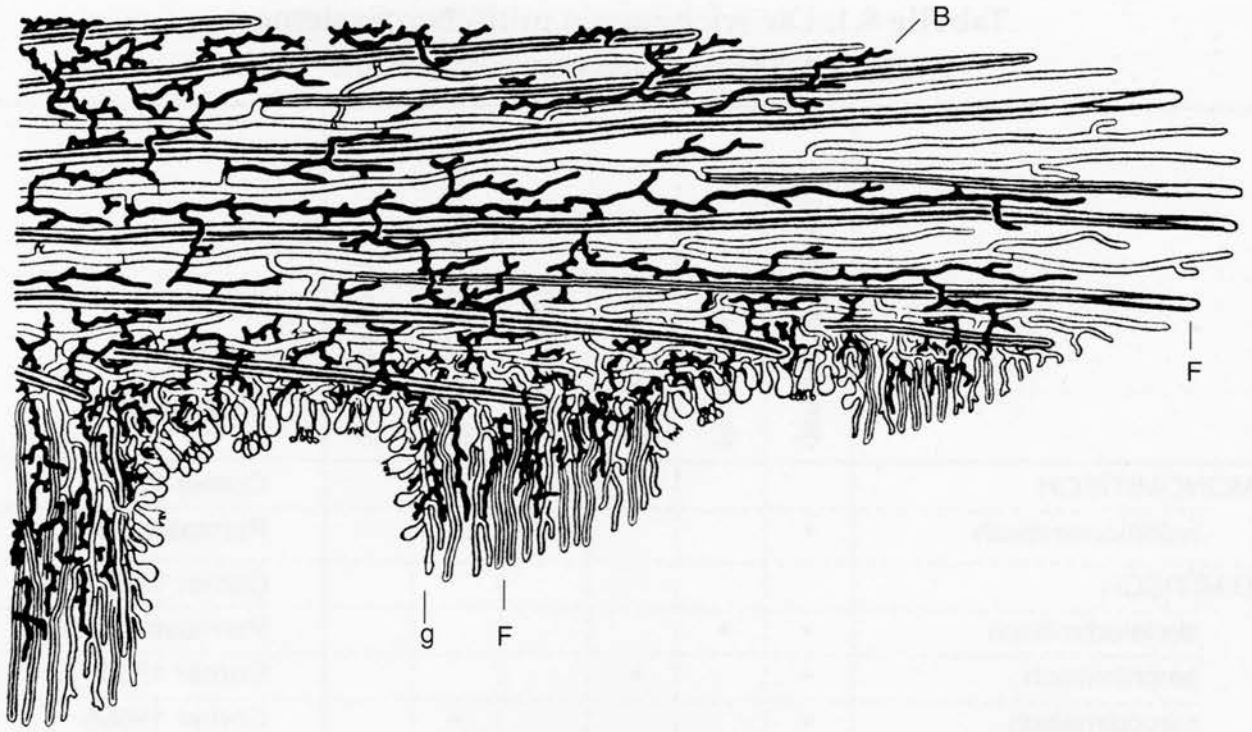
Figur 8.7: Schema eines holomonomitischen, nur aus generativen Hyphen aufgebauten Basidioms. – Nach Corner 1953, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.7: Diagram of a holomonomitic basidiome composed solely of generative hyphae.



Figur 8.8: Schema eines skeletodimitischen, aus generativen Hyphen (g) und Faserhyphen (F) geflochtenen Basidioms. – Nach Corner 1953, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.8: Diagram of a skeletodimitic basidiome composed of generative (g) and skeletal hyphae (F).



Figur 8.9: Schema eines skeletotrimitischen, aus generativen Hyphen (g), Faserhyphen (F) und Bindehyphen (B) aufgebauten Basidioms. – Nach Corner 1953, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.9: Diagram of a skeletotrimitic basidiome composed of generative (g), skeletal (F) and binding hyphae (B).

monomitisches Geflecht nur aus generativen Hyphen. Da in diesem Buch die Stützhyphen und die Sekrethyphen nicht als generative Hyphen betrachtet werden, ist der Begriff des monomitischen Geflechtes gegenüber der traditionellen Auffassung (CORNER 1953) stark eingeengt und entspricht dem **holomonomitischen Geflecht** von PARMASTO (1970). Viele Blätterpilze und Krustenpilze zeigen eine solche Struktur, wobei die generativen Hyphen mehr oder weniger turgeszent ausgeweitet sein können.

Dimitsche Geflechte bestehen aus generativen Hyphen und einer weiteren Hyphenart. Im ursprünglichen Sinn (CORNER 1932a, 1953) ist ein dimitisches Geflecht aus generativen Hyphen und Faserhyphen gewoben, im modernen Sinn können andere Hyphenarten anstelle der Faserhyphen auftreten. Bereits CORNER unterschied zwei verschiedene dimitische Systeme: dimitisch im engeren Sinn (mit Faserhyphen) und "dimitisch mit Bindehyphen" ohne Faserhyphen. PARMASTO (1970) führte für "dimitisch mit Faserhyphen" die Bezeichnung **skeletodimitisch** ein, eine häufige Kombination bei den hartfleischigen Aphyllophorales. Für "dimitisch mit Bindehyphen" wird häufig **amphimitisch** gebraucht (Fig. 2.36, S. 44; *Laetiporus sulphureus, Polyporus squamosus, Piptoporus betulinus;* CORNER 1953). Ein Geflecht aus generativen Hyphen und sklerifizierten Physalohyphen (oder, wie CORNER 1966b: 175 sich ausdrückt, mit «inflated skeletal cells») wird **sarcodimitisch** genannt (Fig. 2.55,

Tabelle 8.1: Die wichtigeren mitischen Systeme

Table 8.1: The more important mitic systems

	generative Hyphen	Faserhyphen	Bindehyphen	Stützhyphen	Sklerifiz. Physalohyphen	Sekrethyphen	Bibliographie
MONOMITISCH							Corner 1953
holomonomitisch	•						Parmasto 1970
DIMITISCH							Corner 1953
skeletodimitisch	•	•					Parmasto 1970
amphimitisch	•		•				Corner 1953 *)
sarcodimitisch	•				•		Corner 1966b
pseudodimitisch	•			•			Parmasto 1970 **)
gloeodimitisch	•					•	neue Bezeichnung
TRIMITISCH							Corner 1953
skeletotrimitisch	•	•	•				neue Bezeichnung
pseudotrimitisch	•	•		•			neue Bezeichnung
sarcotrimitisch	•			•	•		Corner 1966b
gloeotrimitisch	•	•				•	neue Bezeichnung

*) als "dimitisch mit Bindehyphen". – Corner calls this type "dimitic with binding hyphae".
**) Von Parmasto als ein Untertyp des monomitischen Systems verstanden.
Parmasto considers this structure to be a subtype of the monomitic system.

S. 56, Schema). REDHEAD (1986) und BAS (1989) messen dieser Struktur grosse taxonomische Bedeutung zu. Sie kommt bei den Blätterpilzgattungen *Baeospora, Hydropus, Megacollybia, Clitocybula, Xeromphalina* und *Trogia* ss. CORNER (1966b) vor. Wenn generative Hyphen und Stützhyphen vorhanden sind, so spricht PARMASTO (1970) von einem **pseudodimitischen Geflecht**, das er aber als monomitisch betrachtet, da er die Stützhyphen als dickwandige generative Hyphen versteht (Fig. 2.40 S. 46, *Pleurotus ostreatus, Hapalopilus salmonicolor, Bjerkandera adusta, Lentaria, Coltricia perennis).* Wenn neben den generativen Hyphen nur noch Sekrethyphen vorkommen, so liegt ein **gloeodimitisches Geflecht** vor (Fig. 2.70, 2.71, S. 74, *Lactocollybia, Albatrellus ovinus* und verwandte Arten und die meisten *Lactarius*-Arten).

Trimitische Geflechte bestehen aus drei verschiedenen Hyphenarten. Die trimitische Struktur im engeren, ursprünglichen Sinn (z.B. CORNER 1953) umfasst generative Hyphen, Faserhyphen und Bindehyphen wie bei den

Gattungen *Fomitopsis, Laricifomes, Gloeophyllum* und *Trametes.* Diese kann deshalb **skeletotrimitsch** genannt werden. Im **pseudotrimitischen Geflecht** sind die Bindehyphen durch Stützhyphen ersetzt. Diese Kombination kann z.B. beim resupinaten *Steccherinum robustius* gefunden werden. In einem **sarcotrimitischen Geflecht** (CORNER 1966b: 175) sind neben den generativen Hyphen und den sklerifizierten Physalohyphen (wie in der sarcodimitschen Struktur) auch noch Stützhyphen vorhanden (CORNER: «These narrow, thick-walled hyphae simulate binding hyphae of the trimitic polypores, but they are septate as the generative hyphae. ... They are ... special thick-walled outgrowths from the thin-walled generative hyphae.» «Diese sind dünne, dickwandige, die Bindehyphen der trimitischen Porlinge nachahmende Hyphen, aber sie sind wie die generativen Hyphen septiert. ... Sie sind ... spezielle, dickwandige Auswüchse aus dünnwandigen generativen Hyphen.»). Die sarcotrimitische Struktur ist selten. Einige Pilze zeigen Geflechte, die aus generativen Hyphen, Faserhyphen und Sekrethyphen zusammengesetzt sind. Da diese Kombination noch keine Bezeichnung trägt, wird hier **gloeotrimitsch** vorgeschlagen (*Wrightoporia avellanea,* Fig. 2.83, S. 83; *Antrodia carbonica, A. hippophaes*).

PARMASTO (1970) benennt noch weitere mitische Kombinationen, die in der Tabelle 8.1 nicht aufgenommen wurden: **Submonomitisch** (bei Krustenpilzen): Die Hyphen des Subiculums und der Fruchtkörpertrama unterscheiden sich im Durchmesser, in der Wanddicke, im Vorhandensein von Schnallen, u.s.w. (einige Arten der Gattungen *Botryobasidium* und *Athelia*). **Dichodimitisch:** generative Hyphen und Dichohyphidien *(Vararia).* **Asterodimitisch:** generative Hyphen und Asterohyphidien *(Asterostroma).* **Setal-dimitisch:** generative Hyphen und Seten oder setale Hyphen *(Hymenochaete).* **Setal-trimitisch:** mit generativen Hyphen, Faserhyphen und setalen Hyphen oder Seten *(Hymenochaete* und *Phellinus).* **Asterotrimitisch:** generative Hyphen, Faserhyphen und Asteroseten *(Asterodon, Asterostroma).*

LARGENT & al. (1978) kombinieren den Begriff **physalo-** mit irgend einem Hyphensystem mit turgeszenten Hyphen, z.B. physalomonomitisch, physalodimitisch, physalotrimitsch, physaloamphimitisch u.s.w., aber es wird nicht präzisiert, welche Hyphen turgeszent erweitert sind (vermutlich denken die Autoren an turgeszente generative Hyphen, also an Physalohyphen mit dünnen Wänden).

Amphimitische und trimitsche Geflechte bleiben oft lange Zeit monomitisch oder skeletodimitisch und bilden erst im Laufe der Fruchtkörperreifung Bindehyphen (CORNER 1953). Oft zeigen Fruchtkörpertrama und Hymenophoraltrama verschiedene mitische Strukturen.

Tetramitische Geflechte sind bisher noch nicht beschrieben worden, sind aber denkbar, z.B. in der Form eines skeletotrimitischen Geflechtes mit Sekrethyphen.

Die Grundgeflechte

Die Grundgeflechte werden auch Context, Textura oder Fruchtkörpertrama genannt. Sie bilden das «Fleisch» der Basidiome und geben diesen ihre mechanische Festigkeit. Sie werden nach Architektur, Funktion und relativer Lage benannt und ihr Aussehen mit Adjektiven beschrieben, z.B. eine intricate Ixocutis, aber es ist nicht üblich, sie nach ihrer Entstehungsweise zu benennen.

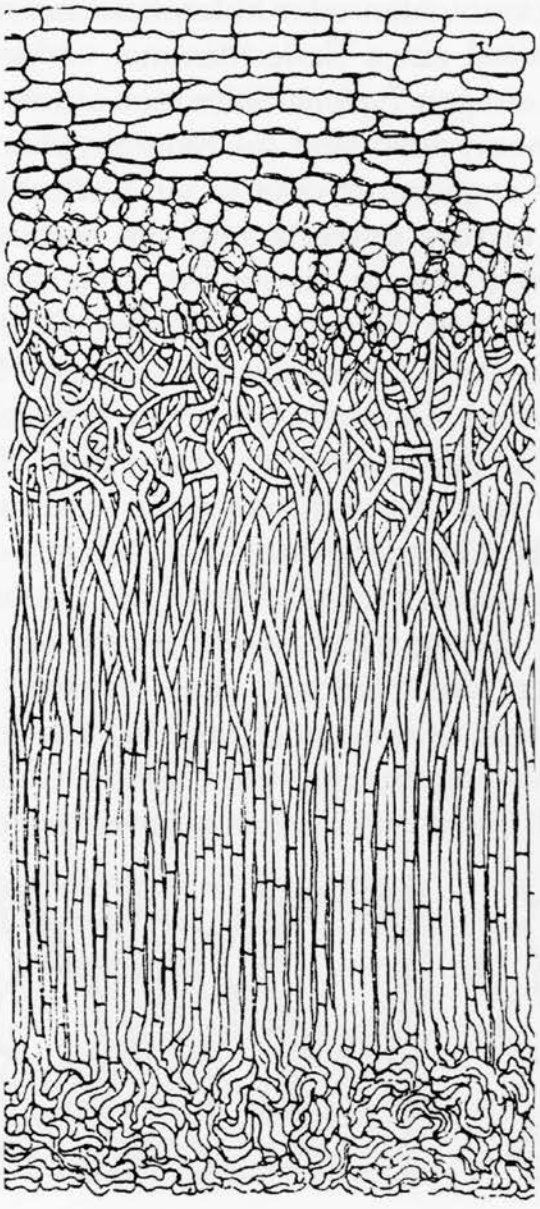
Bezeichnungen für das Aussehen der Grundgeflechte – Nach dem Verlauf der Hyphen hatte FAYOD (1889) zwei Grundtypen unterschieden: Die **irreguläre Trama** besteht aus gleichartigen, wirr verflochtenen und gleichmässig verteilten Hyphen. Solche Geflechte sind isotrop und zeigen beim Zerreissen keine bevorzugten Ebenen oder Spaltflächen. Beispiele: *Clitopilus prunulus, Panus, Lentinus* und *Marasmius oreades.* Die irreguläre Struktur kann dicht gewoben (mit kleinen oder gar fehlenden Interhyphalräumen) oder locker geflochten (mit grossen Interhyphalräumen) sein. Die **reguläre Trama** besteht vorwiegend aus parallel laufenden Hyphen (radiär im Hut eines Blätterpilzes). Dazwischen können einige dünnere Hyphen in allen Richtungen laufen. Solche Geflechte sind anisotrop und reissen oder spalten in der Richtung des Hyphenverlaufes.

Die Geflechte der Discomyceten (Apothecien) werden von STARBÄCK (1895), KORF (1952, 1973) und DÖRFELT (1989) «Textura» genannt und ihr Aussehen wird mit Adjektiven beschrieben (Fig. 8.10, 8.11). MILLER (1971b) wandte diese Adjektive auf Myceldifferenzierungen an, wie sie in Kulturen verschiedener Blätterpilze auftreten, und SINGER (1986: 7) nahm in der Folge vier dieser Bezeichnungen in seinem Buch auf (veränderte aber "globulosa" zu "globosa"). Sie reichen indessen nicht aus, um alle Aspekte der Fruchtkörpergeflechte der Hymenomyceten abzudecken, für die in den meisten Fällen andere Benennungen vorgezogen werden. Die direkte Anwendung der Bezeichnungen nach STARBÄCK (1895) und KORF (1952, 1973) wird oft auch durch das gleichzeitige Auftreten von verschieden gearteten Hyphen in einem Geflecht erschwert. Aus diesen Gründen ist die alleinige Anwendung dieser Terminologie zur Beschreibung der Grundgeflechte der Hymenomyceten unbefriedigend.

STARBÄCK (1895) gibt ein "Schema über einige bei den Discomyceten vorkommende Gewebe" in Form eines Schlüssels und eine dazugehörende schematische Figur, die hier wiedergegeben ist (Fig. 8.10). STARBÄCK nennt die Geflechte Filzgewebe, und sein Schema lautet (textgetreu wiedergegeben):

I. Die einzelnen Hyphen nicht unterscheidbar: **kurzzelliges Filzgewebe.**
   a. Zellen rundlich bis vieleckig, fast isodiametrisch: *kugeliges Filzgewebe* (textura globulosa)
   b. Zellen auf Durchschnitten mehr oder weniger rechteckig, nicht isodiametrisch: *prismatisches Filzgewebe* (textura prismatica)

II. Die einzelnen Hyphen leicht unterscheidbar: **langzelliges Filzgewebe**.
   a. Hyphen in allen Richtungen verlaufend, nicht parallel.
      1. Hyphen mit ihren Wänden nicht verbunden, gewöhnlich deutliche Zwischenräume: *verflochtenes Filzgewebe* (textura intricata)
      2. Hyphen mit ihren Wänden verbunden, wenigstens ohne Zwischenräume, gewöhnlich ein membranähnliches Gewebe bildend: *epidermoides Filzgewebe* (textura epidermoidea)
   b. Hyphen in e i n e r Richtungen verlaufend und mehr oder weniger parallel.
      1. Hyphen mit engem Lumen, Wände stark verdickt, sodass eine intercellulare Substanz gebildet wird: *verklebtes Filzgewebe* (textura oblita)
      2. Hyphen mit weitem Lumen, Wände nicht verdickt und Hyphen mit einander locker verbunden: *langgestrecktes Filzgewebe* (textura porrecta)

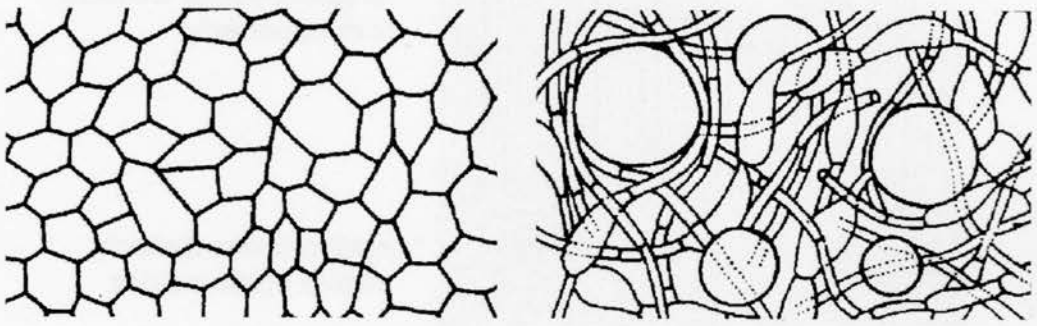


Figur 8.10: Die von Starbäck 1895 eingeführten Bezeichnungen zum Beschreiben des Aussehens der Geflechte. – Nach Starbäck 1895, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.10: The terms used to describe the aspects of the fungal tissues, introduced by Starbäck in 1895 for the apothecia of ascomycetes, but also applicable to the tissues of other fungi.

KORF (1952, 1973) teilte die textura globulosa weiter auf und führte für das vieleckige Geflecht die Bezeichnung **textura angularis** ein. Bei DÖRFELT (1989) findet man dazu noch die **textura inflata**. Beide texturae sind in der Figur 8.11 abgebildet.

Bei den Hymenomyceten sind Geflechte mit dem Aussehen einer **Textura intricata** weit verbreitet. Die Hyphen sind mehr oder weniger stark gedrängt. Bisweilen treten fast keine Leerräume zwischen den Hyphen auf, in andern Geflechten hingegen überwiegen sie und können mit Luft, Wasser oder einem Gel gefüllt sein. Die irreguläre Lamellentrama und viele Hutgeflechte der Blätterpilze zeigen das Aussehen einer Textura intricata. Die **Textura epidermoidea** tritt bei den Hymenomyceten nicht häufig auf. Sie ist in der Regel auf Oberflächengeflechte wie Hutdeckschichten oder Sklerotienrinden beschränkt. Die **Textura oblita** ist ein Spezialfall eines Geflechtes aus verklebten Sklerohyphen, wie sie beispielsweise in einigen *Typhula*-Sklerotien auftreten (Fig. 4.11, 4.12, S. 230/231). Bei den Hymenomyceten sind die Sklerohyphen meist nicht miteinander verklebt und anders angeordnet oder in ein Geflecht aus vegetativen Hyphen eingewoben. Die **textura porrecta** und die **textura prismatica** sind bei den Hymenomyceten sehr häufig zu finden, zum Beispiel in der regulären Lamellentrama und in den Stielen zahlreicher Blätterpilze. Die **Textura globulosa** besteht aus so stark turgeszent erweiterten Hyphen, dass deren Zellen kugelig geworden sind. Dadurch entstehen interzelluläre Leerräume, und die Kugelzellen (Sphaerocysten) verraten ihre Herkunft aus Hyphen kaum mehr. Die Zellen sind meist dünnwandig und farblos, selten braunwandig. Bisweilen zeigen Hutdeckgeflechte oder Hüllgeflechte (Velum) eine Textura globulosa, wie zum Beispiel bei *Cystolepiota* und *Cystoderma*. In der **Textura angularis** bilden unregelmässig polyedrische Zellen ein fast lückenloses Geflecht, dessen Aussehen die Herkunft aus Hyphen nicht mehr erkennen lässt. Die Zellen sind meist dünnwandig und farblos, doch kommen bisweilen extrazelluläre Pigmentablagerungen vor. Solche Geflechte sehen einem pflanzlichen Parenchym oft täuschend ähnlich und werden deshalb auch



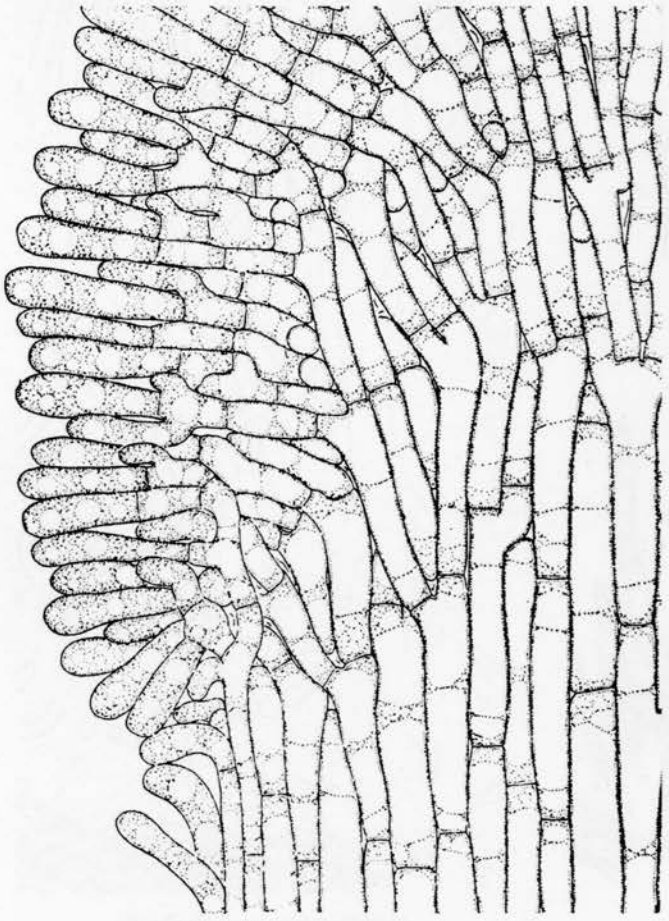
textura angularis textura inflata

Figur 8.11: Erweiterung der Starbäckschen Terminologie. – Nach Dörfelt 1989, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.11: Additions to Starbäck's terminology.

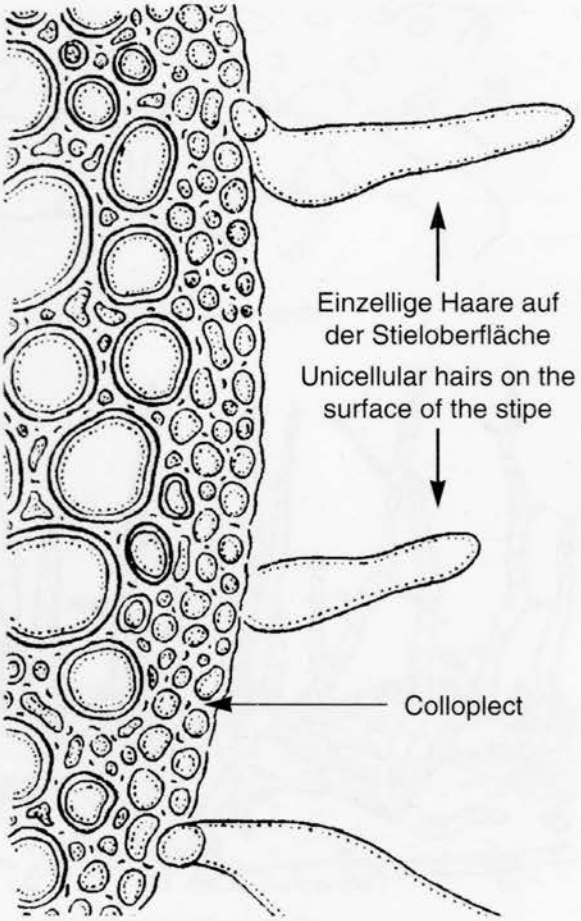
Pseudoparenchyme genannt. Bei den Hymenomyceten tritt die Textura angularis meist an der Fruchtkörperoberfläche (Hut, Stiel), seltener in der Hymenophoraltrama auf. LOHWAG (1941: 109) nennt ein Hutdeckgeflechte mit einer Textura angularis ein Paraderm. In der **Textura inflata** befinden sich Sphaerocysten und mehr oder weniger stark turgeszent erweiterte Hyphenzellen in einer aus generativen Hyphen bestehenden Textura intricata. Solche Strukturen sind in einigen Hüllgeflechten, wie zum Beispiel im Velum von *Amanita*-Arten recht häufig zu finden.

Ein anderer Aspekt der Grundgeflechte ist die Art und Weise, nach der die Hyphen miteinander verbunden sind. In den **Thigmoplecten** sind die Hyphen so dicht gedrängt, dass sie einander (fast auf der ganzen Länge) berühren, ohne miteinander verklebt zu sein. Durch mechanischen Druck (etwa durch hindurchwachsende Hyphen) können sie leicht auseinander gedrängt werden. Typische Thigmoplecte finden sich in den Stielen vieler Blätterpilze mit faseriger Oberfläche und bei vielen Keulenpilzen. In den **Colloplecten** wird die mechanische Festigkeit der dünnen Stiele einiger Blätterpilze durch ein festes



Figur 8.12: Ein Thigmoplect: Längsschnitt durch ein junges Basidiom von *Typhula gyrans*. – Nach Corner 1967. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.12: A thigmoplecte: Longitudinal section of a young basidiome of *Typhula gyrans*.

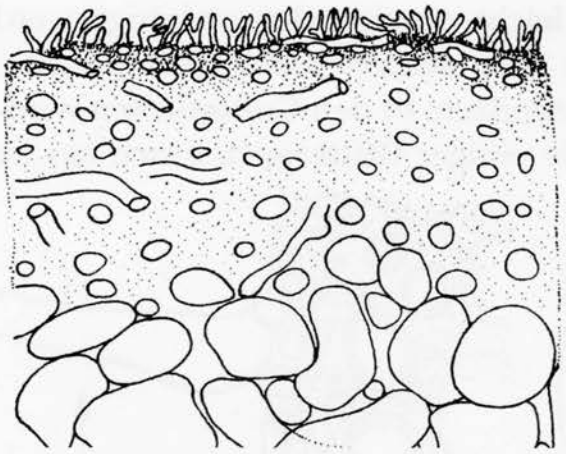


Figur 8.13: Ein Colloplect: Querschnitt durch den Stiel von *Trogia silvestris*. – Nach Corner 1966b. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

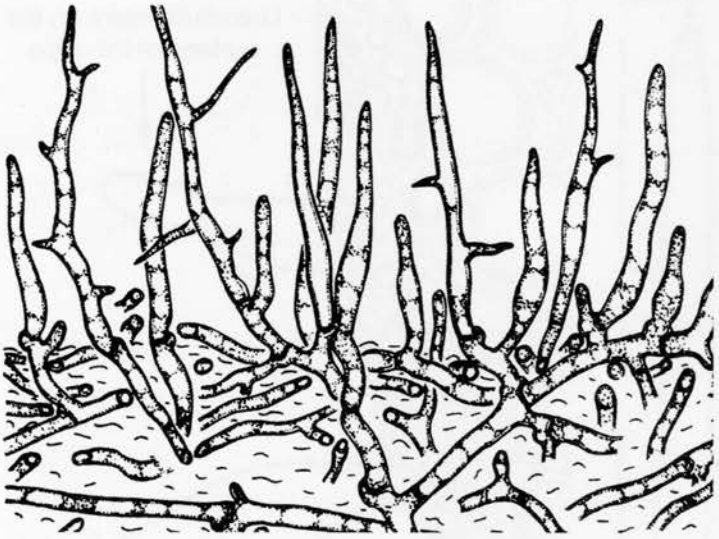
Figure 8.13: A colloplecte: Cross section of the stipe of *Trogia silvestris*.

Verkleben der peripheren Hyphen erreicht. Sie sind charakteristisch für die schwarzbraunen Stiele der kleinen *Marasmius*-Arten und für manche andern zähen Pilze. Die Hyphen sind etwas voneinander entfernt in einer elastischen Grundmasse eingebettet.

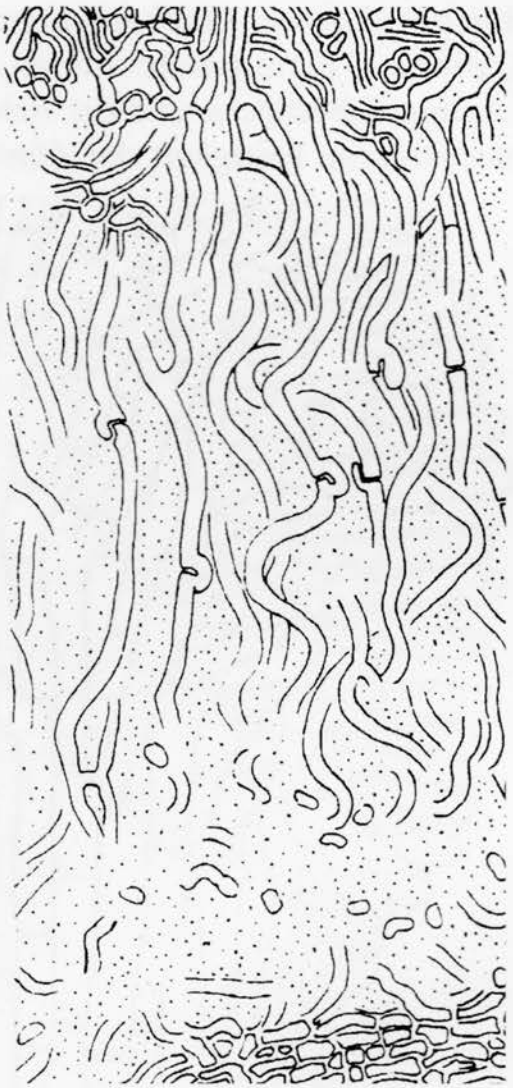
Wenn die Hyphen in einer gemeinsamen, oft schleimigen Gallerte weit auseinander liegen und durch diese zusammengehalten werden, so liegt ein **Ixoplect** vor. Viele Hutdeckgeflechte sind Ixoplecte, die nach ihrer Hyphenstruktur als Ixocutis, Ixotrichoderm usw. charakterisiert werden können (Fig. 8.14). Auch die Huttrama kann gelifiziert sein (z.B. *Micromphale foetidum*, Fig. 2.64, S. 60). Bei manchen *Mycena*-Arten und bei *Panellus mitis* ist die Lamellenschneide gelatinös, und *Myxomphalia maura* sowie manche *Pholiota*-Arten zeigen ein gelatinöses Subhymenium.



Mycena corticola



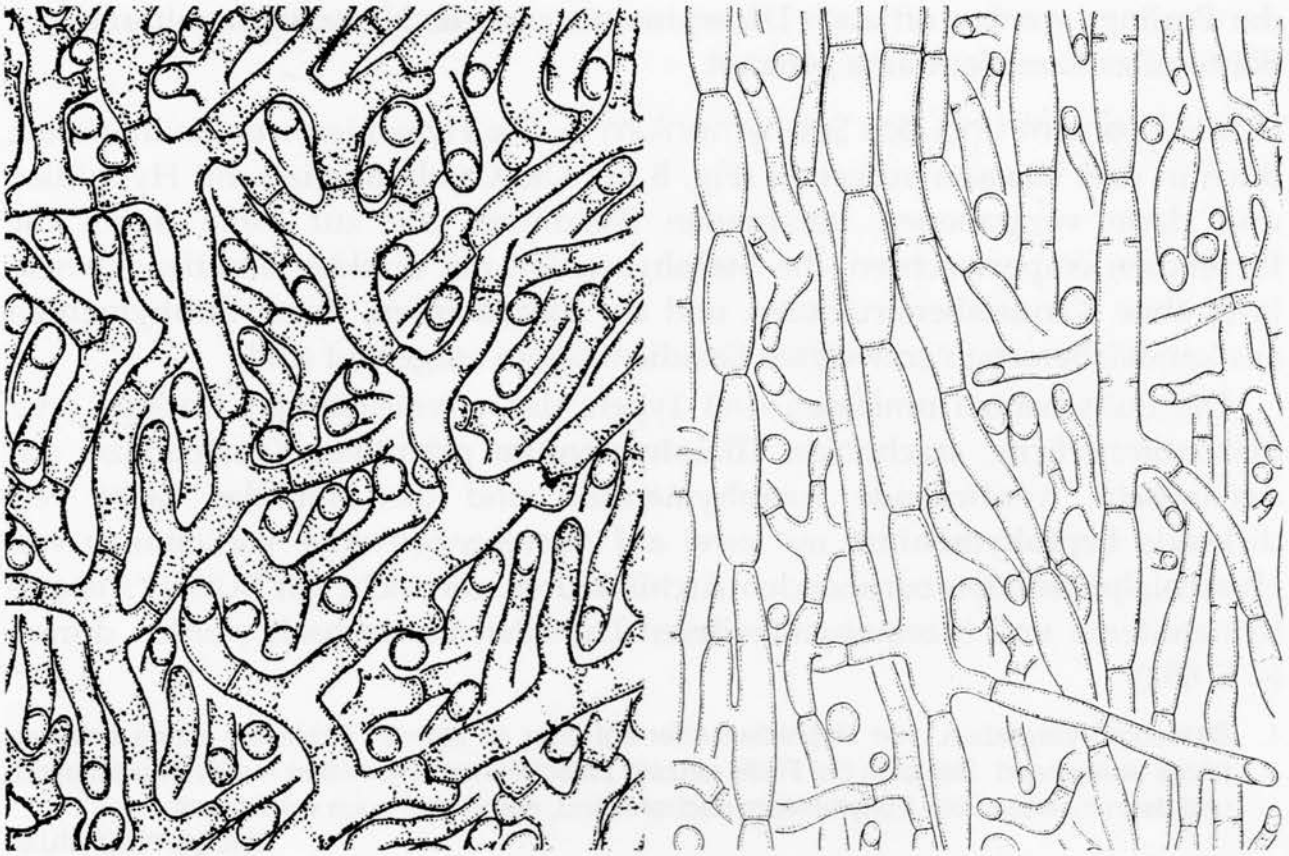
Echinochaete russiceps



Gelatoporia pannocincta

Figur 8.14: Drei Ixoplecte: Zwei Hutdeckgeflechte *(Mycena corticola, Echinochaete russiceps)* und eine Fruchtkörpertrama *(Gelatoporia pannocincta)*. – Nach Kühner 1938a, Corner 1984 und Niemelä 1985. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.14: Three ixoplectes: Two pileipelles *(Mycena corticola, Echinochaete russiceps)* and a fruit body context *(Gelatoporia pannocincta)*.



Laetiporus sulphureus *Pseudocraterellus sinuosus*

Figur 8.15: Zwei Aeroplecte, das erste aus der Fruchtkörpertrama eines jungen Schwefelporlings *(Laetiporus)* vor dem Auftreten der Bindehyphen, das zweite aus dem Stiel der Krausen Kraterelle *(Pseudocraterellus)*. – Nach Corner 1953, 1966b. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.15: Two aeroplectes, one from a young fruit body context of *Laetiporus sulphureus* before the formation of binding hyphae, the other from the centre of the stem of *Pseudocraterellus sinuosus*.

Wenn die Interhyphalräume nicht mit einer Gallerte, sondern mit Luft gefüllt sind, so spricht man von einem **Aeroplect** (Fig. 8.15, 8.71 – 8.73). Die Interhyphalräume können sich auch mit Wasser füllen, wobei das Aussehen der Trama meist stark verändert wird. Luftgefüllte Aeroplecte sehen opak, wassergefüllte eher transparent aus. Aeroplecte sind sehr weit verbreitet. Sie können aus verschiedenen Hyphenarten aufgebaut sein.

Die Geflechte des Hymeniums und des Hymenophors

Die einfachsten Hymenomyceten beschränken ihre Hymenialgeflechte auf ein Hymenium, das zudem oft nur lückenhaft oder andeutungsweise vorhanden ist. Bei den meisten Hymenomyceten jedoch tragen verschiedene Geflechte zum Aufbau eines Hymenophors bei, auf dessen Oberfläche das Hymenium ausgebildet wird. Im vollständig ausgebauten Modell umfassen die Hymenialgeflechte das **Hymenium** und das **Subhymenium** und ein Hymenophor aus **Hymenophoraltrama** und **Hymenopodium.** Das Hymenophor kann glatt, warzig, faltig, stachelig, lamellenförmig oder röhrenförmig sein. Die Röhrenwände

der Porlinge werden oft auch **Dissepimente** und die Hymenophoraltrama der Blätterpilze Lamellentrama genannt.

Das Hymenium und das Subhymenium — Die Hymenien werden in diesem Buch in **drei Klassen** aufgeteilt (Fig. 8.16): Die **Catahymenien** mit Hyphidien und darin vergrabenen, zerstreuten Basidiolen, die zur Reife durch die Hyphidien emporwachsen, die **Stelohymenien** mit direkter Basidienentwicklung ohne Kandelaberstrukturen und die **Euhymenien**, deren **Subhymenien** aus kandelaberartig verzweigten Basidienträgern aufgebaut sind.

Die Euhymenien umfassen drei Typen: das unvollständige, flockige oder diskontinuierliche, arachnoide **Tilaiohymenium** primitiver Krustenpilze, das dynamische, verdickende **Auxohymenium** und das statische, nicht verdickende **Leptohymenium** mit zwei auf Abwesenheit oder Vorkommen von Hymenialphysaliden beruhenden Architekturen, die nicht mit BULLER's aequihymeniiferen und inaequihymeniiferen Lamellen verwechselt werden dürfen (s. S. 631).

1. Basidiolen vergraben, von Hyphidien überragt oder in tieferen Schichten eines Krustenpilzes entstehend. Basidien bei Reife einzeln zwischen den Hyphidien hindurch wachsend, und dann bisweilen ein Euhymenium nachahmend, manchmal auch verdickend: **CATAHYMENIUM**

1* Basidiolen nicht von Hyphidien überragt. Hymenium oberflächlich oder im Innern eines geschlossenen Fruchtkörpers eine neue Oberfläche bildend.

2. Direkte Basidienentwicklung ohne Kandelaberstruktur: **STELOHYMENIUM**

2* Die Basidien entwickeln sich auf verzweigten Basidienträgern mit Kandelaberstruktur: **EUHYMENIUM**

3. Hymenium diskontinuierlich, unvollständig, arachnoid, flockig, aus vereinzelten Kandelabern bestehend, oberflächlich: **Tilaiohymenium**

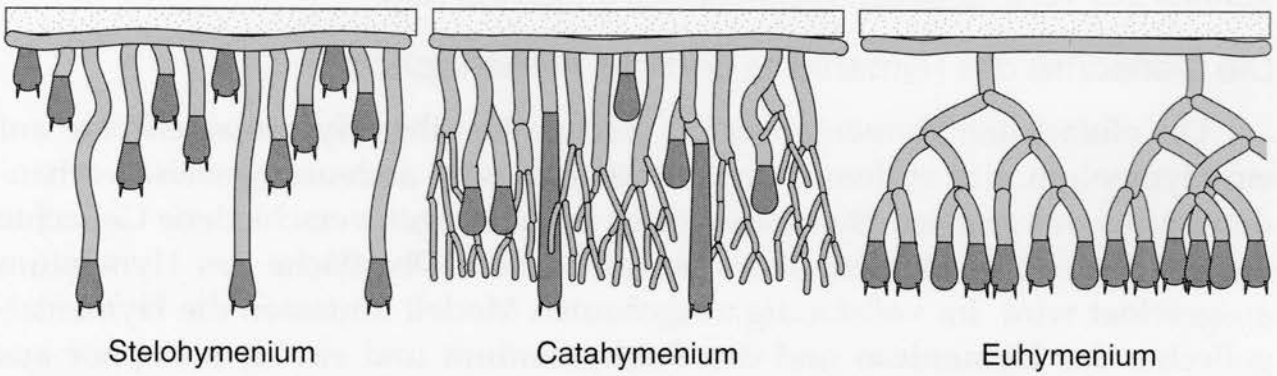
3* Hymenium kontinuierlich, die Kandelaber seitlich zu einem vollständigen Hymenium zusammenfliessend.

4. Subhymenium dynamisch, durch übergipfelndes Wachstum verdickt (bisweilen auch das Hymenium verdickt); Hymenium oberflächlich: **Auxohymenium**

4* Subhymenium statisch, nicht verdickend: **Leptohymenium**

5. Hymenium ohne Hymenialphysaliden: Basidiolen-Architektur

5* Hymenium mit Hymenialphysaliden: Physaliden-Architektur



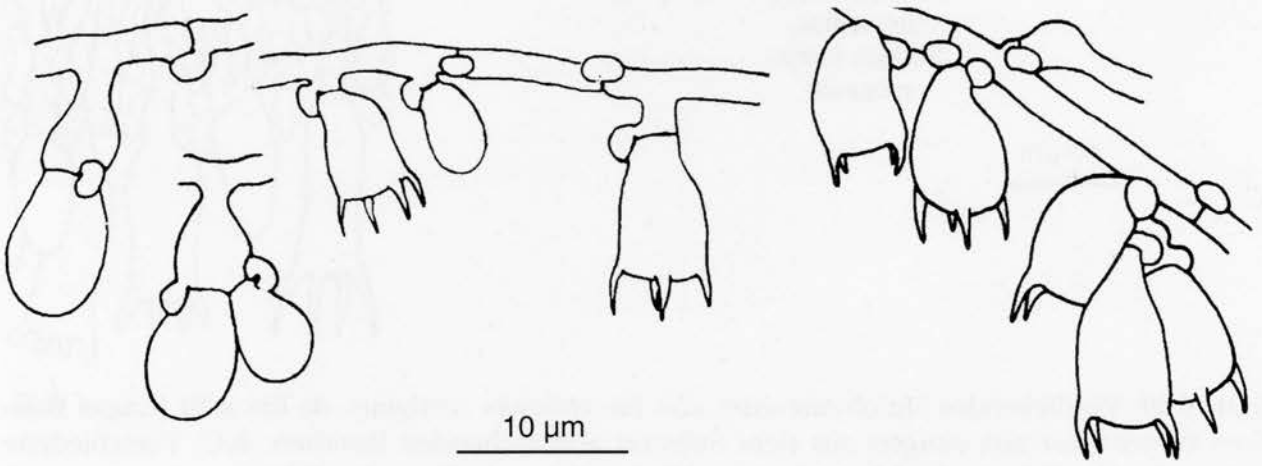
Figur 8.16: Schematische Darstellungen der drei Hymeniums-Klassen mit ihren Subhymenien.
Figure 8.16: Diagrams of the three main hymenial classes with their subhymenia.

Das Stelohymenium (Neue Bezeichnung. Das Wort "Protohymenium" steht nach DONK 1957: 4 leider nicht mehr zur Verfügung) — Stele = Stiel. Die Basidien entstehen einzeln direkt seitlich auf Tramahyphen oder auf unverzweigten Stielen und sind nur bei älteren Fruchtkörpern hymeniumsartig gruppiert. Die Stiele können von oberflächlich angeschmiegten Hyphen oder von im Substrat verborgenen Hyphen abzweigen. Die Stiele der Basidien können sich verlängern und spärlich verzweigen, aber ohne regelmässige Kandelaber zu bilden. Auf diese Weise entsteht ein verdickendes Basidiom. Ein Subhymenium fehlt, es sei denn, man betrachte die Gesamtheit der Basidienstiele als ein Subhymenium. Die Basidien sind endständige Keulenbasidien, oder es sind Pleurobasidien.

Sphaerobasidium minutum lebt in nacktem Nadelholz und bildet auf dessen Oberfläche einige kriechende Hyphen, die vereinzelte Keulenbasidien tragen. Diese sitzen meist auf kurzen Stielen, seltener direkt auf den Hyphen.

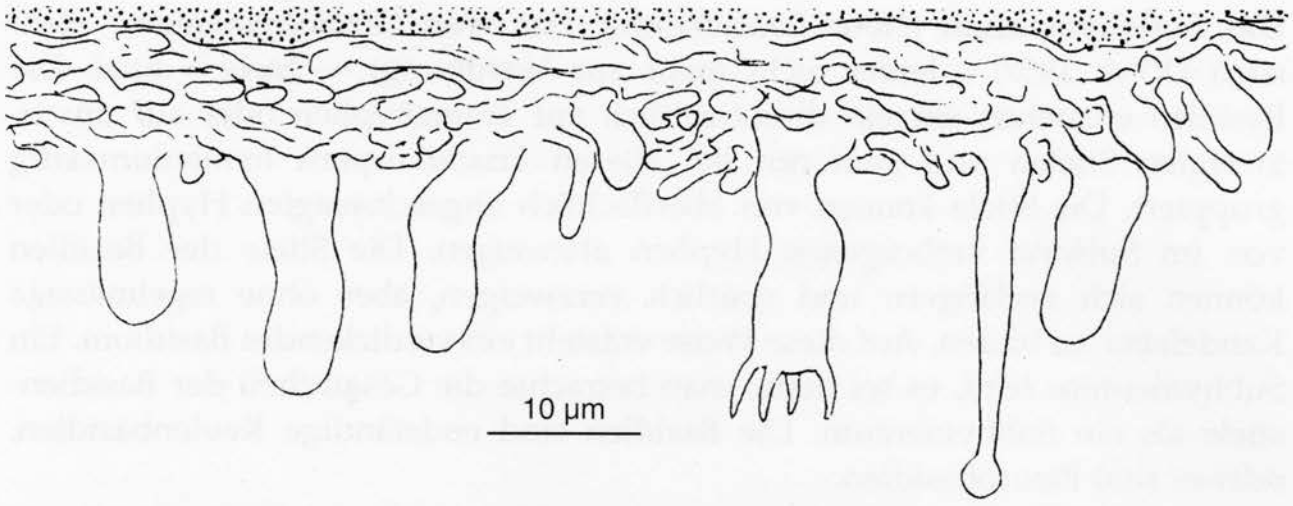
Xenasma pruinosum ist ebenfalls ein Bewohner nackten Holzes und bildet auf dessen Oberfläche ein dünnes Subiculum verklebter Hyphen, auf denen Pleurobasidien entstehen. Nach der Sporulation fallen diese zusammen und werden von neuen Hyphen überwachsen, die wiederum Pleurobasidien bilden. Auf diese Weise entsteht ein verdickendes Geflecht wirr verflochtener Hyphen und spärlicher verzweigter Basidienstiele, das keine Kandelaber enthält.

Das Mycel von *Intextomyces contiguum* lebt in Baumrinden und bildet keine oberflächlichen Hyphen. Einzelne Hyphen brechen durch die Substratoberfläche und werden dort zu Basidien. Das junge Basidiom besteht daher nur aus einigen auf der Rinde verstreuten Basidien. Neue Basidienstiele wachsen nicht nur durch das Substrat, sondern auch durch das Stelohymenium und übergipfeln die alten Basidien. Dadurch verdickt sich das Basidiom und nimmt schliesslich beachtliche Dimensionen an. Das ganze Basidiom besteht nur aus einem verdickten Stelohymenium.



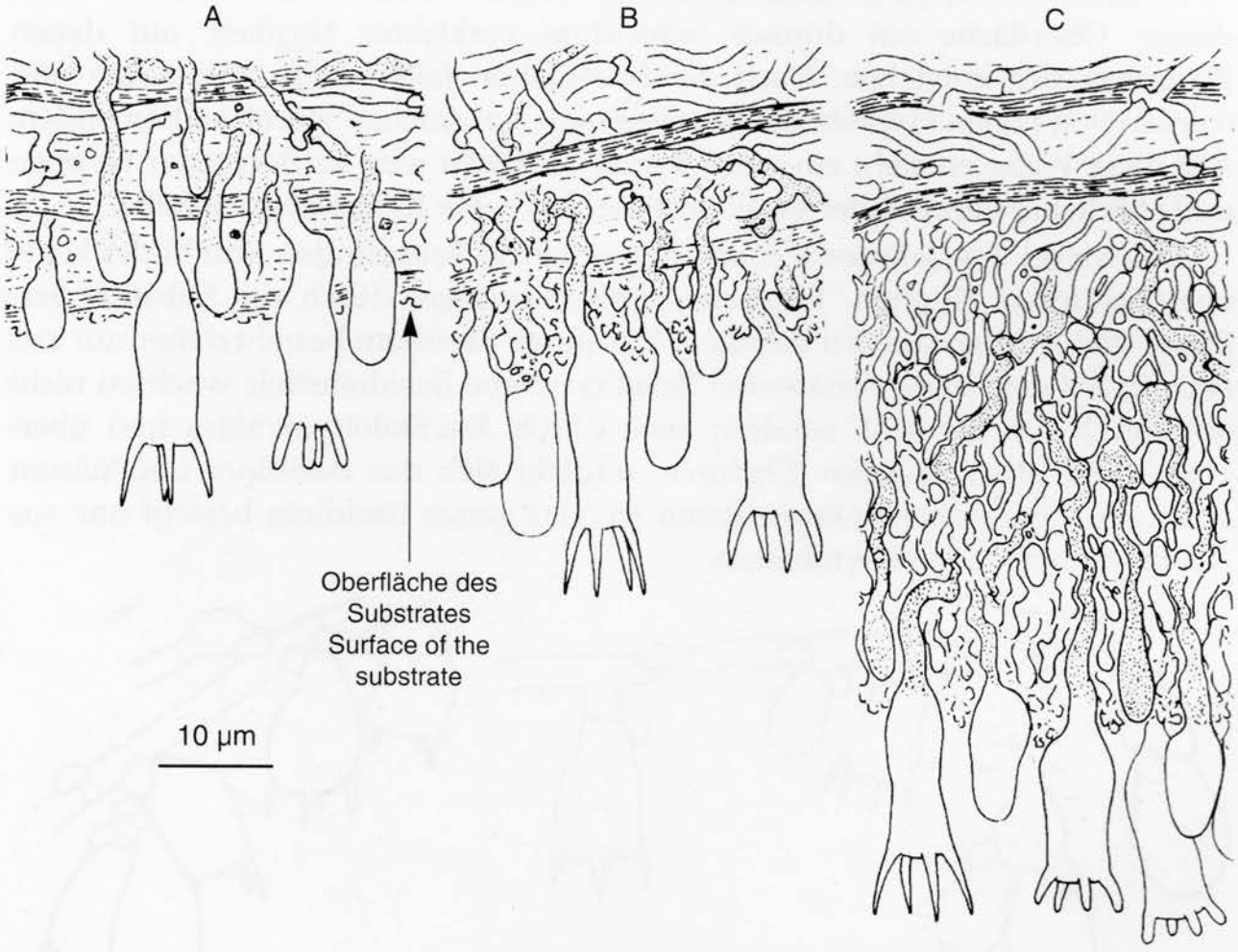
Figur 8.17: *Sphaerobasidium minutum* trägt ein lockeres Stelohymenium aus terminalen Keulenbasidien. – Nach Eriksson & al. 1984 und Maekawa 1993. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.17: *Sphaerobasidium minutum* bears a loose stelohymenium of club shaped terminal basidia.



Figur 8.18: Das Stelohymenium von *Xenasma pulverulentum* besteht aus Pleurobasidien. – Nach Hjortstam & al. 1988, elektronisch kopiert und bearbeitet.

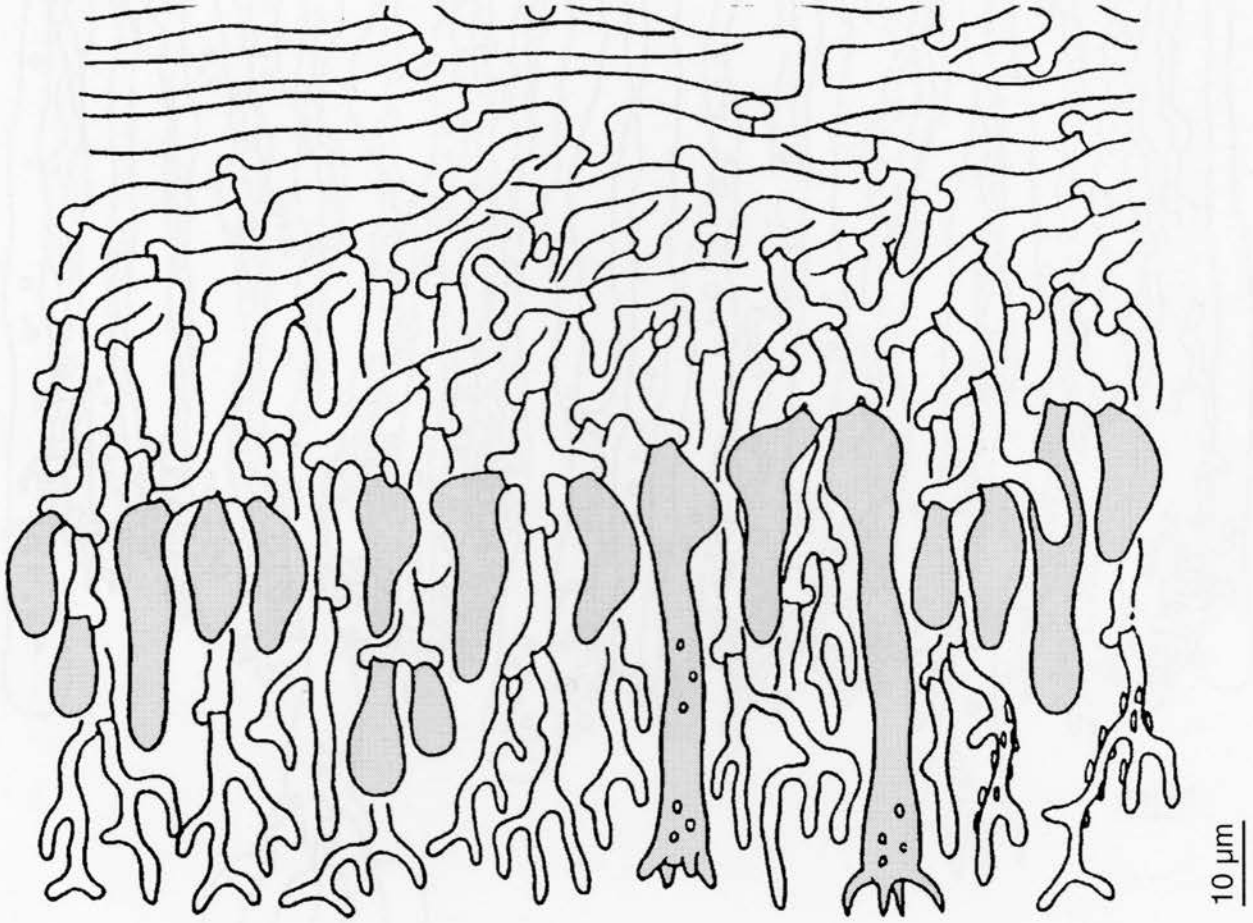
Figure 8.18: The stelohymenium of *Xenasma pulverulentum* consists of pleurobasidia.



Figur 8.19: Verdickendes Stelohymenium von *Intextomyces contiguus*. **A**: Ein sehr junges Basidiom besteht nur aus einigen aus dem Substrat ausbrechenden Basidien; **B,C**: Verschiedene Stadien der Verdickung des Hymeniums. – Nach Eriksson & Ryvarden 1976.

Figure 8.19: *Intextomyces contiguus* has a thickening stelohymenium composed of stalked basidia. **A**: A very young basidiome with a few erumpant basidia; **B,C**: successive stages of the thickening process caused by prolonged growth of the basidial stalks. The basidiome lacks a candelabrum structure.

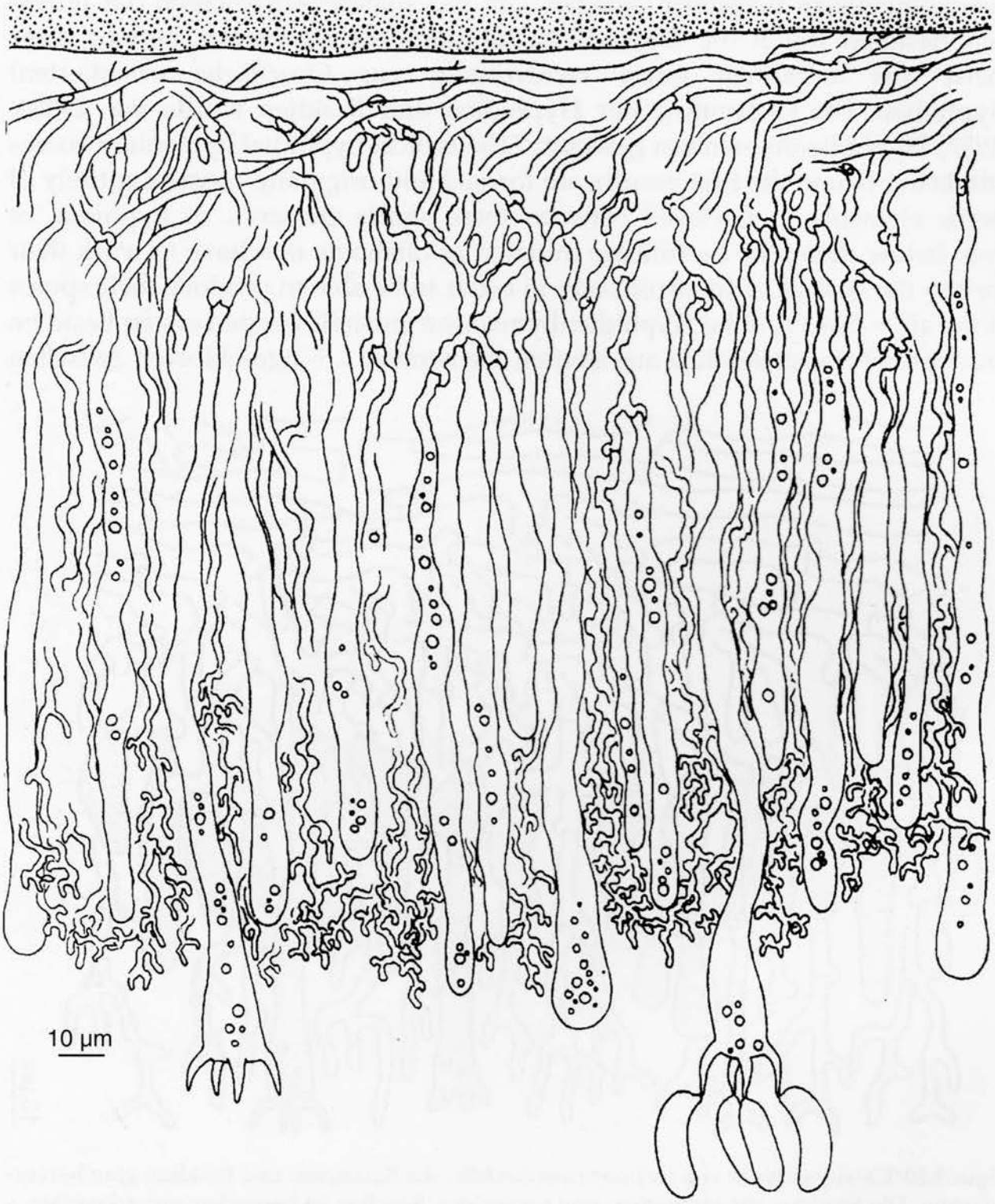
Das Catahymenium (LEMKE 1964a: 218) — cata = vergraben, unten, vertieft. Die weit verbreitete Auffassung, dass alle Krustenpilze ihr Hymenium ungeschützt auf der Oberfläche eines basalen Hyphengeflechtes anlegen, ist falsch. Viele dieser Pilze schützen ihre jungen Basidien, indem sie diese zerstreut im Basidiomgeflecht vergraben anlegen. Um das spätere Auswachsen der reifenden Basidien durch die Deckschicht hindurch zu erleichtern, besteht diese meist aus antiklinen (etwa rechtwinklig zur Oberfläche orientierten) Hyphidien. Die Gesamtheit der Hyphidien und Basidien wurde von DONK (1957) Hyphidienhymenium genannt: "The typical hyphidial hymenium comes into being before the first basidia are formed and originally consists entirely of sterile elements, ... Enclosed between these sterile elements, or hyphidia, or even below them, the basidia are initiated as offshoots that have to work their way to the surface of the fruit-body in order to be able to produce their spores in the air. – Das typische Hyphidienhymenium entsteht vor den ersten Basidien und besteht ausschliesslich aus sterilen Elementen, ... Eingeschlossen zwischen



Figur 8.20: Catahymenium von *Laeticorticium lundellii*, die Basidiolen und Basidien grau hervorgehoben. Die Struktur aus Hyphidien und versenkten Basidien ist besonders gut erkennbar. – Nach Maser aus Krieglsteiner 1991, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.20: The structure of the catahymenium composed of hyphidia and buried basidioles is particularly clearly visible in this drawing representing *Laeticorticium lundellii*. The basidioles and basidia have been grayed for clarity.

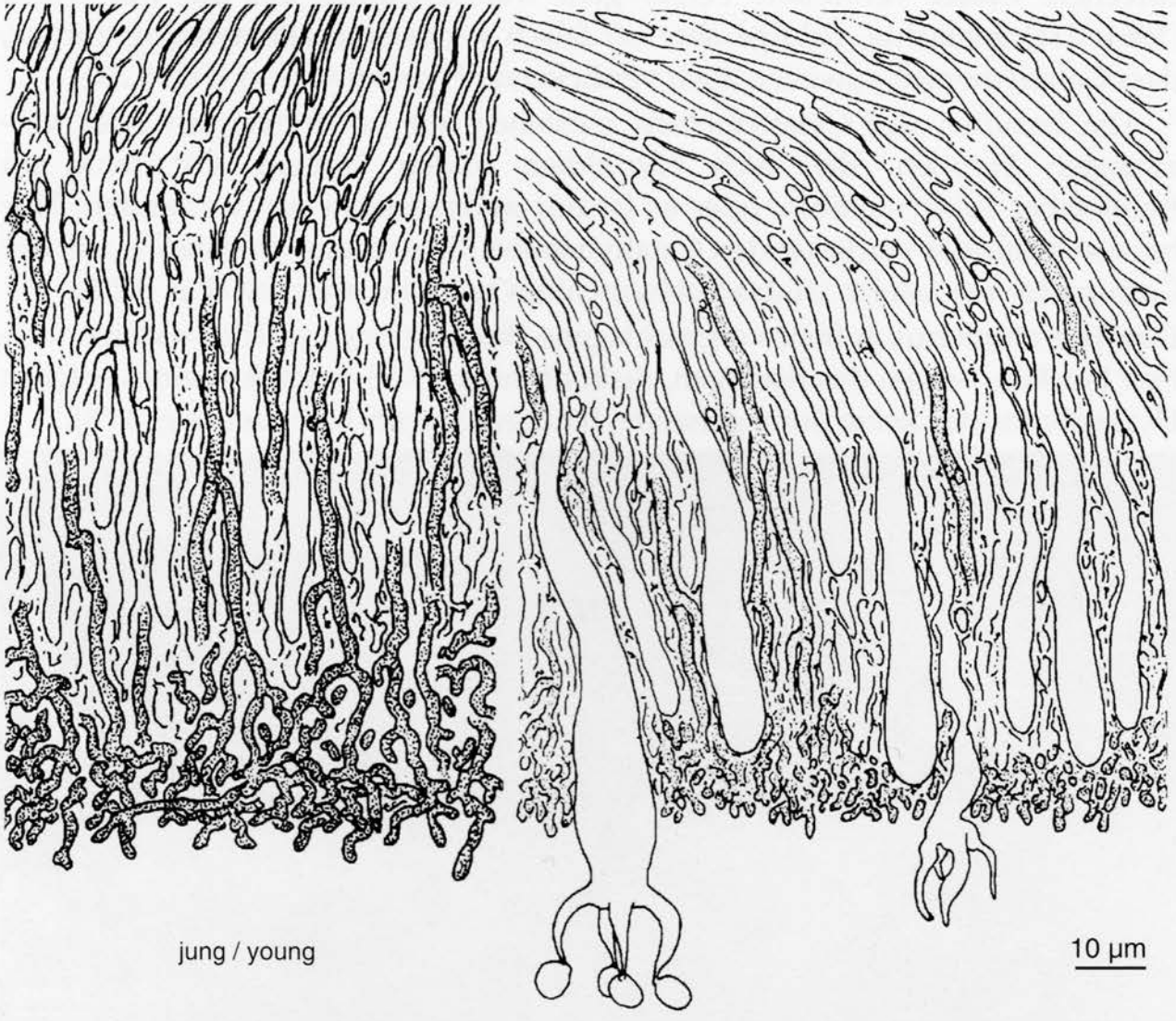
diesen sterilen Elementen oder Hyphidien, oder sogar unter diesen, werden die Basidien angelegt, die ihren Weg zur Oberfläche des Fruchtkörpers bahnen müssen, um ihre Sporen an der Luft zu produzieren." In seiner Arbeit über *Aleurodiscus* hat LEMKE (1964a: 218) die Bezeichnung Catahymenium einge-



Figur 8.21: Catahymenium von *Vuilleminia comedens*. – Nach Hjortstam & al. 1988, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.21: Catahymenium of *Vuilleminia comedens* composed of dendrohyphidia, basidioles growing through the hyphidia and mature basidia.

führt: "The aleurodiscoid hymenial region consists rather of scattered basidial elements, which are initially embedded at various levels within a mass of accessory, sterile elements. Donk (1957, p. 4) uses the phrase 'hyphidial hymenium' to designate such hymenial organization, but I prefer to use the term 'catahymenium' in this connection. The deep-seated basidioles ('probasidia') of a catahymenium mature via terminal to subterminal prolongation ('metabasidium') and emerge through the sterile elements, reaching the hymenial surface at the time of sporulation. – Die aleurodiscoide hymeniale Region besteht aus eher zerstreuten Basidien, die erst in verschiedenen Tiefen zwischen sterilen Elementen eingebettet sind. Donk



Figur 8.22: Junges und sporulierendes Catahymenium von *Cytidia salicina*. Die Dendrohyphidien fallen durch ihr blass rotbraunes, in Vanillin-Schwefelsäure blauviolettes Deuteroplasma auf. Die Basidiolen sind sehr langgestreckt und wachsen zum Sporulieren zwischen den Hyphidien hindurch. – Nach Hjortstam & al. 1988, elektronisch kopiert und bearbeitet.

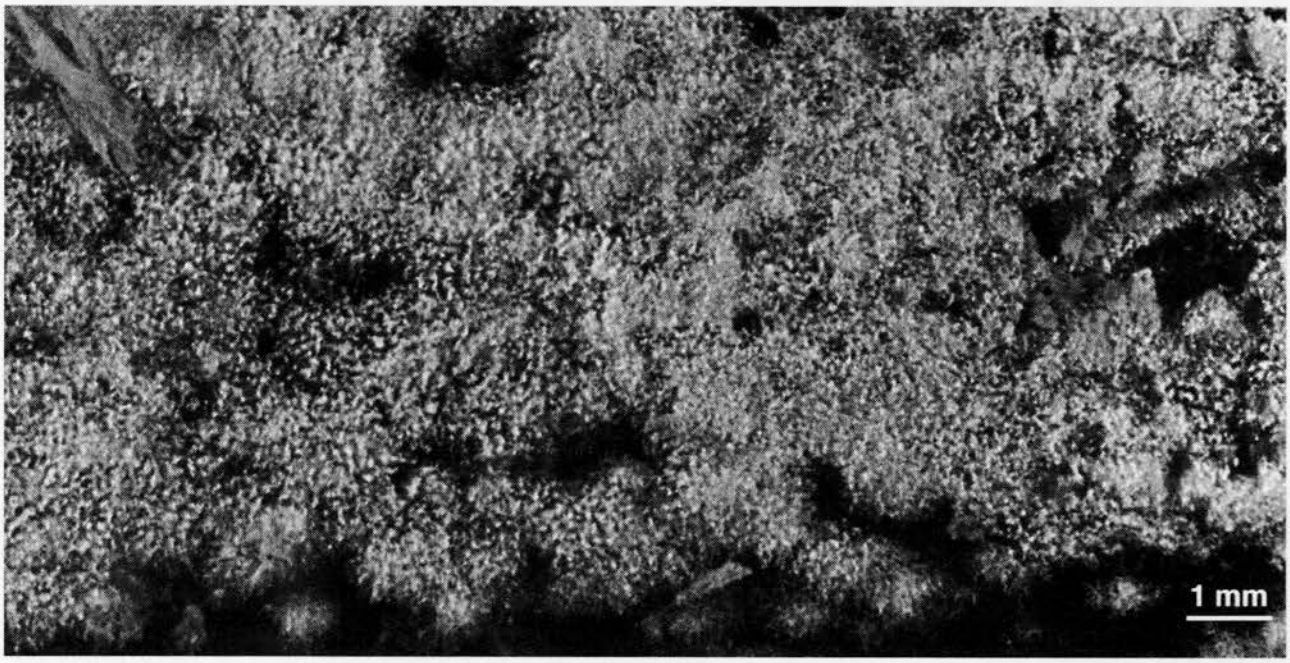
Figure 8.22: A young and a sporulating catahymenium of *Cytidia salicina*. The dendrohyphidia show a striking appearance because of their pale red brown deuteroplasma turning violet-blue in sulphovanilline. The buried basidioles are very slender and grow down between the hyphidia to the hymenial surface for sporulation.

gebraucht die Bezeichnung 'hyphidial hymenium', um eine solche hymeniale Organisation zu benennen, aber ich ziehe in diesem Zusammenhang die Bezeichnung 'Catahymenium' vor. Die tief sitzenden Basidiolen ('Probasidien') eines Catahymeniums reifen mit einer endständigen bis subterminalen Verlängerung ('Metabasidium') und wachsen durch die sterilen Elemente, um zur Sporenreife die Oberfläche des Hymeniums zu erreichen."

Angesichts der klaren Beschreibungen durch DONK und LEMKE scheint es unbegreiflich, dass das hyphidienlose Mycelbasidiom der *Ambivina* von KATZ (1974) als Catahymenium bezeichnet wurde. Unangebracht ist es auch, verdickende Hymenien (Auxohymenien) allgemein als Catahymenien anzusprechen. Dieser verbreitete Fehler geht wahrscheinlich auf die von DONK (1964: 211) gemachte, richtige aber oft falsch verstandene Bemerkung zurück, dass Catahymenien zuweilen auch verdickende Hymenien sind (Fig. 8.28).

Die Basidien der Catahymenien entstehen auf unverzweigten oder verzweigten Hyphen, die auch Hyphidien bilden können. Oft fehlt ein Kandelaber-Subhymenium, oder es ist nur andeutungsweise vorhanden. Nur bei den sekundär verdickenden Catahymenien ("Auxocatahymenien"), z.B. der Gattung *Lachnocladium,* ist das Subhymenium kräftig entwickelt (Fig. 8.28).

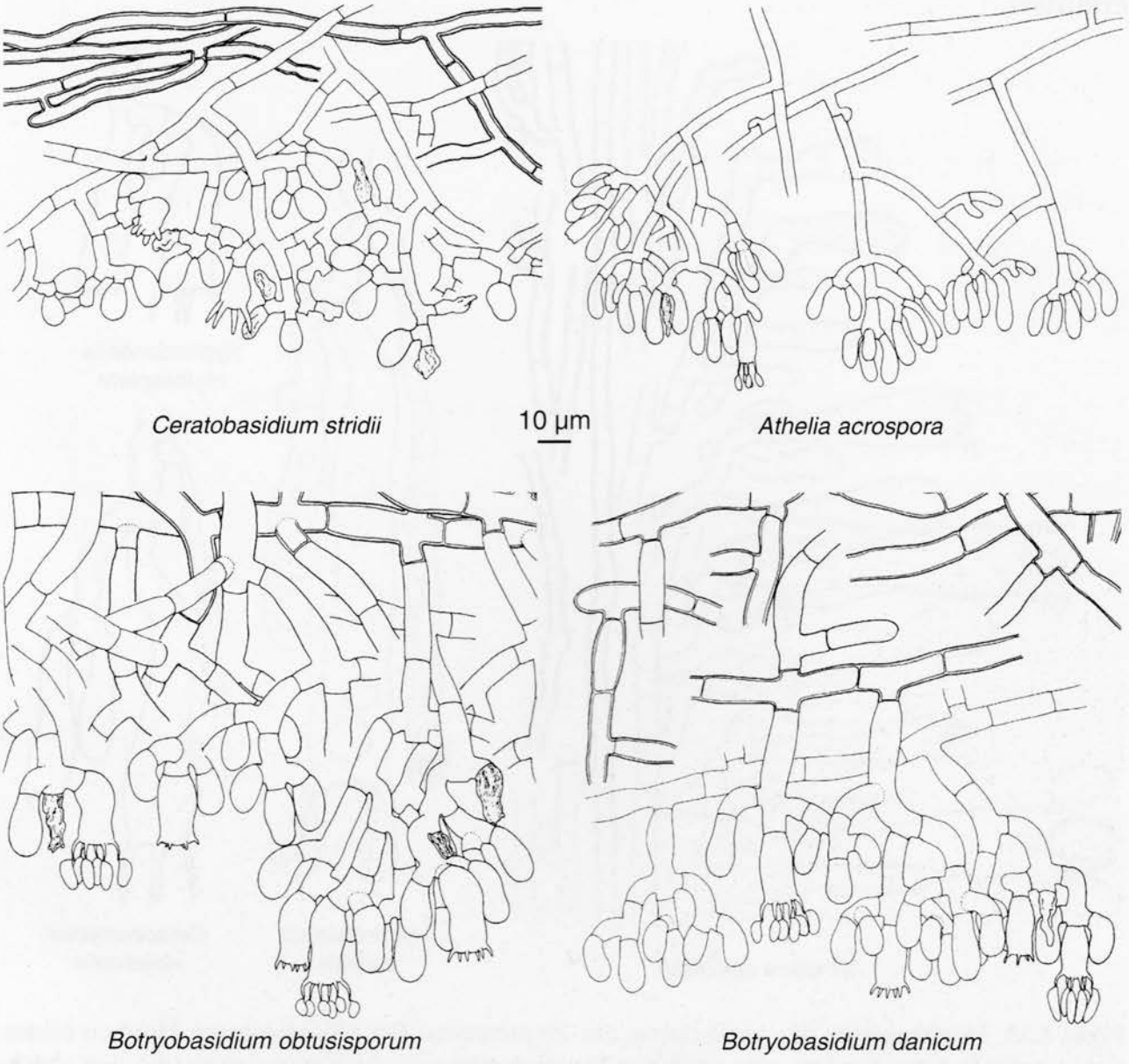
Das Tilaiohymenium (neu vorgeschlagene Bezeichnung) — Tilai = kleine wollene Flocken, wegen des flockigen, diskontinuierlichen Anblickes eines solchen Hymeniums, das keine durchgehende, häutige Oberfläche bildet (Fig. 8.23).



Figur 8.23: Das Tilaiohymenium ist diskontinuierlich und zeigt seinen Aufbau aus vereinzelten oder zu wenigen gruppierten Basidienkandelabern bereits bei Lupenvergrösserung durch sein locker flockiges Aussehen an. – *Botryobasidium candicans,* nach Breitenbach und Kränzlin 1986, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.23: The discontinuous tilaiohymenium is composed of unconnected basidial candelabra or groups of a few candelabra showing as a loosely flocculose surface clearly visible with a hand lens (tilaio: a small woollen mesh or flake). No continuous pellicular hymenium is formed. *Botryobasidium candicans.*

Das flockige Aussehen kommt dadurch zustande, dass die Basidienkandelaber vereinzelt oder zu wenigen gruppiert auftreten, ohne eine geschlossene Haut zu bilden. Auch innerhalb eines Kandelabers sind die Basidien oft nicht auf einer Ebene geordnet, was das flockige Aussehen verstärkt. Der Mangel an Zusammenhang der Basidienkandelaber drückt sich auch in der sehr zarten und weichen Konsistenz des Basidioms aus. In einem Quetschpräparat eines Tilaiohymeniums wird deshalb die ursprüngliche Anordnung der Basidien-

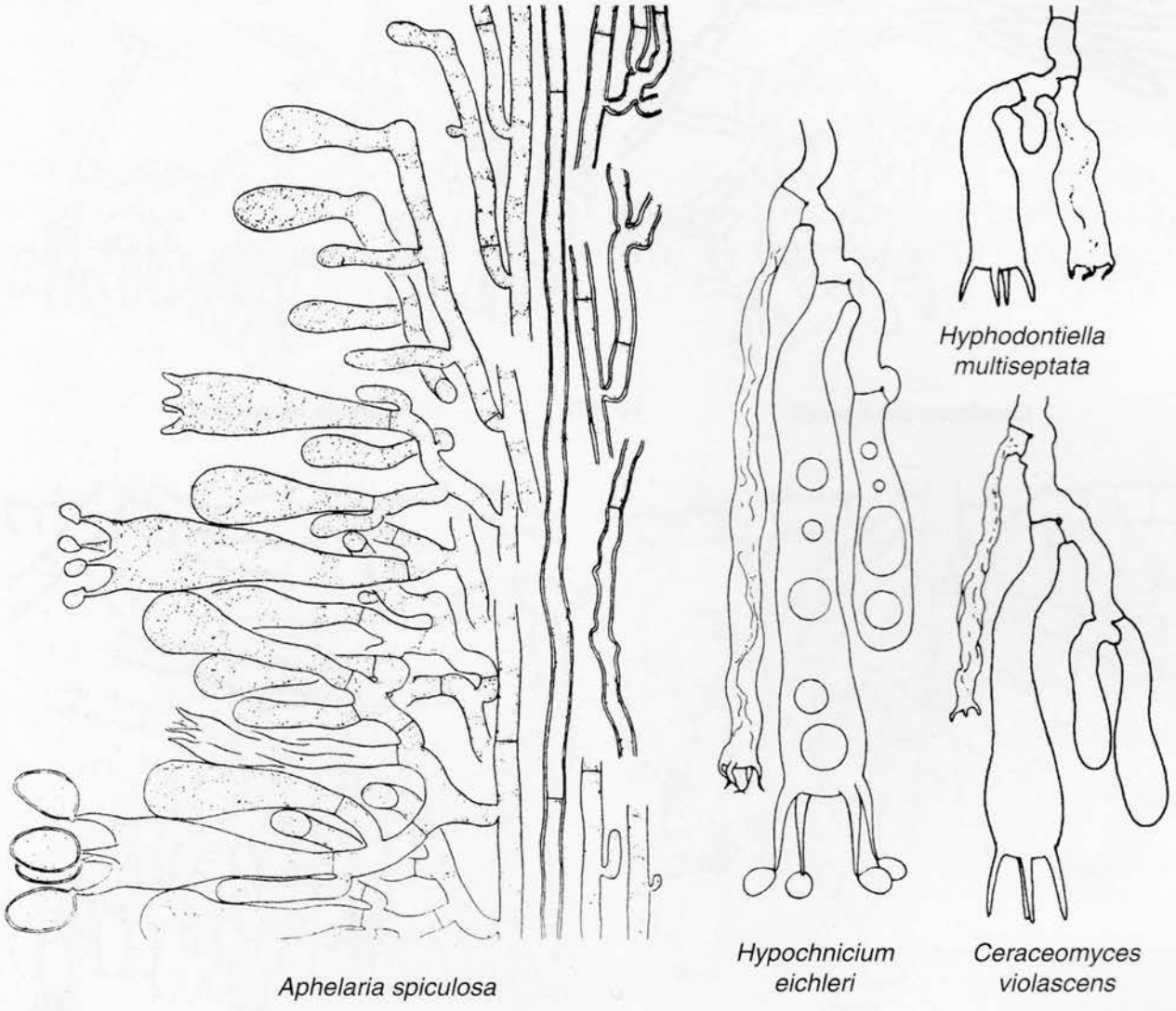


Figur 8.24: Tilaiohymenien sind aus mehr oder weniger individualisierten Basidienkandelabern zusammengesetzt und bilden kein zusammenhängendes, ebenmässiges Hymenium. Die Basidien entstehen oft in verschiedenen Höhen. Bei einigen *Botryobasidium*-Arten deutet sich eine Entwicklung zum Leptohymenium an, da die Basidien mehr oder weniger in einer Ebene stehen. – Nach Eriksson & Ryvarden1973; elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.24: Tilaiohymenia are composed of more or less individualised basidial candelabra with the basidia situated at different levels. Thus no continuous smooth palisade is formed. Within the genus *Botryobasidium* we can find a trend towards the leptohymenium, since the basidia of some species are more regularly arranged and approach the disposition of a palisade.

kandelaber grossteils zerstört, aber der Aufbau aus unzusammenhängenden Kandelabern bleibt trotzdem erkennbar (Fig. 8.24). Typische Tilaiohymenien zeigen die meisten Arten der Gattung *Botryobasidium.*

Das Auxohymenium (neu vorgeschlagene Bezeichnung) — auxo- = zunehmen, vergrössern, wachsen. Die Kandelaberstruktur eignet sich ausgezeichnet zum Ersetzen der alten und verwelkten Basidien durch neue, die zwischen den alten Basidien emporwachsen. Der Mechanismus ist in der Figur 8.25 gezeigt und erläutert.

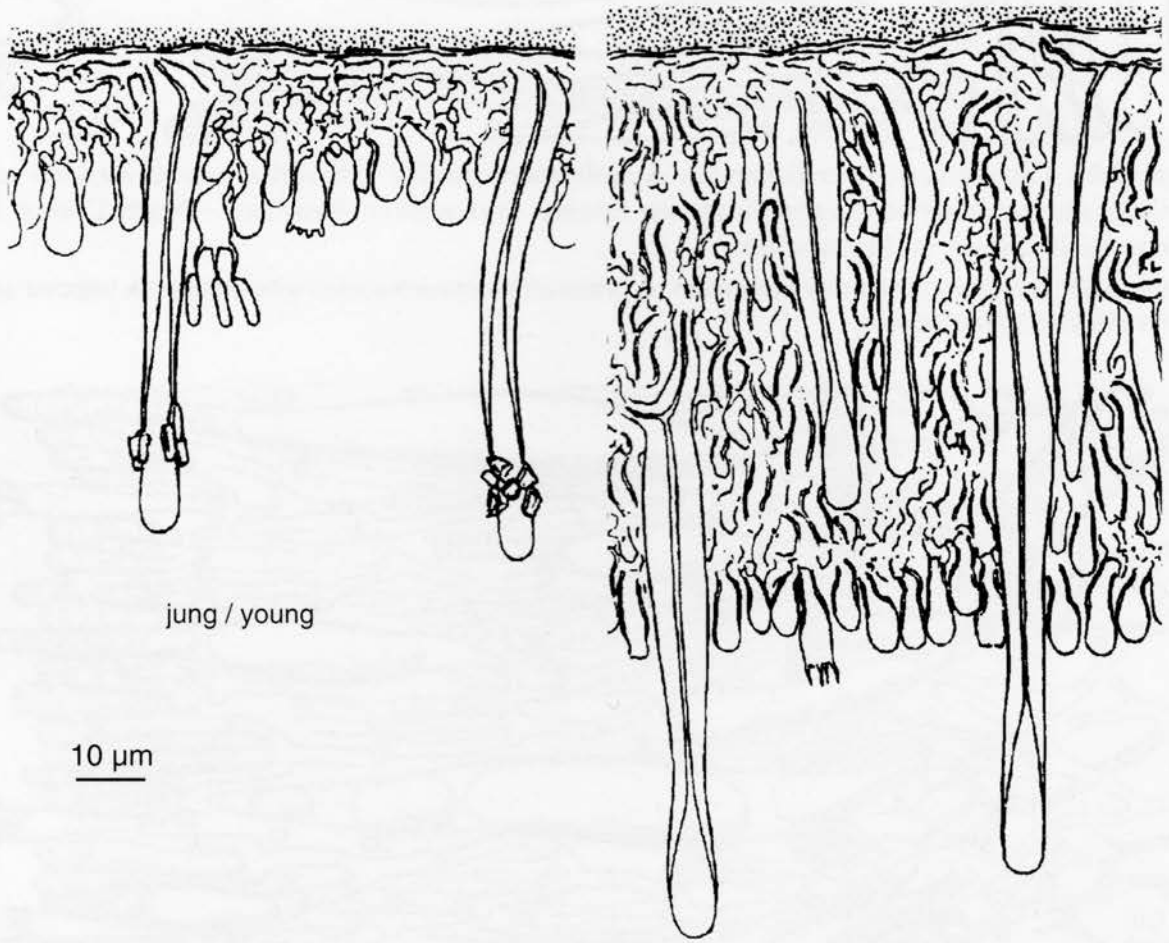


Figur 8.25: Mechanismus der Verdickung des Hymeniums. Bei schnallenlosen Hyphen bildet sich unterhalb der reifenden oder alternden Basidien eine seitliche Verzweigung, die sich gleich aufrichtet und ihr Wachstum beginnt (Beispiel: der Keulenpilz *Aphelaria*). Bei beschnallten Hyphen wachsen die Schnallen zu neuen Kandelaberhyphen aus, die bald eine Basidiole bilden (Beispiele: die Krustenpilze *Hypochnicium, Hyphodontiella* und *Ceraceomyces*). – Nach Corner 1967, Eriksson & Ryvarden 1973, 1976, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.25: Mechanism of the thickening of the hymenium. The clampless hyphae produce subapical evection ramifications under the mature or wilting basidia (example: the club fungus *Aphelaria*). The clamped hyphae produce ramifications by budding of the clamp connection (examples: the crust fungi *Hypochnicium, Hyphodontiella* and *Ceraceomyces*). In both cases the new branches rapidly change their growth direction to adapt to the hymenium.

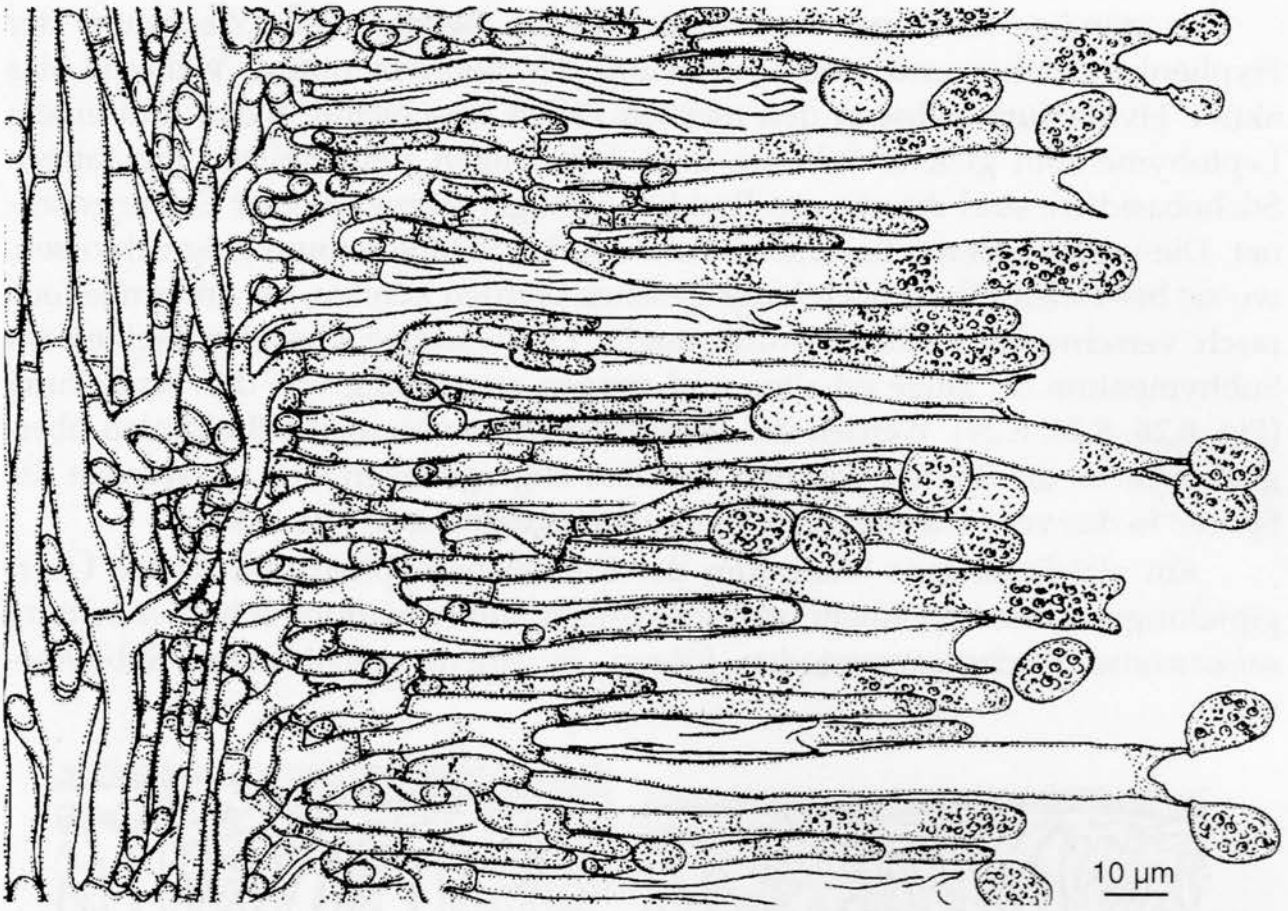
Das ständige Emporwachsen neuer Zellen bedeutet ein Wachstum der Hyphenkandelaber und eine Verdickung des Subhymeniums, während das aktive Hymenium selbst in den meisten Fällen einschichtig bleibt und einem Leptohymenium gleicht. Seltener, z. B. bei einigen Keulenpilzen mit langen Stichobasidien, sind die aktiven Basidien weniger streng in einer Ebene geordnet. Die welken, leeren Basidien werden in das Subhymenium eingeschlossen, wo sie bei vielen Pilzen noch lange gesehen werden können, bei andern jedoch rasch verschwinden (durch Auflösung?). Dickwandige Cystiden bleiben im Subhymenium oft lange erhalten und zeugen augenfällig von der Verdickung (Fig. 8.26, 8.28, 8.29). Werden die aktiven Basidien von neuen Basidiolen übergipfelt bevor die Sporen von den Basidien abgesprungen sind, so werden die Sporen in das verdickende Subhymenium eingeschlossen (Fig. 8.27).

Ein gleichmässiges Wachstum der Kandelaberhyphen und stetige Übergipfelungen führen zu einem ungeschichteten Subhymenium; schubweise oder saisonweise Wachstumsperioden führen zu einem geschichteten Subhymenium.



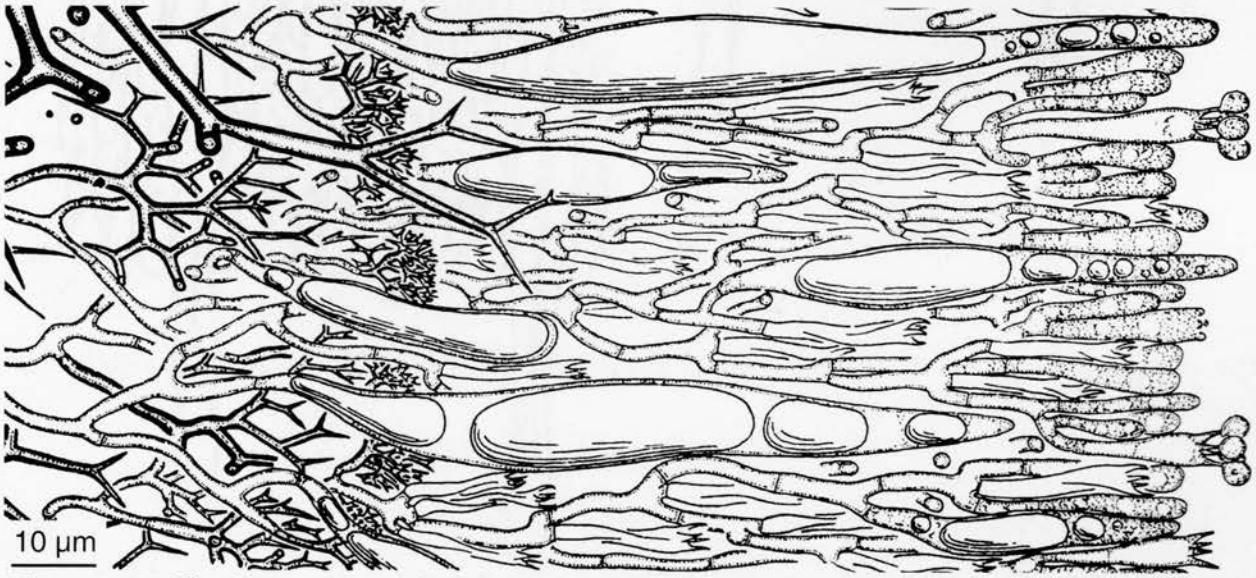
Figur 8.26: Junges und altes Auxohymenium von *Tubulicrinis medius*. Gleichmässige Verdickung des Subhymeniums ohne Schichtenbildung. Die alten Cystiden werden ins Subhymenium eingeschlossen. – Nach Hjortstam & al. 1988, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.26: A young and an old auxohymenium of *Tubulicrinis medius*. The subhymenium thickens without formation of layers. Old cystidia become embedded in the subhymenium.



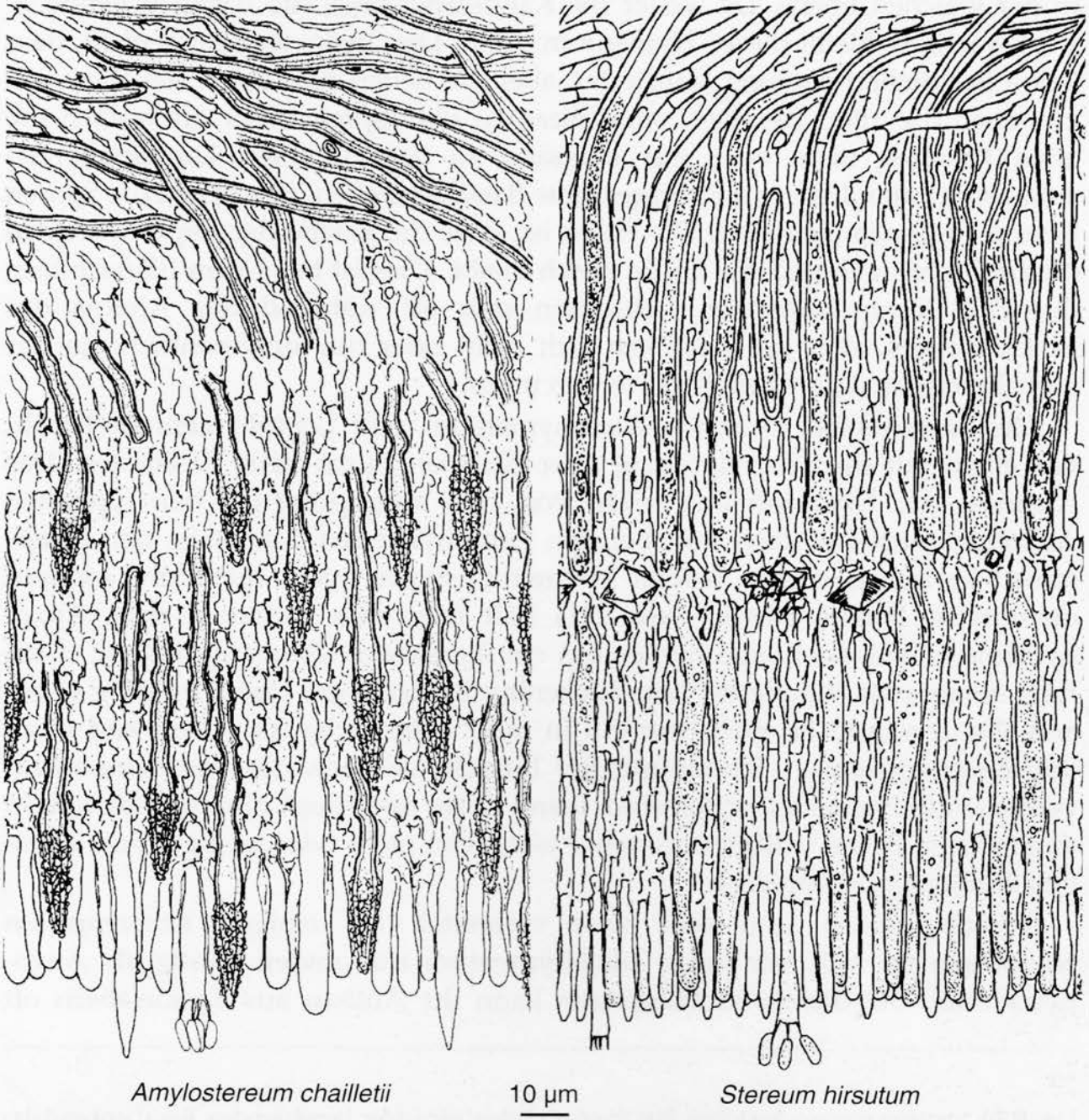
Figur 8.27: Gleichmässig verdickendes Auxohymenium der Totentrompete *Craterellus cornucopioides* mit zahlreichen eingeschlossenen Sporen und welken Basidien. – Nach Corner 1967, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.27: Uniformly thickening hymenium of *Craterellus cornucopioides* with numerous trapped spores and embedded wilted basidia.



Figur 8.28: Gleichmässig verdickendes Catahymenium ("Auxocatahymenium") des Keulenpilzes *Lachnocladium divaricatum* mit zahlreichen im Subhymenium eingeschlossenen Cystiden und welken Basidien. – Nach Corner 1967, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.28: Uniformly thickening catahymenium ("auxocatahymenium") of *Lachnocladium divaricatum* with some embedded cystidia and wilted basidia in the subhymenium.



Figur 8.29: Auxohymenien ohne und mit Schichtenbildung und Einbettung alter Cystiden im stark verdickenden Subhymenium. – Nach Eriksson & Ryvarden 1973, Eriksson & al. 1984, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.29: Auxohymenia without and with formation of layers. Old cystidia become embedded in the strongly thickening subhymenium.

Das Leptohymenium (neu vorgeschlagene Bezeichnung) — lepto- = dünn. Wenn sich die Basidien eines Kandelabers in einer Ebene ordnen und die Kandelaber so dicht stehen, dass sie seitlich zusammenfliessen, so entsteht das zusammenhängende, häutige Hymenium. In den meisten Fällen sind nicht nur die Basidien eines Kandelabers mehr oder weniger genau in einer Ebene ausgerichtet, sondern auch die Basidien benachbarter Kandelaber befinden sich

in der gleichen Ebene. Da weder die Kandelaber noch die Basidien nennenswert wachsen, bleibt dieses Hymenium dünn. Dies bedeutet jedoch nicht, dass keine Basidienerneuerung stattfindet, aber die neuen Basidiolen schieben sich zwischen die alten Basidien, ohne diese zu übergipfeln. Sehr oft welken die alten Basidien nicht oder nur langsam, so dass in alten Leptohymenien zahlreiche vakuolisierte und turgeszente Basidien stehen, von denen die Sporen bereits abgesprungen sind. Die Folge ist, dass die Fläche der Leptohymenien oft zunimmt, während die Dicke gleich bleibt. Dies ist bei vielen Blätterpilzen der Fall. Deren Lamellen verbreitern sich oft während des Alterns des Fruchtkörpers, aber sie verdicken sich nicht oder nur unwesentlich, da der Lamellenabstand gewährleistet werden muss.

Der Unterschied zwischen Auxohymenium und Leptohymenium beruht vor allem auf der Übergipfelung alter Basidien durch neue Basidiolen. Das Ausmass der Übergipfelung reicht von sehr ausgeprägt bei den typischen Auxohymenien bis (fast) null bei den Leptohymenien. Damit ist der Unterschied zwischen diesen beiden Hymeniumstypen nicht qualitativ sondern quantitativ. Bereits DONK (1964: 211) hält fest, dass zwischen dem Auxohymenium und dem Leptohymenium ein fliessender Übergang besteht: "I am fully aware that completely non-thickening hymenia are rare if existing at all, and that it would be more truthful in most cases to speak of less and more thickening hymenia. – Ich bin mir der Tatsache voll bewusst, dass reine nichtverdickende Hymenien selten sind, wenn es sie überhaupt gibt, und dass es in den meisten Fällen wahrheitsgetreuer wäre, von mehr oder weniger verdickenden Hymenien zu sprechen."

Leptohymenien sind sehr weit verbreitet. Bei einigen Krustenpilzen entwickeln sie sich aus einen Tilaiohymenium und enden häufig als Auxohymenium. Bei diesen Krustenpilzen kann ihr Aufbau aus Kandelabern oft

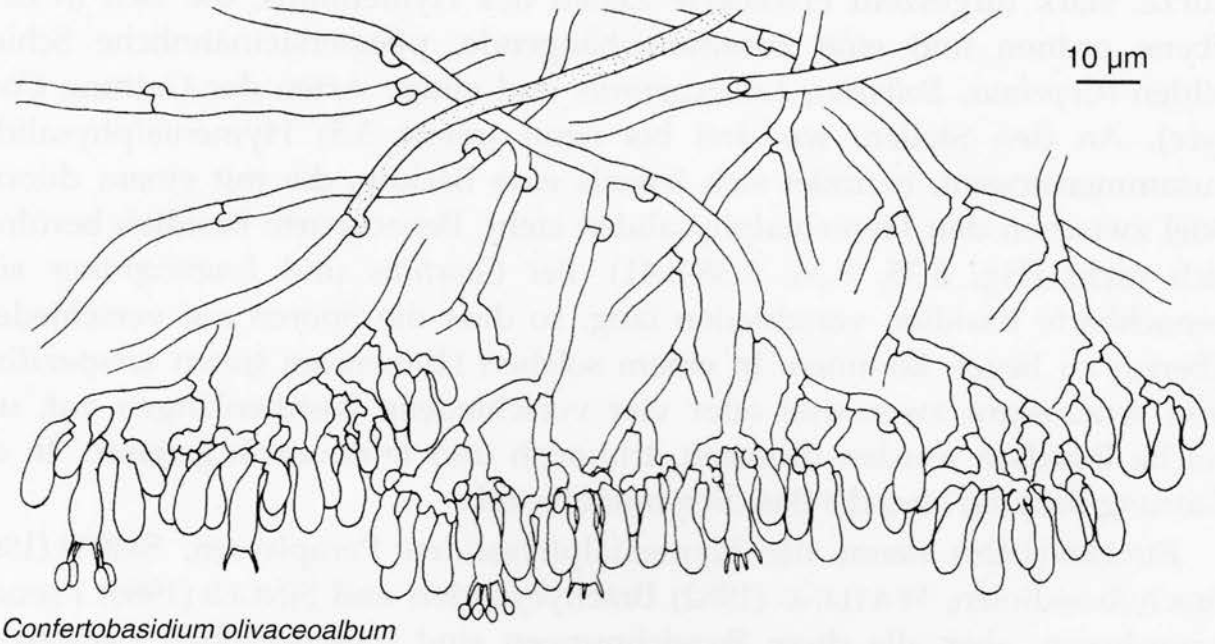
---

→

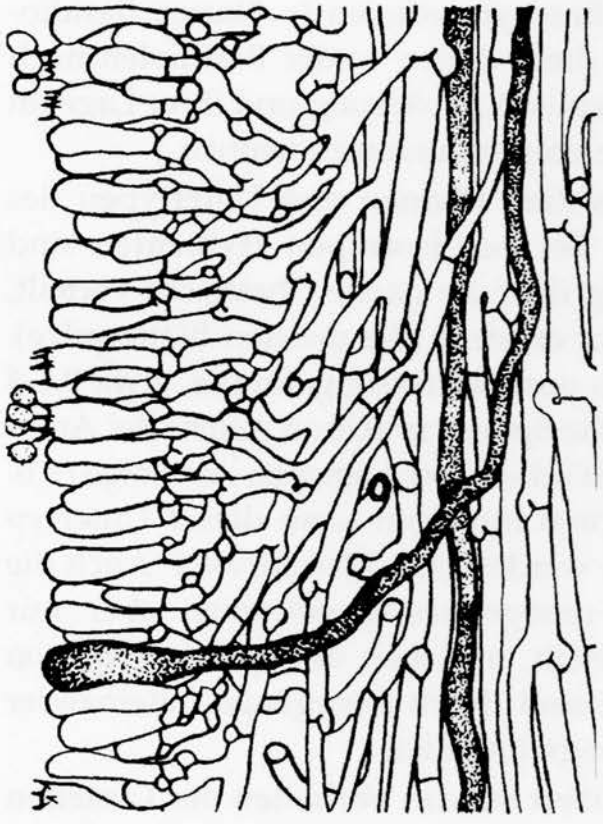
Fig. 8.30: Leptohymenien bestehen aus ausgericheten, einander berührenden Basidienkandelabern. Bei den Krustenpilzen ist der Übergang vom Tilaiohymenium zum Leptohymenium leicht zu sehen. *Confertobasidium olivaceoalbum* zeigt schon ein recht ebenmässiges Leptohymenium, aber die Kandelaberstruktur bleibt sehr deutlich erkennbar. Bei den meisten Leptohymenien sind die Kandelaber so stark gedrängt und ineinander verflochten, dass sie oft kaum mehr erkennbar sind. Das solchermassen geformte Geflecht bildet das Subhymenium. – Nach Eriksson & Ryvarden 1973 und Douwes & von Arx 1965; elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.30: Leptohymenia are formed by aligned contiguous basidial candelabra with the basidia arranged in a continuous palisade layer. Within the crust fungi the change from a tilaiohymenium to a leptohymenium can easily be demonstrated. *Confertobasidium olivaceoalbum* has already a fairly well organised leptohymenium but with a very evident candelabrum structure reminiscent of tilaiohymenia, but most leptohymenia show a layer of densely packed and interlacing candelabra not easily distinguished from one another. The layer thus formed is called the subhymenium. In most Hymenomycetes the subhymenium is well individualised and can easily be distinguished from the other plectes. Leptohymenia are very common in the Hymenomycetes, especially in agarics, boletes and polypores.

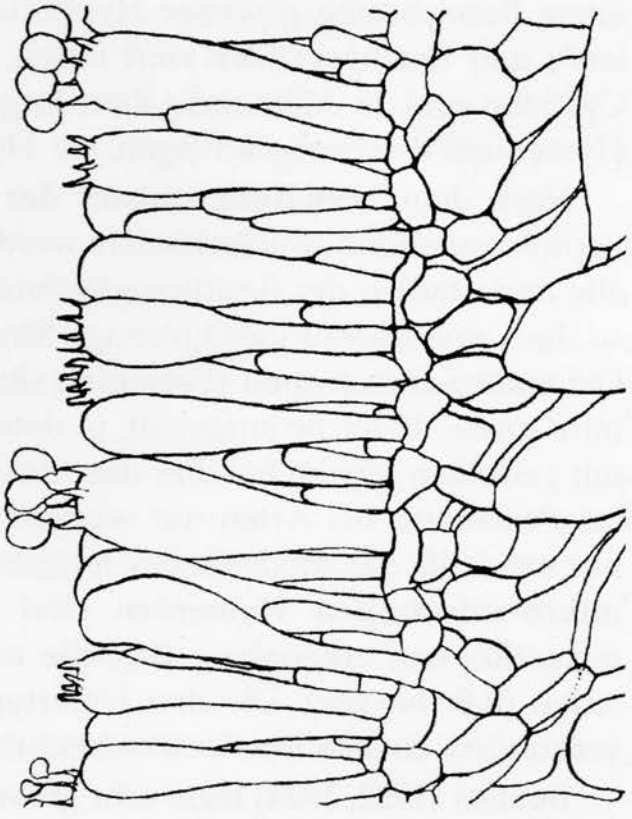
sehr deutlich gesehen werden. Die Hymenophore der Hutpilze und Porlinge sind von einem dichten Leptohymenium bedeckt, dessen Aufbau aus Kandelabern meist nicht ohne weiteres sichtbar ist. Die Kandelaber sind meist sehr gedrängt und bilden in ihrer Gesamtheit das Subhymenium. Dieses zeigt oft eine zelluläre Struktur und verbirgt so die Kandelaberstruktur besonders gut.



Confertobasidium olivaceoalbum



Lentinellus cochleatus 10 µm



Amanita citrina 10 µm

Bei den Blätterpilzen tritt das Leptohymenium in verschiedenen Modifikationen auf, die durch ihre Architektur, durch das Verteilungsmuster der Basidien und durch das Verhalten der Lamellen während der Sporenreife charakterisiert sind.

Die **Architektur** eines Leptohymeniums wird durch das Auftreten oder das Fehlen von Hymenialphysaliden bestimmt. **Hymenialphysaliden** sind sterile, kurze, stark turgeszent erweiterte Zellen des Hymeniums, die sich in einer Ebene ordnen und eine zusammenhängende, pflastersteinähnliche Schicht bilden *(Coprinus, Bolbitius, Leucocoprinus* und einige Arten der Gattung *Conocybe*). An den Stellen, wo drei bis neun (meist 3-5) Hymenialphysaliden zusammenstossen, befindet sich jeweils eine Basidie, die mit einem dünnen Stiel zwischen den Hymenialphysaliden steht. Benachbarte Basidien berühren sich nicht (Fig. 8.35, 8.36, 8.38-8.41). Bei *Coprinus* und *Leucocoprinus* sind benachbarte Basidien verschieden lang, so dass die Sporen auf verschiedene Ebenen zu liegen kommen. In einem solchen Hymenium treten artspezifisch und artkonstant zwei, drei oder vier verschiedene Basidienlängen auf, und solche Basidien werden dimorph, trimorph und tetramorph genannt. In der Gattung *Bolbitius* sind die Basidien monomorph.

BULLER (1924) nennt die Hymenialphysaliden Paraphysen, SMITH (1966) Brachybasidiolen, WATLING (1982) Brachycystiden und SINGER (1986) Pseudoparaphysen, aber alle diese Bezeichnungen sind unannehmbar: Paraphysen sollten auf die Ascomyceten beschränkt bleiben, Pseudoparaphysen ist eine ältere Bezeichnung gewisser Hyphidien. Brachybasidiolen (= "kurze Basidiolen") und Brachycystiden sind falsch, da diese Zellen weder Basidiolen noch Cystiden sind. In Anbetracht ihrer turgeszenten Erweiterung und ihrer Lage im Hymenium wird vorgeschlagen, sie Hymenialphysaliden zu nennen.

Nach dem **Verteilungsmuster der Basidien können** drei Untertypen des Leptohymeniums unterschieden werden: Bei den **isotropen Hymenien** sind alle Reifestadien der Basidien gleichmässig über die ganze Oberfläche verteilt, so dass eine überall gleichförmige Struktur entsteht (die meisten Blätterpilze). Die **makro-anisotropen Hymenien** sind in unregelmässig geformte, etwa 0,1-4 mm^2 grosse Bereiche aufgeteilt, in denen die Sporen synchron reifen. Bei Arten mit gefärbten Sporen hat dies das Auftreten scheckiger Lamellen zur Folge (z.B. bei *Panaeolus*), bei Arten mit weissen Sporen hingegen kann dieser Untertyp nur mit Hilfe des Mikroskopes festgestellt werden (z.B. *Macrolepiota*). Auch die **mikro-anisotropen Hymenien** sind in unregelmässig geformte, aber nur mikroskopisch erkennbare Bereiche aufgeteilt, in denen die Sporen synchron reifen (z.B. *Inocybe*). Die drei Untertypen sind durch Übergänge miteinander verbunden, so dass ihre Unterscheidung fragwürdig ist.

BULLER (1922, 1924) legte sehr grossen Wert auf das **Verhalten der Lamellen** während der Sporenreifung und unterschied zwei Organisationstypen der

Lamellen (oder des Basidioms, nicht des Hymeniums!), den aequihymeniiferen und den inaequihymeniiferen Typ. Die **aequihymeniifere Organisation** ist durch folgende Merkmale gekennzeichnet: Die Lamellen zeigen einen keilförmigen Querschnitt und richten sich nach der Schwerkraft aus, wodurch die beiden Hymenien einer Lamelle eine leicht überhängende Lage einnehmen. Das Hymenium entwickelt sich ungefähr gleichförmig auf der ganzen Oberfläche der Lamellen, so dass während der ganzen Sporulationsperiode Sporen von allen Regionen des Hymeniums abspringen. Die Lamellen werden nicht durch eine mit der Sporenreifung koordinierte Autolyse verflüssigt. Lamellen des aequihymeniiferen Organisationstypes tragen meist ein Leptohymenium ohne Hymenialphysaliden (die meisten Blätterpilze), seltener ein Hymenium mit Hymenialphysaliden (*Bolbitius* und *Leucocoprinus*). Nach BULLER ist die **inaequihymeniifere Organisation** durch folgende Merkmale gekennzeichnet: die Lamellen zeigen oft parallele Seiten oder einen nur wenig keilförmigen Querschnitt (Anmerkung: In Wirklichkeit kommen auch keilförmige Lamellen vor). Sie sind oft ageotrop, wodurch die Hymenien nicht immer eine nach unten zeigende Lage einnehmen. Sie reifen in einer einzigen, von unten nach oben fortschreitenden, bandförmigen Zone, unter der die Lamellentrama und das Hymenium durch Selbstverdauung aufgelöst werden. Die Sporen springen nur aus einer schmalen Zone knapp über dem Band der Selbstverdauung ab.

Übersicht der bisher bekannt gewordenen Modifikationen des Leptohymeniums:

1. **Ohne Hymenialphysaliden.** Das Hymenium wird durch die Turgeszenz der Basidiolen versteift. Aequihymeniifer: **Basidiolen-Architektur**
   2. Hymenium isotrop (bei homogen erscheinenden Lamellen ist eine mikroskopische Untersuchung unerlässlich): *Armillaria*-Typ
   2* Hymenium anisotrop (bei farblosen Sporen nur mit dem Mikroskop erkennbar).
      3. Bereiche synchroner Reifung mikroskopisch klein, von Auge nicht sichtbar, unter 0,1 mm² gross: *Inocybe*-Typ
      3* Bereiche synchroner Reifung von Auge sichtbar, 0,1-4 mm² gross: *Panaeolus*-Typ

1* **Mit Hymenialphysaliden,** durch deren Turgeszenz das Hymenium versteift wird: **Physaliden-Architektur**
   4 Inaequihymeniifer; Basidien dimorph bis tetramorph: *Coprinus*-Typ
   (Nicht alle Arten der Gattung *Coprinus* zeigen diesen Typ!)
   4* Aequihymeniifer.
      5. Basidien monomorph: *Bolbitius*-Typ
      5* Basidien dimorph bis tetramorph: *Leucocoprinus*-Typ

Die folgenden Beschreibungen der Modifikationen des Leptohymeniums der Blätterpilze stützen sich auf BULLER (1922, 1924), weichen jedoch in der Benennung und in der Anzahl anerkannter Typen etwas ab.

Der *Armillaria*-Typ – BULLER (1924: 83) beschreibt diese bei den Blätterpilzen weit verbreitete Modifikation des Leptohymeniums als Subtyp der aequihymeniiferen Organisation und nennt als Beispiele *Armillaria mellea, Amanita rubescens,*

Tabelle 8.2: Übersicht der Modifikationen des Leptohymeniums der Blätterpilze

Table 8.2: Synopsis of the modifications of the leptohymenium in the gill fungi

Begründet auf BULLER (1922, 1924), vereinfacht und modifiziert. Based on BULLER (1922, 1924) simplified and modified.	*Armillaria*-Typ	*Inocybe*-Typ	*Panaeolus*-Typ	*Bolbitius*-Typ	*Leucocoprinus*-Typ	*Coprinus*-Typ
Basidiolen-Architektur	•	•	•			
Physaliden-Architektur				•	•	•
Aequihymeniifer	•	•	•	•	•	
Inaequihymeniifer						•
Basidien monomorph *)	•	•	•	•		
Basidien di- bis tetramorph *)					•	•
Isotrop	•			•	•	
Mikro-anisotrop		•				
Makro-anisotrop			•			

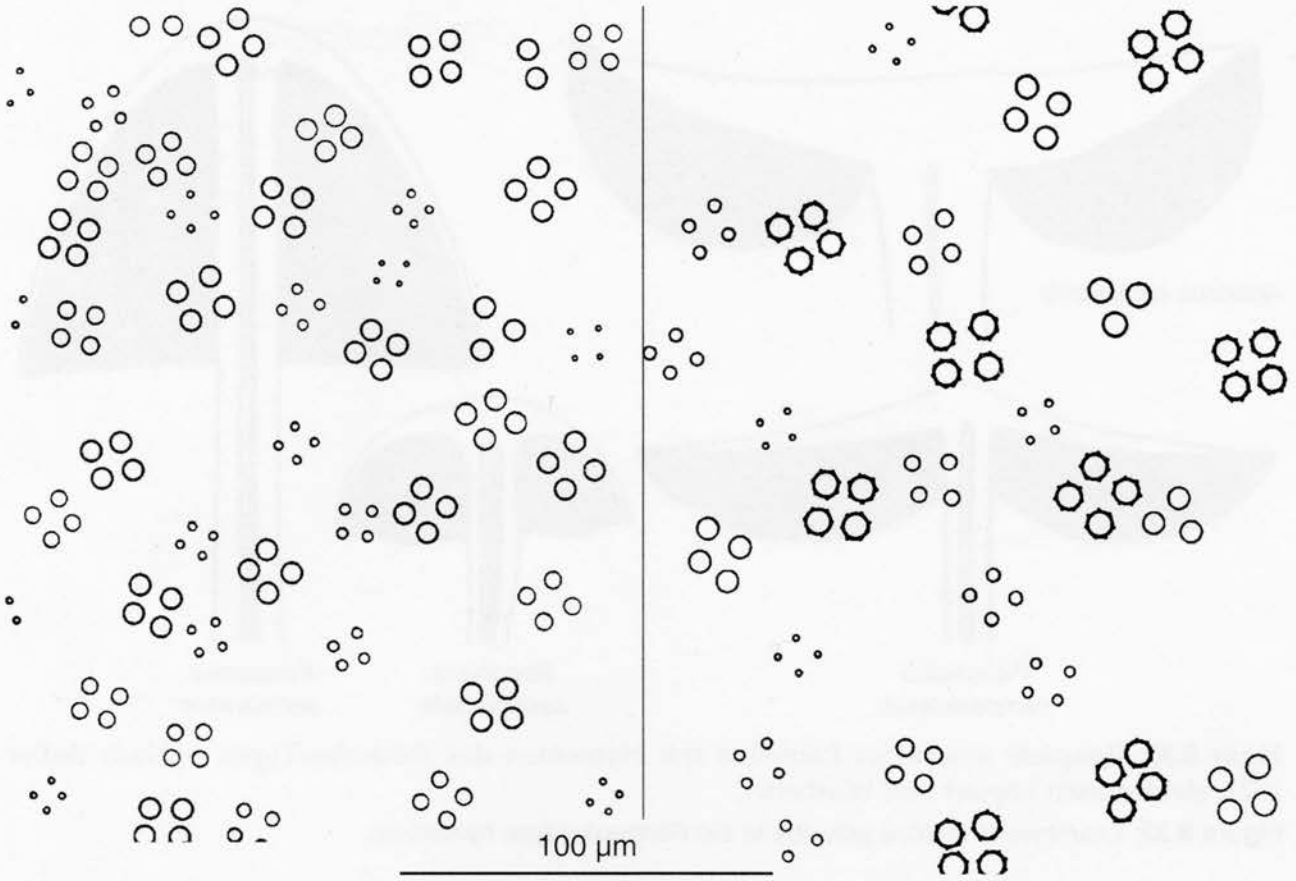
*) Einige *Hygrocybe*-Arten mit grossen und kleinen Basidien sind von dieser Unterscheidung ausgeschlossen, da ihr Dimorphismus von anderer Natur ist. Vgl. S. 422, sub Heterosporie.

*) Some species of *Hygrocybe* with big and small basidia are excluded from this distiction, their dimorphism being of a different nature. See page 422, sub "Heterosporie."

Amanita vaginata, Marasmius oreades, Flammulina velutipes, Collybia fusipes, Collybia dryophila, Oudemansiella (Xerula) radicata, Lepista nuda, Mycena galericulata, Hygrocybe conica, Russula cyanoxantha, Russula ochroleuca, Lactarius quietus, Pluteus cervinus und *"Nolanea pascua."*

Während der mehrere Tage dauernden Sporulationsperiode springen die Sporen von der ganzen Oberfläche der Lamellen ab (isotropes Hymenium). Da alle Entwicklungsphasen der Basidien gleichmässig über das ganze Hymenium verteilt sind, befinden sich zwischen zwei benachbarten Basidien gleicher Phase zahlreiche Basidien in andern Entwicklungsstadien (Fig. 8.31). Dies hat zur Folge, dass auch die reifen Basidien weit voneinander entfernt sind und sich nicht gegenseitig beim Sporenabsprung stören.

Der *Inocybe*-Typ (BULLER 1924: 114) – Dieser Typ ist intermediär zwischen dem *Armillaria*-Typ und dem *Panaeolus*-Typ und unterscheidet sich von diesen nur



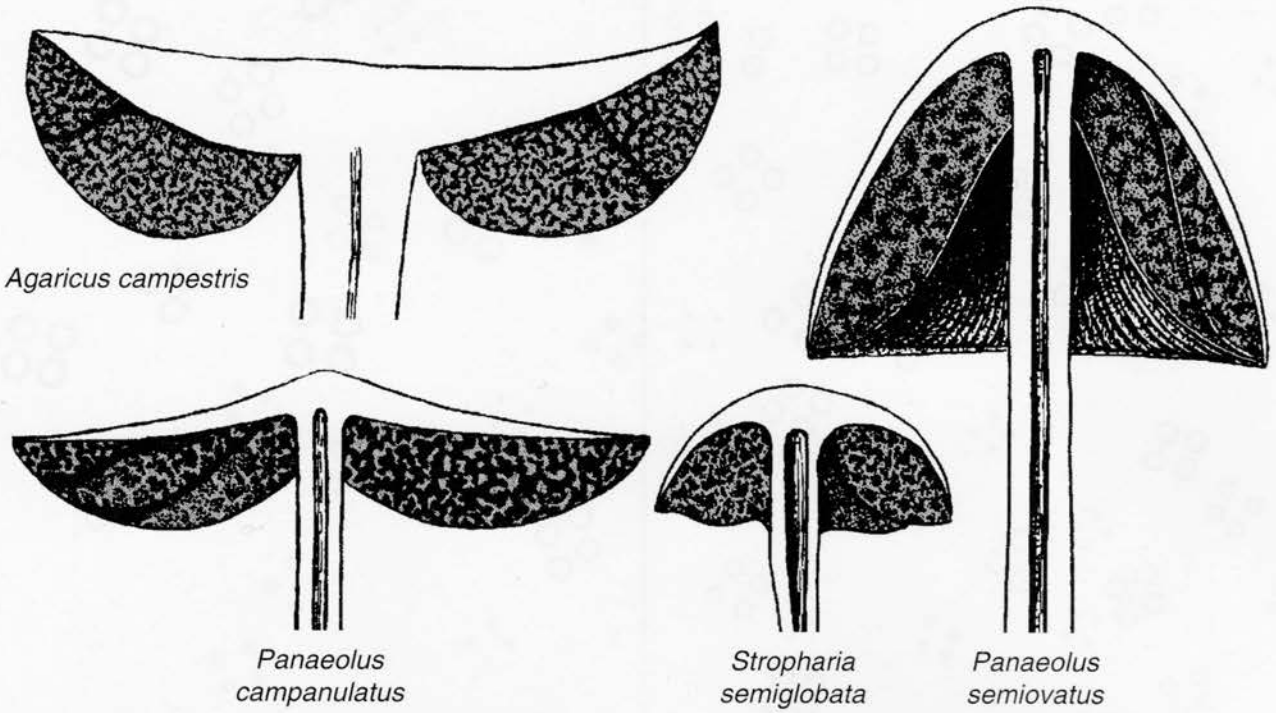
Figur 8.31: Isotropes Hymenium des *Armillaria*-Types mit gleichmässiger Verteilung der Basidien aller Entwicklungsphasen. – Nach Buller 1924, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.31: Isotrope hymenium of the *Armillaria* type showing even distribution of the basidia in all stages of development.

durch das mikro-anistrope Hymenium. Die Basidien gleicher Entwicklungsphasen sind nicht ganz gleichmässig über das ganze Hymenium verteilt, so dass mit dem Mikroskop eine schwache Neigung zur Herausbildung eines scheckigen Hymeniums gesehen werden kann. BULLER bemerkt, dass dieser Typ unscharf definiert ist und Anlass zu Diskussion geben kann. Er nennt *Inocybe asterophora, Conocybe tenera, Psathyrella corrugis* und *Russula emetica* als Beispiele, gibt aber keine Abbildung eines solchen Hymeniums.

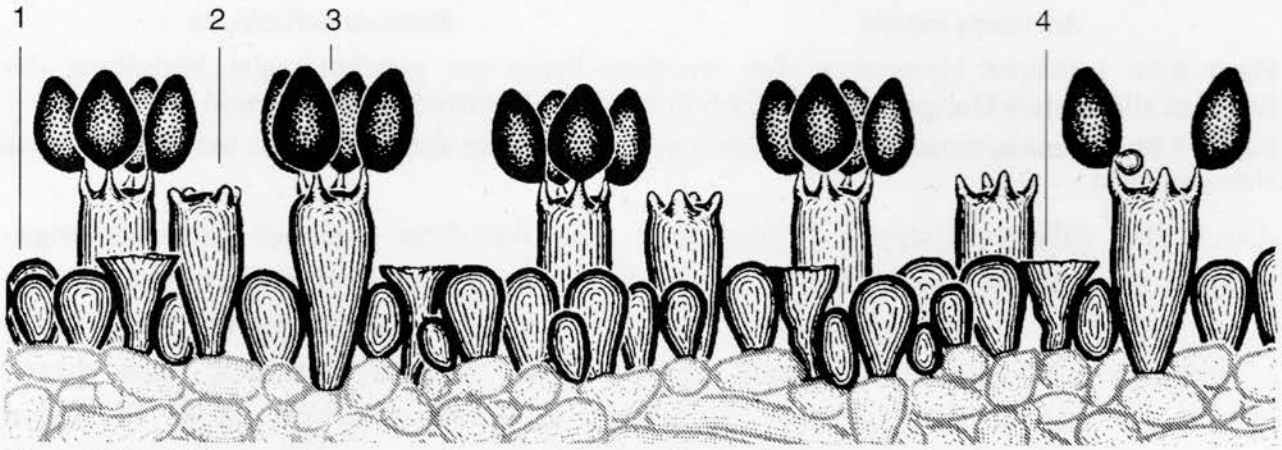
Der *Panaeolus*-Typ – BULLER (1922: 244) beschreibt und illustriert diesen Typ sehr ausführlich (Fig. 8.32-8.34). Er nennt *Panaeolus campanulatus, P. semiovatus, P. papilionacaeus, P. foenisecii, Hypholoma ericaeum, H. fasciculare, Psathyrella (Lacrimaria) pyrotricha, Ps. velutina, Psilocybe semilanceata, Stropharia semiglobata, Str. aeruginosa, Agaricus campestris, Ag. bisporus, Ag. silvaticus, Kuehneromyces mutabilis, Pholiota highlandensis (carbonaria), Crepidotus mollis, Cortinarius collinitus* und *C. arvinaceus* als Beispiele. Später (1924: 26) rechnet er noch *Macrolepiota procera* zu diesem Typ, die aber stark zum *Inocybe*-Typ neigt.

Die charakteristische Eigenschaft dieses Types ist die Aufteilung des Hymeniums in unregelmässig begrenzte, etwa 0,1-4 mm^2 grosse Bereiche. Bei Arten



Figur 8.32: Beispiele scheckiger Lamellen mit Hymenien des *Panaeolus*-Types. – Nach Buller 1922, elektronisch kopiert und bearbeitet.

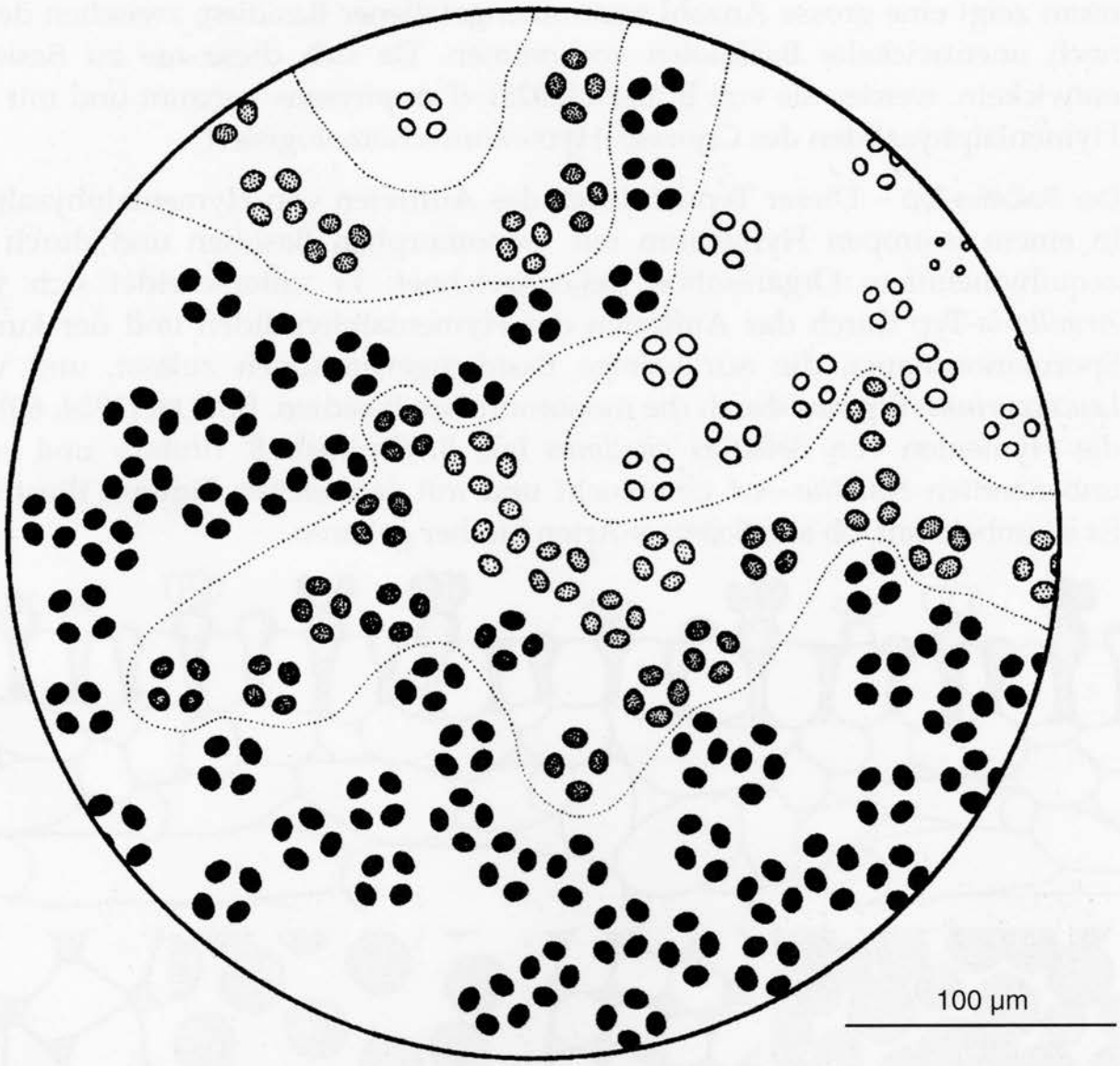
Figure 8.32: Examples of mottled gills due to the *Panaeolus* type hymenium.



Figur 8.33: Makro-anisotropes Hymenium von *Panaeolus campanulatus*, Schnitt durch einen Reifungsbereich mit 4 Basidiengenerationen: 1 = Basidiolen, 2 = reifende Basidien, 3 = reife Basidien, 4 = zusammengefallene Basidie. Die Basidien jeder Generation befinden sich je in der gleichen Entwicklungsphase. – Nach Buller 1922, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.33: Macro-anisotropic hymenium of *Panaeolus campanulatus*, cross section through a single maturation-area with four generations of basidia: 1 = basidioles, 2 = maturing basidia, 3 = mature basidia, 4 = collapsed basidia. The basidia of each generation are all in the same phase of development.

mit dunklen Sporen entsteht dadurch das scheckige Aussehen der Lamellen, das der Gattung *Panaeolus* zu ihrem Namen verhalf (panaiolos = überall fleckig, scheckig). Innerhalb dieser Bereiche folgen sich mehrere überlappende Basidiengenerationen, von denen nur die älteste Sporen trägt (Fig. 8.33). BULLER (1922) hat auf das dynamische Verhalten der Bereiche aufmerksam gemacht. Er und ein Mitarbeiter beobachteten ein und dieselbe Stelle einer



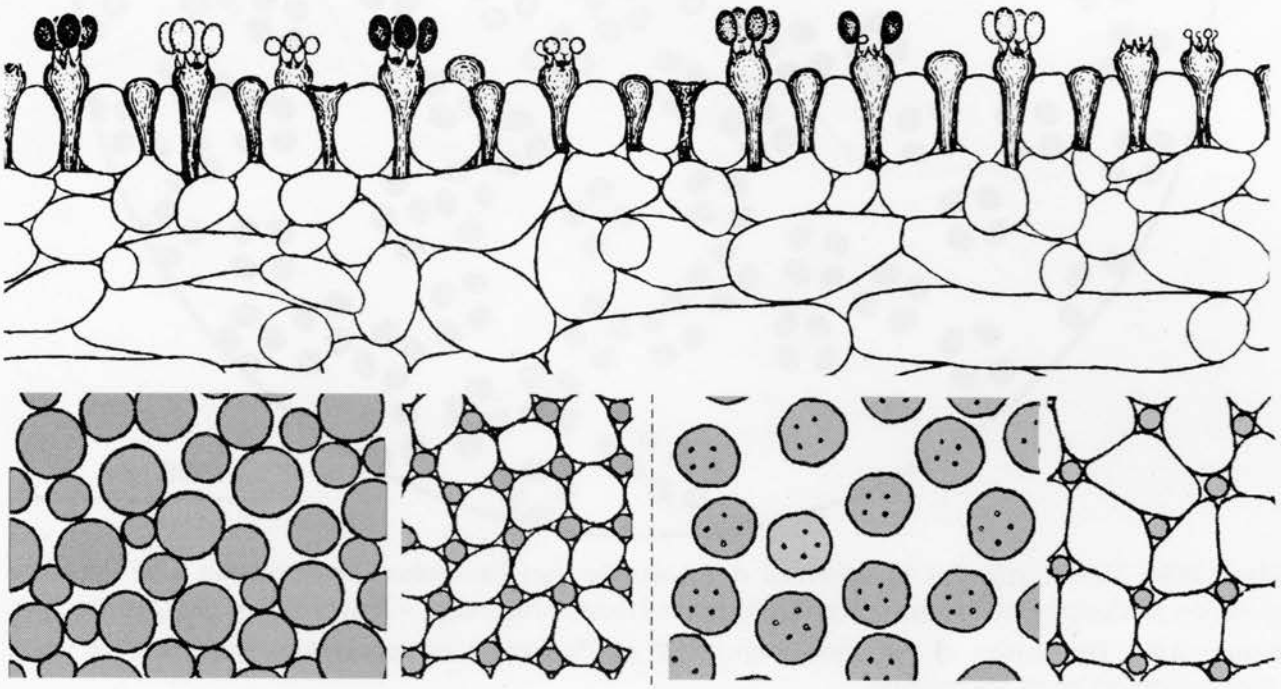
Figur 8.34: Verteilung der Sporen auf der Lamelle von *Panaeolus campanulatus*. Die Bereiche gleichen Reifungsgrades sind durch punktierte Linien angezeigt. – Nach Buller 1922, verändert.
Figure 8.34: Distribution of the spores on a gill of *Panaeolus campanulatus*. The areas of equal developmental stages are outlined.

Lamelle von *Panaeolus campanulatus* während 3 Tagen und 3 Nächten und konnten dabei 7 Basidiengenerationen feststellen, die sich durch wechselnde Färbung der Bereiche bemerkbar machten. Ein dunkler Bereich trägt reife Sporen gleichen Alters, die alle innerhalb einer kurzen Zeitspanne abspringen. Dadurch wechselt die Farbe des Bereiches zu hell. Während der Reifung der nächsten Basidiengeneration verdunkelt sich die Farbe des Bereiches bis zum nächsten Sporenabsprung wieder. Während den sieben beobachteten Generationen blieben die Umrisse der Bereiche ungefähr gleich, die Anzahl reifender Basidien blieb bis zur vierten Generation etwa konstant, nahm dann aber ab, und die zur Sporenreifung benötigte Zeit nahm von 8 auf über 15 Stunden zu.

Die neuen Basidiengenerationen entspringen den vorhandenen Basidiolen, deren Anzahl mit zunehmendem Alter abnimmt. Ein völlig erschöpftes Hyme-

nium zeigt eine grosse Anzahl zusammengefallener Basidien, zwischen denen noch unentwickelte Basidiolen vorkommen. Da sich diese nie zu Basidien entwickeln, werden sie von BULLER (1922) «Paraphysen» genannt und mit den Hymenialphysaliden des *Coprinus*-Hymeniums homologisiert.

Der *Bolbitius*-Typ – Dieser Typ ist durch das Auftreten von Hymenialphysaliden in einem isotropen Hymenium mit monomorphen Basidien und durch die aequihymeniifere Organisation gekennzeichnet. Er unterscheidet sich vom *Armillaria*-Typ durch das Auftreten der Hymenialphysaliden und der kurzen Sporulationsdauer, die nur wenige Basidiengenerationen zulässt, und vom *Leucocoprinus*-Typ nur durch die monomorphen Basidien. BULLER (1924: 60) hat die Hymenien von *Bolbitius vitellinus* (als *B. flavidus), B. titubans* und einer unbenannten *Bolbitius*-Art untersucht und mit zahlreichen Figuren illustriert. Es ist unbekannt, ob alle *Bolbitius*-Arten hierher gehören.



Die Basidien und deren Stiele sind grau, die Hymenialphysaliden weiss gezeichnet.
The basidia and their stipes are shown in gray, the hymenial physalides in white.

Figur 8.35: Isotropes Hymenium des *Bolbitius*-Types mit monomorphen Basidien zwischen den Hymenialphysaliden. *Bolbitius vitellinus.* **Oben:** Halbschematischer Schnitt durch Hymenium und Subhymenium. Von jungen Basidiolen bis zu zusammengefallenen Basidien sind alle Entwicklungsphasen vorhanden. **Unten:** Junge und alte Hymenien, die Volumenvergrösserung der Hymenialphysaliden und die Abnahme der Basidiendichte zeigend. – Nach Buller 1924, elektronisch kopiert und bearbeitet.

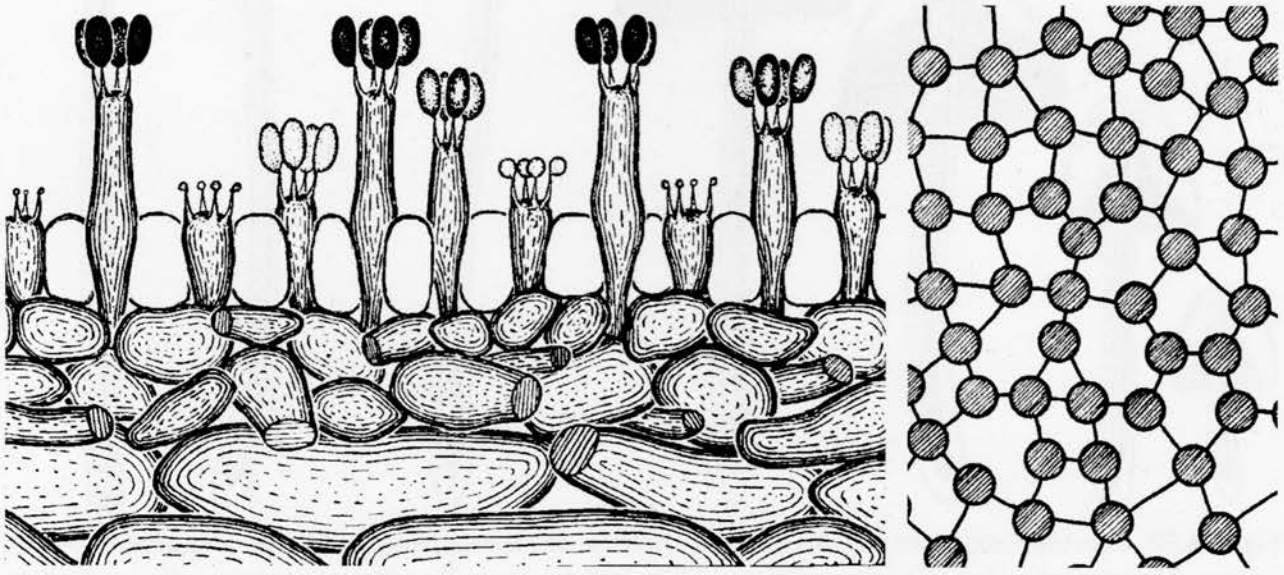
Figure 8.35: Isotropic hymenium of the *Bolbitius*-type with monomorphic basidia between the hymenial physalides. *Bolbitius vitellinus.* **Top:** Semi-diagrammatic section of the hymenium and subhymenium. Basidia of all stages of development, including collapsed ones, are represented between the hymenial physalides. **Bottom:** Young and old hymenium showing the volume increase of the physalides leading to a diminution of the density of the basidia.

Die kurzlebigen Fruchtkörper der *Bolbitius*-Arten sind zart und zeigen oft zusammenfallende oder wässerig werdende Lamellen wie manche *Coprinus*-Arten, die ebenfalls Hymenialphysaliden besitzen. Die *Bolbitius*-Lamellen zerfliessen aber erst nach der Erschöpfung des Hymeniums, so dass dieser Vorgang nicht der inaequihymeniiferen Organisation entspricht.

Die Hymenialphysaliden dehnen sich während der Sporulationsperiode stetig aus, so dass die Basidiendichte ständig abnimmt (Fig. 8.35).

Der *Leucocoprinus*-Typ – BULLER (1922: 238, 1924: 29) beschreibt diesen Typ anhand von *Coprinus disseminatus* und *Leucocoprinus cepaestipes* (Fig. 8.72 S. 670) und nennt ihn «Psathyrella-Subtyp der aequihymeniiferen Organisation» (BULLER verstand *C. disseminatus* als eine *Psathyrella*-Art). Diese Bezeichnung ist irreführend, da die Psathyrellen keine oder nur unregelmässig und andeutungsweise entwickelte Hymenialphysaliden besitzen, und deshalb wird hier ein anderer Name verwendet. Der *Leucocoprinus*-Typ unterscheidet sich vom *Bolbitius*-Typ durch die tetramorphen Basidien, vom *Coprinus*-Typ durch die aequihymeniifere Organisation. Es ist unbekannt, ob alle *Leucocoprinus*-Arten hierher gehören.

Da es *Coprinus*-Arten mit Hymenien vom *Leucocoprinus*-Typ (ausser der Farbe der Sporenwand) und solche vom *Coprinus*-Typ gibt, scheint eine phylogenetische Linie vom *Bolbitius*-Typ via *Leucocoprinus*-Typ zum *Coprinus*-Typ durch das Auftreten von dimorphen bis tetramorphen Basidien und der darauf folgenden Polarisation der Sporenreifung mit korrelierter Autolyse zu



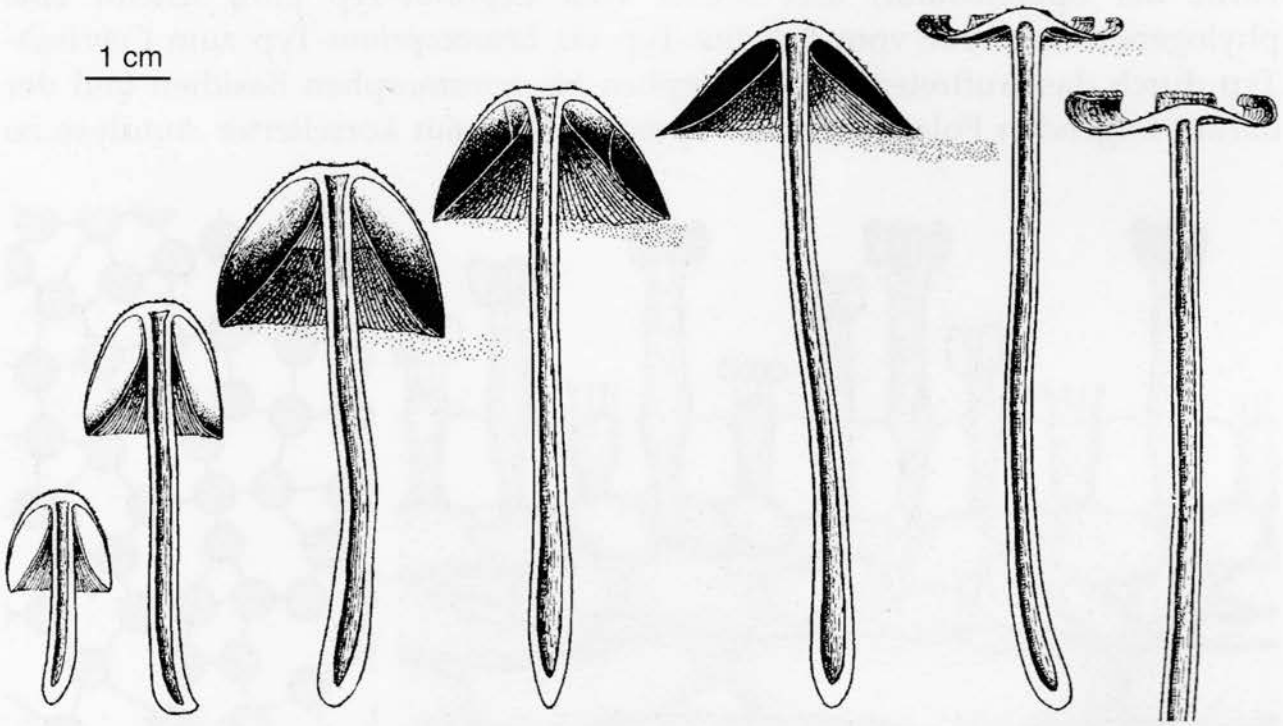
Figur 8.36: Isotropes Hymenium des *Leucocoprinus*-Types mit tetramorphen Basidien zwischen den Hymenialphysaliden. Halbschematischer Schnitt und Aufsicht (Basidien grau, Physaliden weiss). *Coprinus disseminatus*. – Nach Buller 1924, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.36: Isotropic hymenium of the *Leucocoprinus* type with tetramorphic basidia and hymenial physalides. Semi-diagrammatic section and surface view (basidia gray, physalides white). *Coprinus disseminatus*.

führen. Der *Bolbitius*-Typ selbst kann vom *Armillaria*-Typ durch das Auftreten der Hymenialphysaliden abgeleitet werden. Diese Linie ist vielleicht nur formal und es ist unbekannt, ob sie der wirklichen phylogenetischen Entwicklung dieser Gattungen (oder Familien) entspricht.

Der *Coprinus*-Typ – Dieser Typ (im engeren Sinn nach BULLER 1922, 1924) zeichnet sich durch sehr dünne, nicht geotrope Lamellen mit parallelen oder fast parallelen Seitenflächen, durch eine von unten nach oben wandernde Reifezone und durch eine darunterliegende Zone der Selbstverdauung aus. Die Sporen springen nur von einer schmalen Zone knapp über dem Band der Autolyse ab. Dadurch unterscheidet sich dieser Typ vom *Leucocoprinus*-Typ, der wie der *Coprinus*-Typ Hymenialphysaliden und di- bis tetramorphe Basidien zeigt.

Im weiteren, der Gattung *Coprinus* besser gerecht werdenden Sinn müssen auch positiv geotrope Lamellen mit keilförmigem Querschnitt und Lamellen ohne Autolyse eingeschlossen werden, wie das schon BULLER (1924: 137) getan hat, um *Coprinus plicatilis* nicht aus der Gattung *Coprinus* ausschliessen zu müssen. Dieser Pilz zeigt alle Merkmale des *Coprinus*-Types ausser dem Zerfliessen der Lamellen und wird deshalb als «inaequihymeniifer, aber nicht zerfliessend» eingestuft.



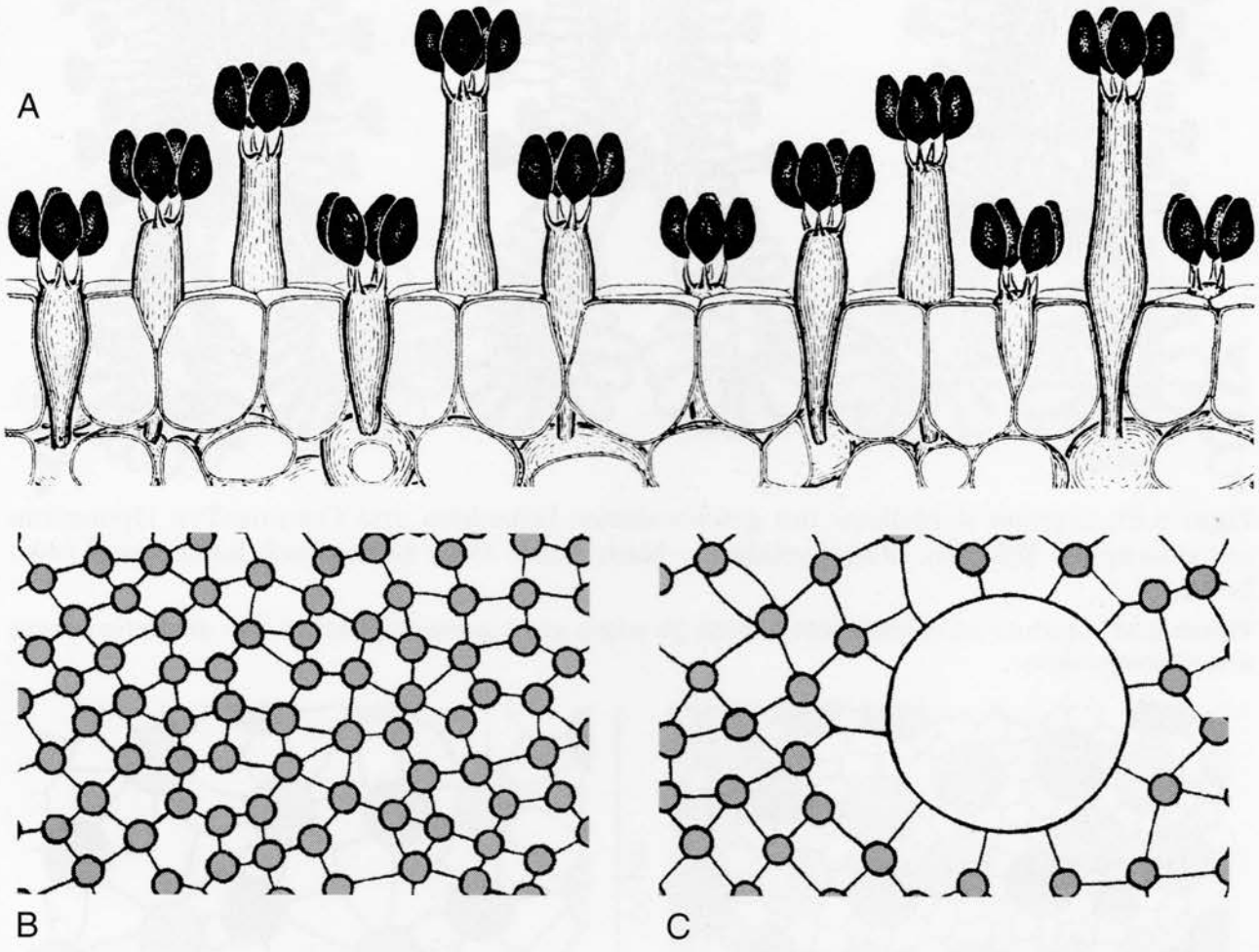
Figur 8.37: *Coprinus micaceus:* Autolytische Lamellen der inaequihymeniiferen Organisation mit einem Hymenium des *Coprinus*-Types. Die ersten vier Basidiome zeigen die aufwärts wandernde Reifungszone mit der nachfolgenden Sporenabsprungzone an, die letzten vier Basidiome zeigen die die Autolyse der Lamellen und der Huttrama. – Nach Buller 1924, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.37: *Coprinus micaceus:* autolytic gills of the inaequihymeniiferous organisation with a *Coprinus*-type hymenium. The first four basidiomes show the upward movement of the ripening zone followed by the zone of spore liberation, the four remaining basidiomes show autolysis of gills and cap trama.

Die 2-4 verschiedenen Basidienformen bilden 2-4 rasch aufeinanderfolgende, in ihrer Entwicklung nur wenig verzögerte Basidiengenerationen (Fig. 8.41). Die Hymenialphysaliden dehnen sich während der Sporulationsperiode aus, so dass die Basidiendichte ständig abnimmt (Fig. 8.38, 8.40).

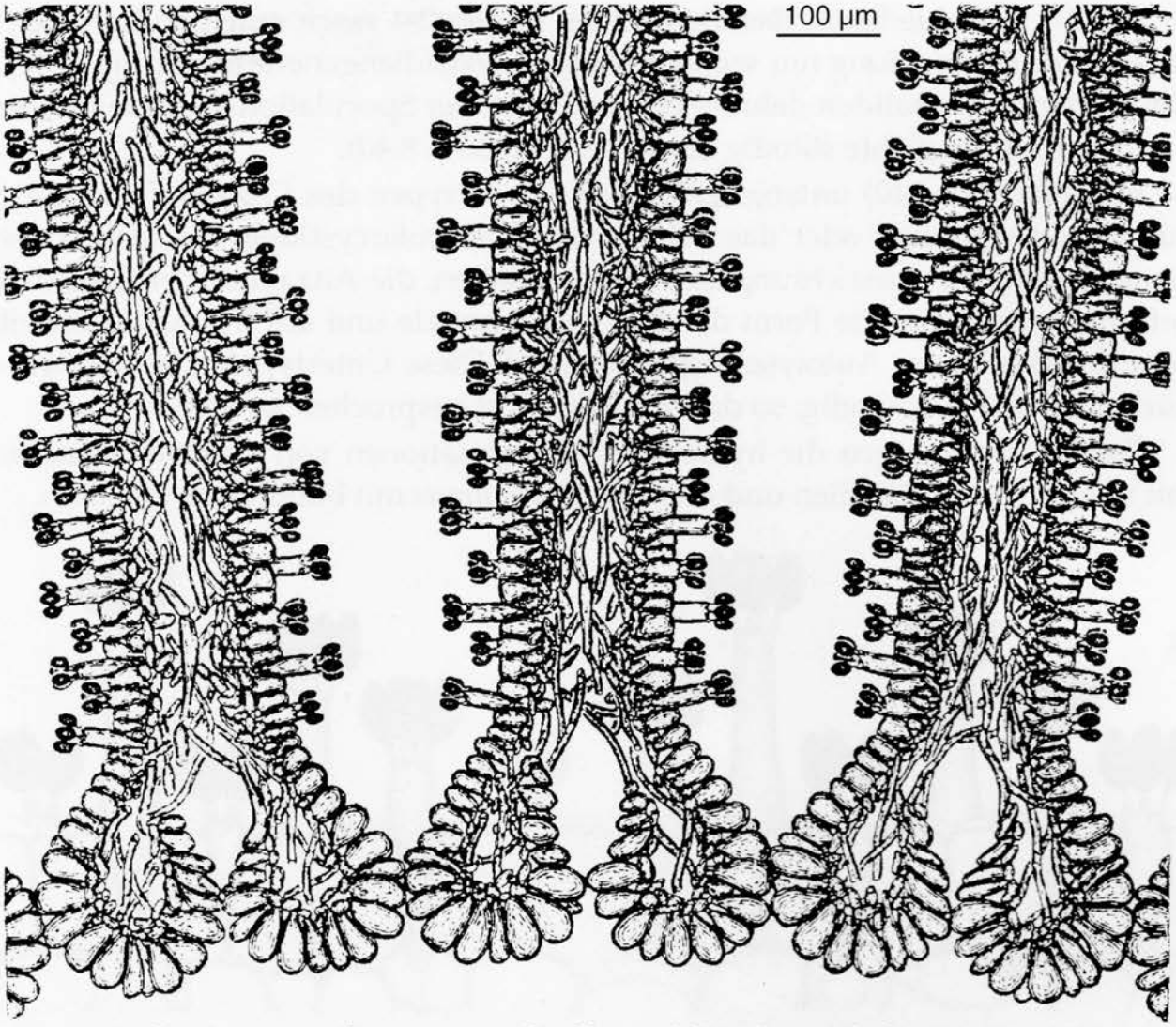
BULLER (1922: 240) unterscheidet sechs Untertypen des *Coprinus*-Types, die auf die Anwesenheit oder das Fehlen von Trabecularcystiden, die mehr oder weniger parallele Ausrichtung der Lamellenseiten, die Anzahl der verschieden geformten Basidien, die Form der Lamellenschneide und auf die Anwesenheit oder das Fehlen der Autolyse begründet sind. Diese Untertypen scheinen willkürlich und unvollständig, so dass sie hier nicht besprochen werden.

Die Beispiele zeigen die hymenialen Organisationen von *Coprinus micaceus* mit tetramorphen Basidien und *Coprinus sterquilinus* mit bimorphen Basidien.



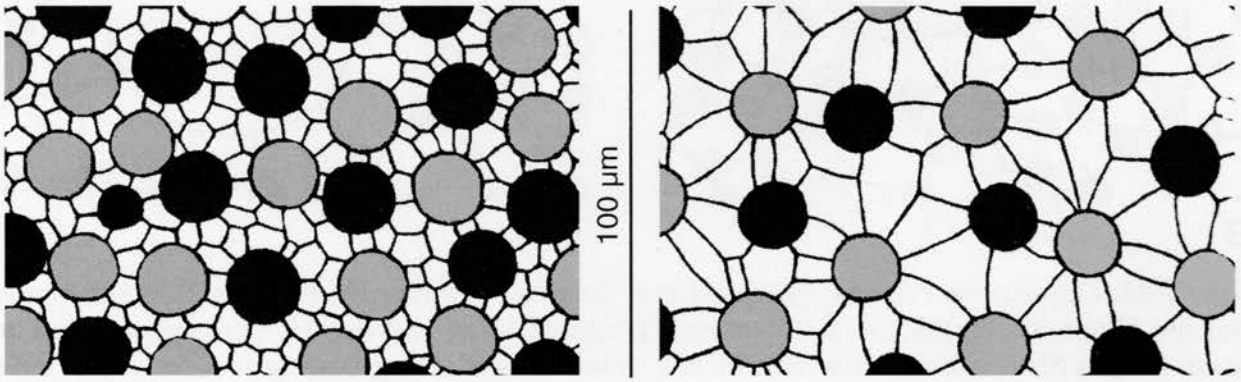
Figur 8.38: Organisation des Hymeniums von *Coprinus micaceus*. **A:** Die vier Basidienformen und die Hymenialphysaliden. **B,C**: Verteilung der Basidien und der Hymenialphysaliden bei einem jungen (B) und einem älteren Pilz (C), dessen Physaliden grösser geworden sind. Bei C mit einer Cystide. Basidien grau, Hymenialphysaliden und Cystide weiss. – Nach Buller 1924, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.38: Organisation of the hymenium of *Coprinus micaceus*. **A:** The tetramorphic basidia and the hymenial physalides. **B,C**: Distribution of the basidia and hymenial physalides in a young fruit body (B) and in an older mushroom (C) showing dilatation of the physalides. In C with a cystidium. Basidia are shown in gray, physalides and the cystidium in white.



Figur 8.39: *Coprinus sterquilinus* mit geschwollenen Schneiden und *Coprinus*-Typ Hymenium mit dimorphen Basidien, ohne Cystiden. – Nach Buller 1924, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.39: *Coprinus sterquilinus* with swollen gill edges and coprinoid hymenium with dimorphic basidia and without cystidia.

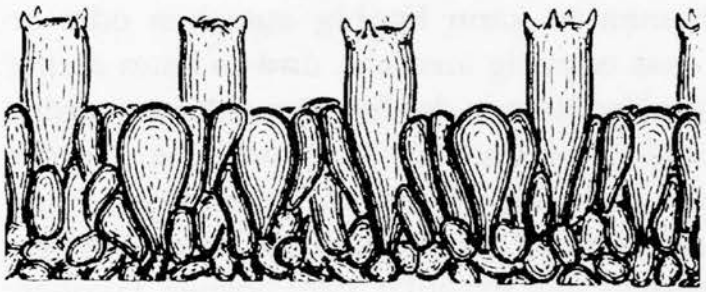


Junger Pilz / Young mushroom

Alter Pilz / Old mushroom

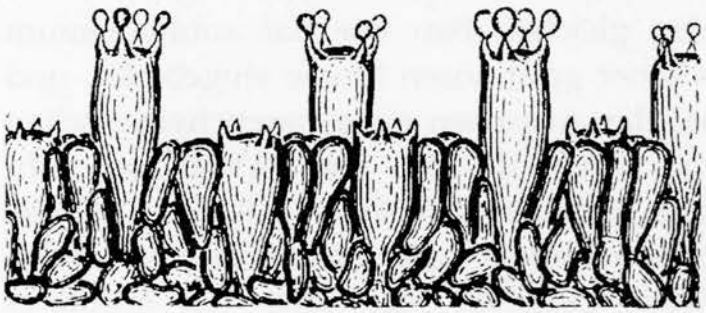
Figur 8.40: Dehnung der Hymenialphysaliden (weiss) von *Coprinus sterquilinus*. Grau: kurze Basidien, schwarz: lange Basidien. – Nach Buller 1924, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.40: Swelling of the hymenial physalides (white) of *Coprinus sterquilinus*. Gray: short basidia, black: long basidia.



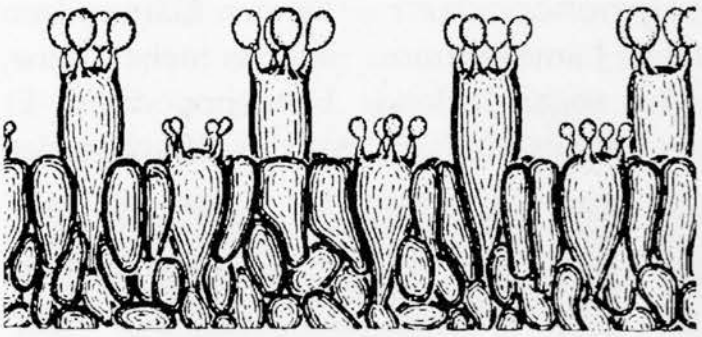
10 h abends:
Die langen Basidien haben Sterigmen entwickelt, die kurzen hingegen noch nicht.

10 p.m.:
The long basidia have developed sterigmata, the short ones have not.



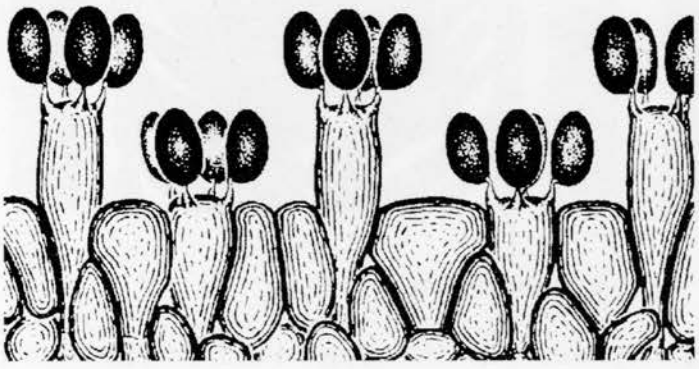
1 h morgens:
Die langen Basidien haben begonnen, die Sporen zu bilden, die kurzen entwickeln die Stgerigmen.

1 a.m.:
The long basidia are developing spores, the short ones develope sterigmata.



2.30 h nachmittags:
Die langen Basidien haben grössere Sporen als die kurzen.

2.30 p.m.:
The long basidia have larger spores than the short ones



Um Mitternacht:
Beide Basidiengenerationen tragen vollreife Sporen bereit zum Absprung.

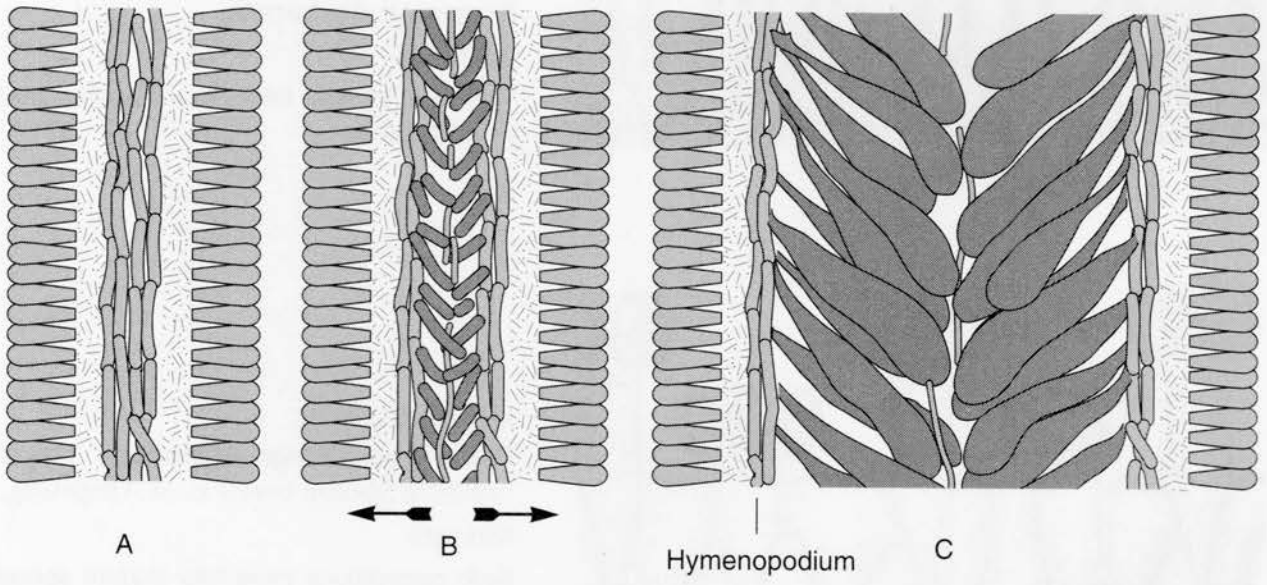
Midnight:
Both generations have fully mature spores ready for discharge.

Figur 8.41: Die langen und kurzen Basidien von *Coprinus sterquilinus* gehören zwei rasch aufeinander folgenden Generationen an. – Nach Buller 1924, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.41: The long and the short basidia of *Coprinus sterquilinus* belong to two generations that mature with only a slight delay in the second generation.

Das Subhymenium der Leptohymenien kann hyphig aussehen oder so kurz verzweigt und gedrängt sein, dass es zellig aussieht, und es kann aerifer oder gelifer sein. Die morphologischen Variationen des Subhymeniums wurden vor allem bei den Blätterpilzen untersucht und für taxonomische Zwecke ausgenützt. FAYOD (1889: 250), der auch die Bezeichnung Subhymenium einführte, hat als erster vier Architekturen des Subhymeniums unterschieden: Das "**subhymenium permixtum**" besteht aus irregulär verwobenen Hyphen; das "**subhymenium ramosum**" ist aus mehr oder weniger parallelen (und etwa senkrecht zum Hymenium verlaufenden), verzweigten Hyphen gebaut; das "**subhymenium viscosum**" zeigt den gleichen Bau wie das subhymenium ramosum, aber die Hyphen sind in einer gelatinösen Masse eingebettet, und das "**subhymenium cellulosum**" hat das Aussehen eines parenchymatischen Gewebes einer höheren Pflanze und wurde deshalb von FAYOD auch subhymenium pseudo-parenchymaticum genannt. SINGER (1986) nennt einige Beispiele: *Leucopaxillus* hat ein ramöses Subhymenium, *Floccularia* (als *Armillaria* Kummer non Fr.) und *Gomphidius* zeichnen sich durch ein zelluläres Subhymenium aus. Das gelifizierte Subhymenium tritt bei vielen Agaricalen auf, und FAYOD nennt *Hygrocybe laeta* und *H. punicea.*

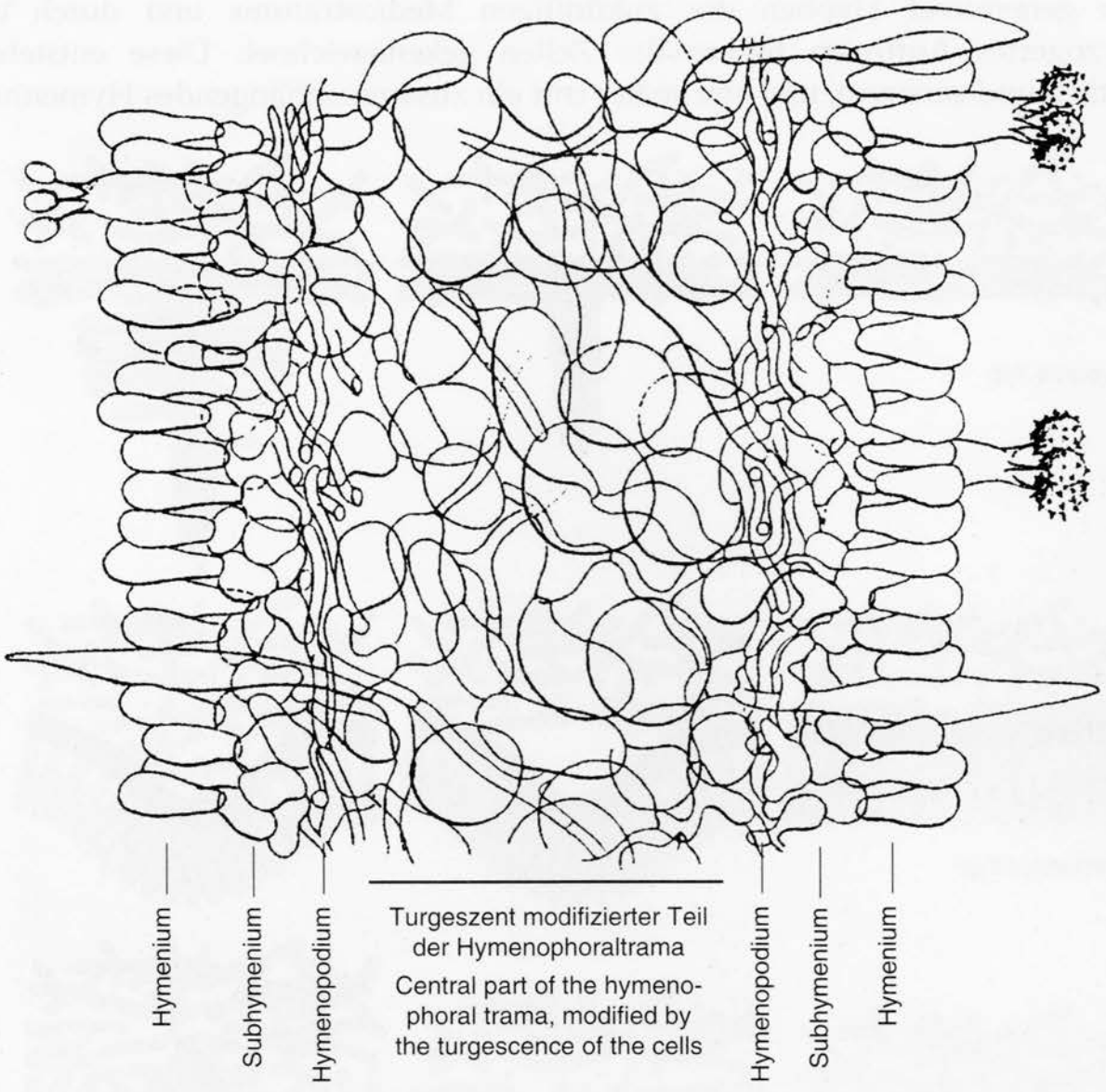
Die Hymenophoraltrama und das Hymenopodium — Bei den Blätterpilzen unterschied FAYOD (1889) die eigentliche Lamellentrama und das meist dünne, oft nur undeutlich differenzierte oder sogar fehlende Hymenopodium. Er stützte sich auf seine Beobachtungen an *Russula lutea,* wo das dünnhyphige



Figur 8.42: Schema der Entstehung des Hymenopodiums aus der primordialen Lamellentrama **(A)** durch Bildung neuer Zellen **(B)** und deren turgeszenten Erweiterung **(C)**, wodurch die beiden Hymenien auseinandergestossen werden. Das Beispiel zeigt die Differenzierung der inversen Trama der Gattung *Pluteus.*

Figure 8.42: Diagram explaining the formation of the hymenopodium from the primordial gill trama **(A)** by the formation of new cells **(B)** and their turgescent expansion **(C)** thus pushing the hymenia outwards. The example shows the genesis of the inverse gill trama of the genus *Pluteus.*

Hymenopodium stark mit der blasig untermischten inneren Trama kontrastiert (Fig. 8.43). Heute wird das Hymenopodium als Teil der Lamellentrama aufgefasst, was durch seine Entstehungsgeschichte gerechtfertigt wird (Fig. 8.42). Der innere Teil der primordialen Trama der meisten Agaricalen wird während der Fruchtkörperentwicklung durch Neubildung von Hyphen, durch deren turgeszente Erweiterung und meist auch durch deren Anordnung stark umgebaut, wobei bisweilen ein seitlicher Rest primordialer Tramahyphen übrigbleibt. Dieser Rest ist das Hymenopodium.



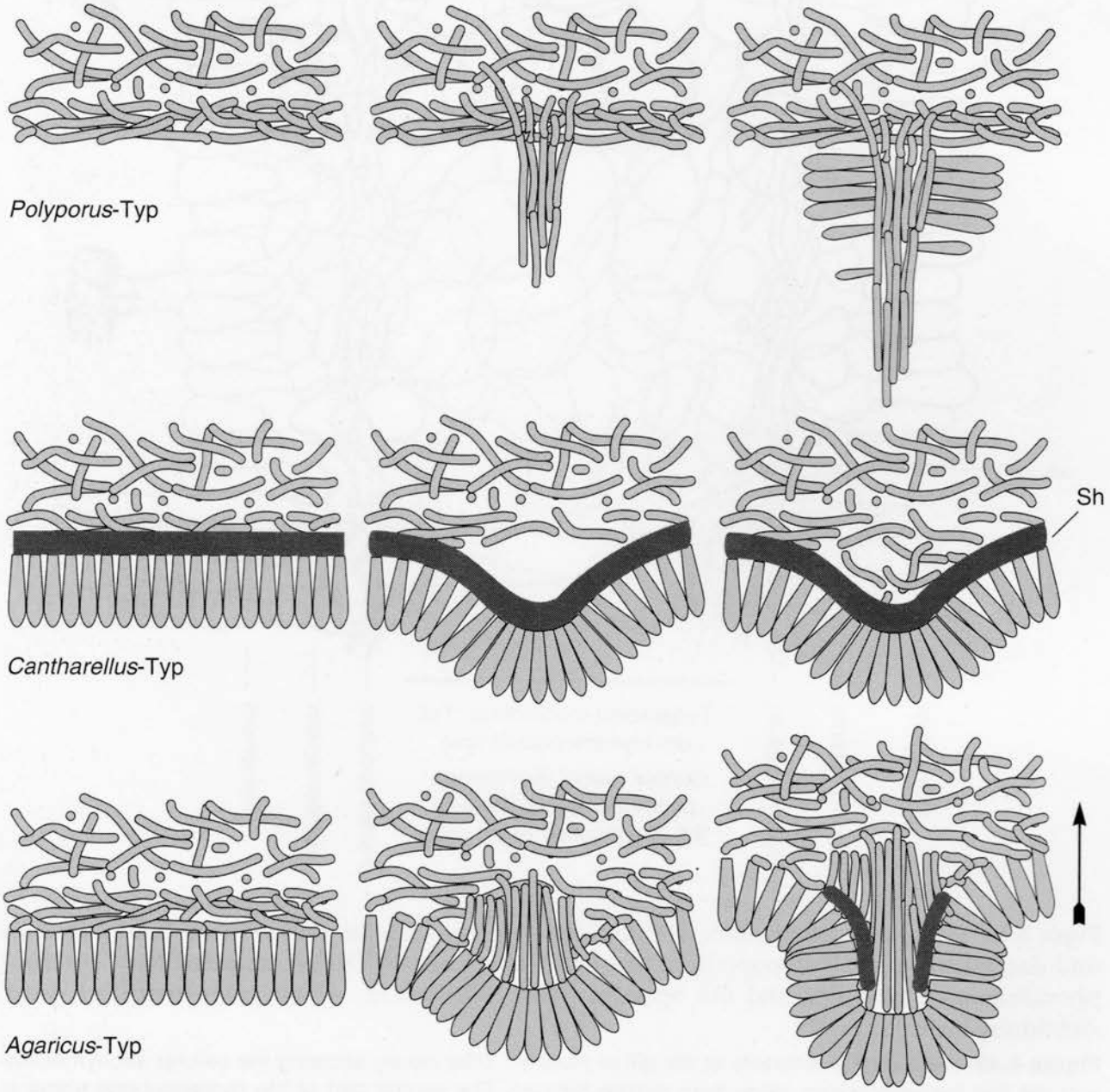
Figur 8.43: Plectologische Struktur der Lamelle von *Russula lutea,* das zelluläre Subhymenium und das feinhyphige Hymenopodium besonders klar zeigend. Der zentrale Teil der Hymenophoraltrama ist irregulär und mit Sphaerocysten untermischt. – Neu gezeichnet nach einer Abbildung bei Fayod 1889.

Figure 8.43: Plectological structure of the gill of *Russula lutea* clearly showing the cellular subhymenium and the thin hymenopodium made from narrow hyphae. The central part of the hymenophoral trama is irregular and intermixed with spherocysts. It is this fungus that prompted Fayod to propose the hymenopodium as a distinct fungal tissue in 1889.

Die **Hymenophoraltrama** bildet sich während der Fruchtkörperentwicklung und ändert mit zunehmendem Alter sehr oft ihr Aussehen. Sie kann sowohl nach ihrer Entwicklungsart als auch nach ihrem Aussehen im Reifezustand in verschiedene Typen und Architekturen aufgeteilt werden.

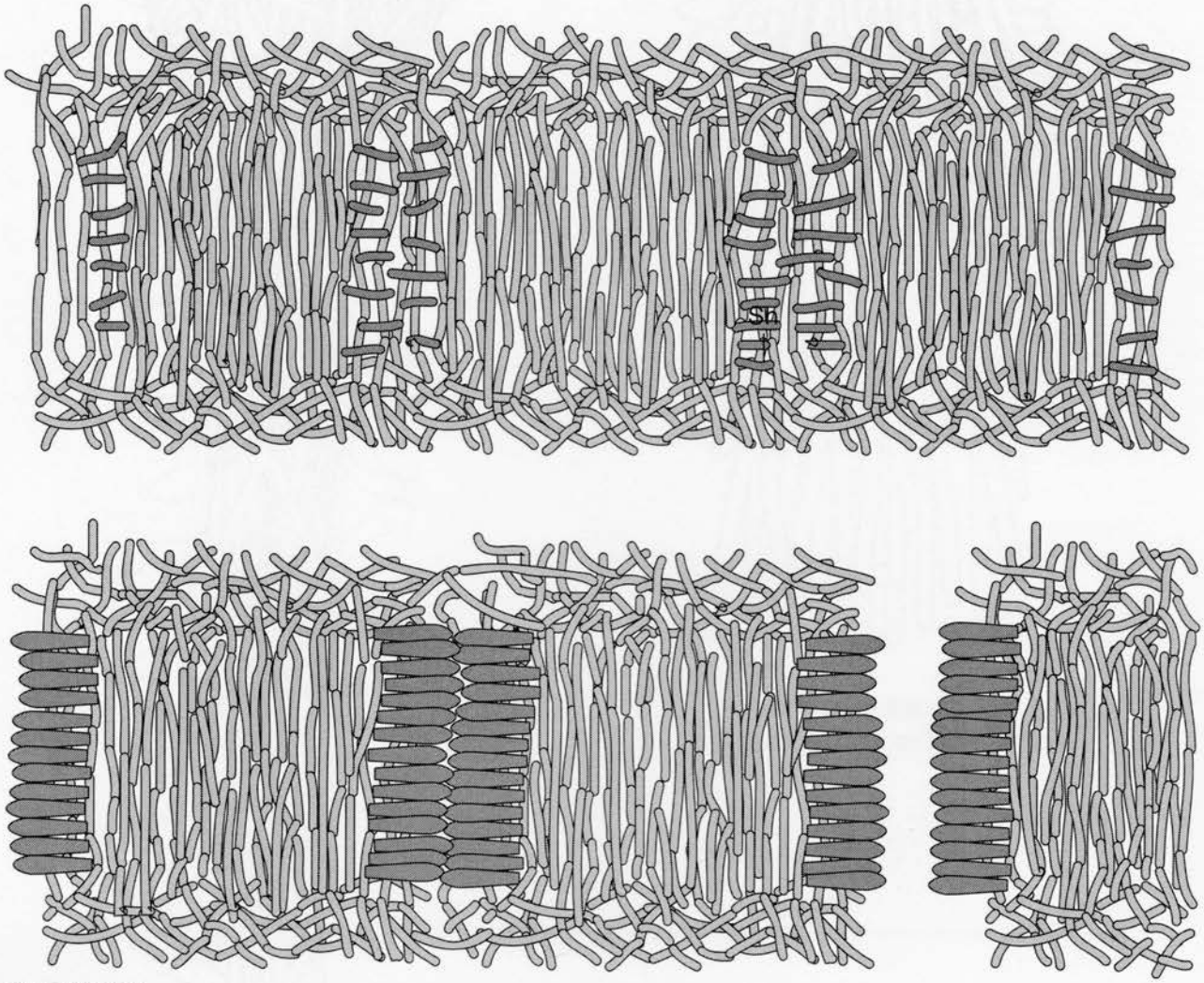
Basierend auf REIJNDERS & STALPERS (1983, 1992) werden in diesem Buch **vier Entwicklungsarten** der Hymenophoraltrama unterschieden (Fig. 8.44).

Der ***Polyporus*-Typ** (= trametoider Typ, REIJNDERS & STALPERS 1992) ist durch das reguläre bis subreguläre, oft auch leicht divergierende Herabwachsen generativer Hyphen des zukünftigen Mediostratums und durch ein verzögertes Auftreten hymenialer Zellen gekennzeichnet. Diese entstehen seitlich und zerstreut, und erst später tritt ein zusammenhängendes Hymenium



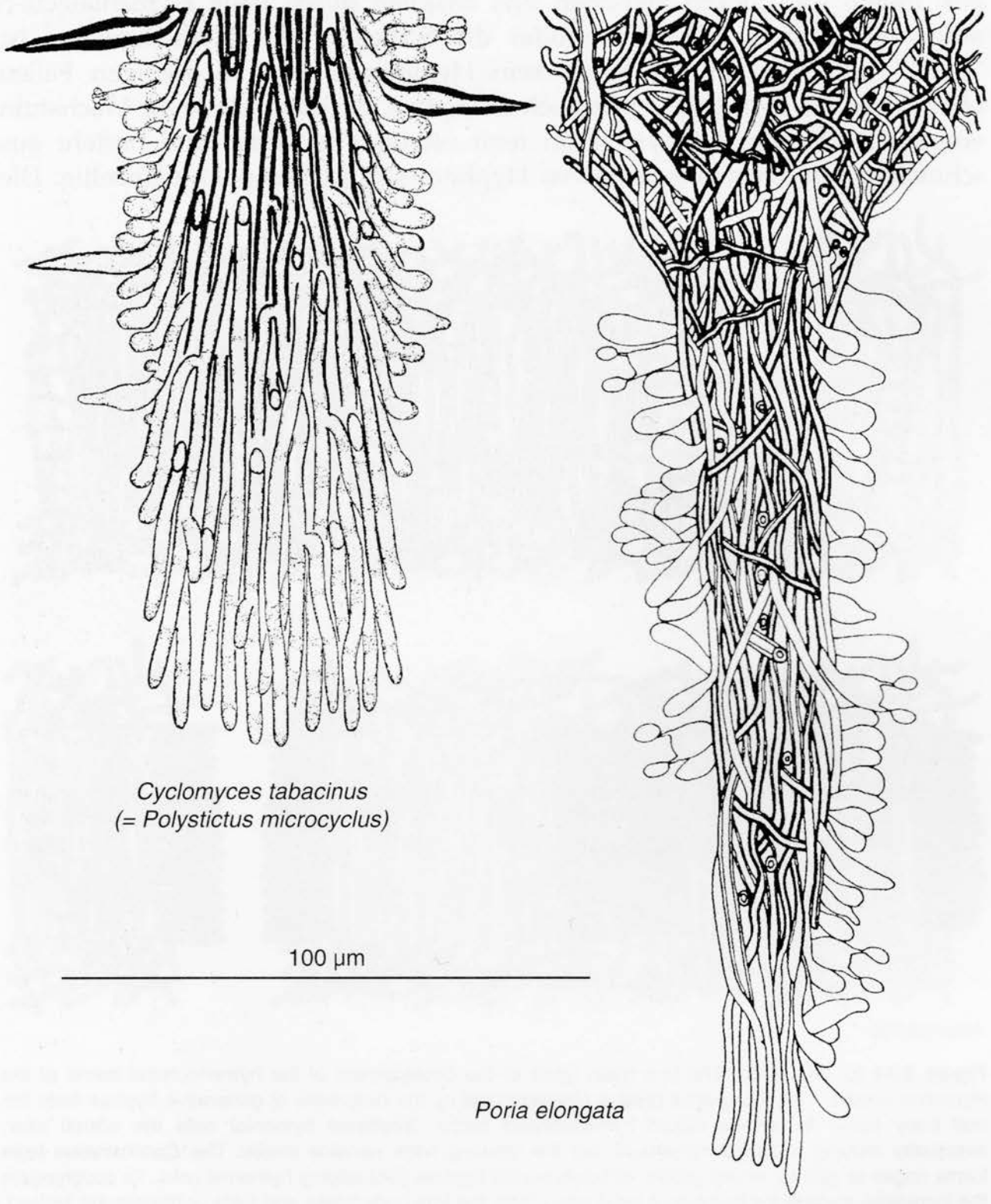
Figur 8.44 (S. 644, 645): Die vier Grundtypen der Hymenophoraltrama-Entwicklung der Hymenomyceten. Erklärung im Text. Sh = Subhymenium.

auf, indem die Lücken zwischen den Basidien durch neue Hymenialzellen aufgefüllt werden. Die Spitze (oder die Schneide) des Hymenophores ist "offen" und trägt in der Regel kein Hymenium. Nur in wenigen Fällen überziehen die Hymenialzellen auch die Spitze, nachdem diese ihr Wachstum eingestellt hat. Ein Subhymenium fehlt oft oder ist dünn und besteht aus schmalen, verwobenen generativen Hyphen oder ist kompakt kleinzellig. Die



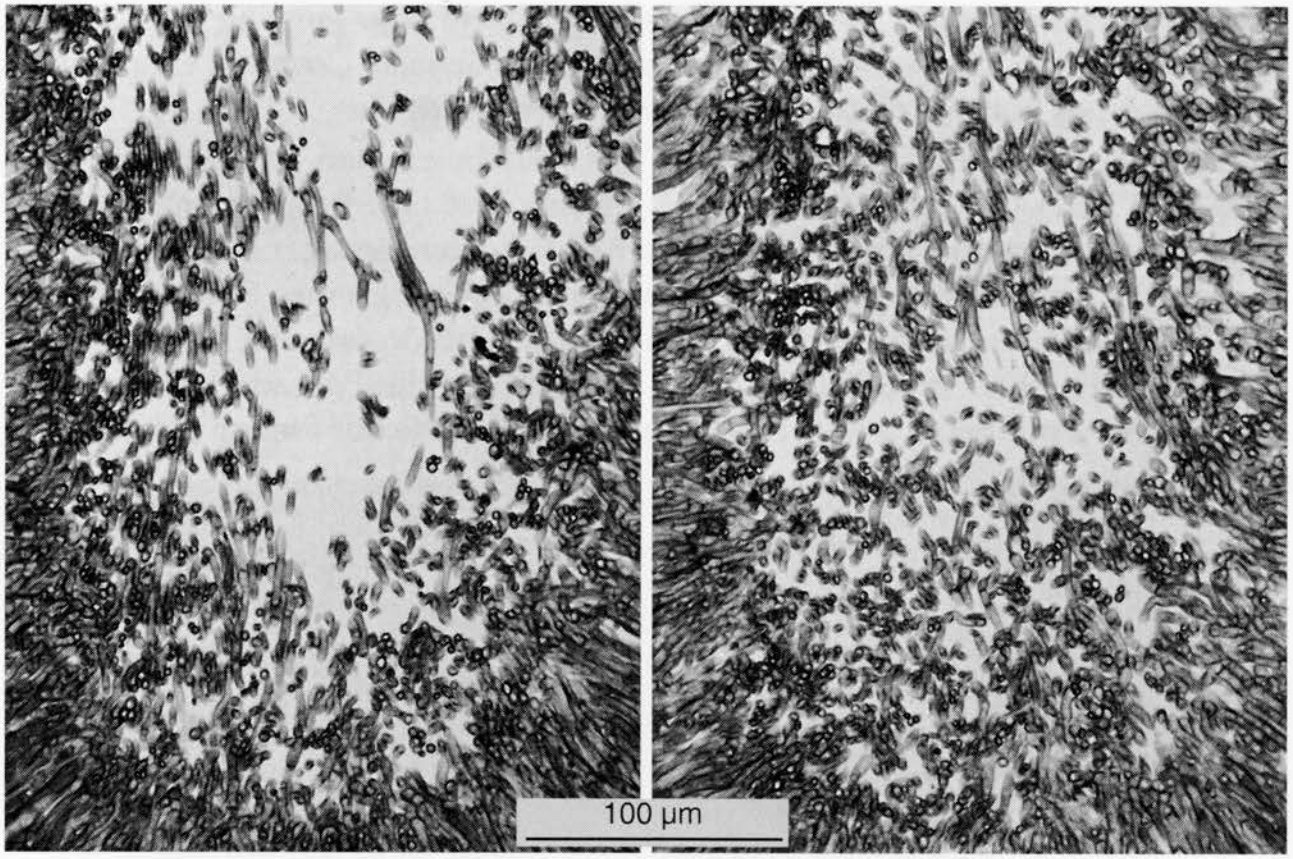
Amanita-Typ

Figure 8.44 (p. 644, 645): The four main types of the development of the hymenophoral trama of the Hymenomycetes. The ***Polyporus* type** is characterized by the outgrowth of generative hyphae from the fruit body trama to form a naked hymenophoral trama. Scattered hymenial cells are added later, eventually forming a closed hymenium, but the growing edge remains sterile. The ***Cantharellus* type** forms ridges or gills by strong growth of subhymenial hyphae (**Sh**) adding hymenial cells. To accomodate the increased surface the hymenium tears away from the fruit body trama and folds or blisters are formed. The cavities thus created are eventually filled with hyphae from the fruit body trama. There is no mediostratum. In the ***Agaricus* type** gills or tubes are formed by the growth of a mediostratum. Later a subhymenium is formed that adds hymenial cells to the enlarging surface created by continuing growth of the mediostratum. The gills grow mainly at their base (arrow). In the ***Amanita* type** adjacent palisades are formed within the protoplect of a fruit body primordium by the more or less horizontal growth of new hyphae. The protoplect between two palisades consists of nearly parallel hyphae, so that the primordial gill trama is regular. Later divergent acrophysalides are formed and the trama becomes bilateral (see fig. 8.48). The irregular protoplect above the gill is the trama of the young cap, the one below is the lipsanoplect forming the partial veil or the mottled covering of the stipe of the mature fruit bodies.



Figur 8.45: Beispiele zweier Hymenophoraltramen des *Polyporus*-Types mit regulären bis subregulären generativen Hyphen. Bei *Cyclomyces tabacinus* verdicken sich die Hyphenwände der generativen Hyphen; bei *Poria elongata* wird die Trama durch Sklerohyphen irregulär untermischt. – Nach Corner 1953 und Domanski 1973, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.45: Two examples of the *Polyporus* type of the hymenophoral trama with regular to subregular generative hyphae. The walls of the generative hyphae of the trama of *Cyclomyces tabacinus* become thickened; the trama of *Poria elongata* becomes irregular-intermixed with sclerified hyphae.



Figur 8.46: *Cantharellus*-Typ Hymenophor des Pfifferlings, *Cantharellus cibarius*. Links ein jüngeres Hymenophor mit zerrissener Trama, rechts ein älteres Stadium mit nachträglich ausgefüllter Trama. - Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, gefärbt mit Aluminium-Zirkon-Hämatoxylin.

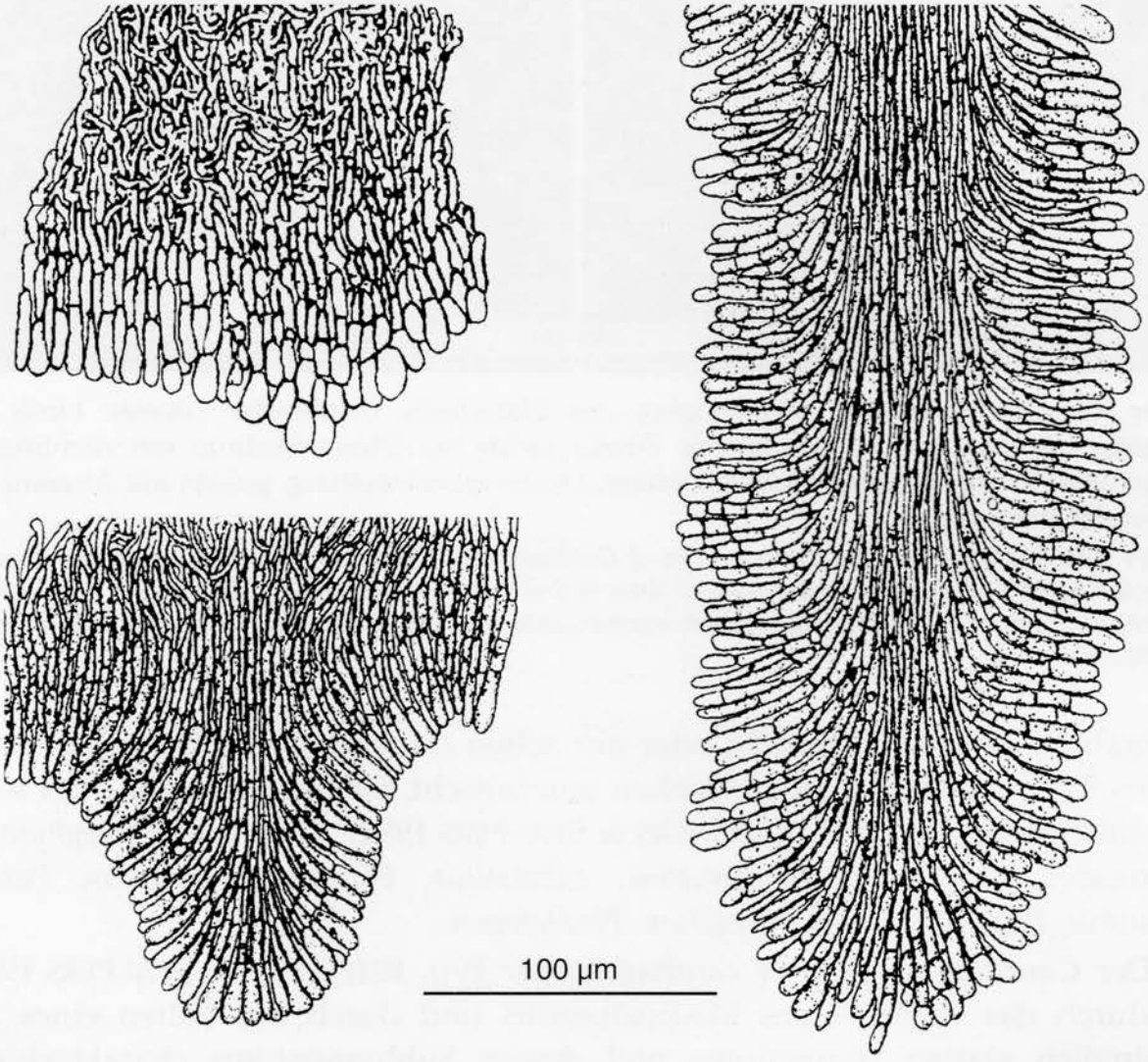
Figure 8.46: *Cantharellus* type hymenophore of *Cantharellus cibarius*. On the left a young fold showing disrupted trama and cavities, on the right an older fold with the cavities repaired by ingrown hyphae from the pileus trama. - Glutaraldehyde fixation, methacrylate embedding, stained with aluminum-zirconium hematoxylin.

Tramahyphen schwellen nicht oder nur selten turgeszent auf. Die reife Trama dieses Types ist oft mit Sklerohyphen untermischt. Sie bleibt regulär oder wird irregulär. Beispiele (nach REIJNDERS & STALPERS 1992): *Fistulina, Schizophyllum, Lentinellus, Creolophus, Bondarzewia, Albatrellus, Polyporus, Lentinus, Panus, Pleurotus, Panellus, Cheimonophyllum, Phyllotopsis.*

Der ***Cantharellus*-Typ** (= cantharelloider Typ, REIJNDERS & STALPERS 1992) ist durch das Fehlen eines Mediostratums und durch das Falten eines ursprünglich glatten Hymeniums und dessen Subhymeniums charakterisiert. Durch unaufhörliche Neubildung von Hymenialzellen (meist Basidien) durch das Subhymenium nimmt die Fläche des Hymeniums ständig zu. Um Raum für diese vergrösserte Fläche zu finden, treten Falten oder Blasen auf. Dadurch werden das Subhymenium und Hymenium von der Fruchtkörpertrama abgetrennt, und es treten Hohlräume auf. Diese werden später durch neue, aus der Fruchtkörpertrama auswachsende Hyphen ausgefüllt und bilden eine irreguläre Trama, die sekundär subregulär oder sogar leicht divergierend werden

kann. Das Hymenophor kann warzig, aderig, röhrig oder lamellig sein. Ausgewählte Beispiele: *Cantharellus, Craterellus, Phlebia, Serpula, Ceriporia, Omphalotus, Hygrophoropsis, Cantharellula, Leptoglossum, Gloeocantharellus.*

Beim ***Agaricus*-Typ** (= agaricoider Typ und boletoider Typ, REIJNDERS & STALPERS 1992) tritt an der Fruchtkörpertrama erst eine zusammenhängende, seltener eine unterbrochene Palisade schlank keulenförmiger Zellen auf, die direkt von Fruchtkörpertramahyphen unter Umgehung eines Subhymeniums gebildet werden. Dann wachsen von der Fruchtkörpertrama her parallele generative Hyphen in radialen Platten aus, so dass die Palisade lamellenartig aufgewölbt wird. Bei den Röhrlingen entstehen anstelle der Platten netzförmige



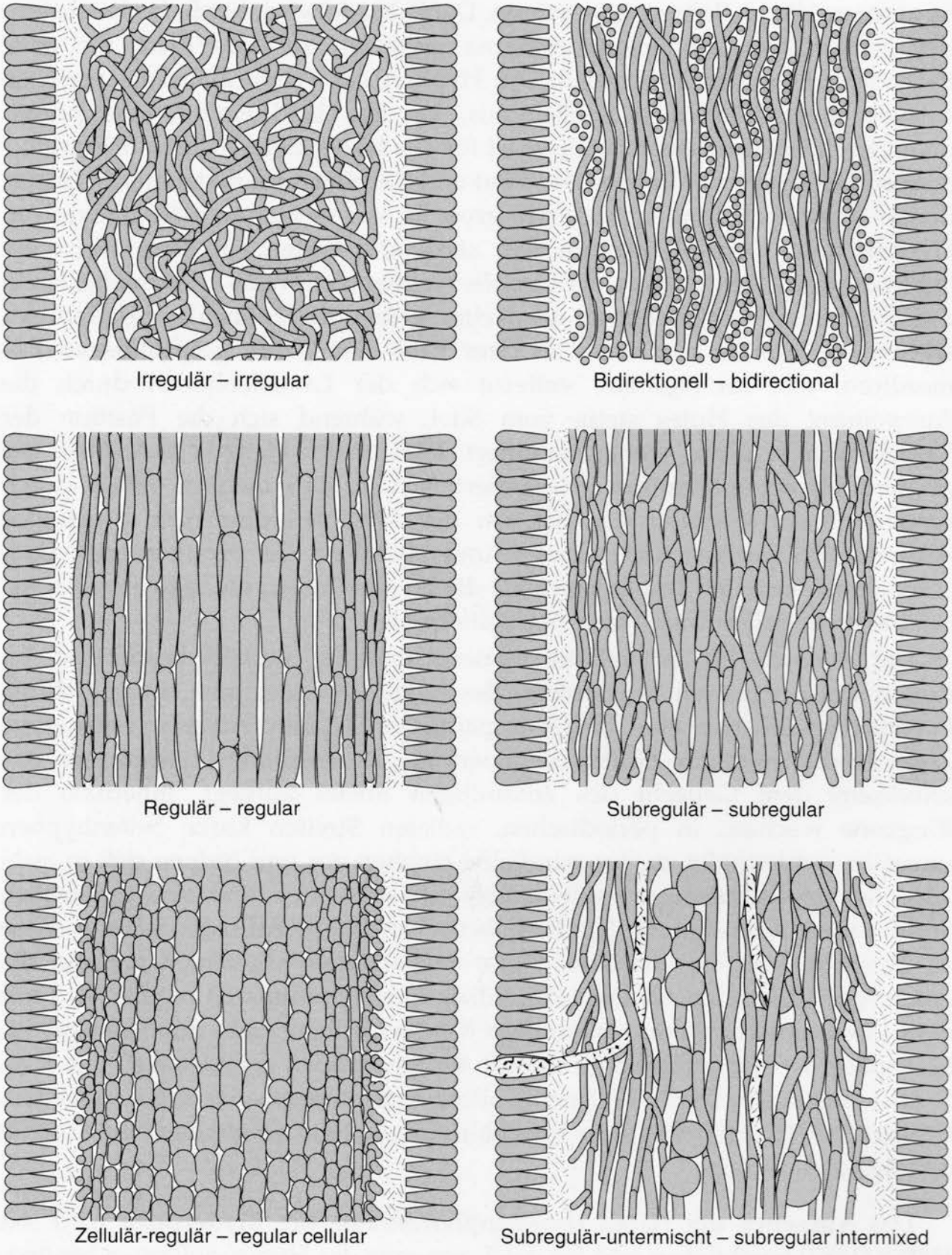
Figur 8.47: Hymenophoralentwicklung des *Agaricus*-Types mit divergierender Primordialtrama. Die Lamellen des Kulturchampignons *Agaricus bisporus* wachsen im Innern eines geschlossenen, hier nicht gezeigten Fruchtkörperprimordiums nach unten. – Nach Hein 1930b (als *Psalliota campestris*), elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.47: Primordial development of the gills of the cultivated mushroom *Agaricus bisporus* illustrating the *Agaricus* type. The gills are formed within a closed fruit body primordium (not shown). First a smooth palisade is formed, then the gills grow downwards by parallel hyphae soon assuming a divergent orientation to direct themselves to the surface of the hymenophore where they form the palisade of the future hymenium.

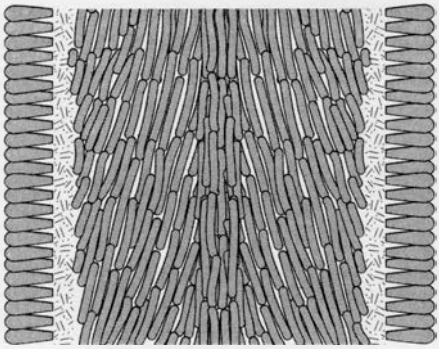
Strukturen, die zu Röhren auswachsen. Die Palisade wird durch das Wachstum der primordialen Hymenophoraltrama gestreckt, so dass Platz für neue Palisadenzellen geschaffen wird. Die Hyphen der Primordialtrama wachsen deshalb mehr und mehr seitlich aus, so dass bald einmal eine primär divergierende Trama entsteht. Diese ist für alle bisher untersuchten Blätterpilze (ausser den Arten der Gattung *Amanita*) und Röhrlinge charakteristisch. Da der Bedarf an neuen Palisadenzellen sehr gross ist, verzweigen sich die generativen Hyphen unter dem Hymenium sehr stark und bilden auf diese Weise ein Subhymenium. An der Basis der Lamelle werden mehr neue Hymenialzellen in das Hymenium eingeschoben als weiter gegen die Schneide zu. Dadurch wächst die Lamelle vor allem an ihrer Basis (bei einem geschlossenen Primordium, z.B. bei *Agaricus*, entfernt sich der Lamellenboden durch die Ausweitung des Hutes stetig vom Stiel, während sich die Position der Lamellenschneide nur wenig verändert. Pfeil in der Figur 8.44, S. 644). Die primäre Hymenophoraltrama verändert sich in den meisten Fällen durch turgeszente Erweiterung der Hyphen des Mediostratums oder durch das Auftreten sekundärer Architekturen und bilden so die verschiedenen Endsituationen der reifen Trama, wie etwa die inverse Trama, die reguläre oder die sekundär irreguläre Trama mancher Blätterpilze.

Der ***Amanita*-Typ** ist auf die Blätterpilzgattung *Amanita* beschränkt. Im Innern des irregulären Protoplectes des jungen Primordiums entsteht durch Expansionswachstum eine Ringzone paralleler Hyphen. Aussen grenzt diese Zone an die irreguläre Huttrama, innen an das irreguläre Lipsanoplect, das seinerseits dem Geflecht des zukünftigen Stieles aufliegt. Innerhalb der Ringzone wachsen in periodischen, radialen Streifen kurze Seitenhyphen ungefähr rechtwinklig zu den parallelen Hyphen aus und ordnen sich in zwei zunächst unregelmässigen, aufeinander zuwachsenden und sich schliesslich berührenden Palisaden an (Fig. 8.44 oben; S. 645). Die Palisadenzellen werden zu Basidien, und die auf diese Weise entstandenen Hymenien grenzen die zukünftigen Lamellen ab. Die primordiale Lamellentrama ist regulär und mit dem Lipsanoplect verbunden, so dass das Hymenium nicht durchgehend ist. Erst später werden die divergierenden Acrophysaliden gebildet (vgl. Fig. 8.48, S. 651). REIJNDERS (1963: 247) nennt diese Entstehungsweise schizohymenial. CORNER (1994b) bestreitet diese Entstehungsweise und nimmt auch für *Amanita* den *Agaricus*-Typ an.

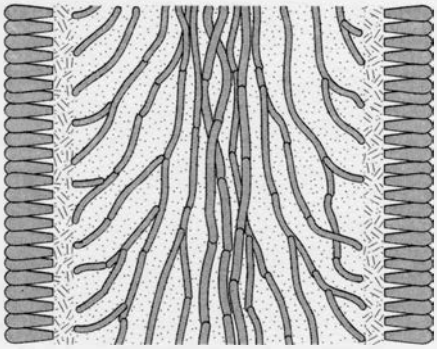
Das **Aussehen der reifen Hymenophoraltrama der Blätterpilze** wird seit HEESE (1883) beschrieben und für die Taxonomie der Hymenomyceten benützt. SINGER (1986) und mit ihm die meisten Autoren unterscheiden die von FAYOD (1889: 249) eingeführten vier Haupttypen: Die irreguläre, die subreguläre bis reguläre, die bilaterale und die inverse Trama. In Wirklichkeit müssen mehr als nur vier Typen unterschieden werden, denn sowohl die irreguläre als auch die



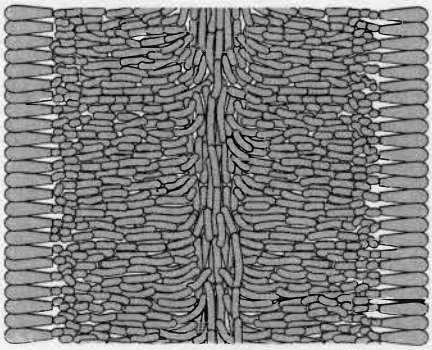
Figur 8.48: Die zwölf in diesem Buch unterschiedenen plectologischen Formen der Hymenophoraltrama der Lamellenpilze. Hymenium und Subhymenium sind angegeben, ein eventuell vorhandenes Hymenopodium jedoch weggelassen. Die traditionelle irreguläre Trama wurde in die echt irreguläre, die bidirektionelle, die untermischte, die brachypodiale und die trabeculäre Trama, die alte bilaterale Trama in die bilaterale und die divergierende Trama aufgeteilt.



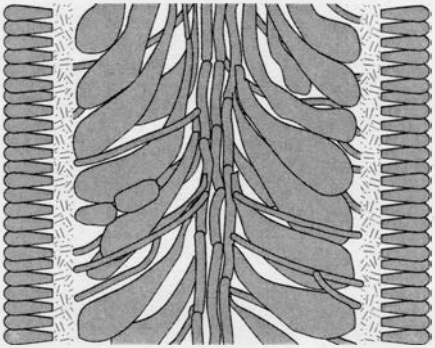
Divergierend – divergent



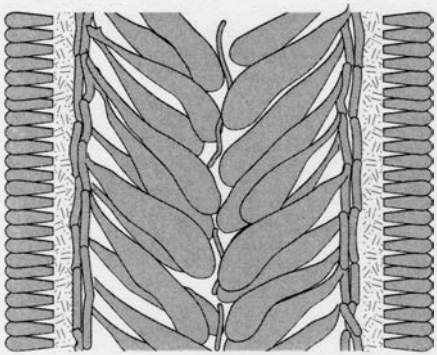
Divergierend gelatinös – divergent gelatinized



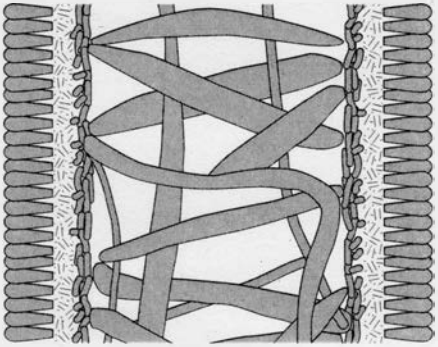
pachypodial



Bilateral – bilateral



Invers – inverse



Trabeculär – trabecular

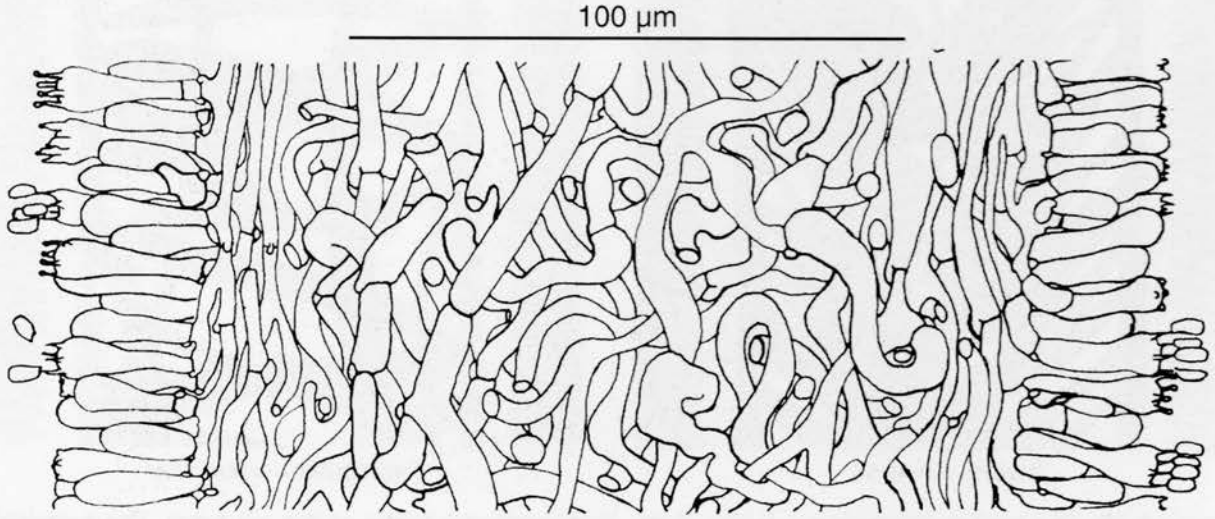
Figure 8.48: The twelve plectological forms of the hymenophoral trama of the gill fungi. The hymenium and the subhymenium are indicated, but the possible existence of a hymenopodium is ignored.
In the traditional typification only four types are recognized: irregular, regular, bilateral and inverse. In this book the irregular trama is divided in the truly irregular, the bidirectional, the intermixed, the brachypodal and the trabecular trama, and the bilateral trama is divided in the truly bilateral (*Amanita*-type) and the divergent type. The latter is subdivided in a few sub-types, one of them is the divergent gelatinized trama.

bilaterale Trama haben sich als Sammelbegriffe erwiesen. Die "irreguläre" Trama wird in eine echt irreguläre, eine bidirektionelle, eine pachypodiale, eine trabeculäre und eine untermischte Trama aufgeteilt. Die "bilaterale" Trama umfasst die echt bilaterale (*Amanita*-Typ) und die divergierende Trama, letztere mit einigen Untertypen.

In der Figur 8.48 sind **zwölf Architekturen der reifen Hymenophoraltrama** schematisch dargestellt. Die Aufteilung der Trama in Mediostratum und Lateralstratum wurde nur in einigen Fällen angedeutet und ein eventuell vorhandenes Hymenopodium weggelassen (ausser bei der inversen und der trabeculären Trama).

Das Aussehen der reifen Hymenophoraltrama ist nicht streng an die Entwicklungsart der Trama gebunden. Sowohl der *Polyporus*-Typ als auch der *Agaricus*-Typ können reguläre oder auch irreguläre Endzustände erreichen.

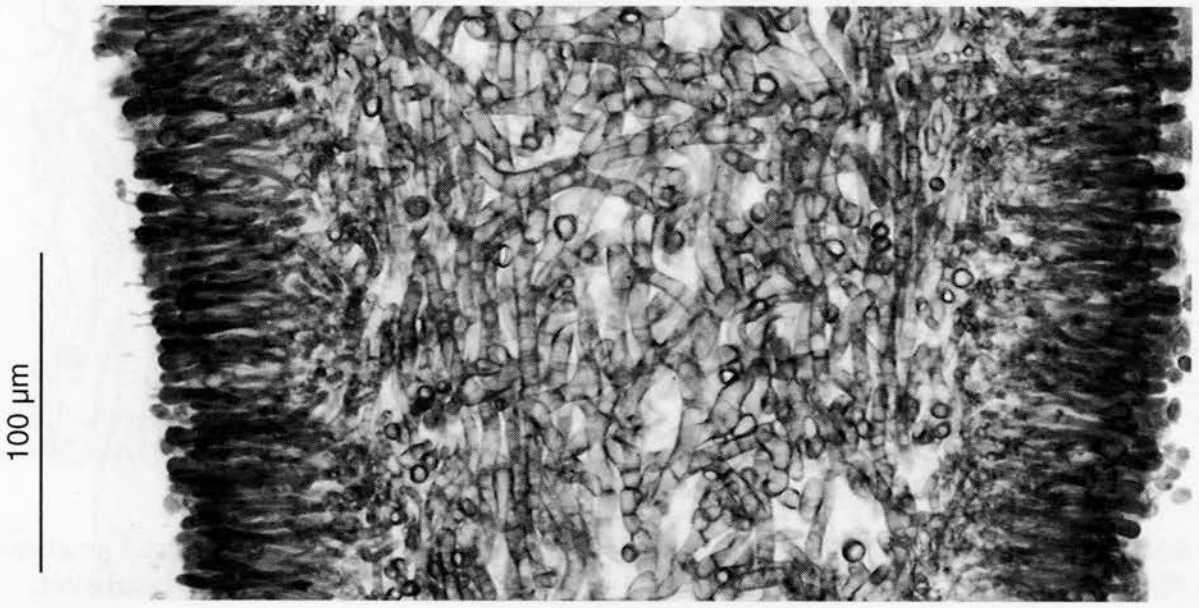
Die **irreguläre Trama** und die **untermischte Trama** wurden oft verwechselt oder nicht unterschieden. Die irreguläre Trama wird als die primitivste betrachtet (Fig. 8.49-8.51). Sie besteht aus einer einzigen Hyphenart. Die Hyphen können dicht gedrängt oder locker aerifer angeordnet, zylindrisch oder turgeszent erweitert, ja sogar dickwandig sein. Die untermischte Trama besteht aus mindestens zwei Hyphenarten, z.B. aus generativen Hyphen und Sklerohyphen (Fig. 8.52, 8.53, 8.54), oder aus generativen Hyphen und Heteropleren (die oft auftretenden Thrombopleren sind meist zu wenig zahlreich, um von einer untermischten Trama sprechen zu können). Beide Hyphenarten können unabhängig voneinander regulär, subregulär, irregulär oder divergierend angeordnet sein (z.B. "subregulär-untermischt" der Fig. 8.54 B). Untermischte Tramen sind häufig bei den Russulaceen und vielen Aphyllophoralen.



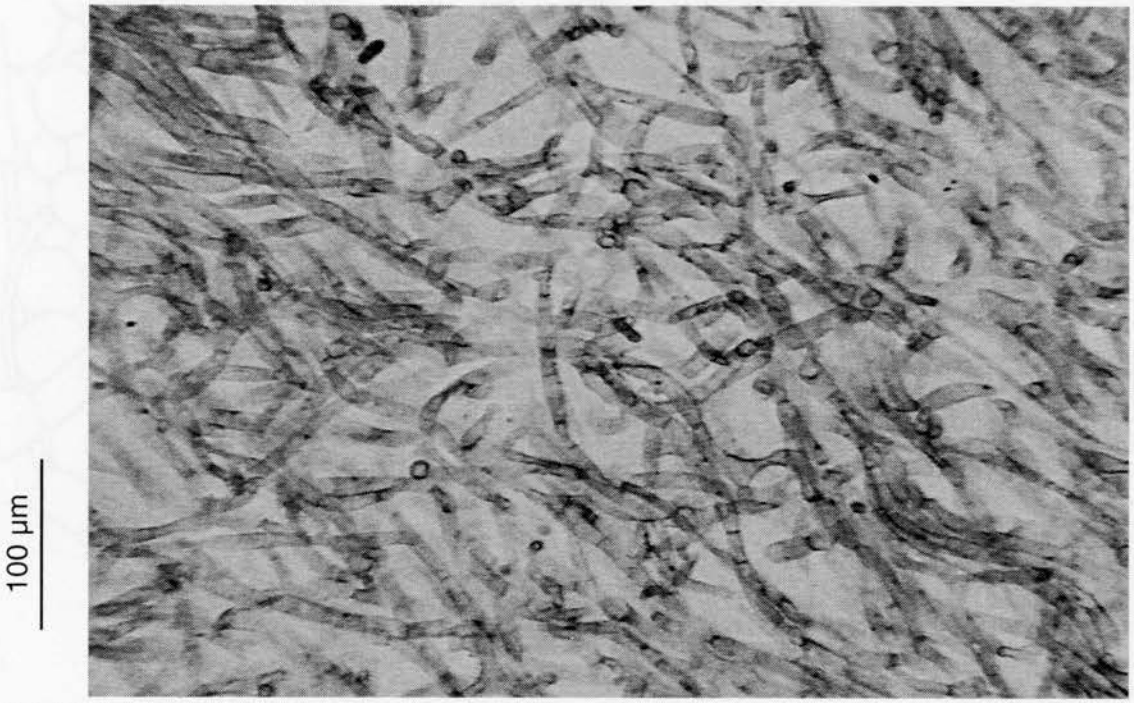
Figur 8.49: Irreguläre Lamellentrama aus mehr oder weniger turgeszenten Hyphen und subreguläres, dünnhyphiges Subhymenium von *Crepidotus variabilis*. – Nach Douwes & von Arx 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.49: Irregular trama of more or less turgescent and thin walled hyphae and subregular subhymenium of thin hyphae in the gill of *Crepidotus variabilis*.

Beispiele von Blätterpilzen mit irregulärer Lamellentrama: *Panus, Camarophyllus, Omphalina, Marasmius* (verschieden stark), *Crepidotus* (mehr oder weniger stark, bisweilen auch subregulär), *Russula* und *Lactarius* (mit Sekrethyphen und oft auch mit Sphärocysten untermischt), *Geopetalum* (= *Faerberia*, subirregulär), *Rhodotus* (jung divergierend, alt irregulär), *Cantharellula* und



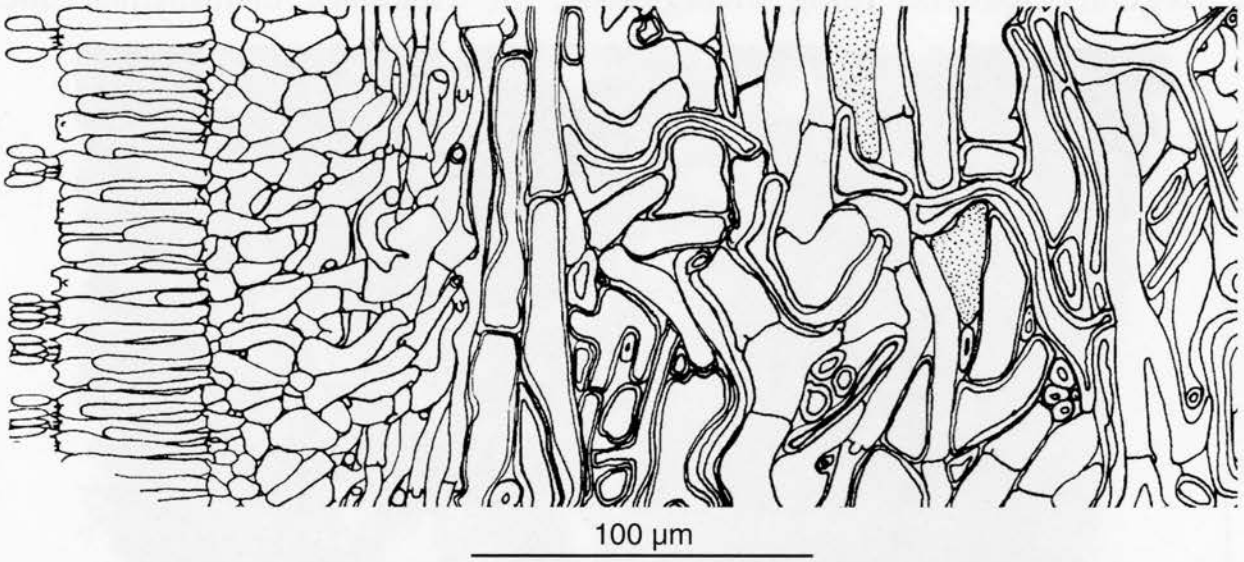
Figur 8.50: Irreguläre Lamellentrama von *Marasmius oreades*.
Figure 8.50: Irregular gill trama of *Marasmius oreades*.



Figur 8.51: Irreguläre Lamellentrama lockerer Bauart von *Omphalina rickenii*. Im nur 15 µm dicken Schnitt wird die lockere, aerifere Struktur besonderes gut sichtbar. Parahymenial (= parallel zum Hymenium) geschnitten.

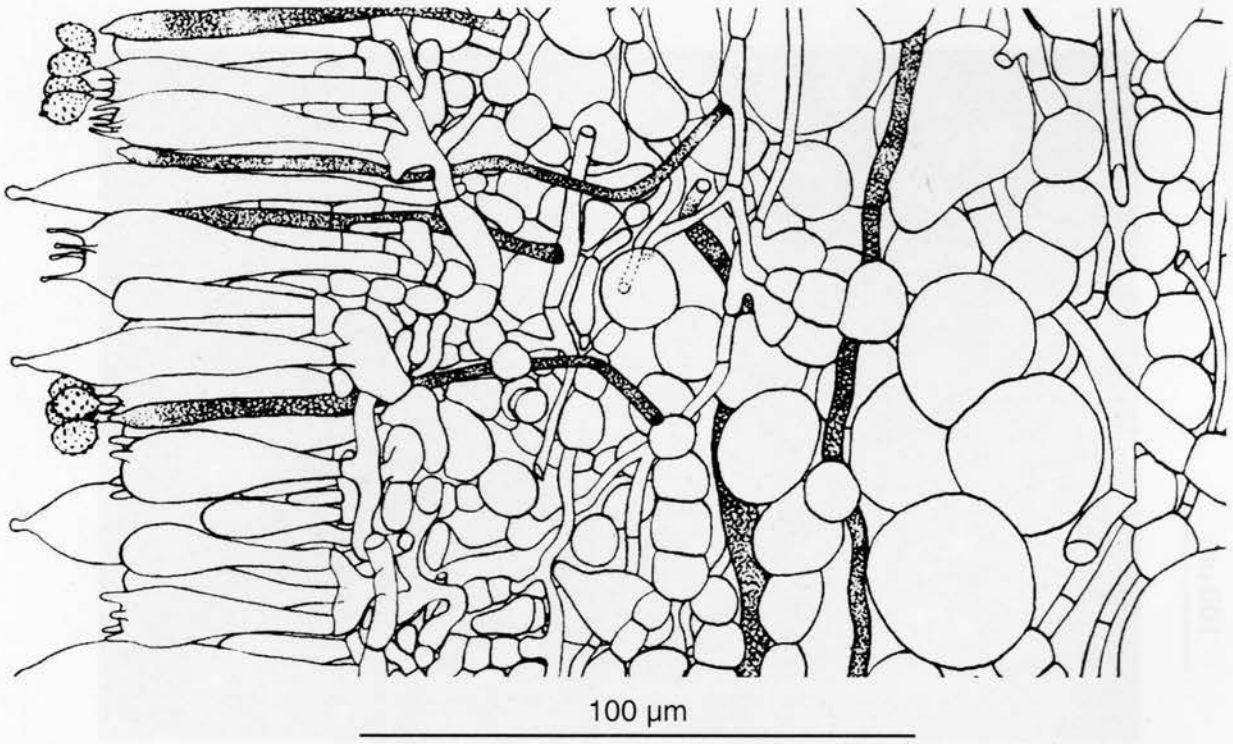
Figure 8.51: Irregular gill trama of very loose texture of *Omphalina rickenii*. The section being only 15 µm thick, the aeriferous nature of the trama becomes evident. Parahymenial section = cut parallel to the hymenium.

Omphalotus (beide mit subregulärem Mediostratum), *Pleurotus* (jung regulär, alt irregulär und meist mit Sklerohyphen untermischt). Manche Arten der Gattung *Stropharia* zeigen eine reguläre Trama, die im Alter subregulär oder gar irregulär wird.



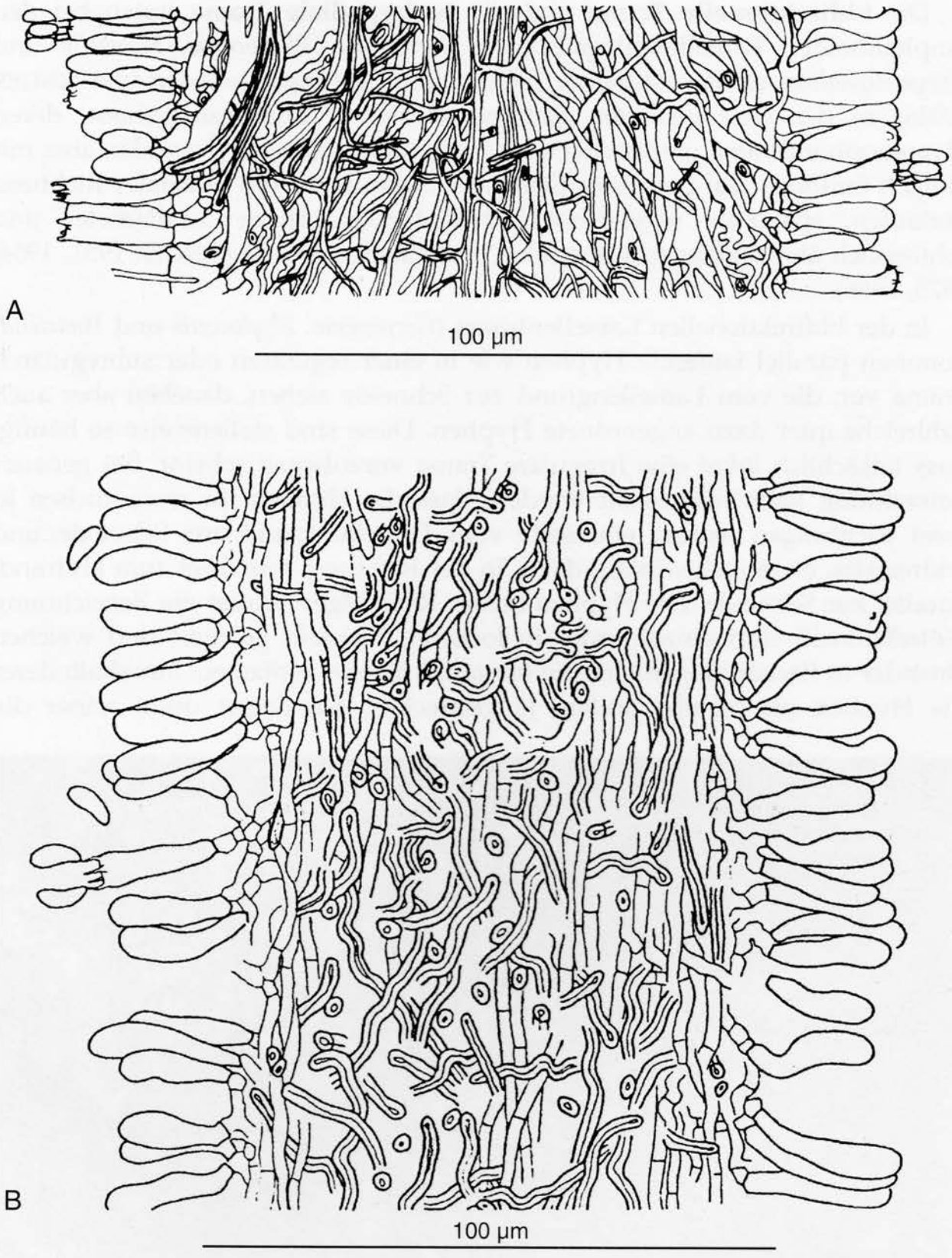
Figur 8.52: Irreguläre und mit Sklerohyphen untermischte Hymenophoraltrama des Lamellenpilzes *Pleurotus dryinus*. – Nach Douwes & von Arx 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.52: Irregular hymenophoral trama intermixed with sclerified hyphae, *Pleurotus dryinus*.



Figur 8.53: Untermischte Lamellentrama von *Russula sororia* mit einigen irregulären generativen Hyphen, zahlreichen Sphaerocysten und einigen Sekrethyphen. – Nach Douwes & von Arx 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.53: Intermixed gill trama of *Russula sororia* with some irregular generative hyphae, many spherocysts and a few secretory hyphae.

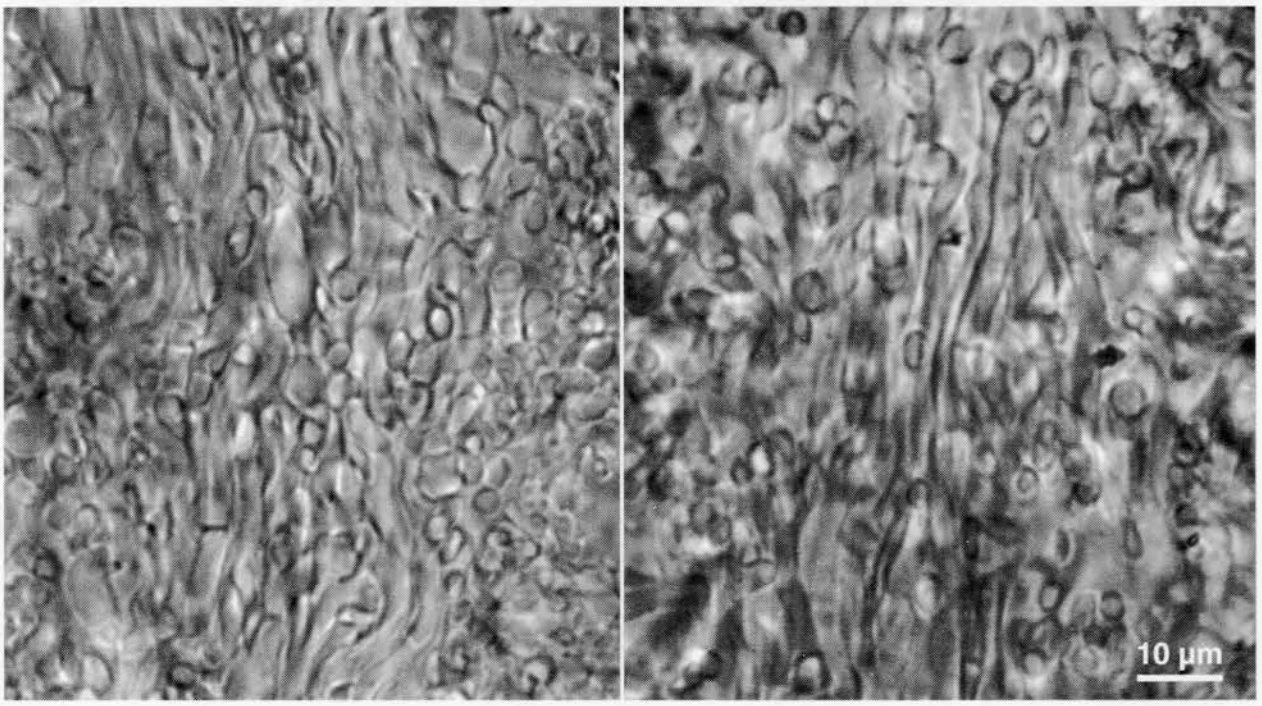


Figur 8.54: Untermischte Hymenophoraltramen mit irregulär laufenden Faserhyphen. **A:** *Polyporus melanopus,* vegetative Hyphen divergierend. **B:** *Polyporus pseudobetulinus,* vegetative Hyphen subregulär. – A nach Douwes & von Arx 1965; B nach Thorn & al. 1990.

Figure 8.54: Intermixed hymenophoral tramas with irregularly disposed fibre hyphae. **A:** *Polyporus melanopus*, vegetative hyphae divergent; **B:** *Polyporus pseudobetulinus*, vegetative hyphae subregular.

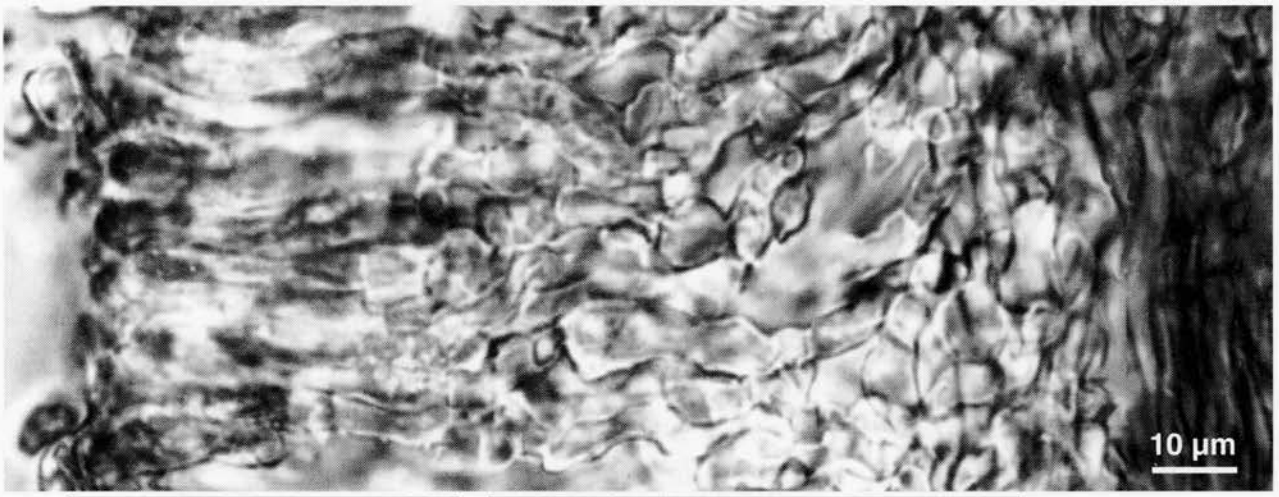
Die **bidirektionelle Trama** und die **pachypodiale Trama** treten bei den omphalinoiden Lamellenpilzgattungen *Gerronema, Phytoconis, Haasiella* und *Chrysomphalina* auf (CLÉMENÇON 1982). Diese Gattungen werden von SINGER (1986) in der weit gefassten Gattung *Gerronema* zusammengefasst, deren Hymenophoraltrama ursprünglich als "irregulär," dann als "irregulär, aber mit einigen Strähnen fast paralleler Elemente untermischt, die in axialer Richtung verlaufen," später als "regular but hyphae of inequal shape and diameter" und schliesslich als "regular to subregular" beschrieben wurde (SINGER 1951, 1964, 1975, 1986).

In der bidirektionellen Lamellentrama (*Gerronema, Phytoconis* und *Haasiella*) kommen parallel laufende Hyphen wie in einer regulären oder subregulären Trama vor, die vom Lamellengrund zur Schneide ziehen, daneben aber auch zahlreiche quer dazu angeordnete Hyphen. Diese sind stellenweise so häufig, dass tatsächlich lokal eine irreguläre Trama vorzuliegen scheint. Bei genauer Betrachtung kann festgestellt werden, dass die Hyphen im wesentlichen in zwei Richtungen laufen, einerseits vom Lamellengrund zur Schneide und andrerseits, etwa rechtwinklig dazu, in der Richtung vom Stiel zum Hutrand, parallel zur Schneide. Die Hyphen beider Richtungen (daher die Bezeichnung bidirektionell) sind einzeln oder in lockeren Bündeln gelagert und weichen einander in flachen Bogen aus, die oft ganze Bündel umfassen, innerhalb derer die Hyphen oft parallel laufen. Je gestreckter die Bogen desto reiner die



Figur 8.55: Bidirektionelle Lamellentrama von *Gerronema reclinis* (links) und *Phytoconis viridis* (rechts, *"Omphalia luteolilacina"* Favre, Typusmaterial) mit absteigenden und quer liegenden Hyphen.

Figure 8.55: Bidirectional gill trama of *Gerronema reclinis* (left) and *Phytoconis viridis* (right) with descending hyphae and transversal hyphae.



Figur 8.56: Das aus mehr oder weniger waagrecht verlaufenden Hyphen bestehende Subhymenium der pachypodialen Lamellentrama von *Chrysomphalina chrysophylla*.

Figure 8.56: The thick subhymenium of the hymenophoral trama of *Chrysomphalina chrysophylla* is made of more or less horizontally oriented hyphae.

bidirektionelle Trama, je gekrümmter die Bogen, desto mehr nähert sie sich der irregulären Trama. Häufig besteht die Trama des Lamellengrundes vorwiegend aus absteigenden Hyphen, während gegen die Schneide zu die Hyphen der andern Richtung zunehmen. Oft ist die Schneide selbst fast ausschliesslich von solchen Hyphen ausgefüllt. Etwa in der Mitte der Lamelle wird deshalb das bidirektionelle Bild oft am deutlichsten. Im Flächenschnitt (parallel zum Hymenium) durch die Lamellen können nur kurze Hyphenabschnitte parallel zur Schneide gefunden werden, und es ist nicht schwer zu erkennen, dass diese von den absteigenden Hyphen mehr oder weniger rechtwinklig abzweigen und in einer Ebene etwa parallel zum Hymenium liegen. Nach kurzer Strecke biegen diese Abzweigungen wieder um oder verzweigen sich so, dass wieder absteigende Hyphen entstehen.

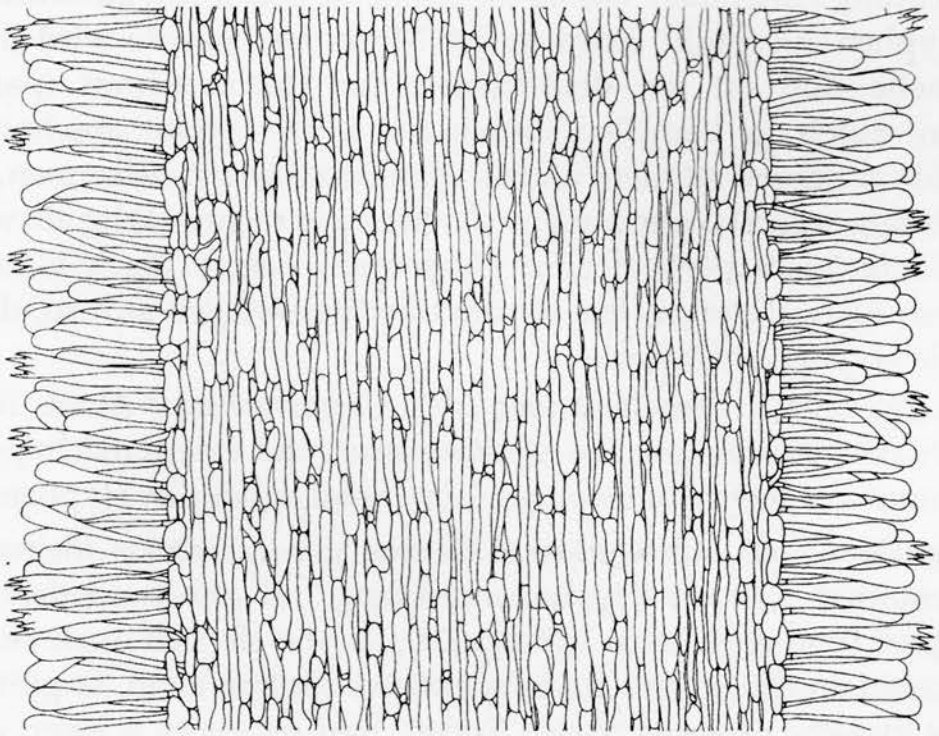
Die pachypodiale Lamellentrama der *Chrysomphalina*-Arten besteht aus einem schmalen, bidirektionellen Mediostratum und einem mächtigen, dichten Subhymenium aus mehr oder weniger horizontal laufenden Hyphen (Fig. 8.56).

Die **regulären** und **subregulären Tramen** gehen nahtlos ineinander über. Häufig verändert sich die Hyphenanordnung mit zunehmendem Alter des Fruchtkörpers (von regulär zu subregulär), so wie sie sich auch entlang einer Lamelle (vom Lamellengrund zur Schneide) verändern kann. Es gibt zahlreiche Übergänge zwischen diesen beiden Typen, und oft ist es schwer, eine Trama eindeutig einer dieser Kategorien zuzuordnen.

Die meisten Tramen der Blätterpilze sind im primordialen Zustand divergierend, erreichen aber mit der frühen Fruchtkörperreife (d.h. alle Organe des Fruchtkörpers sind ausgebildet, der Pilzhut beginnt sich zu entfalten) einen

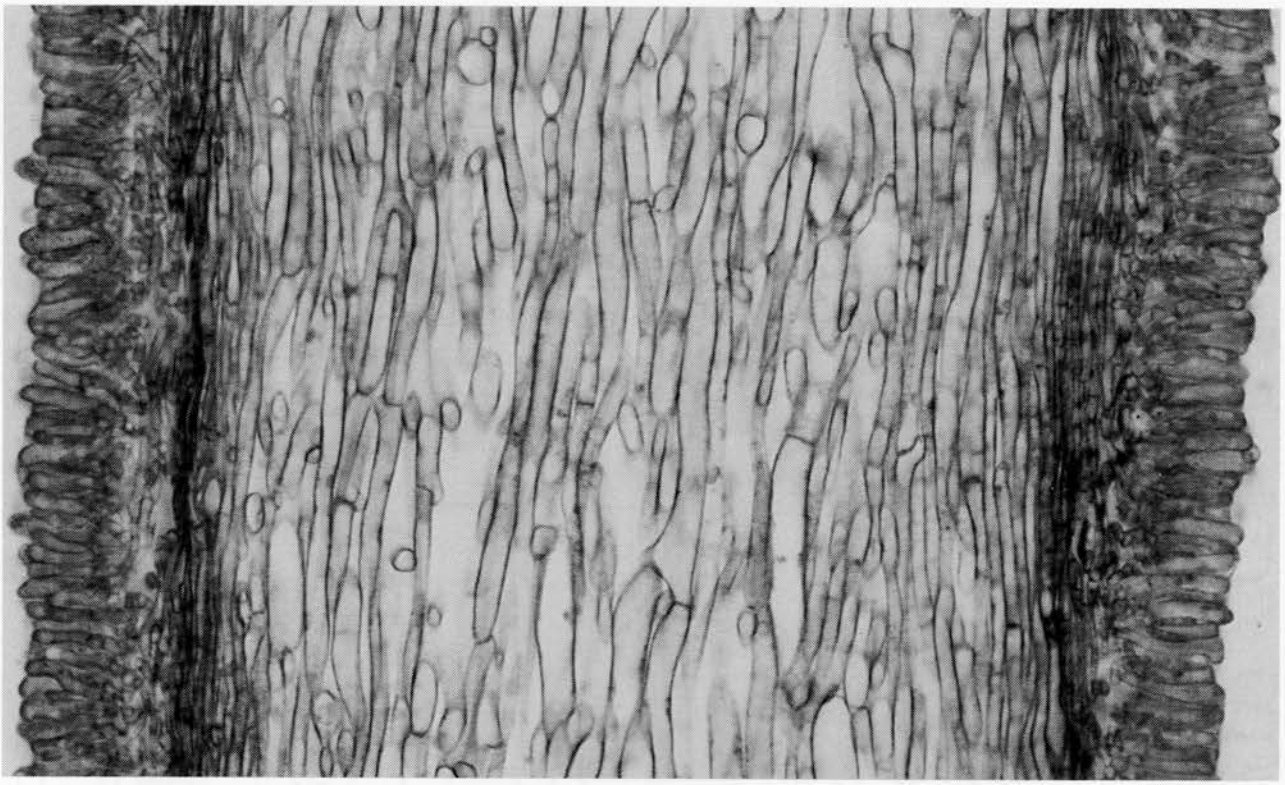
sekundären Zustand, der irregulär, subregulär oder regulär sein kann. Mit zunehmendem Alter des Fruchtkörpers verändert sich oft auch die Lamellentrama. Die reguläre Trama wird im Alter meist subregulär, seltener sogar irregulär. Bisweilen werden die Hyphen sehr stark turgeszent erweitert, so dass der Endzustand eine physaloreguläre Trama (z.B. bei *Rickenella*, CLÉMENÇON 1982) oder gar eine pseudoparenchymatische Trama (z.B. bei *Mycena galopus*) ist.

Die reguläre oder subreguläre Lamellentrama ist sehr weit verbreitet. Ausgesprochen reguläre und lange so bleibende Trama zeigen die meisten Arten der Gattungen *Panellus, Hygrocybe, Laccaria, Lyophyllum, Hypsizygus, Collybia, Tricholomopsis, Tricholoma, Clitocybula, Porpoloma, Leucopaxillus, Melanoleuca, Hohenbuehelia, Lepista, Entoloma, Agaricus, Lepiota, Cystoderma, Phaeolepiota, Squamanita, Oudemansiella, Strobilurus, Xeromphalina, Hypholoma, Pholiota, Inocybe, Cortinarius, Galerina* und *Gymnopilus*, um nur einige wenige Beispiele zu nennen. Nur selten sind die Hyphen der regulären Trama überall etwa gleich dick (Fig. 8.57); meist nimmt der Durchmesser der Hyphen von der Mitte nach aussen stetig ab. Die zentralen Hyphen sind in diesem Fall oft ausgesprochen turgeszent erweitert mit engen Septen, während die an das Subhymenium angrenzenden Hyphen zylindrisch und dünn sind.



Figur 8.57: Die reguläre Hymenophoraltrama der Lamellen von *Hygrocybe coccinea* besteht aus überall fast gleichdicken, leicht turgeszent erweiterten Hyphen. – Nach Hesler & Smith 1963, elektronisch kopiert.

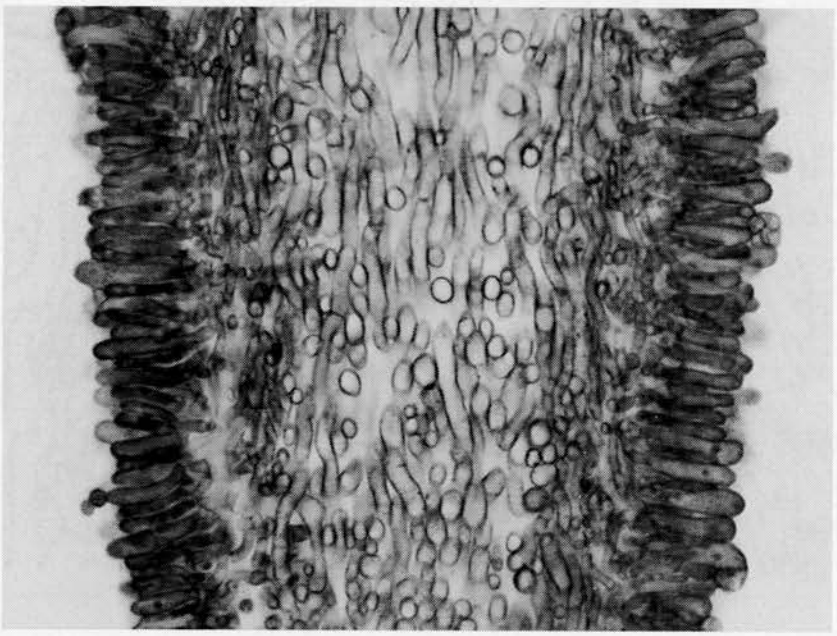
Figure 8.57: The regular gill trama of *Hygrocybe coccinea* consists of slightly turgescent hyphae of about equal diameter throughout.



Figur 8.58: Die subreguläre Lamellentrama von *Lyophyllum decastes* zeigt eine graduelle Abnahme der turgeszenten Erweiterung der Hyphen vom Mediostratum zum Lateralstratum.

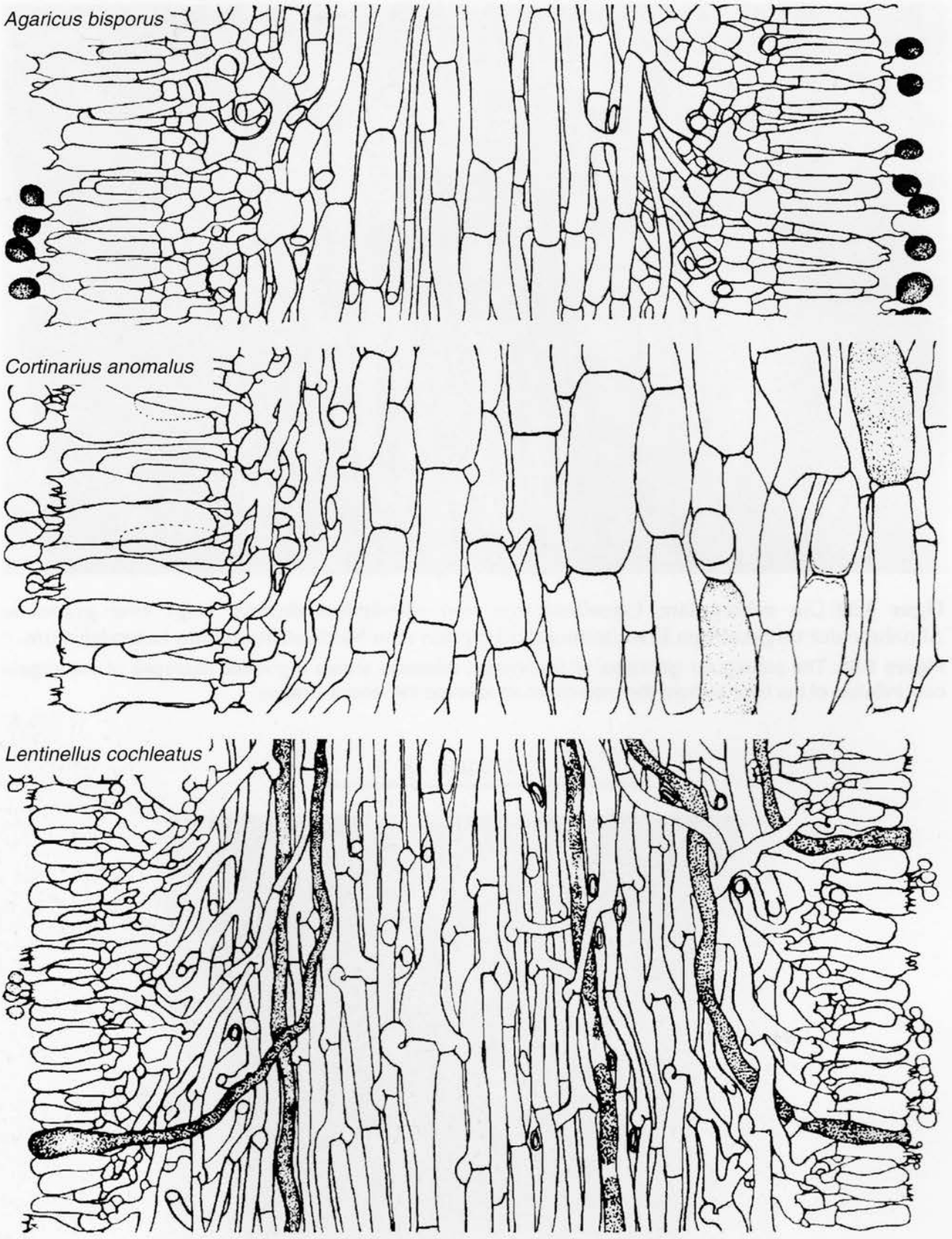
Figure 8.58: The subregular gill trama of *Lyophyllum decastes* shows a gradual decrease of the turgescent inflation of the hyphae from the mediostratum towards the lateral stratum.

100 µm



Figur 8.59: Dieselbe Lamelle von *Lyophyllum decastes* aus der Figur 8.58, nahe der Schneide (gleiche Vergrösserung). Die Hyphen sind kaum erweitert und bidirektionell angeordnet.

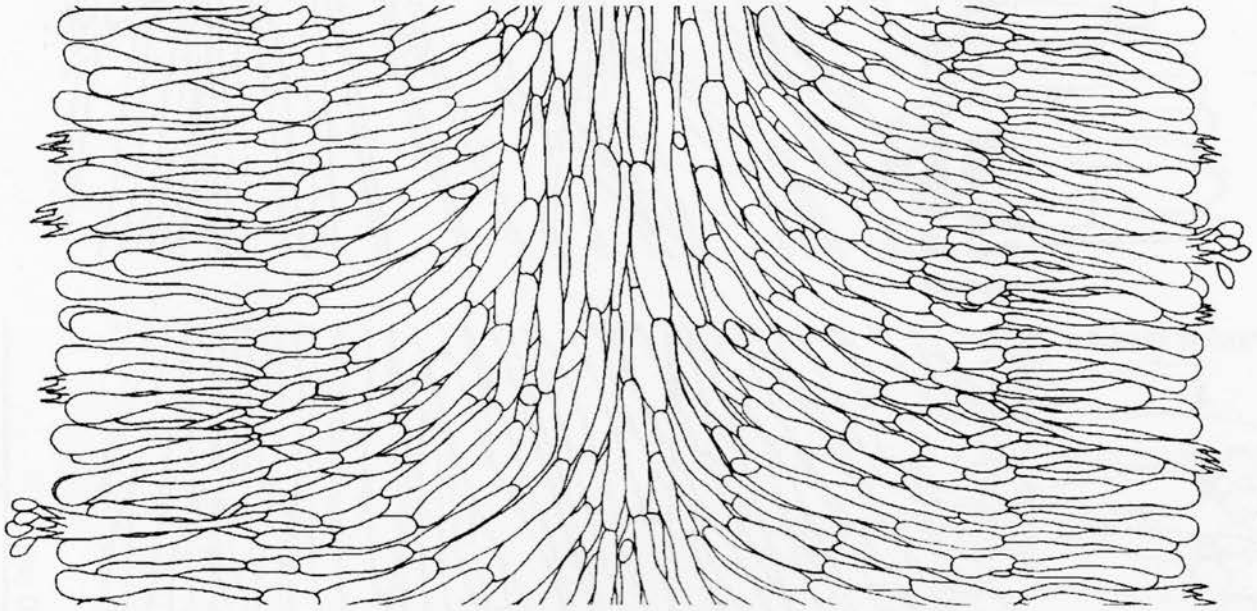
Figure 8.59: Same gill of *Lyophyllum decastes* as shown in the figure 8.58 but photographed near its edge (same magnification). The hyphae are hardly inflated and arranged in a bidirectional manner.



Figur 8.60: Weitere Beispiele regulärer Hymenophoraltramen. Das Subhymenium von *Agaricus bisporus* ist mehrschichtig zellig; Die Trama von *Lentinellus cochleatus* ist mit Heteropleren untermischt. – Nach Douwes & von Arx 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

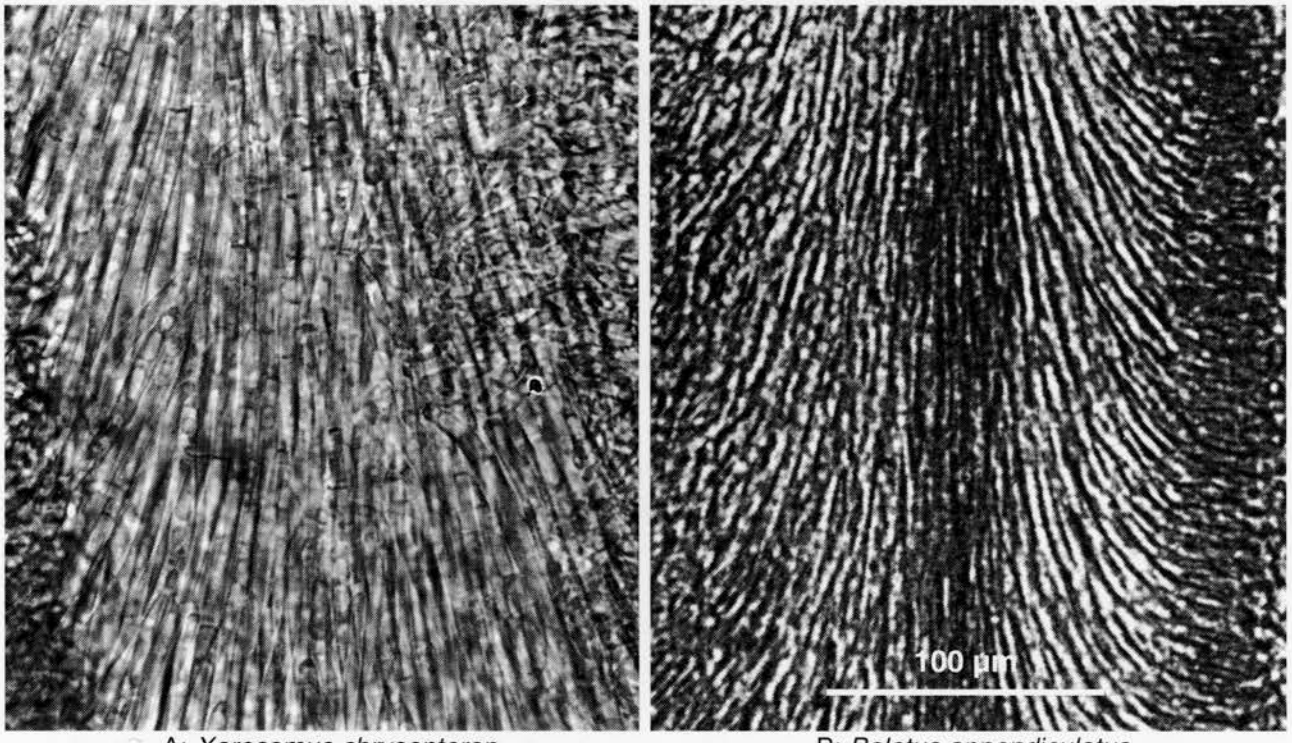
Figure 8.60: Some examples of regular hymenophoral trama. The subhymenium of *Agaricus bisporus* is plurilayered cellular; the trama of *Lentinellus cochleatus* is intermixed with heteroplerous hyphae.

Die **divergierende Trama** der reifen Pilze wird als Fortsetzung des Primordialzustandes verstanden (*Hygrophorus, Catathelasma, Gomphidius, Paxillus*). Die Hymenophoraltrama der Röhrlinge ist stark divergierend und zugleich gelatinös. Sie wird bisweilen als selbständiger Typ gewertet (z.B. von REIJNDERS & STALPERS 1992).



Figur 8.61: Stark divergierende Lamellentrama von *Hygrophorus fuligineus.* – Nach Hesler & Smith 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

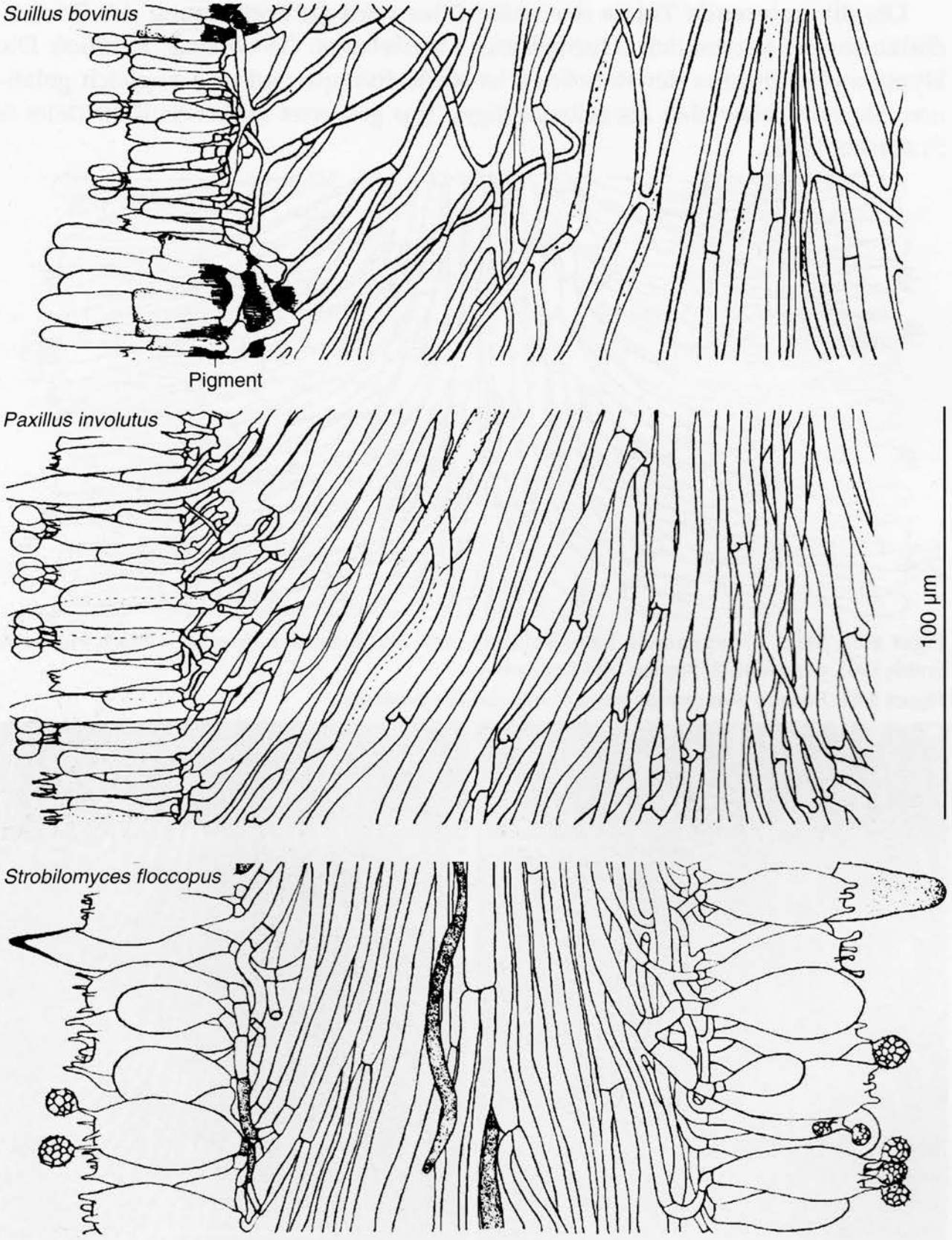
Figure 8.61: Strongly divergent gill trama of *Hygrophorus fuligineus.*



A: *Xerocomus chrysenteron* B: *Boletus appendiculatus*

Figur 8.62: Divergierende Hymenophoraltrama zweier Röhrlinge. A original; B nach Lohwag & Peringer 1937, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.62: Divergent hymenophoral trama of two boletes. A original photograph; B from Lohwag and Peringer 1937, electronically copied and adapted.

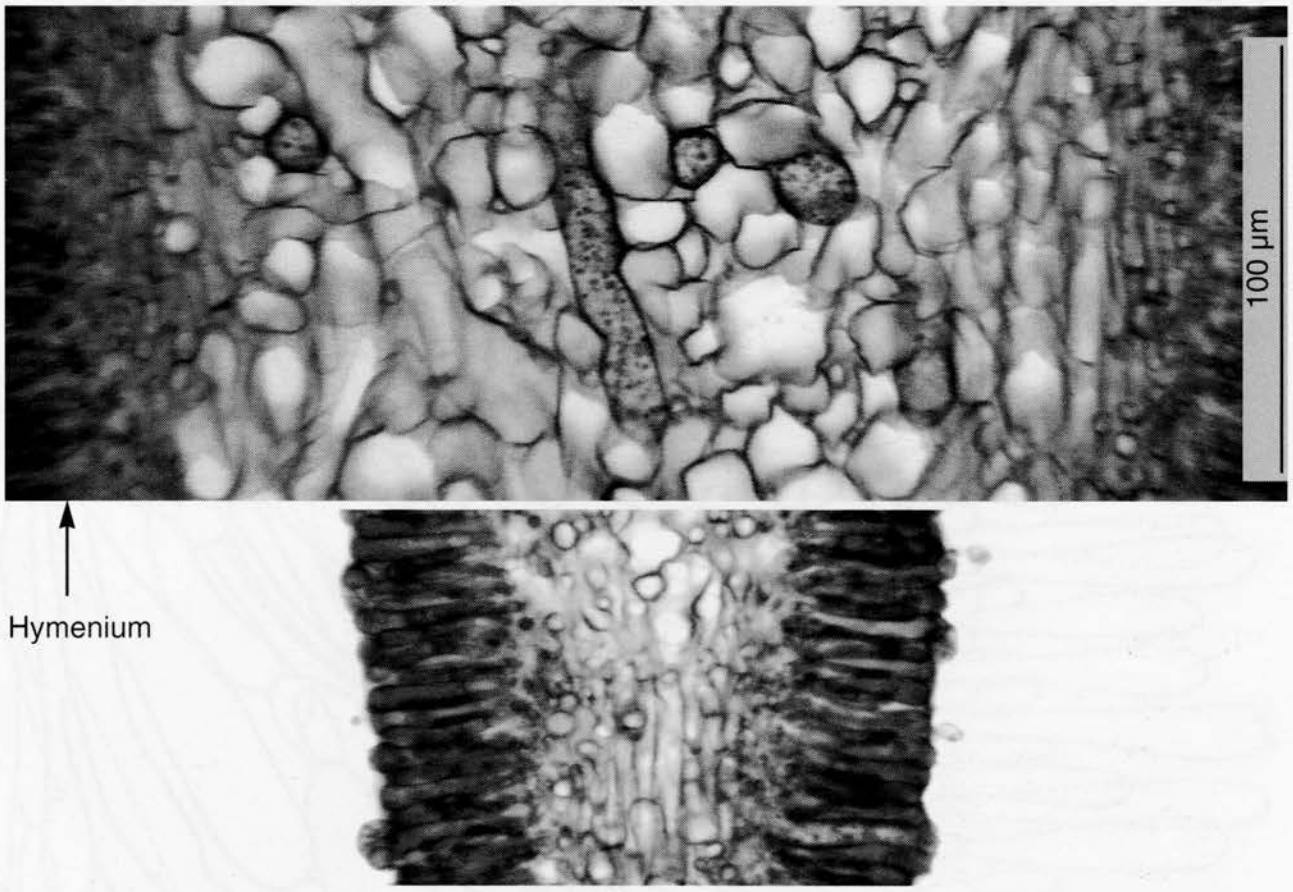


Figur 8.63: Divergierende Hymenophoraltramen der Boletaceen und Paxillaceen. Die Trama von *Suillus bovinus* ist sehr stark gelatinös. – Nach Douwes & von Arx 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.63: Divergent hymenophoral trama of Boletaceae and Paxillaceae. The trama of *Suillus bovinus* is very strongly gelatinized.

Die **zelligen, bilateralen, inversen** und **trabeculären Lamellentramen** sind durch starke **turgeszente Erweiterung und Streckung** von Hyphenzellen charakterisiert. Dadurch können die Lamellen sowohl verdickt als auch verbreitert werden (die Breite der Lamelle entspricht der Entfernung der Schneide vom Lamellengrund). Da die Verdickung vom Lamellengrund zur Schneide fortschreitet entsteht so eine ausgeprägte Keilform der Lamelle. Die Verbreiterung der Lamelle schafft Raum für das Hymenium, dessen Oberfläche durch das Einschieben neuer Basidien stetig zunimmt.

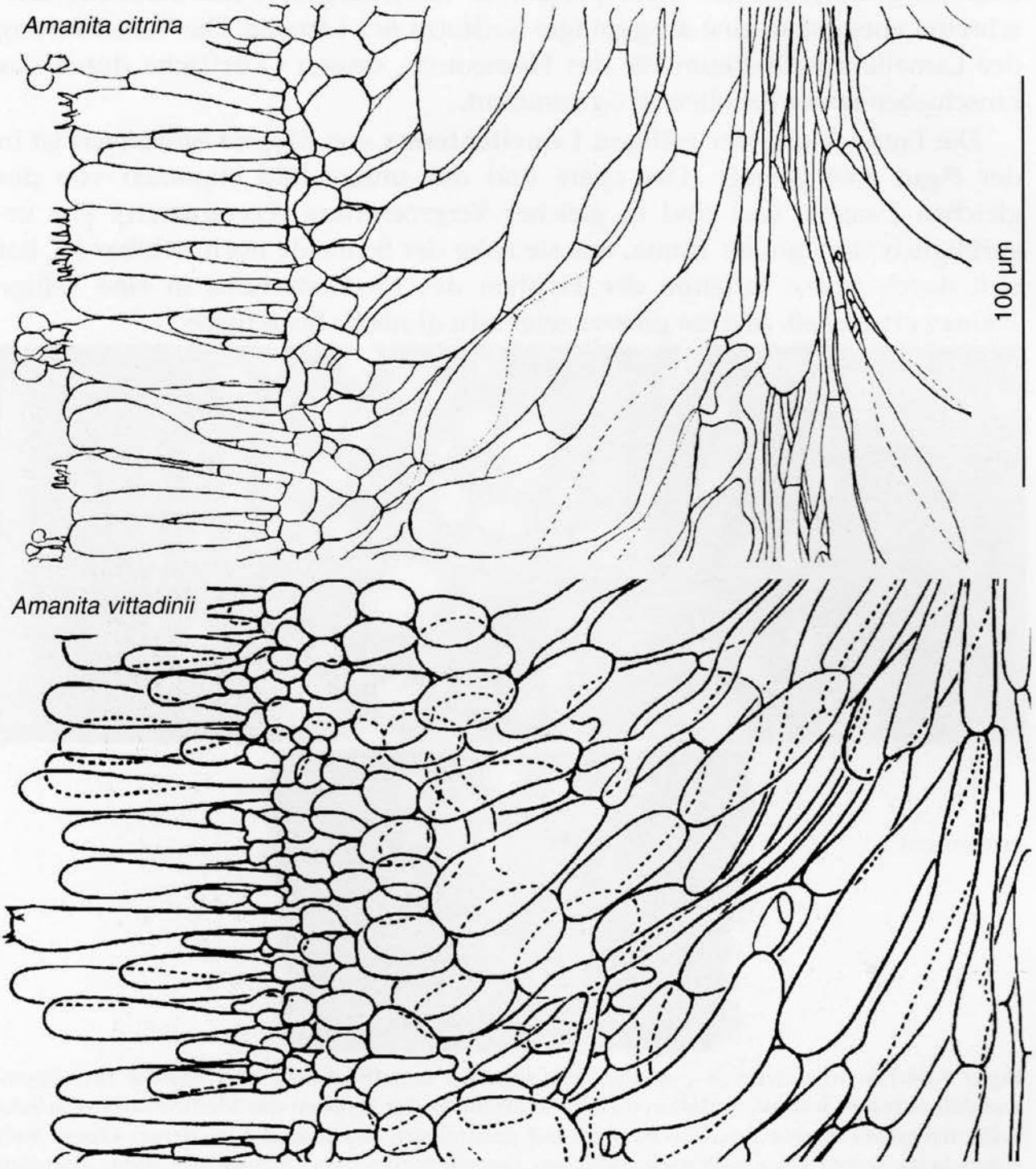
Die Entwicklung der **zelligen Lamellentrama** von *Mycena haematopus* ist in der Figur 8.64 gezeigt (Das obere und das untere Bild stammen von der gleichen Lamelle und sind in gleicher Vergrösserung reproduziert). Die ursprünglich subreguläre Trama, wie sie nahe der Schneide noch sichtbar ist, hat sich durch starke Inflation der Hyphen des Mediostratums in eine zellige Trama verwandelt. *Mycena galopus* zeigt sehr ähnliche Strukturen.



Figur 8.64: Die ursprünglich hyphige und reguläre Lamellentrama von *Mycena haematopus* wandelt sich durch starke Inflation und Verkrümmung der Hyphen des Mediostratums in eine zellig-irreguläre Trama um. Die Hyphen mit granulärem Inhalt sind Laticiferen. **Oben:** Voll entwickelte Trama etwa halbwegs zwischen Lamellengrund und Schneide. **Unten:** Reguläre Trama nahe der Schneide mit einigen schwach erweiterten Zellen.

Figure 8.64: The originally hyphal and regular gill trama of *Mycena haematopus* changed into a cellular-irregular one through strong inflation and contortion of the hyphae of the mediostratum. **Top:** from the middle of the gill; **bottom:** a short distance from the gill edge, with regular trama and some slightly inflated cells. Both photographs from the same gill, same magnification. The hyphae with granular contents are laticiferous hyphae.

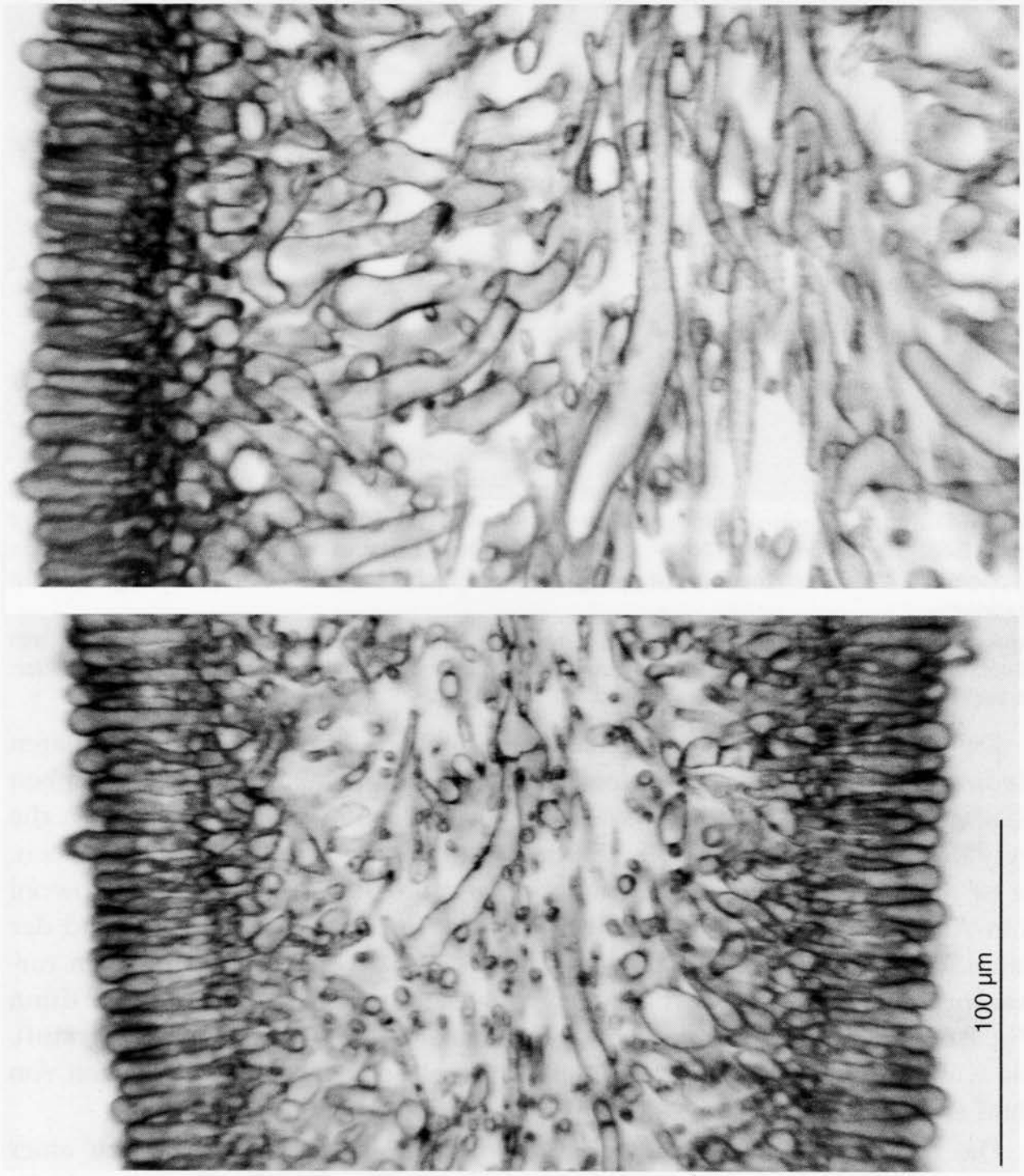
Die **bilaterale Trama** kommt bei den *Amanita*-Arten vor und ist durch das Auftreten von Physalohyphen und Akrophysaliden gekennzeichnet. Diese zweigen von den dünnen Hyphen des schmalen, subregulären Mediostratums ab und richten sich nach aussen und unten (Fig. 8.65 - 8.67). Die Physalohyphen



Figur 8.65: Die bilaterale Lamellentrama der Amaniten besteht aus einem schmalen, subregulären und dünnhyphigen Mediostratum, von dem die turgeszenten Akrophysaliden nach unten-aussen abzweigen. Das Subhymenium ist zellig. – Nach Douwes & v. Arx 1965 und Bas 1969, elektronisch kopiert und bearbeitet.

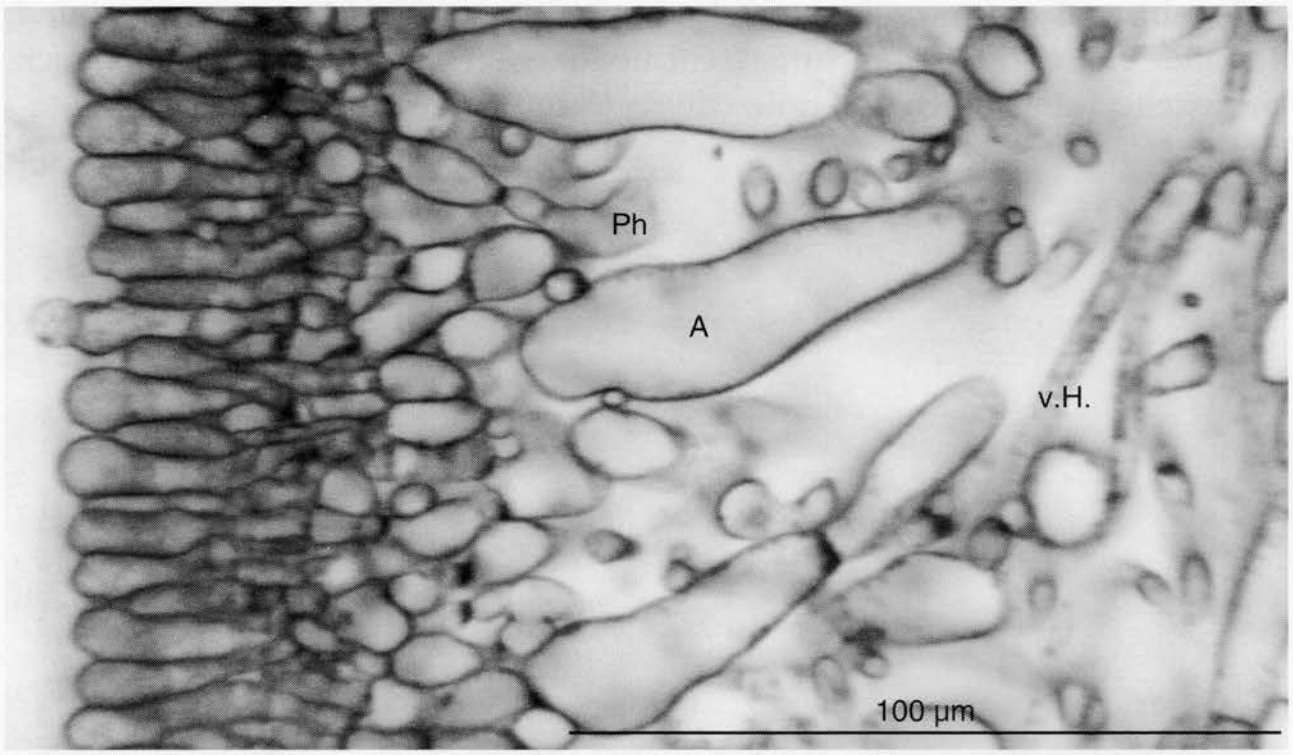
Figure 8.65: The bilateral gill trama of the *Amanita* species consists of a narrow, subregular mediostratum from which the turgescent acrophysalides diverge. The subhymenium is cellular.

enden bisweilen im zelligen Subhymenium, wo sie sich verzweigen und Basidien bilden. Zwischen turgeszent erweiterten Zellen befinden sich auch vereinzelte, nach aussen und unten divergierende vegetative Hyphen.



Figur 8.66: In Bildung begriffene bilaterale Lamellentrama eines aufschirmenden Fruchtkörpers von *Amanita muscaria*, dessen Lamellen eine Breite von 7 mm erreicht haben. **Oben:** Etwa in der Mitte einer Lamelle. Das Mediostratum ist aus dünnen Hyphen locker gebaut. **Unten:** Knapp über der Schneide, wo nur wenige Physalohyphen und Akrophysaliden vorhanden sind.

Figure 8.66: Formation of the bilateral gill trama in a young fruit body of *Amanita muscaria* whose pileus just started to expand and whose gills reached a breadth of 7 mm. **Top:** from about the middle of the gill. The mediostratum consists of loosely arranged, thin hyphae. **Bottom:** a short distance above the gill edge. Only a few physalohyphae and some acrophysalides are present.



Figur 8.67: Junge Lamellentrama von *Amanita muscaria* (vom gleichen Fruchtkörper wie in der Figur 8.66) mit Akrophysaliden A, Physalohyphen Ph und divergierenden vegetativen Hyphen v.H. Das Subhymenium ist zellig; die Basidien haben noch nicht mit der Sporulation begonnen.

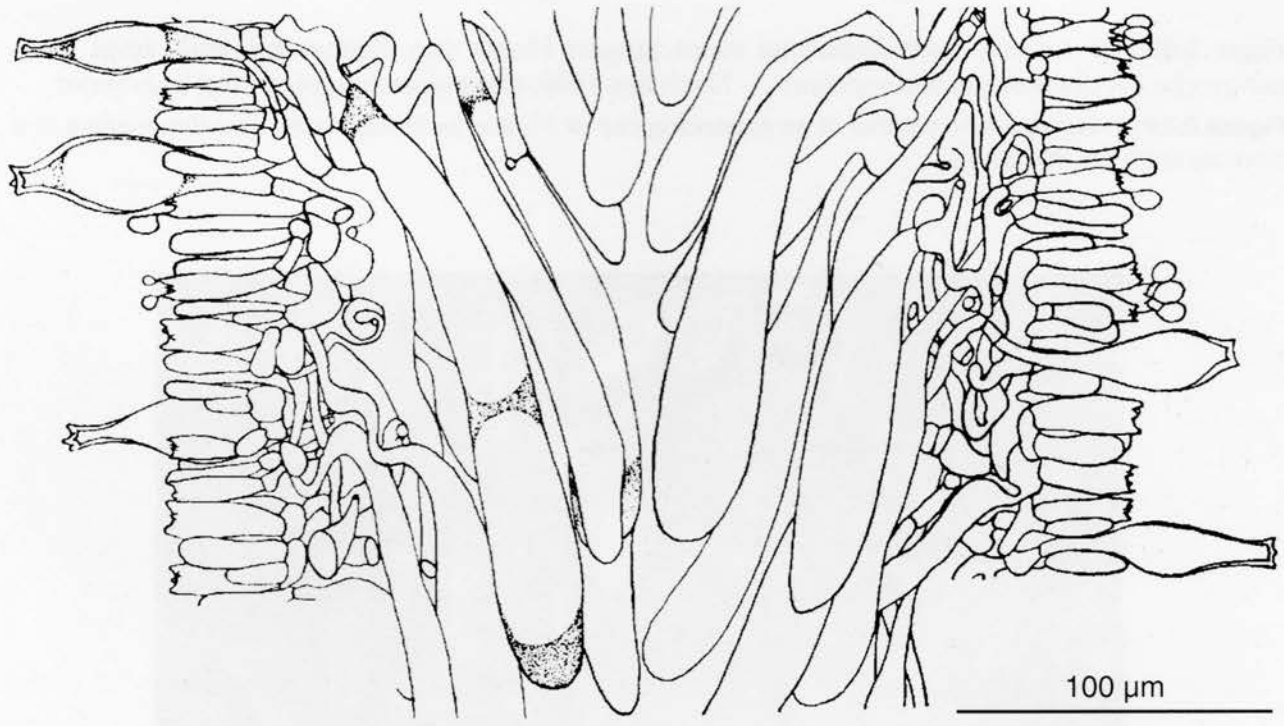
Figure 8.67: Young gill trama from the same fruit body of *Amanita muscaria* as shown in figure 8.67 with acrophysalides A, physalohyphae Ph and divergent vegetative hyphae v.H. The subhymenium is cellular; the basidia do not yet sporulate.

Die primordiale Trama der Amaniten besteht aus einem schmalen, regulären Mediostratum und zwei divergierenden Lateralstrata aus vegetativen Hyphen (REIJNDERS 1963: 262 und REIJNDERS & STALPERS 1992: 71 unterstreichen die reguläre Anordnung, BAS 1969: 326 die divergierende Anordnung der Hyphen. Es ist möglich, dass die Architektur der primordialen Lamellentrama sowohl vom Alter des Primordiums als auch von der Species abhängt). Während der Entwicklung der Lamellen schwellen einige der divergierenden Hyphen turgeszent an und bilden die vielzelligen Physalohyphen, andere bleiben dünn (Fig. 8.65 unten). Diese Architektur wird von BAS (1969) als primitiv eingestuft. Die weiter entwickelte Stufe zeichnet sich durch das vermehrte Auftreten von blind endenden, einzelligen Akrophysaliden aus.

Die turgeszente Erweiterung der divergierenden Hyphen führt zu einer starken Volumenvergrösserung bei sehr geringer Zunahme der Biomasse. Es ist aber unangebracht zu glauben, die bilaterale Trama bestehe nur aus terminalen Akrophysaliden, die nicht mit dem Subhymenium verbunden sind. Aufmerksames Studium der Figuren 8.65 bis 8.67 überzeugen von der Anwesenheit anderer Elemente. Sogar divergierende vegetative Hyphen sind oft vorhanden, wie dies bereits BAS (1969) gesehen hat, aber REIJNDERS & STALPERS (1992: 71) glauben an einen Artefakt.

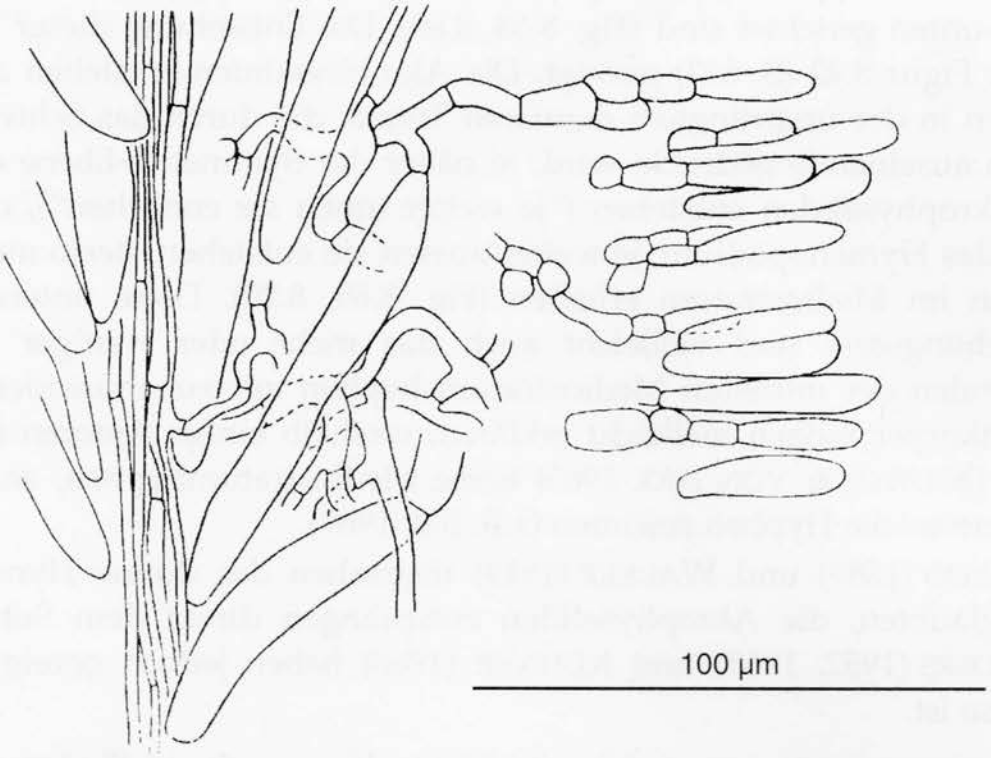
Die **inverse Trama** kommt, soweit bekannt, nur bei den Blätterpilzgattungen *Pluteus* und *Volvariella* vor. Sie hat mit der bilateralen Trama (des höher entwickelten Types) die Akrophysaliden gemein, die jedoch von aussen nach innen-unten gerichtet sind (Fig. 8.68, 8.69). Die Entstehung dieser Trama wird in der Figur 8.42 (S. 642) gezeigt. Die Akrophysaliden entstehen als Verzweigungen in der ursprünglich regulären Trama, die durch das Schwellen dieser Zellen auseinandergedrückt wird. Je näher der Symmetrie-Ebene der Lamelle die Akrophysaliden entstehen ("je weiter innen sie entstehen"), desto dicker wird das Hymenopodium, je weiter aussen sie entstehen, desto mehr Hyphen bleiben im Mediostratum erhalten (Fig. 8.69, 8.70). Diese unterschiedlichen Entstehungsorte und vielleicht auch das mehr oder weniger starke Verschwinden der mittleren Mediostratumshyphen mit zunehmendem Alter der Fruchtkörper mögen vielleicht erklären, weshalb einige Autoren (z.B. FAYOD 1889, DOUWES & VON ARX 1965) keine Mediostratumhyphen, andere jedoch mehrere solche Hyphen zeichnen (z.B. BAS 1969).

FAYOD (1889) und WALKER (1919) übersahen das dünne Hymenopodium und glaubten, die Akrophysaliden entsprängen direkt dem Subhymenium. REIJNDERS (1952, 1963) und KÜHNER (1980) haben jedoch gezeigt, dass dies nicht so ist.



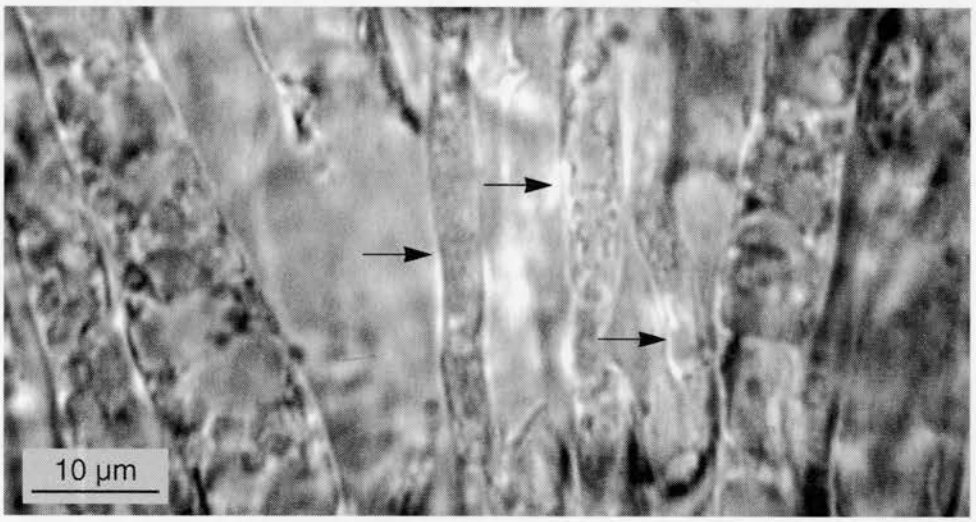
Figur 8.68: Inverse Lamellentrama eines reifen Fruchtkörpers von *Pluteus cervinus*. Das Mediostratum ist nicht mehr nachweisbar. Die nach unten-innen gerichteten Akrophysaliden entspringen den beiden wirren Hymenopodien. – Nach Douwes & von Arx 1965, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.68: Inverse gill trama of a mature fruit body of *Pluteus cervinus*. The mediostratum is no longer visible. The claviform acrophysalides are inclined towards the medium plane and directed towards the gill edge. They originate from the hyphae of the narrow and irregular hymenopodia.



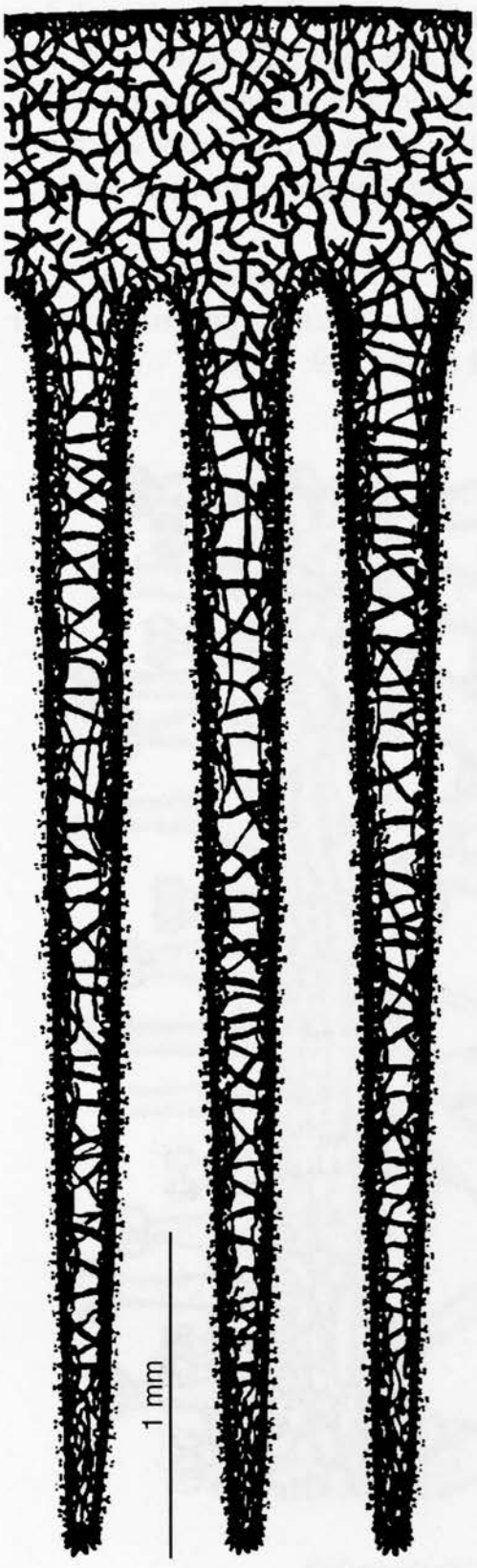
Figur 8.69: Die inverse Lamellentrama eines jungen Hutes von *Pluteus petasatus* zeigt noch zahlreiche Hyphen des Mediostratums. – Nach Bas 1969, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.69: In the inverse gill trama of an expanding cap of *Pluteus petasatus* numerous thin hyphae of a mediostratum are still visible.



Figur 8.70: Ausschnitt aus der inversen Lamellentrama eines jungen, noch aufschirmenden Hutes von *Pluteus luctuosus*, einige vegetative Hyphen des Mediostratums (**Pfeile**) und einige Akrophysaliden zeigend. Handschnitt durch fixiertes und ungefärbtes Material.

Figure 8.70: Medium part of the inverse gill trama of a young, expanding fruit body of *Pluteus luctuosus* showing vegetative hyphae of the mediostratum (**arrows**) and some acrophysalides. Free hand section of unstained, fixed material.



Figur 8.71: Schema der trabeculären Lamellentrama. – Nach Buller 1924, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.71: Diagram of the trabecular gill trama showing a structure reminiscent of the girders of an iron bridge.

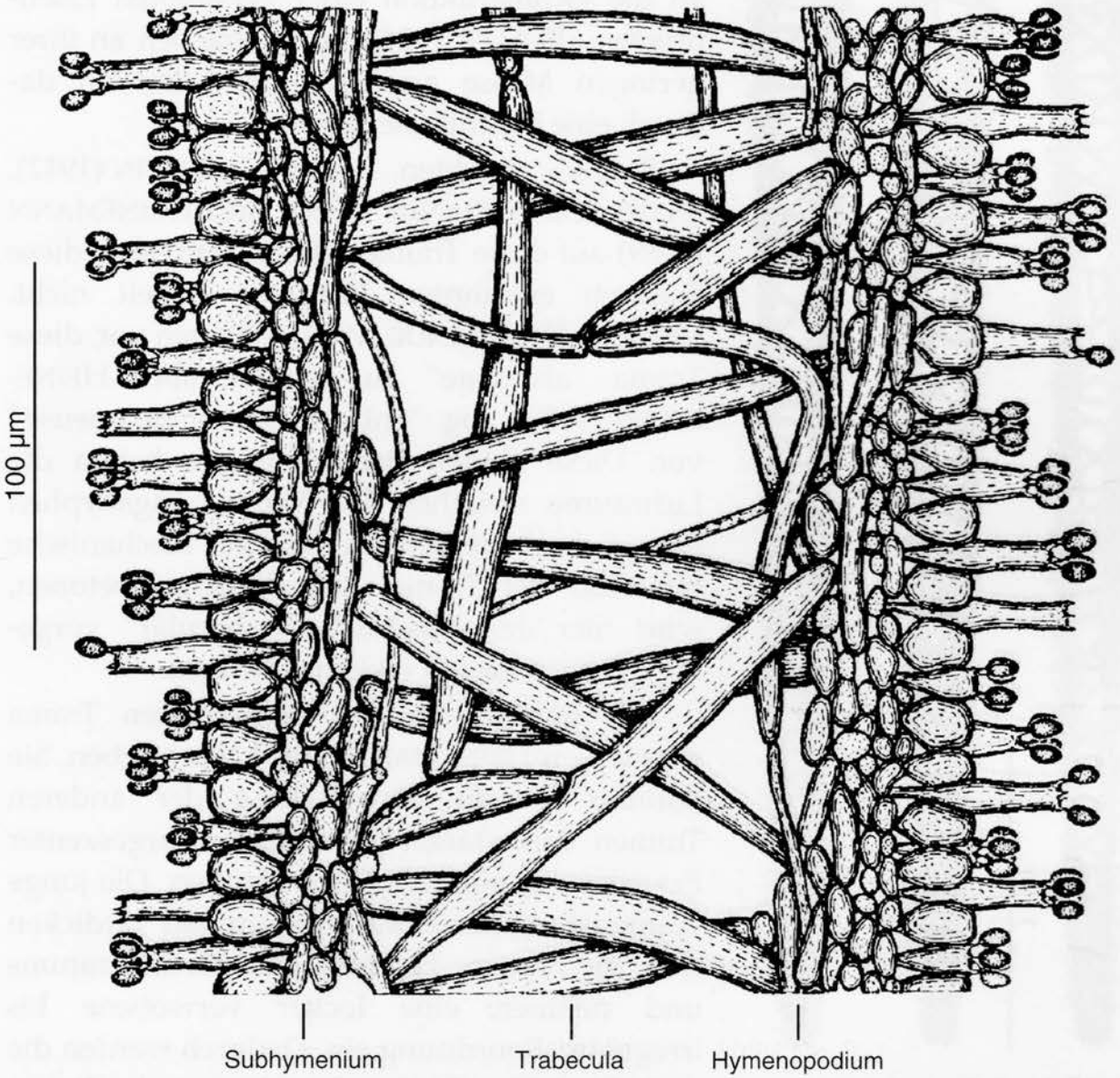
Die **trabeculäre Lamellentrama** kommt bei den Gattungen *Macrolepiota, Leucoagaricus, Leucocoprinus* und *Chlorophyllum* vor. Sie wurde zuerst von BULLER (1924) beschrieben, abgebildet und auch mechanisch studiert, aber nicht als eigener Typ hervorgehoben. Sie ist durch die mehr oder weniger quer laufenden, stark turgeszent erweiterten Verstrebungshyphen gekennzeichnet, die ein lufthaltiges Geflecht bilden. Die Organisation dieser Trama erinnert an die «Konstruktion einer verstrebten Eisenbrücke» (BULLER 1924), und gemessen an ihrer geringen Masse erreichen die Lamellen dadurch eine beachtliche Steifheit.

Später machten auch LOCQUIN (1942), SATHE & DESHPANDE (1980) und HEINEMANN (1989) auf diese Trama aufmerksam, aber diese Autoren erwähnten BULLER's Arbeit nicht. SATHE & DESHPANDE (1980) schlugen vor, diese Trama "alveolate" zu nennen, aber HEINEMANN (1989) zog "entrecroisée et lacuneuse" vor. Diese beiden Bezeichnungen heben die Lufträume zwischen den Verstrebungshyphen hervor und verkennen so die mechanische Funktion der Trama. Um diese zu betonen, wird hier der Ausdruck "trabeculär" vorgeschlagen (trabecula = kleiner Balken).

Die Entwicklung der trabeculären Trama wurde von HEINEMANN (1989) beschrieben. Sie erinnert an die Entwicklung der anderen Tramen mit starker sekundärer turgeszenter Erweiterung mancher ihrer Hyphen. Die junge Trama ist regulär. Dann strecken und verdicken sich die innern Hyphen des Mediostratums und nehmen eine locker verwobene bis irreguläre Anordnung ein. Dadurch werden die seitlichen, dünn bleibenden Hyphen der Trama nach links und rechts geschoben und bilden so ein Hymenopodium. Dieses bildet nach aussen ein zelliges Subhymenium und spriesst nach innen weitere Verstrebungshyphen.

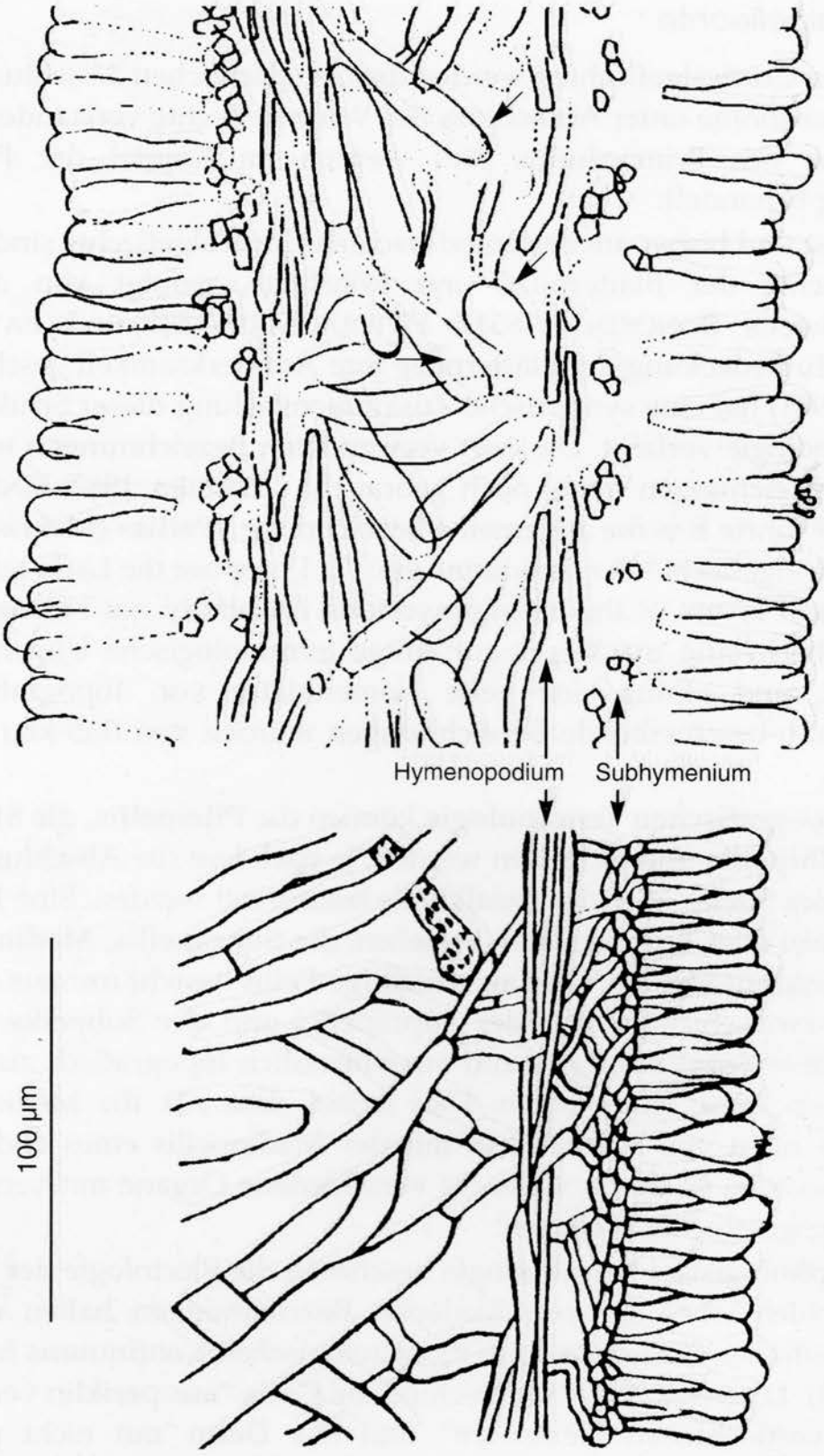
HEINEMANN (1989) beschreibt in der Lamellentrama freie Akrophysaliden (Fig. 8.73 oben). Deren Vorkommen wird von REIJNDERS & STALPERS (1992: 3) bestritten, die solche Zellen auf die Trama von *Amanita* beschränken möchten. Die Zeichnungen von BULLER (1924) und LOCQUIN (1942) deuten aber auch auf freie Akrophysaliden, und eigene, unveröffentlichte Untersuchungen bestätigen ihr Vorkommen bei *Macrolepiota*.

Akrophysaliden werden in der Lamellentrama von *Amanita, Pluteus* und *Volvariella* und bei *Macrolepiota, Leucoagaricus* und *Leucocoprinus* gefunden; aber es ist ungewiss, ob diese Zellen alle homolog sind (BAS 1969: 326).



Figur 8.72: Trabeculäre Lamellentrama von *Leucocoprinus cepaestipes*. – Nach Buller 1924, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.72: Trabecular gill trama of *Leucocoprinus cepaestipes*. The more or less transversely oriented, strongly turgescent cells arise from the mediostratum that was originally regular. The lateral hyphae of that mediostratum are pushed aside and form the hymenopodium. The hymenopodium then forms more trabecules towards the inside and a cellular subhymenium towards the outside.



Figur 8.73: Entwicklung und Architektur der trabeculären Lamellentrama. **Oben:** Junge Trama von *Macrolepiota rhacodes* mit in Bildung begriffenen Verstrebungshyphen und Akrophysaliden (einige mit Pfeilen gekennzeichnet). **Unten:** Reife Trama von *Leucoagaricus badhamii*. – Nach Heinemann 1989 und Locquin 1942, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.73: Development and architecture of the trabecular gill trama. **Top:** Young trama of *Macrolepiota rhacodes* with developing physalohyphae and free acrophysalides, some marked by arrows. **Bottom:** Mature gill trama of *Leucoagaricus badhamii*.

Die Corticalgeflechte

Unter den Corticalgeflechten werden die oberflächlichen Abschlussgeflechte der reifen Basidiome unter Ausschluss der Velumgeflechte verstanden. Letztere sind Organe des Primordiums und werden im Kapitel der Primordialentwicklung behandelt.

Die zuerst und bisher am besten erforschten Corticalgeflechte sind die Oberflächengeflechte der Blätterpilze und Röhrlinge, gefolgt von denen der Porlinge. Bereits BONORDEN (1851), PATOUILLARD (1887) und FAYOD (1889) haben der Hutbedeckung der Blätterpilze ihre Aufmerksamkeit geschenkt, und LOHWAG (1941) hat eine synoptische Zusammenstellung dieser Strukturen und ihrer Terminologie verfasst. Die dort verwendeten Bezeichnungen werden mit wenigen Abweichungen heute noch gebraucht (TEIXEIRA 1962; SINGER 1986). Im Jahr 1969 führte BAS die allgemeine Bezeichnung «**Pellis**» (Mehrzahl: Pelles) für die Corticalgeflechte der Basidiome ein: "... I propose the Latin term 'pellis', for the cortical layers of the basidiomycetous fruit-body not belonging to the veils ...". Gleichzeitig machte er auf einige terminologische Ungereimtheiten aufmerksam und schlug eine neue Nomenklatur vor. Topografische und morphologisch-beschreibende Bezeichnungen wurden von BAS klar auseinandergehalten.

In der **topografischen Terminologie** können die **Pileipellis,** die **Stipitipellis** und die **Bulbipellis** unterschieden werden, je nachdem die Abschlussgeflechte des Hutes, des Stieles oder der Basalknolle bezeichnet werden. Eine Pellis kann aus einer, zwei oder drei Schichten bestehen, die **Suprapellis, Mediopellis** und **Subpellis** genannt werden. Eine einschichtige Pellis besteht nur aus der Suprapellis, eine zweischichtige aus der Suprapellis und der Subpellis (BAS 1969: 328). Alle diese Bezeichnungen sind ausschliesslich topografisch zu verstehen und bedeuten keine Homologien. Dies heisst, dass z.B. die Mediopellis des einen Pilzes nicht von vorneherein mit der Mediopellis eines andern Pilzes verglichen werden kann, da vielleicht verschiedene Organe mit verschiedener Entwicklungsgeschichte vorliegen.

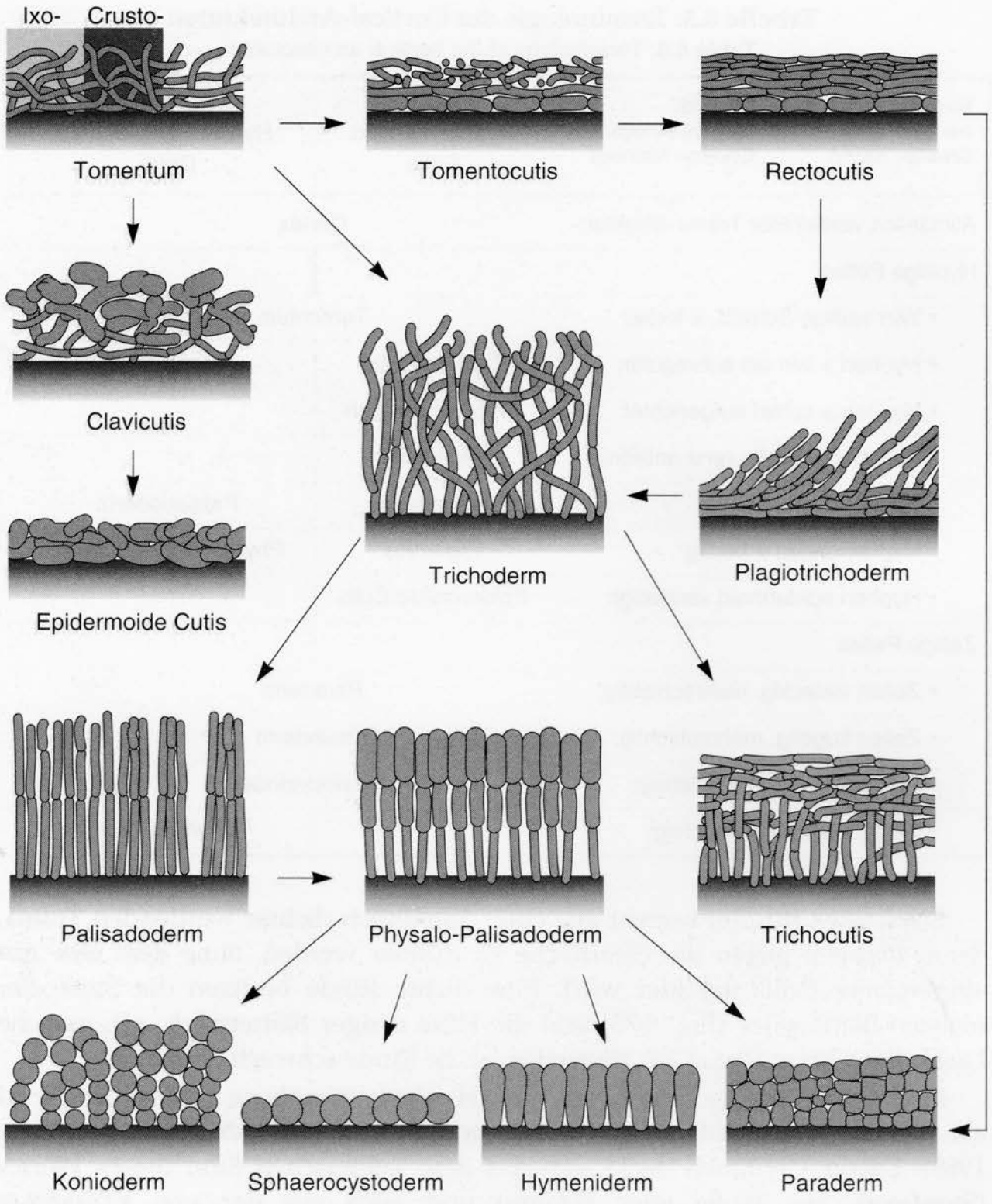
Die **morphologische Terminologie** beschreibt die Plectologie der Pelles und deren Schichten, aber die verschiedenen Bezeichnungen halten nur einige besonders auffallende Stadien eines morphologischen Kontinuums fest (Tabelle 8.3, Fig. 8.74). LOHWAG (1941) unterschied die **Cutis** "aus periklin verlaufenden und dicht verflochtenen Elementen" und das **Derm** "mit nicht periklinem Hyphenverlauf", aber heute werden von den meisten Autoren noch die allmählich verdichtete Tramastruktur als **Cortex** und das wirre, wollige und oft locker geflochtene **Tomentum** als weitere Architekturtypen unterschieden. Gelatinöse Geflechte werden mit «**Ixo-**» gekennzeichnet, und die bei vielen Porlingen vorkommende Verkrustung der Pellis durch harzige, oft hart werdende Substanzen wird durch die Vorbezeichnung «**Crusto-**» angezeigt.

Tabelle 8.3: Terminologie der Cortical-Architekturen
Table 8.3: Terminology of the cortical architectures

Vorbezeichnungen: **Ixo-**: gelatinös **Crusto-**: harzig / Prefixes: **Ixo-**: gelatinous **Crusto-**: resinous	Periklin Hyphen liegend Cutis	Antiklin Hyphen aufgerichtet Derm
Allmählich verdichtete Trama-Struktur:	Cortex	
Hyphige Pelles		
• Wirr wollige Schicht, ± locker	Tomentum	
• Hyphen ± wirr bis subregulär:	Tomentocutis	Trichoderm
• Hyphen ± schief aufgerichtet:	Plagiotrichoderm	
• Sekundär periklin (erst antiklin):	Trichocutis	
• Hyphen ± parallel:	Rectocutis	Palisadoderm
• Hyphenenden ± keulig:	Clavicutis	Physalo-Palisadoderm
• Hyphen epidermoid verzweigt:	Epidermoide Cutis	
Zellige Pelles		
• Zellen vieleckig, mehrschichtig:	Paraderm	
• Zellen kugelig, mehrschichtig:	Konioderm	
• Zellen kugelig, einschichtig:	Sphaerocystoderm	
• Zellen keulig, einschichtig:		Hymeniderm

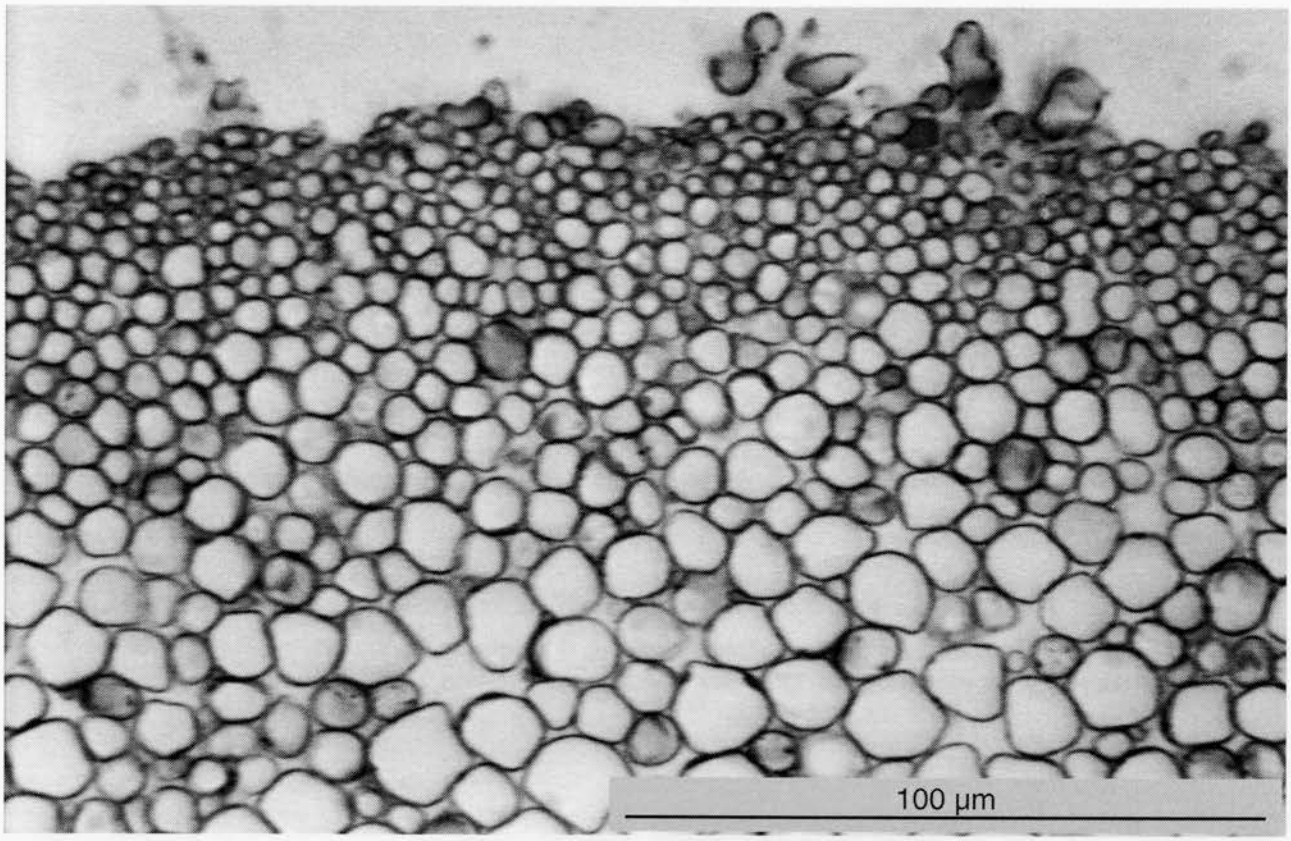
Ein **Cortex** (Rinde) besteht aus einer allmählich dichter werdenden Trama, deren Hyphen gegen die Oberfläche zu dünner werden, ohne dass eine gut abgrenzbare Pellis gebildet wird. Eine dichte Rinde besitzen die Stiele der meisten Blätterpilze (Fig. 8.75) und die Hüte einiger Blätterpilze, z.B. manche *Lyophyllum*-Arten (Fig. 8.76). Bisweilen ist die Rinde schwach gelatinös.

Eine locker wollige, aus irregulären Hyphen verwobene Deckschicht wird als primitiv angesehen und **Tomentum** genannt (BRESINSKY & SCHWARZER 1969). Dieser Gebrauch deckt sich mit dem lateinischen Sinn dieses Wortes (Stopfwerk aus Wolle oder Haaren) und auch mit der von KÜHNER & ROMAGNESI (1953: 505) gegebenen Umschreibung dieses Begriffes. Wegen des nicht periklinen Hyphenverlaufes wurde das Tomentum von LOHWAG (1941) implizit zu den Dermen gerechnet; aber heute wird es als selbständige Architektur gewertet. Es ist vom "Tomentum" mancher Aphyllophoralen verschieden (z.B. von *Stereum hirsutum*), das ein stark entwickeltes und meist auch zottiges Plagiotrichoderm ist. Ein Tomentum mit antikliner Tendenz leitet zum Trichoderm über.



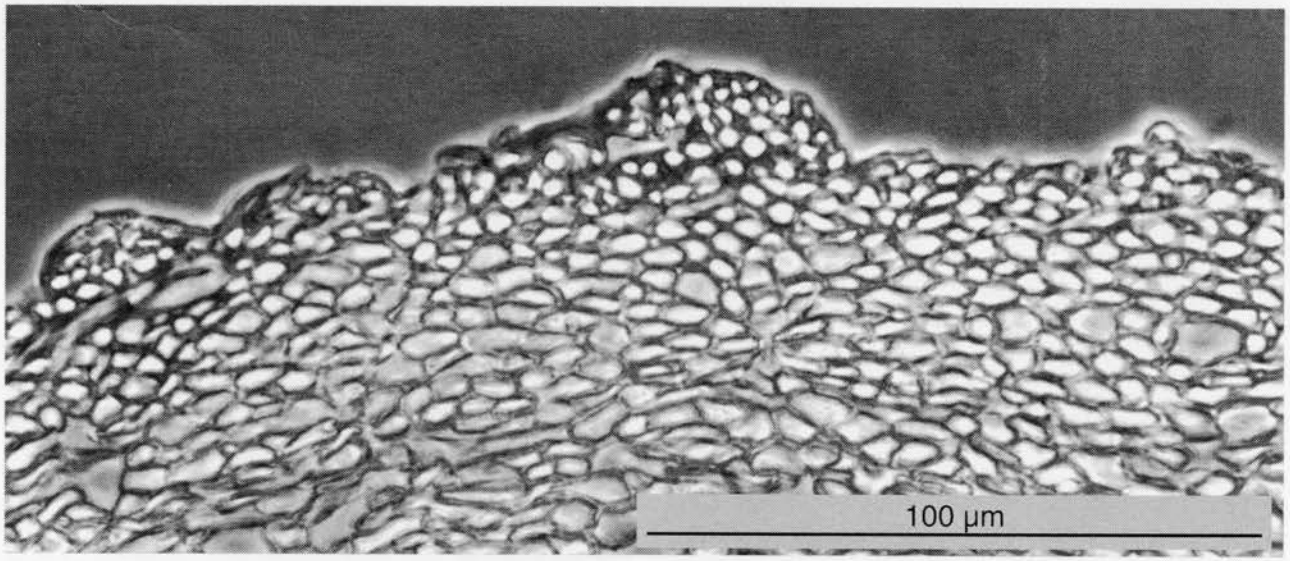
Figur 8.74: Schema der Architekturformen der Deckschichten, vornehmlich der Pileipellis, und deren möglichen Beziehungen. Die Verschleimung (Ixo-) und die Verharzung (Crusto-) sind nur beim Tomentum angegeben, finden sich aber auch bei den meisten andern Formen. Die Pfeile zeigen Möglichkeiten phylogenetischer Entwicklungen an. Der Cortex wurde nicht in das Schema aufgenommen.

Figure 8.74: Diagram of the architectures of the pelles (mostly pileipelles), and their supposed relations. The gelification (Ixo-) and resinaceous incrustation (Crusto-) are indicated for the tomentum only, but they occur in most other forms, too. The arrows indicate possible lines of phylogenetic development. The cortex has been omitted from this diagram.



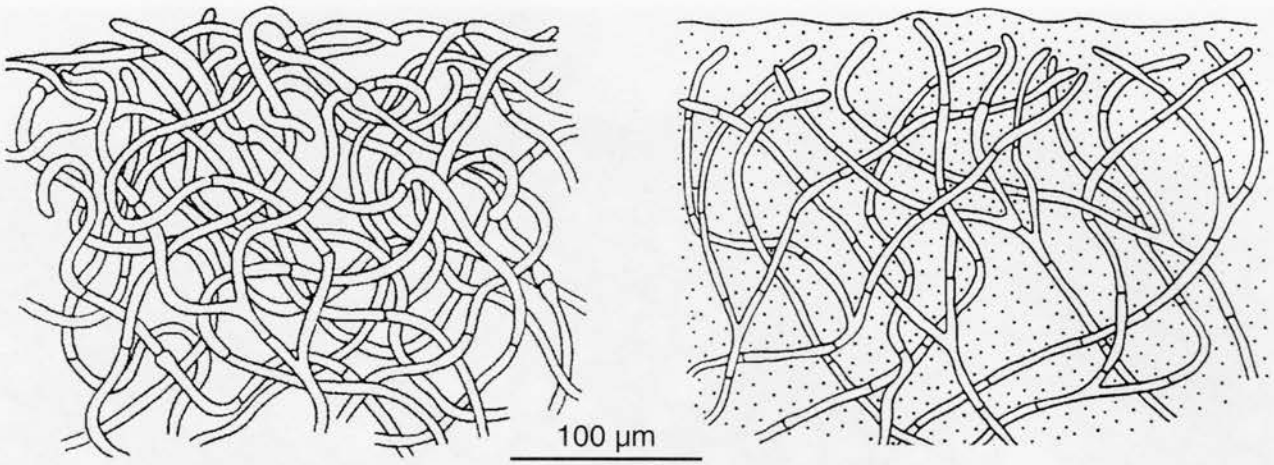
Figur 8.75: Die Rinde (Cortex) entsteht durch eine allmähliche Verdichtung der Trama unter Beibehaltung der Tramastruktur; sie ist deshalb von der Trama nicht brüsk abgesetzt. Bisweilen sind die Hyphen wie in dieser Figur in eine gemeinsame Gallerte eingebettet, die jedoch gegen die Trama nicht scharf abgegrenzt ist. Querschnitt durch den Stiel von *Mycena galopus*.

Figure 8.75: The cortex (rind) is formed by gradual compactation of the tramal structure without any visible boundary line. Sometimes the hyphae are embedded in a gelatinous matrix as shown in this picture but without any sharp demarcation from the trama. Cross section through the stipe of *Mycena galopus*.



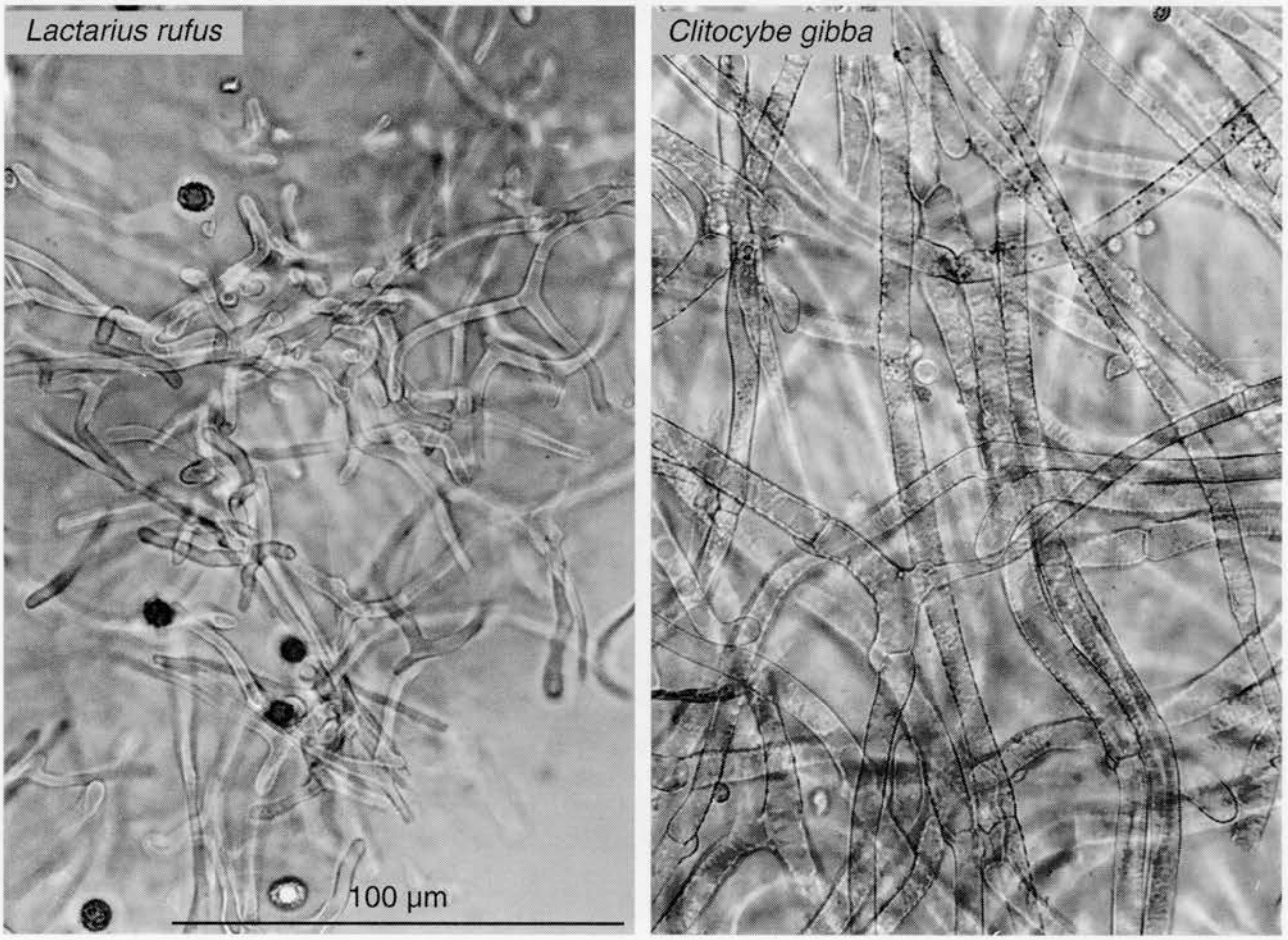
Figur 8.76: Die Rinde des Hutes von *Lyophyllum paelochroum* quer zum Radius des Hutes geschnitten. Phasenkontrast.

Figure 8.76: The cortex of the pileus of *Lyophyllum paelochroum* sectioned at a right angle to the radius of the pileus. Phase contrast.



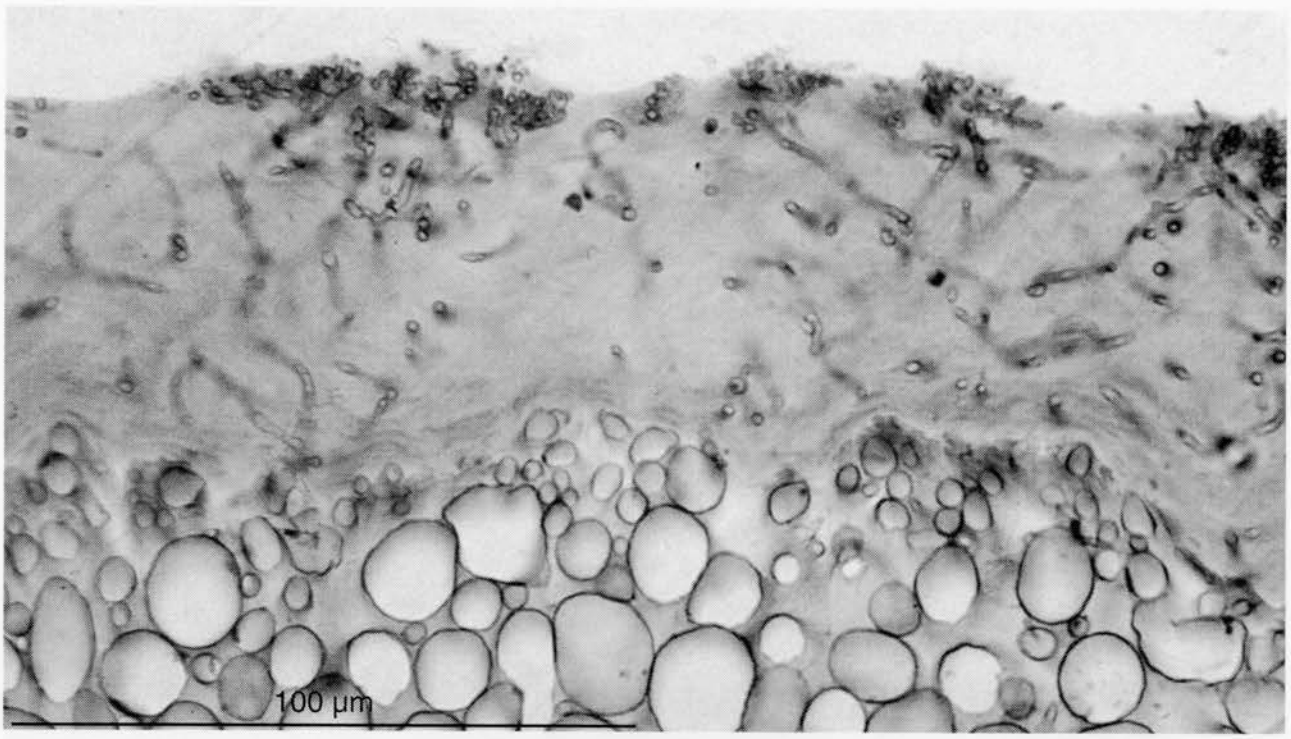
Figur 8.77: Die Hutdeckschicht von *Xerocomus parasiticus* ist ein Tomentum, und die von *Xerocomus badius* ist ein Ixotomentum, dessen Tendenz zur antiklinen Ausrichtung der Hyphen zu einem Trichoderm überleitet. – Nach Bas & al. 1988, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.77: The pileipellis of *Xerocomus parasiticus* is a dry tomentum, the one of *Xerocomus badius* is an ixotomentum whose tendency towards the anticlinal orientation of its hyphae is reminiscent of a trichodermium.



Figur 8.78: Tomentum *(Lactarius rufus)* und Tomentocutis *(Clitocybe gibba)* in tangentialen Schnitten.

Figure 8.78: Tomentum *(Lactarius rufus)* und tomentocutis *(Clitocybe gibba)* in tangential sections.

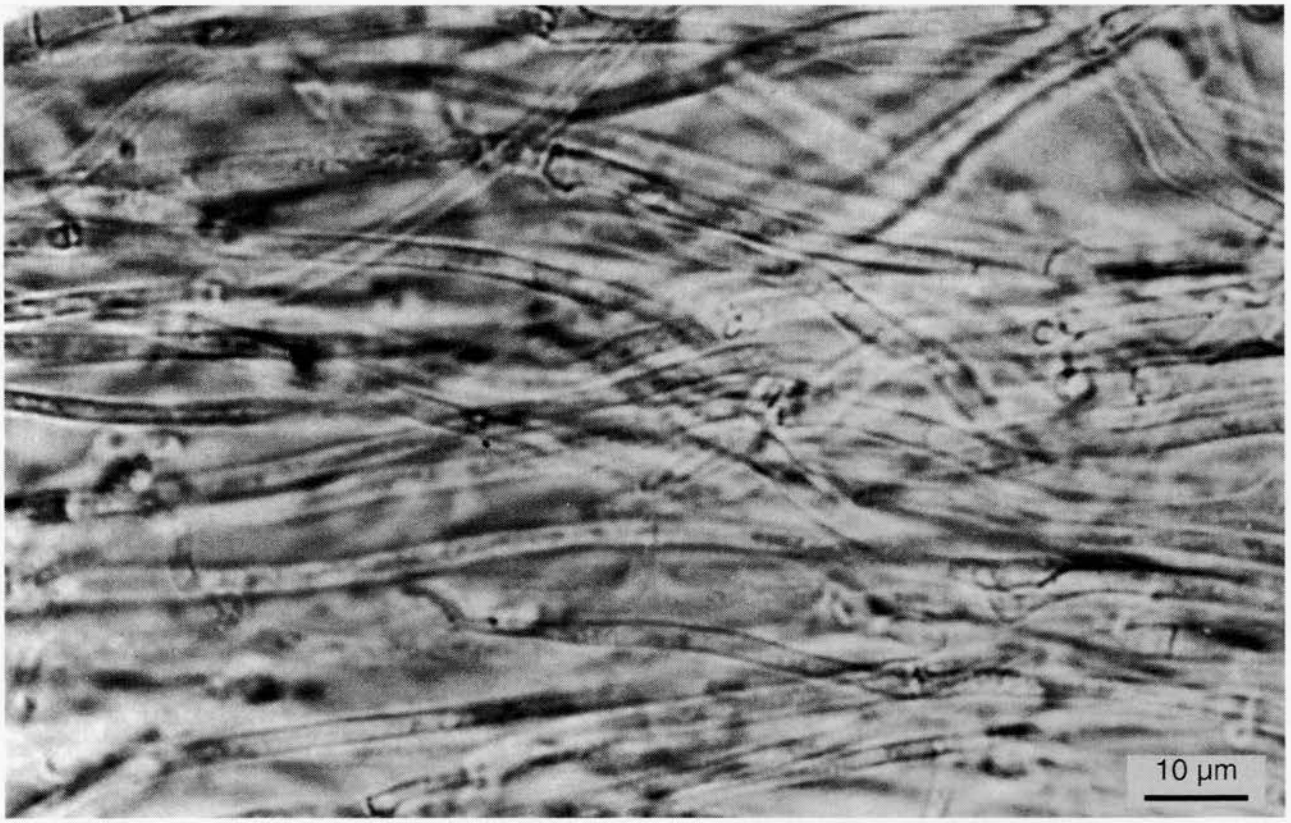


Figur 8.79: Querschnitt durch das Ixotomentum von *Mycena epipterygia,* Schnitt quer zum Hutradius geführt. Die Hyphen sind weit voneinander entfernt und laufen sowohl in perikliner als auch in antikliner Richtung. Die Gallerte wurde mit Zirkonium-Haematoxylin angefärbt.

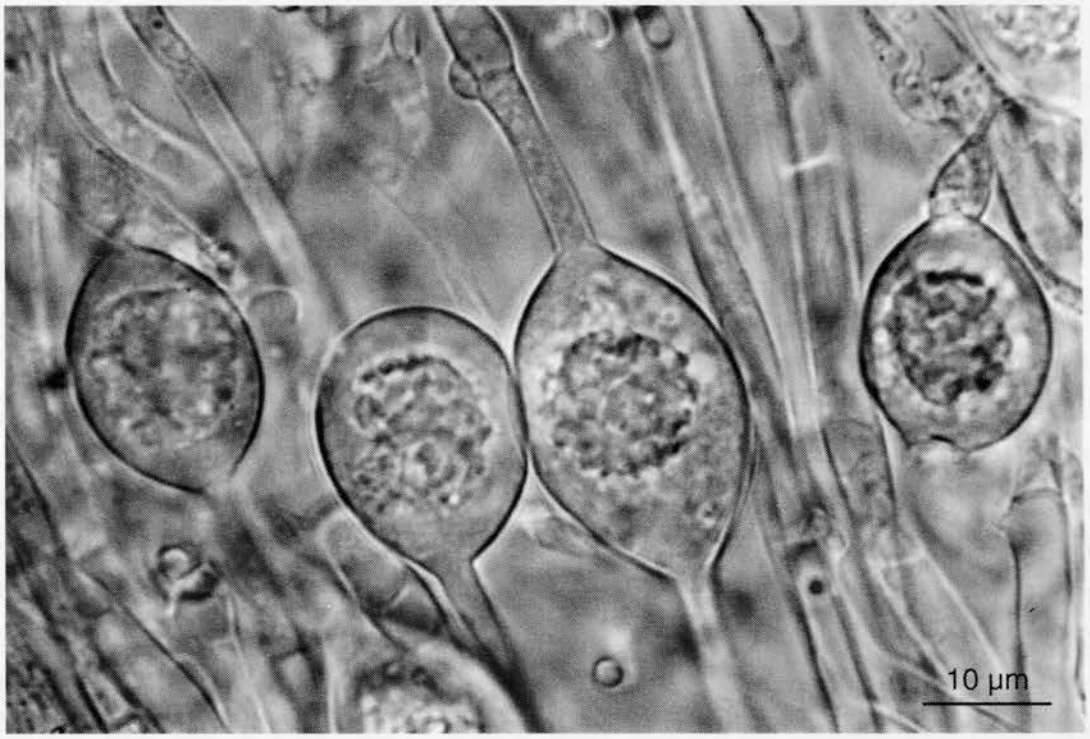
Figure 8.79: Cross section through the ixotomentum of *Mycena epipterygia*. The section is oriented at a right angle to the radius of the cap. The hyphae are very distant from one another. The gelatinous matrix has been stained with zirconium-haematoxylin.

Ein zusammengepresstes Tomentum, bei dem die wirren Hyphen in eine perikline Lage gedrückt werden, leitet zur **Tomentocutis** über (z.B. bei *Clitocybe gibba,* Fig. 8.78). Die Tomentocutis kann aus verbogenen und verschlungenen oder aus geradlinigen und sich kreuzenden Hyphen bestehen. JOSSERAND (1983: 344) nennt diese beiden Formen "emmêlé" und "entrecroisé" und hält fest, dass sie durch Übergänge verbunden sind. Sie können "verschlungene Tomentocutis" und "geradlinige Tomentocutis" genannt werden. Da diese ineinander übergehen, sollten diese Bezeichnungen nur als zusätzliche Qualifikationen und mit Vorsicht gebraucht werden.

Die **Rectocutis** besteht aus kaum verzweigten, radialen, mehr oder weniger parallelen Hyphen. Das ist die Parallelocutis von LARGENT & al. (1978) und der Confluens-Typ von SINGER (1986: 64), durch *Collybia confluens* typisiert. Die Ixorectocutis ist gelifiziert und wird durch *Collybia butyracea* typisiert (Fig. 8.80). Beide sind bei den Hymenomyceten weit verbreitet, und von streng parallelen Hyphen (z.B. bei *Inocybe fastigiata* und *Inocybe asterospora)* zu nur annähernd parallelen Hyphen können alle Übergänge gefunden werden. JOSSERAND (1983: 344) nennt diese Pellis regulär filamentös. Im Gegensatz zu LOHWAG (1937, 1941) möchten SINGER (1986) und BRESINSKY & SCHWARZER (1969) den Begriff Cutis auf eine Rectocutis beschränken. Bei einigen Pilzen neigt die reguläre



Figur 8.80: Die Pileipellis von *Collybia butyracea* ist eine subreguläre Ixorectocutis.
Figure 8.80: The pileipellis of *Collybia butyracea* is a subregular ixorectocutis.



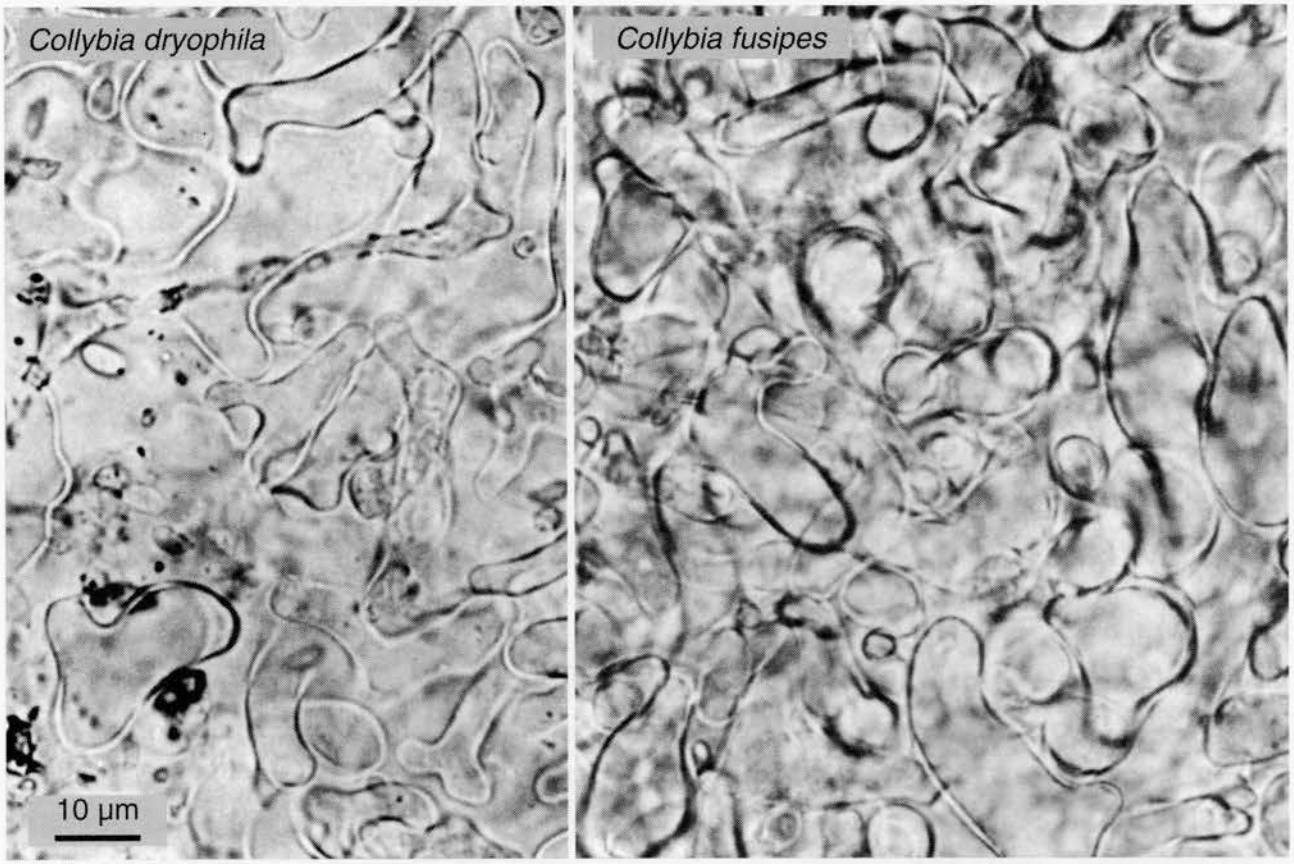
Figur 8.81: Blasige Zellen mit klumpigem Inhalt in der Rectocutis von *Clitocybe phaeophthalma*. Tangentialer Schnitt in Wasser.
Figure 8.81: Vesiculous cells in the rectocutis of *Clitocybe phaeophthalma* with clumping material in the cytoplasm. The clumps dissolve in alkali. Note that the vesiculous cells may be in an intercalary or terminal position. Tangential section mounted in water.

Rectocutis zur Bildung radial ausgerichteter, geradliniger Streifen auf dem Hut, der dadurch "wie gekämmt" aussieht. Durch Ausdehnung des Hutes während des Aufschirmens werden diese Streifen voneinander entfernt, so dass zwischen ihnen die Huttrama sichtbar wird. Da diese im Gegensatz zur Pileipellis oft kaum pigmentiert ist, erscheinen die Streifen dunkler auf blassem Grund. Dieses Verhalten hat den Risspilzen zu ihrem deutschen Namen verholfen.

Seit langem sind die blasigen bis spindeligen, endständigen oder interkalaren Zellen in der Rectocutis von *Clitocybe phaeophthalma (= Clitocybe hydrogramma)* bekannt (Fig. 8.81), deren klumpiger Inhalt in Ammoniak und Laugen aufgelöst wird. Diese Zellen werden bisweilen als Dermatocystiden oder gar Dermatochrysocystiden angesprochen, aber diese Bezeichnungen sind unbefriedigend, wenn nicht gar falsch. Ihre biologische Bedeutung ist unbekannt.

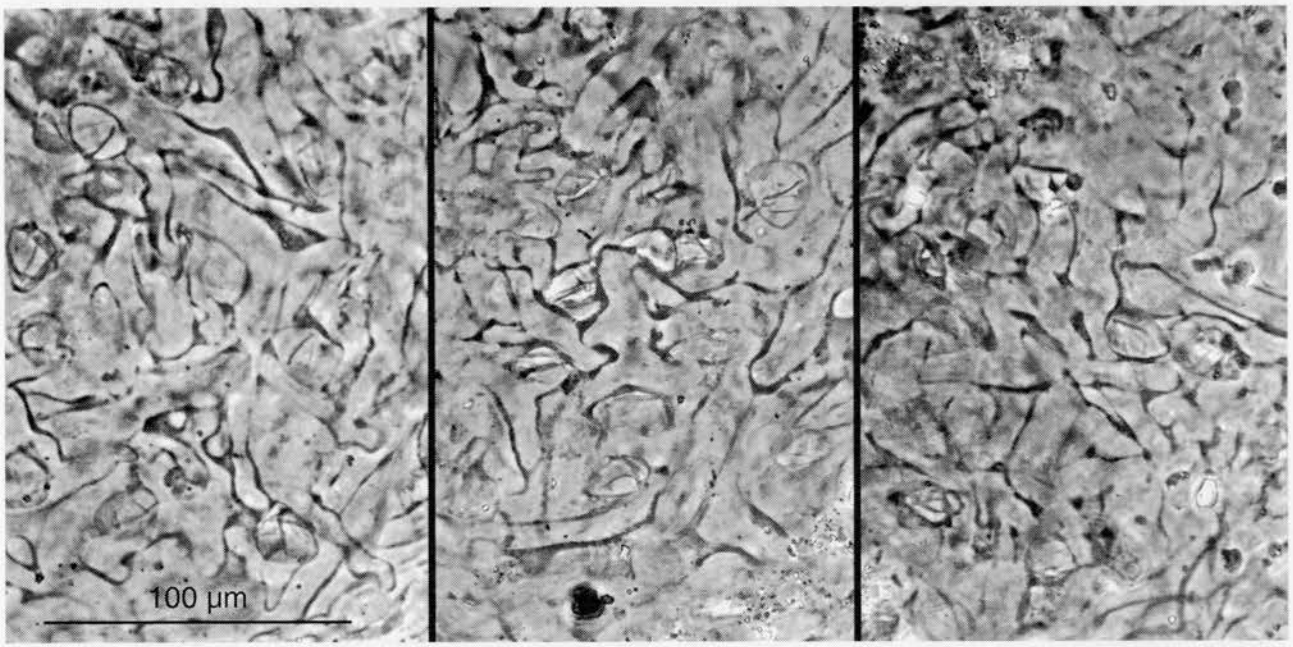
Die **Clavicutis** ist eine in mehreren Formen weit verbreitete Architektur der Hutdeckschichten der Blätterpilze. Sie entsteht durch das unregelmässig keulenförmige Aufschwellen mehr oder weniger perikliner Hyphenenden, die zudem puzzle-artige Formen annehmen können (Fig. 8.82). Diese wurden von JOSSERAND (1983: 344) mit den Formen der Eingeweide verglichen und deshalb "entériforme" genannt: "Nous proposons cette épithète pour caractériser un revêtement formé de boyaux contournés. Ici, les hyphes sont beaucoup trop larges pour qu'on puisse emplyoer le mot filamenteux. Et par ailleurs, on ne peut pas encore recourir au terme celluleux." "Wir schlagen diese Bezeichnung vor, um eine aus verbogenen, darmähnlichen Schläuchen geformte Hutbekleidung zu charakterisieren. Hier sind die Hyphen viel zu dick, um das Wort filamentös zu gebrauchen. Andrerseits kann man noch nicht das Wort zellig gebrauchen." Es handelt sich um eine Struktur, wie sie bei *Collybia dryophila* gefunden wird und die von SINGER (1986: 64) Dryophila-Typ genannt und folgendermassen umschrieben wurde (aus dem Englischen übersetzt): "Hyphen ziemlich breit, alle kriechend oder nur mit zerstreuten und nicht differenzierten, vertikalen oder aufgerichteten Verzweigungen - weder parellel zueinander noch radial laufend, oft verzweigt aber nicht koralloid-divertikulat. Bei *Collybia dryophila* gut entwickelt." LARGENT & al. (1978) machen daraus eine "Enterocutis" oder eine "Mixtocutis" (ihre Unterscheidung ist unklar).

Die **epidermoide Cutis** ist eher selten. Sie kommt bei einigen Sklerotien vor, wo sie kurz Epidermoid genannt wird (S. 229), und findet sich auch bei den Basidiomen einiger Blätterpilze. Sie kann als Verdichtung der Clavicutis oder eines Tomentums aufgefasst werden. Bei dem nach Berührung schwärzenden Hut von *Lyophyllum rhopalopodium* sind die Zellen der epidermoiden Cutis stellenweise von einer unregelmässigen, braunen, harzartigen Masse umgeben (Fig. 8.83). Diese Masse tritt nur in den schwarz verfärbten Stellen auf und fehlt an andern Orten.



Figur 8.82: Clavicutis zweier *Collybia*-Arten, aus unregelmässig keuligen Zellen gebaut. Solche Pileipelles werden auch Enterocutis, Mixtocutis oder Dryophila-Struktur genannt.

Figure 8.82: Clavicutis of two *Collybia*-species. These pileipelles are also called "dryophila-type cutis" and "mixtocutis" by Largent & al. 1978.

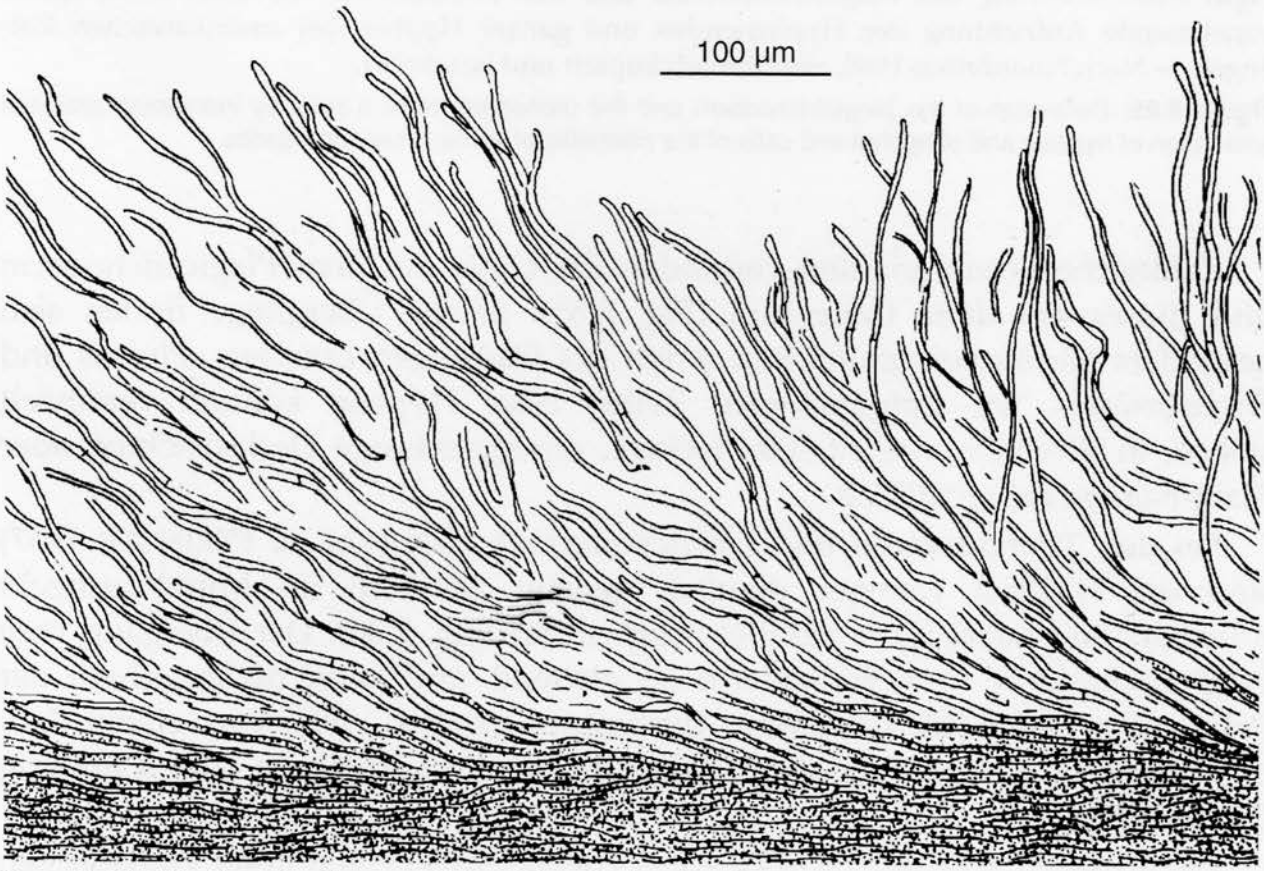


Figur 8.83: Schwarz verfärbte Stellen der epidermoiden Cutis des Hutes von *Lyophyllum rhopalopodium* mit braun inkrustierten Zellen. Tangentiale Schnitte.

Figure 8.83: The irregular cells of the epidermoïd cutis of the cap of *Lyophyllum rhopalopodium* become incrusted with a brown deposit after touching the cap surface thus changing the cap colour from brown-gray to black. Tangential sections.

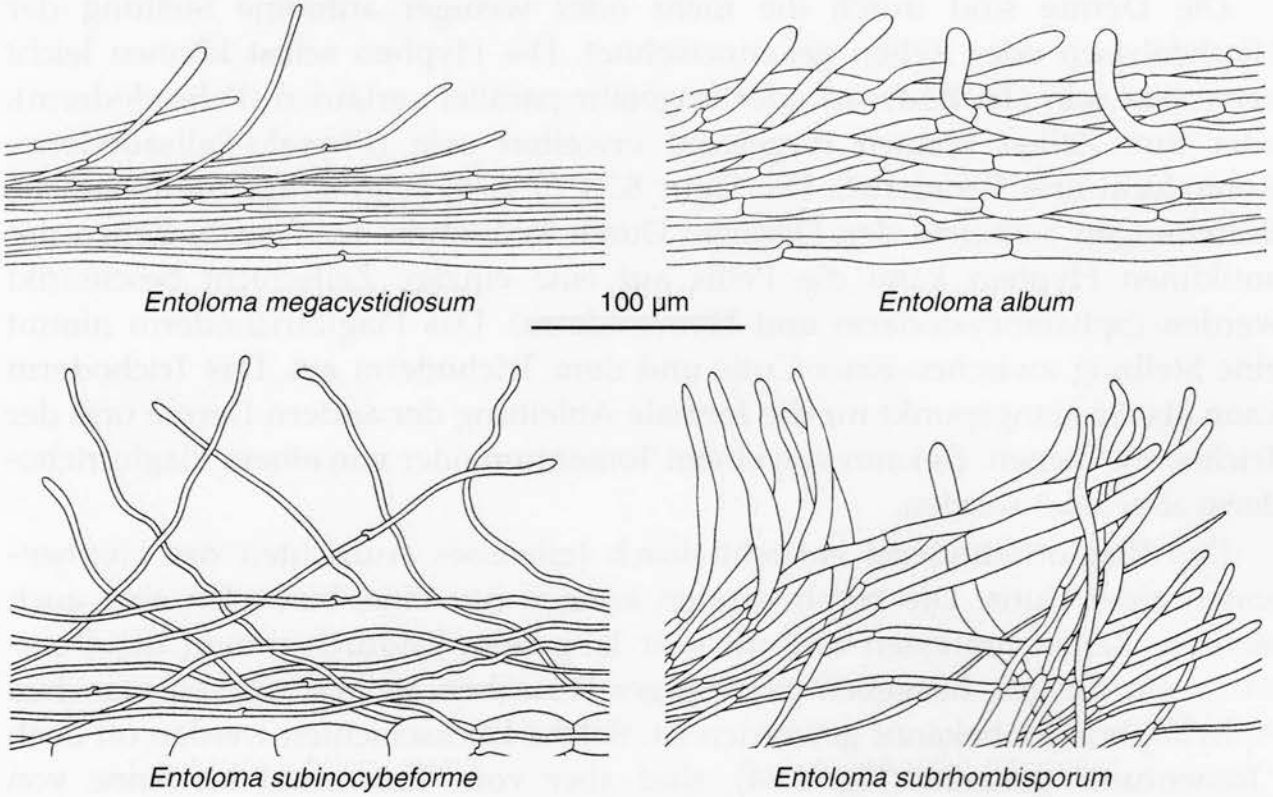
Die **Derme** sind durch die mehr oder weniger antikline Stellung der Hyphenbasen oder Zellen gekennzeichnet. Die Hyphen selbst können leicht verwoben sein (Trichoderm) oder ungefähr parallel verlaufen (Palisadoderm), oder ihre Zellen können turgeszent erweitert sein (Physalo-Palisadoderm, Konioderm und Paraderm). Die Figur 8.74 (S. 674) zeigt einige mutmassliche Beziehungen zwischen den Dermen: Durch Reduktion der Anzahl Zellen der antiklinen Hyphen kann die Pellis auf eine einzige Zellschicht beschränkt werden (Sphaerocystoderm und Hymeniderm). Das Plagiotrichoderm nimmt eine Stellung zwischen einer Cutis und dem Trichoderm ein. Das Trichoderm kann als Ausgangspunkt für die formale Ableitung der andern Derme und der Trichocutis dienen. Es kann von einem Tomentum oder von einem Plagiotrichoderm abgeleitet werden.

Das **Plagiotrichoderm** entsteht durch teilweises Aufrichten der Hyphenenden einer Cutis. Die Hyphenenden können nur eine, bisweilen aber auch mehrere Zellen umfassen und oft sehr lang sein. Dadurch nimmt die Oberfläche ein filziges, bisweilen gar zottiges Aussehen an, wie sie von manchen Aphyllophorales bekannt geworden ist. Solche Deckschichten werden oft auch "Tomentum" genannt (Fig. 8.84), sind aber vom Tomentum im Sinne von BRESINSKY & SCHWARZER (1969) zu unterscheiden.



Figur 8.84: Plagiotrichoderm auf der Oberfläche des Fruchtkörpers von *Stereum hirsutum*. – Nach Eriksson & al. 1984 (die diese Pellis ein Tomentum nennen). Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.84: Plagiotrichoderm from the upper side of the fruit-body of *Stereum hirsutum*.



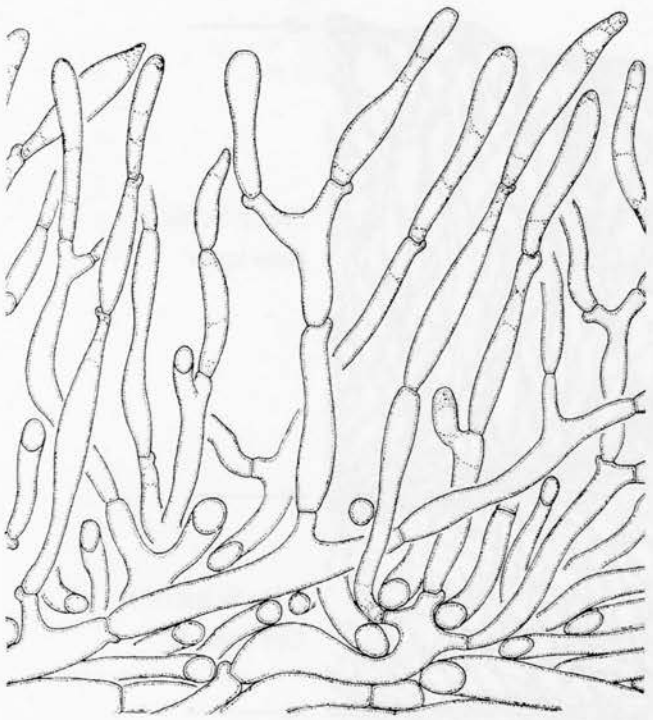
Figur 8.85: Ableitung des Plagiotrichoderms und des Trichoderms von einer Cutis durch zunehmende Aufrichtung der Hyphenenden und ganzer Hyphen bei amerikanischen Rötlingen. – Nach Noordeloos 1988, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.85: Derivation of the plagiotrichoderm and the trichoderm from a cutis by increasing anticlinal orientation of hyphae and of hyphal end cells of the pileipellis of some American agarics.

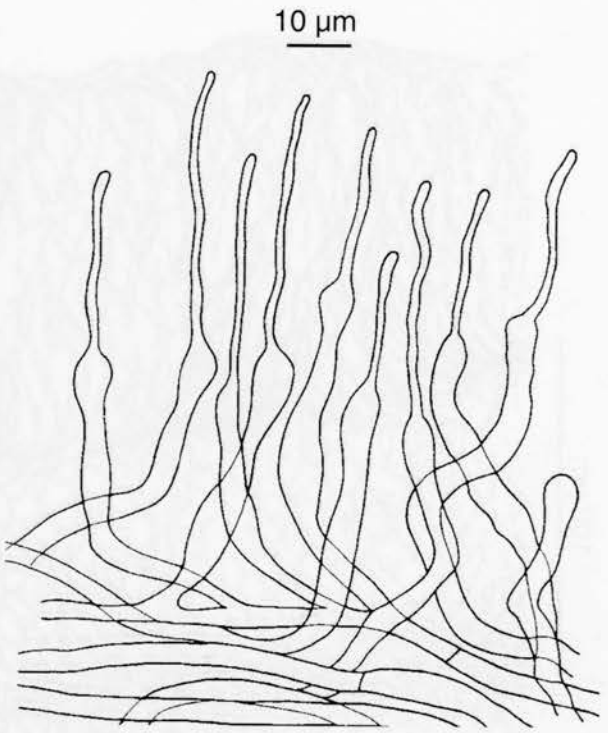
Zahlreiche Formvarianten verbinden die Cutis mit dem Plagiotrichoderm und dieses mit dem Tomentum (Fig. 8.85). Solche Übergänge finden sich besonders häufig bei zahlreichen Arten der Gattungen *Entoloma, Pluteus* und *Tricholomopsis.* Die aufgerichteten Zellen oder Hyphen können vereinzelt stehen, in Büscheln vereint sein, lockere, unregelmässige Deckschichten oder filzig-haarige Beläge bilden.

Bei den **Trichodermen** und Ixotrichodermen (LOHWAG & PERINGER 1937) sind die Hyphen weniger deutlich geneigt, sondern im Mittel aufrecht orientiert und dabei nicht parallel ausgerichtet (Fig. 8.86). Der Übergang vom Plagiotrichoderm zum Trichoderm ist gleitend und kann oft innerhalb der Pellis eines einzigen Basidioms beobachtet werden. Die von einem Ixotrichoderm bedeckten Teile eines Basidioms sind oft schleimig oder schmierig (Fig. 8.86).

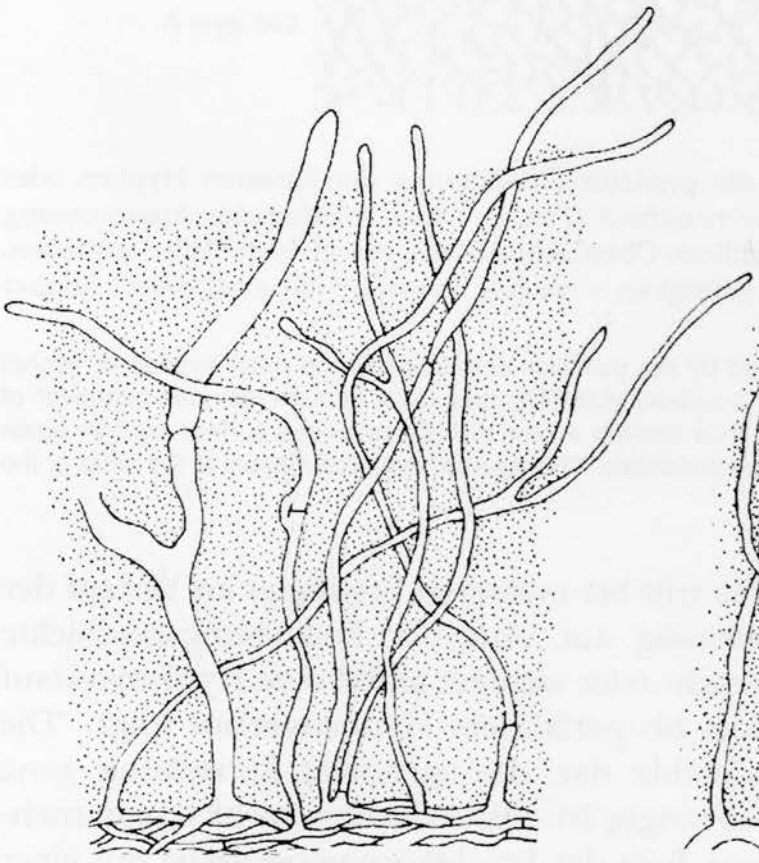
Die äusseren Teile der Hyphen eines Trichoderms neigen unter klimatischen Einflüssen dazu, sich periklin (horizontal) umzulegen und eine mehr oder weniger verklebte Aussenschicht zu bilden, besonders wenn das Trichoderm etwas gelatinös ist. Eine solche Architektur wird nach K. LOHWAG (1940) eine



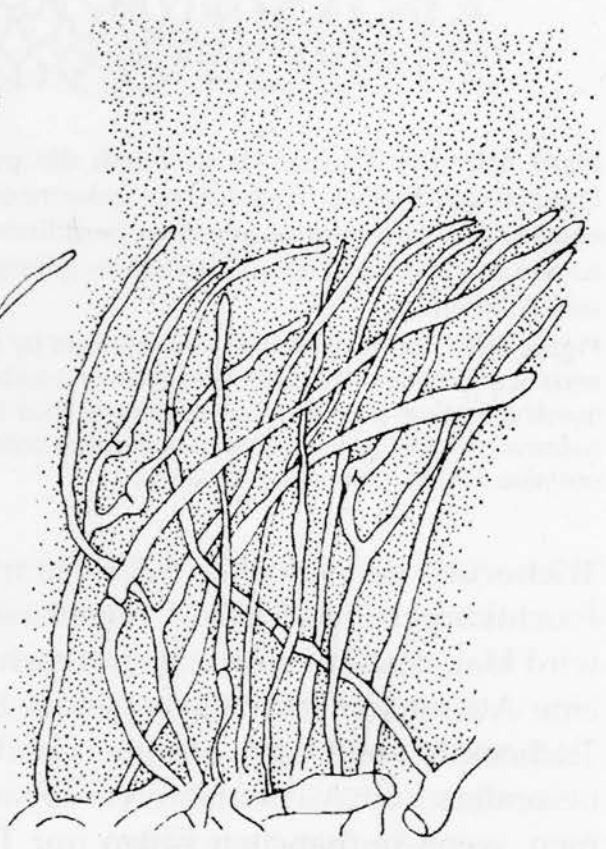
Cantharellus ianthinus



Simocybe rubi



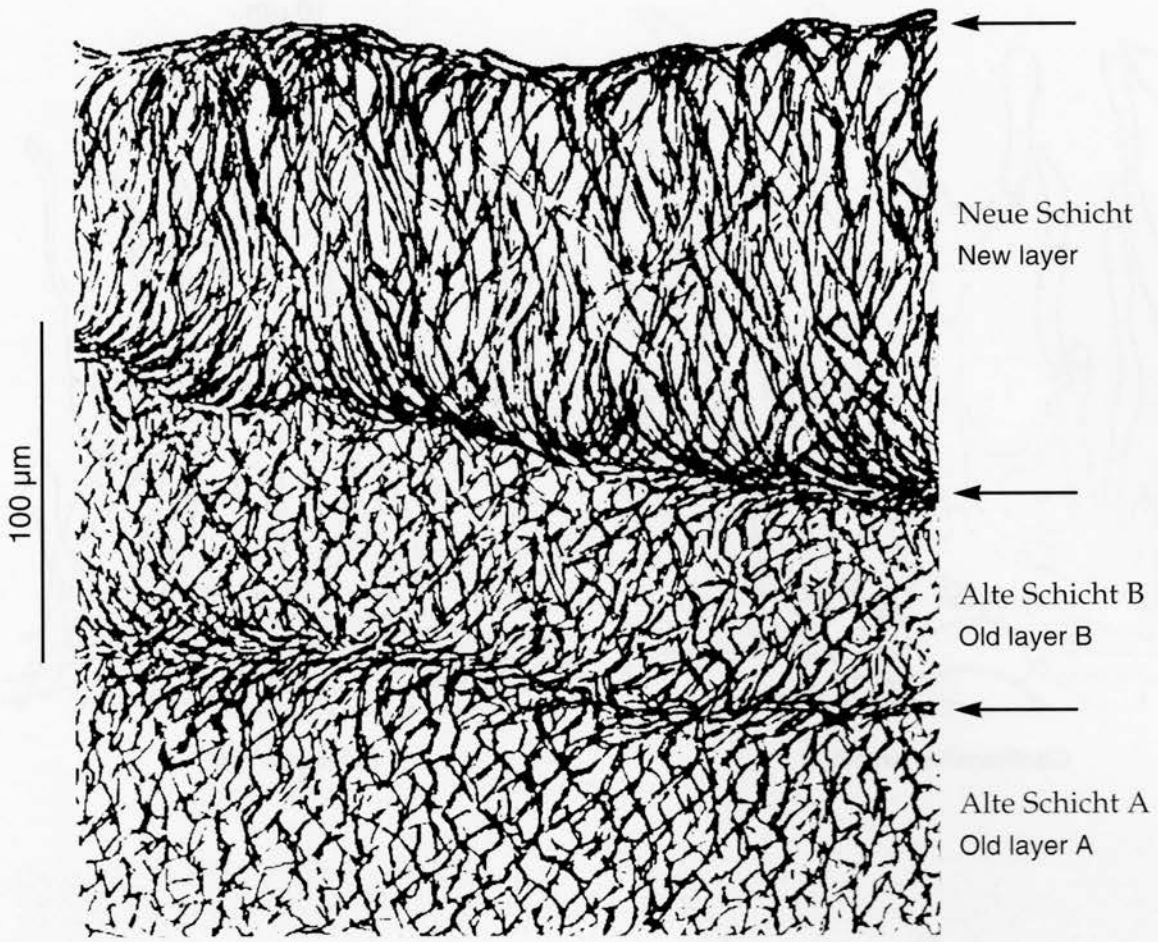
Hygrophorus fuligineus



Hygrophorus subsalmonius

Figur 8.86: Trichoderme und Ixotrichoderme, teilweise mit einigen turgeszent erweiterten Zellen. – Nach Corner 1966b, Moser 1978b, und Hesler & Smith 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

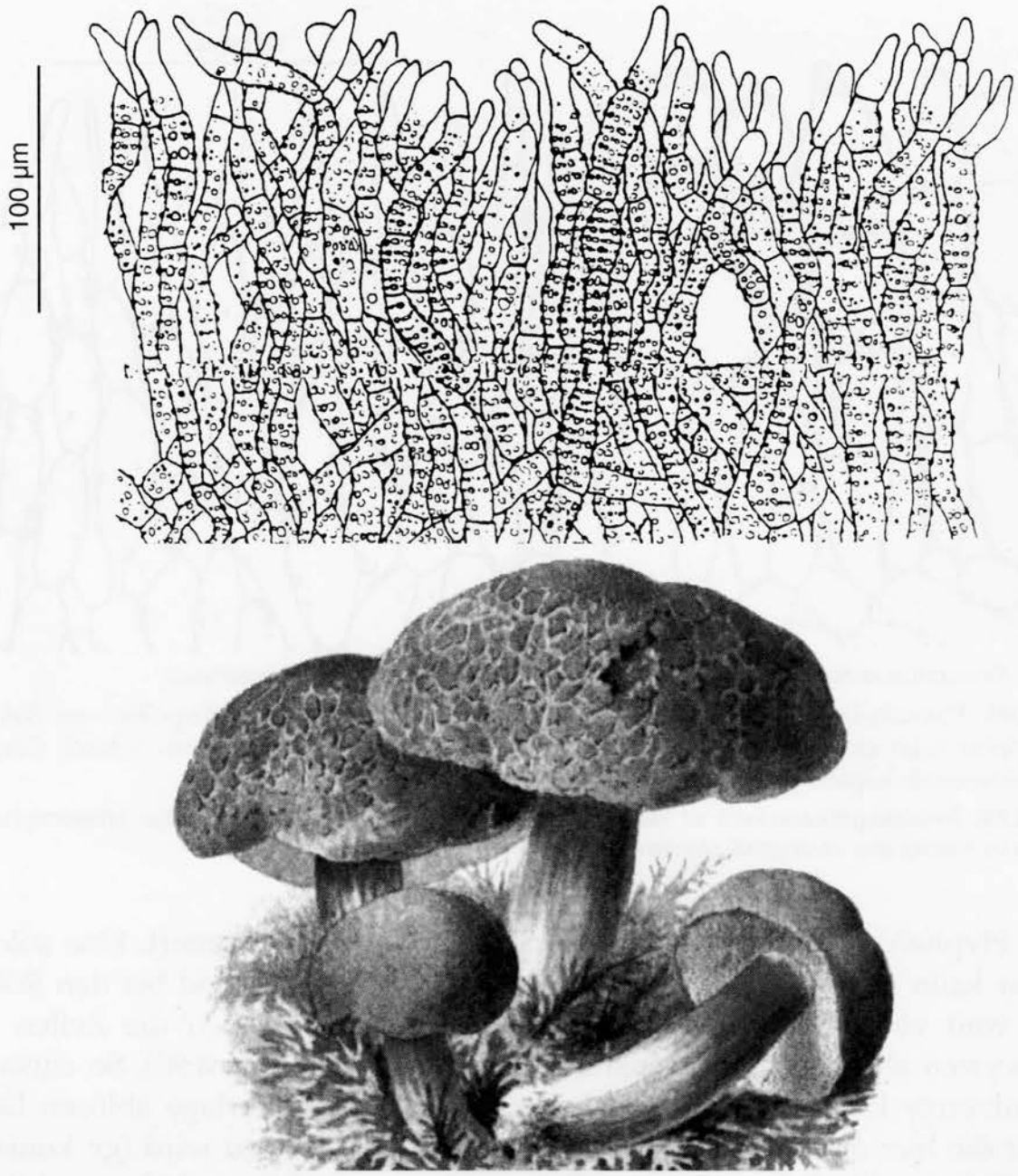
Figure 8.86: Trichoderms and ixotrichoderms, some with a few inflated cells.



Figur 8.87: Die Trichocutis ist durch die perikline Orientierung der äusseren Hyphen oder Hyphenenden eines Trichoderms gekennzeichnet (Pfeile). Durch wiederholte Aussprossung eines neuen Trichoderms aus einer periklinen Oberfläche können geschichtete Pelles entstehen, so wie dies hier für *Trametes suaveolens* gezeigt ist. – Nach K. Lohwag 1940, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.87: The trichocutis is characterized by the periclinal orientation of the outer hyphae or hyphal ends of a trichoderm (arrows). Formation of a layered trichocutis is possible through repeated outgrowth of anticlinal hyphae from a periclinal surface, thus forming a new trichoderm whose surface hyphae again become periclinal by the influence of weather conditions. This figure shows three layers of the pellis of the polypore fungus *Trametes suaveolens*.

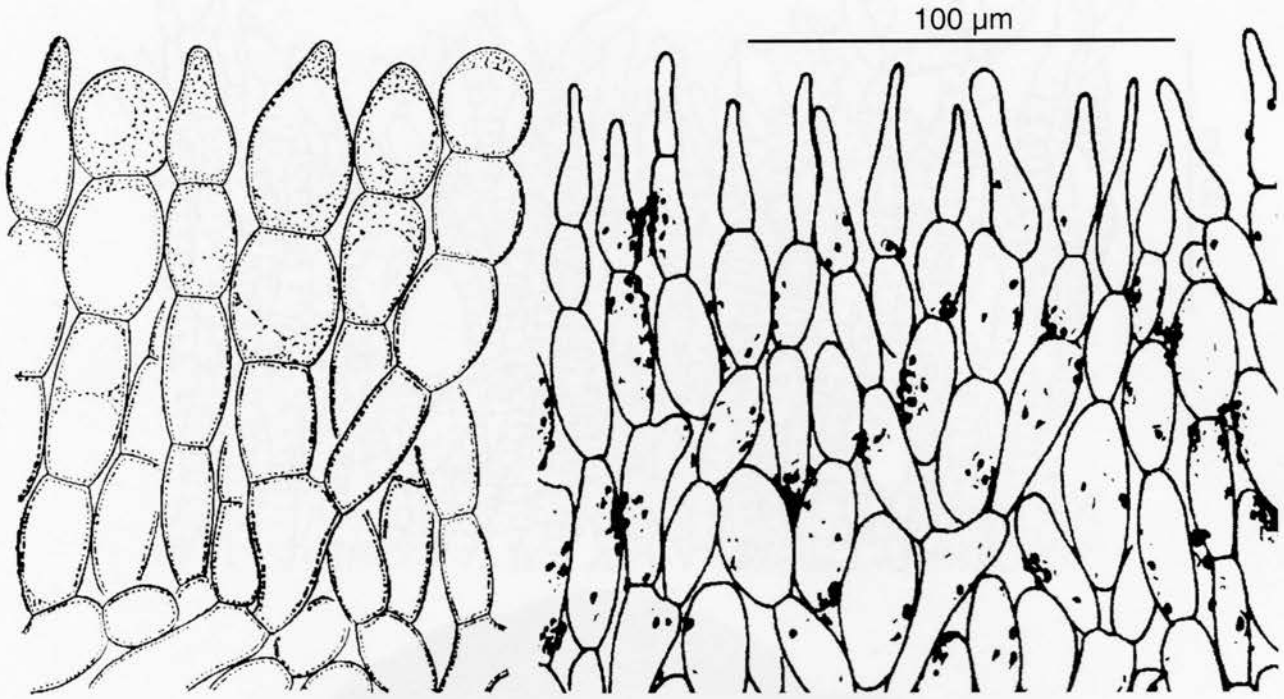
Trichocutis genannt (Fig. 8.87). Sie tritt bei mehreren Porlingen im Verlauf der Fruchtkörper-Entwicklung regelmässig auf. Aus der Entstehungsgeschichte wird klar, dass auf eine Lage mit mehr oder weniger antiklinem Hyphenverlauf eine Aussenlage mit abgebogenem bis periklinem Hyphenverlauf folgt. "Die Trichocutis stellt sich als ein Gebilde dar, das in seiner Entstehung ganz besonders von Aussenfaktoren abhängig ist. Daher darf es nicht wundernehmen, wenn in manchen Fällen nur Teile der Fruchtkörperoberfläche mit einer solchen 'Cutis' bedeckt sind und in andern Fällen mehrere solcher Lagen übereinander ausgebildet werden. Wie H. Lohwag bei *Ungulina quercina* feststellte, erfolgt letzteres durch Auswachsen der Lage zu einem Trichoderm und Wiederholung dieses Vorganges" (K. LOHWAG 1940: 408).



Figur 8.88: Das Palisadoderm (oben, *Xerocomus chrysenteron*) kann während des Breitenwachstums des Hutes oder beim Antrocknen des Pilzes in Schollen aufbrechen und dem Hut ein felderig-zerrissenes Aussehen verleihen. Die jungen Hüte dieses Röhrlings zeigen ein kontinuierliches, die älteren ein felderig aufgebrochenes Palisadoderm. – Nach Simonini 1995 und Michael/Hennig, Handbuch für Pilzfreunde, Erster Band, Fischer Verlag Jena, 1958.

Figure 8.88: The palisadoderm (top, *Xerocomus chrysenteron*) may break up into flat scales due to the expansion of the cap or to dry weather (bottom). The young pilei of this bolete are covered by a continuous palisadoderm, the older, more expanded ones show a fragmented palisadoderm.

Wenn die Hyphen eines Trichoderms stärker antiklin und zudem mehr oder weniger parallel ausgerichtet sind, so dass sie eine (oft unregelmässige) Palisade bilden, so spricht man von einem **Palisadoderm** (LOHWAG 1941). Solche können bei vielen Röhrlingen angetroffen werden (Fig. 8.88), wo sie auch leicht gelatinös sein können und dem Pilzhut eine schwach schmierige Oberfläche verleihen.



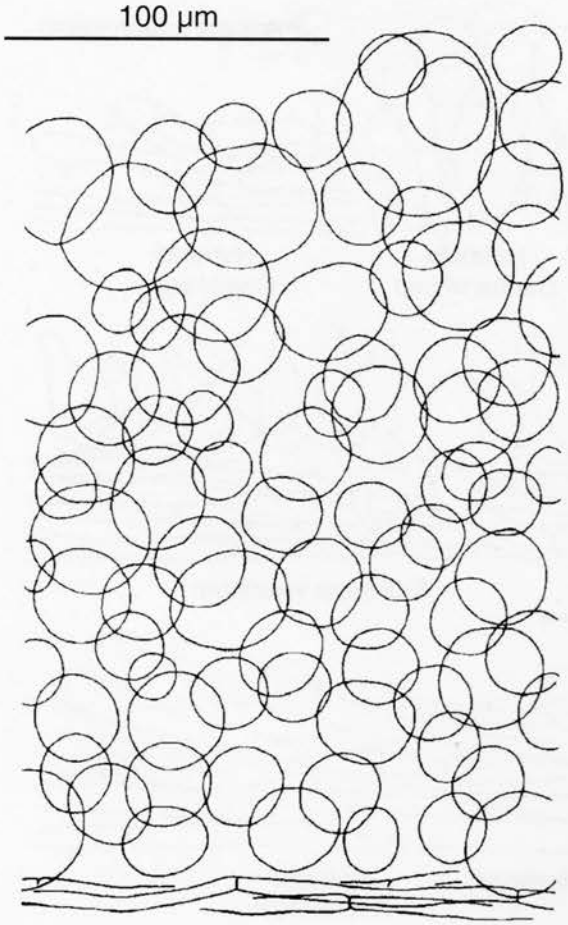
Figur 8.89: Physalo-Palisadoderme zweier tropischer Röhrlinge. Die Pileipellis von *Boletus phaeocephalus* zeigt ein körniges, inkrustierendes und interhyphiges Pigment. – Nach Corner 1972, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.89: Physalo-palisadoderm of two tropical boletes. The pileipellis of *Boletus phaeocephalus* shows an incrusting and intrahyphal pigment.

Die Hyphen eines Palisadoderms sind oft turgeszent erweitert. Eine solche Struktur kann **Physalo-Palisadoderm** genannt werden. Sie sind bei den Röhrlingen weit verbreitet (Fig. 8.89). Im Extremfall runden sich die Zellen zu Sphärocysten ab, die sich voneinander ablösen können (Fig. 8.90). So entsteht eine pulverige Deckschicht, die sich leicht von ihrer Unterlage ablösen lässt und für die hier die Bezeichnung **Konioderm** vorgeschlagen wird (gr. konia = Staub, Pulver). Ähnliche pulverige Beläge können auch vom Velum gebildet werden und dürfen nicht mit einer Deckschicht verwechselt werden. (z.B. bei *Amanita*-Arten).

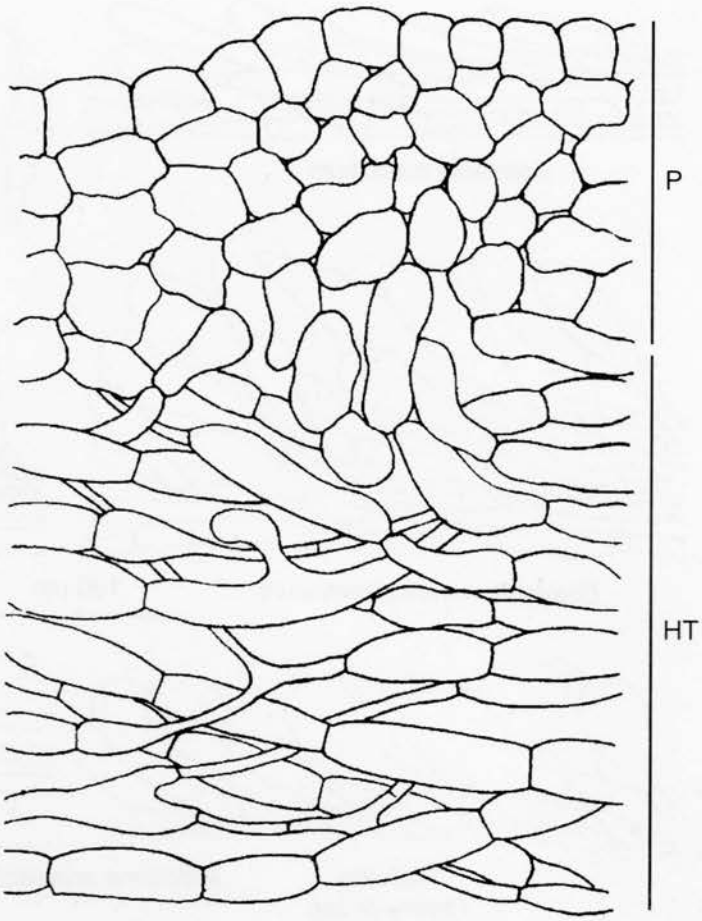
Das **Paraderm** besitzt nach LOHWAG (1941: 109) einen pseudoparenchymatischen Bau. Es kann formal sowohl von einer Cutis als auch von einem Physalo-Palisadoderm durch starke Verkürzung der Zellen abgeleitet werden, wobei die Zellen durch gegenseitigen Druck rundlich-polyedrische Formen annehmen (Fig. 8.91). Solche Pelles sind nicht weit verbreitet. Das Konioderm wurde von LOHWAG & PERINGER (1937) zusammen mit dem Paraderm als Epithel bezeichnet; aber dieser Begriff steht im krassen Gegensatz zu dessen Gebrauch in der übrigen Biologie und sollte deshalb nicht benützt werden.

Durch Reduktion des Paraderms auf eine einzige Schicht kugeliger oder isodiametrisch-polyedrischer Zellen entsteht das **Sphaerocystoderm,** und



Figur 8.90: Konioderm auf dem Hut von *Cystolepiota bucknallii*. – Nach Bresinsky & Schwarzer 1969, elektronisch kopiert.

Figure 8.90: Konioderm on the cap of the gill fungus *Cystolepiota bucknallii*.

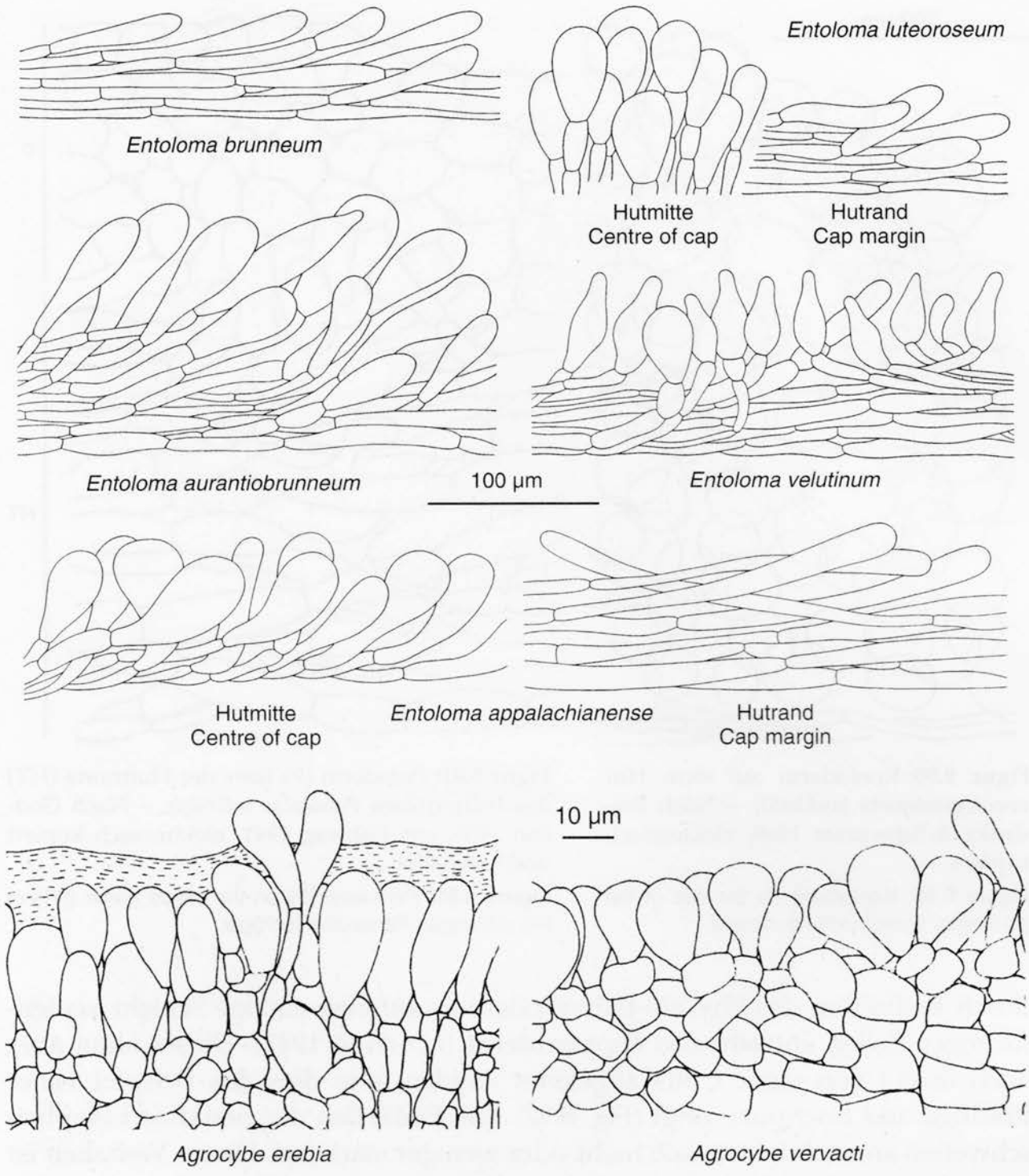


Figur 8.91: Paraderm (P) über der Huttrama (HT) des Blätterpilzes *Panaeolus retirugis*. – Nach Godfrin 1903, aus Lohwag 1941, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.91: Paraderm (P) on the pileus trama (HT) of the gill fungus *Panaeolus retirugis*.

durch Reduktion des Physalo-Palisadodermes auf eine einzige Schicht keulenförmiger Zellen entsteht das **Hymeniderm** (LOHWAG 1941). Dieses kann aber auch direkt von einer Cutis abgeleitet werden, wie dies das Beispiel vieler Rötlinge und Dachpilze zeigt (Fig. 8.92). Die Endzellen der periklinen Hyphen schwellen an und richten sich mehr oder weniger stark auf. Dieses Verhalten ist besonders stark in der Hutmitte ausgeprägt und verliert sich gegen den Hutrand. Dadurch entsteht eine Pileipellis, die vom Hutrand zur Hutmitte alle Übergänge zwischen einer Cutis und einem Hymeniderm zeigt. Häufig sind die aufgerichteten, turgeszenten Zellen in kleinen Gruppen zusammengefasst, wodurch der Hut ein punktiertes bis fein schuppiges Aussehen annimmt.

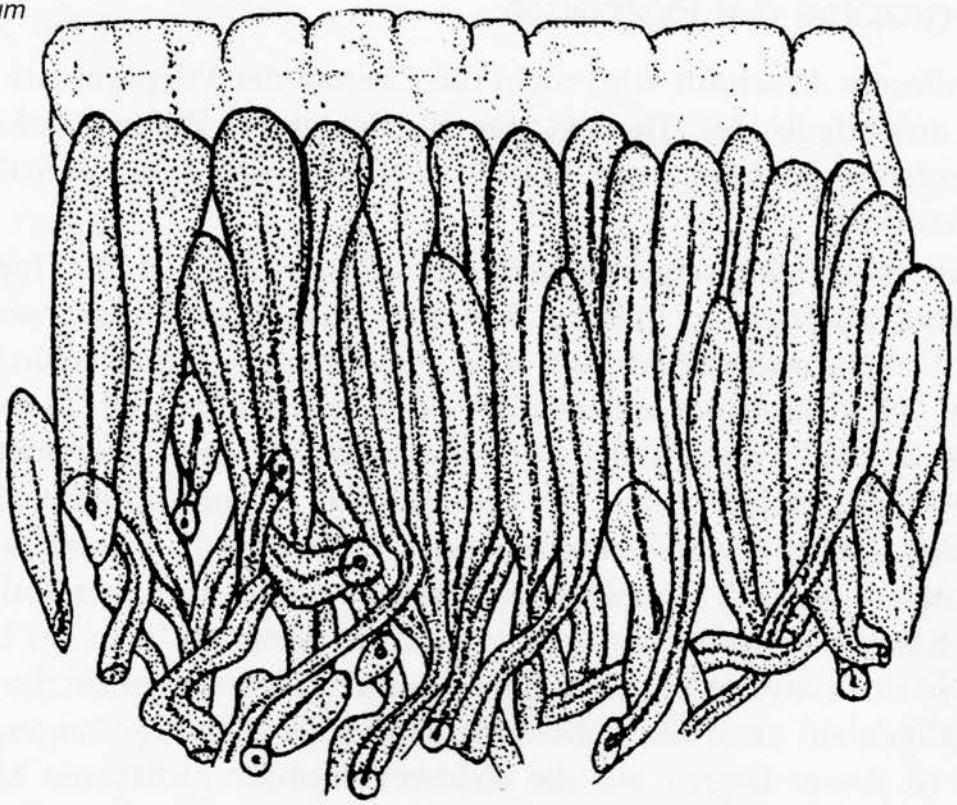
Manche Hutpilze, z.B. die schleimigen Arten der Gattungen *Agrocybe* und *Oudemansiella (= Xerula)*, zeigen ein Ixohymeniderm, und einige Porlinge, besonders aus der Gattung *Ganoderma*, zeigen ein Crustohymeniderm (Fig. 8.93).



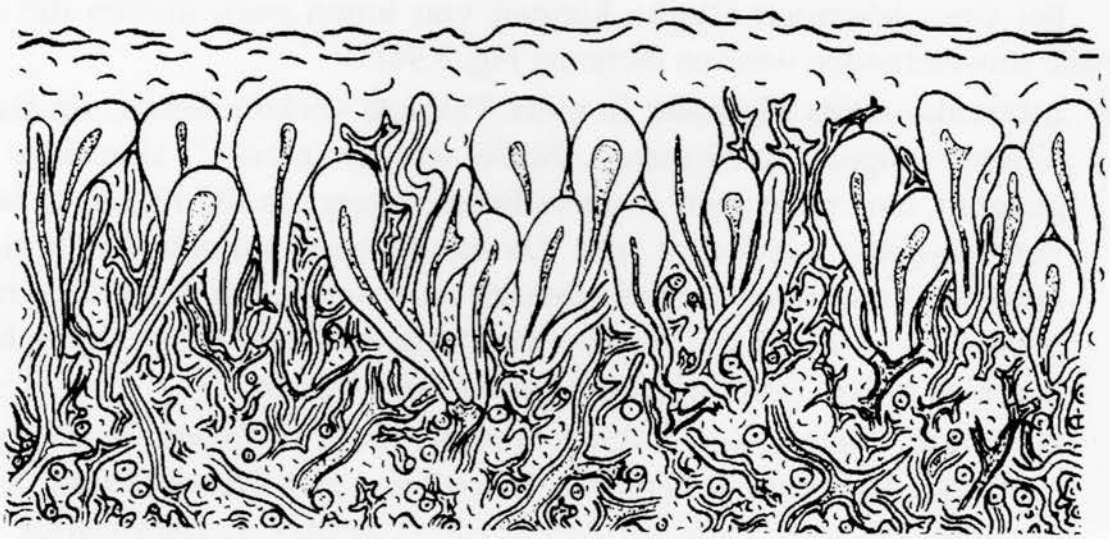
Figur 8.92: Das Hymeniderm und dessen Ableitung von einer Cutis durch zunehmende Aufrichtung turgeszenter Endzellen, am Beispiel einiger amerikanischer Rötlinge gezeigt. Bei *Entoloma luteoroseum* und *E. appalachianense* findet dieser Übergang auf einem einzigen Hut vom Hutrand zur Hutmitte statt; bei den *Agrocybe*-Arten ist der ganze Hut von einem Hymeniderm bedeckt. – Nach Noordeloos 1988 *(Entoloma)* und Nauta 1987, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.92: The hymeniderm and its derivation from a cutis by increasing anticlinal orientation of inflated hyphal end cells of the pileipellis as exemplified by some north american rhodophylloid agarics. The transition from a cutis to a hymeniderm can be observed at the surface of a single pileus of *Entoloma luteoroseum* or *E. appalachianense*. The cap of the species of *Agrocybe* is entirely covered by a hymeniderm.

Ganoderma lucidum



Perenniporia clelandii



Figur 8.93: Porlinge sind oft von einer harzig inkrustierten Pellis bedeckt. Hier handelt es sich in beiden Fällen um ein Crustohymeniderm. – Nach Haddow 1931 (oben) und Corner 1987 (unten), elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.93: The polypores are frequently covered by a pellis incrusted with a resinous matter. In the two examples shown the pellis is a crustohymeniderm.

Topographie der Pigmente

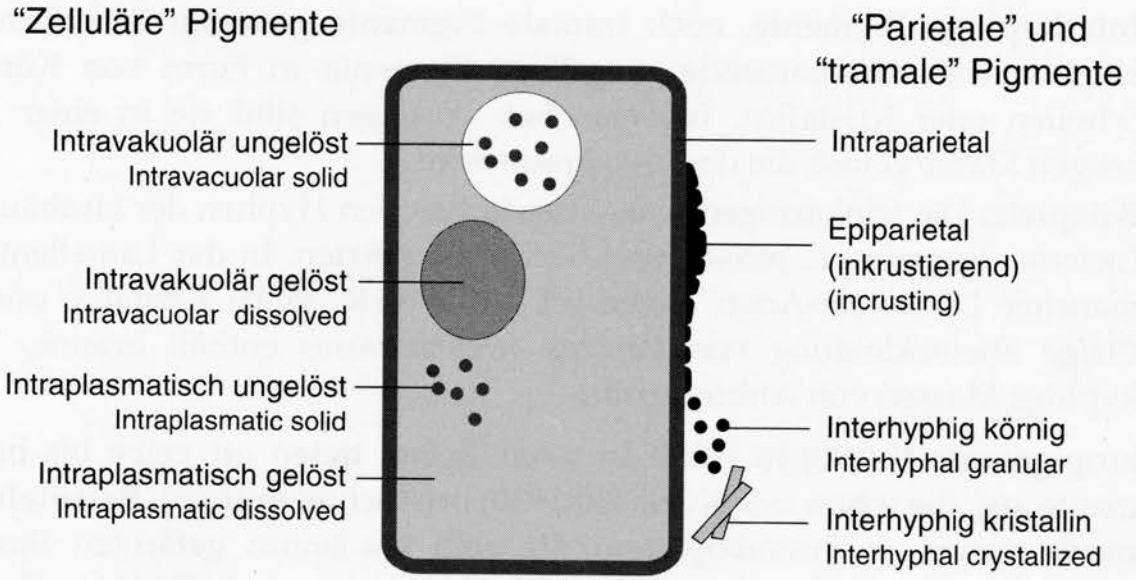
In diesem Abschnitt wird nicht die Chemie der Pilzpigmente behandelt, da diese ausserhalb des Themas des Buches steht. Zusammenfassende Übersichtsreferate wurden von EUGSTER (1973) und GILL & STEGLICH (1987) veröffentlicht.

Vom morphologischen Standpunkt aus gesehen ist die Topographie der Pigmente, also der Ort und die Art und Weise ihres Vorkommens von Bedeutung. Der taxonomische Wert der Pigmenttopographie wurde zuerst von MAIRE (1910) in seiner Arbeit über die Klassifikation der Täublinge erkannt, und es war KÜHNER (1934b), der zum ersten Mal eine Übersicht der verschiedenen Topographien gab. Er unterschied 1) Intrazelluläre Pigmente der lebenden Zellen (cytoplasmatisch oder vakuolär), 2) Intrazelluläre Pigmente der toten Zellen, 3) Membranäre Pigmente und 4) Interzelluläre Pigmente. Diese Klassifikation wurde auch von ROMAGNESI (1947) bei der taxonomischen Analyse der Gattung *Entoloma* übernommen. Damals wurde die Hyphenwand (und allgemein auch die Zellwand) häufig als Membran angesprochen, doch heute ist dieser Begriff auf die elektronenoptisch sichtbaren Membranen im Cytoplasma beschränkt (endoplasmatisches Retikulum, Kernhülle, Tonoplast, Plasmalemma, etc.). Deshalb haben SINGER & CLÉMENÇON (1972) vorgeschlagen, an Stelle von membranär "parietal" zu gebrauchen (paries = die Wand).

Bei einer lebenden Hyphe können von innen nach aussen die folgenden Fälle unterschieden werden (Schema Fig. 8.94):

- **Intravakuoläres Pigment**: In einer Vakuole vorkommende, im Saft gelöste, seltener ungelöste Pigmente. Beide werden meist "vakuoläres Pigment" genannt, eine nicht ganz saubere Bezeichnung, da die Pigmente selbst nicht von Vakuolen durchsetzt sind. Da die gelösten vakuolären Pigmente einer Huthaut wasserlöslich sind, werden sie vom Regen besonders rasch weggespült, was zu einem Verblassen ("Auswaschen") des Hutes führt. Dies kann bei vielen Täublingen gut beobachtet werden.

  Beispiele: Pileipelles von *Amanita muscaria, A. phalloides, A. spissa,* der stark gefärbten *Hygrocybe*-Arten, z.B. *H. coccinea,* der *Pluteus*-Arten, z.B. *Pluteus cervinus;* mehrerer *Entoloma*-Arten, z.B. *E. hirtipes, E. conferendum, E. porphyrophaeum,* vieler Täublinge, z.B. *Russula cyanoxantha, R. paludosa;* von *Hygrophoropsis aurantiaca, Tricholomopsis rutilans, Calocybe ionides* und *C. carneum,* von *Tricholoma sejunctum, Armillaria mellea* (s.str.), *Lactarius fuliginosus, Oudemansiella (Xerula) radicata, Megacollybia platyphylla, Leccinum aurantiacum* und *L. scabrum.* Cheiloleptocystiden von *Mycena rosella, Mycena pelianthina, Pluteus atromarginatus.* Ungelöstes, feinkörniges intravakuoläres Pigment kommt bei *Lepiota marriagei* (Hutschuppen) und bei *Lepiota luteocystidiata* (Leptocystiden) vor.



Figur 8.94: Schema der Pigmenttopographie lebender Zellen. Nekropigmente (nur nach dem Tod der Zelle) nicht berücksichtigt.

Figure 8.94: Topography of the pigments of the living cells. Necropigments of dead cells are not indicated.

- **Intraplasmatisches Pigment**: Im Cytoplasma ausserhalb der Vakuolen liegende Pigmente, gelöst oder ungelöst. Beide werden meist "plasmatisches Pigment" genannt.

  Beispiele: *Lepista nuda* (im Mikroskop oft blass), *Cortinarius violacaeus, Inocybe geophylla* (violetter Hut), *Leucocoprinus birnbaumii* (ungelöst).
- **Intraparietale Pigmente**: In der Hyphenwand eingelagerte Pigmente. In dünnen Wänden meist schwierig zu erkennen.

  Beispiele: *Hypsizygus ulmarius, Lyophyllum decastes* und die verwandten Arten, *Entoloma rhodocylix, Agrocybe erebia, Simocybe centunculus, Panaeolus campanulatus* (alle nach KÜHNER 1934).
- **Epiparietale Pigmente**, auch **inkrustierende Pigmente** genannt: Der Hyphenwand aufgelagerte Pigmente. Kommen in mehreren Formen vor, meist als zerrissene, schollige oder körnige Auflagerungen, seltener als durchgehende, gleichmässige Schicht, die dann lichtoptisch kaum vom intraparietalen Pigment unterschieden werden kann. Solche Schichten zerreissen meist mit der Streckung der Hyphenwand während der Fruchtkörperentwicklung und können dann leichter als epiparietal erkannt werden.

  Beispiele: Inkrustierende Pigmente sind häufig. Lohnende Objekte mit gut sichtbaren epiparietalen Pigmenten sind *Tricholoma terreum* (und verwandte Arten), *Omphalina obscuratum* (und verwandte Arten), die dunkelbraunen *Cortinarius*-Arten, die meisten Arten der Gattungen *Tubaria, Kuehneromyces,* und *Galerina,* sowie *Stropharia aeruginosa* und die *Hypholoma*-Arten.

- **Interhyphige Pigmente**, auch **tramale Pigmente** genannt: Zwischen den Hyphen frei vorkommende, ungelöste Pigmente in Form von Körnern, Schollen oder Kristallen. Bei manchen Porlingen sind sie in einer harzartigen Masse gelöst, die dadurch braun wird.

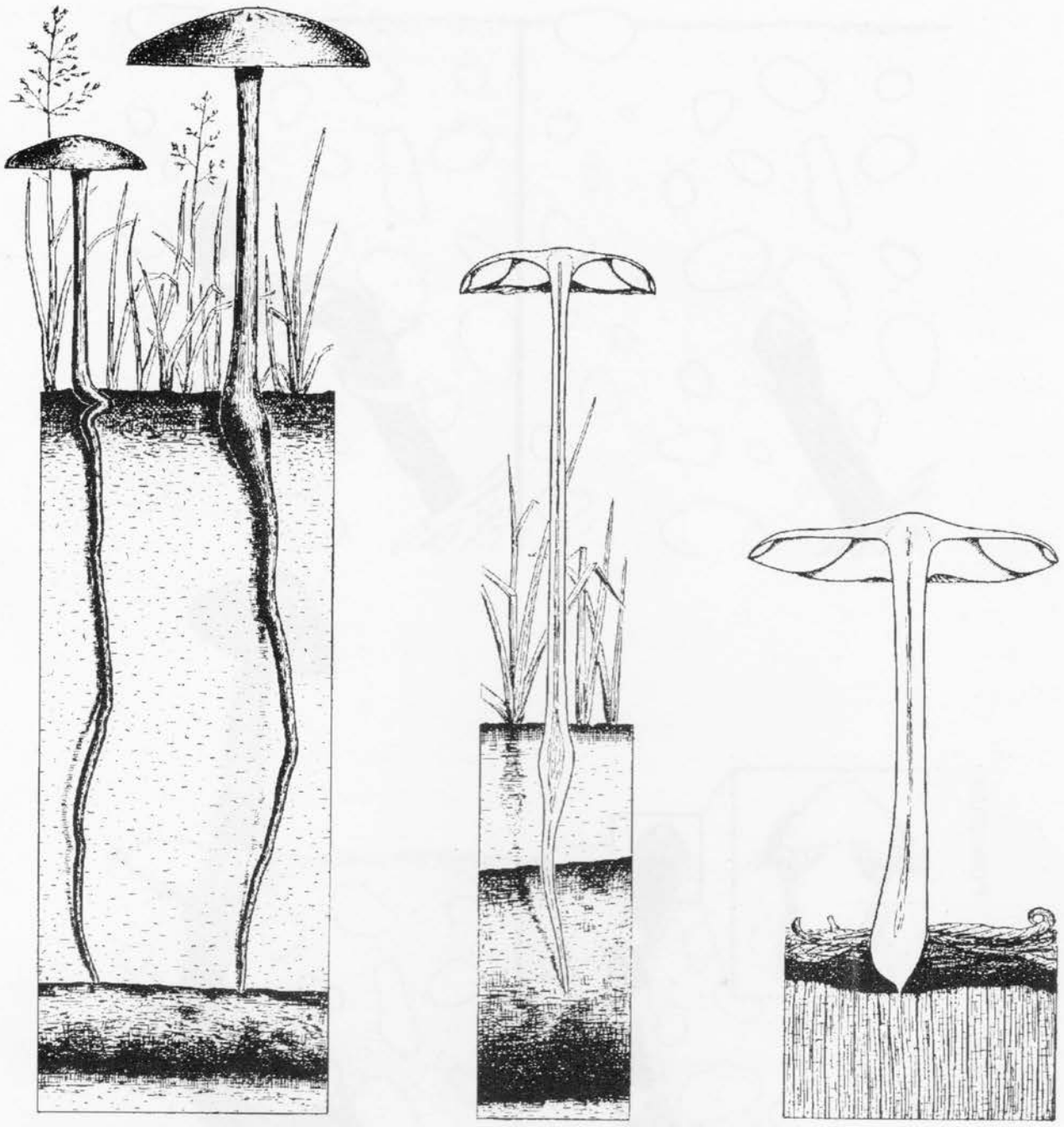
  Beispiele: Die feinkörnigen Massen zwischen den Hyphen der Huthaut von *Lactarius lignyotus, L. picinus* und verwandter Arten. In der Lamellentrama mancher *Dermocybe*-Arten liegen oft auffallende, gelbe Kristalle, und die filzige Stielbekleidung von *Paxillus atrotomentosus* enthält braune, interhyphige Massen von Atrotomentin.

Nekropigmente (LOCQUIN 1953): In toten Zellen treten oft gelbe bis braune Pigmente auf, die schon von KÜHNER (1934) beobachtet wurden. **Beispiele:** Die Pigmente mancher Thrombopleren; die gelb bis braun gefärbten Basidien mancher Arten der Gattungen *Inocybe, Cortinarius* und *Pholiota.* Zu den Nekropigmenten können auch die braunen Massen gezählt werden, die sich zwischen den Basidien mancher Blätterpilze anhäufen, z.B. bei den nach Berührung schwärzenden *Lyophyllum*-Arten.

Pseudorhizen

Die Basidiome mehrerer Blätterpilze sind mit einem wurzelähnlichen Organ in den Boden eingesenkt. Als erster hat FAYOD (1889: 214) auf dieses oft mit einer Wurzel oder einem Stiel verwechselte Organ aufmerksam gemacht und die Bezeichnung "Pseudorhiza" eingeführt. Am Beispiel von *Oudemansiella radicata (= Xerula radicata)* beschrieb er kurz, wie die Pseudorhiza das auf einer Baumwurzel entstandene Basidiomprimordium durch den Boden hinauf schiebt, bis es ans Tageslicht tritt. Erst dann entwickeln sich Stiel und Hut des Pilzes weiter. Das Längenwachsum der Pseudorhiza ist deshalb nicht apikal sondern interkalar (unter dem Primordium). Je tiefer die Baumwurzel vergraben ist, desto länger wird die Pseudorhiza. BULLER (1934) bildete solche ab, aber ohne wesentlich Neues beizufügen (Fig. 8.95). Das Empordringen der Pseudorhiza von *Oudemansiella (Xerula) melanotricha* durch steinigen Boden wurde von SZCZEPKA & SOKÓL (1986) anschaulich dargestellt (Fig. 8.96). Solche Pseudorhizen werden von JACQUES-FÉLIX (1967) **Geopodien** genannt.

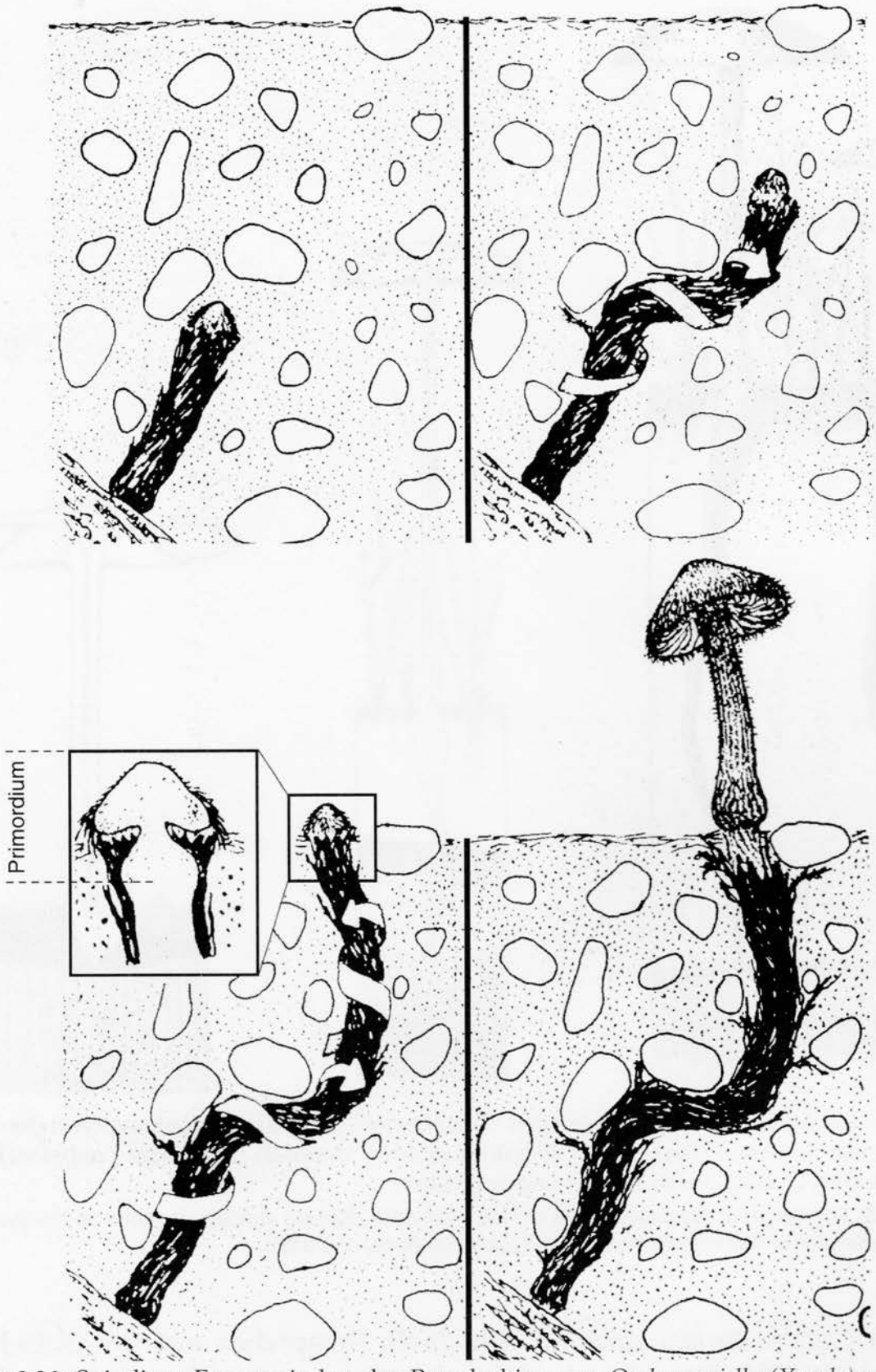
Die Fruchtkörper von *Coprinus cinereus* besitzen bisweilen eine Pseudorhiza und werden dann oft als *Coprinus macrorhizus* angesprochen. Auch hier stösst nach BULLER (1934) die Pseudorhiza ein Fruchtkörperprimordium durch das Substrat. Nach dem Vergehen des Fruchtkörpers bilden sich auf der alten Pseudorhiza zahlreiche neue Fruchtkörperprimordien unterhalb der Oberfläche des Substrates, die wiederum durch neue Pseudorhizen an die Oberfläche gestossen werden. Dadurch können verzweigte Pseudorhizen entstehen, die von JACQUES-FÉLIX (1967) **Sympodien** genannt werden (Fig. 8.97, 8.98).



Figur 8.95: Die Länge der Pseudorhiza von *Oudemansiella (Xerula) radicata* hängt von der Dicke des über dem Substrat (Wurzel oder Strunk) liegenden Materials (Erde oder Laubstreu) ab. – Nach Buller 1934, elektronisch kopiert und bearbeitet.

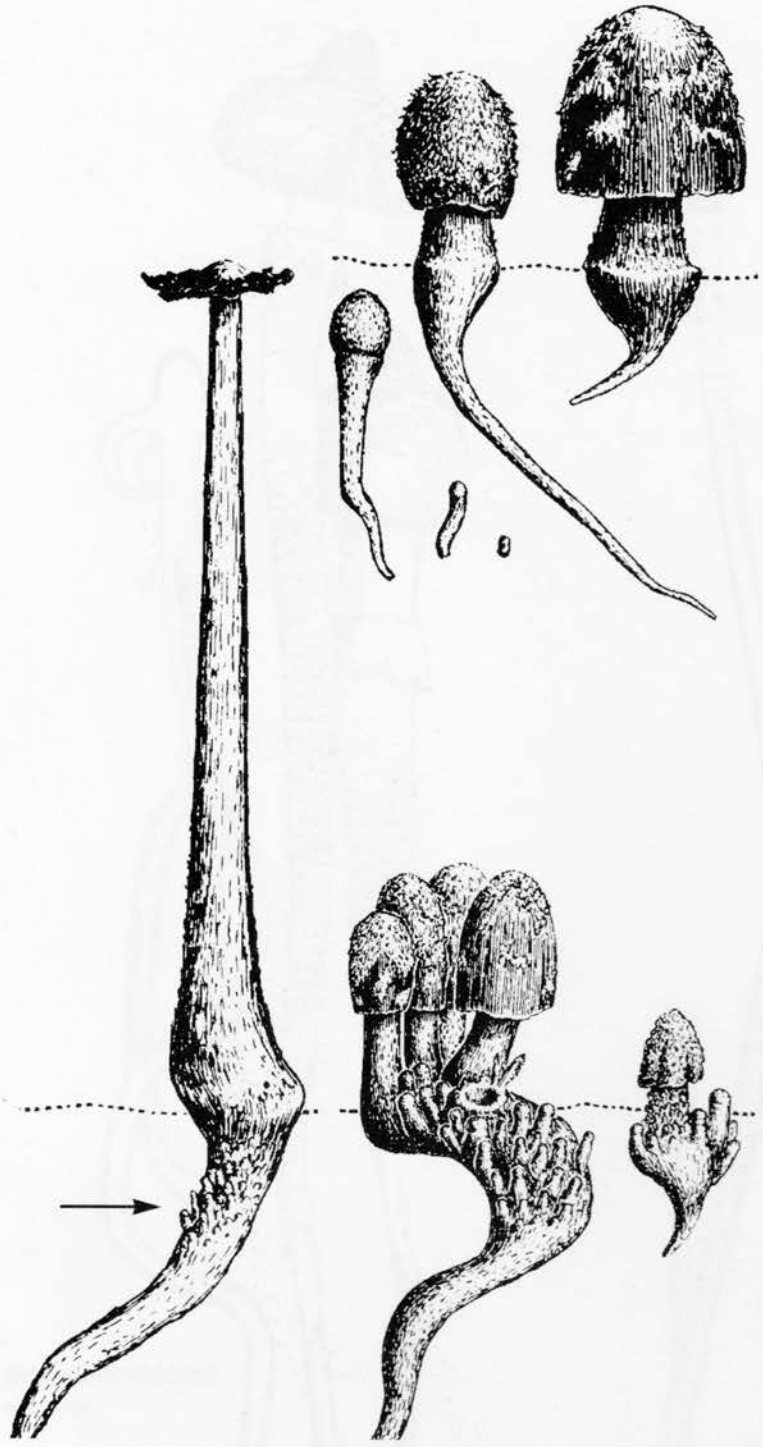
Figure 8.95: The length of the pseudorhiza of *Oudemansiella (Xerula) radicata* depends on the thickness of the material (soil or leaf-mould) covering the substrate (roots or stump).

Auch *Collybia fusipes* zeichnet sich durch Sympodien aus (JACQUES-FÉLIX 1967; BULLER 1934). Sie unterscheiden sich von den andern Pseudorhizen durch ihre mehrere Jahre dauerndes Leben und der damit verbundenen, büscheligen Verzweigung der Pseudorhizen (Fig. 8.98). Da während mehrerer Jahre immer neue Fruchtkörper gebildet werden, speichert diese Pseudorhize Nährstoffe ähnlich wie ein Sklerotium.



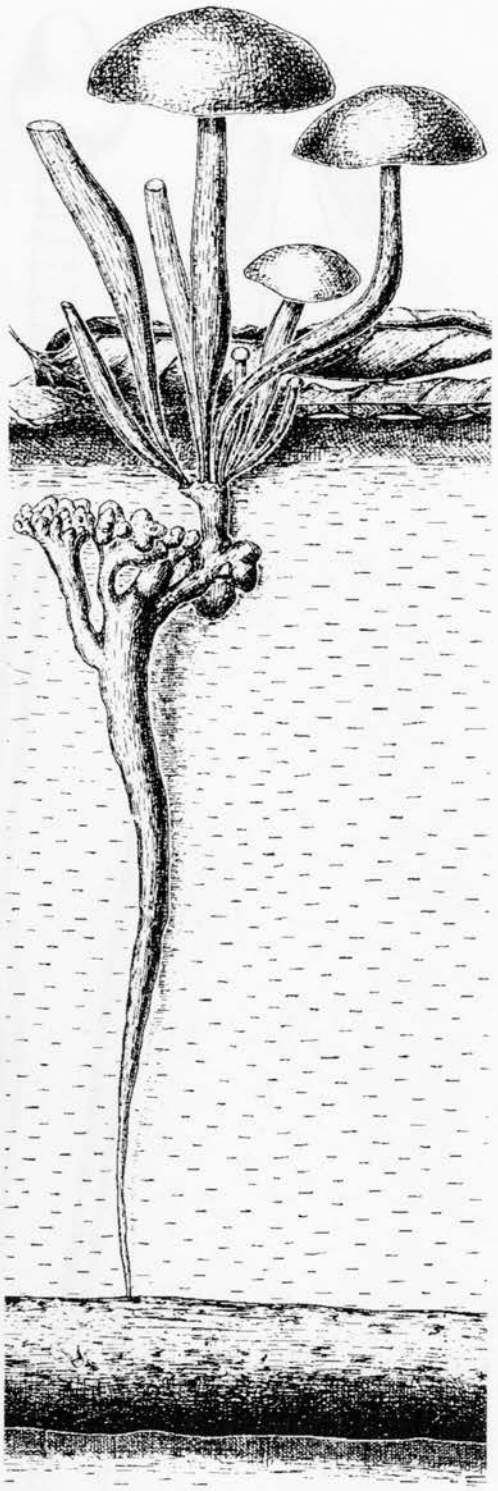
Figur 8.96: Spiraliges Emporwinden der Pseudorhiza von *Oudemansiella (Xerula) melanotricha* durch einen mit Steinen durchsetzten Boden unter Änderung der Drehrichtung. Das apikale Fruchtkörperprimordium wird passiv durch den Boden geschoben. – Nach Szczepka & Sokól 1986, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.96: The primordium of *Oudemansiella (Xerula) melanotricha* is driven through stony soil by the spiral drilling movement of the pseudorhiza. Note the change of the drilling movement.



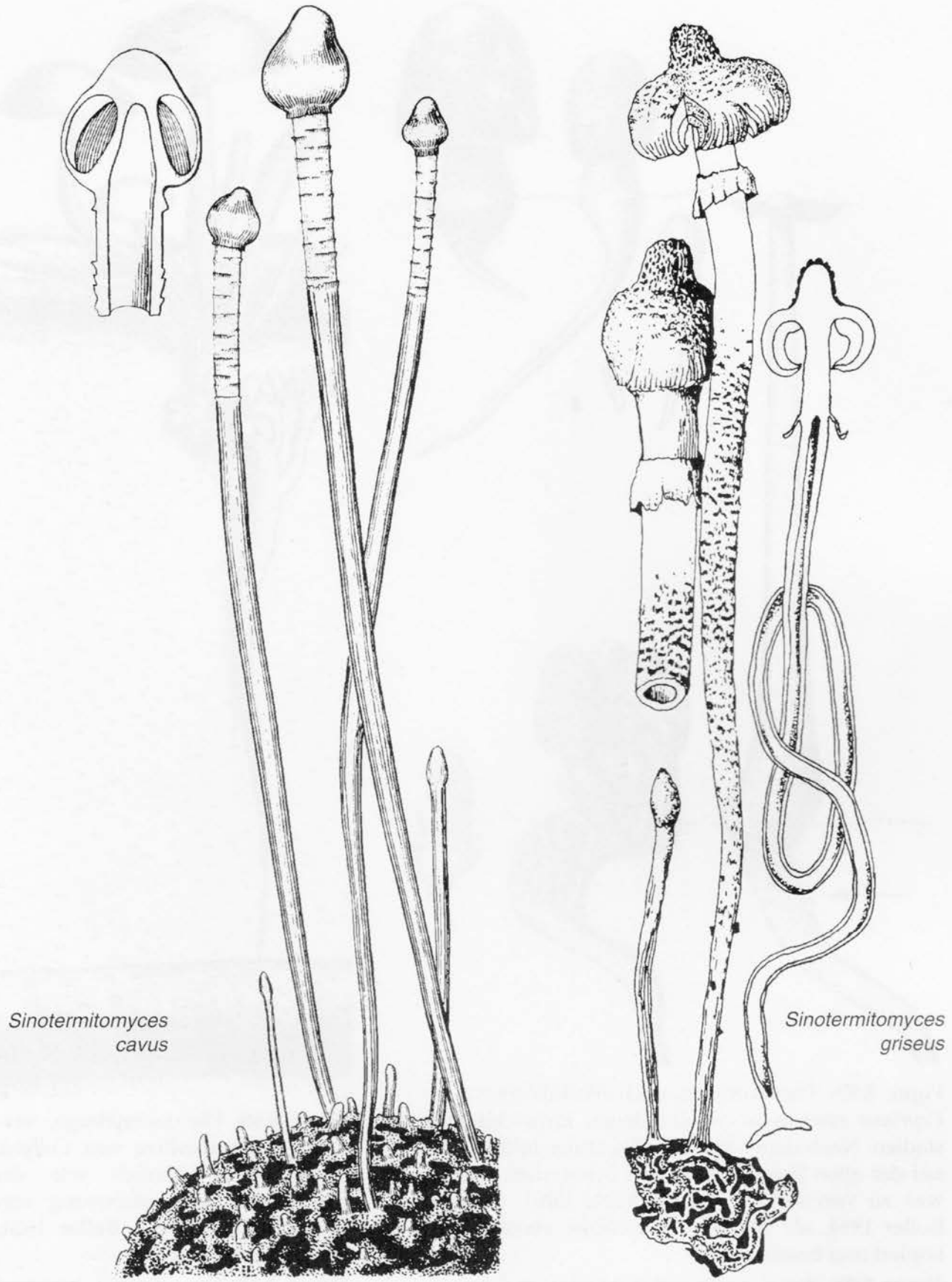
Figur 8.97: Pseudorhizen und Fruchtkörper von *Coprinus cinereus* in verschiedenen Entwicklungsstadien. Nach dem Vergehen des Hutes bilden sich auf der alten Pseudorhiza neue Primordien (Pfeil), was zu verzweigten Pseudorhizen führt. – Nach Buller 1934, als *Coprinus macrorhizus,* elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.97: Pseudorhizae and fruit-bodies of *Coprinus cinereus (= C. macrorhizus)* in various stages of development. After the deliquescence of the cap new primordia sprout from the old pseudorhiza (arrow), leading to branched pseudorhizae.



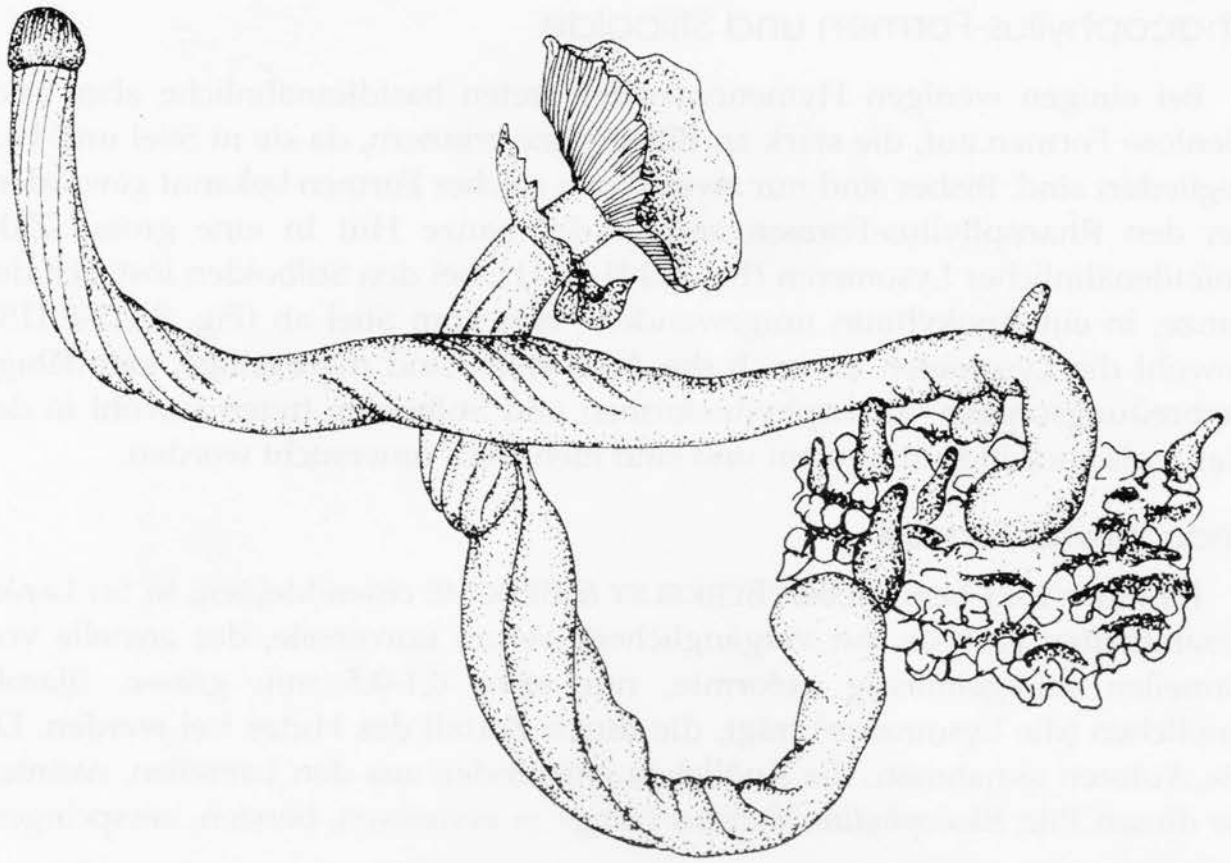
Figur 8.98: Die mehrjährige, verzweigte Pseudorhiza von *Collybia fusipes* dient ähnlich wie ein Sklerotium der Speicherung von Nährstoffen. – Nach Buller 1934, elektronisch bearbeitet.

Figure 8.98: The perennial, branched pseudorhiza of *Collybia fusipes* stores food reserves like a sclerotium and produces crops of fruit-bodies for a few years.



Figur 8.99: *Sinotermitomyces*-Arten bringen ihre Primordien mit langen Pseudorhizen zur Oberfläche des Termitenbaues. – Nach Zang 1981, 1992, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.99: The species of *Sinotermitomyces* produce long pseudorhizae to bring the fruit-body primordia to the surface of the termite nests.



Figur 8.100: Die kräftigen Pseudorhizen von *Termitomyces eurrhizus* entwickeln sich aus Termitosphären (s. S. 162) im Innern grosser Termitennester und bringen die Primordien durch drehendes Durchwachsen des Nestbaumaterials an die Oberfläche der Bauten, wo sie sich zu den Pilzen entfalten. – Nach Pegler 1986, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.100: The stout pseudorhizae of *Termitomyces eurrhizus* develop from termitospheres in big termite nests and bring the primordia to the surface of the nest by drilling through the nest material. See page 162 for information about termitospheres.

Die Gattungen *Termitomyces* und *Sinotermitomyces* umfassen etwa zwei Dutzend Arten, die alle in Termitenbauten auf speziell von den Termiten aus Pflanzenmaterial hergestellten «Pilzkuchen» oder «meules» wachsen (HEIM 1977; ZANG 1981, 1992; PEGLER & VANHAECKE 1994). Auf dem Pilzsubstrat wachsen zahlreiche Termitosphären heran (vgl. S. 162), die, wenn sie nicht von den Termiten gefressen werden, zu langen Pseudorhizen auswachsen. Diese tragen apikal je ein Fruchtkörper-Primordium, das mit einer Drillbewegung durch die harte Masse des Termitenbaues gestrieben wird. Das Wachstum ist auch hier interkalar. An der Oberfläche des Baues angelangt entwickeln sich die Primordien zu Fruchtkörpern.

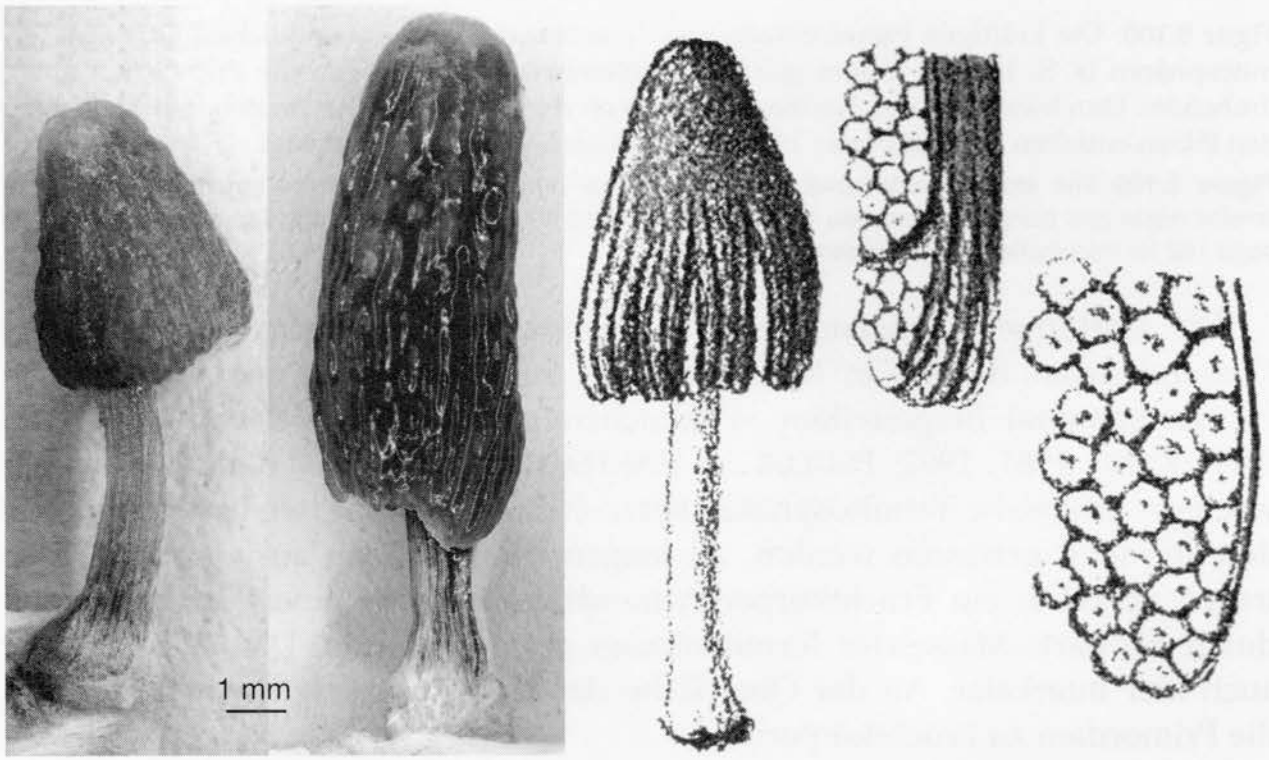
Die Pseudorhizen zeigen keine nennenswerte plectologische Unterschiede zu den Stielen und gehen oft fliessend in diese über. Bisweilen ist der Stiel voll und die Pseudorhize hohl (*Sinotermitomyces griseus*, Fig. 8.99), oder der Stiel ist hohl und die Pseudorhize voll (manche *Oudemansiella*-Arten).

Rhacophyllus-Formen und Stilboide

Bei einigen wenigen Hymenomyceten treten basidiomähnliche aber basidienlose Formen auf, die stark an Blätterpilze erinnern, da sie in Stiel und Hut gegliedert sind. Bisher sind nur zwei Typen solcher Formen bekannt geworden. Bei den Rhacophyllus-Formen zerfällt der ganze Hut in eine grosse Zahl bulbillenähnlicher Lysomeren (Fig. 8.101-8.111); bei den Stilboiden löst sich der ganze, in ein Apokybium umgewandelte Hut vom Stiel ab (Fig. 8.112-8.115). Sowohl die Lysomeren als auch die Apokybien sind mehrzellige, keimfähige Verbreitungsorgane. Rhacophyllusformen und Stilboiden treten sowohl in der Natur als auch in Kulturen auf und sind mehrmals untersucht worden.

Rhacophyllus-Formen

Im Jahre 1871 beschrieben BERKELEY & BROOME einen kleinen, in Sri Lanka gesammelten Hutpilz mit vergänglichem Velum universale, der anstelle von Lamellen unregelmässig geformte, nur etwa 0,1-0,5 mm grosse, lilarote Knöllchen (die Lysomeren) trägt, die durch Zerfall des Hutes frei werden. Da die Autoren annahmen, die Knöllchen entstünden aus den Lamellen, nannten sie diesen Pilz *Rhacophyllus lilacinus* (rhag- = zerreissen, bersten, zerspringen;

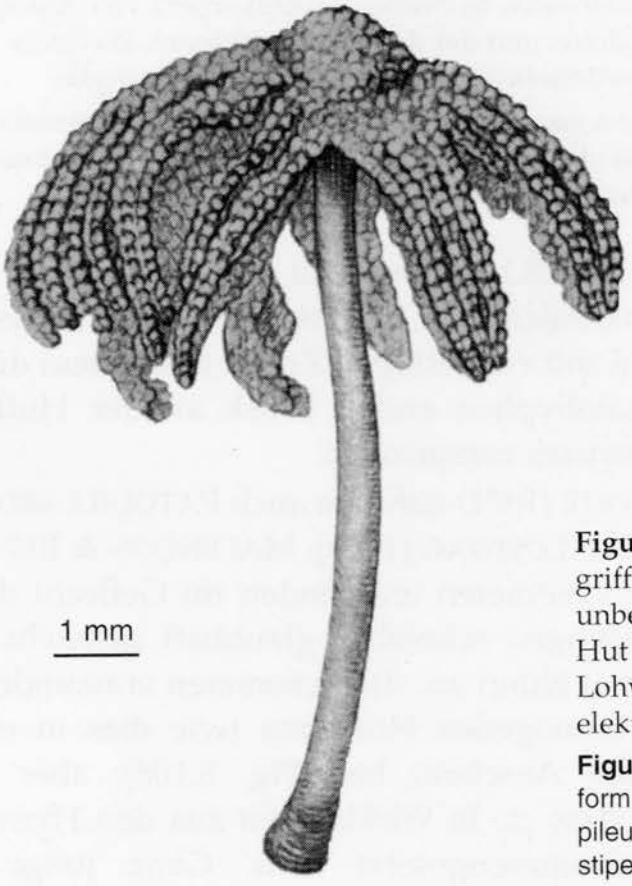


Figur 8.101: **Links:** Rhacophyllus-Formen vor dem Zerfliessen des Hutes. Dieser zeigt eine unebene Oberfläche, da die Lysomeren bereits gebildet sind. Fotografien aus einer Kultur. **Rechts:** Diese Zeichnungen scheinen den Zerfall der Lamellen in Lysomeren zu bestätigen. Nach Patouillard 1901, elektronisch kopiert und verändert.

Figure 8.101: **Left:** Rhacophyllus-forms grown in culture and photographed before deliquescence of the cap. **Right:** These drawings by Patouillard (1901) seem to confirm the idea of the fragmentation of the gill trama into lysomeres.

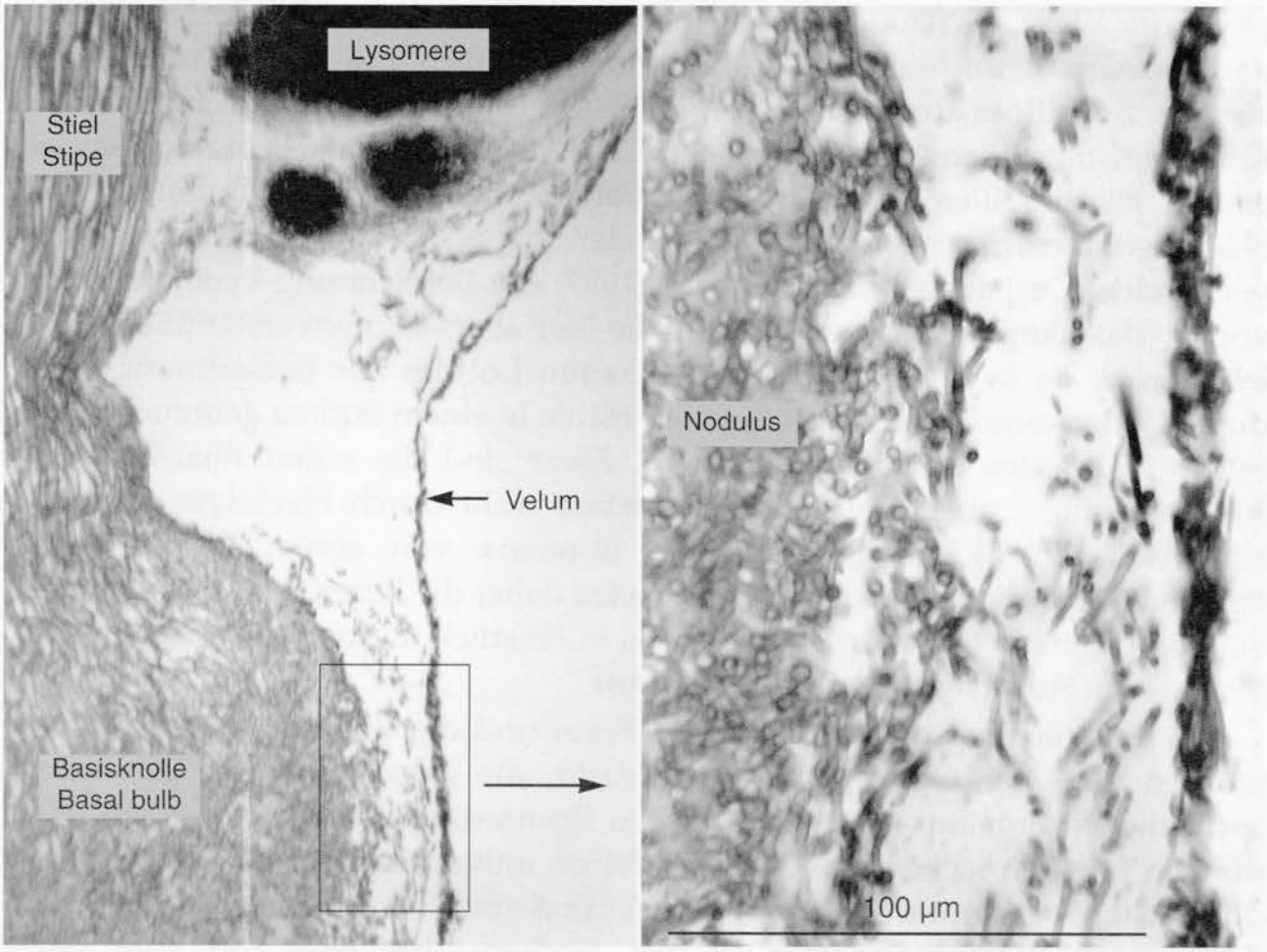
phyllon = Blatt). PATOUILLARD (1901, 1913) fand ähnliche Pilze in Nordafrika und Vietnam, bezeichnete die Knöllchen als Bulbillen und deren Auftreten im Hut als **Bulbillose der Lamellen** (Fig. 8.101). MANIOTIS (1964) vergleicht die Knöllchen mit Sklerotien, und REIJNDERS & MALENÇON (1969) bezeichnen sie einmal als Bulbillen, einmal als Sklerotien. Heute werden Bulbillen und Sklerotien in einem engeren Sinn verstanden und als Bildungen des Myceliums verstanden. Deshalb schlug GOROVOY (1977) die Bezeichnung Loculomentum vor (= "das Ding des kleinen Ortes"), die hier aber als missverständlich abgelehnt wird, da in der Mykologie der Stamm Loculo- zur Bezeichnung einer durch Geflechtsauflösung entstandenen Höhle in einem Stroma gebraucht wird (wie z.B. bei den Loculoascomyceten). Zwar sind die reifen Rhacophyllus-Knöllchen hohl, aber die Höhlen entstehen nicht durch Plectolyse, und die Knöllchen sind keine Stromata, da Stromata von einem Mycel durch Hyphenverfilzung gebildet werden. Es wird daher die Bezeichnung **Lysomeren** vorgeschlagen (lysis = Auflösung; meris = Teilstück. Lysomeren = durch Auflösung [des Hutes] entstandene Teilstücke).

Die Entwicklung der Rhacophyllus-Form und die Bildung der Lysomeren wurden von mehreren Autoren untersucht, die jedoch teilweise zu widersprüchlichen Ergebnissen gelangten. Das Primordium ist von einem aus sehr dünnen Hyphen locker geflochtenem Velum universale gänzlich bedeckt, das durch das Wachstum des Hutes gestreckt und stark verdünnt wird (Fig. 8.103, 8.104, 8.106). Der junge Hut ist erst trocken, aber bald tritt eine stark



Figur 8.102: Ältere, in Auflösung begriffene Rhacophyllus-Form eines unbekannten Blätterpilzes. Nur der Hut zerfällt in Lysomeren. – Nach Lohwag 1936, aus Lohwag 1941, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.102: An older Rhacophyllus-form of an unknown gill fungus whose pileus has begun disintegration. The stipe does not disintegrate.

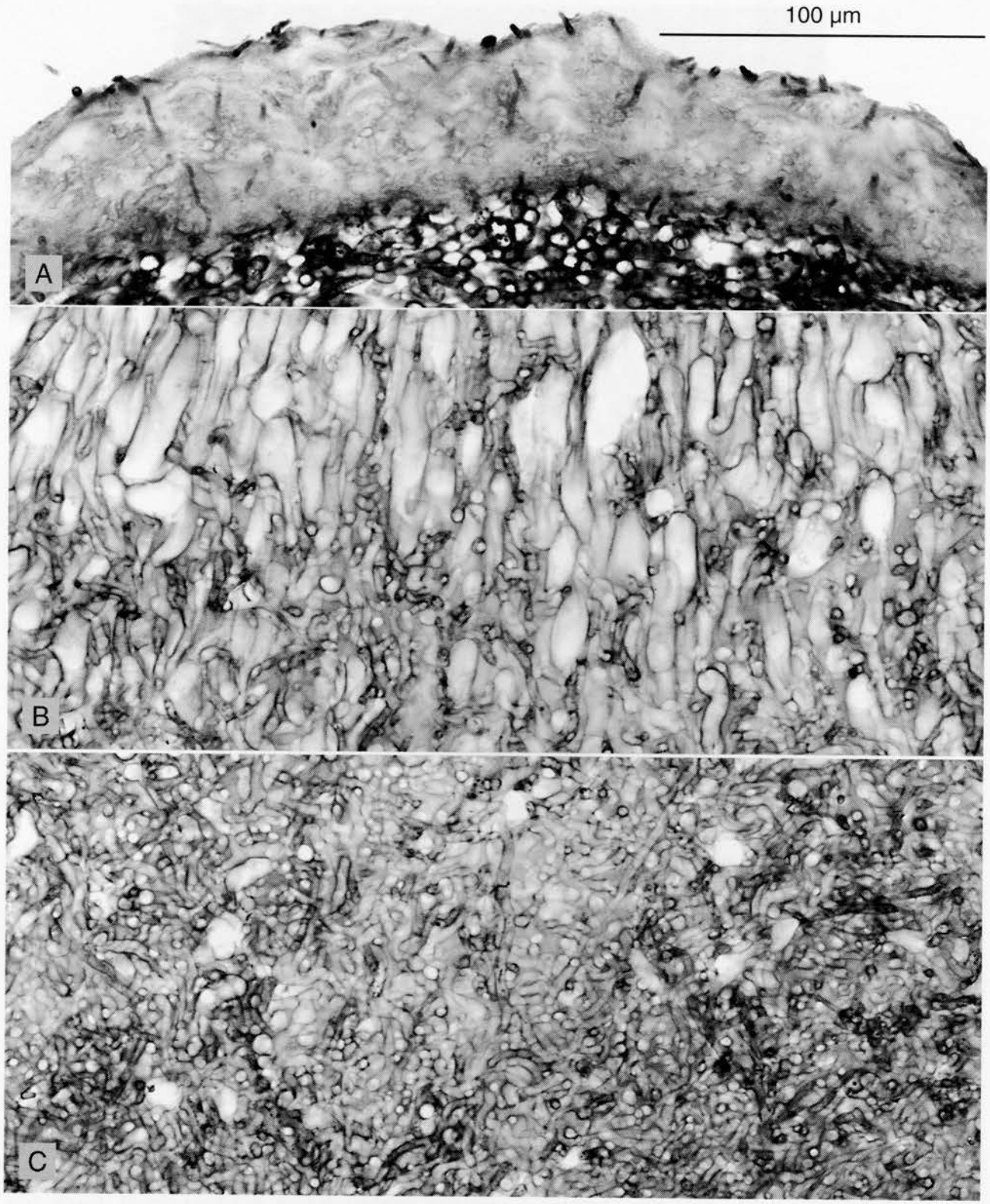


Figur 8.103: Basisknolle und Velum eines halbreifen Fruchtkörpers von *Rhacophyllus lilacinus*. Die Knolle besteht aus einem Nodulus und der daraus gewachsenen Stielbasis. Kulturmaterial, Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, Eisen-Zirkon-Hämatoxylin.

Figure 8.103: Basal bulb and veil of a semi-mature fruit-body of *Rhacophyllus lilacinus*. The basal bulb consists of the nodulus and the base of the stipe. Culture material, glutaraldehyde fixation, methacrylate embedding, stained with iron-zirconium haematoxylin.

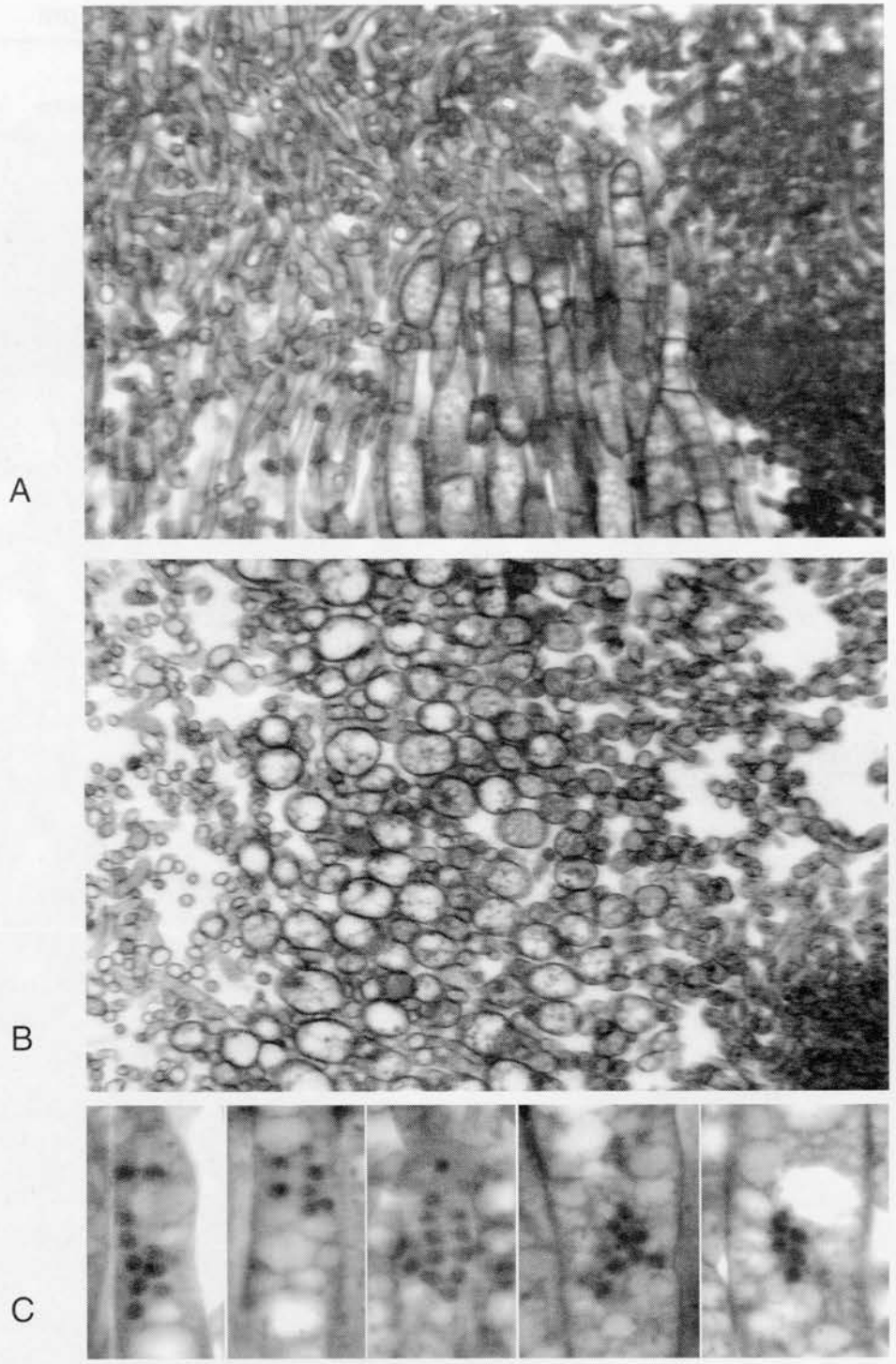
gelatinisierte Pileipellis auf (Fig. 8.104). Der Stiel entspringt einem Nodulus mit der für dieses Organ charakteristischen Struktur und besteht aus einer Röhre turgeszenter Physalohyphen mit vielkernigen Zellen und einem dünnhyphigen Mark. Die seitlichen Physalohyphen enden brüsk an der Huttrama, deren Hyphen direkt aus dem Stielmark entspringen.

So wie BERKELEY & BROOME (1871) nahmen auch PATOUILLARD (1901, 1913), MOREAU (1913), PETCH (1926), LOHWAG (1936), MALENÇON & BERTAULT (1970) und PEGLER (1986) an, die Lysomeren entstünden im Geflecht der Lamellen, was durch mehrere Abbildungen scheinbar glaubhaft gemacht wurde (Fig. 8.101, 8.102). MANIOTIS (1964) nahm an, die Lysomeren entstünden mehr oder weniger regellos in einer homogenen Huttrama (wie dies in einem älteren Primordium tatsächlich den Anschein hat, Fig. 8.108); aber REIJNDERS & MALENÇON (1969) zeigten, dass sie in Wirklichkeit aus den Hymenien zweier benachbarter Lamellen zusammengesetzt sind. Ganz junge Primordien



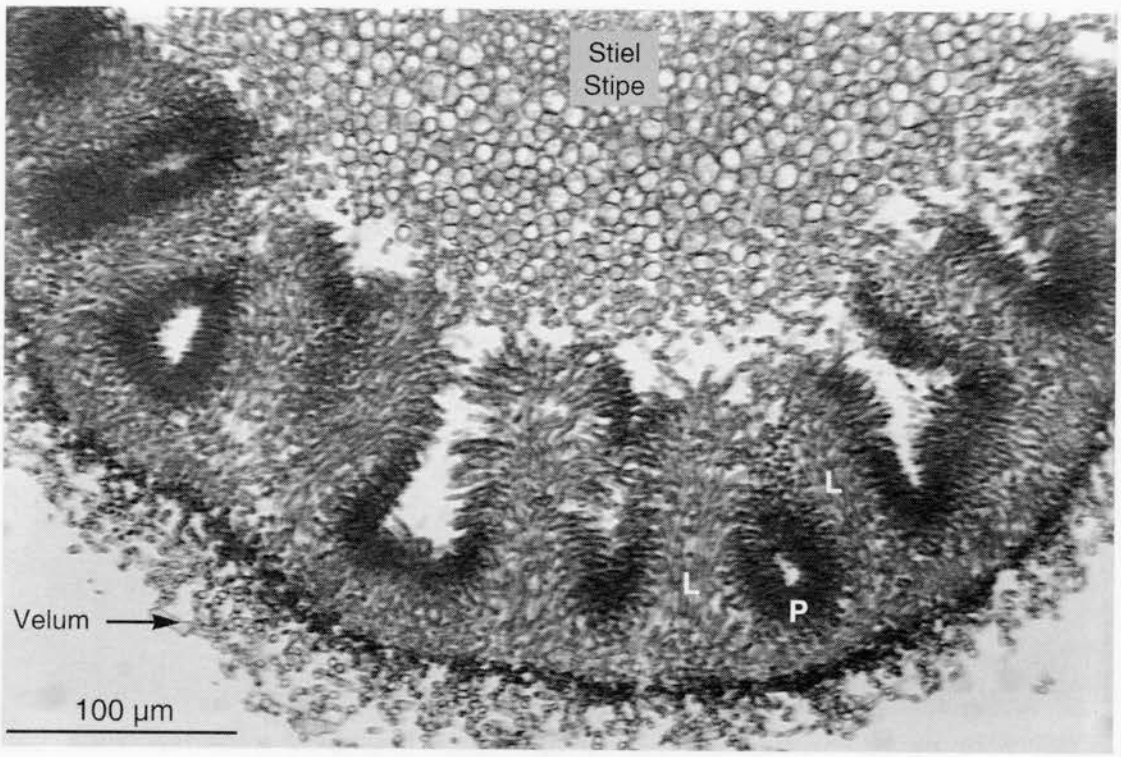
Figur 8.104: Anatomie eines halbreifen Fruchtkörpers von *Rhacophyllus lilacinus* im Entwicklungsstadium der Figur 8.101. **A:** Gelifizierte Huthaut mit Velumresten. **B:** Übergang vom Nodulus zum Stiel. **C:** Struktur des Nodulus. Kulturmaterial, Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, Eisen-Zirkon-Hämatoxylin.

Figure 8.104: Anatomy of a semi-mature fruit-body of *Rhacophyllus lilacinus* of the development stage of figure 8.101. **A:** Gelatinized pileipellis. **B:** Origin of the stipe in the nodulus. **C:** Structure of the nodulus. Culture material, glutaraldehyde fixation, methacrylate embedding, stained with iron-zirconium haematoxylin.



Figur 8.105: Anatomie des Stiels von *Rhacophyllus lilacinus*. **A:** Übergang des Stieles in den Hut. Die Achse des Stieles befindet sich links im Bild und läuft etwa durch den Buchstaben "A". In der Bildmitte ist das obere Ende des rechten Teiles der Stielröhre sichtbar, deren Physalohyphen brüsk enden. Die Huttrama setzt sich aus dem Stielmark fort. **B:** Querschnitt durch den Stiel. Links das Mark, Mitte die Physalohyphen der Stielröhre, rechts Übergang in die Lamellentrama. **C:** Vielkernige Physalohyphen der Stielröhre, Kernfärbung.

Figure 8.105: Anatomy of the stipe of *Rhacophyllus lilacinus*. **A:** Top of the stipe supporting the pileus. The axes of the stipe is on the left and passes roughly through the letter "A". The centre of the figure shows the top of the right side of the stipe tube consisting of physalohyphae that end abruptly and support the pileus trama that originates in the stipe medulla visible on the left side. **B:** Cross section of the stipe. On the left the medulla, in the middle the physalohyphae of the stipe tube, on the right hyphae intergrating with the gill trama. **C:** Polynucleate cells of the physalohyphae of the stipe tube.

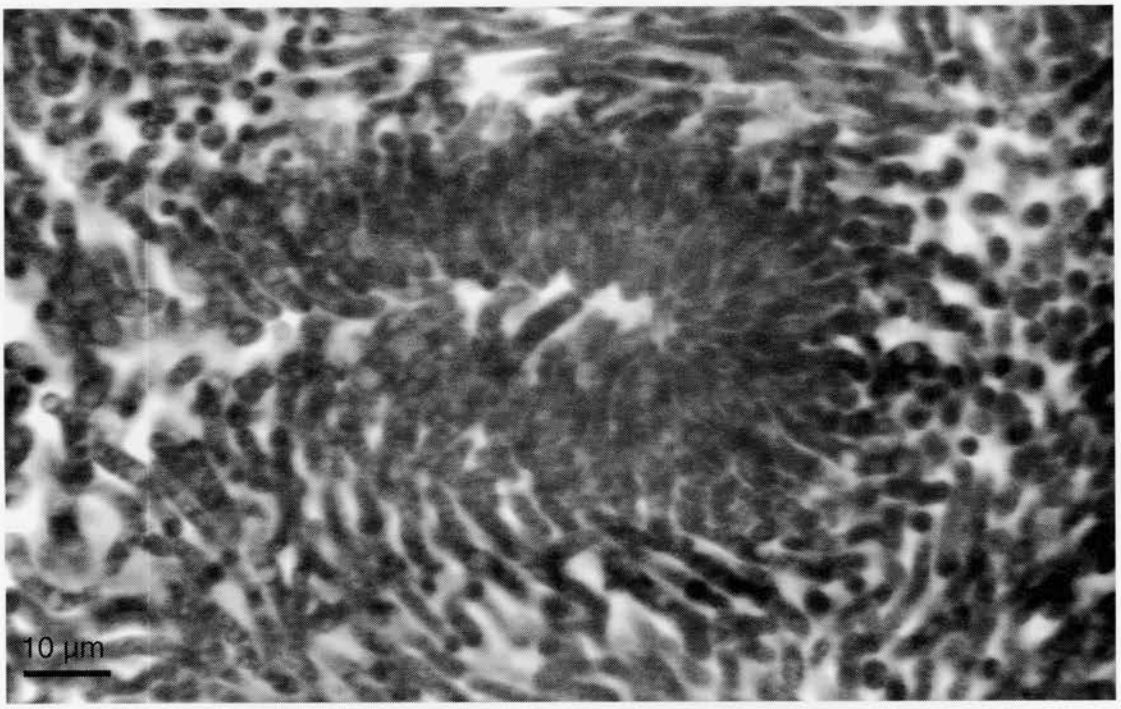


Figur 8.106: Querschnitt durch einen ganz jungen Hut von *Rhacophyllus lilacinus*, die ruptohymeniale Anlage der Hymenialpalisade (P) zwischen den ersten Lamellenanlagen (L) zeigend. Kulturmaterial, Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, gefärbt mit Azur A.

Figure 8.106: Cross section of a very young pileus of *Rhacophyllus lilacinus* showing the ruptohymenial arrangement of the hymenial palisade (P) between the first rudiments of the lamellae (L). Culture material, fixed with glutaraldehyde, embedded in methacrylate, stained with azur A.

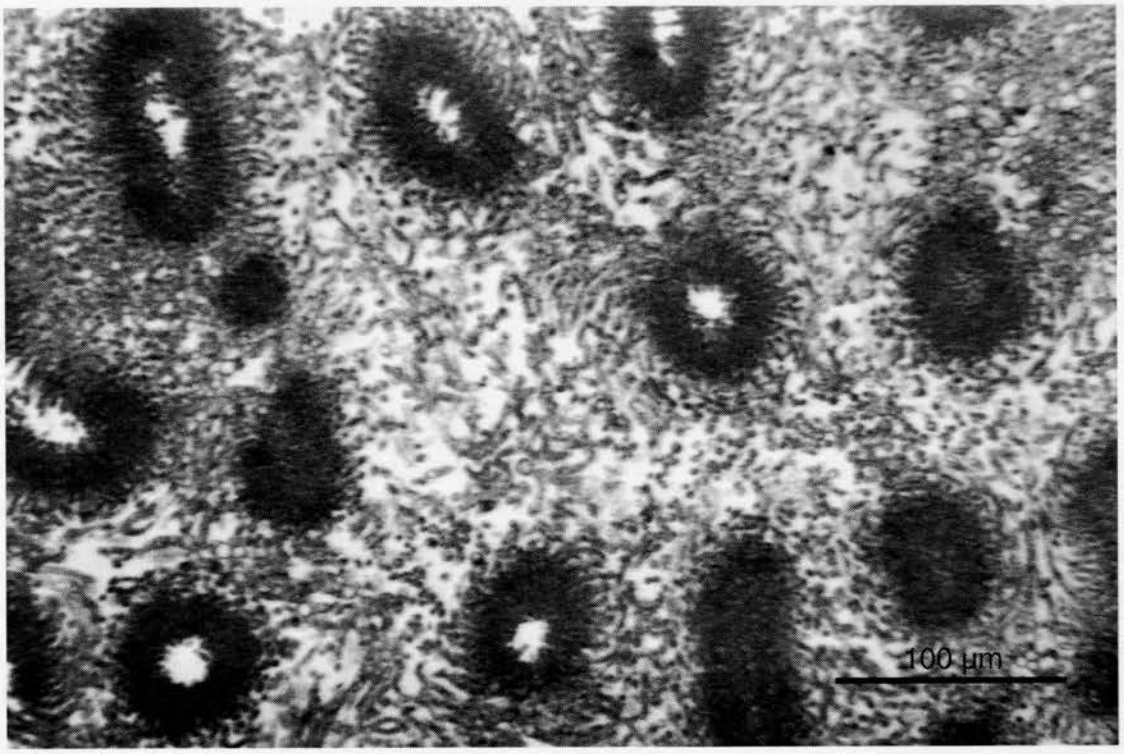
(Hutdurchmesser 0,5-0,7 mm) zeigen im Querschnitt die vom dünnen Hut gegen den Stiel wachsenden Lamellen-Anlagen. Diese tragen die erste hymeniale Palisade, die sich aber nicht über die Lamellenschneide fortsetzt. Eine solche Entwicklung wird ruptohymenial genannt und ist bei einigen *Coprinus*-Arten die Regel (Fig. 8.106, 8.107). Später schliessen sich die U-förmigen Palisaden zu hohlen Lysomeren-Anlagen, und in älteren Primordien treten durch Lamellengabelungen immer mehr ruptohymeniale Lysomeren-Anlagen auf. In späteren Stadien werden die Höhlen der Lysomeren durch zentripetales Wachstum der Hyphen ausgefüllt (Fig. 8.109), aber in vollreifen Lysomeren tritt ein neuer Hohlraum auf. Wie dieser zustande kommt ist noch unklar. Während der Reifung der Lysomeren lösen sich die Hyphen der Lamellentrama auf, und das ganze Hutgeflecht wird durch ein Ixoplect aus 1-2 µm dicken Hyphen ersetzt, welche die Lysomeren nur sehr locker zusammenhalten. Ähnliche Hyphen treten auch in den sekundären Höhlen der Lysomeren auf (Fig. 8.110, 8.111). Bei Vollreife zerfliesst der Hut und die Lysomeren werden frei. Die Zellen zeigen verdickte Wände, und einige Zellen sind leer (Fig. 8.110).

Ganze Lysomeren und einzelne Zellen zerdrückter Lysomeren keimen mit vielen Hyphen (PETCH 1926, MANIOTIS 1964). Die Keimhyphen zeigen Schnallen und sind wie die meisten Zellen der Lysomeren dikaryotisch.



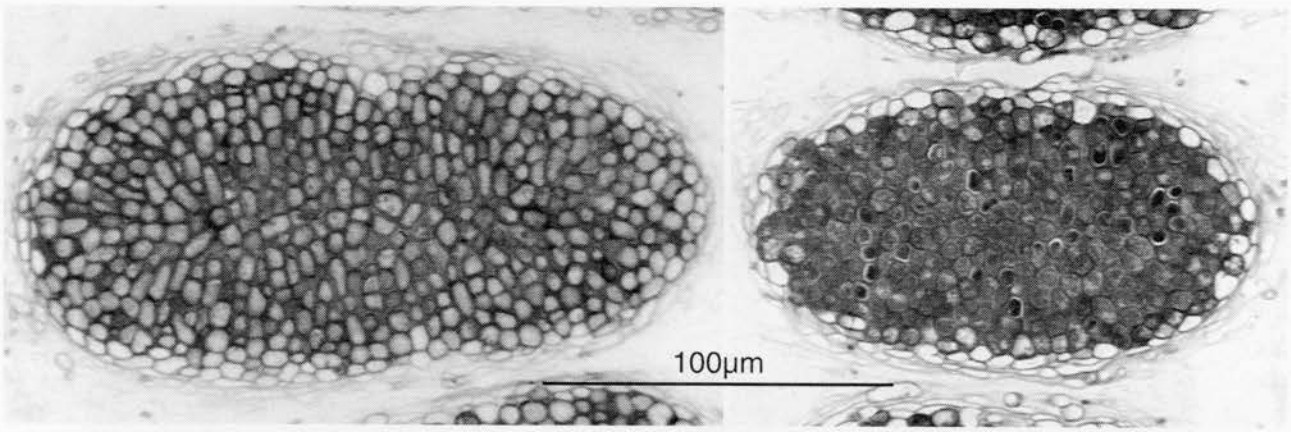
Figur 8.107: Sehr junge, ruptohymeniale Anlage einer Lysomere zwischen zwei Lamellen. Kulturmaterial, Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, gefärbt mit Azur A.

Figure 8.107: Very young ruptohymenial initial of a lysomere between two gills. Culture material, fixed with glutaraldehyde, embedded in methacrylate, stained with azur A.



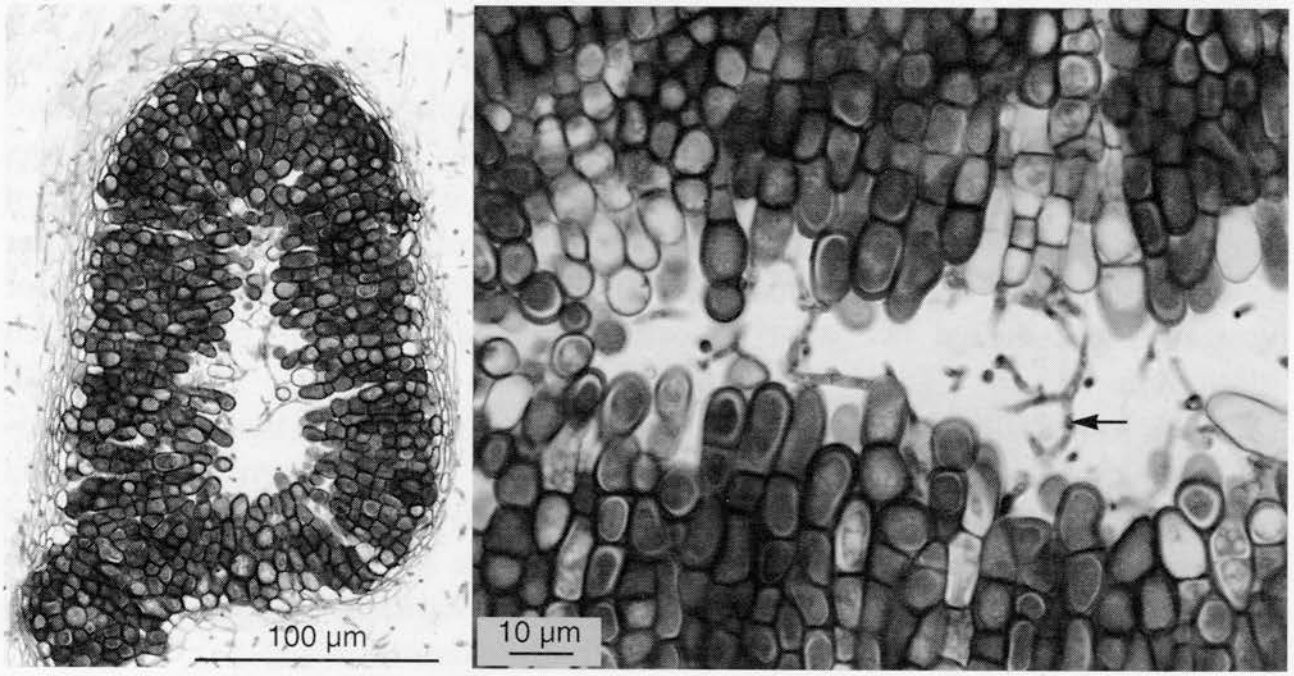
Figur 8.108: In einem etwas älteren Hut ist die ruptohymeniale Herkunft der Lysomeren nicht mehr erkennbar, und die Lysomeren scheinen direkt in einem homogenen Hutgeflecht zu entstehen. Kulturmaterial, Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, gefärbt mit Azur A.

Figure 8.108: In an older pileus the ruptohymenial origin of the lysomeres is no longer visible. They seem to originate directly within the homogeneous cap tissue. Culture material, fixed with glutaraldehyde, embedded in methacrylate, stained with azur A.



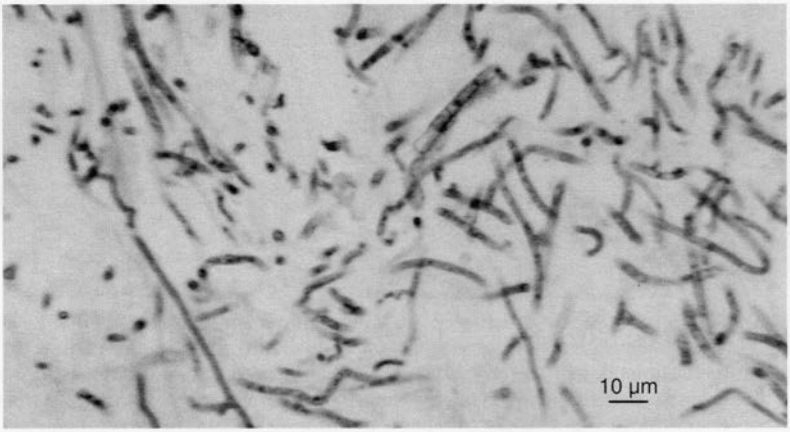
Figur 8.109: Durch zentripetales Wachstum der Palisadenhyphen sekundär gefüllte Lysomeren in einem Hut von *Rhacophyllus lilacinus*, der sich im Entwicklungsstadium der Figur 8.101 befindet. Das Hutgeflecht ist bereits so stark gelifiziert, dass nur noch schwach färbbare, dünne und leere Hyphen um die Lysomeren übrig bleiben. Glutaraldehyd-Fixierung, Methacrylateinbettung, Schnittdicke 7 µm. Links Hyphenwandfärbung (Plasma schwach gefärbt), rechts Cytoplasmafärbung (Hyphenwände schwächer gefärbt).

Figure 8.109: Centripetally oriented hyphal growth leads to solid lysomeres in the pileus of *Rhacophyllus lilacinus* of the developmental stage illustrated by figure 8.101. The pileus tissue is already so much gelatinized that only a few thin and empty hyphae are left to surround the lysomeres. Glutaraldehyde fixation, embedded in methacrylate, sectioned at 7 µm. On the left the hyphal walls are stained (cytoplasma slightly stained), on the right the cytoplasm is strongly stained and the hyphal walls are lightly stained.



Figur 8.110: Vollreife Lysomeren von *Rhacophyllus lilacinus* sind hohl. Die Zellen sind leicht dickwandig; einige Zellen sind leer. In der sekundären Höhle liegen einige dünnwandige vegetative Hyphen **(Pfeil)**, die jenen gleichen, die ausserhalb der Lysomeren anstelle der Huttrama auftreten. Vgl. Fig. 8.111. Kulturmaterial, Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, Eisen-Zirkon-Hämatoxylin.

Figure 8.110: Fully mature lysomeres of *Rhacophyllus lilacinus* are hollow. The cell walls are slightly thickened, and some cells are empty. The secondary cavities are invaded by thin hyphae (**arrow**) that are similar to the ones that constitute the ixoplect that replaces the pileus trama (compare fig. 8.111). Culture material, glutaraldehyde fixation, methacrylate embedding, stained with iron-zirconium haematoxylin.



Figur 8.111: Die Lysomeren eines zerfliessenden Hutes von *Rhacophyllus lilacinus* werden durch ein lockeres Ixoplect aus sehr dünnen Hyphen zusammengehalten, welche die Hyphen der ursprünglichen Lamellentrama ersetzen. Kulturmaterial, Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, Eisen-Zirkon-Hämatoxylin.

Figure 8.111: The lysomeres of a deliquescent pileus of *Rhacophyllus lilacinus* are loosely held together by an ixoplect of very thin hyphae which replace the hyphae of the gill trama. Culture material, glutaraldehyde fixation, methacrylate embedding, stained with iron-zirconium haematoxylin.

MOREAU (1913), MANIOTIS (1964) und GOROVOY (1977) haben in den Zellen der Lysomeren Kernverschmelzungen und Kernteilungen gefunden. MOREAU und GOROVOY halten diese Vorgänge für sexuelle Karyogamie und Meiose, während MANIOTIS diese Frage offen lässt, da genetische Untersuchungen bisher fehlen. GOROVOY beschreibt vieleckige "Loculosporen" in den Zellen der Lysomeren (die er "Loculomente" nennt). Solche Sporen wurden jedoch weder von andern Autoren beobachtet, noch in unseren eigenen Untersuchungen gefunden.

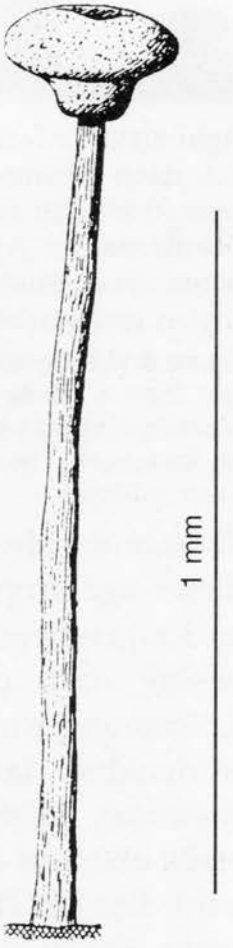
Nach REIJNDERS & MALENÇON (1969) sind wahrscheinlich vier *Rhacophyllus*-Arten bekannt geworden (Velum mit oder ohne Sphärocysten; Hutfarbe lila oder graubraun), aber eine kritische Prüfung steht noch aus. Für *Rhacophyllus lilacinus* hat MANIOTIS (1964) nachgewiesen, dass es sich um die besondere Wuchsform eines Tintlings, *Coprinus clastophyllus*, handelt. Die Basidienformen der andern Rhacophyllus-Formen sind noch unbekannt.

Stilboiden

Im 19. Jahrhundert bezeichnete das Wort *Stilbum* eine Gattung, deren winzige Fruchtkörper aus einem Köpfchen auf einem Stielchen bestehen. Und dies ist auch das Aussehen der sehr kleinen Pilze, die von COOKE (1881) *Stilbum flavidum* genannt und von PUTTEMANS (1904) genauer untersucht wurden (Fig. 8.112). Es handelt sich, wie MAUBLANC & RANGEL (1914) und ASHBY (1925) dann in Kulturversuchen gezeigt haben, um eine basidienlose, der vegetativen

Verbreitung dienende Form eines kleinen Blätterpilzes, der von diesen Autoren *Omphalia flavida* genannt wurde. Um der nomenklatorischen Geschichte dieser vegetativen Verbreitungsform Rechnung zu tragen und deren Ähnlichkeit mit *Stilbum* (im alten Sinn) zu unterstreichen, schlug SINGER (1951) die Bezeichnung **Stilboide** vor. Von verschiedenen Autoren (z.B. von LANIER & FOWLKS 1972) wird aber die Bezeichnung **Gemmifere** (oder Gemmafere) bevorzugt, die von BULLER (1934) eingeführt wurde, und der das Köpfchen eine **Gemme** nannte. Diese Ausdrücke wurden aber von SINGER als unglücklich abgelehnt (in der Mykologie versteht man unter einer Gemme die Chlamydospore eines Zygomyceten). Um dem speziellen Bau und der ökologischen Rolle des Köpfchens gerecht zu werden, wird hier vorgeschlagen, dieses Verbreitungsorgan ein **Apokybium** zu nennen (apo- = sich entfernend, kybe = Kopf).

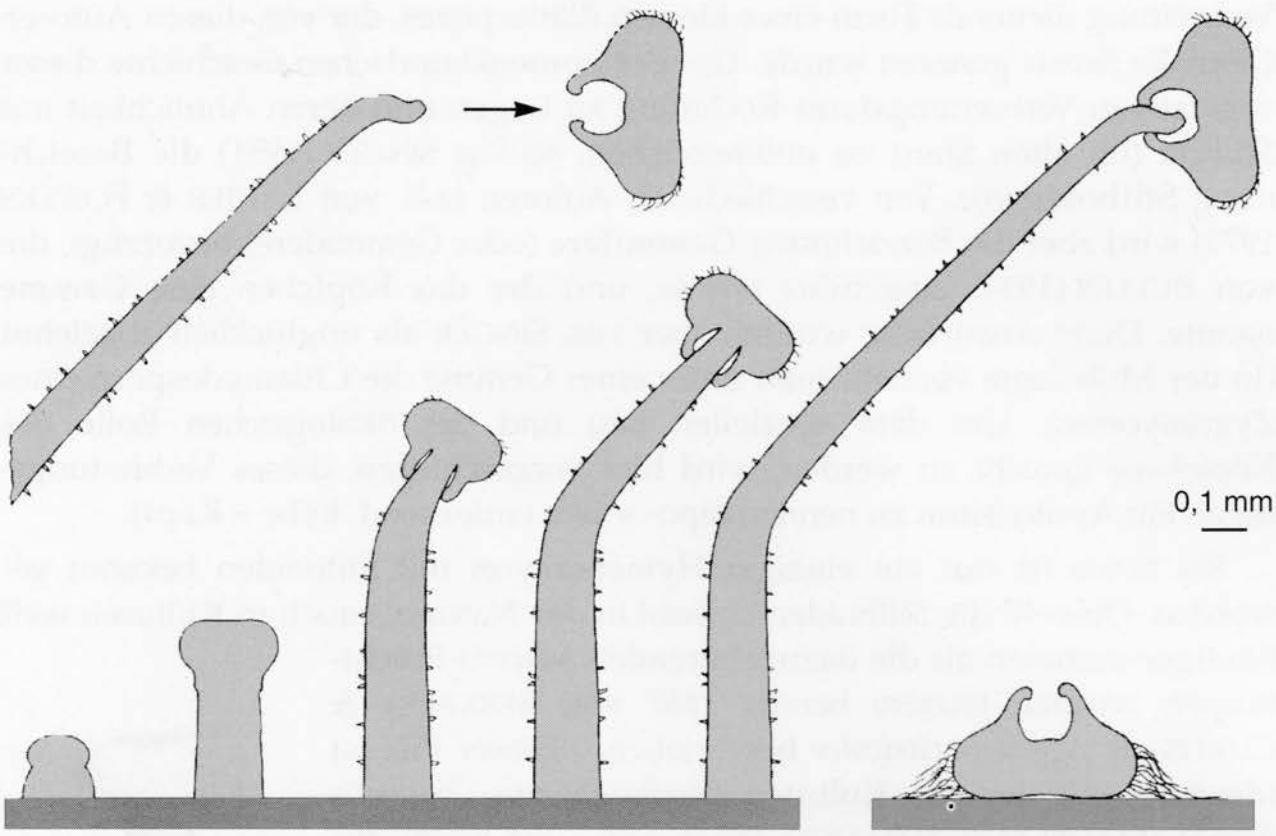
Bis heute ist nur ein einziger Hymenomycet mit Stilboiden bekannt geworden. Obwohl die Stilboiden sowohl in der Natur als auch in Kulturen weit häufiger auftreten als die dazugehörenden *Mycena*-Fruchtkörper, wurden letztere bereits 1867 von BERKELEY & CURTIS als *Agaricus citricolor* beschrieben. Dieser Pilz ist identisch mit der aus Kulturen beschriebenen *Omphalia flavida* (MAUBLANC & RANGEL 1914) und wird heute aus taxonomischen und nomenklatorischen Gründen *Mycena citricolor* genannt (SINGER 1986: 405). Er ist in Zentral- und Südamerika ein häufiger Pflanzenparasit, der Blätter, Zweige und Früchte des Kaffeestrauches und manch anderer Bäume und Sträucher befällt.



Figur 8.112: Stilboide von *Mycena citricolor*. Nach Puttemans 1904.
Figure 8.112: Stilboid of *Mycena citricolor*.

Entwicklung, Anatomie und Biologie der Stilboiden wurden von BULLER (1934) ausführlich untersucht und beschrieben (Fig. 8.113-8.115). Das Stilboidenprimordium besteht aus einer etwa halbkugeligen Basis mit aufgesetzter, durch eine seichte Einschnürung markierte Kalotte. Der Stiel wächst zunächst gegen die Schwerkraft gerade nach oben, neigt sich aber bald zur Seite. Dieses Abwinkeln ist nicht geotropisch gesteuert, sondern beruht wahrscheinlich auf einer chemotaktischen Reaktion, so dass die Stilboiden eines Rasens, der mehrere Dutzend Individuen zählen kann, voneinander weg wachsen (Fig. 8.115).

Das Apokybium wächst wie der Pileus eines Basidioms seitlich aus und bildet durch senkrecht herabwachsende Hyphen einen über die Stielspitze greifenden Kragen. Dieser greift mit seinem unteren Rand eng um den Stiel, hebt sich aber sonst schwach von diesem ab. Nach der

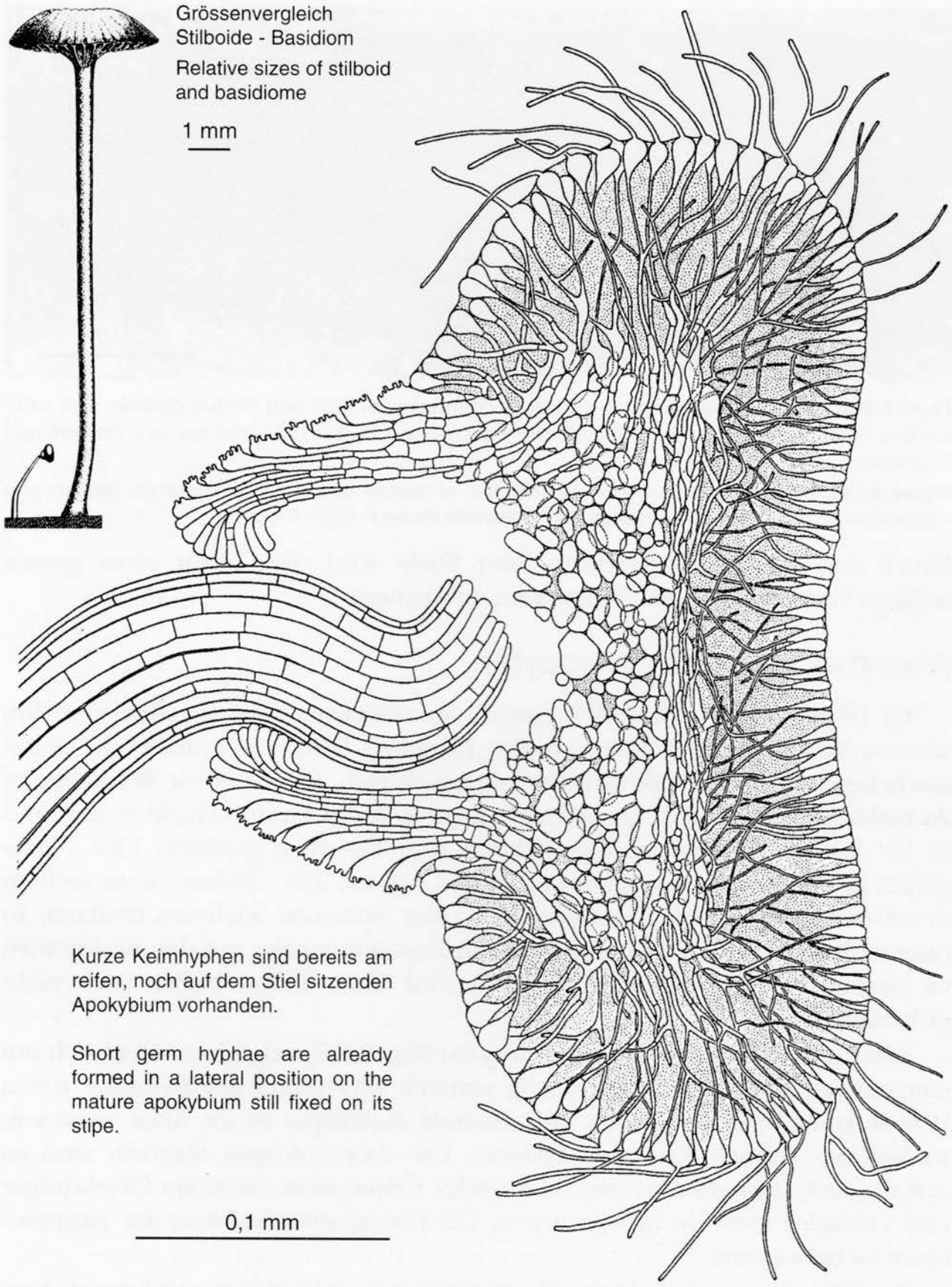


Figur 8.113: Entwicklung der Stilboiden. Der Stiel wächst zuerst negativ geotropisch und neigt sich dann (chemotaktisch?) zur Seite. Das Apokybium (hier in seiner natürlichen Stellung gezeigt) klemmt sich mit einem Kragen am Stiel fest, worauf sich die Stielspitze von der innern Oberfläche des Apokybiums abtrennt. Dieses wird vom Wind weggetragen und keimt auf einem neuen Substrat mit vielen beschnallten Keimhyphen. - Nach Buller 1934, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.113: Development of the stilboids. At first the stipe grows upwards by negative geotropic reaction, then it bends sidewise (by chemotactic growth?). The apokybium (shown here in its natural orientation) clamps itself on the stipe using its collar and the stipe breaks away from the inner surface of the apokybium. The apokybium is blown away by the wind and germinates with many clamped hyphae on a new substrate.

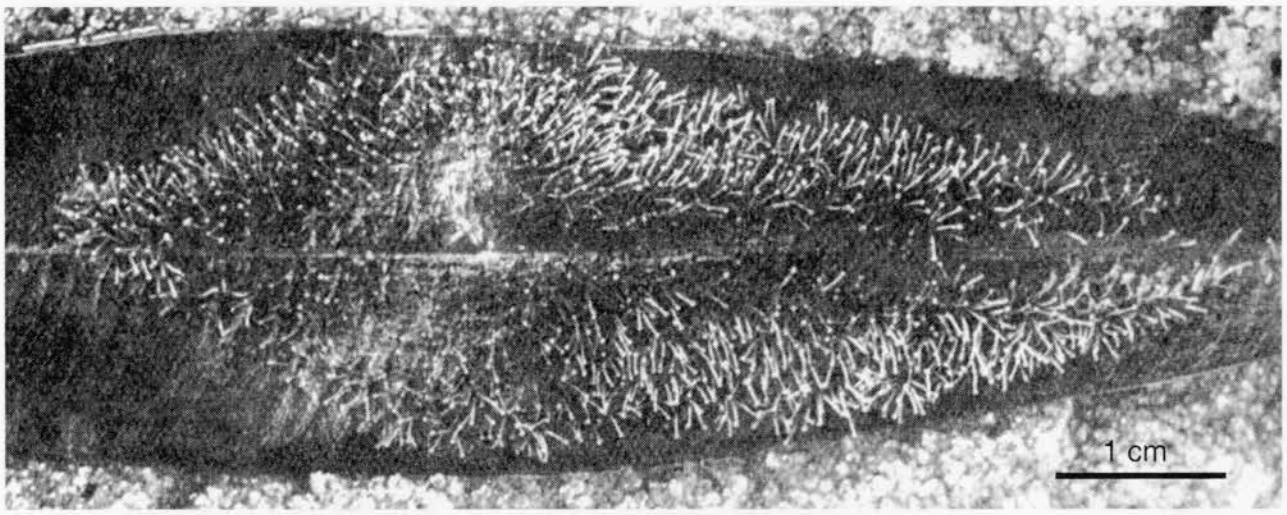
Krümmung des Stiel (durch chemotaktisch geleitetes Wachstum?) streckt sich dieser ageotropisch stark. Nach vollendetem Längenwachstum biegt sich die im Kragen liegende Stielspitze positiv geotropisch erst nach unten, kurz darauf positiv nach oben, wodurch der charakteristische Haken entsteht. Diese Krümmung wird nicht von einer Verlängerung der Stielspitze begleitet (aber es ist denkbar, dass sich der Kragen etwas verlängert), was dazu führt, dass die äusserste, gelifizierte Stielspitze vom Apokybium abgerissen wird. Dieses bleibt aber auf dem Stiel sitzen, da es vom greifenden Kragen dort festgehalten wird. BULLER (1934) hat gezeigt, dass solche Apokybien von einem Luftstrom leicht abgetrennt und fortgeblasen werden können und dass die kurzen Hyphen entlang der Apokybium-Peripherie auf einem geeigneten Medium rasch keimen.

Da die Apokybien stark gelatinisert sind, ist ihre Oberläche klebrig, wodurch sie auf einem neuen Substrat, z.B. auf Blättern, festgehalten werden.



Figur 8.114: Anatomie des Apokybiums, dessen Geflechte gelatinisiert sind. - Nach Buller 1934, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.114: Anatomy of the apokybium with its gelatinized context. The lateral cells of the ixohymeniderm bear short germination hyphae.



Figur 8.115: Stilboidenrasen auf einem künstlich infizierten Blatt von *Nerium oleander*. Die zahlreichen Stilboiden neigen sich voneinander weg. - Nach Buller 1934, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.115: Stilboids on an artificially infected leaf of *Nerium oleander*. The numerous stilboids of a colony diverge from one another through the mechanism shown in figure 8.113.

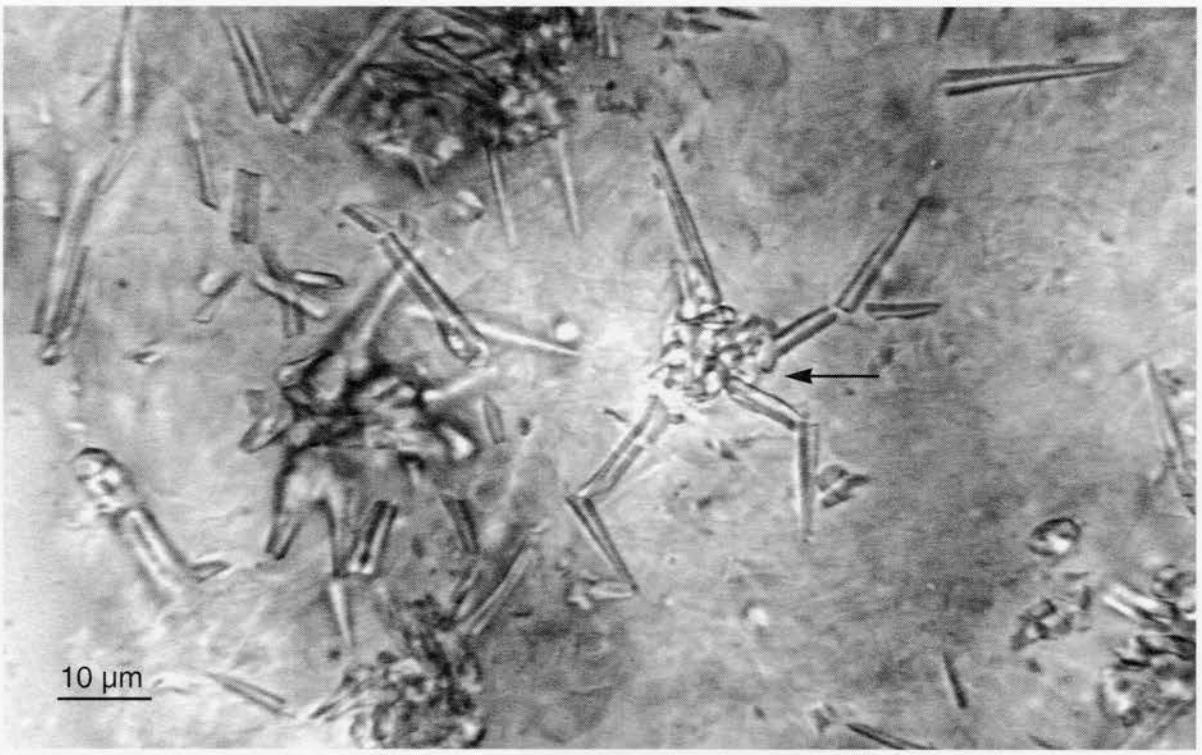
Durch das Auseinanderwachsen ihrer Stiele wird die Gefahr eines gegenseitigen Verklebens im Stilboidenrasen verkleinert.

Acanthocyten und Cherocyten

Im Jahre 1980 machte FARR darauf aufmerksam, dass an allen von ihm untersuchten *Stropharia*-Arten an der extremen Stielbasis auffallende, spitzstachelige und kristall-inkrustierte Zellen auftreten, für die er die Bezeichnung **Acanthocyten** vorschlug. Diese treten auch in Kulturen im Mycelium auf, und es ist deshalb fraglich, ob sie wirklich zum Basidiom gehören. Eine Nachprüfung an Fungariummaterial zeigte, dass alle bisher untersuchten *Stropharia*-Arten solche Acanthocyten an der extremen Stielbasis besitzen, so dass es doch angebracht erscheint, sie im Zusammenhang mit den Basidiomen zu besprechen. Bei andern Gattungen sind diese Zellen bisher noch nicht gefunden worden.

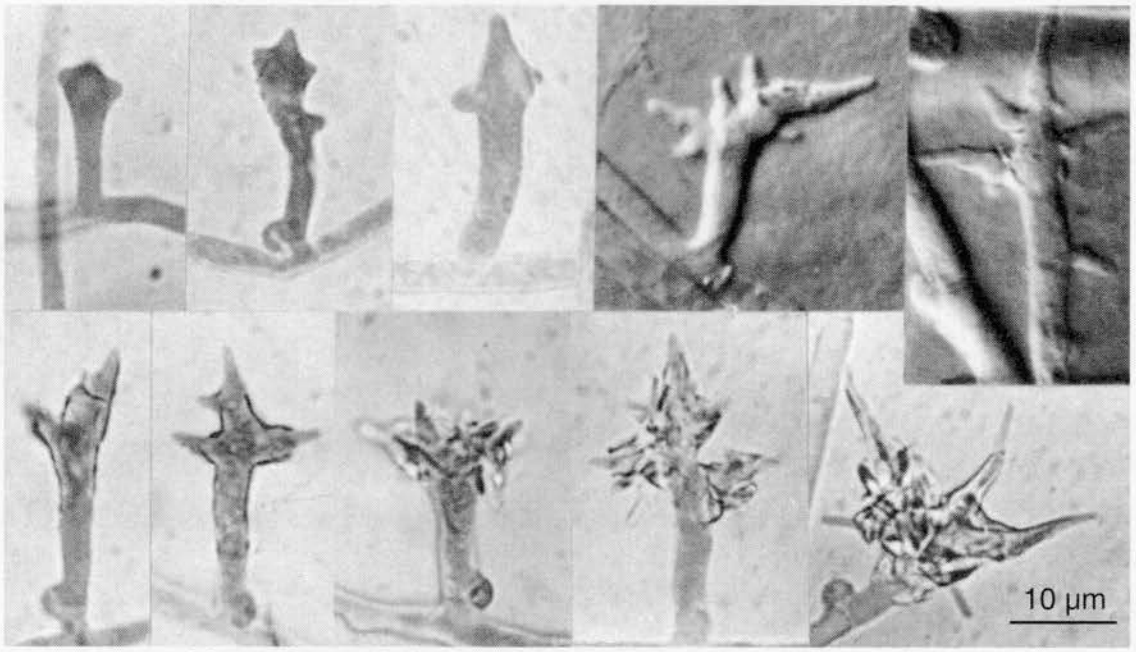
Wie die Entwicklung der Acanthocyten (Fig. 8.117) zeigt, handelt es sich um eine einzige Zelle, die unregelmässig verteilte Verzweigungen ausbildet, deren Wände stark verdickt werden. Der zentrale Zellkörper ist im Alter meist von zahlreichen kleinen Kristallen bedeckt. Die dickwandigen Stacheln sind so zerbrechlich, dass sie auch bei schonender Präparation zwischen Objektträger und Deckglas meist in Brüche gehen. Die biologische Funktion der Acanthocyten ist unbekannt.

Die **Cherocyten** sind dünn- bis dickwandige, lose Zellen mit langen Auswüchsen oder Stacheln auf dem Hut einiger *Amparoina*- und *Mycena*-Arten. Sie wurden von SINGER (1983) als Acanthocyten beschrieben und später (SINGER 1986: 64) umbenannt. Die Cherocyten sind so zahlreich, dass sie auf dem Hut



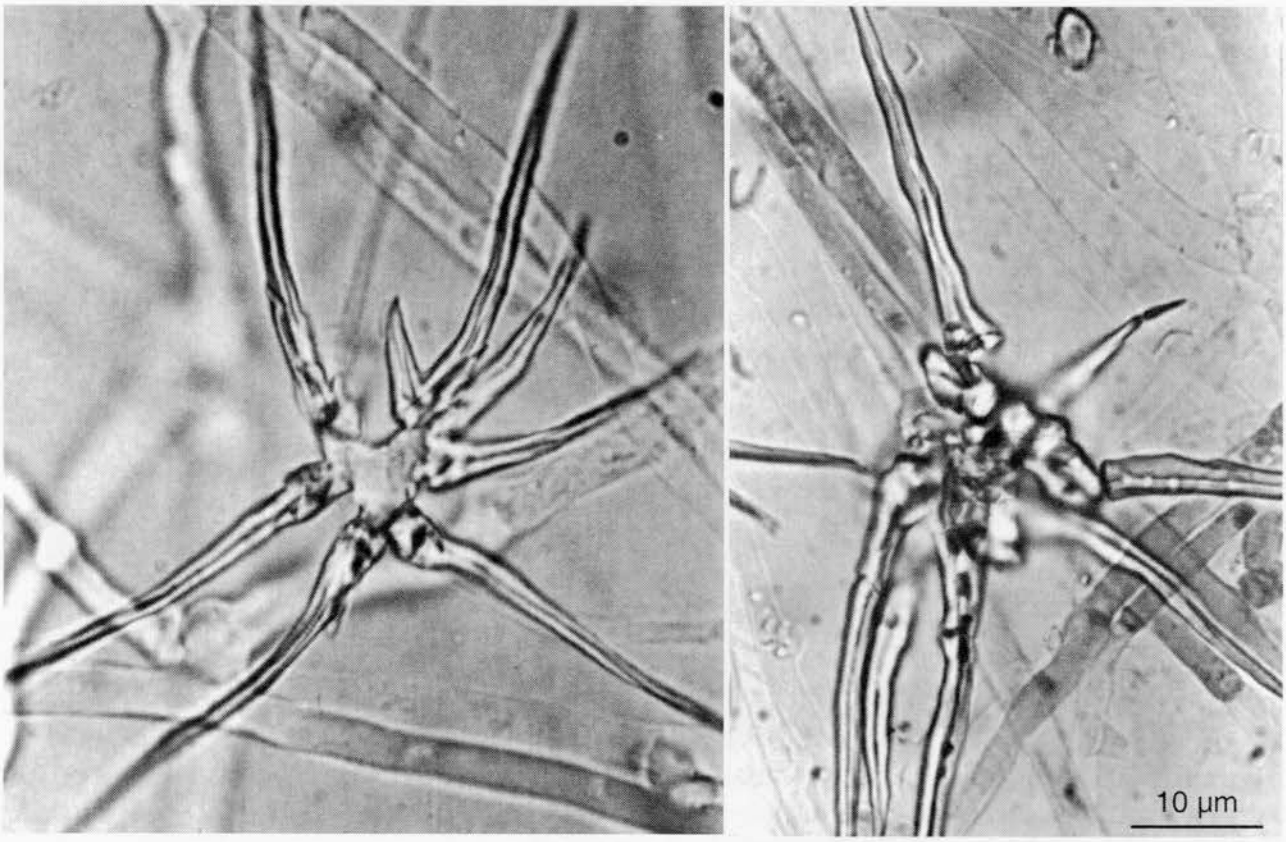
Figur 8.116: Acanthocyten auf der extremen Stielbasis eines in der Natur gewachsenen Fruchtkörpers von *Stropharia rugosoannulata*. Die Stacheln sind sehr zerbrechlich. Der zentrale Zellkörper ist von kleinen Kristallen dicht bedeckt (**Pfeil**).

Figure 8.116: Acanthocytes on the extreme stipe base of a basidiome of *Stropharia rugosoannulata* grown in nature. The spines are very fragile and break even if only a slight pressure is applied to the cover glass. The central cell body is densely covered with small crystals (**arrow**).



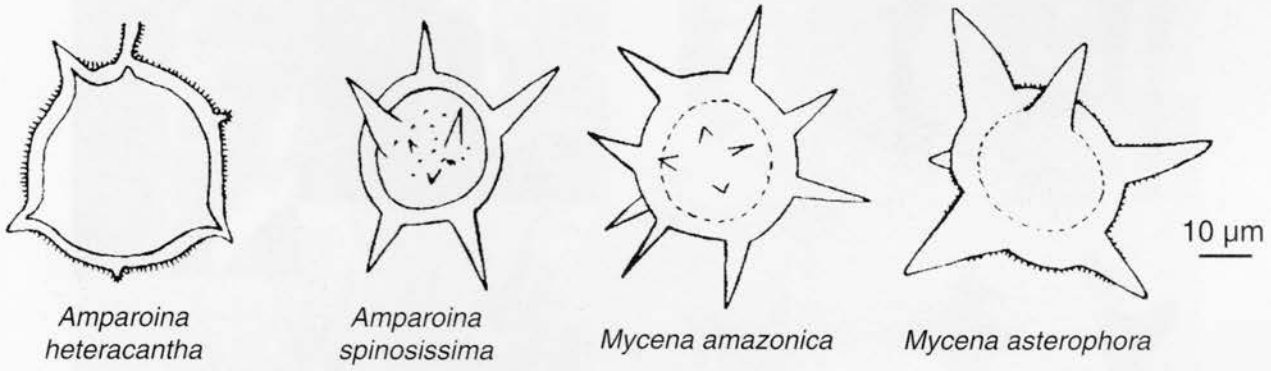
Figur 8.117: Entwicklung der Acanthocyten in einer Kultur von *Stropharia rugosoannulata*. Erst bilden sich auf einer kurzen Zelle spitze Verzweigungen, deren Wände verdicken. Dann treten auf dem zentralen Zellkörper kleine Kristalle auf. - Nach Farr 1980, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.117: Development of acanthocytes in a culture of *Stropharia rugosoannulata*. From a short cell conical lateral branches develop. Their walls thicken, and the central cell body becomes covered with crystals.



Figur 8.118: Acanthocyten in Kulturen von *Stropharia rugosoannulata*. - Nach Farr 1980, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.118: Acanthocytes in mycelial cultures of *Stropharia rugosoannulata*.



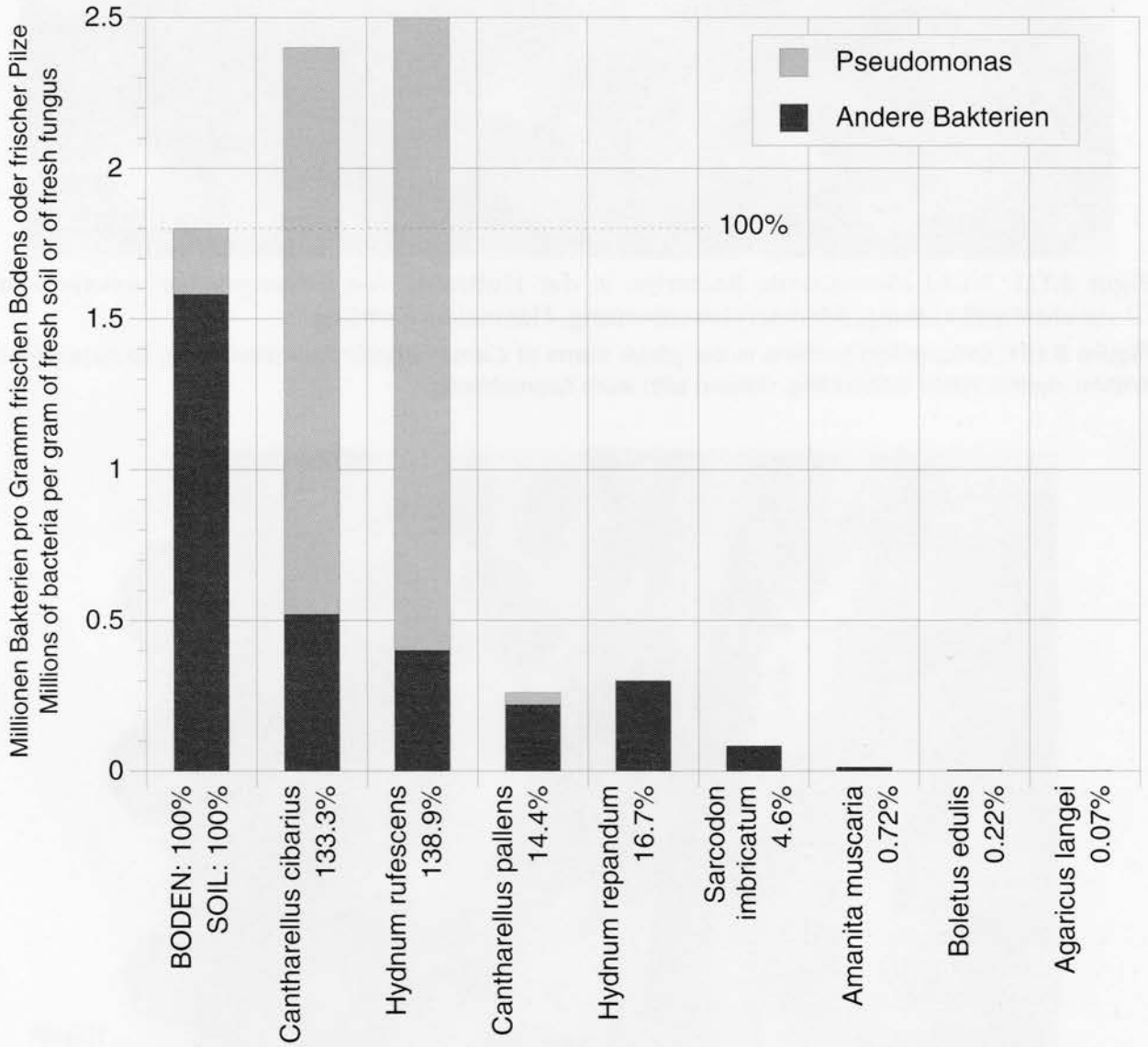
Figur 8.119: Cherocyten von der Hutoberfläche einiger Blätterpilze. - Nach Singer 1983, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 8.119: Cherocytes from the pileus surface of some gill fungi.

einen pruinösen bis pulverigen Belag bilden. Sie werden von SINGER (1986: 64, 70) mit einem pulverigen Velum oder auch mit Chlamydosporen verglichen und von HORAK (1986: 85) als Velumzellen angesprochen. Ihre biologische Funktion ist unbekannt.

Bakterien in Basidiomen

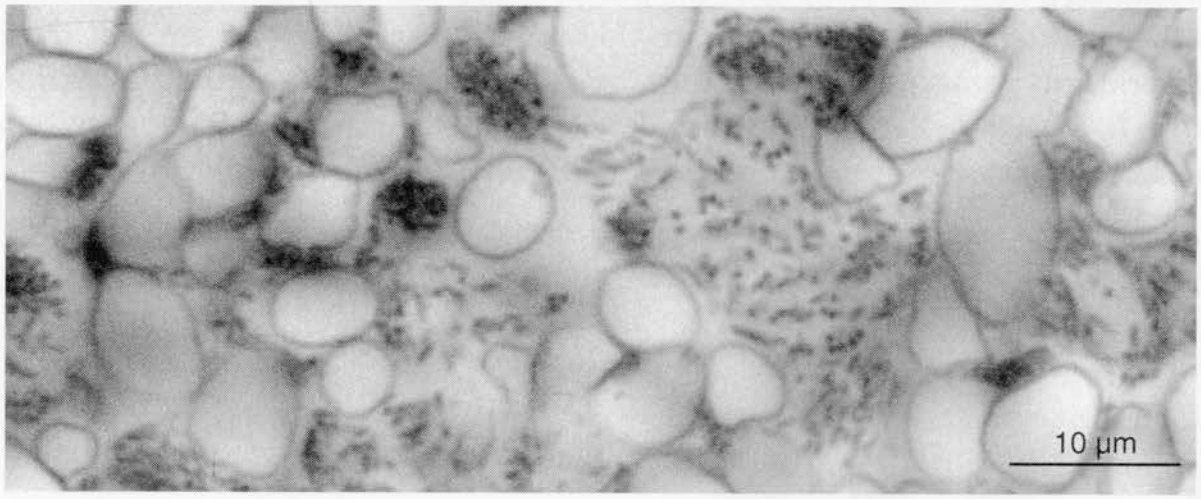
Es ist nicht das Ziel dieses Abschnittes, über die mannigfaltigen und teilweise sehr komplexen ökophysiologischen und biochemischen Beziehungen zu berichten, wie sie im Holz, in der Laubstreu oder im Bereich der Mykorrhiza zwischen Hymenomyceten und Bakterien herrschen, und es ist auch nicht beabsichtigt, eine Übersicht über die durch Bakterien verursachten Veränderungen der industriell gezüchteten Grosspilze zu geben. Statt dessen soll darauf aufmerksam gemacht werden, dass normale und symptomfreie Basidiome häufig Bakterien beherbergen. Über das Artenspektrum dieser Bakterien, deren Konstanz und deren Beziehungen zu den Pilzen wissen wir noch fast nichts.



Figur 8.120: Bakteriengehalt einiger Fruchtkörper von Hymenomyceten. In den Pilzen mit erhöhtem Gehalt (gegenüber dem Boden) vermehren sich vor allem die Pseudomonaden. - Nach den Angaben von Danell & al. 1993.

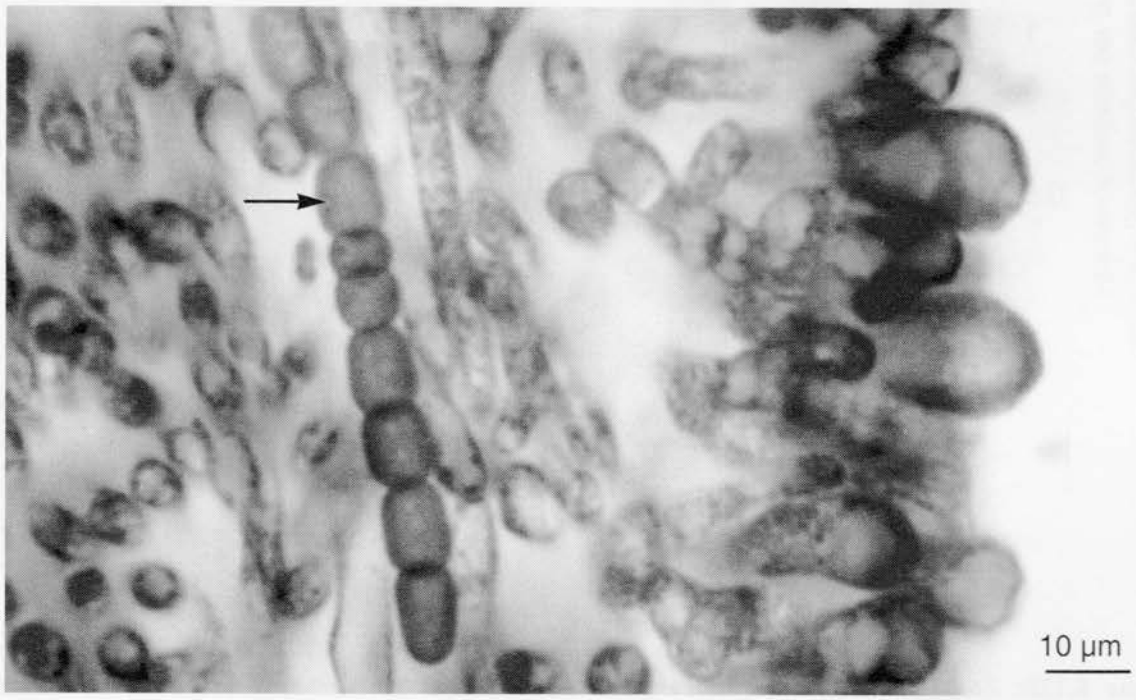
Figure 8.120: Bacteria in soil and in basidiomes of some Hymenomycetes. In those fungi with higher numbers than in the soil the increase is due to selective growth of *Pseudomonas* species. All other bacteria occur in lower concentrations than in the soil. Computed from the indications given by Danell & al. 1993.

Der erste Bericht über Bakterien in Basidiomyceten-Fruchtkörpern stammt von SWARTZ (1929), allerdings nicht von Hymenomyceten, sondern von Bauchpilzen. Erst viel später wurden Bakterien auch in Hymenomyceten-Fruchtkörpern nachgewiesen. LI & CASTELLANO (1987) isolierten aus *Hebeloma crustuliniforme* und *Laccaria laccata* drei *Azospirillum*-Stämme, und 1990 fanden auch GARBAYE & al. mehrere Bakterienarten in *Laccaria laccata*. Der Pfifferling,



Figur 8.121: Nicht identifizierte Bakterien in der Huttrama von *Camarophyllus russocoriaceus*. Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, Haemalaunfärbung.

Figure 8.121: Unidentified bacteria in the pileus trama of *Camarophyllus russocoriaceus*. Glutaraldehyde fixation, methacrylate embedding, stained with alum haematoxylin.



Figur 8.122: Ein Trichom des Cyanobakteriums *Anabaena* (**Pfeil**) in der Lamellentrama von *Crepidotus autochthonus*. Diese Assoziation wurde nur ein einziges Mal beobachtet und ist keineswegs charakteristisch, weder für den Pilz, noch für das Bakterium.

Figure 8.122: A trichome of the cyanobacterium *Anabaena* (**arrow**) in the gill trama of *Crepidotus autochthonus*. This association has been observed only once and is not characteristic, neither for the fungus, nor for the bacterium.

Cantharellus cibarius, ist besonders reich an Bakterien, was wiederholt zu starken Verunreinigungen der aus basidiomaler Trama abgeleiteten Erstkulturen dieses Pilzes führte (SCHOUTEN & WAANDRAGER 1979, STRAATSMA & al. 1985, ITÄVAARA & WILLBERG 1988, DANELL & FRIES 1990). Dies bewog DANELL & al. (1993), den Bakteriengehalt dieses Pilzes zu untersuchen und mit dem anderer Hymenomyceten zu vergleichen. Aus ihren Resultaten geht hervor, dass *Cantharellus cibarius* und *Hydnum rufescens* deutlich mehr Bakterien enthalten als der diese Pilze umgebende Boden, alle andern untersuchten Pilze jedoch bedeutend weniger (Fig. 8.120). Auffallend wenig Bakterien waren in *Amanita muscaria, Agaricus langei* und *Boletus edulis* vorhanden. Diese Unterschiede waren nicht zufällig, sondern wurden durch mehrere Versuche in ihrer Grössenordnung bestätigt. Der Entwicklungszustand der Basidiome hatte keinen Einfluss auf den Bakteriengehalt, aber gefriergeschädigte Pilze zeigten stark erhöhte Zahlen. Die isolierten Bakterien gehörten zu den Gattungen *Pseudomonas, Xanthomonas* und *Bacillus.* Mit dem Elektronenmikroskop wurde nachgewiesen, dass diese Bakterien zwischen den Hyphen wuchsen, seltener direkt auf den Hyphen vorkamen (DANELL & al. 1993). CLÉMENÇON (1995: 78) bemerkte kurz, dass Bakterien auch mit dem Lichtmikroskop in gefärbten Mikrotomschnitten von Fruchtkörpern mancher völlig frischer und gesunder Blätterpilze gesehen werden können, machte aber keine Angaben über ihre taxonomische Identität oder Funktion. Sie bilden oft grosse Nester im Schleim zwischen den Hyphen des Hutes (Fig. 8.121). Im Lichte der Beobachtungen von DANELL & al. (1993) und CLÉMENÇON (1995) ist es umso erstaunlicher, dass VASILEV & STEPANOVA (1988) Bakterien im Innern der hymenialen Zellen von *Rozites caperata* fanden.

Pseudomonas fluorescens ist das in manchen Pilzen bevorzugt auftretende, aber keine Symptome verursachende Bakterium. Es wird wohl im Laufe der Fruchtkörperentwicklung zufälligerweise aufgenommen und wächst in Schleim gebettet zwischen den Hyphen (DANELL & al. 1993). Das pilzpathogene Bakterium *Pseudomonas tolaasii* hingegen wächst auf der Oberfläche der Hyphen (z.B. von *Lentinula edodes*), deren Wand es enzymatisch abbaut und den Pilz durch Bräunung und Auflösung der Geflechte schädigt (TSUNEDA & al. 1995).

Als Kuriosität muss der Fund mehrerer Trichome eines photosynthetischen Cyanobakteriums ("Blaualge") aus der Gattung *Anabaena* in der Lamellentrama von *Crepidotus autochthonus* angesehen werden (Fig. 8.122). Der Fruchtkörper wuchs auf Holzschnipseln, die direkt auf nackter Erde lagen. Wie dieses Bakterium in die Lamelle gelangt war ist rätselhaft, aber es darf wohl angenommen werden, dass damit keine "*Crepidotus*-Flechte" entstanden ist!

9

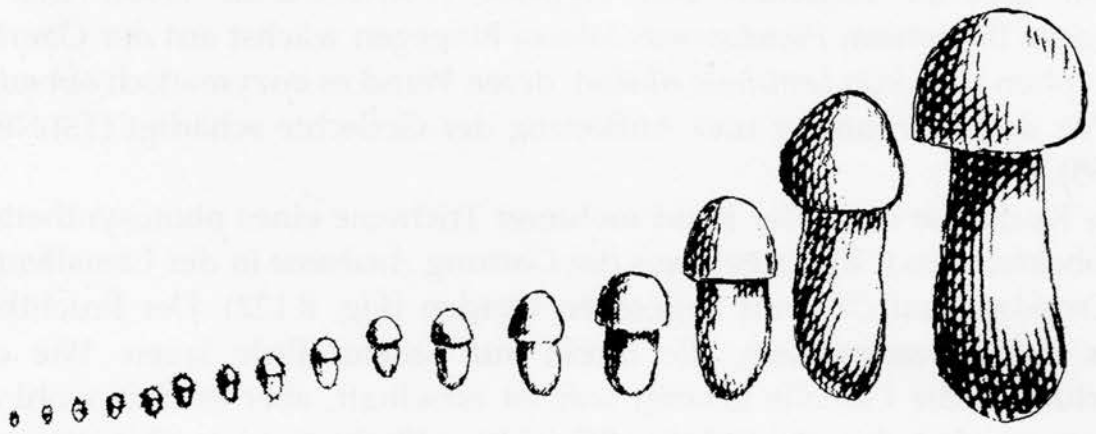
CARPOGENESE

PRIMORDIAL-ENTWICKLUNG DER BASIDIOME

Noch mehr als die Architektur der Basidiome zeigt deren Entwicklung eine überraschende Vielfalt verschiedener Typen. Die für eine Typologie entscheidenden Phasen treten sehr früh in der Fruchtkörper-Ontogenese auf, so dass sich die Autoren vor allem auf die Entwicklung der Primordien konzentriert haben. Die Ontogenese der Basidiome, also die Entstehung und Entfaltung der Fruchtkörper, kann auch als **Carpogenese** bezeichnet werden, obschon die Bezeichnungen Fruchtkörper, Basidiocarp und Carposom bisweilen als irreführend abgelehnt werden.

GESCHICHTLICHES

Die erste, von MICHELI (1729) stammende Beschreibung der Entwicklung eines Fruchtkörpers war ausschliesslich auf Lupenbeobachtungen unzerteilter Primordien gestützt (Fig. 9.1). Es mussten anderthalb Jahrhunderte vergehen, bis aussagekräftigere Berichte und Zeichnungen über die Carpogenese von *Armillaria* (HARTIG 1874), *Coprinus* (BREFELD 1877), *Agaricus* und *Amanita* (DE BARY 1884; FAYOD 1889) und einiger anderer Blätterpilze veröffentlicht wurden (Fig. 9.2). Diese Pilze wurden an Handschnitten untersucht. Die Primordial-



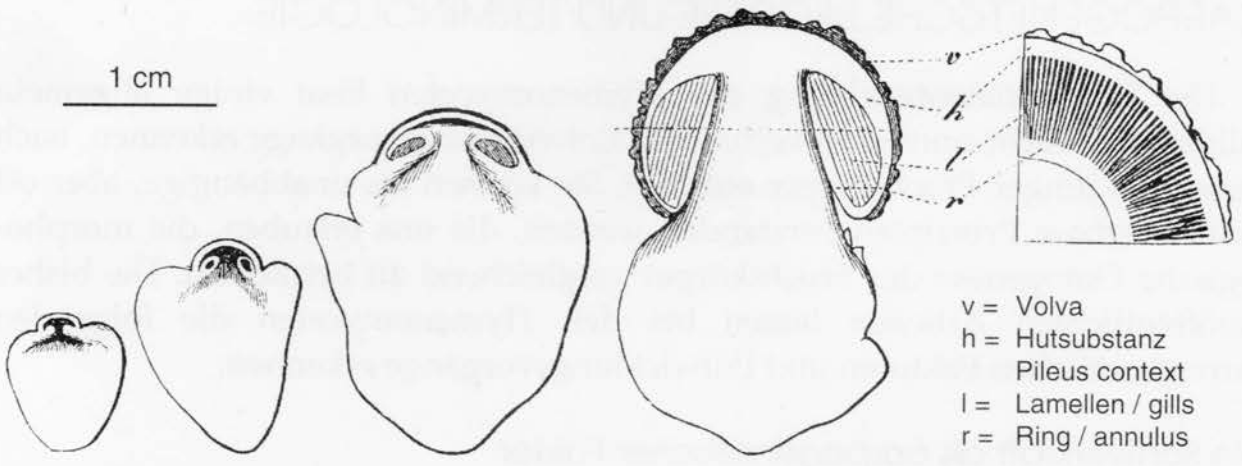
Figur 9.1: Historische Abbildung: Entwicklungsstadien eines Blätterpilzes. – Nach Micheli 1729, aus Ainsworth 1976, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.1: Historical illustration: Successive stages of fruit body development of an agaric by Micheli 1729, showing whole primordia as seen with a hand lens.

entwicklung kann jedoch nur anhand von Mikrotomschnitten durch fixiertes und eingebettetes Material mit genügender Klarheit erforscht und beschrieben werden. Die ersten auf Dünnschnittserien gestützten Untersuchungen wurden von ALLEN (1906), ATKINSON (1906), MAGNUS (1906) und FISCHER (1909) durchgeführt, und es waren vor allem ATKINSON und seine Mitarbeiter, die in den Jahren von 1914 bis 1923 eine erste Terminologie der Fruchtkörperentwicklung der Blätterpilze schufen (ATKINSON 1914a,b,c,d, 1915a,b, 1916a,b; BLIZZARD 1917; DOUGLAS 1916, 1918, 1920; LEVINE 1914, 1922; MACDOUGALL 1919; WALKER 1919; ZELLER 1914a,b). Eine Zusammenfassung dieser ersten, etwa 50 Arten umfassenden und vor allem von amerikanischen Autoren getragenen Forschungsphase wurde von MOSS (1923) veröffentlicht.

Eine zweite, diesmal europäische Forschungsphase begann mit KÜHNER (1925b, 1926a,b, 1929) und wurde von REIJNDERS (seit 1933) stark ausgebaut. Diesem Autor verdanken wir drei grosse Werke (REIJNDERS 1948, 1952, 1963), in denen er seine Resultate und Terminologie ausführlich darstellte. Diese wurde von den Mykologen allgemein angenommen, besonders nachdem WATLING (1978), MANACHERE (1978), KÜHNER (1980), REIJNDERS (1986), STORDEUR (1989) und WATLING & MOORE (1993) für eine weitere Verbreitung gesorgt hatten.

Sowohl die amerikanischen wie auch die europäischen Autoren schenkten dem "Velum" gewisser Blätterpilze (z.B. *Amanita* und *Agaricus*) grosse Beachtung. Dies hatte nicht nur anatomische, sondern auch historische Gründe. Die seit Beginn des 18. Jahrhunderts übliche (nach Begriff und Inhalt mehrmals stark veränderte) Einteilung der Blütenpflanzen in Bedecktsamige (Angiospermae) und Nacktsamige (Gymnospermae) hatte zweifellos einen grossen Einfluss auf PERSOON, der 1801 die Pilze in Angiocarpi und Gymnocarpi gliederte. Das Vorkommen von Schutzhüllen (bei den Angiospermen und den



Figur 9.2: Historische Abbildung: *Amanita rubescens*, radiale Längsschnitte durch Fruchtkörper verschiedenen Alters und ein Querschnitt auf der Höhe der gestrichelten Linie. – Nach De Bary 1884, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.2: Historical illustration: *Amanita rubescens*, longitudinal sections through fruit bodies of different ages, and a cross section along the dashed line.

Angiocarpen) galt als Zeichen der Vollkommenheit, und in der damaligen Zeit wurden die Organismen nach dem Grad ihrer Vollkommenheit klassiert. Die "vollkommenen Pilze" (z.B. *Amanita*) wurden zuerst genannt, und das bis weit ins 20. Jahrhundert hinein (z.B. BRESADOLA 1927-1933, KONRAD & MAUBLANC 1924-1930). Cytologie, Genetik und Phylogenie konnten keinen Einfluss auf das biologische Denken ausüben, weil es diese Wissenszweige damals noch gar nicht gab. Diesem allgemein verbreiteten systematischen Denken entsprechend, und stark von PERSOON beeinflusst, legte auch FRIES in allen seinen taxonomischen Werken sehr grosses Gewicht auf das Auftreten von Schutzhüllen ("Velum") bei den Blätterpilzen. FRIES blieb bis in das erste Drittel des 20. Jahrhunderts eine dominante Figur in der Mykologie, und entsprechend viel Gewicht wurde den Schutzhüllen auch bei der Beurteilung der Primordialentwicklung eingeräumt. Diese starke Bewertung des "Velums" prägte auch die von REIJNDERS geschaffene und heute weit verbreitete Terminologie der Entwicklungstypen der Blätterpilze. Man kann sich aber des Eindruckes nicht erwehren, dass in dieser Terminologie die Schutzhüllen überbetont, die andern Fruchtkörperorgane hingegen stark vernachlässigt werden.

REIJNDERS' Terminologie und die in diesem Buch versuchte Neuinterpretation der Carpogenesetypen stützen sich auf die Ergebnisse von etwa 60 Autoren, die insgesamt annähernd 400 Arten untersuchten. Die meisten dieser Arten wurden jedoch nicht genügend jung oder nicht genügend gründlich studiert, so dass unsere Kenntnis der Entwicklungstypen auf weit weniger Material beruht. Das Interesse der Autoren galt in erster Linie der Entwicklung der Blätterpilze. Die Entwicklung der meisten Aphyllophoralen ist deshalb nur ungenügend bekannt.

CARPOGENETISCHE BEGRIFFE UND TERMINOLOGIE

Die Primordialentwicklung der Hymenomyceten lässt einige allgemein gültige aber nicht universell verbreitete Entwicklungsvorgänge erkennen, nach denen ein junger Fruchtkörper entsteht. Sie können als unabhängige, aber oft kombinierbare Prinzipien verstanden werden, die uns erlauben, die morphologische Ontogenese der Fruchtkörper vergleichend zu betrachten. Die bisher veröffentlichten Arbeiten lassen bei den Hymenomyceten die folgenden carpogenetischen Faktoren und Entwicklungsvorgänge erkennen:

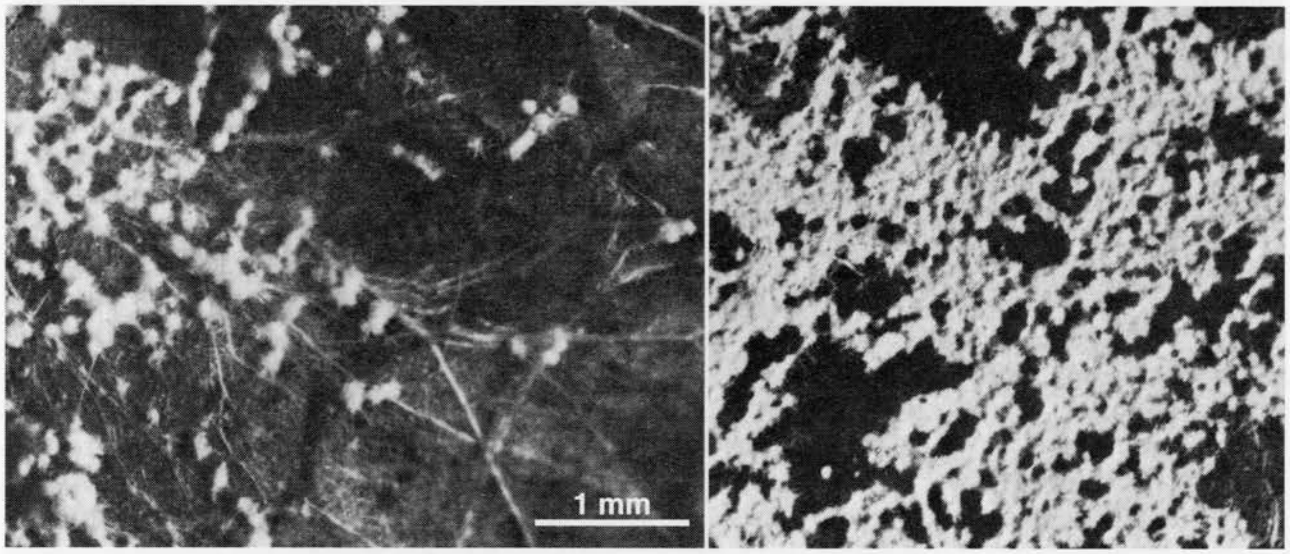
Die Schwerkraft als carpogenetischer Faktor

PARMASTO (1986: 10) schlug vor, die Hymenomyceten nach ihrer Reaktion auf die Schwerkraft in zwei grundsätzlich verschiedene morphogenetische Lager zu teilen. Die Hymenomyceten mit positivem Geotropismus hängen ihre Fruchtkörper an der Unterseite des Substrates auf und wachsen abwärts oder

sie breiten sich horizontal aus; diejenigen mit negativem Geotropismus stellen sie auf das Substrat und wachsen gegen die Schwerkraft in die Höhe. Der Geotropismus spielt auch bei der Gestaltung der Fruchtkörper eine Rolle, und das Auftreten des negativen Geotropismus ist ein phylogenetischer Fortschritt. In diesem Sinn hat der Vorschlag von PARMASTO seine Berechtigung, aber man darf ihn nicht dahin interpretieren, dass die fortgeschritteneren Fruchtkörper den ursprünglichen, positiven Geotropismus vergessen und global durch eine negative Reaktion ersetzt hätten. Der negative Geotropismus, also die Fähigkeit, von der Schwerkraft weg zu wachsen, ist eine neu dazu erworbene Eigenschaft, die zeitlich und örtlich begrenzt eingesetzt werden kann und dann jeweils den positiven Geotropismus überspielt.

Polyzentrische und monozentrische Fruchtkörperanlagen

Die polyzentrische Entwicklung findet man bei vielen Krustenpilzen, deren Fruchtkörperanlagen etwa gleichzeitig an verschiedenen Orten aus dem Substrat an die Oberfläche brechen, und die dort zunächst vereinzelte Fruchtkörper entstehen lassen. Jede einzelne Anlage kann als das Entwicklungszentrum eines primitiven, oft lückenhaften, sich seitlich ausbreitenden Hymeniums betrachtet werden. Mehrere solche Hymenien können schliesslich zusammenfliessen und einen einheitlichen, aber aus verschiedenen Anlagen entstandenen Fruchtkörper bilden.



Junge Fruchtköperanlagen
Young fruit body primordia

Beginn des Zusammenfliessens
Confluent primordia

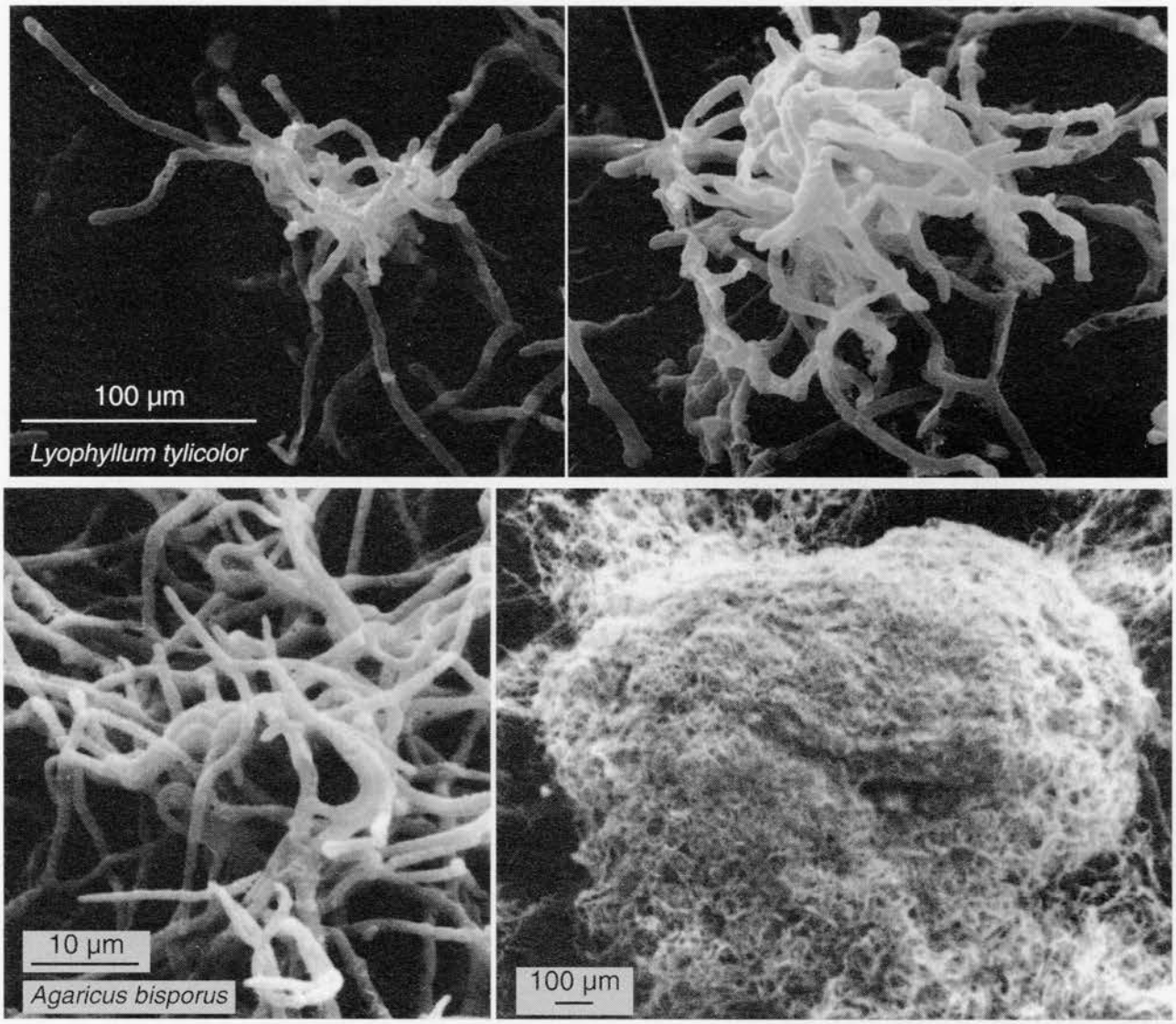
Figur 9.3: Polyzentrische Entwicklung krustenförmiger Basidiome. Die einzelnen, je ein Hymenium tragenden Flecken fliessen durch seitliches Wachstum zu grösseren Einheiten zusammen. – *Laeticorticium lundellii*, nach Eriksson & Ryvarden 1976, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.3: Polycentric development of corticioid basidiomes. The small initial fruit bodies expand laterally until they become confluent and form bigger units.

Bei der monozentrischen Entwicklung entsteht ein Fruchtkörper aus einer einzigen Anlage. Zwar treten oft viele, dicht gedrängte Entwicklungszentren auf, aber nur wenige wachsen zu reifen Fruchtkörpern heran. Die zu nahe an diesen aktiven Primordien gelegenen Fruchtkörperanlagen werden gehemmt und sterben meist ab.

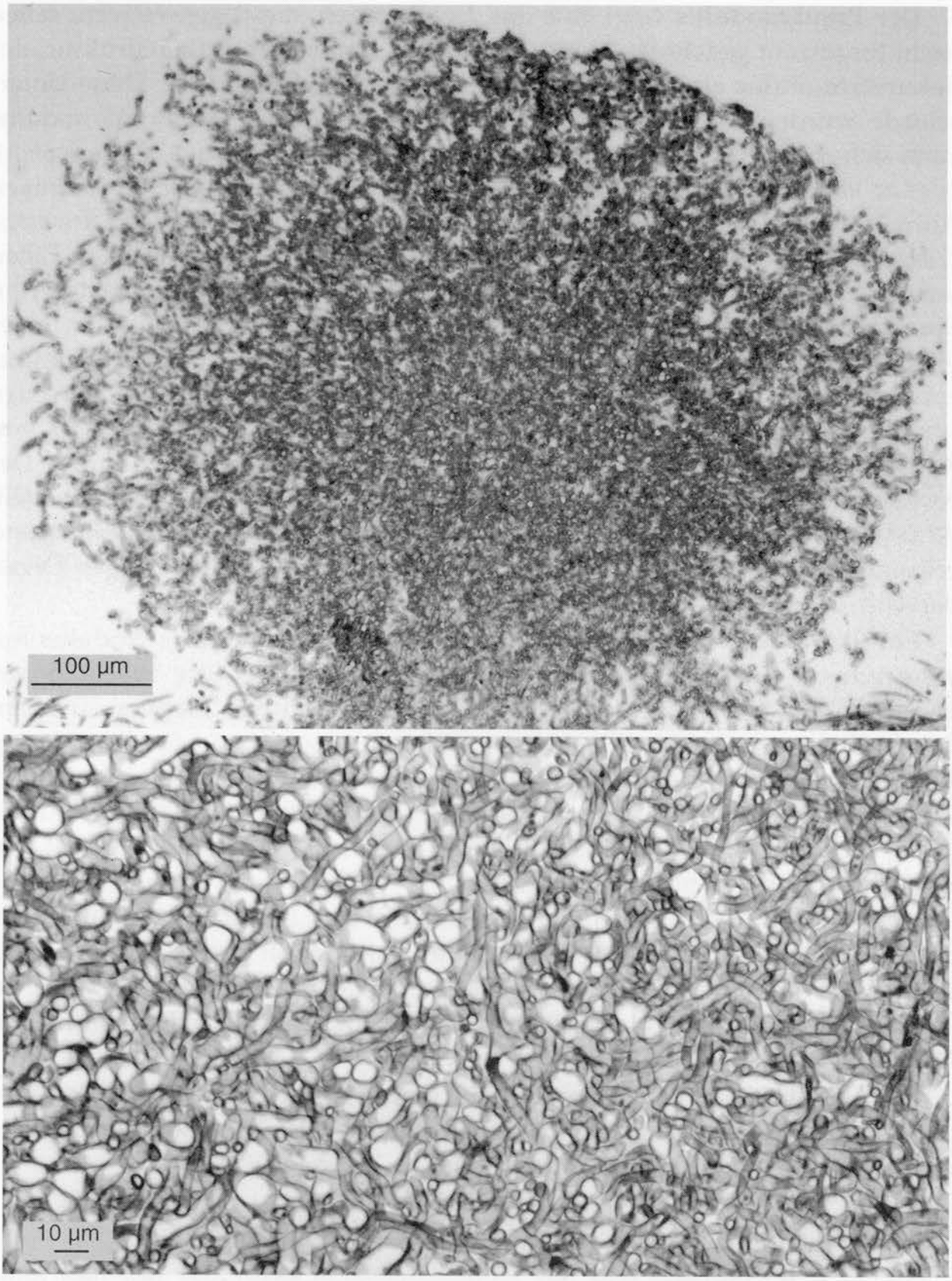
Der Nodulus

Bei vielen Hymenomyceten entsteht aus dem Mycelium (oder einem Mycelstrang) nicht direkt eine Fruchtkörperanlage, sondern ein kissenförmiges bis kugeliges Knötchen, das nach seinem Verhalten und nach seiner oft charakteristischen plectologischen Struktur ein selbständiges Organ darstellt, das von CLÉMENÇON (1994b) Nodulus genannt wurde (Fig. 9.4, 9.5).



Figur 9.4: Junge Noduli in Mycelkulturen von *Lyophyllum tylicolor* und *Agaricus bisporus* bestehen aus dicht gedrängten Hyphen. Rasterelektronenmikroskop. – *Lyophyllum* nach Hort & Clémençon 1994; *Agaricus* nach Heckman & al. 1989, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.4: The noduli in mycelial cultures of *Lyophyllum tylicolor* and *Agaricus bisporus* consist of tightly woven hyphae. Scanning electron microscope.



Figur 9.5: Junger Nodulus (oben) mit dichterem Kern mit Primärstruktur. Der Kern eines reifen Nodulus (unten) zeigt die Sekundärstruktur. *Psilocybe cyanescens* - Nach Clémençon 1994b, neu bearbeitet.

Figure 9.5: A young nodulus of *Psilocybe cyanescens* with a denser core of primary structure (top). The core of a mature nodulus shows the secondary plectological structure (bottom).

Der **Primärnodulus** zeigt eine aus gleichartigen, meist generativen, selten leicht turgeszent gedehnten Hyphen geflochte, **homomere Primärstruktur**, der **Sekundärnodulus** eine **heteromere Sekundärstruktur** (Fig. 9.5). Diese Unterschiede wurden bereits von REIJNDERS (1977) diskutiert. Der Primärnodulus kann sich zu einem Sekundärnodulus entwickeln (bei den meisten Agaricalen), oder er kann direkt ein Fruchtkörperprimordium entstehen lassen (bei einigen Aphyllophoralen, z.B. *Bjerkandera, Stereum, Irpex, Gloeophyllum, Trametes, Trichaptum;* KENNEDY & LARCADE 1971, REIJNDERS 1977). In den meisten Fällen keimt der Nodulus ohne Wartepause mit generativen Hyphen aus, die dann ein Fruchtkörperprimordium bilden; seltener bildet sich ein Basidiom in einer Höhle im Innern des Nodulus (Fig. 9.6, nodulocarp: e), oder der Nodulus entwickelt sich direkt zu einem Basidiom (Fig. 9.6, nodulocarp: f). Zuweilen spriessen aus einem Nodulus zwei oder mehrere Primordien, wie dies von KENNEDY & LARCADE (1971) bei *Bjerkandera adusta* beobachtet wurde. Der Nodulus (oder dessen unterer Teil) bleibt an der Fruchtkörperbasis erhalten. ATKINSON (1914b) entdeckte den Nodulus an der Stielbasis von *Amanita* und erkannte, dass er nicht zum Stiel gehört, sondern ein selbständiges Organ darstellt, das er "Podium" nannte.

Ein **Sklerotium** ist das (oft sehr grosse) Dauerstadium eines Nodulus mit entsprechenden morphologischen Differenzierungen. Bei der Fruchtkörperbildung keimt es wie jeder andere Nodulus mit generativen Hyphen zu einem Primordium aus. Der Nodulus ist somit der Ausgangspunkt für die Bildung eines Fruchtkörperprimordiums oder eines Sklerotiums. Dies wurde für *Coprinus stercorarius* experimentell bestätigt, als MORIMOTO, SUDA & SAGARA (1982) die Entwicklung zum Fruchtkörper oder zum Sklerotium nur mit den Kulturbedingungen steuerten.

YAMANAKA & SAGARA (1990) und STOCCO & CLÉMENÇON (1991) fanden, dass die Noduli von *Lyophyllum tylicolor* in Kulturen oft mit Basidien bedeckt sind. Diese Noduli stellen zwar ein Basidiom dieses Pilzes aber nicht seinen Fruchtkörper dar. Sie können (verzögert) zu normalen, agaricoiden und fertilen Fruchtkörpern auswachsen.

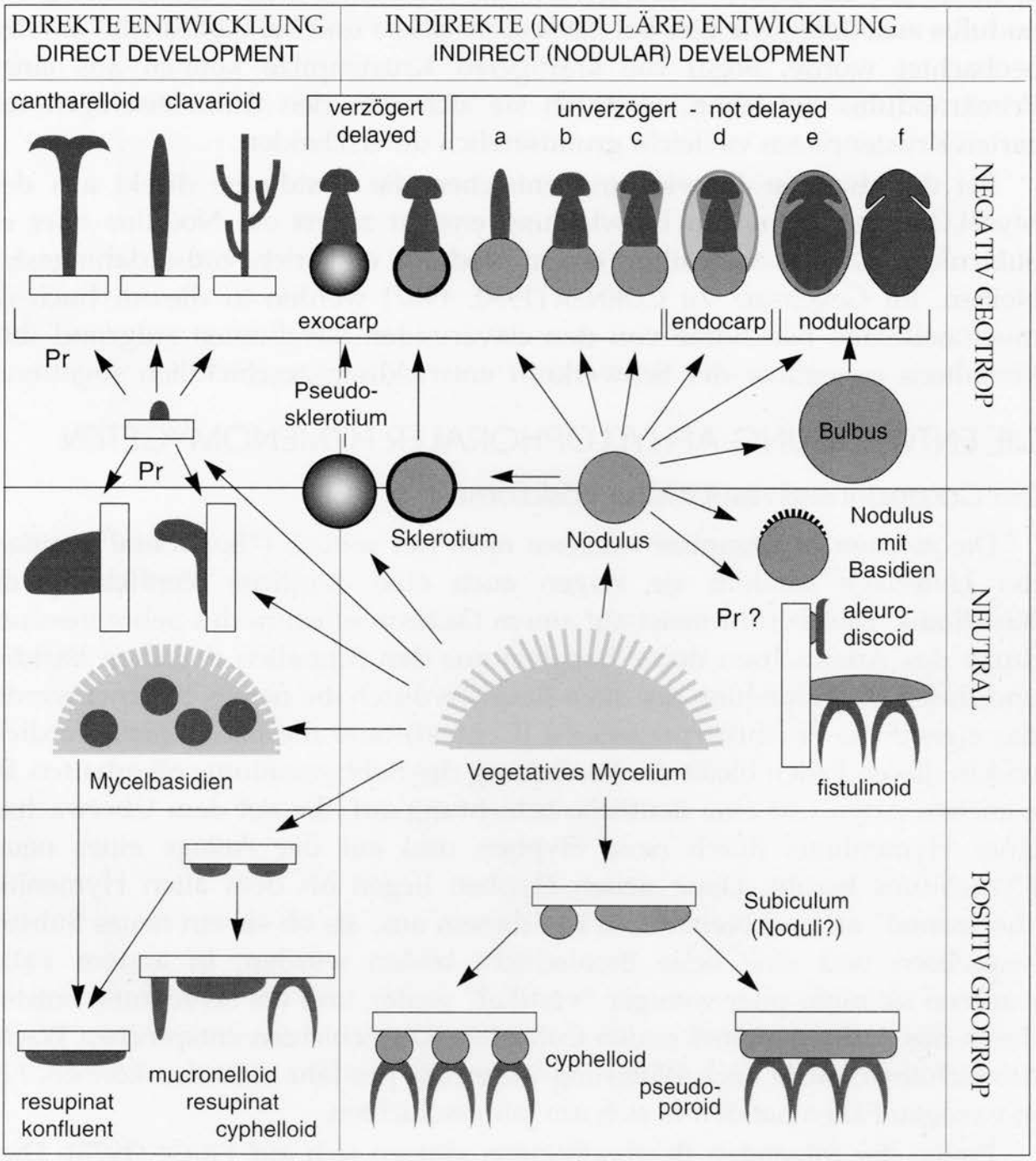
Der Nodulus kann als Drehscheibe der Ontogenese betrachtet werden. Da er nicht auf die Stielbasis der Blätterpilze beschränkt ist, scheinen die Bezeichnungen Podium und Basalplectenchym unangebracht.

EINE ÜBERSICHT

Einige Entwicklungsgänge der Hymenomyceten-Basidiome mit und ohne Nodulus sind in der Figur 9.6 als Funktion der Schwerkraft dargestellt. Die nicht carposomalen Basidiome (Mycelbasidien und basidienführende Noduli) sind mit berücksichtigt. Sklerotien werden als sklerifizierte Noduli mit verzögerter Basidiombildung aufgefasst. Das Pseudosklerotium hat die gleichen

Funktionen wie ein echtes Sklerotium. Deshalb wurde es in der Figur 9.6 zwischen die direkte und die indirekte Entwicklung gesetzt.

Dieses Schema muss unvollständig bleiben, da unsere Kenntnisse noch allzu gering sind. Bei den sehr wenig erforschten Aphyllophoralen dürfen noch weitere Carpogenesetypen erwartet werden, und die formenreichen Varianten



Figur 9.6: Einige Entwicklungsmöglichkeiten der Hymenomycetenbasidiome mit und ohne Nodulus, in Funktion der Schwerkraft und ausgehend vom vegetativen Mycel.

Figure 9.6: Some possibilities for the development of basidiomata of the hymenomycetes, with and without a nodulus, as a function of gravity, starting with a vegetative mycelium.

a = clavarioid; b = ametablemat; c,d = metablemat; e = endogen nodulocarp; f = hologen nodulocarp
Pr = Wahrscheinlich nur mit einem Primärnodulus / Probably only with a primary nodulus

der exocarpen und endocarpen Entwicklung der Blätterpilze konnten nicht alle ins Schema aufgenommen werden. Das Auftreten eines Nodulus bei den cyphelloiden, aleurodiscoiden und fistulinoiden Pilzen ist noch unsicher. Einige Beobachtungen lassen vermuten, dass manche Arten einen Primärnodulus bilden, andere direkt aus dem Mycelium entstehen. Wir wissen auch noch nicht, ob alle dimidiaten Porlinge und die cantharelloiden Pilze einen Primärnodulus ausbilden, wie dies bei *Bjerkandera adusta* und bei *Cantharellus lutescens* beobachtet wurde. Sogar die kräftigeren Krustenpilze können aus einem Primärnodulus entstehen, wodurch sie sich von den dünnfleischigen und zarten Krustenpilzen vielleicht grundsätzlich unterscheiden.

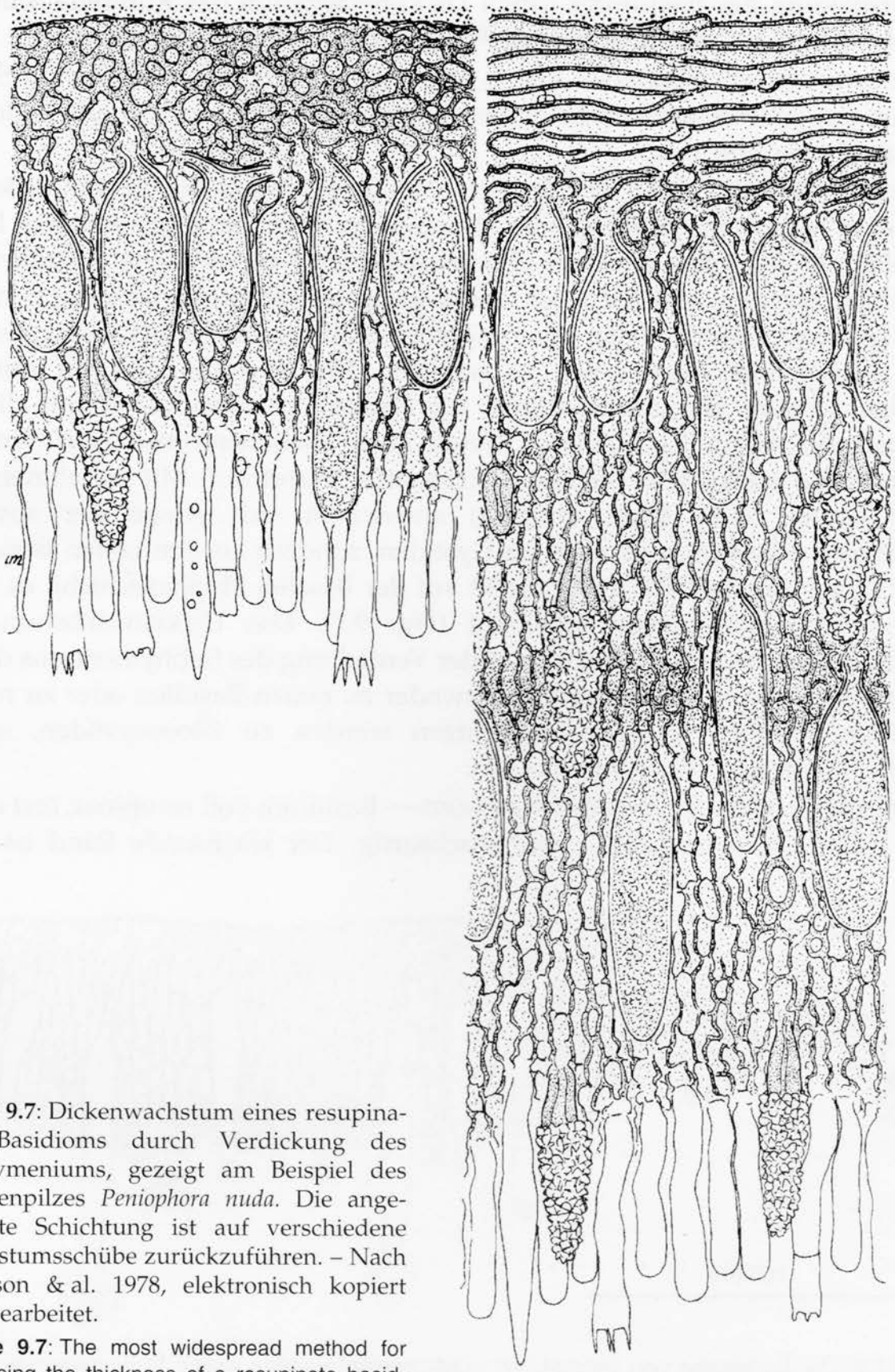
Bei der direkten Entwicklung entstehen die Basidiome direkt aus dem Mycel, bei der indirekten Entwicklung ensteht zuerst ein Nodulus oder ein Subiculum. Ob das Subiculum einem Nodulus entspricht muss dahingestellt bleiben. Im Gegensatz zu CORNER (1950, 1967) werden in diesem Buch die mucronelloiden Basidiome von den clavarioiden Basidiomen aufgrund ihres Verhaltens gegenüber der Schwerkraft entwicklungsgeschichtlich abgetrennt.

DIE ENTWICKLUNG APHYLLOPHORALER HYMENOMYCETEN

Die Carpogenese resupinater Basidiome

Die meisten Krustenpilze wachsen nicht nur seitlich ("horizontal") entlang der Unterlage sondern sie zeigen auch eine deutliche **Verdickung des Basidioms**. Dies beruht meist auf einem Dickenwachstum des Subhymeniums durch das Auswachsen neuer Basidien aus den Schnallen der alten Basidien und durch Übergipfelung der alten Basidien durch die neuen. Seltener werden das eigentliche Fruchtkörpergeflecht (Context) oder die Basalschicht verdickt, und in diesen Fällen bleibt die Verdickung des Subhymeniums oft erhalten. Bei manchen Arten tritt eine deutliche Schichtung auf, die auf dem Überwachsen eines Hymeniums durch neue Hyphen und auf der Anlage eines neuen Hymeniums beruht. Diese neuen Hyphen liegen oft dem alten Hymenium "horizontal" an und breiten sich auf diesem aus, als ob sie ein neues Substrat bewachsen und eine neue Basalschicht bilden würden. In andern Fällen wachsen sie mehr oder weniger "vertikal" weiter, und die Schichtung entsteht durch das Auftreten eines neuen Contextes. Die Schichten entsprechen Wachstumsschüben, die je nach Witterung mehrmals pro Jahr auftreten können. Nur in wenigen Fällen handelt es sich um Jahresschichten.

Einige der folgenden Beschreibungen stützen sich auf PRICE (1973). Diese Autorin unterscheidet vier verschiedene Entwicklungstypen bei den von ihr untersuchten corticioiden und stereoiden Hymenomyceten, die aber nicht ausreichen, alle bisher erkannten Carpogeneseformen der resupinaten Pilze zu erfassen. Es ist zudem wahrscheinlich, dass es noch weitere, noch nicht beschriebene Typen gibt.



Figur 9.7: Dickenwachstum eines resupinaten Basidioms durch Verdickung des Subhymeniums, gezeigt am Beispiel des Krustenpilzes *Peniophora nuda*. Die angedeutete Schichtung ist auf verschiedene Wachstumsschübe zurückzuführen. – Nach Eriksson & al. 1978, elektronisch kopiert und bearbeitet.

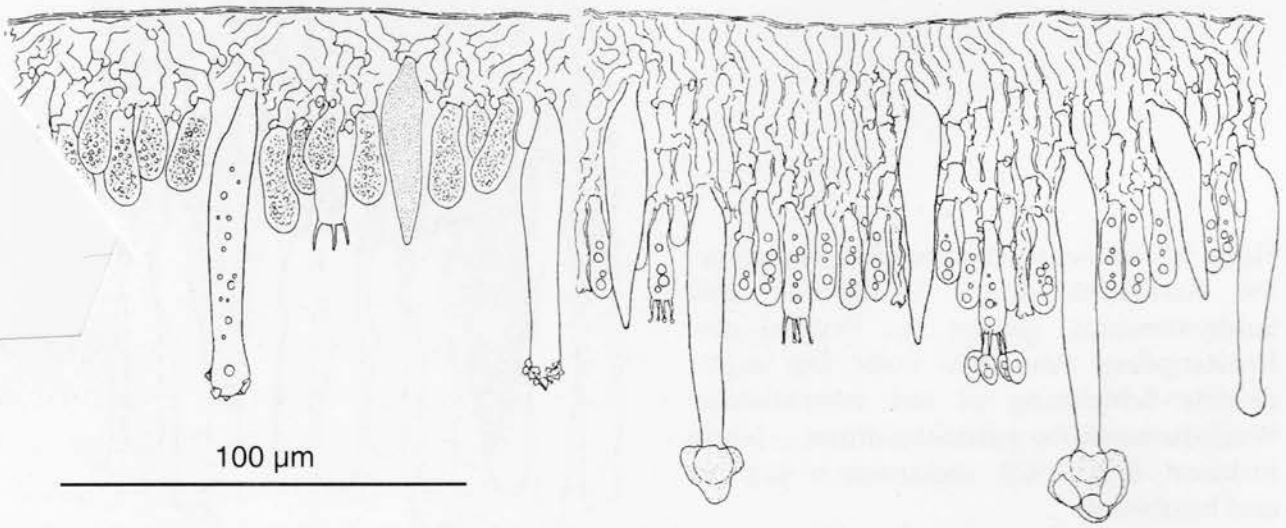
Figure 9.7: The most widespread method for increasing the thickness of a resupinate basidiome is based on the thickening of the subhymenium. The example shows the corticioid fungus *Peniophora nuda*. The spurious layering is due to differences in growth activity.

1) Verdickung des Basidioms durch Dickenwachstum des Subhymeniums – Dies ist die am weitesten verbreitete Wachstumsart der resupinaten Pilze.

Intextomyces contiguus — Fig. 8.19 S. 618. Durch das verdickende Stelohymenium gekennzeichnet. Es treten weder Subiculum noch Schutzgeflechte für das Hymenium auf.

Peniophora nuda und *P. incarnata* — Völlig resupinat, bis 0,2 mm dick, mit sterilem, wachsendem Rand aus generativen Hyphen. Der extreme Rand besteht nur aus einer einzigen Hyphenschicht. In dieser Zone entstehen an einzelnen Hyphen seitliche, nach unten gerichtete Schwellungen mit rundem oder spitzem Scheitel. Weiter innen nimmt die Anzahl dieser Schwellungen zu, und sie beginnen nach unten zu wachsen. Die Schwellungen mit rundem Scheitel werden zu Gloeocystiden, die andern zu Metuloiden mit dicker, inkrustierter Wand. Gelegentlich treten auch Zwischenformen mit rundem Scheitel und schwach verdickter, inkrustierter Wand auf. Mit zunehmendem Alter (weiter vom Rand entfernt) entwickeln sich einige der abwärts gerichteten Schwellungen nicht zu Cystiden, sondern zu den ersten Basidien. Das Hymenium entsteht somit direkt auf der basalen Hyphenschicht; es wird kein Fruchtkörpercontext aufgebaut (Fig. 9.7). Das Dickenwachstum des Basidioms beruht ausschliesslich auf der Verdickung des Subhymeniums durch vegetative Hyphen, deren Spitzen entweder zu neuen Basidien oder zu neuen Cystiden werden. Abgerundete Spitzen werden zu Gloeocystiden, spitze Scheitel werden zu neuen Metuloiden.

Hyphoderma tenue, H. praetermissum — Basidiom voll resupinat, erst dünn und arachnoid, dann dicker und wachsartig. Der wachsende Rand ist eine



Figur 9.8: Die Basidiome von *Hyphoderma praetermissum* werden durch Dickenwachstum des Subhymeniums dicker und bestehen fast nur aus Subhymenium und Hymenium. - Nach Eriksson & Ryvarden 1975, elektronisch kopiert und bearbeitet.

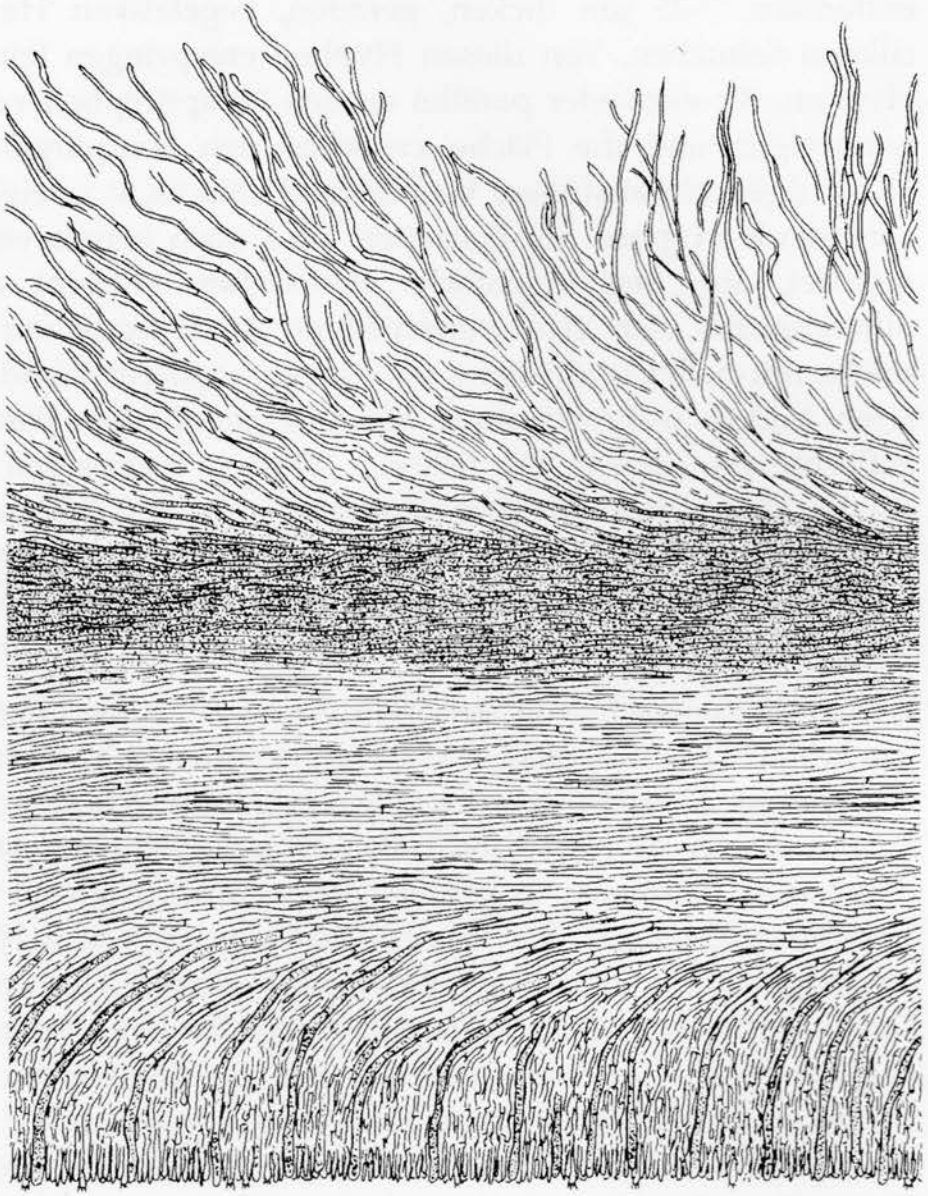
Figure 9.8: The basidiomes of *Hyphoderma praetermissum* thicken by downward growth of the subhymenial hyphae. The fruit body consists almost entirely of subhymenium and hymenium only.

dünne Schicht basaler Hyphen, auf denen sich die Cystiden und Basidien direkt entwickeln, die Cystiden etwas früher als die Basidien. Nachdem das erste Hymenium entstanden ist, entwickeln sich die Cystiden und Basidien nur noch an vertikal nach unten wachsenden Hyphen. Das Basidiom verdickt sich durch Verdickung des Subhymeniums. Dabei entstehen neue Seitenhyphen aus den Schnallenbogen der alten Hyphen, die bald von den neuen Hyphen übergipfelt werden. Diese bilden neue Basidien und Cystiden im selben Kandelaber. Eine eigentliche Fruchtkörpertrama fehlt; das Basidiom besteht (fast) nur aus Subhymenium und Hymenium (Fig. 9.8).

Coniophora olivacea — Der sterile Wachstumsrand besteht aus voneinander entfernten, 7-25 µm dicken, geraden, vegetativen Haupthyphen mit verticillaten Schnallen. Von diesen Hyphen entspringen feinere, oft schnallenlose Hyphen, die entweder parallel zu den Haupthyphen verlaufen, oder die sich verzweigen und die Fläche zwischen den Haupthyphen mit einem feinen Hyphengeflecht ausfüllen. Von dieser Basalschicht zweigen vertikal nach unten wachsende Hyphen ab. Bisweilen wird auch bereits eine vereinzelte Basidie gebildet, aber das eigentliche Hymenium entsteht erst später. Zunächst differenzieren sich zwei verschiedene Arten vertikaler generativer Hyphen, solche mit heller und solche mit etwas dunklerer Wand. Die beiden Hyphenarten bilden während ihres abwärts gerichteten Wachstums einen locker geflochtenen Context. Die helleren Hyphen verzweigen sich stark und bilden ein Basidienhymenium. Die dunkleren Hyphen bilden meist nur Cystiden, selten einige Basidien. Das Subhymenium verdickt sich durch Basidienübergipfelung, und die Cystiden wachsen in die Länge, wobei sie sich septieren. Schliesslich ragen sie als Septocystiden weit über das Hymenium hinaus.

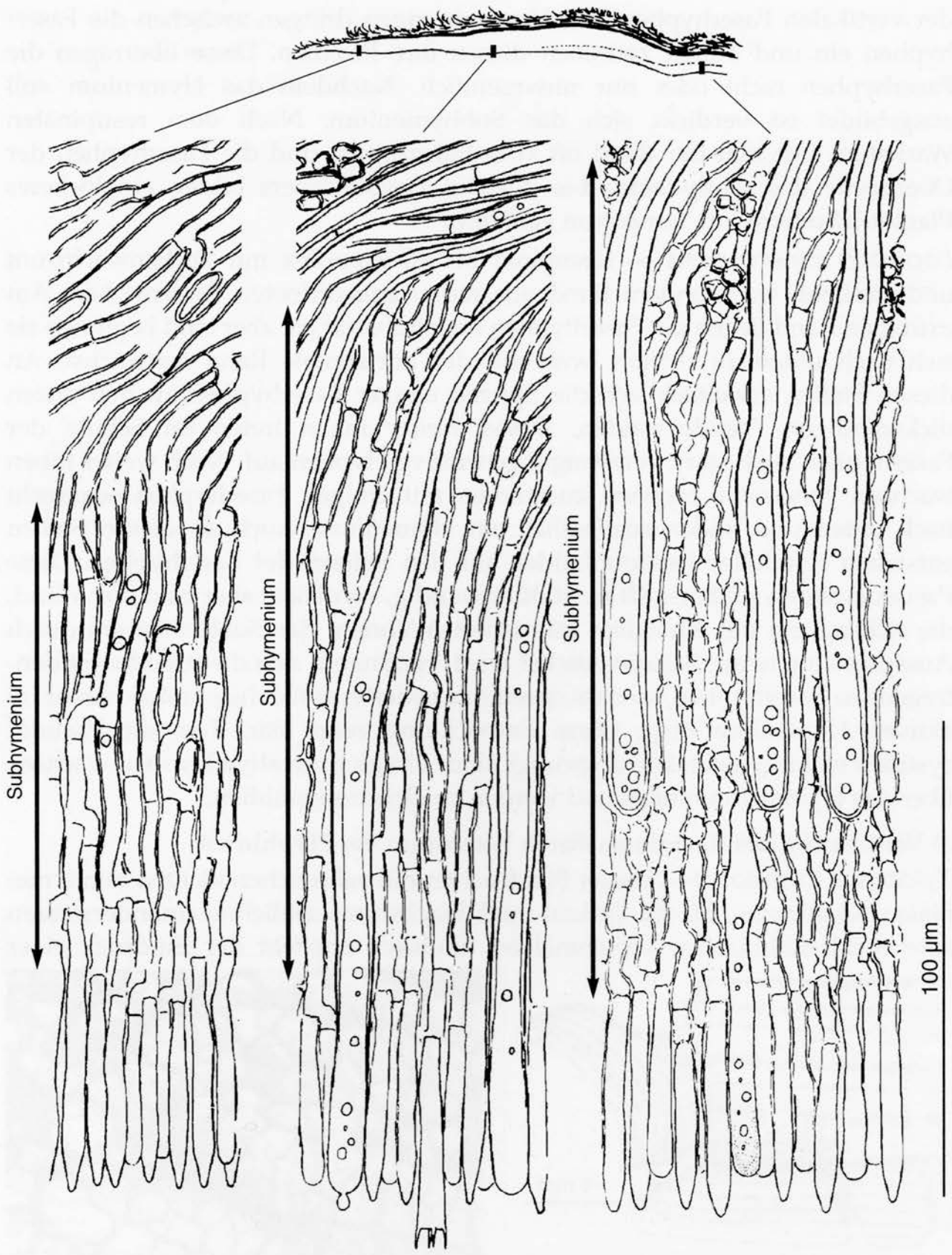
2) Das Dickenwachstum stereoider Pilze: Auch die Pilze mit einer "stereoiden Anatomie" (Fig. 9.9) zeigen ein verdickendes Subhymenium. Es handelt sich um kräftige Krustenpilze, die sich infolge ihrer Dicke vom Substrat konsolenförmig ablösen können. Eine kräftige Basalschicht aus parallelen Hyphen wird dabei zum Hutcortex in pileaten Teilen und trägt ein Plagiotrichoderm (oft Tomentum genannt). Von der Basalschicht oder dem Hutcortex wenden sich die Hyphen allmählich nach unten und nehmen eine senkrechte Stellung ein. Diese erst horizontalen, dann sich abwendenden Hyphen stellen den Context dar, der unten das Subhymenium und das Hymenium bildet. Das Basidiom wächst seitlich schneller als senkrecht, so dass ein weiter steriler Rand entsteht. Die Cystiden entstehen zuerst in diesem Wachstumsrand, aber später auch im Hymenium. Der *Stereum*-Typ scheint mit der Anwesenheit von Faserhyphen oder Stützhyphen korreliert zu sein. Beispiele sind *Stereum hirsutum, St. fasciatum, St. illudens, St. sanguinolentum, St. vellereum, Amylostereum chailletii, A. areolatum, Duportella tristicula, D. fulva, Lopharia cinerascens, Chondrostereum purpureum, Laxitextum bicolor* und *Lopharia crassa*.

Stereum hirsutum — Basidiom resupinat, später semipileat bis pileat. Fertile resupinate Fruchtkörper mit sterilem, wachsendem Rand aus Faserhyphen mit blass brauner Wand. Weiter hinten ist das Basidiom dicker und besteht aus noch mehr Faserhyphen, zu denen sich auch mehr und mehr dünnwandige generative Hyphen gesellen. Mit zunehmendem Alter verdichten sich die substratnahen Hyphen zu einer Rinde, die restlichen Hyphen bilden das Basidiomgeflecht. Zuerst laufen alle Hyphen etwa parallel zum Substsrat, aber in älteren Teilen beginnen sie abwärts zu wachsen und nehmen schliesslich eine vertikale Richtung ein. Dann beginnt die Differenzierung des Hymeniums. Dazu verzweigen sich die vegetativen Hyphen hinter (= über) den freien Enden



Figur 9.9: Anatomie des vom Substrat abgehobenen Teiles eines stereoiden Pilzes *(Stereum hirsutum)*. Subhymenium und Hymenium mit Pseudocystiden. – Nach Eriksson & al. 1984.

Figure 9.9: Anatomy of the reflexed part of a stereoid basidiome *(Stereum hirsutum)*. The plagiotrichodermium is often called a tomentum. The resupinate part of the fruit body (not shown) adheres to the substratum with the cortex that becomes a "basal layer". There are numerous pseudocystidia in the subhymenium and the hymenium.



Figur 9.10: Dickenwachstum von *Stereum hirsutum* durch Verdickung des Subhymeniums. Die Dicken des Subhymeniums sind angenähert angegeben. – Nach Eriksson & al. 1984, elektronisch kopiert und bearbeitet.

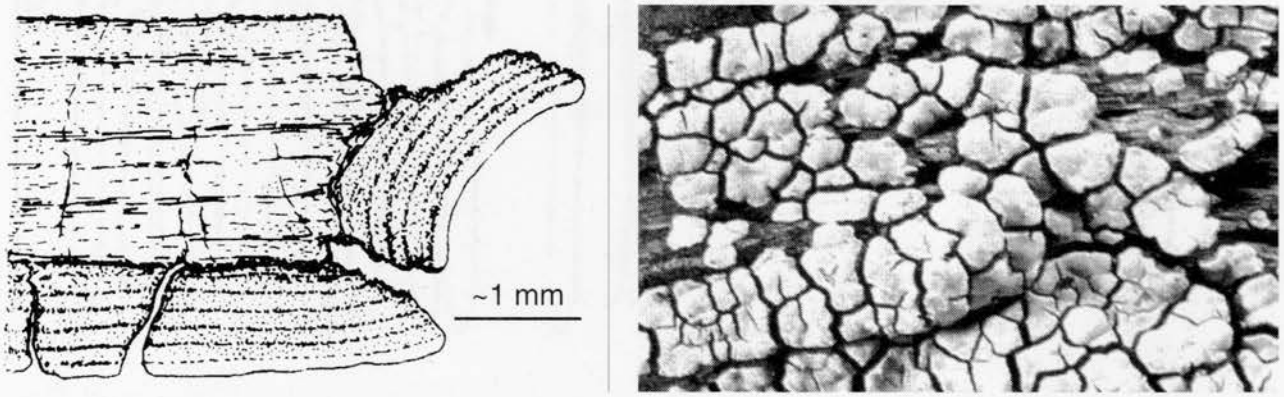
Figure 9.10: Thickening subhymenium of *Stereum hirsutum* shown at the three locations. The thickness of the subhymenium is indicated as an approximate estimation only.

der vertikalen Faserhyphen. Die Verzweigungen dringen zwischen die Faserhyphen ein und bilden zwischen diesen ihre Basidien. Diese überragen die Faserhyphen nicht oder nur unwesentlich. Nachdem das Hymenium voll ausgebildet ist verdickt sich das Subhymenium. Nach dem resupinaten Wachstum löst sich der Rand oft vom Substrat ab, und die Faserhyphen der Oberfläche des semipileaten bis pileaten Fruchtkörpers bilden ein lockeres Plagiotrichoderm (oft Tomentum genannt).

Lopharia cinerascens — Resupinat bis effuso-reflex mit Dickenwachstum und sterilem, wachsendem Rand aus radial angeordneten Faserhyphen. Am extremen Rand liegen die Faserhyphen dem Substrat an, aber bald beginnen sie sich nach unten zu richten, während der horizontale Rand fortwächst. An diesen Stellen erweitern sich die Spitzen einiger Faserhyphen zu den ersten dickwandigen Pseudocystiden. Etwas weiter innen treten im Schutz der Faserhyphen auch stark verzweigte generative Hyphen auf. Noch weiter innen wachsen generative Hyphen zusammen mit einigen Faserhyphen senkrecht nach unten und bilden schliesslich ein Hymenium. Auch an diesen Stellen entstehen spindelige Pseudocystiden aus den Spitzen der Faserhyphen. Diese Pseudocystiden sind erst oft recht dünnwandig, verdicken aber bald ihre Wand, die sich zudem mit Kristallen inkrustiert. Während das Subhymenium durch Aussprossung neuer Basidien dicker wird, verlängern sich die pseudocystidentragenden Faserhyphen, so dass deren inkrustierte, spindelige Spitze immer im aktiven Hymenium liegt. Diese Entwicklung zeigt klar, dass die Pseudocystiden nicht hymenialen Ursprungs sind. Einige generative Hyphen wachsen über das Hymenium hinaus und werden zu Dendrohyphidien.

3) Verdickung des Basidioms durch Wachstum der Hyphidien

Xylobolus frustulatus — Dieser Pilz fruchtet mit zahlreichen kleinen catahymenialen Basidiomen, die im Verlauf ihres Wachstums seitlich aneinanderstossen aber nicht miteinander verschmelzen. Dadurch entsteht der Eindruck einer



Figur 9.11: Geschichtete, eng zusammenstehende Basidiome von *Xylobolus frustulatus* täuschen einen Krustenpilz mit stark rissigem Hymenium vor. – Nach Hjortstam & al. 1988 und Moser & Jülich 1994.

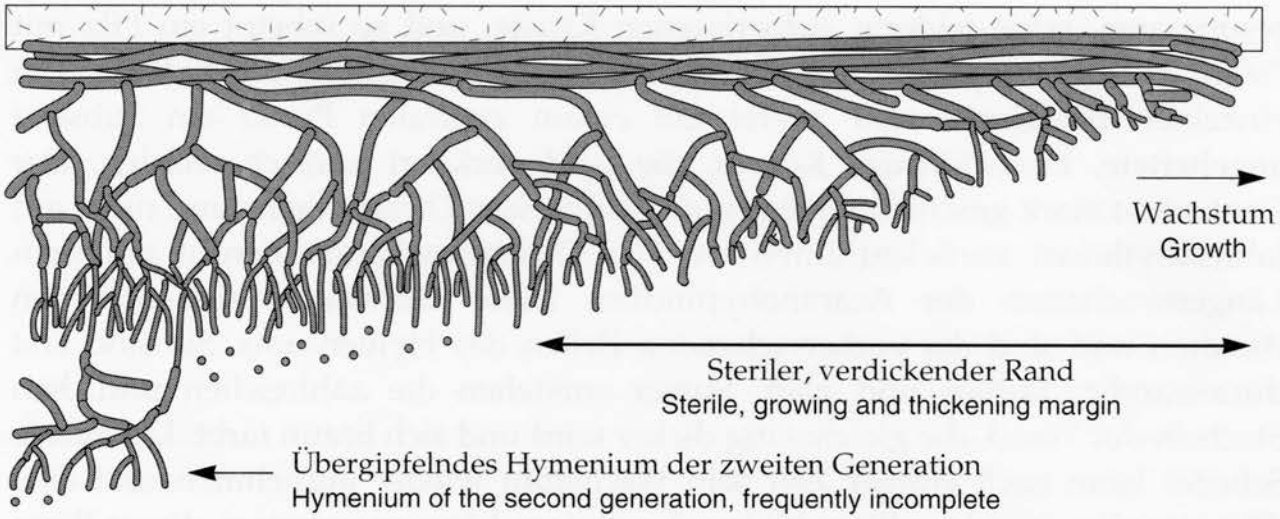
Figure 9.11: The layered basidiomes of *Xylobolus frustulatus* developing in crowded stands simulate a corticioid fungus with strongly cracked hymenium. The basidiomes thicken by growth of the hyphidia.

resupinaten, eckig-felderig aufgerissenen Kruste, und so scheint ein Pilz mit "stark rissigem Hymenium" vorzuliegen (JÜLICH 1984: 209; Fig. 9.11). Die einzelnen Basidiome sind zuerst mit einem zentralen Punkt am Substrat angeheftete, kissenförmige Körper, die bald verkehrt konisch werden. Der Context ist stark geschichtet, was auf schubweises Dickenwachstum, nicht auf Jahresrhythmen zurückzuführen ist. Das Dickenwachstum beruht auf dem Längenwachstum der Acanthohyphidien. Diese entwickeln sich vor den Basidien und sind die vorherrschenden Zellen des Hymeniums. Sie sind erst dünnwandig, farblos und glatt. Später entstehen die zahlreichen seitlichen Stacheln der Wand, die gleichzeitig dicker wird und sich braun färbt. Der runde Scheitel kann nach einiger Zeit sein Wachstum wieder aufnehmen und eine dünnwandige, farblose Blase bilden. Nach dem Längenwachstum dieser Blase wird die Wand stachelig, dick und braun. Dieser Prozess kann sich einige Male wiederholen, bis die ganze Acanthohyphidie etwa 50 µm lang geworden ist. Das aktive Hymenium besteht aus farblosen Hyphidienspitzen und farblosen Basidien. Aus einer Acanthohyphidie kann auch eine neue generative Hyphe auswachsen, die eine neue Generation schrittweise verlängerter Acanthohyphidien bilden kann. Das verdickte Basidiom besteht fast ausschliesslich aus eingebetteten Acanthohyphidien, zwischen denen einige glatte Faserhyphen vertikal bis zur Oberfläche reichen. Die seitliche Ausbreitung des Basidioms wird durch Wachstum dünnwandiger bis schwach dickwandiger, kurzzelliger, farbloser, glatter, stark verzweigter, ungefähr horizontal liegender Hyphen am Rand der Oberfläche des Basidioms gewährleistet.

4) Verdickung des Basidioms durch Dickenwachstum der Basidiomtrama

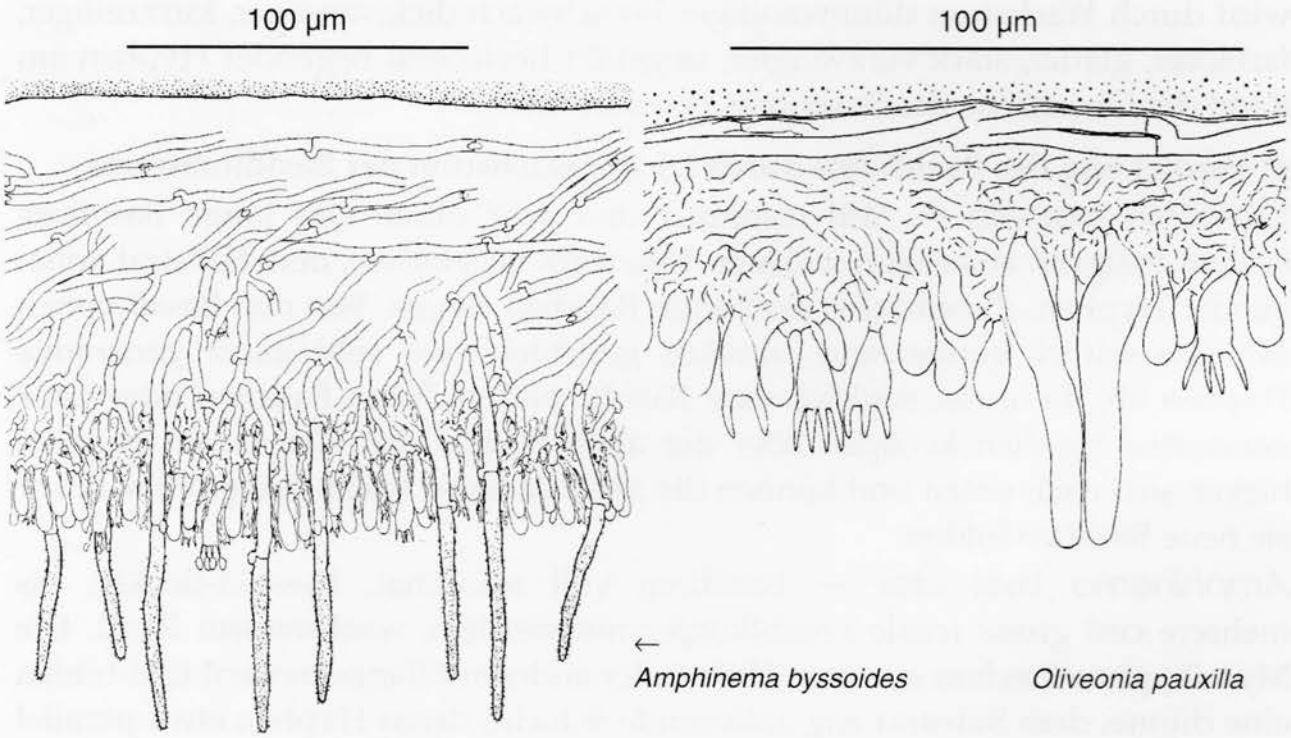
Oliveonia pauxilla — Voll resupinat und sehr dünn. Das junge Basidiom besteht lediglich aus einem lockeren Netzwerk vegetativer, dem Substrat anliegender Hyphen, die einzelne zerstreute Basidien tragen. Von den Basalhyphen zweigen seitlich einige neue, abwärts gerichtete und sehr kurze generative Hyphen ab, die meist sogleich eine Basidie bilden. Neue Basidien oder neue generative Hyphen knospen über der alten Basidie aus. Die neuen Hyphen biegen sich nach unten und können die alten Basidien leicht übergipfeln, bevor sie neue Basidien bilden.

Amphinema byssoides — Basidiom voll resupinat, byssoid-flockig, bis mehrere cm^2 gross; fertile Fruchtkörper mit sterilem, wachsendem Rand. Die Mycelhyphen brechen aus dem Holz (oder anderen Pflanzenresten) und bilden eine dünne, dem Substrat eng anliegende Schicht, deren Hyphen etwa parallel zur Substratoberfläche verlaufen. Diese Schicht breitet sich durch Hyphenwachstum seitlich in allen Richtungen aus. Vom wachsenden Rand zweigen einzelne Hyphen schräg nach unten ab, die durch spärliche Verzweigungen ein sehr lockeres, nicht gelatinöses Geflecht bilden. Während der Rand weiterwächst, verdickt sich das lockere Fruchtkörpergeflecht durch beschränktes



Figur 9.12: Entwicklungs- und Strukturschema des Basidioms von *Amphinema byssoides*. – In Anlehnung an Price 1973.

Figure 9.12: Diagram of the development and structure of the basidiome of the corticioid fungus *Amphinema byssoides*. Vegetative hyphae parallel to the substratum form a growing basal layer. From this layer generative hyphae descend vertically and form the loose context and a sporulating hymenium. From some hyphae that protrude beyond the hymenium (sometimes called septocystidia) new generative hyphae may grow out to form a new context and a hymenium of the second generation.



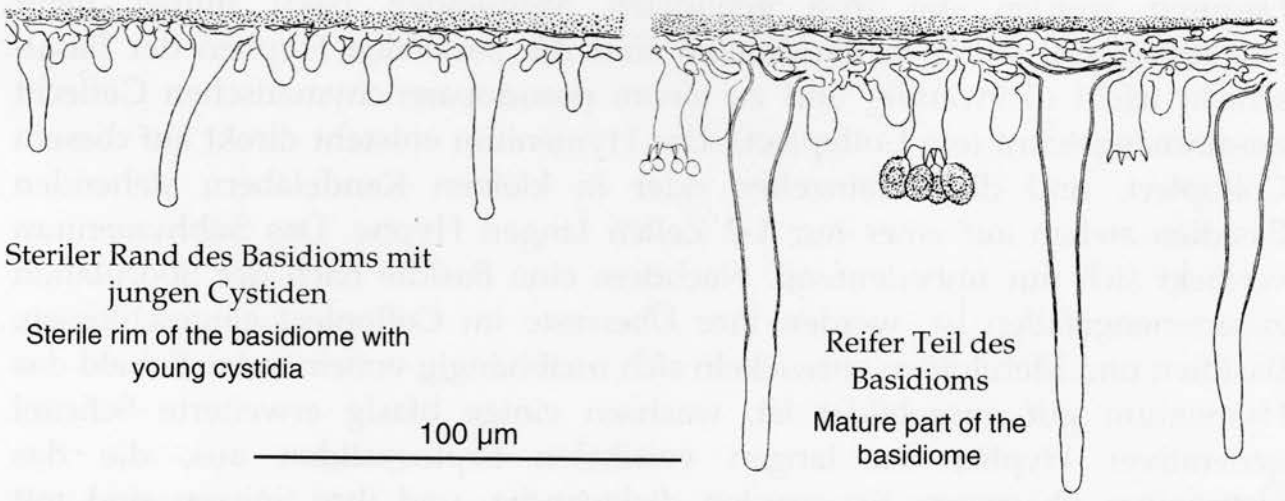
Figur 9.13: Diese beiden Krustenpilze besitzen eine verdickende Basidiomtrama, die bei *Amphinema* sehr locker, bei *Oliveonia* dicht gebaut ist. – Nach Eriksson & Ryvarden 1973, Eriksson & al. 1978; elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.13: These two corticiaceous fungi thicken their basidiomas by growth of the context which is very loose in *Amphinema* and dense in *Oliveonia*.

Hyphenwachstum mit einigen weiteren Verzweigungen. Dadurch entsteht ein im Schnitt keilförmiger Rand. In älteren Teilen hinter dem Rand beginnen vereinzelte Hyphen an der freien (unteren) Oberfläche des Fruchtkörpergeflechtes senkrecht nach unten zu wachsen. Die letzten und vorletzten Schnallen dieser Hyphen wachsen zu seitlichen, sich bald nach unten wendenden Hyphen aus, die durch weitere Verzweigungen auswachsender Schnallen ein Hymenium aufbauen. Dieses wird von verstreuten, weiterhin senkrecht nach unten wachsenden Hyphen überragt, die auch wie die Basidien aus Schnallen ausgewachsen sind. Diese Hyphen werden oft Septocystiden genannt. Das Hymenium selbst zeigt ein beschränktes Dickenwachstum durch Neubildung von Basidien aus auswachsenden Schnallen. Während sich das Hymenium verdickt, wachsen auch die überragenden Hyphen in die Länge. In manchen älteren Basidiomen bilden diese durch horizontales Wachstum einen zweiten Context und ein neues Hymenium, so dass ein geschichteter Fruchtkörper entsteht. Das zweite Hymenium ist oft lückenhaft.

5) Verdickung des Basidioms durch Dickenwachstum der Basalschicht

Xenasma rimicola — Voll resupinat, dünn. Die frühesten Stadien bestehen aus einer dünnen Lage vegetativer, dem Substrat anliegender Hyphen. Aus vertikalen, seitlichen Verzweigungen entstehen abwärts gerichtete Cystiden. Am Rand des Lagers entstehen kleine, dünnwandige, hinter dem Rand grössere und dickwandige Cystiden. Gleichzeitig mit den grösseren Cystiden werden von den Basalhyphen auch vereinzelte Pleurobasidien gebildet. Diese jungen Basidiome besitzen keinen Context. Nach der Sporulation dieser Basidien wachsen neue horizontale Hyphen aus, die sich den alten Basalhyphen anlegen, und die schliesslich auch das Hymenium überwachsen. Nachdem dieses in eine dichte Schicht gelatinisierter, horizontaler Hyphen

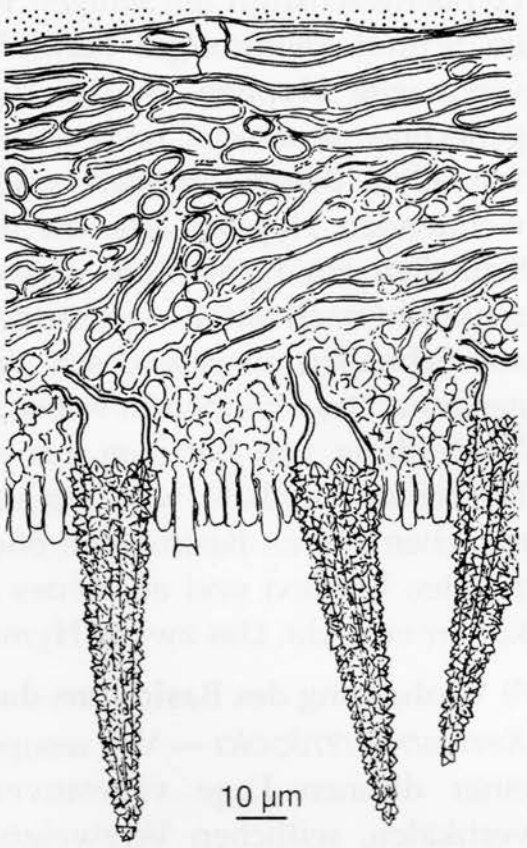


Figur 9.14: Entwicklung von *Xenasma rimicola*. Das Basidiom verdickt sich leicht durch das Wachstum der Basalschicht. - Nach Hjortstam & al. 1988, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.14: The thickness of the basidiome of *Xenasma rimicola* increases through the growth of the basal layer of hyphae.

eingebettet ist, entsteht auf dieser Schicht ein neues Hymenium mit Cystiden und Basidien. Durch Wiederholung dieses Vorganges kann das Basidiom beträchtlich verdickt werden. Vom Rand des Basidioms wachsen radial gerichtete Rhizomorphen aus, die bald kleine Cystiden und schliesslich auch Basidien tragen.

Scopuloides rimosa (= *Scopuloides hydnoides, Phlebia hydnoides*) — Völlig resupinat, dünn, glatt, mit zerstreuten, bis 0,3 mm langen, pinselartigen Zähnchen. Der wachsende Rand besteht aus einer sehr dünnen Schicht vegetativer, dem Substrat anliegender Hyphen. Knapp hinter dem Rand treten bei einigen Hyphen blasenartig aufgeschwollene Scheitel auf, die sich umbiegen und nach unten wachsen. Bei andern Hyphen treten diese Schwellungen seitlich auf. Während sich diese Blasen verlängern, werden sie kegelförmig und dickwandig, und schliesslich inkrustiert sich ihre Wand. Auf diese Weise werden sie zu Metuloiden. Die dünne Basalschicht vegetativer Hyphen wird mehr und mehr mit Hyphen überwachsen und verdickt sich. Dadurch werden die früh gebildeten Metuloiden basal immer tiefer eingeschlossen. In reifen Basidiomen sind die parallelen Hyphen der Basalschicht leicht dickwandig und zu einem pseudoparenchymatischen Geflecht zusammengeleimt (ein Colloplect). Das Hymenium entsteht direkt auf diesem Colloplect, und die vereinzelten oder in kleinen Kandelabern stehenden Basidien stehen auf einer nur 1-2 Zellen langen Hyphe. Das Subhymenium verdickt sich nur unbedeutend. Nachdem eine Basidie nach der Sporulation zusammengefallen ist, werden ihre Überreste im Colloplect eingeschlossen. Basidien und Metuloiden entwickeln sich unabhängig voneinander. Sobald das Hymenium gut ausgebildet ist, wachsen einige blasig erweiterte Scheitel generativer Hyphen zu langen vertikalen Septocystiden aus, die das Hymenium überragen. Sie werden dickwandig, und ihre Spitzen sind mit Kristallen inkrustiert. Diese Septocystiden dienen den vegetativen Hyphen als Stütze, entlang der sie hinunter wachsen und einen neuen Wachstumsrand bilden. In diesem entstehen neue Metuloiden, später auch Basidien. Hat diese



Figur 9.15: Stark verdickte Basalschicht und schwach verdicktes Subhymenium bei *Scopuloides rimosa*. - Nach Eriksson & al. 1984. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

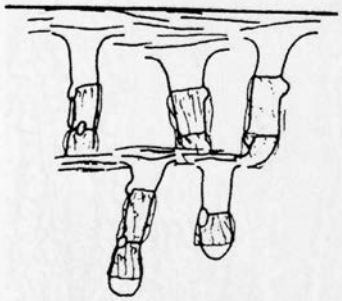
Figure 9.15: Strongly thickened basal layer and slightly thickened subhymenium of *Scopuloides rimosa*.

Struktur eine gewisse Grösse erreicht, so können daraus neue Septocystiden wachsen. Schliesslich werden daraus die pinselähnlichen Zähnchen.

6) Schichtung des Basidioms durch Anlage einer neuen Basalschicht

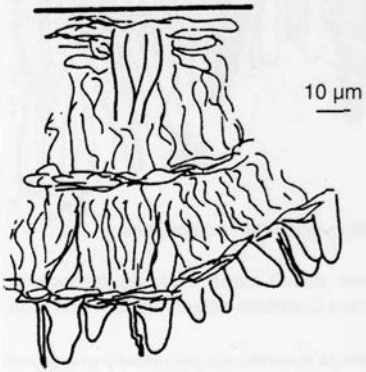
Langlebige Krustenpilze zeigen sehr oft einen geschichteten Fruchtkörper. Diese Schichtung ist meist auf Witterungseinflüsse zurückzuführen und drückt sich morphologisch in der Regel im Subhymenium, bei *Xylobolus frustulatus* im Hyphidienhymenium aus. Es gibt aber auch einige Pilze, deren Schichtung auf einem Auswachsen vegetativer Hyphen aus dem Subhymenium oder dem Hymenium beruht. Diese Hyphen überwachsen das alte Hymenium, als wäre dieses ein neues Substrat, und bilden eine neue Basalschicht, die ein neues Hymenium entstehen lässt. Dieses Verhalten wurde bereits bei der Besprechung von *Amphinema byssoides* (S. 731) erwähnt, kommt aber auch bei andern Krustenpilzen vor. Zwei davon wurden von PRICE (1973) beschrieben (Fig. 9.16, 9.17), andere können aus der Architektur der reifen Basidiome abgeleitet werden (Fig. 9.18).

Repetobasidium mirificum — Dieser Krustenpilz ist extrem dünn und delikat. Die Basalschicht ist ein lockeres Netzwerk aus vegetativen, dem Substrat anliegenden Hyphen. Senkrecht abwärts wachsende Hyphen enden in einer einzigen Schicht von Basidien und Cystiden. Die Basidien proliferieren nach



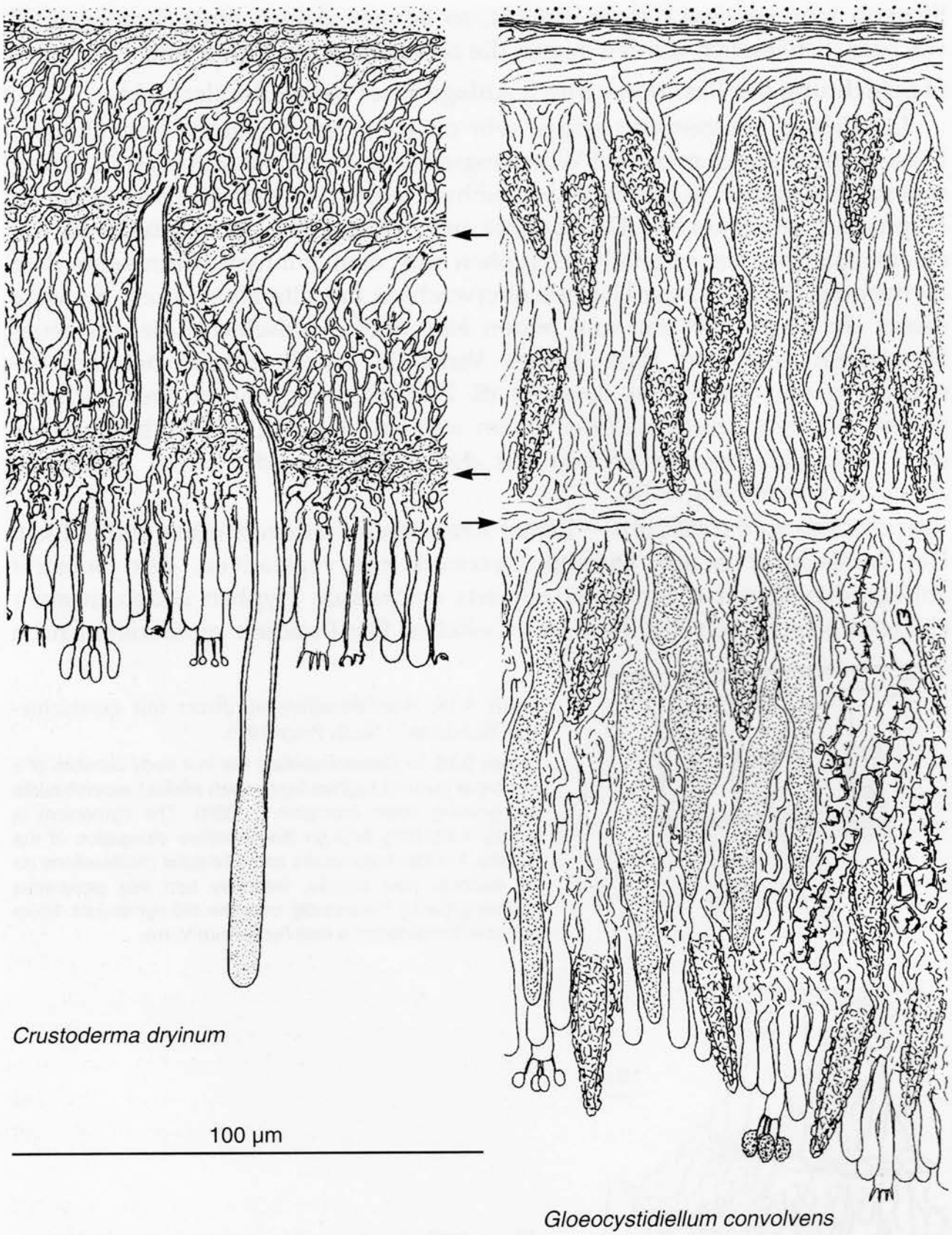
Figur 9.16: *Repetobasidium mirificum* mit geschichtetem Basidiom. - Nach Price 1973.

Figure 9.16: In *Repetobasidium* the fruit body consists of a thin basal layer of hyphae from which stalked repetobasidia are growing down (compare p. 398). The hymenium is slightly thickening through the repetitive elongation of the basidia. In older basidiomes some basidial proliferations do not become new basidia, but they turn into generative hyphae growing horizontally over the old hymenium. From this new "basal layer" a new hymenium forms.



Figur 9.17: *Litschauerella abietis* mit geschichtetem Basidiom. - Nach Price 1973.

Figure 9.17: Diagram of the layered basidiome of *Litschauerella abietis*. The old hymenium is vertically overgrown by new hyphae forming a new "basal layer" from which a new hymenium springs.



Figur 9.18: Zwei weitere Krustenpilze deren Hymenium durch neue Hyphen periodisch überwachsen wird (**Pfeile**), und die deshalb ein geschichtetes Basidiom zeigen. - Nach Eriksson & Ryvarden 1975, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.18: Two more examples of corticioid basidiomycetes whose hymenia are periodically overgrown by new hyphae (**arrows**) and whose basidiomes become thus stratified.

Art der Repetobasidien (Fig. 6.36 S. 398), wodurch das Hymenium ein wenig an Dicke zunimmt. Gelegentlich reifen in älteren Basidiomen die den Basidien entspringenden Proliferationen nicht zu neuen Basidien aus, sondern werden zu neuen generativen Hyphen, die horizontal über die alten Basidien wachsen. Aus dieser Schicht entsteht eine neue Generation von Cystiden und Repetobasidien.

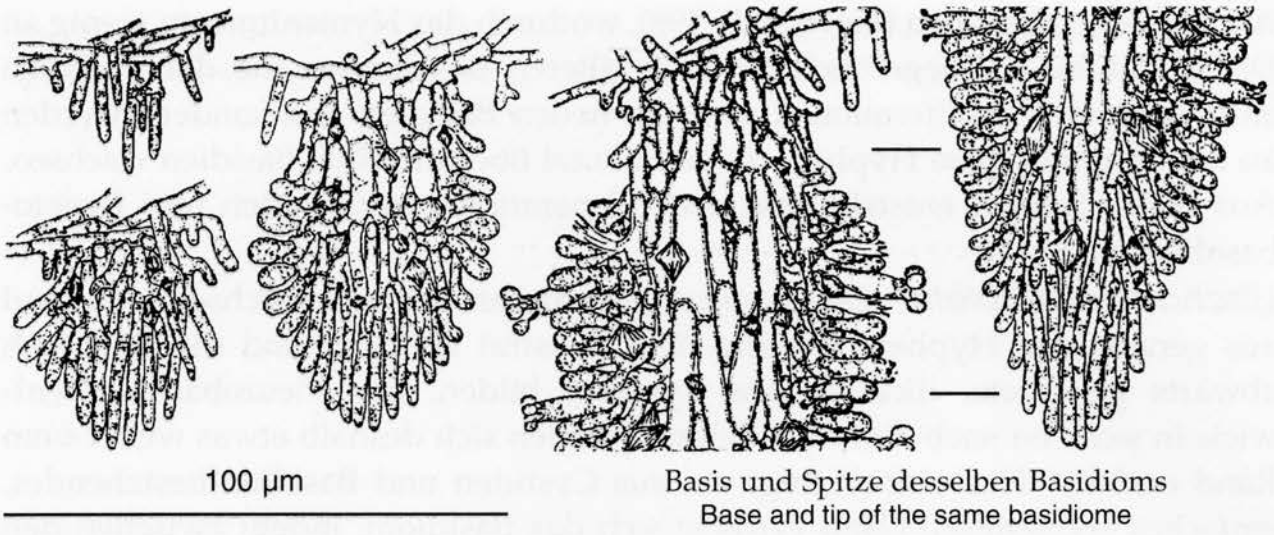
Litschauerella abietis – Dünn, voll resupinat, mit sterilem, wachsendem Rand aus generativen Hyphen, die eng dem Substrat anliegen und die sehr früh abwärts gerichtete, dickwandige Cystiden bilden. Die Pleurobasidien entwickeln sich erst nach den Cystiden und finden sich deshalb etwas weiter vom Rand entfernt. Nach innen folgt ein aus Cystiden und Basidien bestehendes, einfaches Hymenium. Dann verdickt sich das Basidiom, indem zwischen den Hymenialzellen generative Hyphen nach unten auswachsen, bis sie das Hymenium überragen. Dann verzweigen sie sich, und eine neue Schicht horizontaler Hyphen breitet sich über dem alten Hymenium aus. Aus dieser Schicht spriesst ein neues Hymenium. Dies kann sich mehrmals wiederholen, so dass ein geschichtetes Basidiom entsteht.

Die Carpogenese stalaktitenförmiger und keulenförmiger Basidiome

Es wurden bisher nur sehr wenige stalaktitenförmige und keulenförmige Hymenomyceten carpogenetisch untersucht, und die meisten Beschreibungen stützen sich auf die Arbeiten von CORNER (1950, 1967). Die geotrop positiv wachsenden stalaktitenförmigen Pilze und die geotrop negativ wachsenden keulenförmigen werden als carpogenetisch grundsätzlich verschieden betrachtet. In beiden Gruppen kommen Arten mit direkter Entwicklung und solche mit Basidiombildung aus einem Nodulus vor.

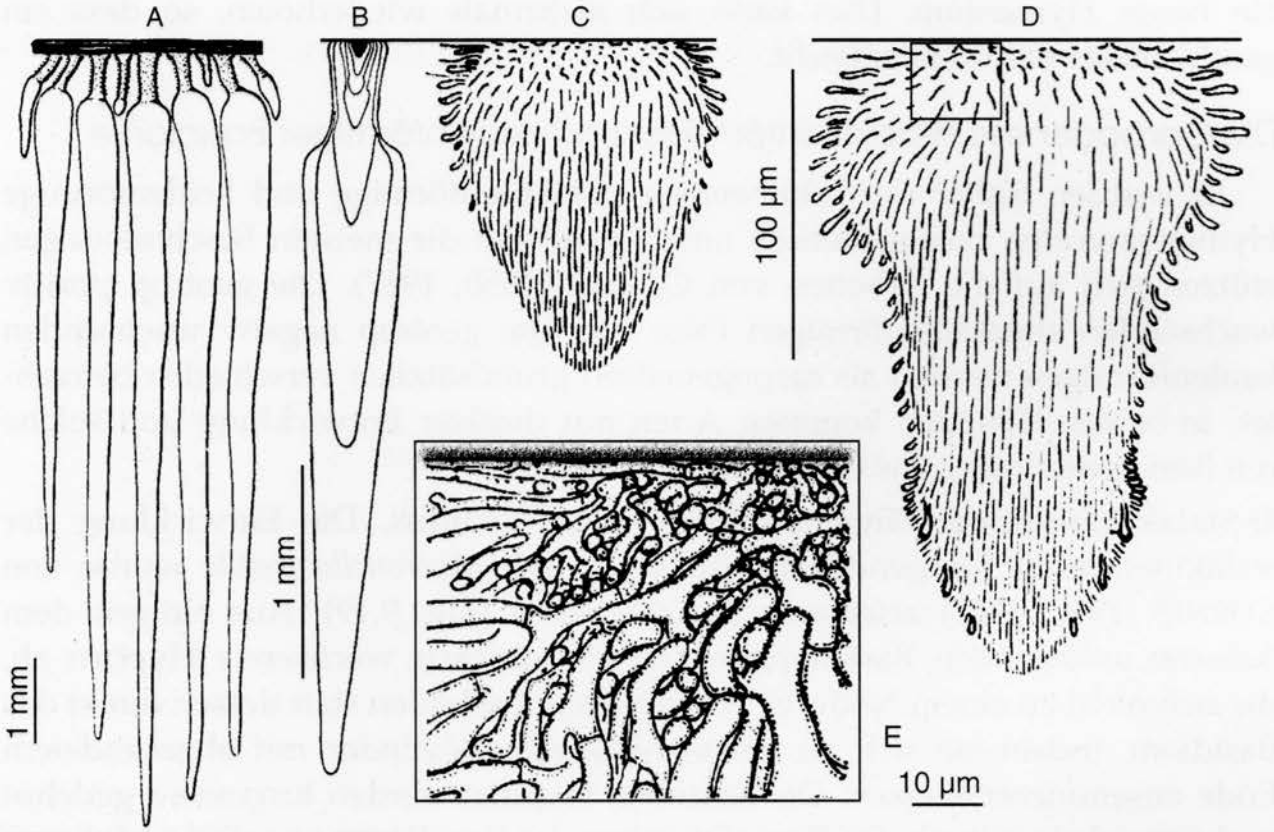
1) Stalaktitenförmig hängende Pilze ohne Nodulus. Die Entwicklung der stalaktitenförmig hängenden Fruchtkörper von *Mucronella pusilla* wurde von CORNER (1950, 1967) zeichnerisch festgehalten (Fig. 9.19). Aus einigen dem Substrat anliegenden Basalhyphen zweigen abwärts wachsende Hyphen ab, die sich nicht zu einem Nodulus verschlingen. Sie bilden statt dessen direkt das Basidiom, indem sie sich zu einem hängenden Zylinder mit abgerundetem Ende zusammenschliessen. Die zentralen Hyphen werden turgeszent gedehnt und entwickeln sich zu den Physalohyphen der Basidiomtrama. Die peripheren Hyphen biegen seitlich ab und tragen ein Hymenium.

2) Stalaktitenförmig hängende Pilze mit einem Nodulus? Die wachsartig-zähen Basidiome der subtropischen *Hormomitaria sulphurea* zeigen eine flache basale Zone, deren Struktur aus wirr angeordneten Hyphen stark an einen Nodulus erinnert. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass sich dieser Pilz aus einem Nodulus entwickelt. Gewissheit kann nur durch neue Beobachtungen erreicht werden.



Figur 9.19: Direkte Entwicklung des hängenden Basidioms von *Mucronella pusilla*. - Nach Corner 1967, elektronisch kopiert und bearbeitet.

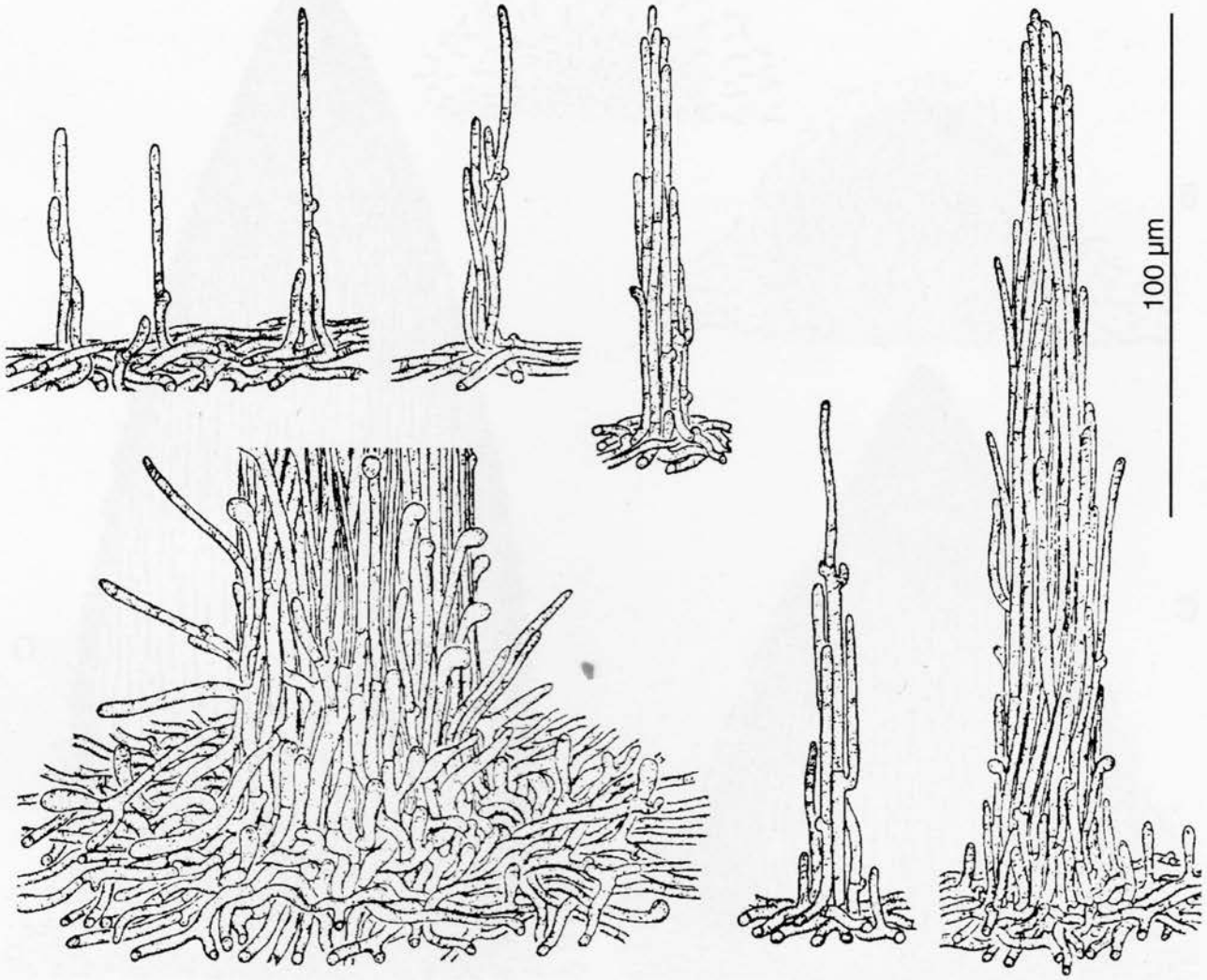
Figure 9.19: Direct development of the basidiome of *Mucronella pusilla* devoid of a nodulus.



Figur 9.20: Nach den Zeichnungen von Corner (1967) zu beurteilen entwickeln sich die Basidiome des subtropischen Stalaktitenpilzes *Hormomitaria sulphurea* aus einem Nodulus. **A:** Eine Gruppe verschieden alter Basidiome. **B:** Schema der ersten Entwicklungsstadien. Das jüngste Stadium (schwarz) entspricht der Figur C. **C,D**: Entwicklung bis zur Anlage des Hymeniums. **E**: Ausschnitt aus D, die Struktur des halben Nodulus zeigend. - Nach Corner 1967, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.20: The drawings given by Corner (1967) of the subtropical mucronelloid *Hormomitaria sulphurea* suggest that the basidiomes develop from noduli. **A:** A group of basidiomes of different ages. **B:** Developmental stages. The youngest stage (black) is redrawn in C. **C,D:** The first developmental stages leading to the hymenium. **E:** Half of the nodulus as outlined in D.

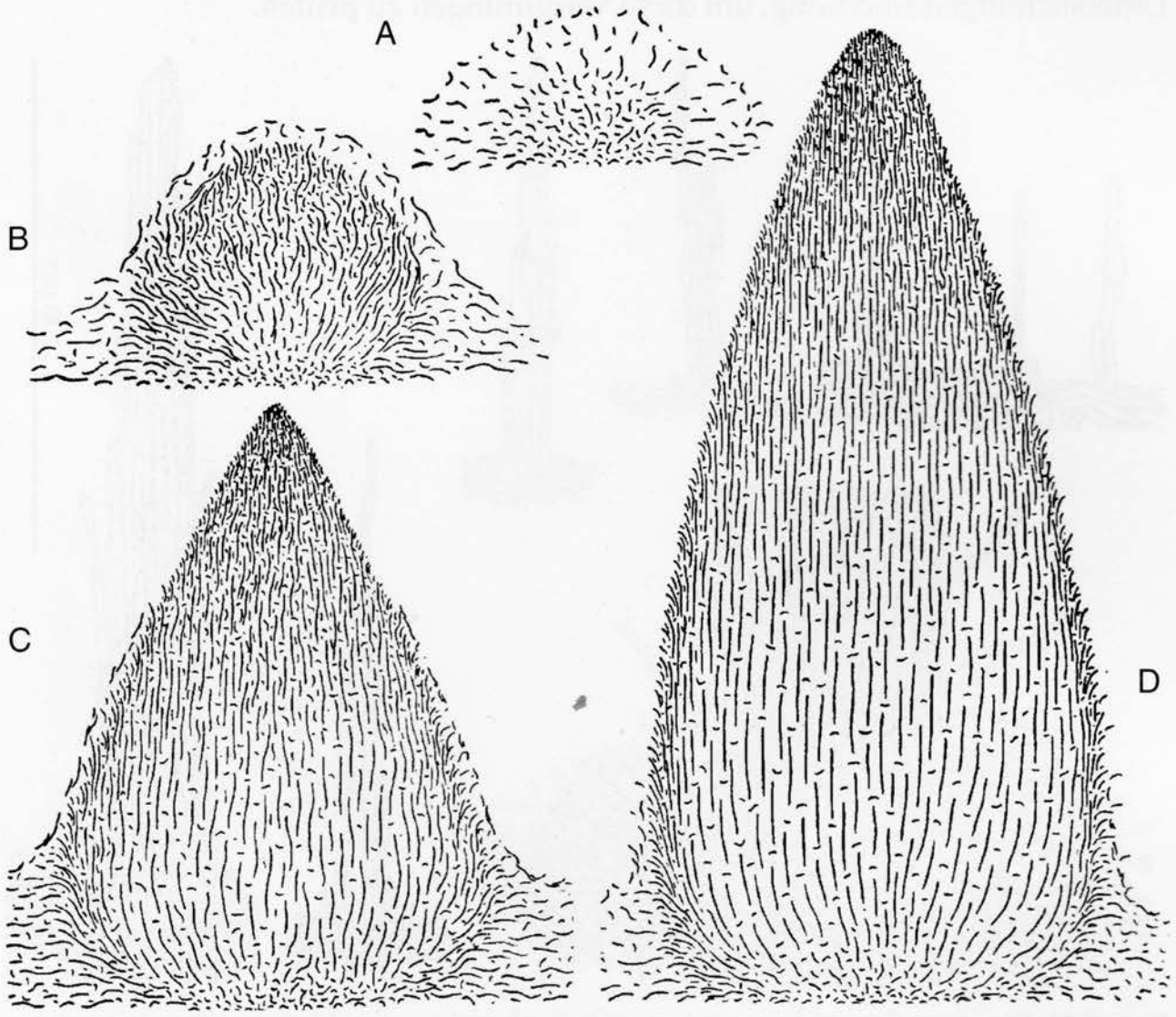
3) Clavarioide Pilze ohne Nodulus. Manche stiftförmige, geotrop negativ wachsende Keulenpilze entwickeln sich direkt aus dem Mycelium. Erst wächst eine einzelne Hyphe oder ein kleines Büschel vegetativer Hyphen senkrecht nach oben, aber bald gesellen sich weitere Hyphen dazu, die durch thigmotropisches Wachstum gemeinsam eine kleine Kolonne bilden (Thigmotropie = Wachtum entlang eines Objektes). An der Basis entsteht später eine Scheibe aus dicht verwobenen Hyphen. Diese Scheibe ist dem Nodulus nicht homolog, da sie sekundär entstanden ist. In der Figur 9.21 sind die ersten Stadien einer solchen Entwicklung gezeigt. Weitere clavarioide Pilze mit direkter Entwicklung könnten *Ceratellopsis aculeata* und *Chaetotyphula hyalina* sein. Weitere Untersuchungen sind nötig, um diese Vermutungen zu prüfen.



Figur 9.21: Die ersten Entwicklungsstadien eines Keulenpilzes ohne Nodulus *(Pterula gracilis)*. - Nach Corner 1967, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.21: Some clavarioid fungi produce basidiomes directly from the mycelium without passing through a nodulus. One or a small number of vegetative hyphae grow vertically against gravity. Soon more hyphae are added to the column through thigmotropic growth (thigmotropy = growth along an object by direct contact of the hypha with that object). The example shown is *Pterula gracilis*, but according to the drawings by Corner 1967 the clavarioid fungi *Ceratellopsis aculeata* and *Chaetotyphula hyalina* also avoid the nodulus. New research is needed to gain more information on the carpogenesis of these and other clavarioid fungi that might have a direct development.

4) Clavarioide Pilze mit Nodulus. Die Basidiome der Gattungen *Pistillaria, Pistillina, Dimorphocystis, Clavariadelphus* und *Typhula* (und wahrscheinlich noch manch anderer Gattungen) gehen aus einem Nodulus hervor, der meist eine Sekundärstruktur zeigt. Bei *Typhula* tritt der Nodulus sehr oft in der Form eines Sklerotiums auf. Die ersten Entwicklungsstadien der grossen Keulen von *Clavariadelphus pistillaris* sind schematisch in der Figur 9.22 gezeigt. Die ersten Primordien sind weisse, 1-3 mm breite, halbkugelige Noduli mit einer Primärstruktur aus verwobenen vegetativen Hyphen (A). Von diesem Nodulus wachsen mehr oder weniger parallele, vegetative Hyphen nach oben und heben die lockere Aussenschicht an (B). Bald wird das Primordium spitz

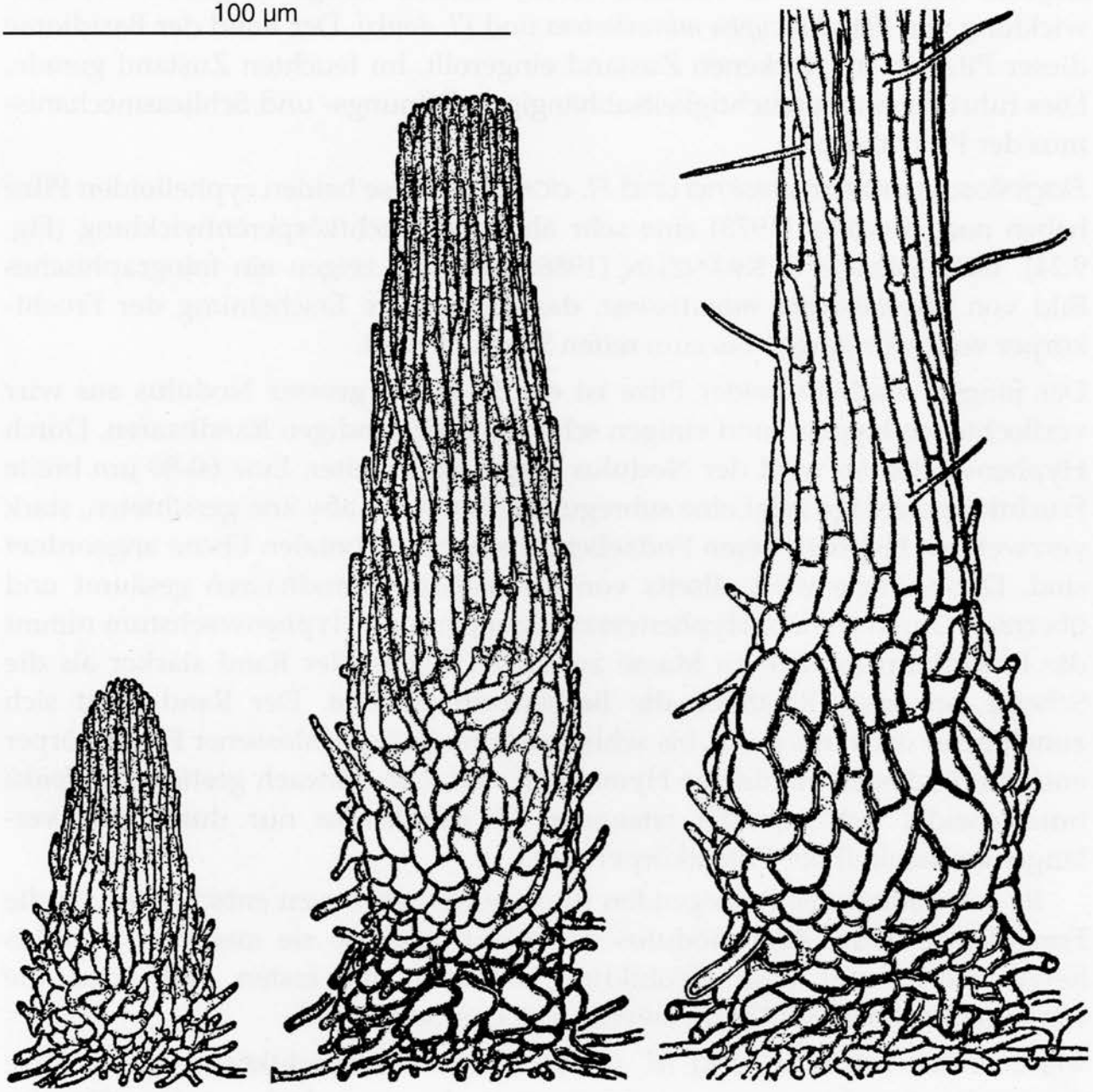


Figur 9.22: Die frühe Entwicklung der Basidiome von *Clavariadelphus pistillaris.* **A:** halbkugeliger Nodulus mit lockerer Hülle, etwa 1-3 mm breit. **B:** Auswachsen der ersten basidiomalen Hyphen. **C:** Durchbrechen der lockeren Hülle des Nodulus. **D:** Längenwachstum. - Nach Corner 1967, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.22: Early development of the basidiome of *Clavariadelphus pistillaris* from a nodulus with primary structure and a loose outer zone (**A**). The fruitbody springs from the nodulus by the formation of vertically growing, more or less parallel hyphae pulling up the outer layer of the nodulus (**B**) and finally breaking through it (**C,D**). The basidiomal shaft is at first strongly conical and acquires its rounded apex much later.

konisch und durchbricht die lockere Aussenschicht (C). Erst nach längerem Wachstum rundet sich die Keule in der charakteristischen Weise ab und bildet das Hymenium.

Typhula setipes kann sich aus einem Sklerotium oder aus einem Nodulus entwickeln. Im letzteren Fall gleicht die Carpogene stark derjenigen von *Clavariadelphus pistillaris*. Die Figur 9.23 zeigt nicht nur das Auswachsen der parallelen Basidiomhyphen aus dem Nodulus, sondern auch die Volumenzunahme desselben durch turgeszente Ausweitung seiner Zellen, die zu einer leicht geschwollenen Fruchtkörperbasis führt.



Figur 9.23: Die ersten Stadien der Carpogenese von *Typhula setipes* aus einem Nodulus, dessen Zellen sich stark turgeszent erweitern. - Nach Corner 1967, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.23: Carpogenesis of *Typhula setipes* from a nodulus (this species may also develop from a sclerotium). The cells of the nodulus swell by turgescence, so that the nodulus forms a swollen base.

Die Carpogenese cyphelloider Basidiome

Die cyphelloiden Pilze im engeren Sinn werden von DONK (1959, 1962) und SINGER (1986) als morphologisch "reduzierte" Agaricales und gleichzeitig als taxonomisch uneinheitlich betrachtet. Im weiteren Sinn werden auch umgekehrt schüsselförmige Aphyllophorales wie die Gattungen *Aleurodiscus, Cytidia* und *Auriculariopsis* zu den cyphelloiden Pilzen gezählt.

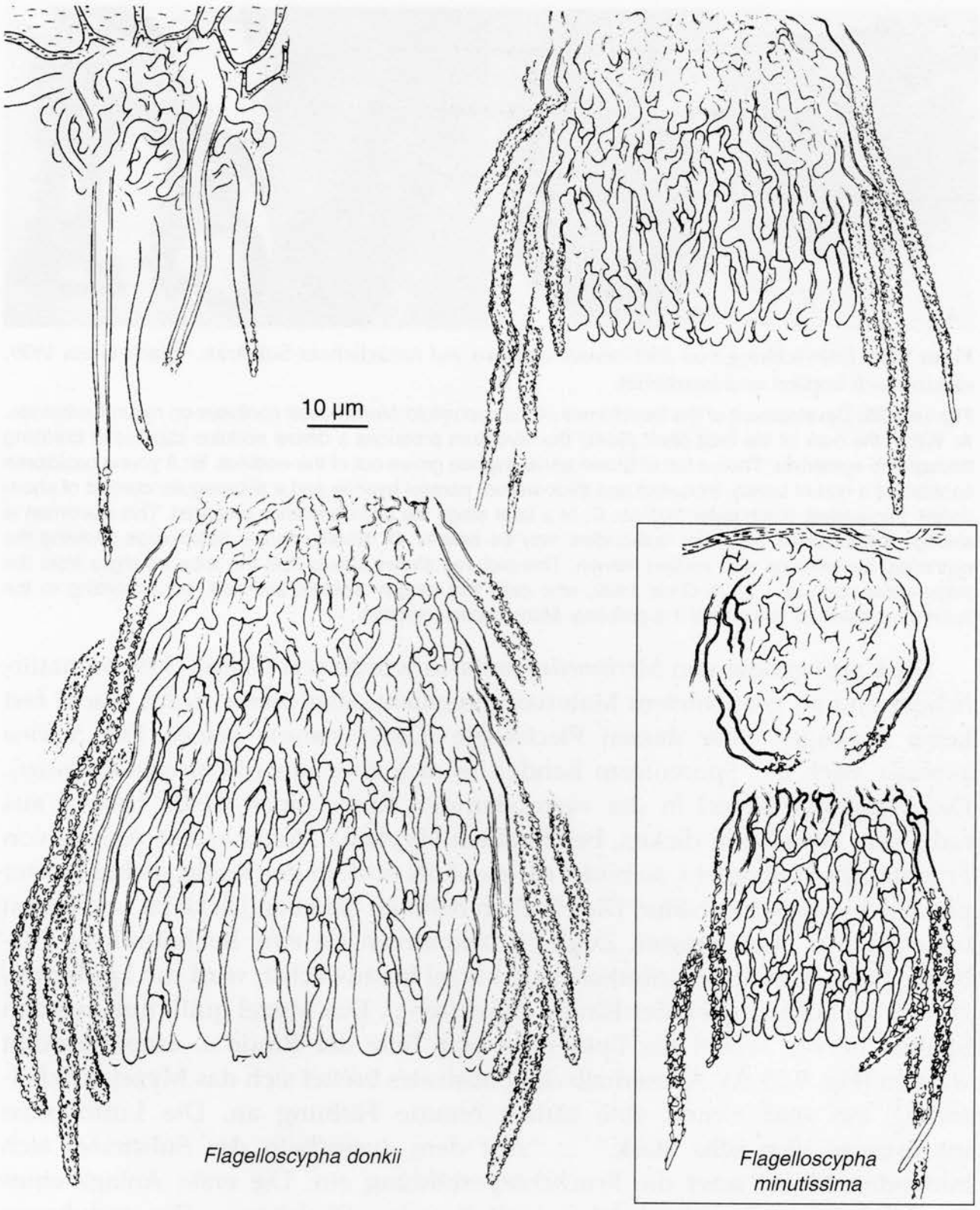
Es sind nur sehr wenige Studien über die Entwicklung dieser Pilze veröffentlicht worden. GREIS (1939) konnte die Carpogenese von *Merismodes confusus* studieren, und AGERER (1975) machte einige Angaben zur Entwicklung von *Flagelloscypha minutissima* und *Fl. donkii.* Der Rand der Basidiome dieser Pilze ist im trockenen Zustand eingerollt, im feuchten Zustand gerade. Dies führt zu einem feuchtigkeitsabhängigen Öffnungs- und Schliessmechanismus der Fruchtkörper.

Flagelloscypha minutissima und *Fl. donkii* — Diese beiden cyphelloiden Pilze haben nach AGERER (1973) eine sehr ähnliche Fruchtkörperentwicklung (Fig. 9.24). BREITENBACH & KRÄNZLIN (1986: Bild 228) zeigen ein fotographisches Bild von *Flagelloscypha minutissima,* das die äussere Erscheinung der Fruchtkörper vom sehr jungen bis zum reifen Stadium zeigt.

Das jüngste Stadium beider Pilze ist ein 30-40 µm grosser Nodulus aus wirr verflochtenen Hyphen und einigen schwach dickwandigen Randhaaren. Durch Hyphenwachstum wird der Nodulus länger und breiter. Eine 60-80 µm breite Fruchtkörperanlage zeigt eine subreguläre Trama aus abwärts gerichteten, stark verzweigten Hyphen, deren Endzellen in einer horizontalen Ebene angeordnet sind. Diese Ebene wird allseits von inkrustierten Randhaaren gesäumt und überragt. Durch weitere Hyphenverzweigungen und Hyphenwachstum nimmt die Fruchtkörperanlage an Masse zu. Dabei wächst der Rand stärker als die Scheibe, so dass allmählich die Becherform entsteht. Der Rand biegt sich zunehmend nach innen um, bis schliesslich ein fast geschlossener Fruchtkörper entsteht, in dessen Höhle das Hymenium reift. Die schwach gestielte *Fl. donkii* unterscheidet sich von der sitzenden *Fl. minutissima* nur durch den verlängerten Basalteil der Fruchtkörpertrama.

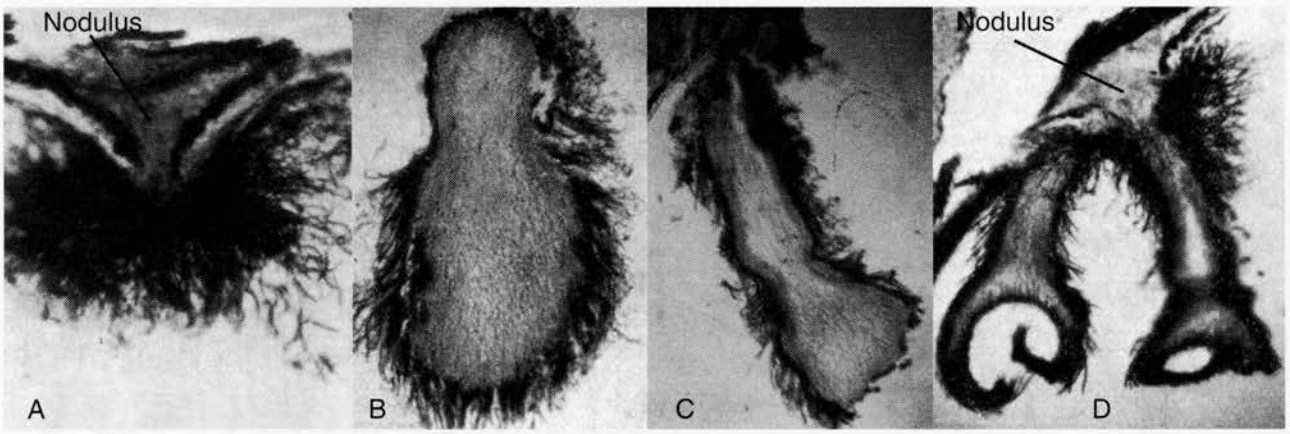
Es ist anhand der vorliegenden Information schwer zu entscheiden, ob die Fruchtkörpertrama dem Nodulus entspricht, oder ob sie aus dem Nodulus herauswächst und eine Neubildung darstellt. Im ersten Fall wäre die Carpogenese holonodulär, im zweiten Fall epinodulär.

Merismodes confusus und *M. anomalus* — Die Fruchtkörper dieser Pilze sitzen einzeln oder gruppenweise in einem braunen, lockeren Haarfilz, der auch die Basidiome überzieht (BREITENBACH & KRÄNZLIN 1986: Bild 224). Diese Pilze fruktifizieren auch in frisch angelegten Kulturen gut, verlieren aber diese Fähigkeit nach ein paar Überimpfungen auf neuen Nährboden.



Figur 9.24: Die ersten Entwicklungsstadien zweier *Flagelloscypha*-Arten. Die Basidiome entwickeln sich aus einem Nodulus, aber es ist unklar, ob die Fruchtkörpertrama eine Neubildung ist, oder ob sie ausgewachsenes Nodulus-Geflecht ist. - Nach Agerer 1973, elektronisch kopiert und bearbeitet.

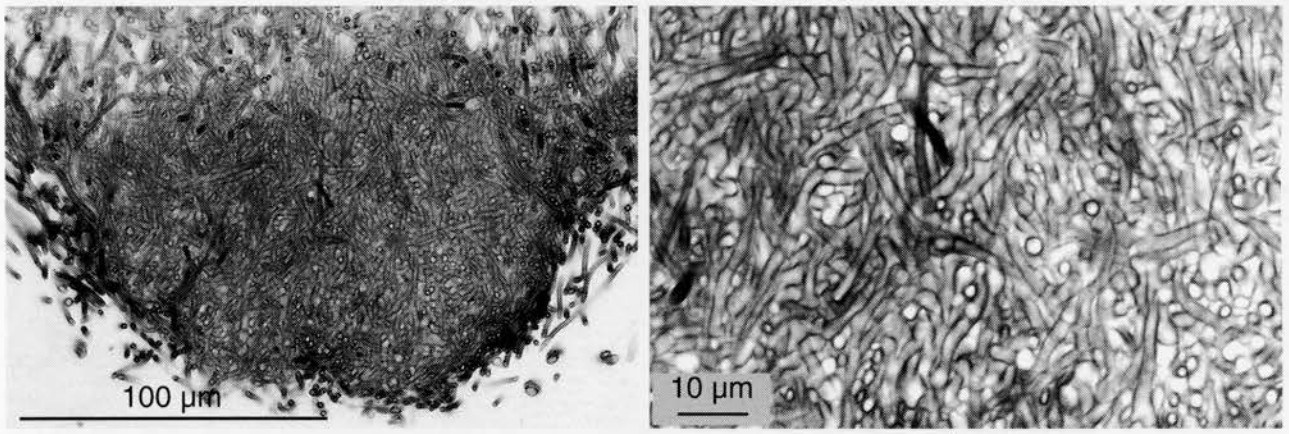
Figure 9.24: First stages of the carpogenesis of two species of *Flagelloscypha.* The basidiomes spring from noduli, but it is unknown whether the basidiomal trama is a new tissue issued by the nodulus or formed by the growth of the nodulus and thus part of the nodulus.



Figur 9.25: Entwicklung von *Merismodes confusus* auf natürlichem Substrat. - Nach Greis 1939, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.25: Development of the basidiomes of the cyphelloid *Merismodes confusus* on natural substrate. **A:** Within the bark of the host plant *(Salix)* the mycelium produces a dense nodulus capable of breaking through the epidermis. Then a tuft of brown aerial hyphae grows out of the nodulus. **B:** A young basidiome consists of a rind of brown, incrusted and thick-walled, parallel hyphae and a subirregular context of short-celled, thin-walled, much paler hyphae. **C:** In a later stage the apex becomes enlarged. This specimen is strongly pedunculate, but other fruit-bodies may be sessile. **D:** Nearly mature basidiomes showing the cyphelloid morphology with inrolled margin. This pictures shows clearly that the stipe emerges from the intracortical nodulus. - From Greis 1939, who calls this fungus *Solenia anomala*, but according to the spore form given by this author it is probably *Merismodes confusus*.

Die Carpogenese von *Merismodes confusus* wurde von GREIS (1939) an natürlichem und an gezüchtetem Material untersucht, aber dieser Autor macht fast keine Aussagen über dessen Plectologie (GREIS nannte seinen Pilz *Solenia anomala*, nach der Sporenform handelt es sich eher um *Merismodes confusus*). Das vegetative Mycel in der vermodernden Rinde einer Weide besteht aus farblosen, etwa 3 µm dicken, beschnallten Hyphen. "Wenn es zur Anlage von Fruchtkörpern übergeht, so bildet es, ebenfalls noch in der Rinde, dichte Polster plektenchymatischer Natur. Die Hyphen nehmen dabei an Dicke zu und haben bis etwa 5 µ Durchmesser. Zugleich bekommen sie eine hellbräunliche Färbung. Wenn nun dieses intrakortikale Myzel heranwächst, wird die Epidermis, ab und zu auch ein Teil der Rinde, abgesprengt. Das Myzel quillt nun aus den Spalten hervor, wobei die Epidermis und Teile der Rinde ... emporgewölbt werden (Fig. 9.25 A). Ausserhalb des Substrates breitet sich das Myzel büschelförmig aus und nimmt eine rötlich braune Färbung an. Die Lufthyphen inkrustieren sich sehr stark." ... "Auf dem ausserhalb des Substrates sich bildenden Myzel setzt die Fruchtkörperbildung ein. Die erste Anlage eines Fruchtkörpers ... {ist} ein dichtes parallelfaseriges Säulchen. ... Die stark braun gefärbten Aussenhyphen bilden die Rinde des Fruchtkörpers. ... Nach innen zu wird das Gewebe dichter und ist auch lichter gefärbt. Wir nennen dieses Gewebe die Markschicht. ... Die Beschaffenheit der Markschicht muss als lockeres Prosoplektenchym bezeichnet werden, während die Rindenschicht dicht parallelfaserig ist. Auch sind die Zellen der Markschicht relativ kürzer als die der Rindenschicht. ... Die Hyphen der Rindenschicht neigen am Scheitel der

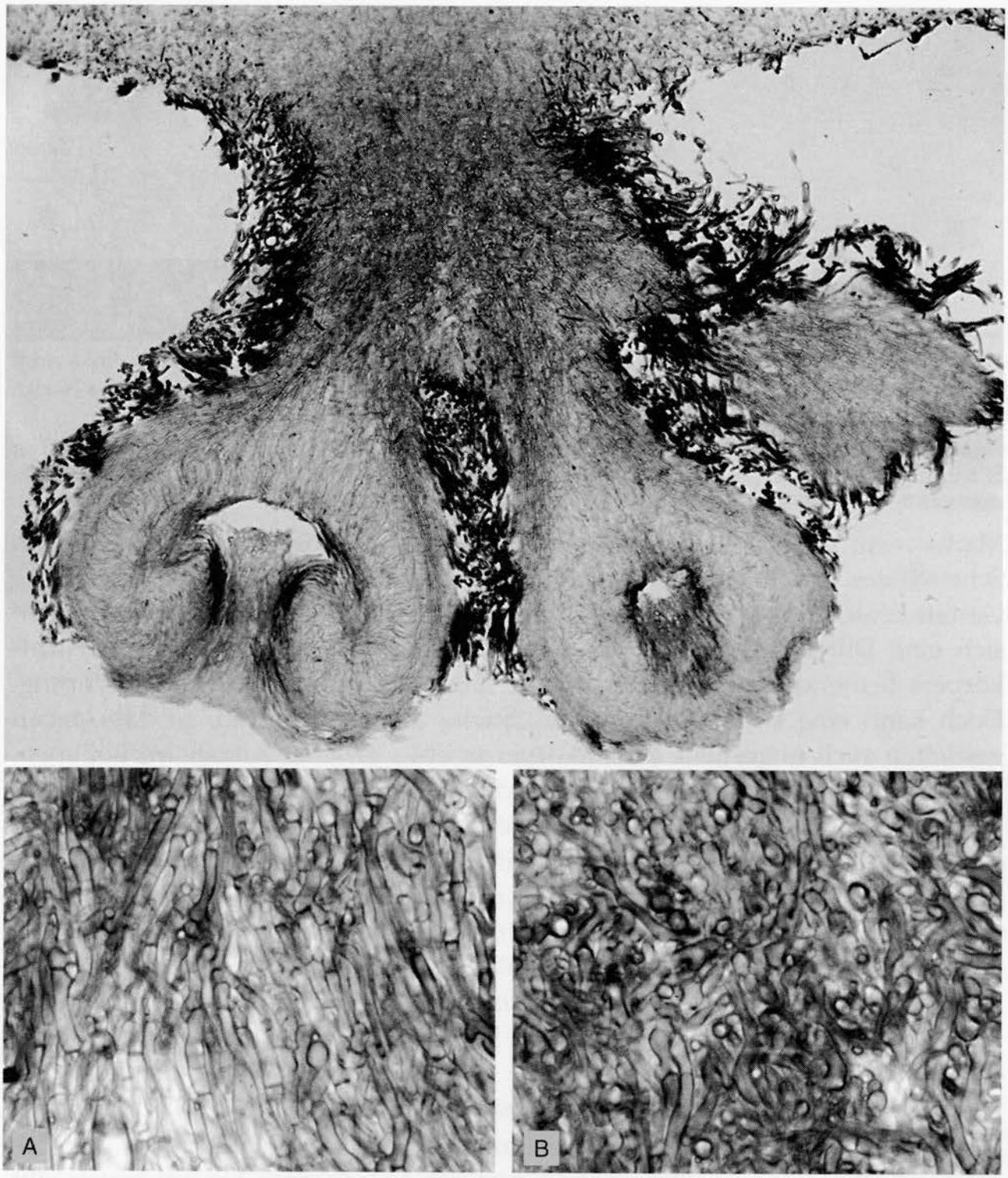


Figur 9.26: Junger Nodulus von *Merismodes anomalus* in Kultur. Das Überischtsbild links zeigt den lockeren Belag aus braunen Haaren, das Bild rechts zeigt die Struktur der Mitte des Nodulus. Glutaraldehyd-Fixierung, Methacrylateinbettung, Toluidinblau.

Figure 9.26: Young nodulus of *Merismodes anomalus* in culture. In the general view at left the lose layer of brown hairs is visible. The detail at right shows the structure of the center of the nodulus. Glutaraldehyde fixation, methacrylate embedding, stained with toluidine blue.

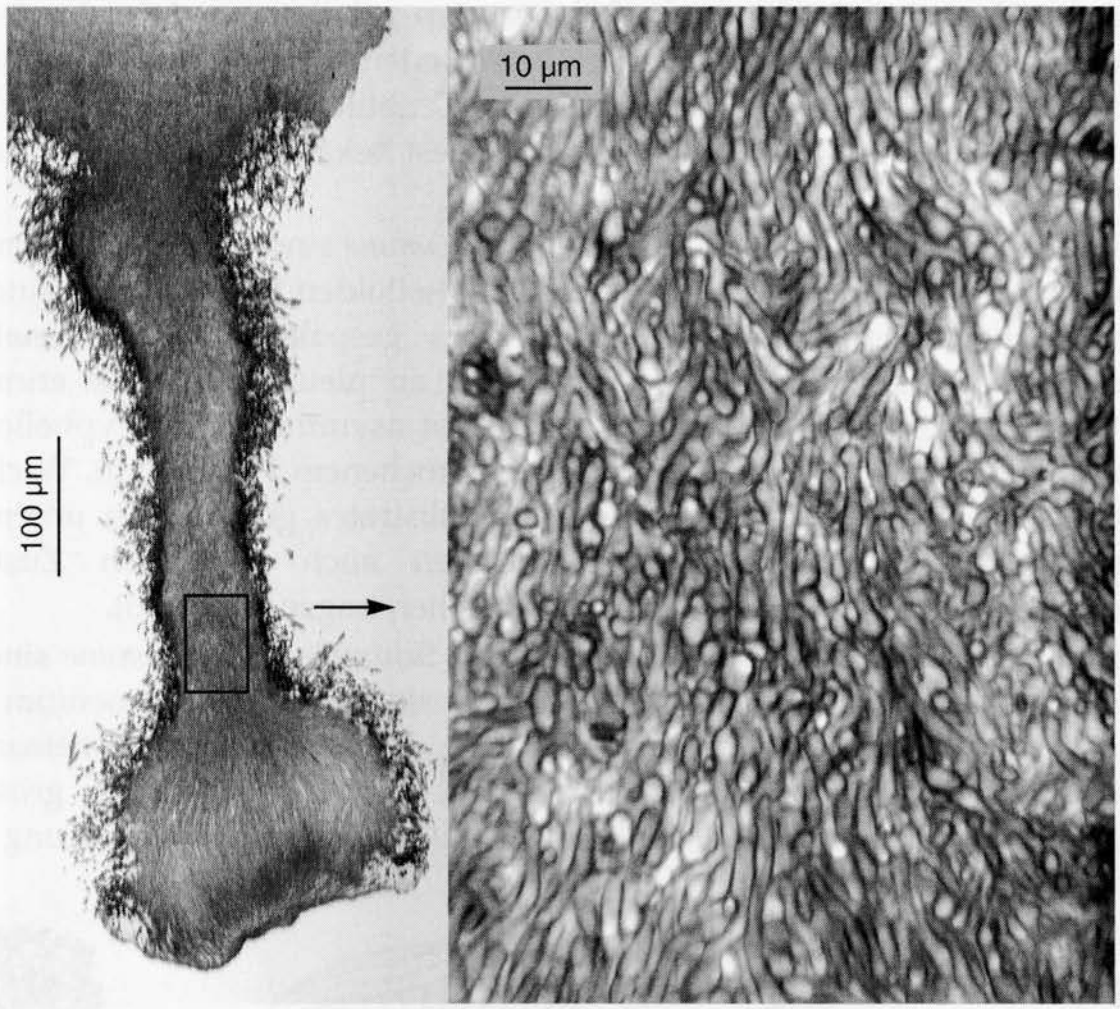
Markschicht dachförmig zusammen. Bei weiterer Grössenzunahme setzt am Scheitel des Fruchtkörpers ein sehr kräftiges Wachstum ein, so dass seine Gestalt keulenförmig wird (Fig. 9.25 B). ... Bei sehr vielen Fruchtkörpern macht sich eine Differenzierung in den Stiel und den Becher des fertigen Fruchtkörpers bemerkbar. Der becherförmige Teil ist jetzt aber noch keulenförmig. Doch kann eine Differenzierung des Stieles auch ausbleiben, so dass neben gestielten auch ungestielte Fruchtkörper in etwa gleicher Anzahl vorkommen. ... Bei weiterem Wachstum beginnt sich der keulige junge Fruchtkörper am Scheitel abzuflachen. In Figur 9.25 C ist ein sehr stark gestielter Fruchtkörper dargestellt, dessen Rinde einen sehr kräftigen und zottigen Hyphenbelag zeigt. ... Bei weiterem Wachstum macht sich nun umgekehrt ein lebhafteres Wachstum der Rindenschicht bemerkbar, so dass am Scheitel zwischen Rinde und Mark eine Höhle, die Becherhöhle, zustande kommt. ... Auf einem derartigen Entwicklungszustand ... wird das Hymenium angelegt. Das Wachstum der Rinde hält weiterhin an, während die Markschicht nicht mehr in die Länge, dafür aber noch in die Breite wächst. Durch das kräftige Rindenwachstum kommt schliesslich das pezizaartige Aussehen ... zustande (Fig. 9.25 D)."

Nach GREIS (1939) entstehen die Fruchtkörper im Haarfilz durch das Zusammentreten einiger Lufthyphen ("Die erste Anlage eines Fruchtkörpers gibt sich darin kund, dass die Lufhyphen büschelig zusammentreten und ein dichtes parallelfaseriges Säulchen bilden."). Es ist aber sehr viel wahrscheinlicher, dass das "Säulchen" aus dem Nodulus auswächst, wie dies für *Merismodes anomalus* (Fig. 9.26) und für die beiden oben besprochenen *Flagelloscypha*-Arten der Fall ist. Die Figur 9.25 D spricht auch für diese Auffassung. Da die Fruchtkörper wohl aus dem Nodulus und nicht aus dem Haarfilz entstehen, scheint es unangebracht, den Haarfilz als Subiculum zu betrachten, wie dies GREIS (1939) und REID (1963: 113) tun.



Figur 9.27: Struktur des Nodulus und der Basidiome von *Merismodes anomalus*. **Oben:** Eine Gruppe von drei Fruchtkörpern auf einem gemeinsamen Nodulus. **Unten:** Im Stiel **(A)** sind die Hyphen stärker parallel ausgerichtet und oft weniger stark färbbar. Der Nodulus **(B)** zeigt eine wirre Struktur aus zylindrischen bis leicht turgeszenten Hyphen. - Kultur auf TAG; Mikrotomschnitte, gefärbt mit Aluminium-Zirkon-Haematoxylin.

Figure 9.27: Structure of the nodulus and the basidiomes of *Merismodes anomalus*. The figure on **top** of shows a group of three basidiomes on a common nodulus; one basidiome is sectioned longitudinally in the mid-plane. **Bottom:** The stipe **(A)** consists of more parallel hyphae that stain weakly. The nodulus **(B)** shows an irregular structure of cylindrical hyphae and slightly swollen hyphae. - Culture material on TAG, glutaraldehyde fixation, methacrylate embedding, aluminium-zirconium-hematoxylin.



Figur 9.28: Stielartig verlängerter Nodulus, an seiner plectologischen Struktur erkennbar.
Figure 9.28: A nodulus prolonged into a pseudostipe. The plectological structure is that of a nodulus, not that of a basidiomal stipe.

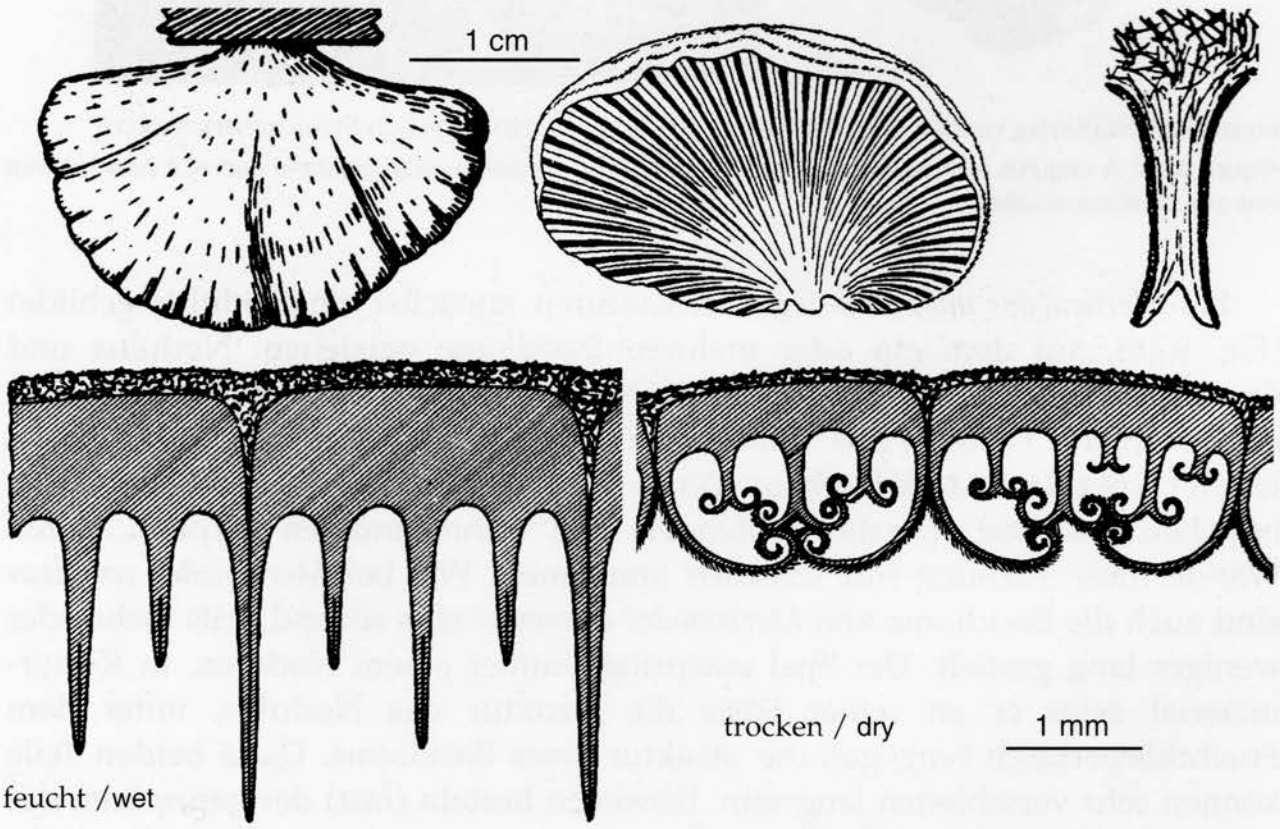
Bei *Merismodes anomalus* wird in Kulturen zunächst ein Nodulus gebildet (Fig. 9.26), auf dem ein oder mehrere Basidiome entstehen. Nodulus und Fruchtkörper können plectologisch unterschieden werden. Die Noduli zeigen ein irreguläres Geflecht aus zylindrischen oder stellenweise turgeszent erweiterten Hyphen mit stark färbbarer Wand (Zirkon-Haematoxylin); die Basidiome bestehen aus (fast) parallel laufenden und dünnwandigen Hyphen, deren Wände diese Färbung nur schwach annehmen. Wie bei *Merismodes confusus* sind auch die Basidiome von *Merismodes anomalus* teils sitzend, teils mehr oder weniger lang gestielt. Der Stiel entspringt immer einem Nodulus. In Kulturmaterial zeigt er an seiner Basis die Struktur des Nodulus, unter dem Fruchtkörperkelch hingegen die Struktur eines Basidioms. Diese beiden Teile können sehr verschieden lang sein. Bisweilen besteht (fast) der ganze Stiel aus dem Geflecht des Nodulus (Fig. 9.28).

Schizophyllum commune — Dieser häufige und weltweit verbreitete Pilz wächst gut auf Minimalmedium, wo er auch fruchtet. Er wird seit Beginn des

20. Jahrhunderts in verschiedenen Laboratorien gehalten, und im Laufe der Zeit haben sich Hunderte von genetisch verschiedenen Stämmen angesammelt, die erlaubten, die Physiologie, Biochemie und Genetik dieser Art zu erforschen. *Schizophyllum commune* gehört damit zu den best bekannten Pilzen überhaupt (BARTHOLOMEW & al. 1996).

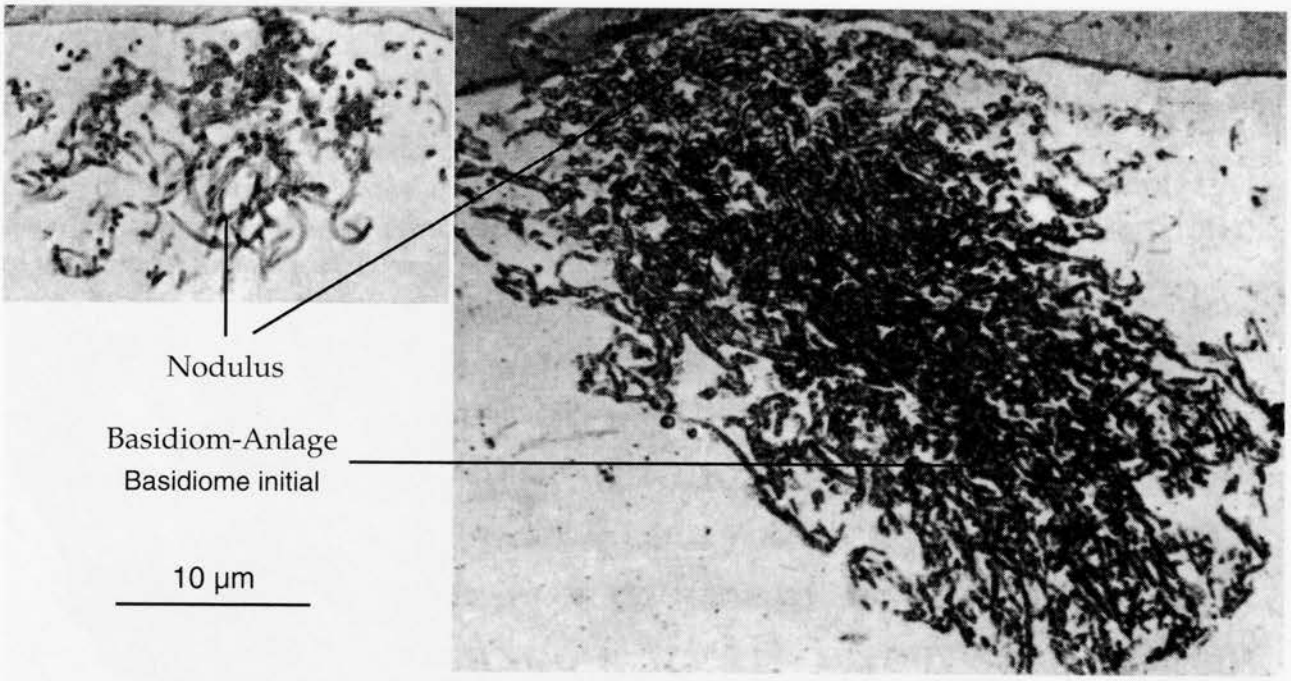
Die jungen Basidiome von *Schizophyllum commune* sind cyphelloid, aber die reifen Fruchtkörper weichen vom üblichen cyphelloiden Bau ab: Meist sind sie seitlich gestielt und tragen auffallend längs gespaltene **Pseudolamellen,** wodurch sie radial-fächerförmig werden und an pleurotoide Pilze erinnern (Fig. 9.29). *Schizophyllum commune* ist ein meist asymmetrischer cyphelloider Pilz mit fächerartig zu Pseudolamellen aufgebrochenem Hymenium. Wachsen die Basidiome aber an der Unterseite des Substrates genau nach unten, so bleiben sie radialsymmetrisch und gleichen auch im reifen Zustand cyphelloiden Pilzen, die allerdings Pseudolamellen tragen (Fig. 9.33).

Die beiden Seiten der Pseudolamellen von *Schizophyllum commune* sind so gebaut, dass sie bei feuchtem Wetter gerade sind und das Hymenium zur Sporulation freigeben. Bei trockenem Wetter sind sie jedoch voneinander weggebogen und überdachen das Hymenium (Fig. 9.29). Die erste grössere Arbeit über diese feuchtigkeitsabhängige ("hygrometrische") Bewegung der Pseudolamellen stammt von BULLER (1909).



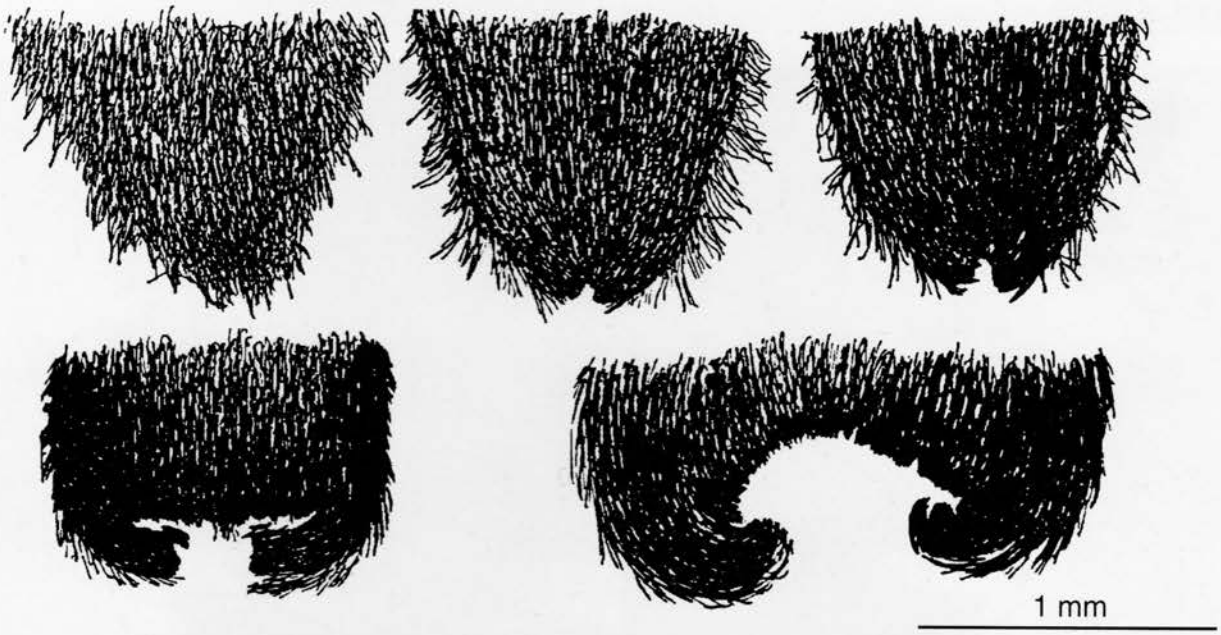
Figur 9.29: Reife Fruchtkörper und feuchtigkeitsabhängige Bewegung der Pseudolamellen von *Schizophyllum commune*. - Nach Buller 1909, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.29: Moisture-dependent movement of the pseudo-lamellae of *Schizophyllum commune*.



Figur 9.30: Nodulus und die daraus auswachsende Fruchtkörperanlage von *Schizophyllum commune* in Kultur. - Nach Volz & Niederpruem 1969, elektronisch kopiert und bearbeitet.

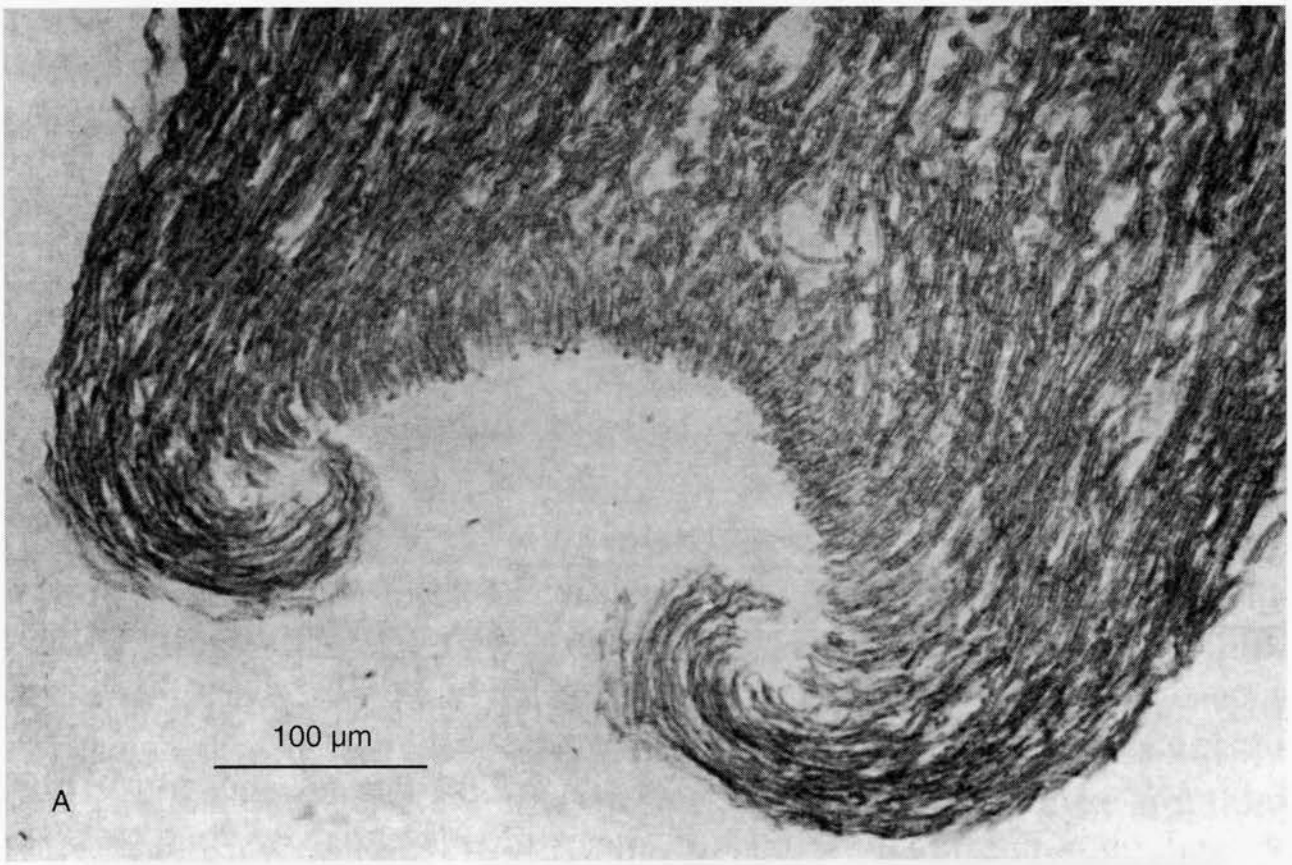
Figure 9.30: Nodulus and basidiome-initial of *Schizophyllum commune* grown in culture.

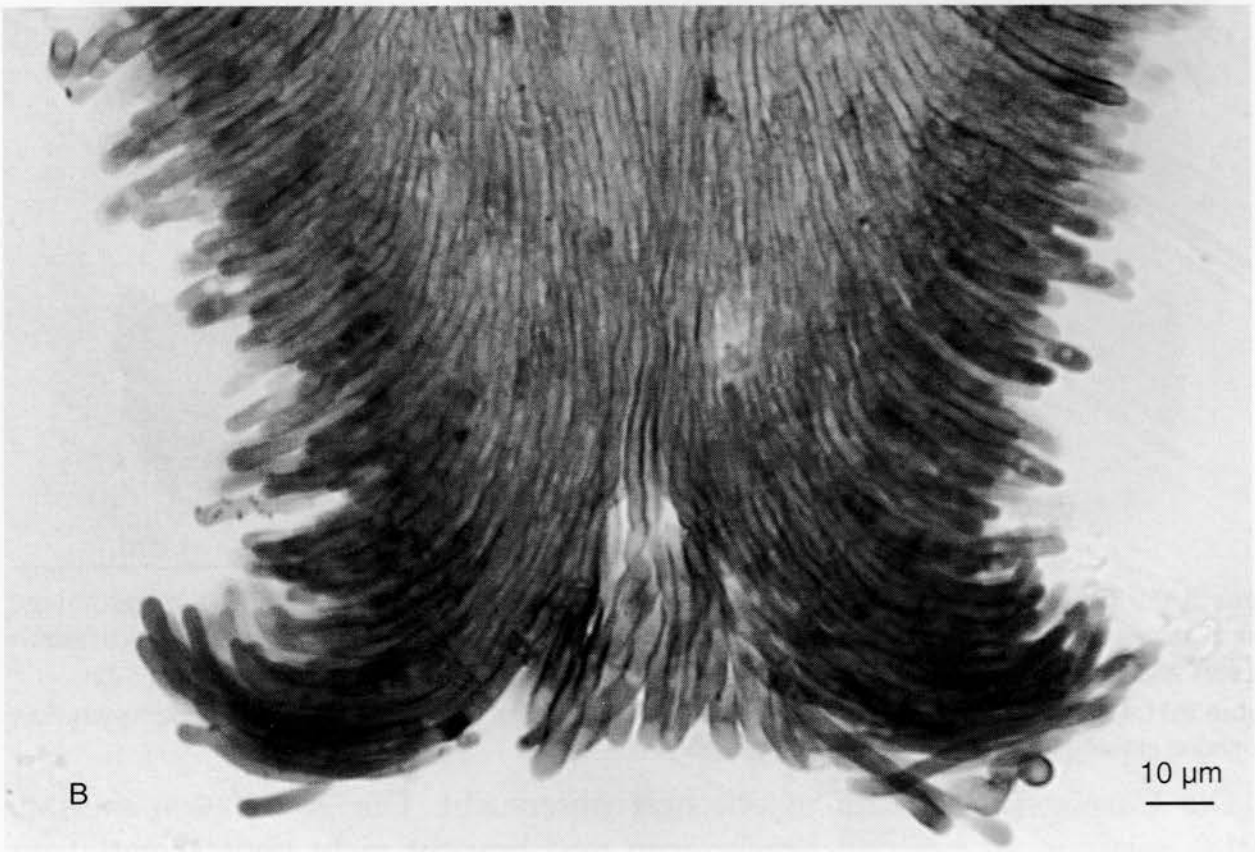


Figur 9.31: Bildung der cyphelloiden Hymenialpalisade am Scheitel der Fruchtkörperanlage von *Schizophyllum commune*. - Von Essig 1922 anhand dicker Schnitte gezeichnet, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.31: Formation of the cyphelloid hymenial palisade on top of the fruit body initial of *Schizophyllum commune* growing straight down from the substratum.

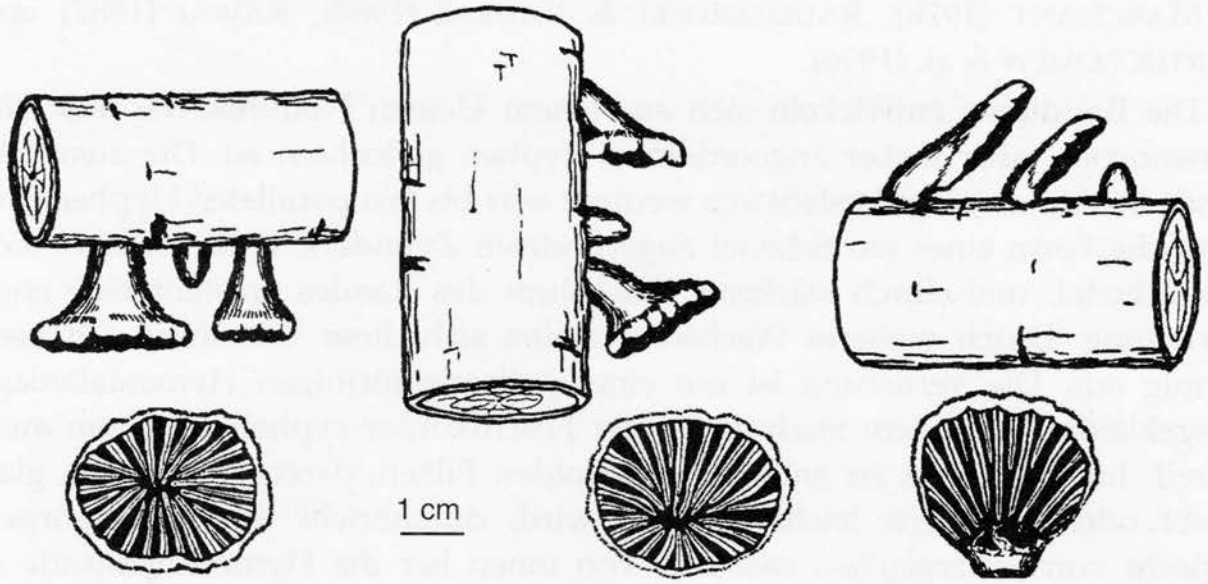
Die Carpogenese wurde wiederholt untersucht. Die Arbeit von ADAMS (1918) gelangte zu falschen Ergebnissen und braucht nicht berücksichtigt zu werden. Richtige Beschreibungen stammen von HASSELBRING (1907), ESSIG (1922), WESSELS (1965), VOLZ & al. (1968), VOLZ & NIEDERPRUEM (1969), NIEDERPRUEM & WESSELS (1969), WATLING & SWEENEY (1971), VAN DER VALK





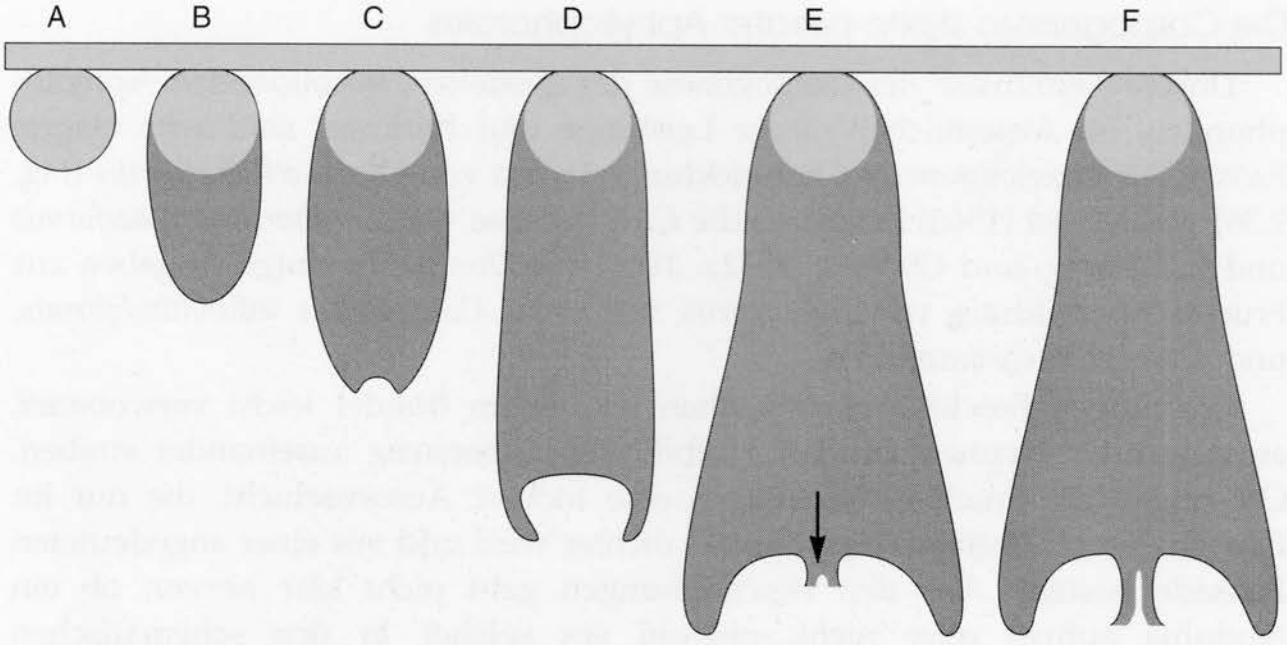
Figur 9.32: **A:** Cyphelloides Stadium (nach Volz & Niederpruem 1969, elektronisch kopiert und bearbeitet), und **B:** Bildung einer Pseudolamelle von *Schizophyllum commune* (Original).

Figure 9.32: Cyphelloid stage **(A)** and formation of a pseudo-lamella **(B)** in S*chizophyllum commune*.



Figur 9.33: Die Form der Basidiome von *Schizophyllum commune* hängt von der Lage des Substrates ab. Vertikal hängende Fruchtkörper sind cyphelloid, die andern mehr oder weniger pleurotoid, beide jedoch mit Pseudolamellen. - Nach Essig 1922, elektronisch bearbeitet.

Figure 9.33: The form of the basidiomes of *Schizophyllum commune* depends on the orientation of the substrate. When growing vertically down from the underside of a branch a cyphelloid fruit body with radial symmetry is formed; it differs from a typical cyphelloid fungus by the presence of pseudo-lamellae. In other positions the basidiomes are more or less pleurotoid.



Figur 9.34: Schema der Fruchtkörperbildung von *Schizophyllum commune* bei gerade herabwachsendem Basidiom. **A:** Nodulus; **B:** Auswachsen der stiftförmigen Fruchtkörperanlage; **C,D:** Bildung der cyphelloiden Hymenialanlage; **E,F:** Durchbrechen der Hymenialpalisade durch die auswachsende Fruchtkörpertrama; Aufwölben und Wachstum der Pseudolamellen.

Figure 9.34: Diagram of the fruit body formation in *Schizophyllum commune* growing straight down from a substratum and thus forming a basidiome with radial symmetry. **A:** nodulus of interwoven hyphae; **B:** growth of the mucronelloid fruit body initial; **C,D:** formation of the cyphelloid depression lined by a hymenial palisade; **E,F:** breaking of the hymenial palisade by the fruit body context growing down to form a split ridge that becomes a pseudo-lamella. This is a (mostly asymmetrical) cyphelloid basidiome with radially broken hymenium forming pseudo-lamellae.

& MARCHANT (1978), RAUDASKOSKI & VAURAS (1982), KAWAI (1987) und BARTHOLOMEW & al. (1996).

Die Basidiome entwickeln sich aus einem kleinen Nodulus, der aus wirr verwobenen, aber locker angeordneten Hyphen geflochten ist. Die auswachsende Basidiomanlage besteht aus weniger wirr bis fast parallelen Hyphen und zeigt die Form eines am Scheitel abgerundeten Zylinders. Bald verflacht sich der Scheitel, und durch stärkeres Wachstum des Randes entsteht eine enge Vertiefung. Durch weiteres Wachstum weitet sich diese Vertiefung schüsselförmig aus. Die Vertiefung ist mit einer palisadenförmigen Hymenialanlage ausgekleidet. In diesem Stadium ist der Fruchtkörper cyphelloid, wenn auch unreif. Im Gegensatz zu andern cyphelloiden Pilzen, deren Hymenium glatt bleibt oder höchstens leicht runzelig wird, durchbricht das Fruchtkörpergeflecht von *Schizophyllum commune* von innen her die Hymenialpalisade in Form radialer, am Fruchtkörperrand beginnender Streifen. Die Palisade wird etwas angehoben und bricht, so dass die Trama hervorquillt und hinabwächst. Dabei bildet sie seitlich, aber nicht am offenen Scheitel, laufend neue Hymenialpalisaden. Mit zunehmender Grösse treten immer mehr solche Brüche im Hymenium auf, die zu Pseudolamellen auswachsen.

Die Carpogenese stipito-pileater Aphyllophorales

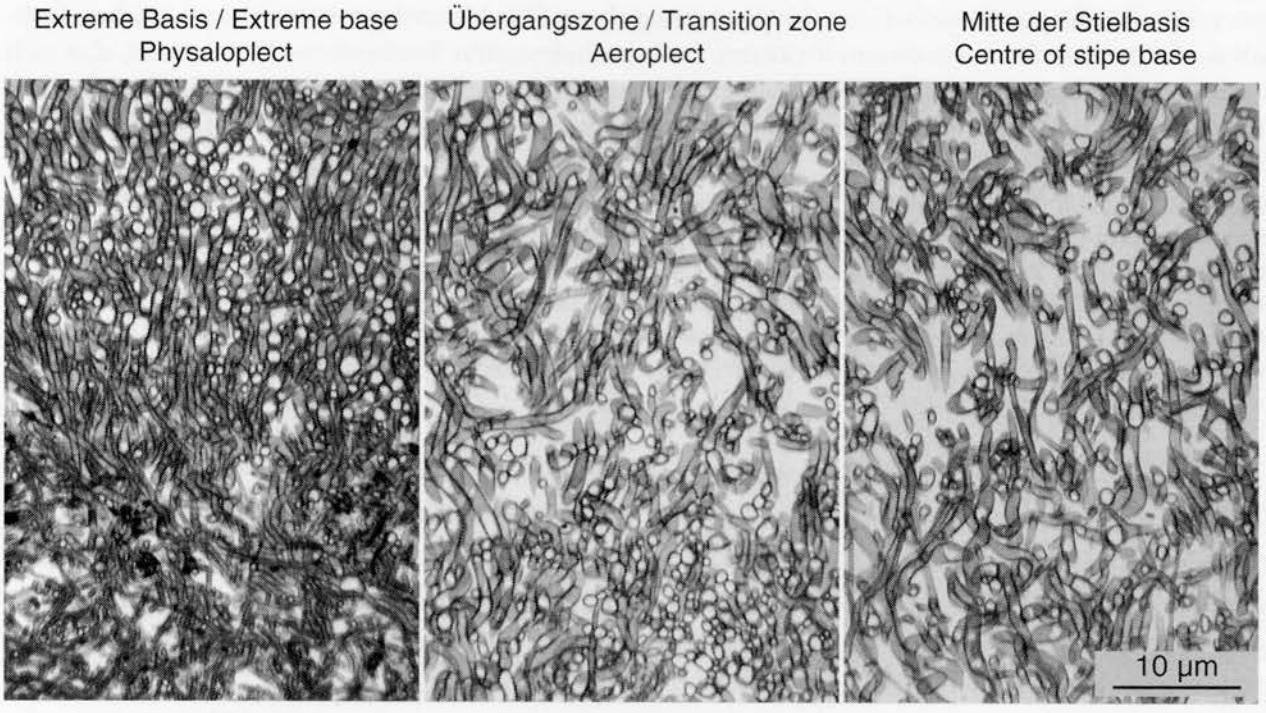
Unsere Kenntnisse der Carpogenese der gestielten, hutbildenden Aphyllophoralen, im wesentlichen einige Leistlinge und Porlinge, sind sehr mager: FAYOD (1889) zeichnete drei Entwicklungsstadien von *Cantharellus cibarius* (Fig. 9.36); REIJNDERS (1963) beschrieb die Carpogenese von *Cantharellus tubaeformis* und *C. cibarius*, und CORNER (1932a, 1966) veröffentlichte einige Angaben zur Fruchtkörperbildung von *Microporus xanthopus, Cantharellus infundibuliformis,* und *Craterellus cornucopioides.*

Die jungen Fruchtkörper bestehen aus einem Bündel leicht verwobener, aufsteigender Hyphen, die zur Hutbildung garbenartig auseinander streben. Oft zeigen die Fruchtkörperanlagen eine lockere Aussenschicht, die nur im Bereich des zukünftigen Hymeniums dichter wird und aus einer angedeuteten Palisade besteht. Aus den Beschreibungen geht nicht klar hervor, ob ein Nodulus auftritt oder nicht, obwohl ein solcher in den schematischen Zeichnungen von CORNER (1966) oft angedeutet ist. Die Stielbasis von *Cantharellus lutescens* zeigt ein irreguläres Physaloplect, das aber lockerer geflochten und schlechter abgegrenzt ist als ein echter Nodulus (Fig. 9.35). Vielleicht kann ein solches basales Physaloplect als Vorläufer des Primärnodulus gelten.

Ein Velum fehlt, so dass die Fruchtkörper dieser Pilze als gymnocarp gelten, und der Hutrand biegt sich nicht bis zum Stiel um, so dass die Pilze apertopileat sind. Bisweilen ist zwar der Hutrand älterer Anlagen eingerollt (wie bei *Cantharellus cibarius*), aber ohne eine sekundäre Hymenialhöhle zu schaffen.

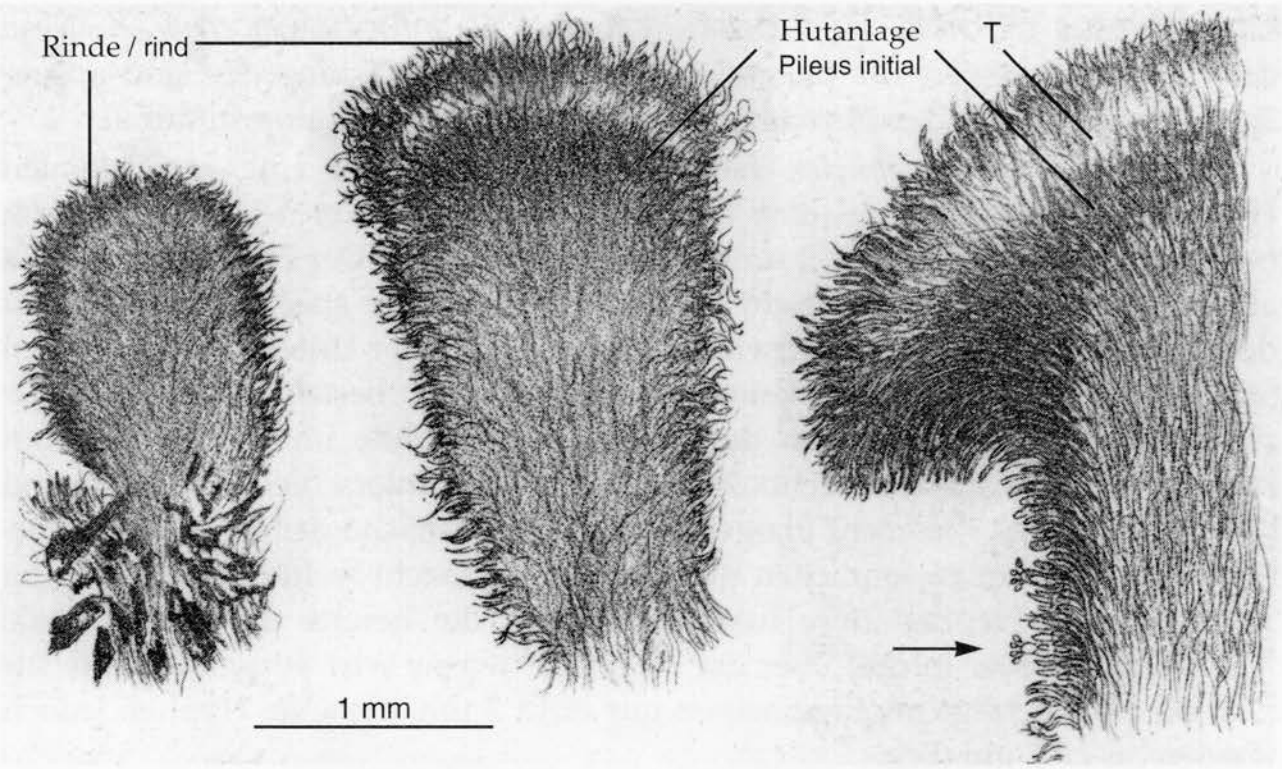
Cantharellus cibarius, C. tubaeformis und *C. infundibuliformis* — Diese drei Leistlinge zeigen alle ungefähr die gleiche Entwicklung. Sie sind ausgesprochen exocarp und exohymenial (= gymnocarp) und stipitoprimordial.

Bei ***Cantharellus cibarius*** hat bereits FAYOD (1889) eine aus radialen Hyphen bestehende Rinde, eine Hutanlage und ein lockeres Hut-Trichoderm (seine "cuticule primordiale") unterschieden (Fig. 9.36). Der Hyphenverlauf ist allgemein aufsteigend und leicht wirr, und ausser einer stärkeren Färbbarkeit der Hutanlage besteht kein wesentlicher plectologischer Unterschied zwischen Stiel und Hut. Die Rinde ist kein Metablem, sondern besteht aus den stärker färbbaren Enden der Hyphen des Primordiums. Rinde und Trichodermium können bei noch älteren Fruchtkörpern nicht mehr unterschieden werden und bilden zusammen die leicht filzige, tomentöse Oberfläche der Pilze. REIJNDERS (1968) bestätigt im wesentlichen diesen Bau und macht weitere plectologische Angaben. Die Hyphen der Hutanlage zeigen die bereits erwähnte radiale Anordnung, ausser in und über der Hutmitte, wo sie wirr verwoben sind. Ihr Durchmesser beträgt im allgemeinen nur etwa 3 µm, einzelne Hyphen jedoch werden bis zu 7 µm dick.



Figur 9.35: Die Struktur der Stielbasis von *Cantharellus lutescens* erinnert an einen Nodulus, ist aber zu locker geflochten und zu schlecht abgegrenzt um als Nodulus gelten zu können. Übergang vom vegetativen Mycelium zum basalen Physaloplect und zum Aeroplect in der Mitte der Stielbasis. - Glutaraldehyd, Methacrylat, Toluidinblau.

Figure 9.35: The plectological structure of the stipe base of *Cantharellus lutescens* resembles that of a nodulus, but it is not as dense and not as clearly delimited as a true nodulus. Perhaps it may be interpreted as a precursor of a nodulus. Transitions from vegetative mycelium to the physaloplect and to the aeroplect located at the centre of the base of the stipe. - Glutaraldehyde, methacrylate, toluidine blue.

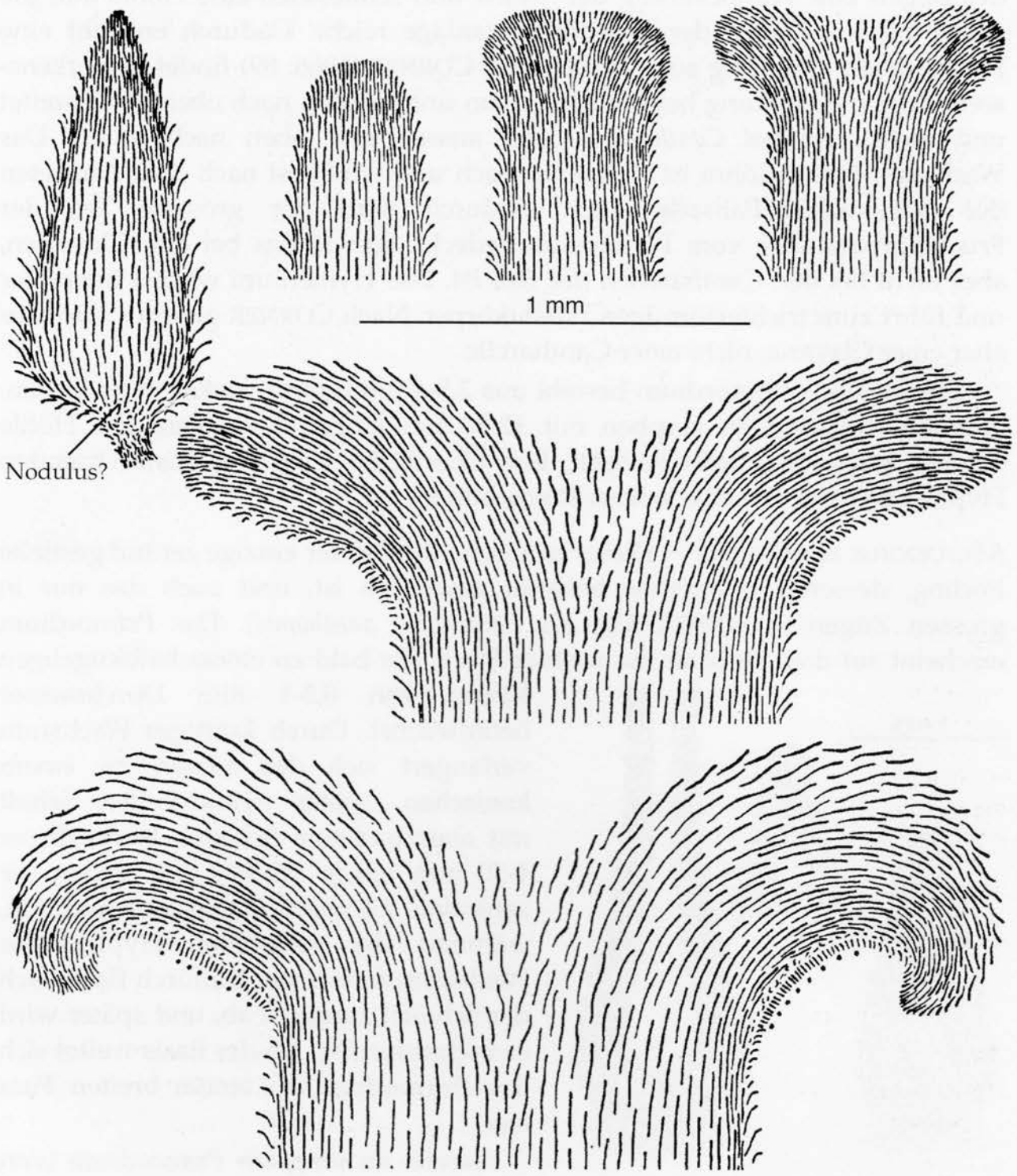


Figur 9.36: Drei Entwicklungsstadien des Pfifferlings *Cantharellus cibarius*. Das Primordium ist von einer Rinde aus abstehenden Hyphen umgeben. Die Hutanlage besteht aus stärker färbbaren Hyphen und ist von einem lockeren, hell erscheinenden Trichoderm (**T**) bedeckt, das sich unter den Hyphen der Rinde entwickelt. Die Hymenialpalisade ensteht auf dem Stiel und greift auf den Hut über. Die ersten Basidien reifen auf dem Stiel (**Pfeil**). – Nach Fayod 1889, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.36: Early development of the fruit body of *Cantharellus cibarius*. The primordium consists of slightly interwoven, uprising hyphae. It is covered by a rind of radiating hyphae. The pileus initial becomes visible as a denser zone of strongly staining hyphae with a radial growth direction. It is covered by a loose trichodermium (**T**) that develops under the hyphae of the rind and that appears bright in these drawings. The hymenial palisade develops first on the stipe (where the first basidia mature, **arrow**) and extends to the lower side of the pileus. - The development of the hymenial folds is described on p. 644 and 647.

Auf dem Stiel und später auch auf der Unterseite des jungen Hutes differenziert sich die Hymenialanlage in der Form einer Palisade plasmareicher und parallel ausgerichteter Hyphenendzellen von etwa 3 µm Dicke. Das Hymenium ist zuerst glatt. Später faltet es sich zu den Leisten, wie dies auf den Seiten 644 und 647 beschrieben wird, wobei sekundäre Höhlen in der Trama auftreten (Fig. 8.46). CORNER (1966: 6) macht ebenfalls auf diese Höhlen in der Hymenophoraltrama von *Cantharellus* aufmerksam, und auch REIJNDERS & STALPERS (1992: 85) bilden solche ab.

Craterellus cornucopioides (var. *mediosporus*) — CORNER (1966) beschreibt die Carpogenese dieser subtropischen Craterelle, die mit der europäischen Totentrompete (Herbsttrompete) eng verwandt ist. Die Primordien sind konisch bis sie eine Höhe von 3-5 mm erreicht haben. Dann tritt in der Mitte



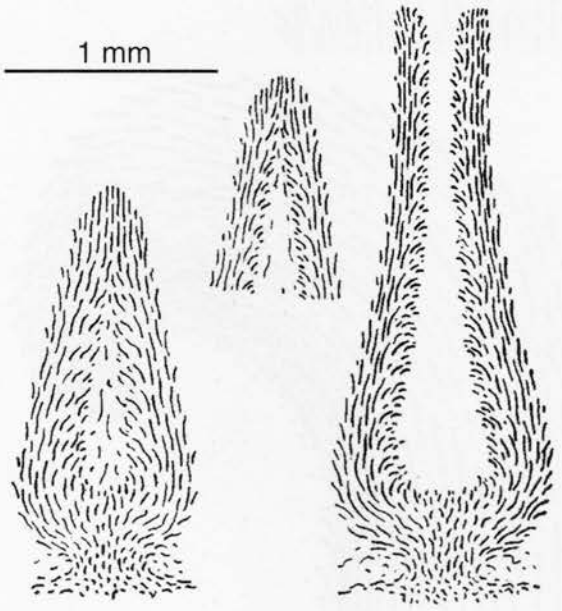
Figur 9.37: Schema der Fruchtkörperentwicklung von *Cantharellus infundibuliformis*. Die Linien zeigen den allgemeinen Hyphenverlauf an. – Nach Corner 1966b, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.37: Diagrams of the development of the primordium and the pileus of *Cantharellus infundibuliformis*. The first stages are covered by a loose tomentose rind later turning into the felty covering of the fruit body.

des Kegels eine Auflockerung der Trama und schliesslich eine Höhle auf, die später bis zur Spitze der Fruchtkörperanlage reicht. Dadurch entsteht eine Röhre, deren Wandung aufwärts wächst. CORNER (1966: 89) findet bemerkenswert, dass die Höhlung bei *Craterellus* von unten-innen nach oben fortschreitet und nicht, wie bei *Cantharellus,* von aussen und oben nach unten. Das Wachstum dieser Röhre ist zuerst schwach und wird erst nach dem Auftreten der hymenialen Palisade stark. Dadurch wird der grössere Teil der Fruchtkörperanlage vom Hymenium bedeckt, so wie das bei den Clavarien, aber nicht bei den Cantharellen der Fall ist. Das Hymenium wächst interkalar und führt zum trichterförmigen Fruchtkörper. Nach CORNER gleicht *Craterellus* eher einer Clavarie, nicht einer Cantharelle.

Das kegelige Primordium besteht aus 2,5-4 µm dicken, locker verwobenen, aufwärts wachsenden Hyphen mit 12-30 µm langen Endzellen. Die Höhle entsteht schizogen, nicht lysogen. Ihre Oberfläche wird von auswachsenden Hyphen bedeckt, die eine lockere Rinde bilden.

Microporus xanthopus — Dieser tropische Pilz ist der einzige zentral gestielte Porling, dessen Carpogenese bekannt geworden ist, und auch das nur in grossen Zügen (CORNER 1932a, als *Polystictus xanthopus*). Das Primordium erscheint auf dem Holz als ein weisser Fleck, der bald zu einem halbkugeligen Kissen von 0,5-1 mm Durchmesser heranwächst. Durch kräftiges Wachstum verlängert sich das Kissen zu einem konischen, später zylindrischen Schaft mit abgerundetem Scheitel. Wenn dieser 4-50 mm Länge erreicht hat stellen die zentralen Hyphen ihr Wachstsum ein, während die peripheren Hyphen ihr Wachstum fortsetzen. Dadurch flacht sich der Scheitel zunächst ab, und später wird er trichterförmig. An der Basis weitet sich das Primordium zu einem breiten Fuss aus.



Figur 9.38: Frühe Entwicklung der Basidiome von *Craterellus cornucopioides* var. *mediosporus*. - Nach Corner 1966b.

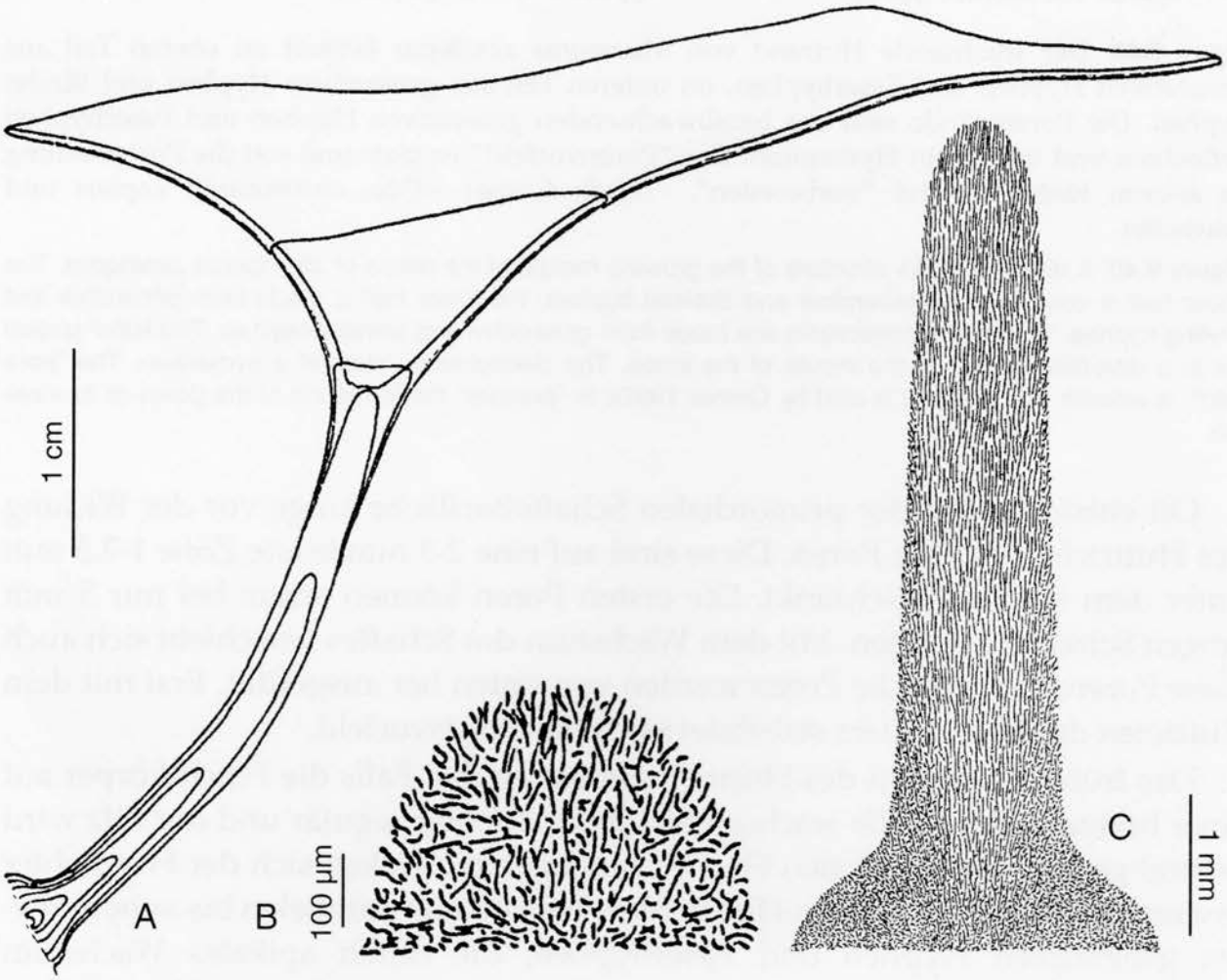
Figure 9.38: Early development of the basidiomes of *Craterellus cornucopioides* var. *mediosporus*. The beginning differs little from the carpogenesis of *Cantharellus*, but then the primordial shaft becomes hollow and splits open at its apex. The hymenium is located at the outside.

Bereits im jüngsten Primordium (von nur 100 bis 200 µm Durchmesser) sind generative Hyphen, Faserhyphen und Bindehyphen vorhanden. In den halbkugeligen Kissen sind sie verwoben, im Schaft hingegen subparallel ausgerichtet.

Der wachsende Scheitel besteht aus generativen Hyphen und Faserhyphen zu

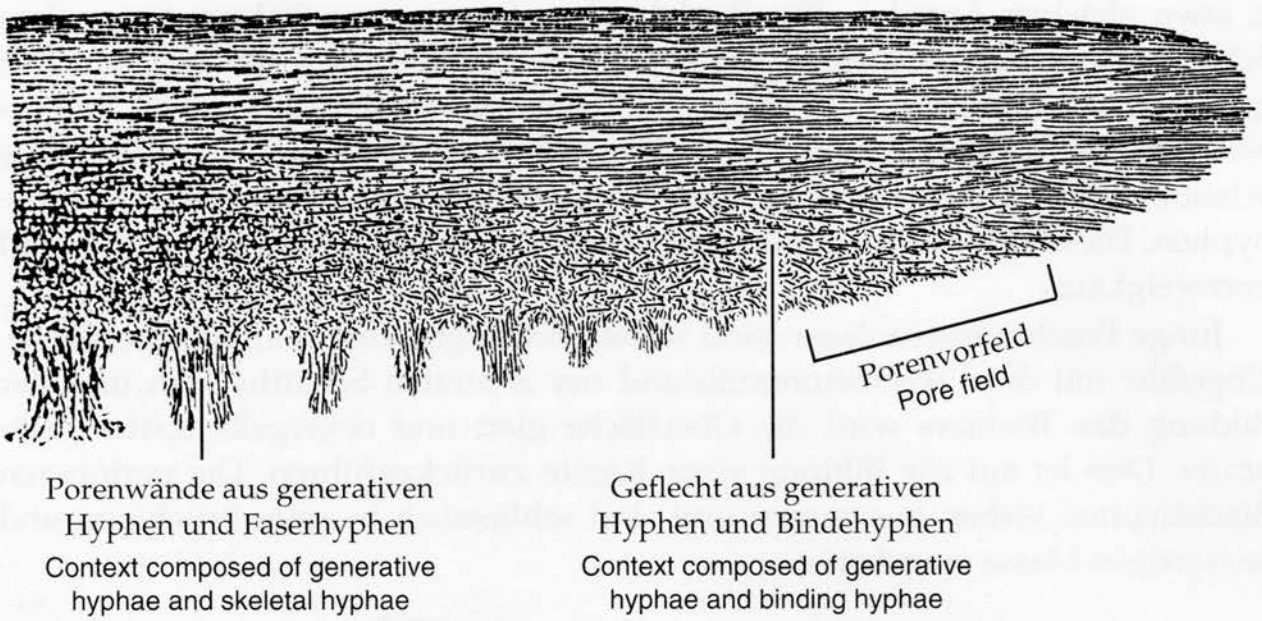
je etwa gleichen Anteilen. Die Bindehyphen folgen etwa 500 µm unter dem Scheitel und gegen die Peripherie des Schaftes. Sie entstehen einerseits aus den generativen Hyphen durch starke Verzweigung, andrerseits durch Emporwachsen der basalen Bindehyphen. Der Schaft verdickt sich wie die basale Scheibe durch seitliches Auswachsen der generativen Hyphen und der Bindehyphen. Diese Hyphen wachsen nicht geradlinig sondern stark gewunden und verzweigt aus.

Junge Fruchtkörperanlagen sind weiss und zeigen eine samtige Oberfläche. Ungefähr mit dem Wachstumsstillstand der zentralen Schafthyphen und der Bildung des Trichters wird die Oberfläche glatt und ockergelb, später gelbbraun. Dies ist auf die Bildung einer Kruste zurückzuführen. Die peripheren Bindehyphen kleben zusammen und sind schliesslich in einer brüchigen und harzartigen Masse eingebettet.



Figur 9.39: Entwicklung des Fruchtkörpers von *Microporus xanthopus*. **A:** einige ineinandergeschachtelt gezeichnete Stadien. **B:** Junges Primordium aus wirren Hyphen. **C:** Apikales Auswachsen des Primordiums zum Schaft und laterales Auswachsen zur Basalscheibe des Basidioms. - Nach Corner 1932a, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.39: Carpogenesis of the polypore fungus *Microporus xanthopus*. **A:** Successive stages in the development of the fruit body in longitudinal section and oriented in natural position. **B:** Diagram of the structure of the hemispherical primordium. **C:** Diagram of the structure of the primordial shaft.



Figur 9.40: Der wachsende Hutrand von *Microporus xanthopus* besteht im oberen Teil aus generativen Hyphen und Faserhyphen, im unteren Teil aus generativen Hyphen und Bindehyphen. Die Porenwände sind aus herabwachsenden generativen Hyphen und Faserhyphen geflochten und tragen ein Hymenium. Das "Porenvorfeld" ist glatt und soll die Porenbildung an seinem hinteren Rand "vorbereiten". - Nach Corner 1932a, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.40: A diagram of the structure of the growing margin of the pileus of *Microporus xanthopus*. The upper half is composed of generative and skeletal hyphae, the lower half is made from generative and binding hyphae. The pore dissepiments are made from generative and skeletal hyphae. The latter spread out in a disk-like manner at the mouth of the tubes. The dissepiments support a hymenium. The "pore field" is smooth and white. It is said by Corner 1932a to "prepare" the formation of the pores at its inner rim.

Oft entstehen auf der primordialen Schaftoberfläche lange vor der Bildung des Huttrichters flache Poren. Diese sind auf eine 2-3 mm breite Zone 1-2,5 mm unter dem Scheitel beschränkt. Die ersten Poren können schon bei nur 5 mm langen Schäften auftreten. Mit dem Wachstum des Schaftes verschiebt sich auch diese Porenzone, und die Poren werden von unten her ausgefüllt. Erst mit dem Auftreten des Huttrichters stabilisiert sich das Porenvorfeld.

Das frühe Wachstum des Huttrichters ist regulär. Falls die Fruchtkörper auf einer horizontalen Fläche wachsen bleibt der Trichter regulär und der Pilz wird zentral gestielt. An vertikalen Flächen hingegen entwickelt sich der Huttrichter asymmetrisch. Der Rand des Huttrichters besteht aus parallelen bis subparallelen generativen Hyphen und Faserhyphen, die durch apikales Wachstum schräg nach aussen-oben vorstossen. Die Hyphenspitzen sind zu einer kompakten Front zusammengeschlossen und bilden eine ungeschützte Wachstumszone. Die Bindehyphen folgen etwa 200-300 µm hinter dem Rand und sind näher der Trichterunterseite gelegen.

Eine etwa 1-1,2 mm breiten Zone ungefähr 0,3 hinter dem Hutrand ist das **Porenvorfeld** ("pore field" CORNER 1932a: 83, eine unglückliche Bezeichnung

für eine Zone ohne Poren). Dieses ist rein weiss, glatt und samtig. Es besteht aus stark verwobenen Bindehyphen und dazwischen 1-2 µm dicken, generativen Hyphen, die wirr durcheinander wachsen und sich dabei stark verzweigen. Das Porenvorfeld zeigt also keine Palisade. Am inneren Rand des Porenvorfeldes beginnen die Porenwände in einem wabenartigen Muster abwärts zu wachsen. Die Bindehyphen des Porenvorfeldes werden in den Porenwänden zu absteigenden Faserhyphen, zu denen sich generative Hyphen gesellen. Die Poren werden nur 0,1-0,15 mm tief. Ihr freier Rand ist scheibenförmig ausgebreitet. In den Poren bilden die generativen Hyphen ein dünnes Subhymenium und eine Hymenialpalisade über den Faserhyphen.

Notizen zur Entwicklung eines dimidiaten Porlings

Piptoporus betulinus — Im Gegensatz zu *Microporus xanthopus*, dessen Primordia von Anfang an trimitisch sind, entwickelt sich der Birkenporling *Piptoporus betulinus* zweiphasig, worin er dem tropischen *Panus giganteus* gleicht (CORNER 1994). Die jungen, weichen und saftreichen Porlinge bestehen nur aus generativen Hyphen. In diesem Zustand können sie recht gross werden, bleiben aber unterseits glatt und steril. Erst wenn sie (fast) voll ausgewachsen sind beginnen dickwandige Seitenhyphen ihr Wachstum. Sie winden sich durch das monomitische Geflecht und verzweigen sich kaum. Sie können als "verbogene" Faserhyphen aufgefasst werden. Ihre Zahl nimmt zu, und die generativen Hyphen vertrocknen zunehmend. Bis zu diesem Zeitpunkt bleibt die Unterseite glatt und der Fruchtkörper steril. Dann bilden sich die Röhren ungefähr gleichzeitig auf der ganzen Unterseite, ohne dass dabei der Fruchtkörper nennenswert weiter wächst. Die Röhrenwände bestehen aus abwärts gerichteten generativen Hyphen und Faserhyphen.

Das ursprünglich monomitische Geflecht wird dimitisch und bildet in diesem Zustand ebenfalls dimitische Röhren.

DIE CARPOGENESE DER BLÄTTERPILZE UND RÖHRLINGE

REIJNDERS (1948, 1952, 1963, 1986) schuf eine ausgedehnte Terminologie zur Beschreibung der Entwicklung dieser Pilze. Er basierte seine Einteilung der Carpogenesetypen ausschliesslich auf die (innere oder äussere) Entwicklung des Hymeniums, in erster Linie auf das Vorkommen oder Fehlen des "Velum universale" und des "Velum partiale" (REIJNDERS 1948: 385). Damit erweiterte er eine seit PERSOON gepflegte Tradition, die nur gymnocarpe und angiocarpe Pilze unterschied. Seine Klassifikation unterscheidet folgende Carpogensetypen (basierend auf REIJNDERS 1948: 385, 1963: 235, 1986: 24; vgl. S. 805):

1. Hymenialanlage nie von Schutzgeflechten bedeckt und der Hutrand nicht über längere Zeit dem Stiel angeschmiegt (d.h. ohne sekundäre Hymenialhöhle): **Gymnocarpie**

1* Hymenialanlage von einem Schutzgeflecht bedeckt oder sich in einer sekundären Hymenialhöhle entwickelnd: Angiocarpie

2. Die Hymenialanlage ist von einem Teil des ursprünglichen Protoplectes bedeckt: **Primäre Angiocarpie**

   a. Nur mit "Velum universale" aber ohne "Lipsanenchym": Monovelangiocarpie
   ("Velum universale" nur primordial, bald verschwindend: Hypovelangiocarpie)
   b. Mit "Velum universale" und mit "Lipsanenchym": Bivelangiocarpie
   c. Das "Velum universale" besteht aus dem Geflecht der primordialen Knolle: Bulbangiocarpie
   d. Das"Velum universale" oder das "Lipsanenchym" sind primordial vorhanden, werden aber bald von einem "Velum emanatum" überwachsen: Metavelangiocarpie
   e. Ohne "Velum universale" aber mit "Lipsanenchym": Paravelangiocarpie
   f. Weder "Velum universale" noch "Lipsanenchym" vorhanden: Gymnangiocarpie

   Nach der **Reihenfolge der Organanlage** im ursprünglichen Protoplect des jungen Primordiums unterscheidet REIJNDERS (1963: 245) folgende Fälle:

   a. Der Stiel erscheint zuerst: Stipitocarpie
   b. Stiel und Hut erscheinen gleichzeitig: Pileostipitocarpie
   c. Der Hut erscheint zuerst: Pileocarpie
   d. Die Hymenialanlage erscheint zuerst: Hymenocarpie
   e. Der Hut und die Hymenialanlage erscheinen zuerst: Hymenopileocarpie
   f. Alle Organe erscheinen gleichzeitig: Isocarpie

2. Die Hymenialanlage ist von sekundären Hyphen bedeckt: **Sekundäre Angiocarpie**

   a. Die sekundären Hyphen stammen vom Stiel: Stipitangiocarpie
   b. Die sekundären Hyphen stammen vom Hut: Pilangiocarpie
   c. Die sekundären Hyphen stammen von Stiel und Hut: Mixangiocarpie

Diese Einteilung hat sich über viele Jahre hinweg entwickelt und eine verwirrende und bisweilen unkonsequente Komplexität erreicht, vor allem weil keine terminologische Hierarchie vorliegt (z.B. enden alle Modifikationen, auch die weniger bedeutenden, auf "-carpie"). Trotzdem wurde dieses System von WATLING (1978), MANACHÈRE (1978), KÜHNER (1980), SINGER (1986), STORDEUR (1989) und WATLING & MOORE (1993) angenommen, was stark zu seiner weiteren Verbreitung beitrug.

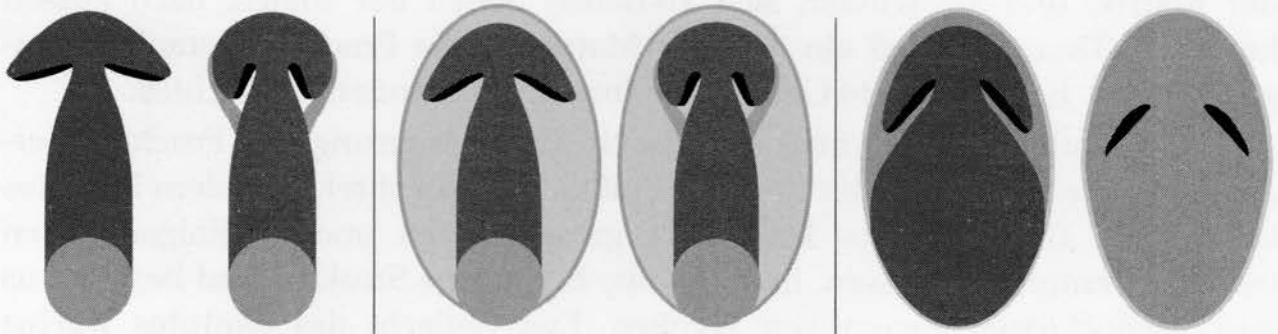
In diesem Buch wird eine **Neuinterpretation der Carpogenese** mit hierarchischer Terminologie versucht. Die folgenden carpogenetischen Faktoren werden stärker berücksichtigt: a) die Endogenisation des Primordiums, zuerst in eine Matrix, dann in den Nodulus; b) das Auftreten von Metablemen (sekundären Schutzhüllen); c) das Verhalten des Hutrandes. Es werden **drei Carpogeneseklassen** unterschieden, die durch die Endung auf "-carpie" gekennzeichnet sind, und die je einige Variationen umfassen:

EXOCARPIE: Primordium exogen, aus einem Bündel aufsteigender, oben bald garbenförmig auseinanderweichender Hyphen bestehend, meist von einer dichteren Aussenschicht (Cortex) bedeckt. Immer stipitoprimordial. Ohne Archiblem, aber bisweilen mit Metablemen. Meist exohymenigen (die Hymenialanlage ersetzt lokal den Cortex), seltener schwach endohymenigen (Hymenialanlage unter dem Cortex angelegt, aber bald freigelegt). Die Exocarpie umfasst die Gymnocarpie und Reijnders Sekundäre Angiocarpie.

ENDOCARPIE: Das Primordium entsteht im Innern einer epinodulären, protoplectischen Matrix, die von einem Cortex oder von einem Archiblem bedeckt ist. Das Matrixgeflecht wird zum grössten Teil in das Fruchtkörpergeflecht eingebaut, seltener nach aussen geschoben. Sehr oft mit Metablemen, die sowohl vom innern Fruchtkörper als auch von der Matrix gebildet werden können. Die Endocarpie umfasst einen Teil der Primären Angiocarpie nach Reijnders.

NODULOCARPIE: Der Fruchtkörper entsteht endonodulär (im Innern des Nodulus, endogene Nodulocarpie) oder holonodulär (der ganze Nodulus entwickelt sich direkt zu einem Fruchtkörper, hologene Nodulocarpie). Metableme können auftreten oder fehlen. Vor der Anlage des Fruchtkörpers kann der Nodulus beträchtlich wachsen (der grosse Nodulus wird dann Bulbus genannt). Die Nodulocarpie umfasst einen Teil der Reijnderschen Bivelangiocarpie und der Paravelangiocarpie, seine Bulbangiocarpie und einen Teil seiner Gymnangiocarpie.

Endogenisation des Primordiums – REIJNDERS (1963) nimmt für die Blätterpilze eine phylogenetisch gedachte Entwicklung vom "diffusen, gymnocarpen" zum höher entwickelten "konzentrierten, angiocarpen" Typ der Carpogenese an. Diese Reihe kann als Endogenisation, als Verlagerung des exogenen Primordiums ins Innere einer epinodulären Matrix und schliesslich ins Innere des Nodulus verstanden werden (Fig. 9.41).



Figur 9.41: Die drei Haupttypen der Carpogenese der Blätterpilze. Das Primordium des Basidioms kann auf dem Nodulus nackt oder in einer Matrix entstehen, oder es kann sich im Innern des Nodulus bilden, oder es kann direkt aus dem Nodulus hervorgehen.

Figure 9.41: The three basic types of carpogenesis of the gill fungi. The primordium of a basidiome may develop upon the nodulus (either naked or within a matrix), or it may develop within the nodulus, or it may consist of the transformed nodulus itself.

Die Primordien der Blätterpilze entstehen aus einem **primordialen Protoplect**. Bei allen bisher untersuchten Blätterpilzen wächst dieses Protoplect aus einem Nodulus aus (Exocarpie und Endocarpie), oder es besteht aus dem Nodulus selbst (Nodulocarpie). Es bildet einen Schaft oder einen Knäuel aus ungefähr parallel laufenden bis wirr verwobenen, dünnen, generativen Hyphen. Oft ist das Protoplect von einer Aussenschicht umhüllt (ATKINSON 1914c, 1915b), dessen Hyphen durch andere Färbbarkeit (oft leicht metachromatisch) oder eine andere Anordnung (periklin oder antiklin) auffallen. Eine dichte Aussenschicht wird oft auch **Cortex** genannt. Es ist nicht ausgeschlossen, dass das primordiale, stiftförmige Protoplect einiger (primitiver?) Blätterpilze direkt aus dem Mycel entstehen kann, so wie das für einige Keulenpilze der Fall ist.

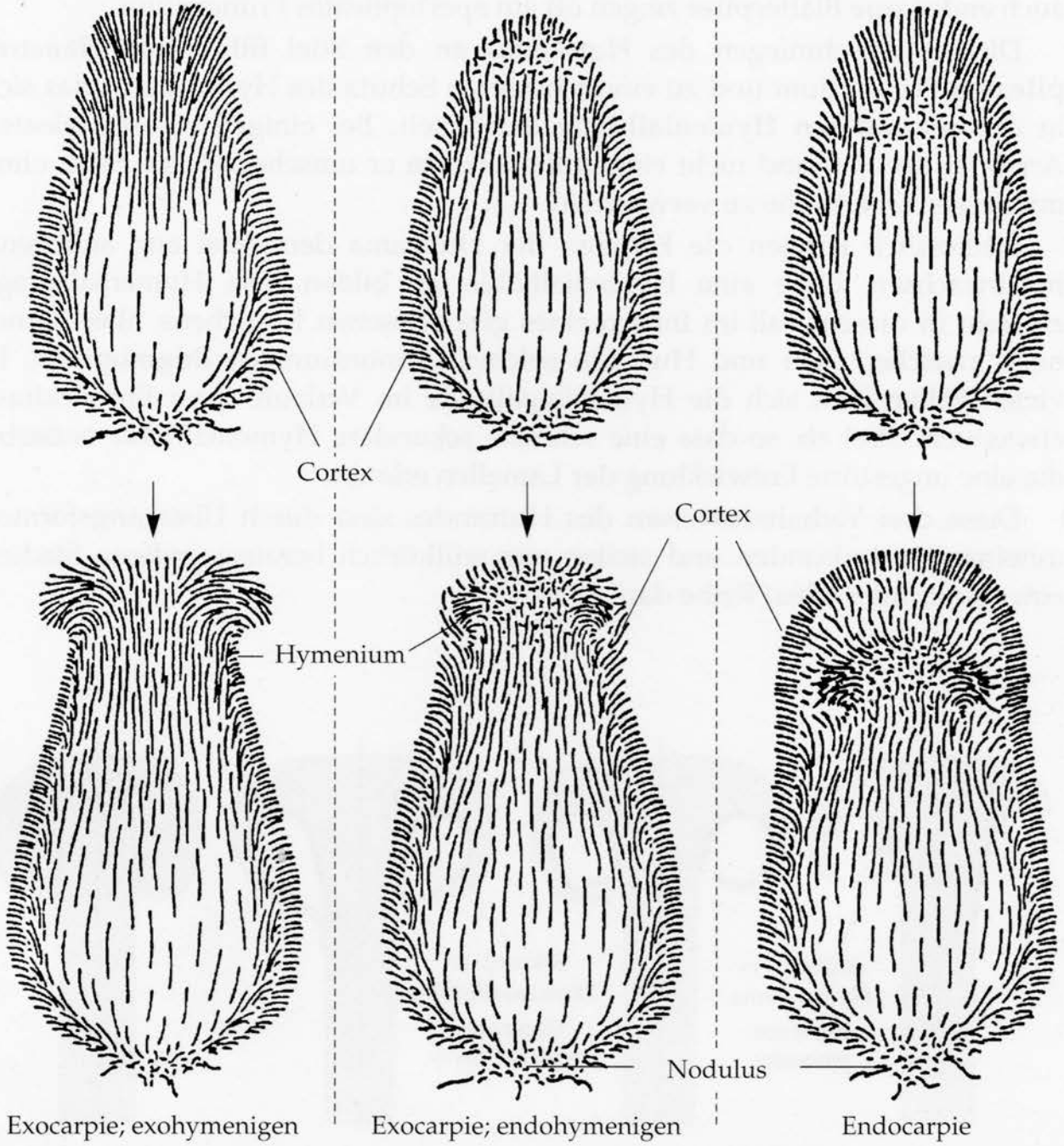
Bei den **exocarpen Pilzen** entwickelt sich das ganze Protoplect des primordialen Schaftes gleichzeitig und gleichmässig zur Fruchtkörpertrama, und der Cortex wird zur **Rinde** des Basidioms, oder er wird durch Expansion des Basidioms verdünnt und verschwindet schliesslich. Falls die primordiale Palisade der Hymenialanlage die dichte Aussenschicht durchwächst oder lokal ersetzt, so ist die Entwicklung **exohymenigen** (Fig. 9.42 links), bleibt sie vom Cortex bedeckt, so ist sie **endohymenigen** (Fig. 9.42 Mitte). Dies wird als phylogenetischer Beginn der Endogenisation betrachtet.

Bei den **endocarpen Pilzen** beginnt sich das Primordium im Innern des Protplectes zu bilden, meist weit unter dem Cortex, und wächst allmählich nach aussen. Dabei wird das ausserhalb des Primordiums gelegene Protoplect entweder laufend in das wachsende Primordium eingebaut, oder es wird nach aussen geschoben. Das undifferenzierte Protoplect der endocarpen Pilze wird **Matrix** genannt. In dessen Innern entsteht das **endomatrikale Primordium** (Fig. 9.42 rechts). Dessen Hyphen entstehen aus Verzweigungen der Hyphen der Matrix, und sie winden sich zwischen denen der Matrix nach aussen hindurch. Dadurch wird ein Teil der Matrix in die Fruchtkörperanlage eingeschlossen. Es entsteht ein Geflecht im Innern eines andern Geflechtes.

Die **Nodulocarpie** zeichnet sich durch die Verlagerung der Fruchtkörperanlage in den Nodulus oder in einen Bulbus aus, der direkt aus dem Nodulus hervorgeht. Dieser Bulbus kann sehr gross werden und in einigen Fällen mehrere Zentimeter messen. Er zeigt eine homogene Struktur und besteht aus wirr verflochtenen generativen Hyphen. Das Geflecht des Nodulus wächst stetig während der Carpogenese und dient direkt als Fruchtkörpergeflecht, ohne dass ein neues Geflecht in seinem Innern entsteht. Dabei werden die Organe des Pilzes durch Änderung des Hyphenverlaufs, durch Veränderung der Hyphenwand (die oft durch Färbung sichtbar gemacht werden kann) und durch Veränderung der Hyphendichte aus dem nodulären Protoplect herausmodelliert.

Bei der **endogenen Nodulocarpie** wird nur ein Teil des Nodulus-Geflechtes zum Fruchtkörper; die äusseren Schichten entwickeln sich zu einem **Bulboblem.** Die endogene Nodulocarpie umfasst REIJNDERS' Bulbangiocarpie und einige bisher als bivelangiocarp (primär angiocarp) angesehene Pilze, z.B. *Agaricus bisporus.*

Bei der **hologenen Nodulocarpie** wandelt sich der ganze Nodulus (oder der Bulbus) in einen Fruchtkörper um. REIJNDERS' Gymnangiocarpie ist eine ablemate, hologene Nodulocarpie.



Figur 9.42: Endogenisation des Hymeniums und des Primordiums als kontinuierliche evolutive Entwicklungsreihe. - Nach Corner 1934, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.42: Endogenisation of the hymenium and of the primordium as a continuous evolutionary line of development leading from exocarpy to endocarpy.

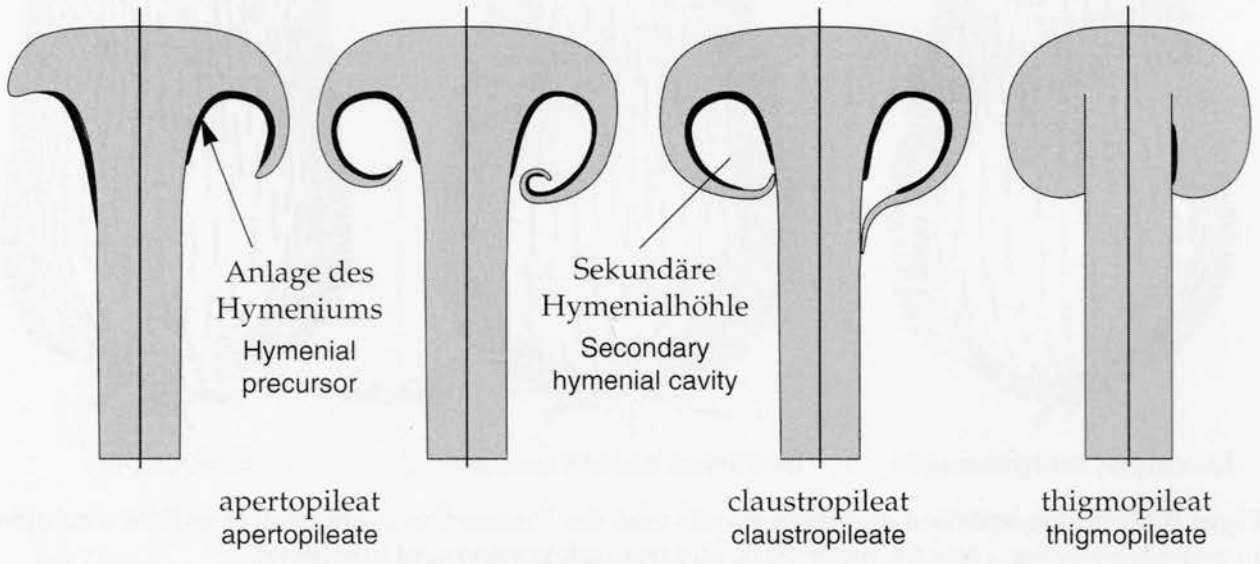
Verschiedene Verhaltensweisen des Hutrandes – Der Hutrand der jungen Blätterpilze zeigt eine vermutlich phylogenetische Tendenz sich einzurollen oder sich dem Stiel anzuschmiegen (Fig. 9.43). Dieses Verhalten tritt sowohl bei exocarpen als auch bei endomatrikalen Pilzen auf. Bei Vollreife sind (fast) alle Hüte ausgebreitet.

Ein Primordium mit geradem, umgebogenem oder eingerolltem, dem Stiel jedoch nicht angeschmiegten Hutrand wird **apertopileat** genannt. Exocarpe apertopileate Blätterpilze werden für phylogenetisch primitiv gehalten, aber auch endocarpe Blätterpilze zeigen oft ein apertopileates Primordium.

Dichtes Anschmiegen des Hutrandes an den Stiel führt zum **claustropileaten** Primordium und zu einem besseren Schutz des Hymeniums, das sich in der **sekundären Hymenialhöhle** entwickelt. Bei einigen claustropileaten Arten ist der Hutrand nicht eingerollt, sondern er umscheidet den Stiel, ohne mit dessen Oberfläche zu verwachsen.

Schliesslich können die Hyphen der Huttrama dem Stiel eng anliegend herabwachsen, ohne eine Hymenialhöhle zu bilden. Die Hymenialanlage entsteht in diesem Fall im Innern eines geschlossenen Köpfchens, aber immer noch zwischen Stiel und Hut. Ein solches Primordium ist **thigmopileat**. In vielen Fällen hebt sich die Hymenialpalisade im Verlaufe ihrer Entwicklung etwas vom Stiel ab, so dass eine schmale sekundäre Hymenialhöhle entsteht, die eine ungestörte Entwicklung der Lamellen erlaubt.

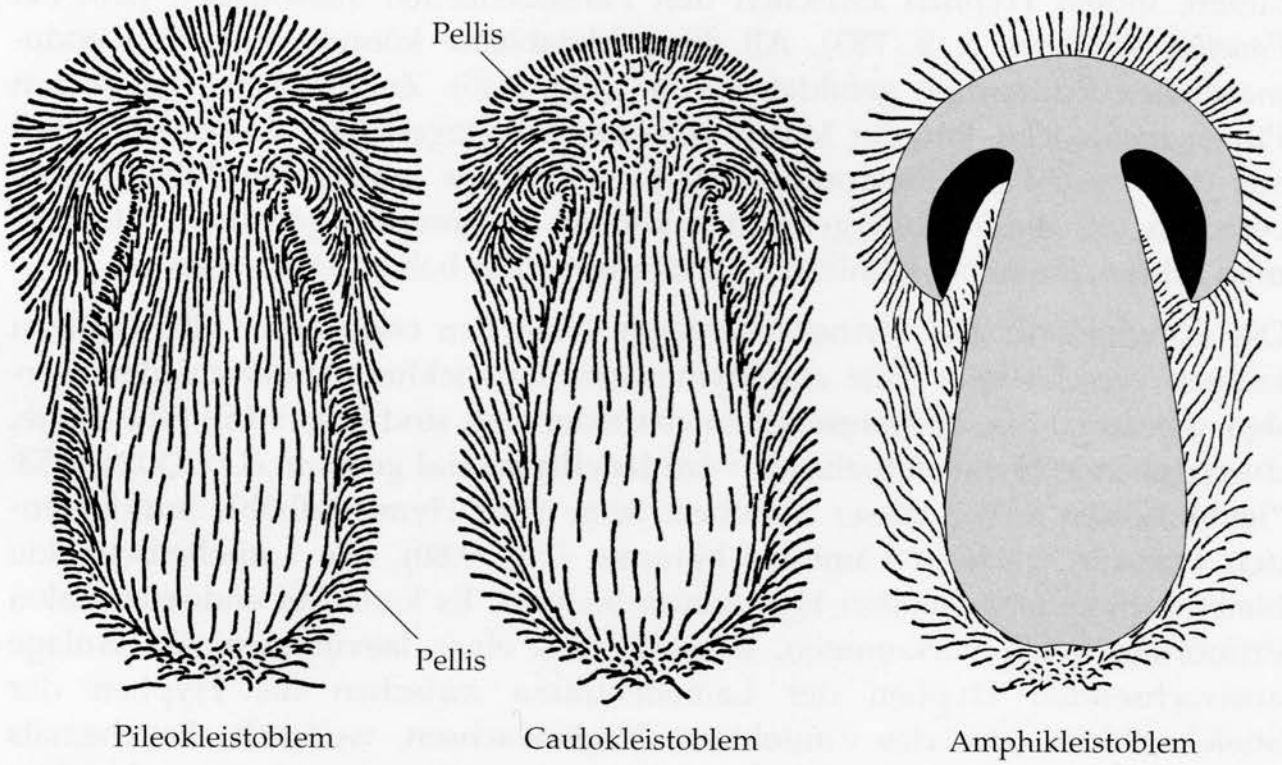
Diese drei Verhaltensweisen des Hutrandes sind durch Übergangsformen miteinander verbunden und stellen nur willkürlich herausgegriffene Stadien einer kontinuierlichen Reihe dar.



Figur 9.43: Verschiedene Formen des Hutrandes bei Blätterpilzen und Röhrlingen.
Figure 9.43: Different configurations of the pileus margin of agarics and boletes.

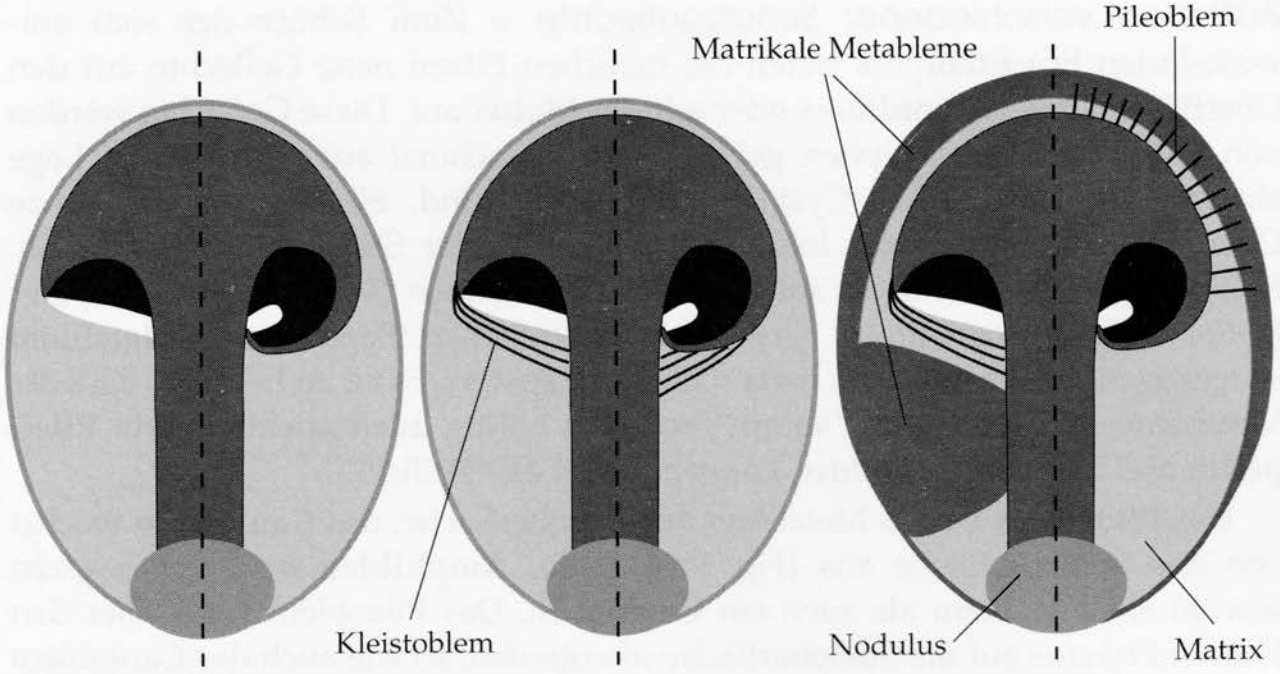
Auftreten verschiedener Schutzgeflechte – Zum Schutz des sich entwickelnden Fruchtkörpers treten bei manchen Pilzen neue Geflechte auf den Oberflächen des Primordiums oder auf der Matrix auf. Diese Geflechte werden von auswachsenden Hyphen gebildet, die manchmal auf eine einzige Lage abstehender Haare oder Cystiden beschränkt sind. Sie können die ganze Oberfläche bedecken oder lokal (am Hutrand oder Stielhals) begrenzt sein. REIJNDERS (1948) nannte ein solches Schutzgeflecht ein "Velum enatum," später (1963) "Velum emanatum." Hier wird die einfachere Bezeichnung **Metablem** vorgezogen (blema = Decke; meta = nachher, später). Es ist zu betonen, dass die Metableme nicht nur ein "Velum" sondern häufig auch **spezialisierte Pileipelles** und **Stipitipelles** bilden können (Fig. 9.44: "Pellis").

Das **Pileoblem** ist das Metablem der Hutoberfläche, das **Cauloblem** wächst von der Stieloberfläche aus (Fig. 9.44, 9.45). **Amphiblemate** Pilze besitzen sowohl ein Pileoblem als auch ein Cauloblem. Das Pileoblem kann über den Hutrand hinaus auf die Stieloberfläche übergreifen, so wie auch das Cauloblem auf den Hutrand hinaufwachsen kann. In diesen Fällen wird der Raum zwischen Hutrand und Stieloberfläche **kleistoblemat** verschlossen (pileokleistoblemat, caulokleistoblemat oder amphikleistoblemat).



Figur 9.44: Durch Auswachsen von Hyphen können lokal begrenzte oder das ganze Primordium einhüllende Metableme auftreten. Das Schema rechts verdeutlicht die Organverhältnisse. Nach Corner 1934, elektronisch kopiert und bearbeitet.

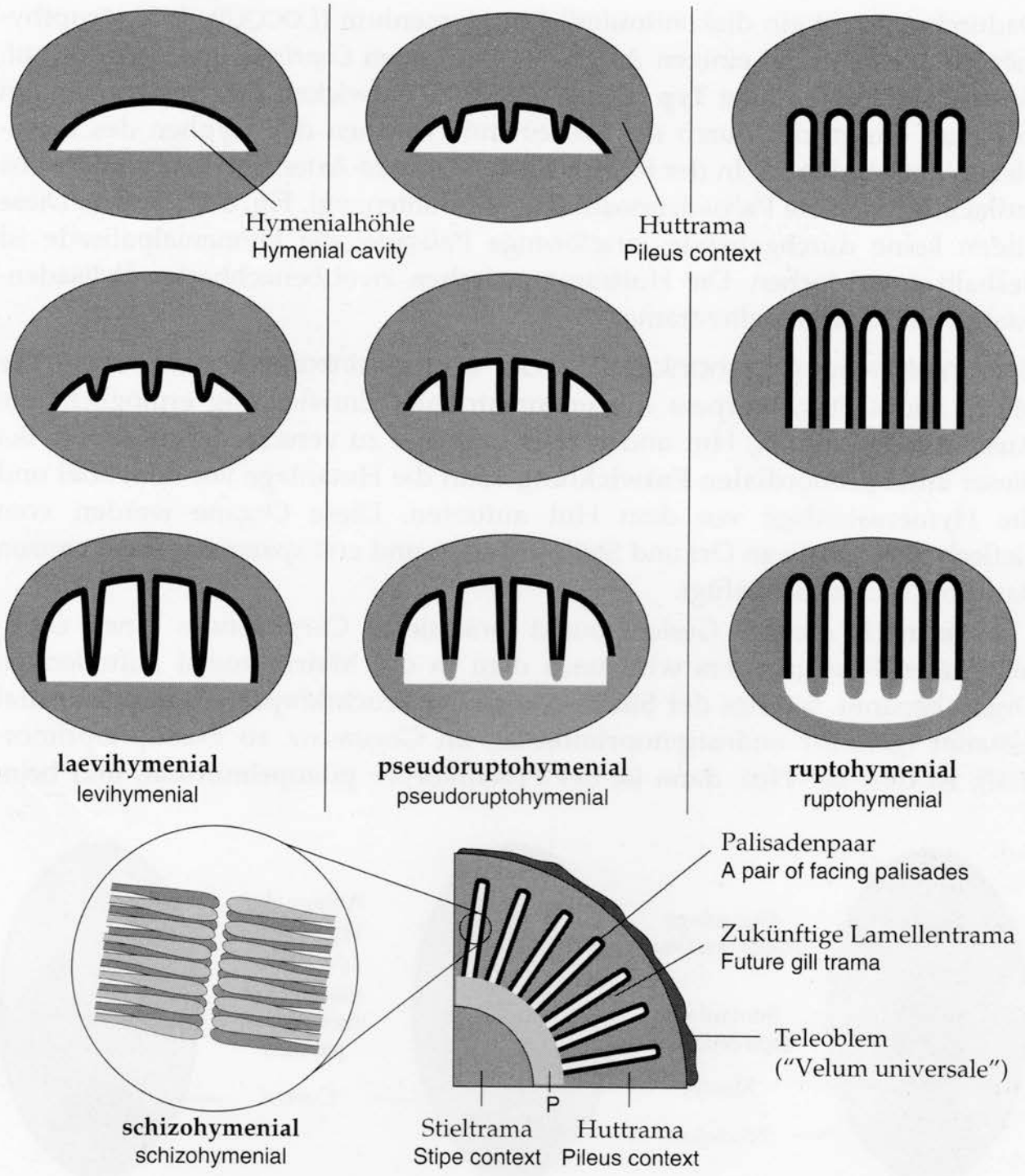
Figure 9.44: Hyphae growing out from the surface of the primordium can form protective layers. In Reijnders' terminology a protective layer of such origin is called a velum emanatum, but in this book the generic term metablema is preferred. To keep the terms simple the metablema of the pileus is called a pileoblema, etc. The scheme on the right side shows the basidiome in an enhanced way.



Figur 9.45: Endomatrikale Entwicklung mit und ohne Metableme.
Figure 9.45: Endomatricular development with and without metablemas.

Sogar das junge Hymenium ist in der Lage ein **hymeniales Metablem** zu bilden, indem Hyphen zwischen den Palisadenzellen auswachsen (z.B. bei *Panellus serotinus,* s. S. 783). All diese Metableme können auch von endomatrikalen Primordien gebildet werden (Fig. 9.45). Zudem treten bei diesen Pilzen zusätzliche, von der Matrix gebildete Schutzgeflechte auf, die zum Teil aus dem matrikalen Restprotoplect, zum Teil aus **matrikalen Metablemen** bestehen. All diese Schutzgeflechten können zu komplex gebauten **Teleoblemen** führen, die im Abschnitt über endocarpe Pilze behandelt werden.

Die Entwicklung der Hymenialanlage – Bei den endocarpen Blätterpilzen können verschiedene Fälle endohymenialer Entwicklung unterschieden werden, die durch ihre **Anfangsstadien** charakterisiert sind (Fig. 9.46): Eine glatte, durchgehende Hymenialpalisade wird **laevihymenial** genannt (LOCQUIN 1953: "levhyménien"). Von dieser die obere Seite einer Hymenialhöhle auskleidenden Palisade wachsen Lamellen hinunter (Fig. 9.80). Die Lamellenschneide bleibt vom durchgehenden Hymenium bedeckt. Es kann bei endomatrikalen Primordien auch vorkommen, dass die aus einer laevihymenialen Anlage auswachsenden Hyphen der Lamellentrama zwischen die Hyphen der Stieloberfläche oder des Cauloblems hineinwachsen, wodurch die ehemals durchgehende Palisade an den zukünftigen Lamellenschneiden unterbrochen wird. Diese Entwicklung heisst **pseudoruptohymenial** (LOCQUIN 1953: "pseudorupthyménien"). Sie kommt bei einigen dunkelsporigen Blätterpilzen vor. Beim **ruptohymenialen Typ** wird das Protoplect der Hutanlage simultan in radialen Platten durch Zelldesintegration aufgelöst und gleichzeitig die dabei entstehenden radialen Höhlen mit einer Palisade ausgekleidet (LU 1990).



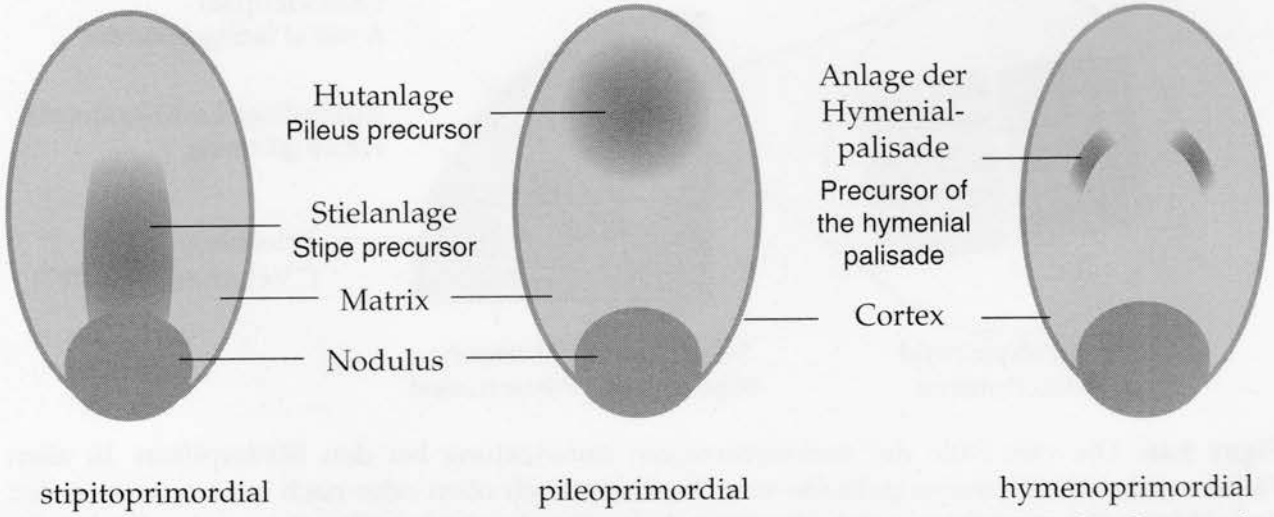
Figur 9.46: Die vier Fälle der endohymenialen Entwicklung bei den Blätterpilzen. In allen Fällen wächst die Hymenialpalisade vom Stiel weg nach oben oder nach aussen, was in den drei oberen Schemazeichnungen (Tangentialschnitte) durch das Wegrücken der Decke der Hymenialhöhle nach oben (aussen) angedeutet ist. Für die schizohymeniale Entwicklung (im Querschnitt gezeigt) vgl. die Figuren 9.2 und 8.44. P = Protoplect.

Figure 9.46: Diagrams of the four types of the endohymenial development as seen in tangential longitunidal sections through young pilei (top) and in a cross section (bottom). In the levihymenial and pseudoruptohymenial types the hymenial palisades develop on downfolds from the ceiling of the hymenial cavity which escapes to the upper outside. In the ruptohymenial type radial cavities are formed by plectolysis of pileus tissue and each cavity becomes lined with a hymenial palisade. In the schizohymenial development of *Amanita* the pileus trama between two pairs of facing palisades develops into the gill trama of the mature mushroom. Compare with figures 9.2 and 8.44. P = protoplect.

Dadurch entsteht ein diskontinuierliches Hymenium (LOCQUIN 1953: "rupthyménien"). Es tritt bei einigen Arten der Gattungen *Coprinus* und *Bolbitius* auf. Beim **schizohymenialen Typ** (REIJNDERS 1963) entwickelt sich das Hymenium in einem Raum, der durch das Auseinanderweichen der Hyphen des Protoplectes entstanden ist. In der Huttrama der *Amanita*-Arten entstehen zahlreiche radial ausgerichtete Palisadenpaare (Fig. 9.46 unten; vgl. Fig. 8.44, S. 645). Diese bilden keine durchgehende, ringförmige Palisade; die Hymenialpalisade ist deshalb unterbrochen. Die Huttrama zwischen zwei benachbarten Palisadenpaaren wird zur Lamellentrama.

Reihenfolge der Organanlage bei der endomatrikalen Entwicklung – Die Matrix eines Fruchtkörpers mit endomatrikaler Entwicklung ermöglicht die Ausbildung von Stiel, Hut und Hymenialanlage zu verschiedenen Zeiten. Bei dieser **anisoprimordialen Entwicklung** kann die Hutanlage vor dem Stiel und die Hymenialanlage vor dem Hut auftreten. Diese Organe werden vom Geflecht der Matrix an Ort und Stelle gehalten und erst später zu einem ganzen Basidiom zusammengefügt.

Eine nach diesem Gesichtspunkt präzisierte Carpogenese eines endomatrikalen Fruchtkörpers wird nach dem in der Matrix zuerst auftretenden Organ benannt. Ist dies der Stiel, so wird der Fruchtkörper **stipitoprimordial** genannt (genauer endostipitoprimordial, im Gegensatz zu exostipitoprimordial); ist dies der Hut, dann ist der Fruchtkörper **pileoprimordial**, und beim



Figur 9.47: Bei der endomatrikalen, anisoprimordialen Entwicklung entstehen die Organe des Primordiums in verschiedenen Reihenfolgen. Sie werden nach dem zuerst auftretenden Organ benannt. Neben diesen drei Varianten gibt es auch deren Kombinationen.

Figure 9.47: The endocarpous development of the fruit body primordium can be characterised by several types named after the first organ coming into existence. The first organ may be the pileus or even the hymenial palisade. Both are held in place by the hyphae of the matrix. In addition to the three types shown here, all combinations (pileostipitoprimordial, hymenopileoprimordial and isoprimordial) have been observed in mushrooms. Reijnders (1963) calls those types stipitocarpous, pileocarpous, etc., but in this book the terms ending on -carpous are used exclusively on a higher developmental level which also has priority over its use on this low level of development: exocarpy and endocarpy.

hymenoprimordialen Fruchtkörper wird zuerst die Hymenialanlage sichtbar. Es wurden auch folgende Kombinationen dieser drei einfachen Typen gefunden: Treten Hut- und Stielanlage gleichzeitig auf, so ist die Entwicklung **pileostipitoprimordial**; treten Hymenialanlage und Hutanlage gleichzeitig auf, so ist sie **hymenopileoprimordial**, und treten alle drei Organanlagen gleichzeitig auf, so ist die Entwicklung **isoprimordial**. (Bei REIJNDERS 1963 heissen diese Entwicklungstypen stipitocarp, pileocarp, hymenocarp, pileostipitocarp, hymenopileocarp und isocarp. In diesem Buch werden die Bezeichnungen auf "-carp" für diese Entwicklungsvarianten vermieden, da diese Endung prioritär bereits auf einer höheren Stufe verwendet wird).

Wie in der Figur 9.47 angedeutet erscheinen die Organanlagen oft unscharf abgegrenzt, und die Hutanlage ist in vielen Fällen annähernd kugelig. Erst später treten besser ausgebildete Oberflächen auf, und der Hut bildet durch seitliches Wachstum einen Hutrand, wodurch er seine charakteristische Form erhält.

Die drei Klassen der Carpogenese der Blätterpilze und Röhrlinge

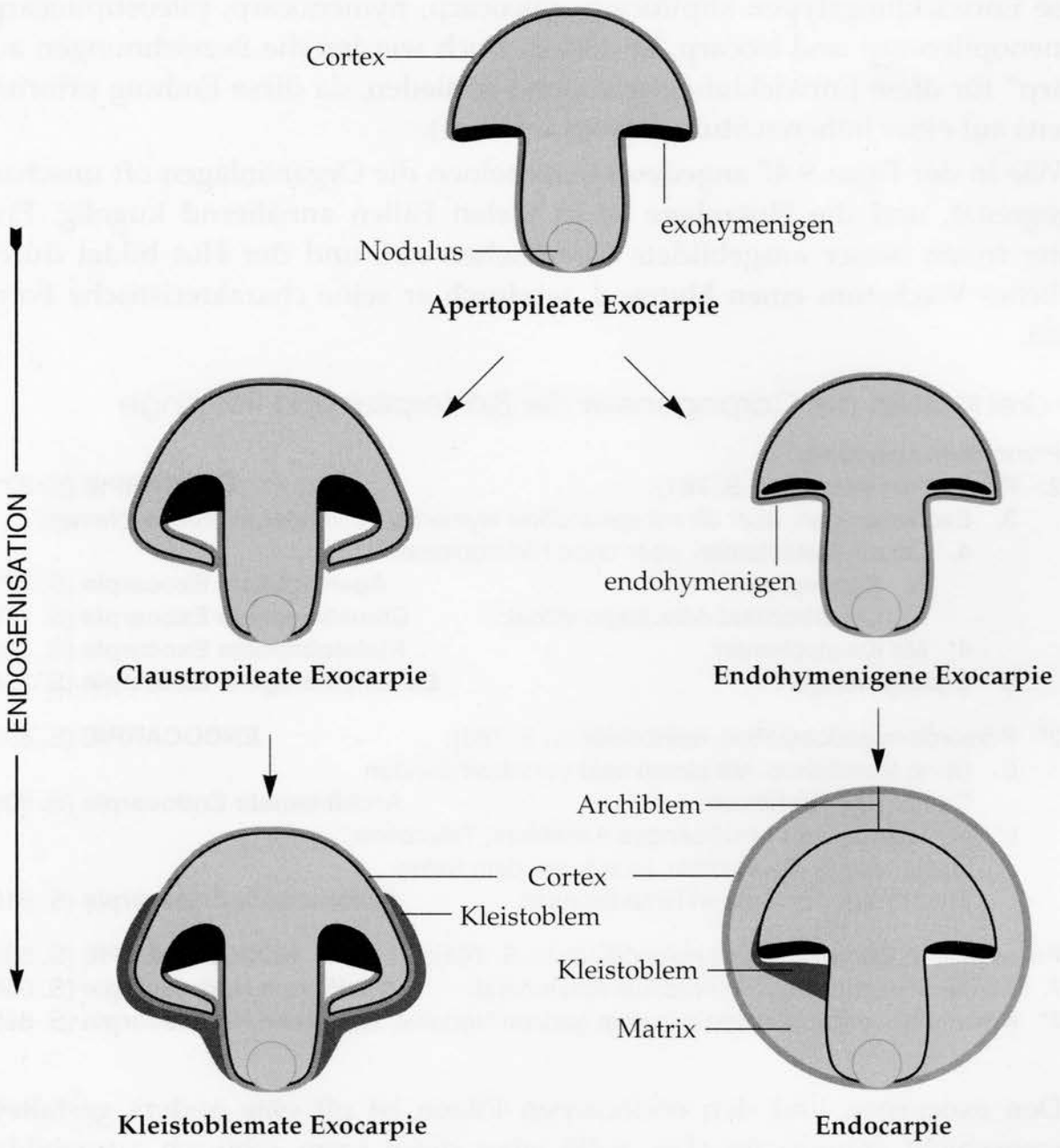
1. Primordium epinodulär.
   2. Primordium exogen (s. S. 761): **EXOCARPIE** (S. 771)
      3. Exohymenigen, aber oft mit sekundärer Hymenialhöhle oder mit Kleistoblemen.
         4. Oft mit Metablemen, aber ohne Kleistobleme.
            5. Apertopileat: **Apertopileate Exocarpie** (S. 771)
            5* Claustropileat oder thigmopileat: **Claustropileate Exocarpie** (S. 778)
         4* Mit Kleistoblemen: **Kleistoblemate Exocarpie** (S. 786)
      3* Endohymenigen: **Endohymenigene Exocarpie** (S. 798)

   2* Primordium endomatrikal, epinodulär (s. S. 761): **ENDOCARPIE** (S. 802)
      6. Ohne Metableme. Mit einem bald verschwindenden Cortex oder Archiblem: **Archiblemate Endocarpie** (S. 806)
      6* Mit Metablemen (wachsendes Archiblem, Teleoblem, Lipsanoblem, Kleistoblem, us.w.), auf dem reifen Fruchtkörper oft Spuren hinterlassend: **Metablemate Endocarpie** (S. 810)

1* Primordium endonodulär oder holonodulär (s. S. 761): **NODULOCARPIE** (S. 859)
   7. Primordium in Innern des Nodulus entstehend: **Endogene Nodulocarpie** (S. 859)
   7* Primordium entsteht direkt aus dem ganzen Nodulus: **Hologene Nodulocarpie** (S. 889)

Den exocarpen und den endocarpen Pilzen ist oft eine anders gestaltete Aussenschicht gemeinsam (Fig. 9.48), aber diese kann schwach ausgebildet oder lockerer als das Protoplect sein. Die **Rinde** der reifen exocarpen Basidiome und die Rinde der reifen endocarpen Basidiome sind nicht homolog. Die Rinde der exocarpen Fruchtkörper geht aus dem Cortex hervor; die Oberflächen der endocarpen Fruchtkörper werden erst nach der Bildung der Huttrama und der Stieltrama in der Matrix ausgebildet und sind unabhängig vom matrikalen Cortex.

Die Figur 9.48 fasst die mutmasslichen Beziehungen der Exocarpie mit der Endocarpie graphisch zusammen. Die Nodulocarpie ist in diesem Schema nicht eingeschlossen. Formell kann die endohymenigene Exocarpie als Übergang zur Endocarpie verstanden werden. Das im Schlüssel erwähnte **Archiblem** der endocarpen Pilze besteht aus dem residuellen matrikalen Protoplect, das bisweilen von einem Cortex bedeckt ist.



Figur 9.48: Mutmassliche Beziehungen zwischen den Varianten der Exocarpie und der Endocarpie. Die schwarzen Umrisslinien unter dem Cortex der exocarpen Basidiome und der Umriss in der Matrix zeigen denjenigen Teil des Protoplectes an, der sich zur Fruchtkörpertrama entwickelt.

Figure 9.48: Supposed relations between the variants of the exocarpy and the endocarpy. The black outlines under the cortex of the exocarpous basidiomes and the outline within the matrix indicate that portion of the original protoplect that develops into the context of the basidiome.

EXOCARPIE

Die Exocarpie kann aufgrund des Verhaltens des Hutrandes (offener oder geschlossener Hut), der Hymenialanlage (oberflächliche oder eingeschlossene primordiale Palisade) und des Auftretens von Kleistoblemen in vier Varianten aufgeteilt werden (Fig. 9.48), die bei REIJNDERS (1963, 1986) z.T. als eigene Carpogenesetypen gewertet werden.

Apertopileate Exocarpie: Epinodulär, exocarp, apertopileat, ametablemat oder metablemat aber nie kleistoblemat, oft berindet, immer exohymenigen (der Cortex der Hutunterseite wird sehr früh von den Hyphen der Hymenialpalisade durchwachsen, oder die Hymenialpalisade ersetzt den Cortex).

Das Wesentliche der apertopileaten Exocarpie ist die Tatsache, dass das Hymenium oberflächlich, nackt und ungeschützt angelegt wird und nie von einem Gewebe, auch nicht vom oft vorhandenen Cortex bedeckt oder von einem Organ überdacht wird. Der Hutrand kann sich einrollen, aber er schmiegt sich dem Stiel nicht an, und deshalb entsteht nie eine von der Umwelt abgeschlossene sekundäre Hymenialhöhle.

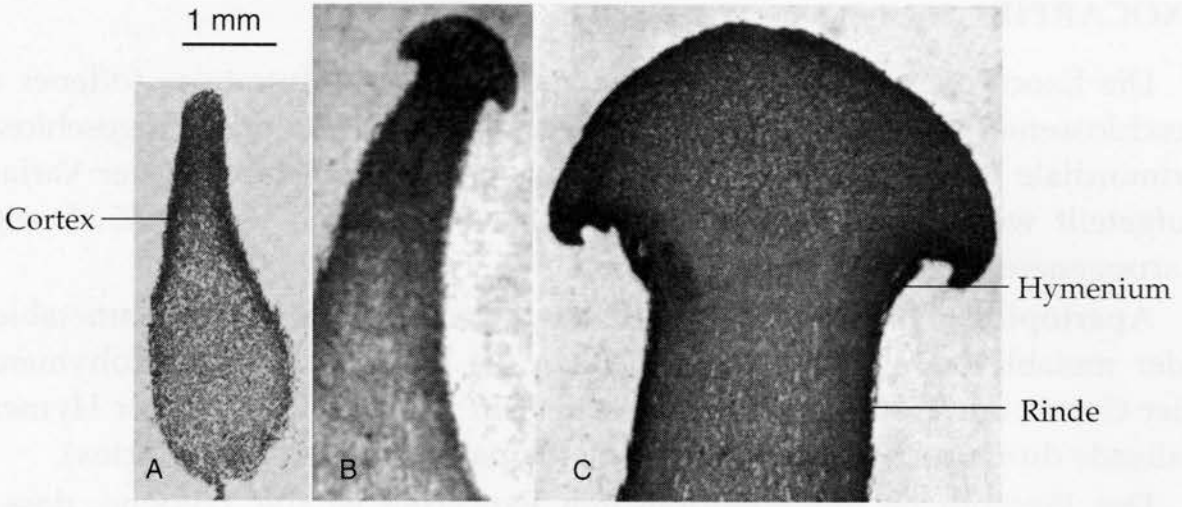
Das Basidiom entsteht durch apikale Verbreiterung einer stiftförmigen Anlage, so wie es für *Cantharellus cibarius* und *Cantharellus infundibuliformis* gezeigt wurde, die beide auch apertopileat exocarp sind (Fig. 9.36, 9.37, S. 754, 755).

Ausgewählte Beispiele: *Clitocybe clavipes, Mycena semivestipes, Hygrocybe nitida, Hydropus anthidepas, Marasmius cornelii.*

Clitocybe clavipes – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von REIJNDERS (1963: 51). Die dort veröffentlichten Mikrofotografien lassen zwar die Geflechte recht gut als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen, aber Einzelheiten über den Bau der Geflechte und über die Hyphen müssen dem Text entnommen werden.

Das Primordium ist ganz von einem Cortex überzogen, das sich später als Rinde auf Hut und Stiel zu erkennen gibt. In der extremen Basis des keulenförmigen Stieles sind die 3-10 µm dicken Hyphen wirr angeordnet. Es handelt sich wahrscheinlich um den Nodulus. Der Stiel besteht aus aufsteigenden aber irregulär verlaufenden Hyphen und einer dichteren, stärker färbbaren, 250-300 µm dicken Rinde aus 2-3,5 µm dicken, parallelen Hyphen. Die Rinde trägt schräg nach oben abstehende, kurze Haare und wirkt daher filzig. Die Stielspitze ist zylindrisch mit abgerundetem Scheitel (Fig 9.49 A).

Im nächsten Stadium (Fig. 9.49 B) beginnt sich der Hut zu entwickeln. Die Hyphen der Hutmitte sind wirr, die des Randes parallel und nach aussen gerichtet. Es tritt noch keine Hymenialpalisade auf. Die Hyphen des Stielhalses sind unregelmässig subparallel. Das Mark des keuligen Teiles des Stieles besteht aus locker verwobenen Physalohyphen.



Figur 9.49: Apertopileat-exocarpe Entwicklung von *Clitocybe clavipes*. Die hymeniale Palisade wächst durch den mehr oder weniger antiklinalen Cortex. Dieser wird zur basidiomalen Rinde. - Nach Reijnders 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

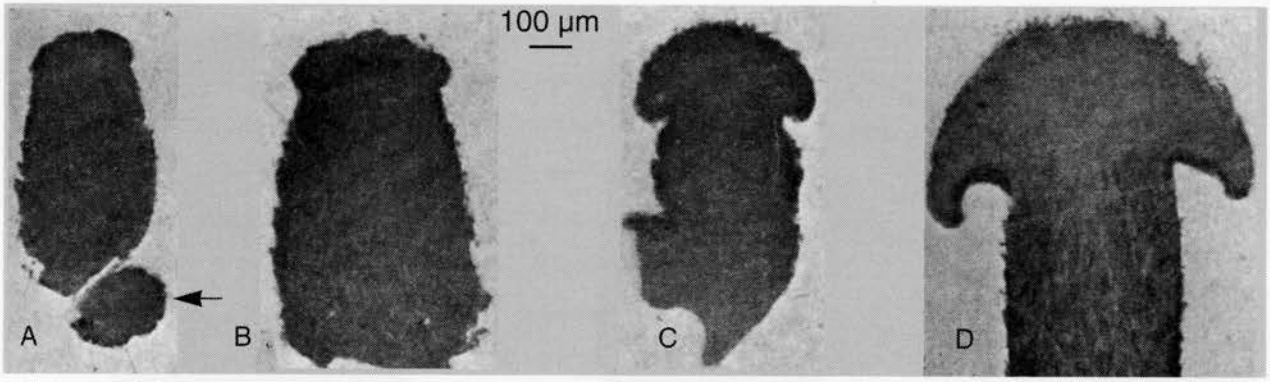
Figure 9.49: Apertopileate and exocarpous development of *Clitocybe clavipes*. The hymenial palisade grows through the more or less anticlinal cortex. The primordial cortex becomes the cortex of the mature fruit body.

Bei einem knapp über 4 mm breiten Hut ist der Hutrand hinabgebogen (Fig. 9.49 C). Unter dem Hut befindet sich eine Hymenialpalisade, die leicht am Stiel herabläuft. Die Lamellen haben begonnen, nach unten zu wachsen. Die Huttrama ist locker wirrhyphig, der Stielhals unregelmässig parallelhyphig, das Stielmark locker und wirr physalohyphig. Hut und Stiel sind von einer dichteren, parallelhyphigen Rinde umgeben.

Sehr ähnlich verläuft auch die Entwicklung von *Clitocybe geotropa*, mit der Ausnahme, dass die primordiale Hymenialpalisade den Cortex auf der Hutunterseite nicht durchwächst (S. 799). Dadurch ist dieser Pilz endohymenigen exocarp (bei REIJNDERS 1963 jedoch sekundär angiocarp, während *Clitocybe clavipes* gymnocarp ist. Eine Klassifizierung in einem andern Entwicklungstyp scheint jedoch nicht angebracht).

Mycena semivestipes – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von DOUGLAS (1918, als *Mycena subalcalina*). Die dort veröffentlichten Mikrofotografien lassen zwar die Geflechte recht gut als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen (Fig. 9.50), aber Einzelheiten über den Bau der Geflechte und über die Hyphen müssen dem Text entnommen werden.

Das jüngste untersuchte Stadium war etwa 1,6 mm dick und bestand aus dicht verwobenen, 1 µm dicken Hyphen (Fig. 9.50 A, Pfeil). Die äussersten Hyphen waren bis 1,5 µm dick und stärker färbbar. Später streckt sich das Primordium, und die Hyphen nehmen immer mehr eine aufsteigende Richtung ein. Auf der ganzen Oberfläche biegen sie nach aussen ab. Am Scheitel



Figur 9.50: Apertopileate und exocarpe Entwicklung von *Mycena semivestipes*. **Pfeil:** Jüngstes Stadium.- Nach Douglas 1918, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.50: Apertopileate and exocarpous development of *Mycena semivestipes*. **Arrow:** youngest button.

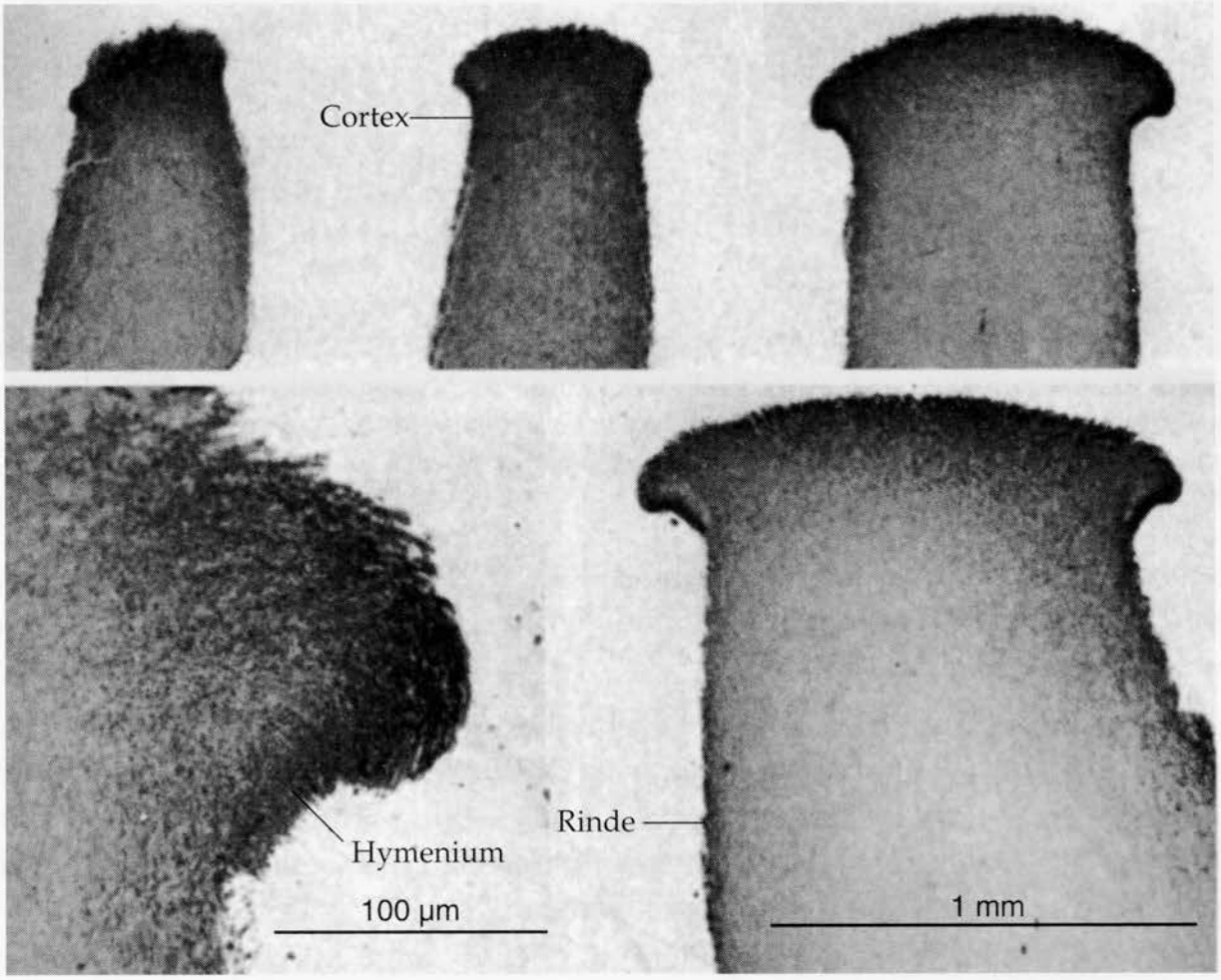
wachsen die Hyphen radial auseinander, was zu der Hutanlage führt, wie sie in den Figuren 9.50 A,B gezeigt wird. Die Hyphen im Hut sind wirr, im Hutrand mehr oder weniger parallel.

Hygrocybe nitida – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von DOUGLAS (1918, als *Hygrophorus nitidus*). Die dort veröffentlichten Mikrofotografien lassen zwar die Geflechte recht gut als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen (Fig. 9.51), aber Einzelheiten über den Bau der Geflechte und über die Hyphen müssen dem Text entnommen werden.

Wie bei den beiden vorhergehenden Pilzen zeigt auch diese Art einen deutlichen primordialen Cortex, das sich zur basidiomalen Rinde entwickelt, das aber auf der Unterseite des Hutes von der Hymenialanlage durchwachsen wird. Deren Zellen enden nicht alle auf der gleichen Höhe, so dass die Palisade etwas uneben ist.

Das jüngste untersuchte Stadium (Fig. 9.51 oben links) war ungefähr 5 mm lang; die Stielbasis ist nicht abgebildet. Die nur 2-4 µm dicken Hyphen sind verwoben aufsteigend und im schwach angedeuteten Hut auswärts gerichtet. Diese allgemeine Organisation bleibt bis zur Reife erhalten.

Hydropus anthidepas – CORNER (1966) beschreibt und zeichnet schematisch die Entwicklung der Basidiome dieses tropischen Pilzes (als *Trogia anthidepas*). Das erste Stadium auf der Oberfläche des holzigen Substrates stellt ein gewölbtes, weisses, fein behaartes Kissen von etwa 150 µm Durchmesser dar. Es wächst gleichmässig bis es etwa 250-350 µm erreicht hat, und wird dann braungrau. Dann erscheint ein 90-100 µm grosser, weisser Fleck am Scheitel des Kissens. Dies ist die Anlage des primordialen Stieles aus aufwärts wachsenden, mehr oder weniger parallelen Hyphen. Dieser Stiel wächst, bis er ungefähr 400-500 µm lang ist, und beginnt sich dann an seinem Scheitel zu verdicken. Die erste Hutanlage misst 150-220 µm im Durchmesser. Sie ist weiss und kontrastiert mit dem mittlerweilen graubraun gewordenen Stiel. Die Hyphen

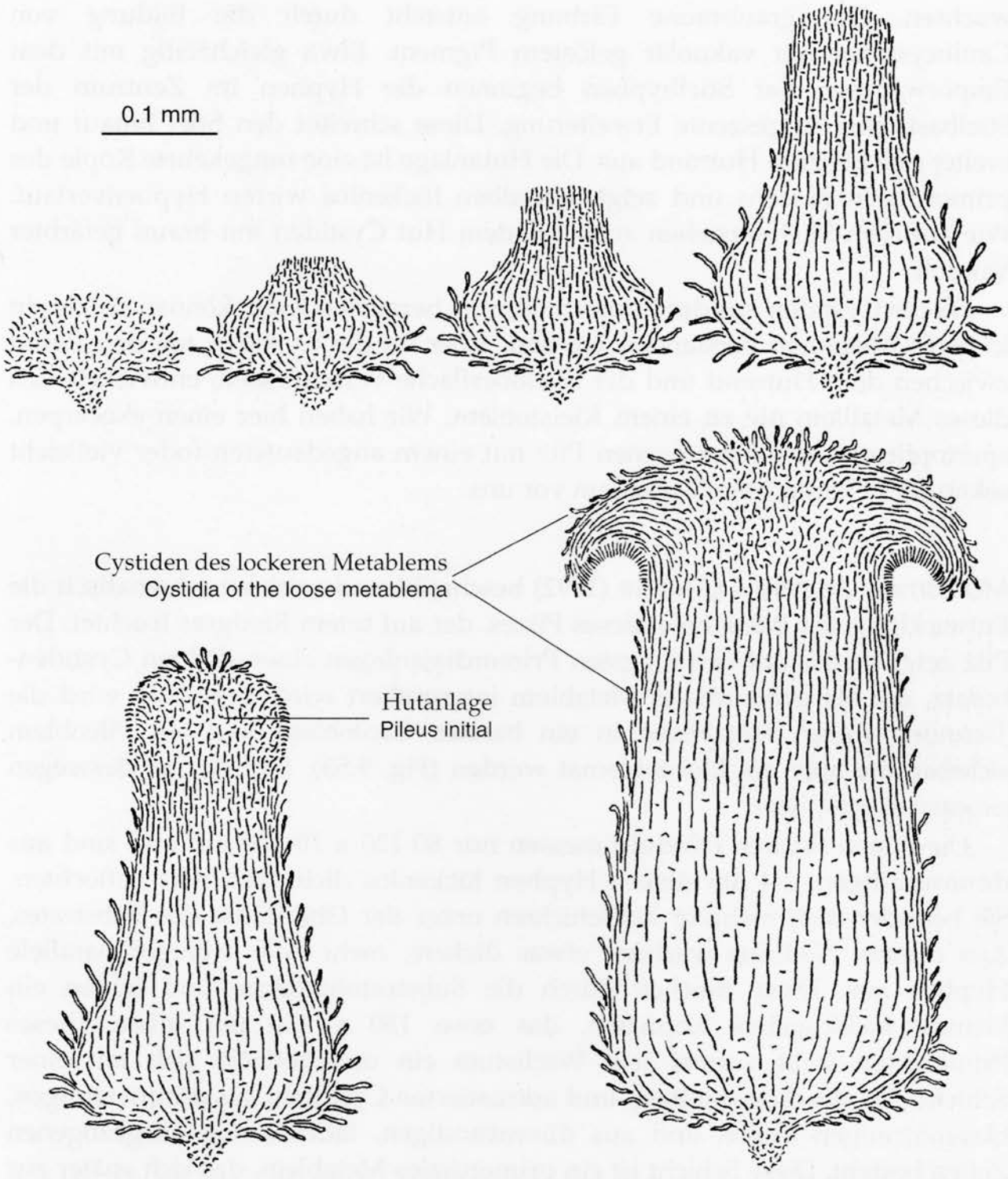


Figur 9.51: Apertopileate, exocarpe Entwicklung von *Hygrocybe nitida*. Der primordiale Cortex wird unter dem Hut von der Hymenialpalisade durchwachsen, anderswo wird er zur basidiomalen Rinde. - Nach Douglas 1918, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.51: Apertopileate and exocarpous development of *Hygrocybe nitida*. On the underside of the pileus the hymenial palisade grows through the cortex. Elsewhere the cortex develops into the basidiomal rind.

der Hutanlage wachsen seitlich waagrecht aus und bilden so den Hutrand. Dieser biegt sich durch epinastisches Wachstum bald nach unten um, erreicht aber nie den Stiel. Auf der Unterseite des Hutes tritt die Hymenialanlage in der Form einer glatten Palisade auf. Während die Hutmitte graubraun wird, erscheinen auf dem Stiel und auf dem Hutrand die gelben Farben des Basidioms.

Das erste primordiale Kissen besteht aus dünnwandigen, lückenlos dicht verwobenen, 2-3 µm dicken Hyphen. Die feine Behaarung besteht aus vereinzelten, überragenden Hyphenenden. Zur Bildung des primordialen Stieles schliessen sich diese Hyphenenden auf dem Scheitel zu einem Bündel paralleler, dicht gedrängter Hyphen zusammen, die rasch in die Höhe



Figur 9.52: Entwicklung des exocarpen, apertopileaten Basidioms von *Hydropus anthidepas*. Stiel und Hut sind von Cystiden bedeckt, die als lockeres Metablem verstanden werden können, die aber nie zu Kleistoblemen werden. – Nach Corner 1966b, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.52: Development of the exocarpous, apertopileate basidiome of *Hydropus anthidepas*. Note that the pileus initial does not consist of radiating hyphae but has a dense, closely interwoven structure without air spaces. The pileus margin is formed by lateral outgrowth of parallel hyphae and, through later epinastic growth, takes a downward direction. It never reaches the stipe. The numerous cystidia on the stipe and on the cap may be considered a loose metablema, but since it does not become a cleistoblema (= the cystidia do not close the gap between pileus margin and stem surface), the fungus still qualifies as apertopileate.

wachsen. Die graubraune Färbung entsteht durch die Bildung von Caulocystiden mit vakuolär gelöstem Pigment. Etwa gleichzeitig mit dem Emporwachsen der Stielhyphen beginnen die Hyphen im Zentrum der Stielbasis ihre turgeszente Erweiterung. Diese schreitet den Stiel hinauf und breitet sich bis zum Hutrand aus. Die Hutanlage ist eine umgekehrte Kopie des primordialen Kissens und zeigt denselben lückenlos wirren Hyphenverlauf. Wie auf dem Stiel entstehen auch auf dem Hut Cystiden mit braun gefärbter Vakuole.

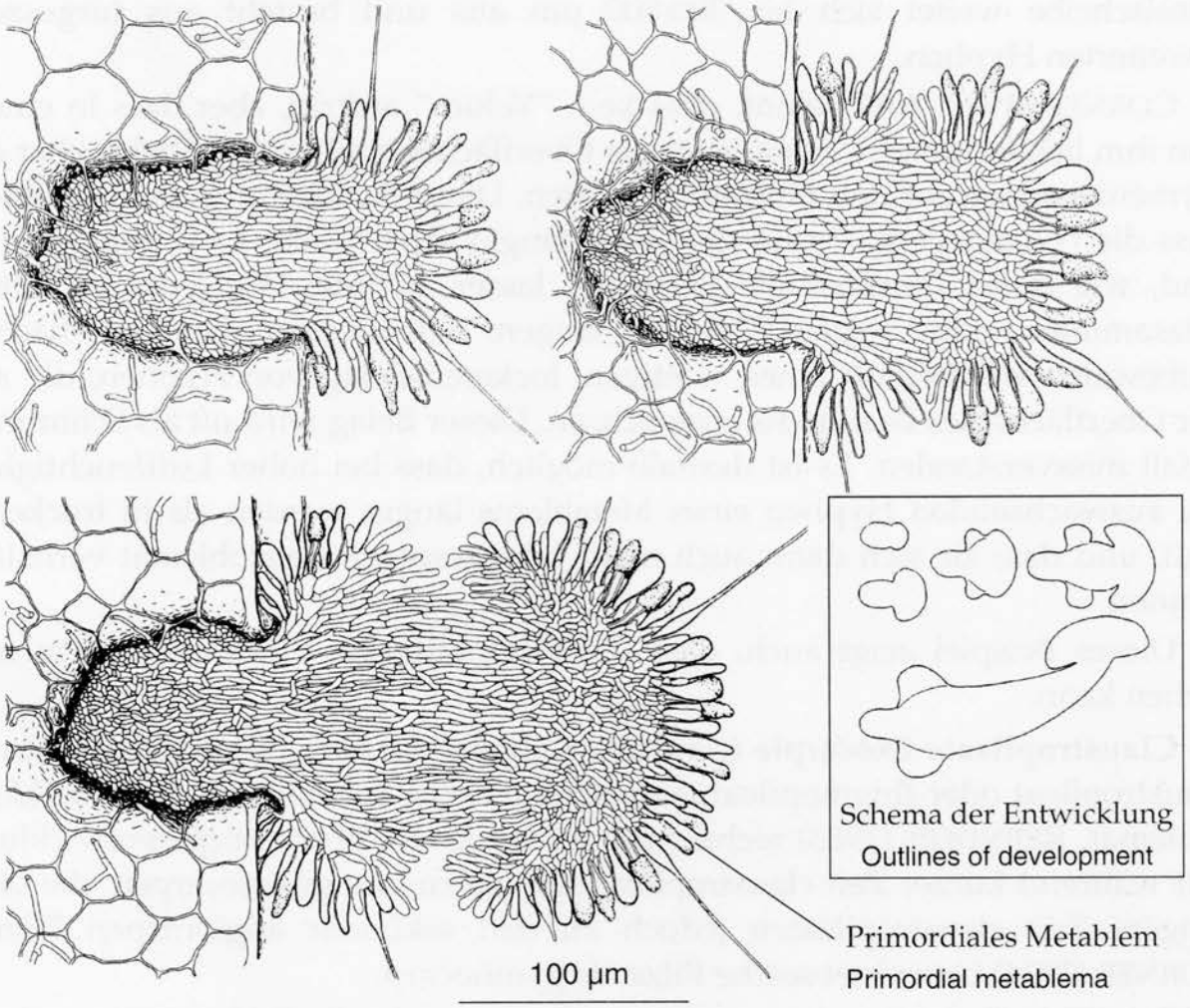
Da die Cystiden aus der Primordialtrama herauswachsen, können sie als ein lockeres Metablem verstanden werden. Aber da die Cystiden nie den Raum zwischen dem Hutrand und der Stieloberfläche verschliessen, entwickelt sich dieses Metablem nie zu einem Kleistoblem. Wir haben hier einen exocarpen, apertopileaten, exohymenigenen Pilz mit einem angedeuteten (oder vielleicht sekundär vereinfachten) Metablem vor uns.

Marasmius cornelii – CORNER (1992) beschreibt und zeichnet schematisch die Entwicklung der Basidiome dieses Pilzes, der auf totem Riedgras fruchtet. Der Pilz zeigt bereits auf den jüngsten Primordialanlagen einen dichten Cystidenbesatz, der als primordiales Metablem interpretiert wird. Sehr bald wird die Trennung dieses Metablems in ein basales Cauloblem und ein Pileoblem sichtbar, die aber nie kleistoblemat werden (Fig. 9.53). Der Pilz ist deswegen exocarp apertopileat.

Die ersten Stadien (Noduli) messen nur 80-120 x 70-100 µm und sind aus dünnwandigen, 2-4 µm dicken Hyphen lückenlos dicht und wirr geflochten. Sie befinden sich mehrere Zellschichten unter der Oberfläche des Substrates. Aus diesem Nodulus wachsen etwas dickere, mehr oder weniger parallele Hyphen aus. Diese brechen durch die Substratoberfläche und bilden ein kleines, halbkugeligs Köpfchen, das etwa 150 x 130 µm misst. Dieses Primordium stellt vorerst sein Wachstum ein und bedeckt sich mit einer Schicht, die aus dickwandigen und inkrustierten Cystiden, aus dünnwandigen, blasenförmigen Zellen und aus dünnwandigen, fadenförmig ausgezogenen Zellen besteht. Diese Schicht ist ein primordiales Metablem, das sich später zur Pileipellis entwickelt.

Im nächsten Stadium verlängert sich die Stielanlage. Diese teilt die Fruchtkörperanlage in einen basalen und einen apikalen Teil. Der basale Teil wird zur Basalscheibe des Stieles, der apikale Teil wird zur Hutanlage. Beide sind vom Metablem bedeckt.

Ein späteres Stadium (Fig. 9.53 links unten) zeigt die vier Teile der Fruchtkörperanlage: den im Substrat versenkten Nodulus, die basale Scheibe, einen kurzen Stiel und den jungen Hut. Diese vier Teile sind nicht nur durch ihre



Figur 9.53: Exocarpe, apertopileate Entwicklung von *Marasmius cornelii*, dessen Primordium, Stielbasis und Hut von einem cystidiösen Metablem bedeckt sind. Der Pilz wächst seitlich aus dem pflanzlichen Substrat (hier *Cladium mariscus*, ein Riedgras). – Nach Corner 1992, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.53: Exocarpous apertopileate development of *Marasmius cornelii* whose primordium, stipe base and pileus are covered with a cystidious metablema that never becomes a cleistoblema. The primordial metablema is divided into the basal cauloblema and the pileoblema by the growth of the stipe. The hymenial initial is naked, and the hymenium stays naked. The fungus grows laterally on its substrate, *Cladium mariscus*.

äussere Form, sondern auch durch die Hyphenanordnung im Innern verschieden. Der Hut ist unten offen und nicht kleistoblemat, so dass die Hymenialanlage nackt ist.

Während sich der Stiel streckt, wächst der Hut sowohl in seiner ganzen Masse als auch durch Wachstum seines Randes. Die Cystiden des Pileoblems werden durch Einschieben neuer Blasenzellen mehr und mehr voneinander entfernt, so dass eine hymeniforme Pileipellis mit vereinzelten, dickwandigen Cystiden entsteht. Die Huttrama wird gelatinös.

Das Wachstum bis zu diesem Stadium ist wahrscheinlich positiv phototrop und wird nicht von der Erdanziehung beeinflusst. Nun aber wird der Stiel negativ geotrop und richtet sich auf. Er bildet auch einige Caulocystiden. Die

Basalscheibe weitet sich bis 300-800 µm aus und besteht aus turgeszent erweiterten Hyphen.

CORNER (1992: 401) betont, dass kein "Velum" auftritt, aber dass in einem von ihm beobachteten Primordium die Oberflächenhyphen des Stieles über die Hymenialanlage auf den Hutrand wuchsen. Diese Beobachtung zeigt deutlich, dass die "Gymnocarpie" und die "Pseudangiocarpie" nicht so streng getrennt sind, wie diese Terminologie vermuten lassen könnte. Wie jeder erfahrene Pilzsammler weiss, zeigen Pilze, die längere Zeit in einer dichten Schachtel aufbewahrt werden, oft einen wattigen, lockeren Belag von Hyphen, die aus der Oberfläche des Basidioms auswachsen. Dieser Belag wird oft als Schimmelbefall missverstanden. Es ist deshalb möglich, dass bei hoher Luftfeuchtigkeit die auswachsenden Hyphen eines Metablems länger werden als in trockener Luft, und dass sie sich dann auch mehr oder weniger kleistoblemat verhalten können.

Dieses Beispiel zeigt auch, dass die **Pileipellis** aus einem Pileoblem entstehen kann.

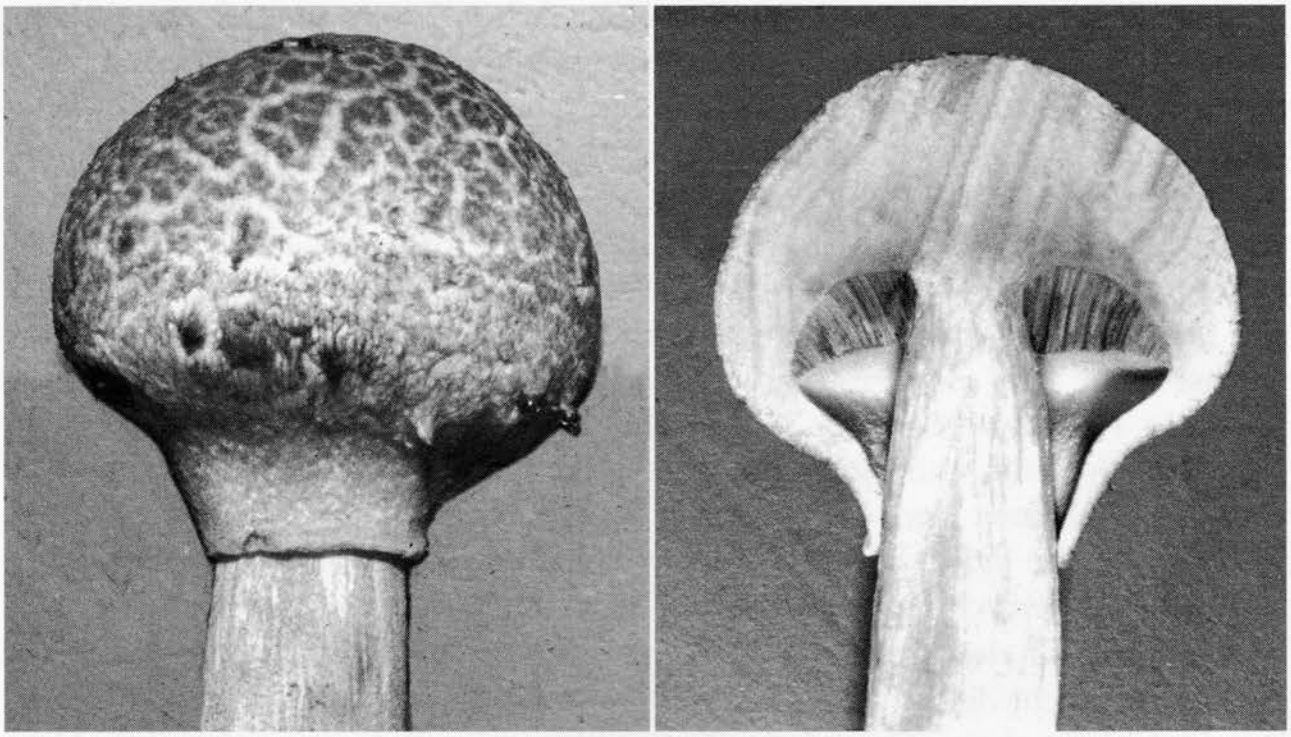
Claustropileate Exocarpie (claustro- = abgeschlossen): Epinodulär, exocarp, claustropileat oder thigmopileat, ametablemat oder metablemat aber nie kleistoblemat. REIJNDERS (1963) rechnet die im Laufe der Fruchtkörperentwicklung nur während kurzer Zeit claustropileaten Pilze zu den gymnocarpen, die über längere Zeit claustropileaten jedoch zu den sekundär angiocarpen Pilzen. CORNER (1934) betrachtet solche Pilze als gymnocarp.

Das Wesentliche der claustropileaten Exocarpie ist die Bildung einer sekundären Hymenialhöhle durch Anschmiegen des Hutrandes an den Stiel, ohne dass der Hutrand mit dem Stiel verwächst und ohne dass dabei Kleistobleme auftreten. Der Hutrand kann sich im eingerollten Zustand dem Stiel anschmiegen, oder er kann sphinkterartig um den Stiel gelegt sein. Die thigmopileaten Pilze zeigen während längerer Zeit noch keine sekundäre Hymenialhöhle, da der Hutrand dem Stiel eng angeschmiegt hinabwächst, aber während der Lamellenbildung tritt meist eine enge Hymenialhöhle auf. Die Hymenialanlage der andern claustropileaten Basidiome kann vor oder nach dem Kontakt des Hutrandes mit der Stieloberfläche angelegt werden. Der Hutrand löst sich bei Entfalten des Hutes vom Stiel und hinterlässt keinen Ring.

Das Auftreten einer abgeschlossenen Hymenialhöhle wird hier als entwicklungsgeschichtlich so bedeutsam gewertet, dass dafür eine eigene Variante der Exocarpie angebracht erscheint.

Ausgewählte Beispiele: *Boletellus emodensis, Mycena galopus* (Schema Fig. 9.56).

Boletellus emodensis – Dieser subtropische Röhrling wurde nicht carpogenetisch untersucht. Er wird hier als prächtiges Beispiel eines sphinkterartig den Stiel umschliessenden Hutrandes gegeben. Die Scheide wird von der Huttrama mitsamt der Huthaut gebildet und stellt kein Pileoblem dar. Beim Aufschirmen hinterlässt der Hutrand keinen Ring.



Figur 9.54: Der claustropileate Hut von *Boletellus emodensis* bildet einen sphinkterartigen Verschluss um den Stiel, ohne mit diesem zu verwachsen. In der grossen sekundären Hymenialhöhle sind die Röhren gewachsen. Japanisches Material, leicht vergrössert.

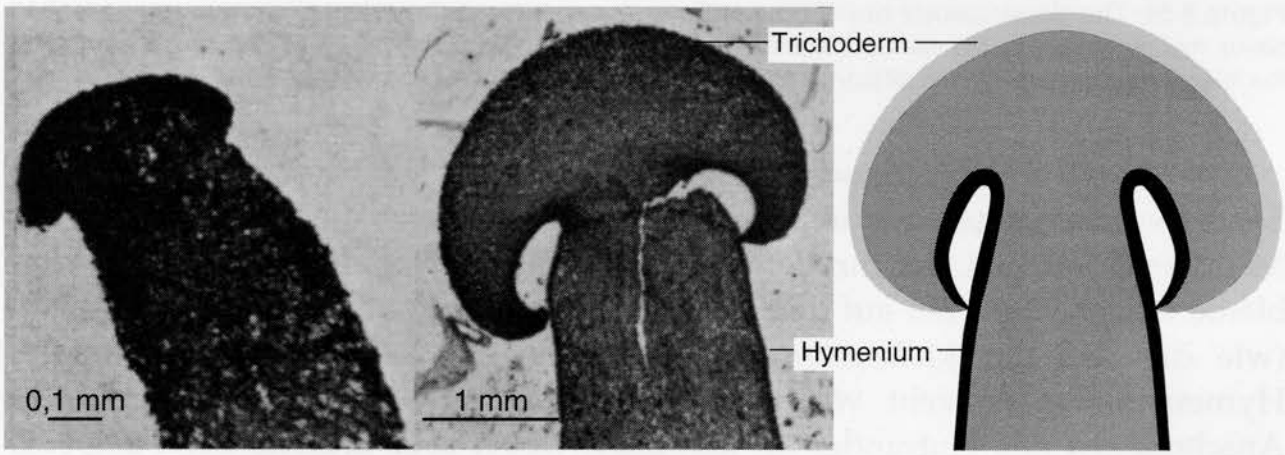
Figure 9.54: The claustropileate basidiomes of *Boletellus emodensis* (from Japan) show a very prolonged pileus margin applied to the stem surface but not concrescent with it. The marginal limb leaves no ring on the stipe. It is composed of the pileus context and the pileipellis and is not a cleistoblema.

Die **claustropileate Exocarpie mit Metablemen** leitet zur kleistoblematen Exocarpie über, unterscheidet sich aber von dieser durch die Beschränkung der Metableme auf den Ort ihrer Entstehung (Hut oder Stiel), so dass die Metableme weder vom Stiel auf den Hut, noch vom Hut auf den Stiel übergreifen (wie dies bei der kleistoblematen Exocarpie der Fall ist). Die sekundäre Hymenialhöhle entsteht wie bei der ametablematen Exocarpie durch das Anschmiegen des Hutrandes an den Stiel, wobei aber anstelle der Pileipellis und der Stipitipellis die entsprechenden Metableme gegeneinander gepresst werden. Diese Entwicklungsreihe hat keinen grossen phylogenetischen Wert und ist deshalb auch taxonomisch von untergeordneter Bedeutung. Sie kann sogar innerhalb einer einzigen Gattung, z.B. bei *Mycena*, auftreten (Fig. 9.56). In REIJNDER's Terminologie werden die Arten dieser Gattung auf zwei Entwicklungstypen, die Gymnocarpie und die Sekundäre Angiocarpie, aufgeteilt, was zu einer scheinbaren Uneinheitlichkeit dieser Gattung führt.

Xerocomus subtomentosus – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von REIJNDERS (1963: 32, als *Boletus subtomentosus*). Die dort veröffentlichten Mikrofotografien lassen zwar die Geflechte einigermassen als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen (Fig. 9.55), aber Einzelheiten müssen dem Text entnommen werden.

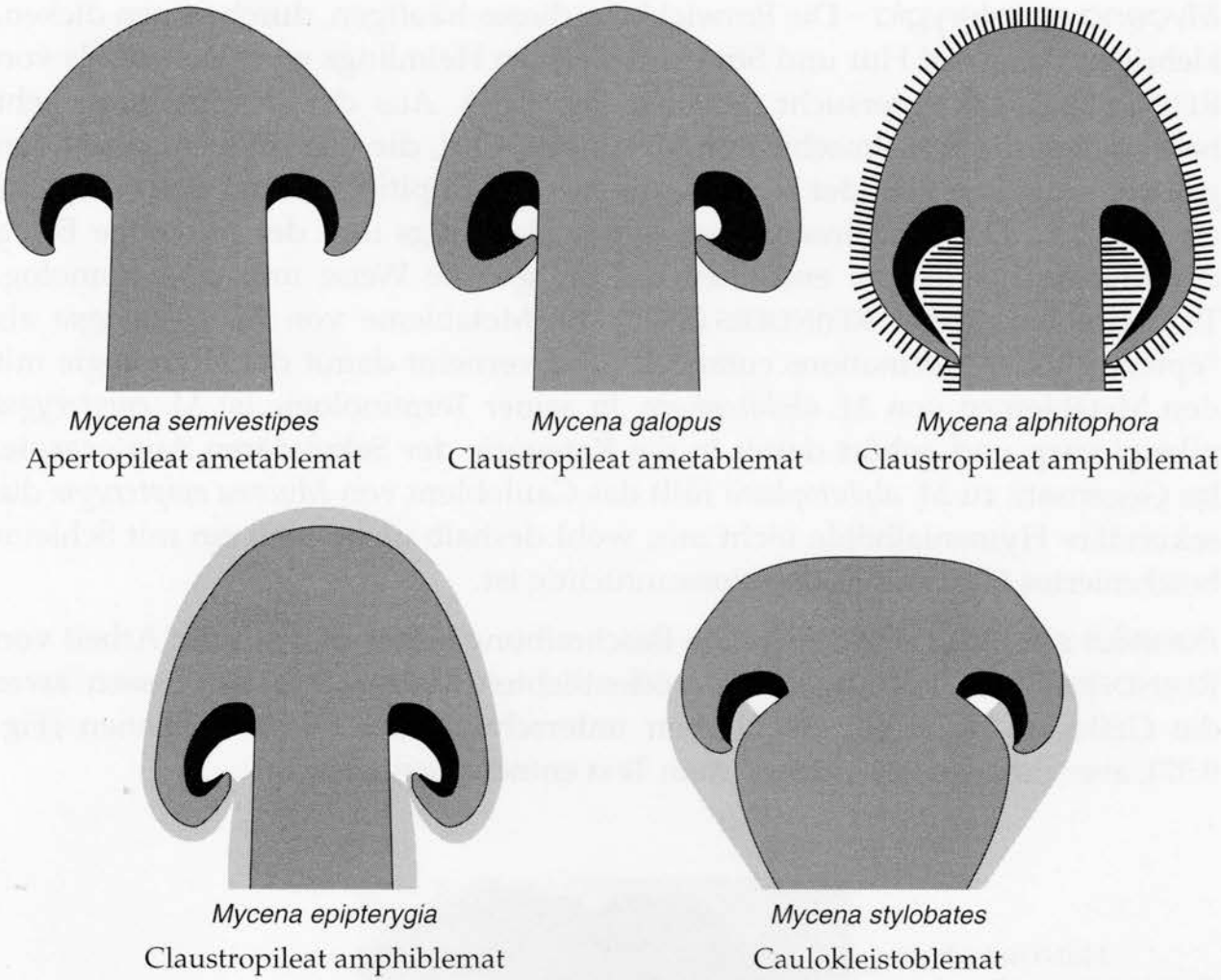
Das junge Primordium ist ein protoplectischer Schaft aus 3-5 µm dicken, aufwärts wachsenden, ziemlich stark verwobenen generativen Hyphen. Das Geflecht wird durch die zahlreichen Lücken zwischen den Hyphen leicht schwammig. Die Oberfläche ist eine dichte Rinde aus periklinen Hyphen mit stark färbbarem Inhalt. Bald entwickelt sich auf dem Gipfel der Kolonne eine etwa 0,25 mm breite Hutanlage. Deren Trama ist wirrhyphig, aber der Hutrand besteht aus seitlich wachsenden, parallelen Hyphen. Auf dem Hut wächst bald ein Metablem aus, das sich zum Trichoderm entwickelt. Dieses Pileoblem wächst nicht über den Hutrand hinaus und bildet kein Kleistoblem. Durch seitliches Herabwachsen der Hutrandhyphen biegt sich der Hutrand regelmässig nach unten und innen ein, bis er den Stiel berührt. In diesem Stadium sind die Stieltrama und der Hutrand parallelhyphig, die Huttrama dagegen wirrhyphig. Die Palisade der Hutunterseite setzt sich auf dem Stiel fort. Dort sind deren Zellen schlanker und stellen die erste Hymenialanlage dar.

Der nur auf den extremen Hutrand beschränkte Kontakt mit der Stieloberfläche macht diesen Pilz zu einem Grenzfall claustropileater Entwicklung. Der Hut bleibt aber während der Entwicklung der Röhren geschlossen. Dies erlaubt die Klassifizierung dieses Pilzes als claustropileat, aber REIJNDERS betrachtet ihn als gymnocarp, da kein "Partialvelum" auftritt.



Figur 9.55: Claustropileat-exocarpe Basidiome von *Xerocomus subtomentosus* mit Bildung einer sekundären Hymenialhöhle in der sich das Hymenophor entwickelt. – Nach Reijnders 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.55: Claustropileate exocarpous development of the basidiome of *Xerocomus subtomentosus*. The contact of the pileus with the stipe surface being limited to the extreme pileus margin this case must be considered close to the apertopileate development. But since the secondary hymenial cavity remains closed during much of the development of the hymenophore the classification of this species as a claustropileate fungus seems justified. Reijnders (1963) considers this fungus gymnocarpous rather than secondarily angiocarpous, mainly because there is no "partial veil".



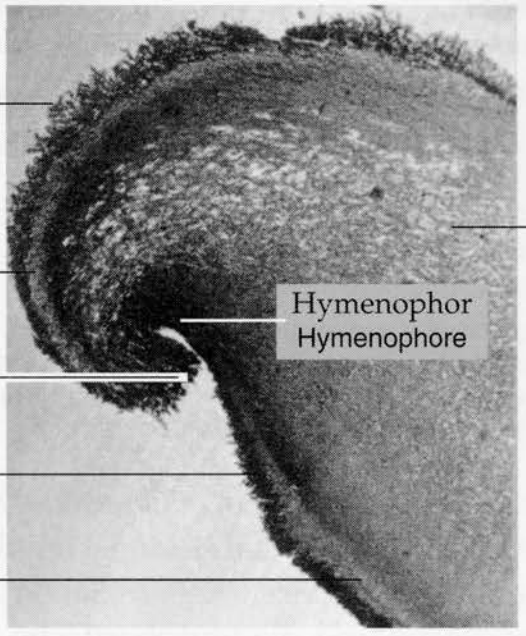
Figur 9.56: Übergang von der apertopileaten und ametablematen zur kleistoblematen Exocarpie, dargestellt anhand einiger Arten der Gattung *Mycena*. Das Metablem von *Mycena alphitophora* besteht aus abstehenden Hyphen und Haaren, die auch die sekundäre Hymenialhöhle ausfüllen; die andern Metableme bestehen aus periklinen Hyphen. Schema nach den Angaben von Douglas 1918 und Reijnders 1948, 1952.

Figure 9.56: Transition leading from the apertopileate and ametablemate exocarpy to the cleistoblemate exocarpy within the genus *Mycena*. The metablema of *Mycena alphitophora* consists of erect hyphae and hairs that also fill the secondary gill cavity, the other metablemas are made from periclinal hyphae. Diagrams based on Douglas 1918 and Reijnders 1948, 1952.

Mycena alphitophora – Die Entwicklung dieses kleinen, in Gewächshäusern gelegentlich auf *Osmunda*-Wurzeln wachsenden Helmlings wurde von REIJNDERS (1948, als *Mycena osmundicola*) beschrieben (Schema Fig. 9.56). Daraus geht hervor, dass die Stieloberfläche und die Hutoberfläche je ein Metablem bilden, die sich am Hutrand berühren, die aber nicht kleistoblemat werden. Der Pilz ist damit amphiblemat. Die Metableme bestehen aus auswachsenden Hyphen, zu denen sich später auch einzellige Haare gesellen. Das Cauloblem füllt auch die sekundäre Hymenialhöhle aus. REIJNDERS (1948: 242) wertet diese Metableme als ein "Velum universale" und nennt *M. alphitophora* "hypovélangiocarpe très près du gymnocarpe" und später (1963: 155) "monovélangiocarpe ou bien mixangiocarpe."

Mycena epipterygia – Die Entwicklung dieses häufigen, durch seinen dicken, klebrigen Belag auf Hut und Stiel auffallenden Helmlings wurde ebenfalls von REIJNDERS (1948) untersucht (Schema Fig. 9.56). Aus der Beschreibung geht hervor, dass die Schleimschichten Metableme sind, die von dünnen, periklinen geliferen Hyphen gebildet werden, die aus der Stipitipellis und der Pileipellis auswachsen. Die Schleimschichten dieses Helmlings und der pulverige Belag der *Mycena alphitophora* entstehen auf die gleiche Weise und sind homolog. Trotzdem bezeichnet REIJNDERS (1948) die Metableme von *M. epipterygia* als "épicutis" oder "formations cutanées" und verneint damit die Homologie mit den Metablemen von *M. alphitophora.* In seiner Terminologie ist *M. epipterygia* pilangiocarp und gehört damit in die Kategorie der Sekundären Angiocarpie. Im Gegensatz zu *M. alphitophora* füllt das Cauloblem von *Mycena epipterygia* die sekundäre Hymenialhöhle nicht aus, wohl deshalb nicht, weil ein mit Schleim beschmiertes Hymenium funktionsuntüchtig ist.

Panellus serotinus – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von REIJNDERS (1963: 44). Die dort veröffentlichten Mikrofotografien lassen zwar die Geflechte recht gut als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen (Fig. 9.57), aber Einzelheiten müssen dem Text entnommen werden.



Figur 9.57: Der junge Fruchtkörper von *Panellus serotinus* ist von einem Trichoderm umgeben, das der Rinde entspringt und als Metablem aufgefasst werden kann. – Nach Reijnders 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

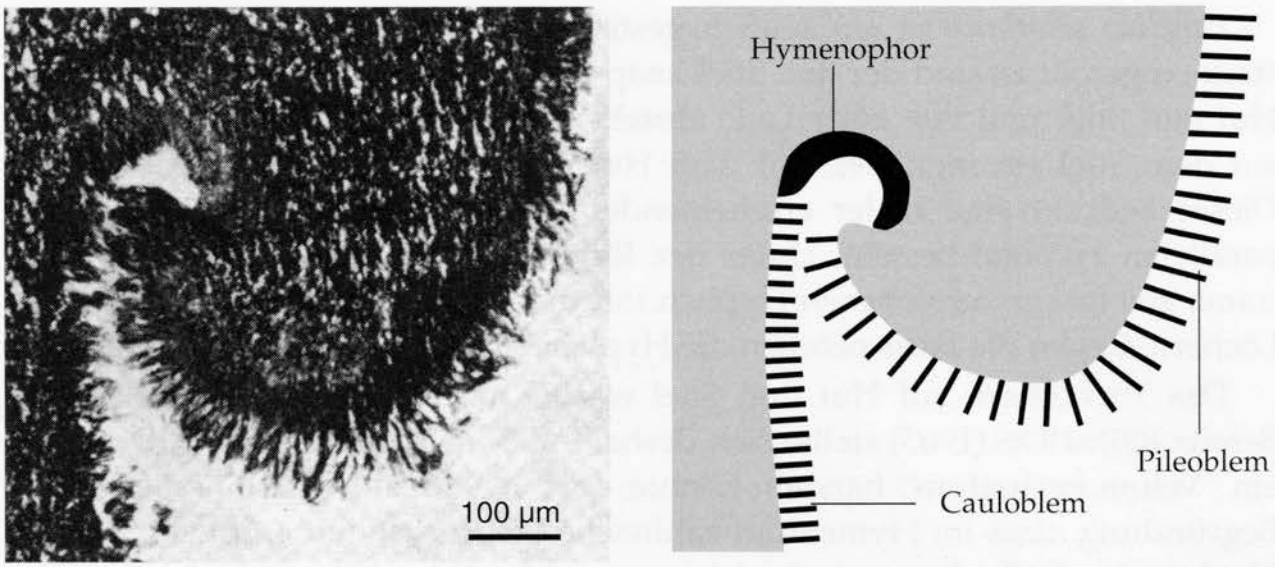
Figure 9.57: The young pleurotoid basidiome of *Panellus serotinus* is covered by a trichodermium which is interpreted here as being a metablema originating in the cortex which is composed of periclinal, parallel hyphae. Already Reijnders (1963) discussed the possibilitiy of interpreting this trichodermium as a "velum emanatum" but finally refrains from calling it a veil because the hymenial palisade contains many hairs whose structure is very similar to that of the hyphae of the trichodermium. In our opinion this is just another case of a hymenial metablema. Thus this species is claustropileate amphiblemate.

Panellus serotinus ist ein seitlich gestielter Pilz auf Holz, dessen Hutrand stark eingerollt ist und der den Stiel knapp unter der Hymenialanlage berührt. Hut und Stiel sind von einer Lage abstehender Hyphen bedeckt. Diese bilden auf dem Stiel ein reguläres, auf dem Hut ein leicht verwobenes Trichoderm. Dieses bedeckt eine heller erscheinende Rindenschicht, die aus periklinen, parallelen Hyphen besteht. Unter der Rinde befindet sich die Fruchtkörpertrama aus locker verwobenen Hyphen mit manchen (präparationsbedingten ?) Löchern. Gegen die Basis nehmen die Hyphen eine parallele Ausrichtung an.

Das Trichoderm auf Hut und Stiel wächst aus der Rindenschicht heraus. Bereits REIJNDERS (1963) stellte sich deshalb die Frage, ob es sich vielleicht um ein "Velum emanatum" handeln könnte; aber er verneinte diese Frage mit der Begründung, dass im Hymenium zahlreiche Pleurocystiden auftreten, die den Hyphen des Trichoderms stark gleichen, und Cystiden können im System von REIJNDERS kein Velum darstellen.

In diesem Buch ist der Begriff der Metableme nicht ausschliesslich mit dem alten Begriff des Velums verbunden, und die Metableme entsprechen nicht immer einem "Velum emanatum" von REIJNDERS. Jede sekundäre, aus einem andern Plect herauswachsende Deckschicht ist ein Metablem. Dieses kann sich zu einem "Velum" oder zu einer Pellis weiter entwicklen, oder es kann durch Wachstum des Fruchtkörpers so stark verdünnt werden, dass es am reifen Pilz kaum noch nachgewiesen werden kann. Die Pleurocystiden mancher Blätterpilze wachsen massenhaft aus der Palisade der Hymenialanlage heraus und bilden oft eine (fast) zusammenhängende Schicht, in deren Schutz die jungen Basidien heranwachsen. Diese Schicht ist ein **hymeniales Metablem.** Damit kann auch das Trichoderm von *Panellus serotinus* als Metablem verstanden werden.

Russula emetica und *Russula olivacea* – Diese beiden Täublinge wurden von REIJNDERS (1963) untersucht. Die jungen Basidiome sind ganz von einem cystidiösen, heteropleren Metablem überzogen (Fig. 9.58), und sogar der Raum zwischen den jungen Lamellen ist von Gloeocystiden erfüllt. REIJNDERS zieht die Möglichkeit in Betracht, diese Metableme ein "Velum emanatum" zu nennen, da deren Hyphen aus den Oberflächen des Basidioms auswachsen, aber schliesslich zieht er die Bezeichnung "villosité" vor (1963: 143) und betrachtet diese beiden Täublinge als gymnocarp. Diese Auffassung beruht auf seiner Annahme, dass ein "Velum emanatum" nicht einer Hymenialpalisade entspringen kann. Die Gloeocystiden der Lamellen sind aber cytologisch und plectologisch mit dem Amphiblem identisch und können ohne weiteres als ein hymeniales Metablem aufgefasst werden (ein solches tritt auch bei *Panellus serotinus* und *Xerocomus parasiticus* auf und dürfte wohl noch weiter verbreitet sein). Damit dürfen diese beiden Täublinge als amphiblemat claustropileat bezeichnet werden.



Figur 9.58: Das Pileoblem und das Cauloblem von *Russula emetica* bestehen aus einem dichten Belag abstehender Gloeocystiden. Das hymeniale Metablem ist auf die Räume zwischen den Lamellen beschränkt und in dieser Ansicht nicht erkennbar. Der Pilz ist amphiblemat claustropileat. – Mikrofotografie nach Reijnders 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.58: The pileoblema and the cauloblema of *Russula emetica* consist of a dense layer of erect gloeocystidia. This species is amphiblemate claustropileate. The hymenial metablema is limited to the spaces between the gills and cannot be seen in this view. Reijnders (1963) calls it gymnocarpic.

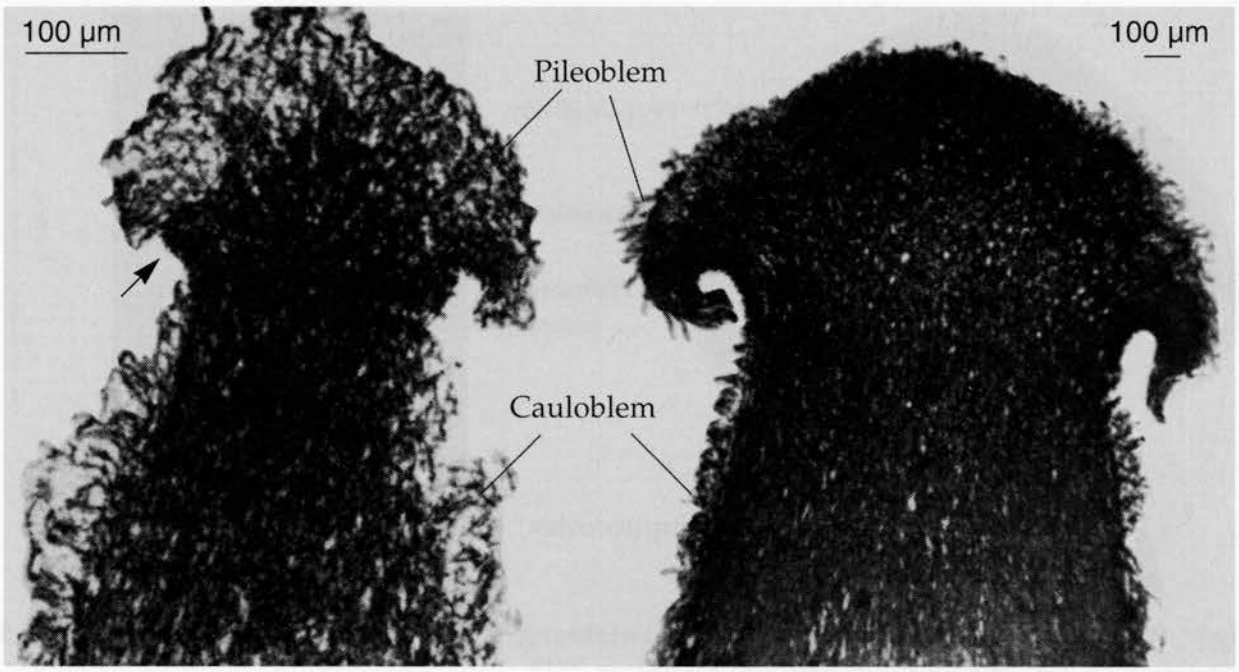
Hygrophorus cossus – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von REIJNDERS (1963: 37, als *Hygrophorus chrysaspis*). Die dort veröffentlichten Mikrofotografien lassen zwar die Geflechte recht gut als Flächen unterschiedlicher Dichte erahnen (Fig. 9.59), aber Einzelheiten müssen dem Text entnommen werden.

Ähnlich wie die vorhergehenden Arten bildet auch dieser schleimige Pilz ein Pileoblem und ein Cauloblem aus, die jedoch nicht auf den Stiel oder auf den Hut übergreifen. Damit bleibt diese Art claustropileat und amphiblemat.

Im jüngeren Primordium (Fig. 9.59 links) sind die aufsteigenden Hyphen des Stieles leicht verwoben, die des Hutes sind irregulär verwoben. Die beiden Metableme sind sehr locker geflochten und bestehen aus antiklin auswachsenden geliferen Hyphen. Die oberflächliche und unbedeckte Hymenialanlage ist bereits als stark färbbare (= stark proteinhaltige) Zone sichtbar.

Im bedeutend älteren Basidiom (Fig. 9.59 rechts) hat sich der Hutrand stark eingerollt, aber es ist aus dieser Aufnahme nicht ersichtlich, dass er schliesslich die Stieloberfläche berührt (persönliche Beobachtung). Die Huttrama bleibt irregulär. Stiel und Hut sind nun von einer dichteren Rinde umgeben, auf der die beiden Metableme liegen.

REIJNDERS (1963: 38, 147) bezeichnet die beiden Metableme als "Velum universale emanatum" und stellt ein schwach entwickeltes "Marginalvelum" fest. Trotzdem betrachtet er diesen Pilz als "gymnocarpe ou un peu mixangiocarpe," weil das "Velum" die erste Hymenialanlage (Pfeil in der Fig. 9.59) nicht



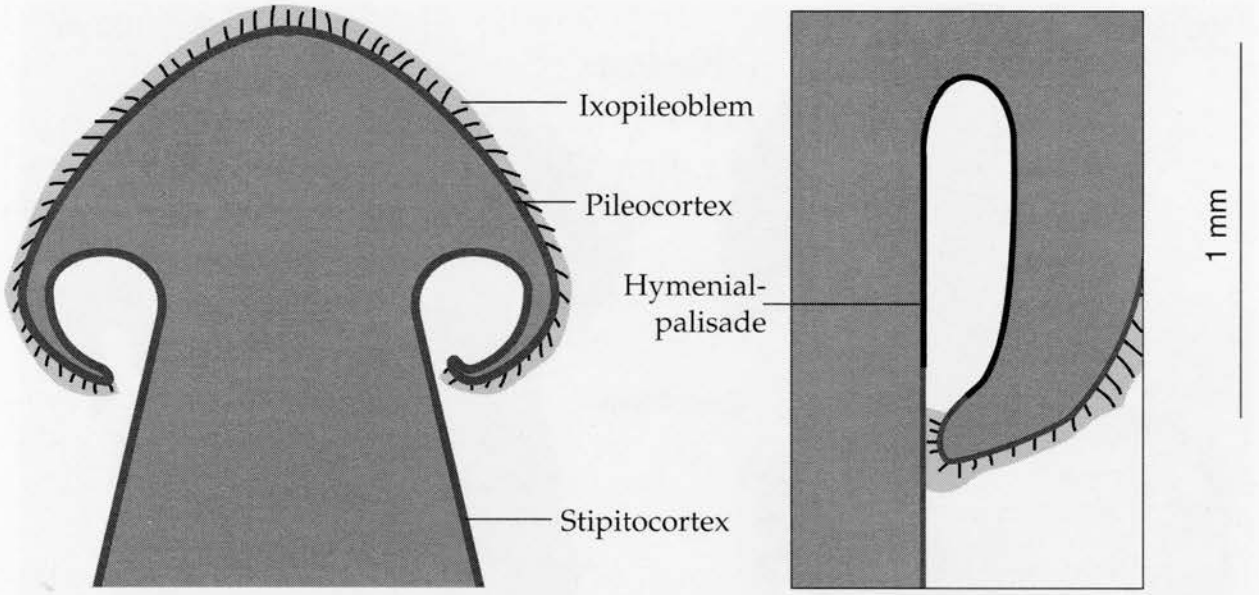
Figur 9.59: Das Pileoblem und das Cauloblem von *Hygrophorus cossus* verschleimen schon früh. Sie greifen nicht auf den Stiel oder auf den Hut über, und der Hutrand biegt sich bis zur Stieloberfläche ein. Dadurch wird dieser Pilz (ixo-)amphiblemat claustropileat. **Pfeil** = Palisade der Hymenialanlage. – Nach Reijnders 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.59: The pileoblema and the cauloblema of *Hygrophorus cossus* gelify very early in the development of the fruit body. They never become cleistoblemata, and since the pileus margin makes contact with the stipe surface, this species is (ixo-)amphiblemate and claustropileate. - Reijnders in 1963 considers the metablemas to be a "velum universale emanatum" but classifies this species as being gymnocarpic or somewhat mixangiocarpic, since the hymenial inital (**arrow**) is not covered by the "veils".

bedeckt. In unserer Terminologie ist *Hygrophorus cossus* claustropileat amphiblemat.

Suillus variegatus – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von REIJNDERS (1948: 346, als *Ixocomus variegatus*). Die dort veröffentlichten Mikrofotografien (in der Fig. 9.60 als schematische Zeichnung wiedergegeben) lassen zwar die Geflechte als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen, aber Einzelheiten über den Bau des Primordiums und über die Hyphen müssen dem Text entnommen werden. Reife Pilze sind ringlos, ein Zeichen, dass das Pileoblem nicht mit dem Stiel verwächst.

Die Stieltrama besteht aus verflochtenen Hyphen, die Huttrama aus wirr verlaufenden Hyphen. Hut und Stiel tragen eine dichtere Rinde, und auf dem Hut wachsen antikline gelifere Hyphen aus der Rinde. Das gelatinöse Pileoblem des Hutrandes wird gegen die Stieloberfläche gepresst, aber das Metablem verwächst nicht mit dem Stiel und bildet deshalb noch kein Kleistoblem, stellt aber einen Übergang zu einem solchen dar. Bei *Suillus flavus* liegen ähnliche Verhältnisse vor, aber das Pileoblem greift so stark auf den Stiel über und ist so stark entwickelt, dass es beim reifen Pilz einen Ring bildet und als Kleistoblem gewertet werden kann (Fig. 9.62).



Figur 9.60: Pileoblemate, claustropileate Entwicklung von *Suillus variegatus.* Schemazeichnungen nach den Mikrofotografien von Reijnders 1948.

Figure 9.60: Diagram of the pileoblemate, claustropileate development of *Suillus variegatus.* The basidiome is covered by a denser cortex. The gelatinized pileoblema grows out of the pileocortex. Its anticlinal geliferous hyphae also cover the pileus margin which is pressed against the stipe. Since this metablema does not actually grow along the stipe surface and does not fuse with it, it does not qualify as a cleistoblema. The palisade of the hymenial initial first forms within the secondary hymenial cavity, but later it extends to the stipe surface. Reijnders calls this development "somewhat pileocarpic".

Kleistoblemate Exocarpie (kleisto- = verschlossen): Basidiom epinodulär, exocarp, apertopileat mit eingerolltem Hutrand, claustropileat oder thigmopileat, kleistoblemat. Dies entspricht KÜHNER's (1926a) Pseudo-angiocarpie und der Sekundären Angiocarpie von REIJNDERS.

Das Wesentliche der kleistoblematen Exocarpie ist das Übergreifen des Pileoblemes auf den Stiel oder des Cauloblemes auf den Hut, wodurch diese Metableme zu Kleistoblemen werden. Die Metableme bilden sich entweder dort, wo der Hutrand den Stiel berührt, oder auf der ganzen Oberfläche des Hutes oder des Stieles. Ein blosses Berühren des Stieles durch das marginale Pileoblem, wie z.B. bei *Suillus variegatus* (Fig. 9.60), macht dieses nicht zu einem Kleistoblem. Erst wenn ein übergreifendes Metablem mit der neuen Oberfläche verwächst, wenn die Hyphen des Metablems (z.B. eines Pileoblems) zwischen die Hyphen der neuen Oberfläche (z.B. des Stieles) eindringen oder wenn sie sich mit auswachsenden Hyphen der neuen Oberfläche vermischen, wird ein Metablem zum Kleistoblem. Beim Entfalten des Hutes reissen die Metableme meist am Hutrand auf und bilden oft einen Ring um den Stielhals.

Wie bei den claustropileaten Basidiomen kann auch bei den kleistoblematen Fruchtkörpern die Hymenialpalisade vor oder nach dem Verschluss der sekundären Hymenialhöhle angelegt werden, aber die Entwicklung des Hymenophors und des Hymeniums läuft in der sekundären Hymenialhöhle ab.

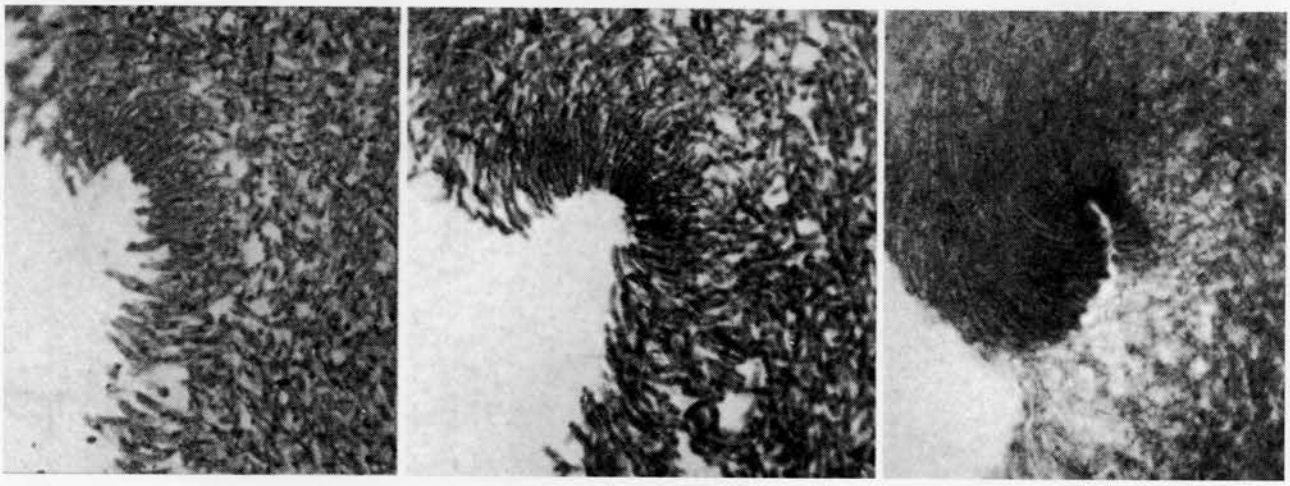
Hier besprochene Beispiele: *Pluteus chrysophlebius* ssp. *bruchii, Suillus flavus, Boletinus cavipes, Panus tigrinus, Hygrophorus persoonii.*

Pluteus chrysophlebius spp. *bruchii* – Unser erstes Beispiel kleistoblemater Entwicklung schliesst entwicklungsmorphologisch eng an das letzte Beispiel der claustropileaten Entwicklung an. Bei *Suillus variegatus* verwachsen die Hyphen des Pileoblems nicht mit der Stieloberfläche; beim amerikanischen *Pluteus chrysophlebius* ssp. *bruchii* verwachsen die Hyphen des Pileoblems mit den Hyphen des Cauloblems und bilden zusammen ein Amphikleistoblem. Dieses tritt jedoch erst spät auf und verschwindet bald wieder ohne auf dem Stiel einen Ring zurückzulassen. Die Hymenialanlage ist nackt, und das vorübergehende Kleistoblem ist auf die Kontaktzone von Hutrand und Stiel beschränkt.

Dieser Dachpilz wurde von WALKER (1919, als *Pluteus admirabilis*) untersucht. Ein nur 0,5 mm langes Primordium zeigt bereits die Anlagen des Stieles, des Hutes und des Hymenophors. Es besteht aus locker verwobenen, etwa 3 µm dicken generativen Hyphen, die im zukünftigen Hutrand parallel ausgerichtet sind. Das ganze Primordium ist von abstehenden Hyphenenden bedeckt, die Hymenialanlage ist oberflächlich und nackt.

Bald krümmt sich der Hutrand durch epinastisches Hyphenwachstum stark nach unten um und wächst auf den Stiel zu (Fig. 9.61). Erst wenn der Hutrand kurz vor der Stieloberfläche ist, wachsen die Hyphen des Pileoblems und des Cauloblems aus. Sie wachsen aufeinander zu und verweben sich. Dadurch bildet sich das Amphikleistoblem.

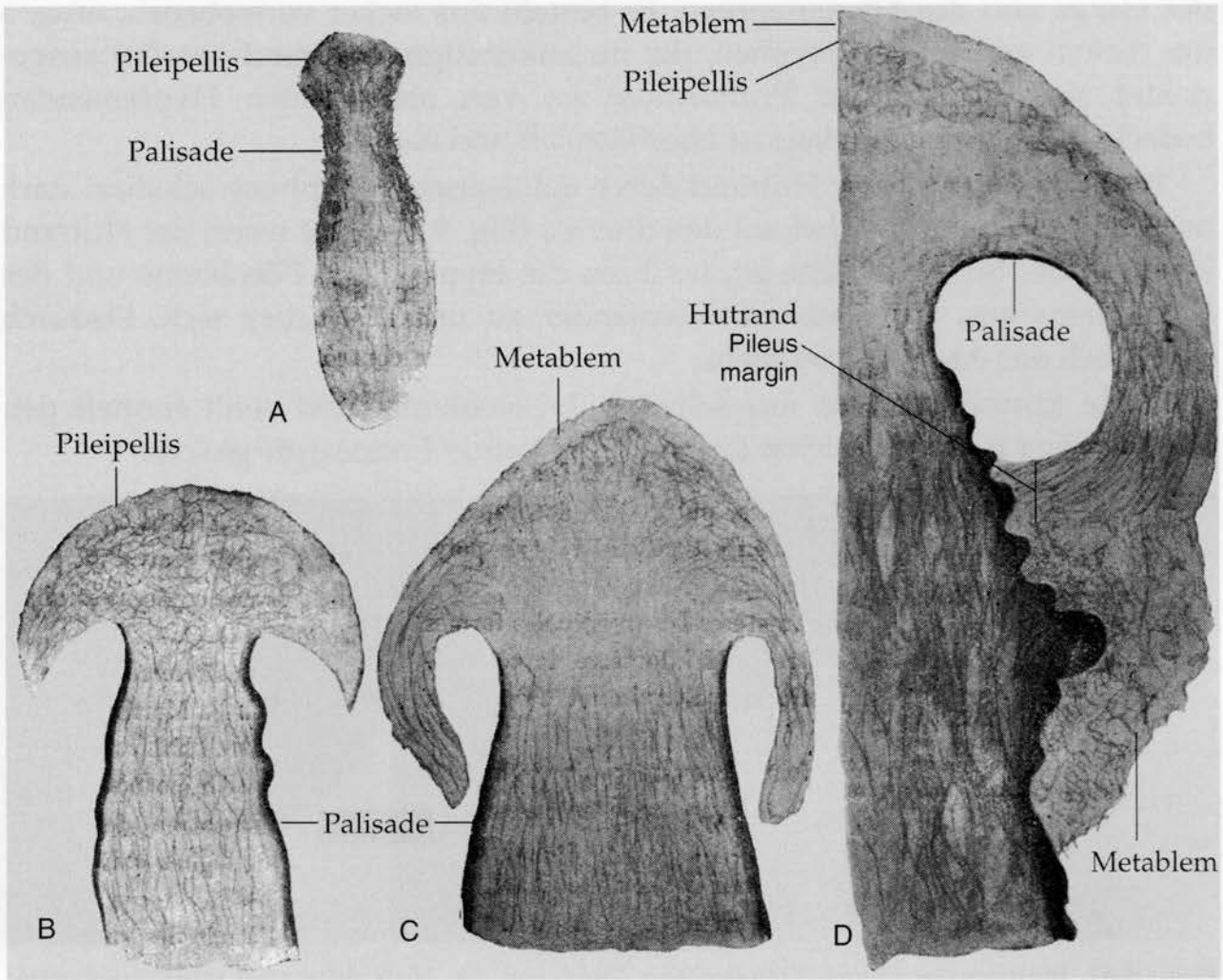
Diese Entwicklung ist nur schwach kleistoblemat und stellt formell den Anfang einer Reihe dar, deren Endglied stark einer Endocarpie gleicht.



Figur 9.61: Bildung der Hymenophoranlage, Einbiegen des Hutrandes und vorübergehendes Auftreten eines Amphikleistoblems beim amerikanischen *Pluteus chrysophlebius* ssp. *bruchii*. – Nach Walker 1919, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.61: Formation of the hymenophor initial, epinastic growth of the pileus margin and temporary existence of an amphicleistoblema in *Pluteus chrysophlebius* ssp. *bruchii*. This is a spurious cleistoblematic exocarpy.

Suillus flavus – Dieser Pilz wurde von KÜHNER (1926a) und REIJNDERS (1948) untersucht. Das jüngste abgebildete Stadium ist knapp 2 mm lang (Fig. 9.62 A). Die Huthaut ist eine dünne Schicht perikliner Hyphen von 2-3 µm Dicke. Sie trägt bereits einige antiklinale, 4-6 µm dicke Haare, die das beginnende Pileoblem darstellen. Auf der oberen Hälfte des Stieles befindet sich eine rudimentäre Palisade, die sich in den Präparaten stärker färbt. Der Hut hat begonnen, in die Breite zu wachsen. Während des weiteren Breitenwachstums verlängert sich der Pilz nur wenig. Deshalb ist das nächste Stadium (Fig. 9.62 B) nur ungefähr 2,5 mm lang, aber der Hut ist stark verbreitert, und sein Rand hat sich nach unten gerichtet. Die Hymenialpalisade auf dem Stiel wächst dem Stiel entlang nach unten und bildet Falten, fehlt aber auf der Unterseite des Hutes. Sie besteht aus zweikernigen Basidiolen und Cystiden und ist stark färbbar. Das Pileoblem ist noch nicht gelifiziert, der Hutrand noch scharfkantig. Das nächste abgebildete Stadium (Fig. 9.62 C) ist 4 mm lang. Das Pileoblem ist nun

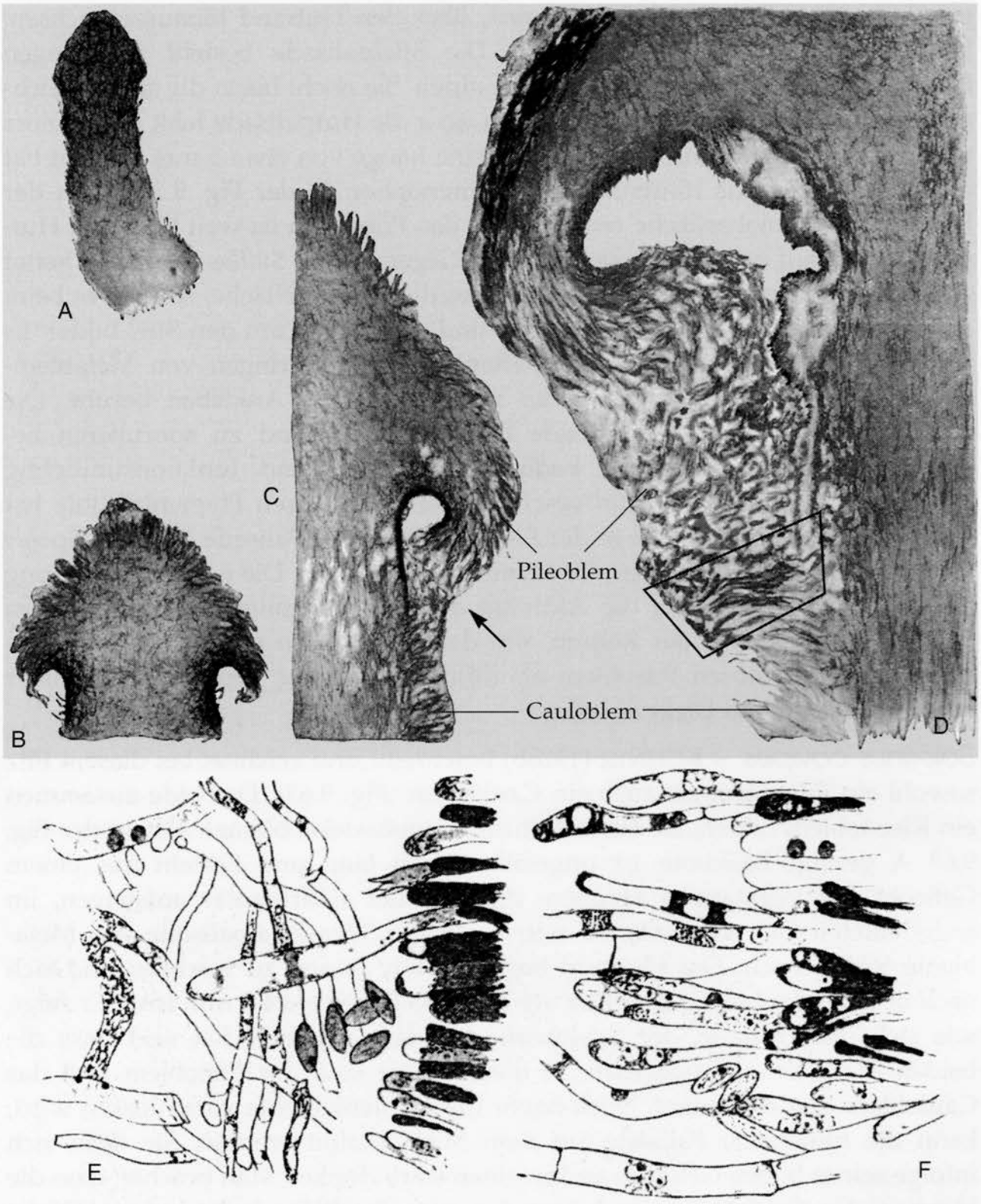


Figur 9.62: Pileokleistoblemate Entwicklung von *Suillus flavus*. – Nach Kühner 1926a, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.62: Pileocleistoblemate development of *Suillus flavus*. It is similar to *S. variegatus*, but the extended pileoblema grows along the stipe surface and is firmly attached to it. Therefore it leaves a ring in the adult mushroom.

gelatinös geworden und hat begonnen, über den Hutrand hinauszuwachsen. Dadurch wird dieser stumpfkantig. Die Stielpalisade besteht aus jungen Basidien und einigen sekretorischen Cystiden. Sie reicht bis in die sich abzeichnende sekundäre Hymenialhöhle hinein, aber die Hutpalisade fehlt noch. Diese wird erst angelegt, wenn das Basidiom eine Länge von etwa 5 mm erreicht hat und bildet dann das röhrenförmige Hymenophor. In der Fig. 9.62 D hat der Hutrand die Stieloberfläche erreicht, und das Pileoblem ist weit über den Hutrand hinaus auf den Stiel gewachsen. Im Gegensatz zu *Suillus variegatus* heftet sich das Pileoblem bei *Suillus flavus* fest an die Stieloberfläche, so dass es beim Aufschirmen des Hutes zerrissen wird und einen Ring um den Stiel bildet. Es ist unbekannt, ob dieses feste Anheften auf ein Eindringen von Metablemhyphen in die Stieloberfläche oder nur auf starkes Ankleben beruht. Die Stielpalisade hat anastomosierende Falten gebildet und zu sporulieren begonnen. Die vom Pileoblem bedeckten Basidien sind funktionsuntüchtig geworden. Im Innern der nun geschlossenen sekundären Hymenialhöhle hat sich die Hymenophoranlage in der Form einer glatten Palisade gebildet. Später wachsen von hier die Röhren des Hymenophors hinab. Die netzige Zeichnung auf dem Stiel ist also auf die Aktivität des Stielhymeniums zurückzuführen und ist kein Abdruck der Röhren, wie das oft zu lesen ist. Die Pileipellis ist unter dem gelatinösen Pileoblem als dünne Lage dicht gepackter, perikliner Hyphen vom 2-3 µm Dicke sichtbar.

Boletinus cavipes – KÜHNER (1926b) beschreibt und zeichnet bei diesem Pilz sowohl ein Pileoblem als auch ein Cauloblem (Fig. 9.63). Da beide zusammen ein Kleistoblem bilden, ist dieser Röhrling amphikleistoblemat. Das in der Fig. 9.63 A gezeigt Basidiom ist ungefähr 2 mm lang und besteht aus einem Geflecht aus vegetativen Hyphen, die im Stiel subirregulär aufsteigen, im angedeuteten Hut etwas stärker wirr verlaufen. Hymenialpalisade und Metableme fehlen noch. Der Hutrand beginnt nach aussen zu wachsen und sich nach unten umzubiegen. Der Pilz der Fig. 9.63 B war etwa 3 mm lang. Er zeigt, wie sich der Hutrand der Stieloberfläche stark genähert hat und dass die beiden Metableme auswachsen. In dieser Figur sind das Pileoblem und das Cauloblem klar erkennbar. Noch bevor die Hymenialhöhle verschlossen wird, kann die hymeniale Palisade auf dem Stiel erkannt werden. Sie färbt sich infolge seines hohen Gehaltes an Proteinen stark dunkel. Man beachte, dass die Hpyhen des Cauloblems auch aus der von der Palisade bedeckten Fläche auswachsen. Diese Tatsache wurde von KÜHNER zwar gezeichnet aber nicht beschrieben (Fig. 9.63 F). Wenn der Fruchtkörper eine Länge von ungefähr 6 mm erreicht hat, ist die Hymenialhöhle durch das Verwachsen der beiden Metableme verschlossen (Fig. 9.63 C). Das Cauloblem bedeckt den Stiel in seiner ganzen Länge. In der Hymenialhöhle erkennt man die Hymenialpalisade nun auch auf der Unterseite des Hutes als dunkle Linie. Von hier wachsen



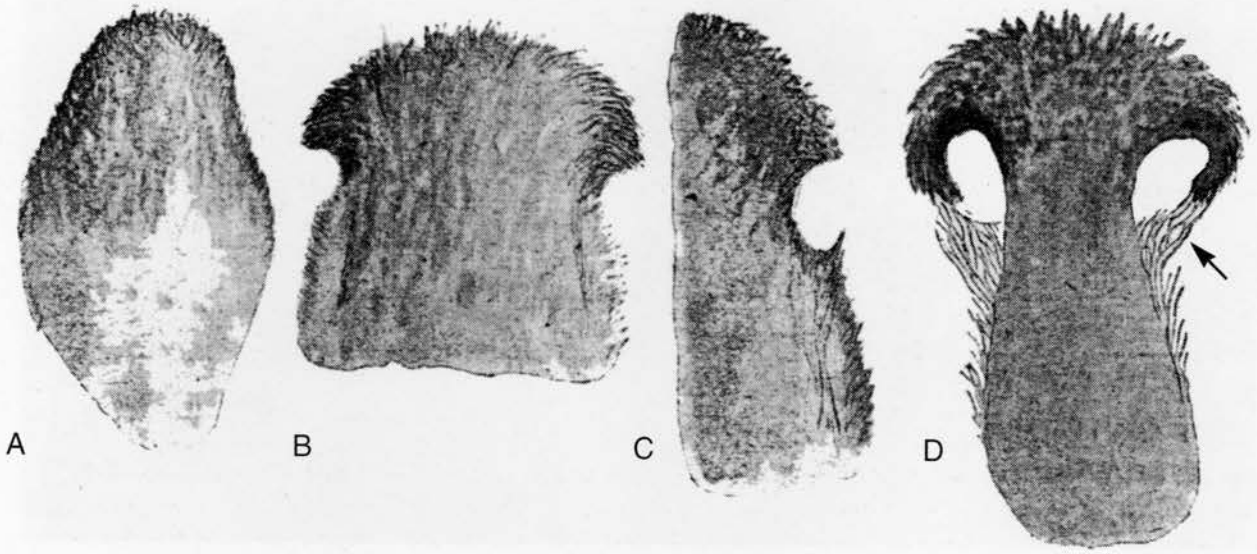
Figur. 9.63: **A-D**: Amphikleistoblemate exocarpe Entwicklung der Basidiome von *Boletinus cavipes*. Der **Pfeil** und der **Umriss** (in D) zeigen die Berührung der beiden Metableme an. **E**: Pileoblem über Stielhymenium; **F**: Aus dem Stielhymenium auswachsende Hyphen des Cauloblems. - Nach Kühner 1926b, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.63: **A-D**: Amphicleistoblemate, exocarpous development of *Boletinus cavipes*. The **arrow** and the **outline** (in D) indicate the regions where the pileoblema and the cauloblema meet. **E:** Pileoblema covering the hymenium on the stipe; **F:** Hyphae of the cauloblema growing out of the hymenium on the stipe.

später die Röhren des Hymenophors nach unten. Pileoblem und Cauloblem sind miteinander verwachsen; die Verwachsungsstelle ist mit einem Pfeil markiert. Der Pilz der Fig. 9.63 D war etwas länger als 1 cm. Die Metableme sind unter der Hymenialhöhle sehr stark entwickelt, aber ihre Herkunft ist immer noch erkennbar. In der Hymenialhöhle hat die Entwicklung der Röhren begonnen. Der vom Kleistoblem bedeckte Teil des Hymeniums verkümmert. Beim Aufschirmen zerreisst das Kleistoblem und bildet einen Ring um den Stiel, der sich in der Form eines filzigen Belages bis auf die Stielbasis fortsetzt.

Panus tigrinus – Die grossen Linien der Entwicklung dieses oft bei *Lentinus* untergebrachten und in die Familie der Polyporaceen verwiesenen Blätterpilzes wurde von KÜHNER (1925b) und REIJNDERS (1963) untersucht. Die dort veröffentlichten Fotografien (Fig. 9.64) lassen zwar die Geflechte recht gut als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen, aber Einzelheiten müssen dem Text entnommen werden.

Das erste Stadium ist ein rundlicher, ungefähr 1 mm langer Körper. Im Zentrum befinden sich dicht verwobene Hyphen mit wenig Cytoplasma; gegen aussen lockert sich das Geflecht auf, und die Hyphen sind plasmareicher. Die Oberfläche ist mit abstehenden, zweikernigen Zellen dicht bedeckt. Später verlängert sich das Primordium und wird stumpf spindelig mit abgerundetem Scheitel (Fig. 9.64 A). Die Hutanlage wird durch eine angedeutete Verengung und durch stärkere Färbbarkeit der Hyphen sichtbar. In der Mitte ist das Geflecht mehr oder weniger irregulär, wird aber nach aussen mehr und mehr regulär. Die Oberfläche besteht aus einer dünnen und dichten Schicht perikliner Hyphen. Aus dieser Schicht wachsen die antiklinen Hyphen der



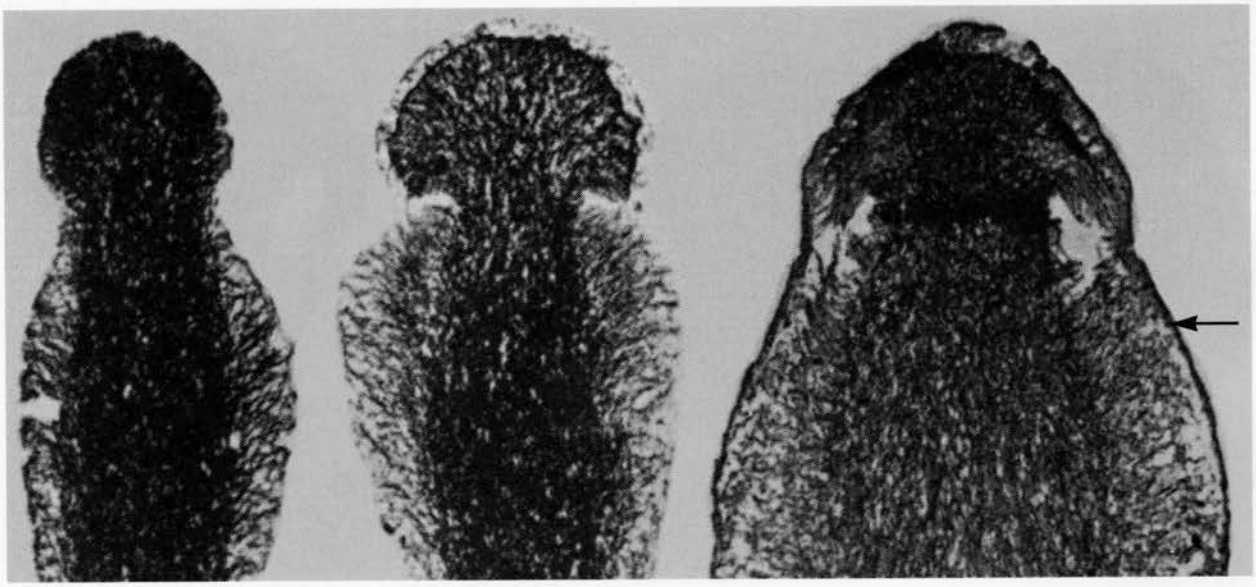
Figur 9.64: Amphikleistoblemate, exocarpe Entwicklung des Basidioms von *Panus tigrinus*. Der **Pfeil** weist auf die Stelle hin, wo sich Pileoblem und Cauloblem treffen. – Nach Kühner 1925b, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.64: Amphicleistoblemate, exocarpous development of the basidiomes of *Panus tigrinus*. The **arrow** indicates the region where the pileoblema and the cauloblema meet and mix.

Metableme aus. Wenn das Primordium 4-5 mm Länge erreicht hat, ist auch die Hymenialanlage in der nun ausgeprägten Verengung sichtbar (Fig. B). Die Hyphen des Hutes streben garbenartig auseinander, und der Hutrand biegt sich immer stärker nach unten um. Hut und Stiel sind von einem Metablem antikliner Hyphen bedeckt. Nun beginnt der obere Teil des Cauloblems nach oben-aussen zu wachsen, wodurch am unteren Rand der noch offenen Hymenialhöhle ein scharfkantiger Ring entsteht (Fig. C). Der Hutrand biegt sich weiter nach unten um, und das Pileoblem wächst über den Hutrand hinaus, bis es auf das aufwärts wachsende Cauloblem trifft (Fig. D). Die beiden Metableme bilden gemeinsam ein nicht gelifiziertes Kleistoblem. In der nun geschlossenen sekundären Hymenialhöhle befindet sich auch die stark färbbare, aus 1-5 µm dicken Hyphen bestehende Palisade der Hymenialanlage. Beim Aufschirmen reisst das Kleistoblem und bildet einen Ring auf dem Stiel.

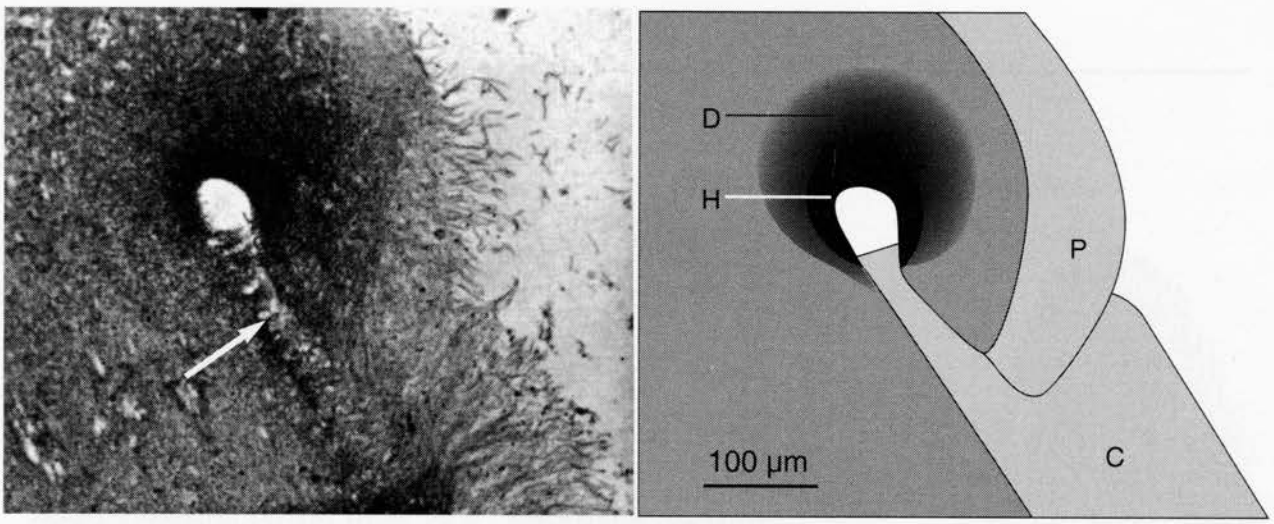
Panus tigrinus ist amphikleistoblemat exocarp. Er wird von KÜHNER (1925b) pseudoangiocarp, von REIJNDERS (1963) mixangiocarp genannt.

Hygrophorus persoonii – Auch dieser Pilz ist amphikleistoblemat. Seine Entwicklung gleicht derjenigen von *Panus tigrinus,* aber die Metableme verschleimen, so dass der reife Pilz mit Ausnahme der Stielspitze und der Lamellen von einer dicken Schleimschicht bedeckt ist. Die Hyphen der Metableme wachsen antiklin aus der Oberfläche des Primordiums (REIJNDERS 1963: 38). Die Metableme verschleimen erst, nachdem sie miteinander in Kontakt gekommen sind. Die Verschleimung ist zuerst auf die Oberfläche beschränkt (Fig. 9.65 Pfeil); später umfasst sie die ganzen Metableme.



Figur 9.65: Ausbildung, Zusammenschluss und Verschleimung (**Pfeil**) der Metableme auf dem Hut und Stiel von *Hygrophorus persoonii.* – Nach Reijnders 1963 (als *Hygrophorus dichrous*), elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.65: Growth, fusion and gelification (**arrow**) of the metablemas on the pileus and stipe of *Hygrophorus persoonii.*



Figur 9.66: Zusammenschluss des Pileoblems und des Cauloblems bei *Hygrophorus persoonii*, noch bevor die Verschleimung eingesetzt hat. **D:** Dichtes Geflecht der Huttrama um die Hymenialanlage; **H:** Hymenophor-Anlage; **P:** Pileoblem; **C:** Cauloblem. Der **Pfeil** weist auf den unter dem Hutrand liegenden Teil des Cauloblems hin. – Nach Reijnders 1963 (als *H. dichrous*), elektronisch kopiert und bearbeitet.

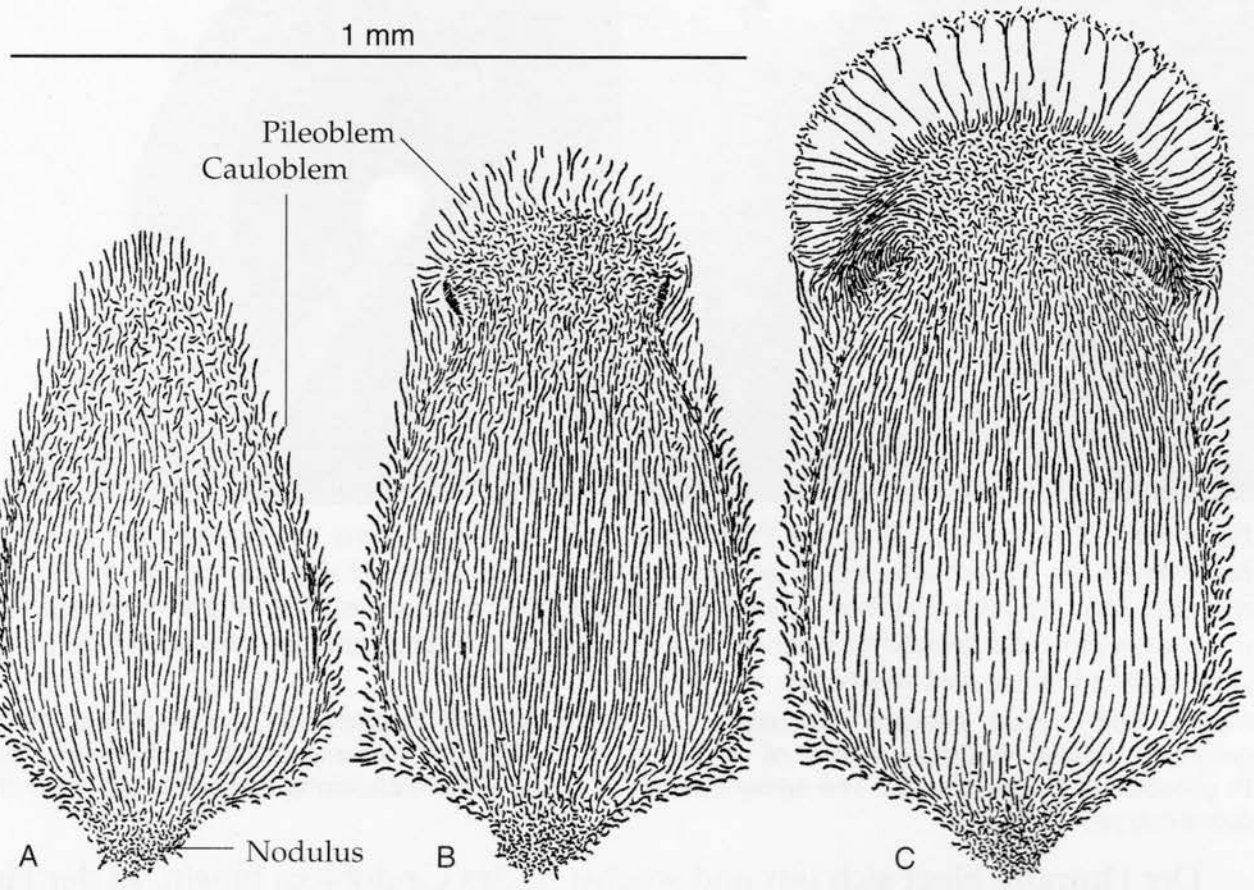
Figure 9.66: Contact between pileoblema and cauloblema of *Hygrophorus persoonii* just before gelification begins. **D**: Dense context of the pileus, surrounding the hymenial initial; **H:** Hymenial initial; **P:** pileoblema; **C:** Cauloblema. The **arrow** indicates the part of the cauloblema that is located under the pileus margin.

Der Hutrand biegt sich um und wächst in das Cauloblem hinein. In der Fig. 9.66 ist klar sichtbar, wie der Hutrand und das Pileoblem nicht direkt auf die Stielrinde, sondern auf die antiklinen Hyphen des Cauloblemes aufwachsen.

REIJNDERS (1963: 147) spricht von einem "velum universale emanatum" und von einer "mixangiocarpen" Entwicklung, was einen gewissen Widerspruch darstellt. Zudem ist das "velum universale emanatum" anderer Pilze, z.B. von *Lepiota clypeolaria*, von ganz anderer Natur.

Oudemansiella canarii – Dieser häufige tropische Blätterpilz ist mit der europäischen *Oudemansiella mucida* verwandt und auch unter den Namen *Collybia apalosarca, Oudemansiella apalosarca, O. alphitophylla* und *O. platensis* bekannt geworden. Seine Entwicklung wurde von CORNER (1934) untersucht. Die dort veröffentlichten Zeichnungen stellen die verschiedenen Geflechte schematisch dar. Plectologische Einzelheiten sind in andern Zeichnungen gegeben und können dem Text entnommen werden.

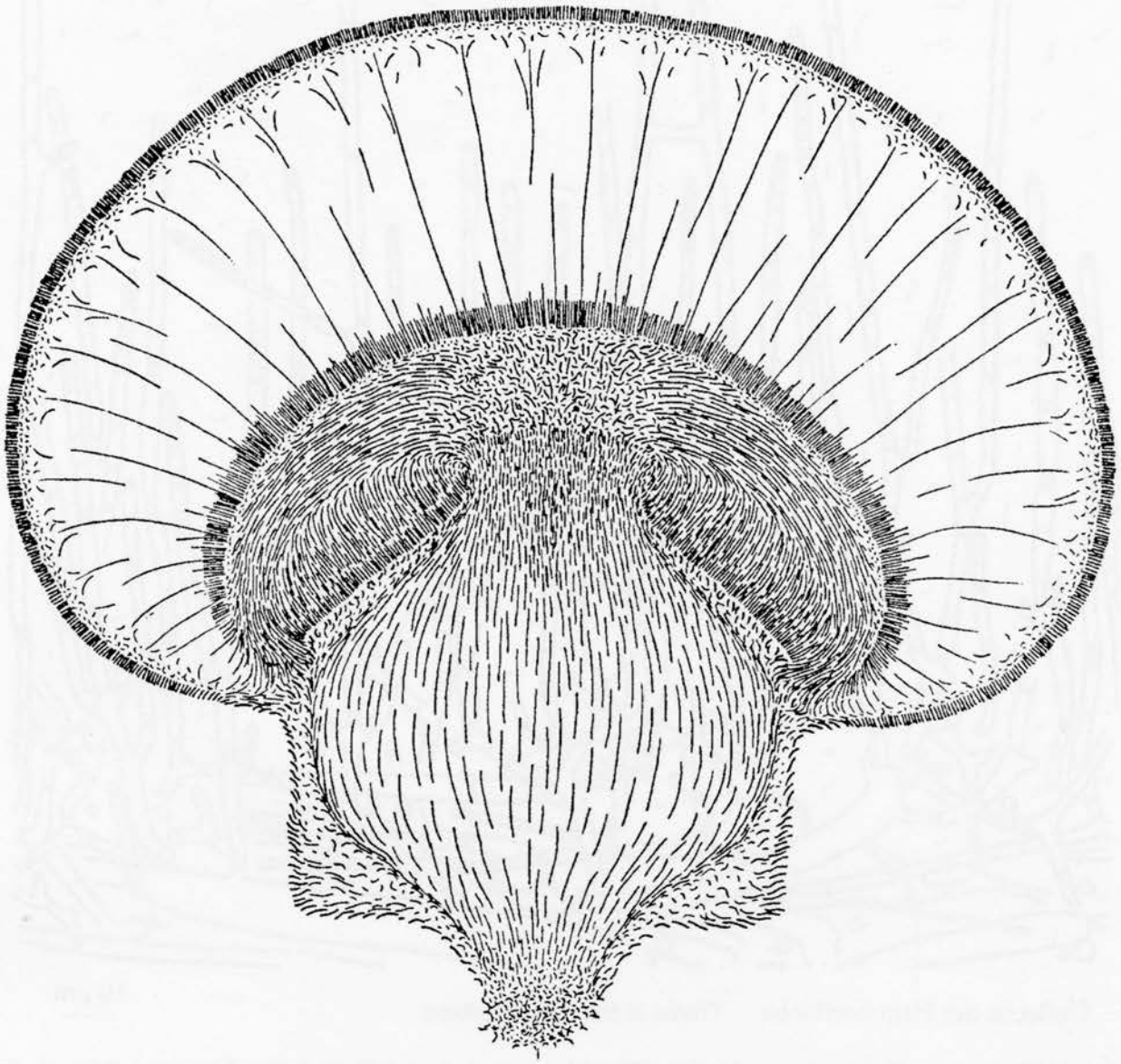
Einige Hyphen des Myceliums treten dicht gedrängt aus dem Holz an die Oberfläche des Substrates und bilden innerhalb weniger Stunden einen Nodulus. Dieser ist etwa 120-200 µm breit und 60-100 µm hoch und besteht aus wirr verwobenen generativen Hyphen. Von der Oberseite wachsen 2-3 µm dicke Hyphen seitlich nach oben aus, so dass ein flacher Kegel mit breiter Basis entsteht. Dieser Kegel liegt mit seiner flachen Basis dem Holz auf und ist durch den ursprünglichen Nodulus mit dem Mycelium verbunden. Seine Hyphen sind mehr oder weniger aufgerichtet und leicht verwoben.



Figur 9.67: Schema der ersten Stadien der amphikleistoblematen, exocarpen Entwicklung des tropischen Blätterpilzes *Oudemansiella canarii*. Das Pileoblem und das Cauloblem sind lockere Beläge auswachsender Hyphen, die zusammen ein Amphikleistoblem bilden, das wie ein "Velum universale" eine allgemeine Schutzhülle darstellt. Das Pileoblem differenziert sich zu einer stark gelatinösen Hutdeckschicht (in **C**). In **B** ist die unter dem Kleistoblem gelegene Palisade sichtbar, die sich zum Hutrand und zur Hymenialanlage entwickelt. – Nach Corner 1934, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.67: Diagrams of the early development of the tropical gill fungus *Oudemansiella canarii*. In **A** the primordial shaft grew up from the nodulus. The main part consists of ± parallel hyphae of the stipe initial, but the hyphae of the top part are more interwoven and indicate the pileus initial. The primordium is entirely covered by a loose layer of outgrowing generative hyphae. This is interpreted as being an amphiblema composed of a pileoblema and a cauloblema. The distinction is justified by the fact that the pileoblema later develops into the gelatinous pileipellis (fig. **C**) whereas the cauloblema does not gelify. In **B** the palisade later forming the pileus margin and the hymenophoral initial is visible where the two metablemas meet. The two metablemas fuse to form an amphicleistoblema that acts like a "universal veil." For this reason Corner (1934, the author of these drawings) calls the development "indirect and hemiangiocarpic," and Reijnders (1963) calls this species "monovelangiocarpic."

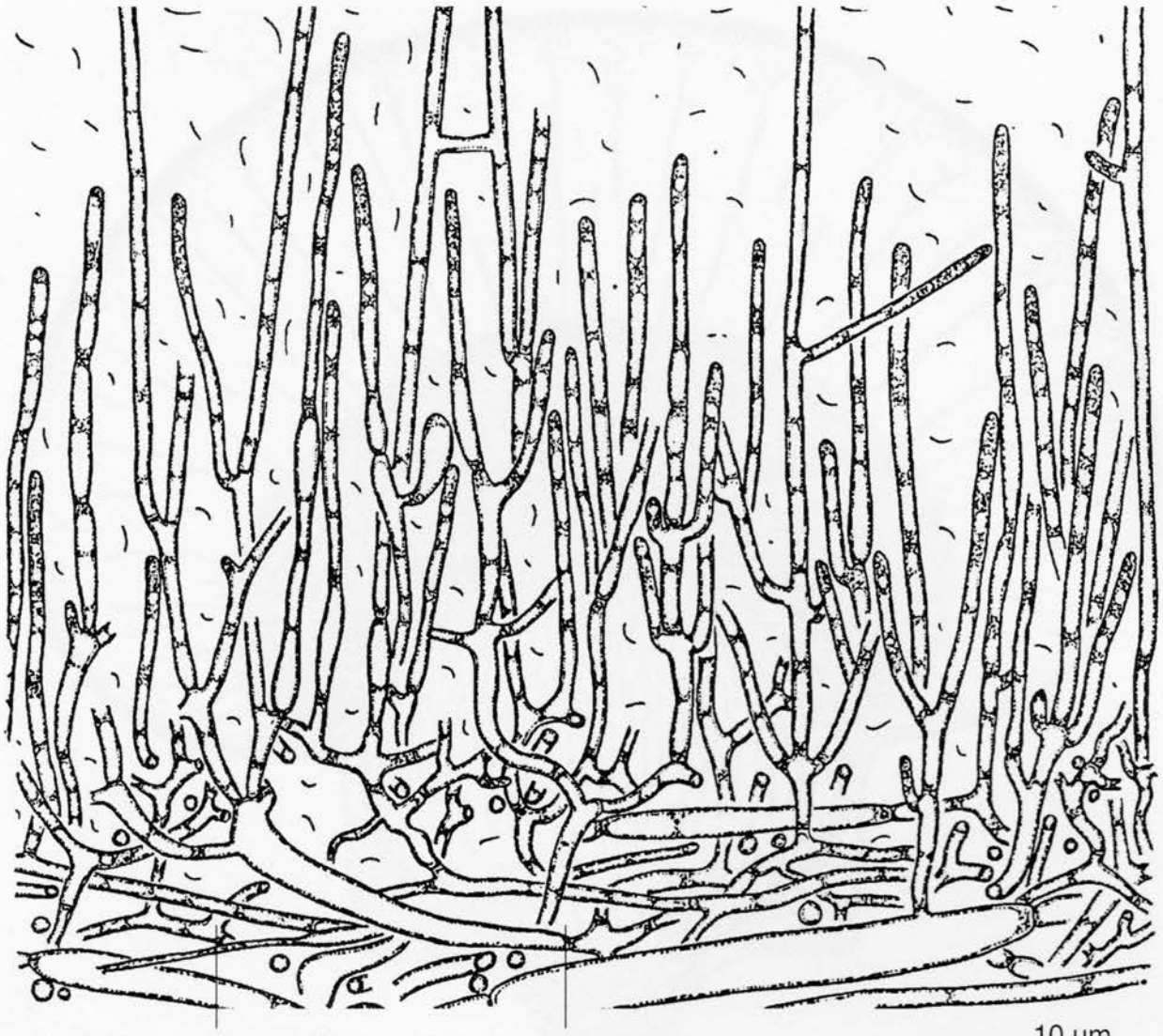
Innerhalb von etwa 12 Stunden wächst der Kegel durch Verzweigung und Ausweitung seiner Hyphen auf 5-6 µm zu einer Dicke von etwa 0,5-0,6 mm und durch Spitzenwachstum seiner Hyphen zu einer Höhe von 0,9-1,1 mm heran. Die Hyphen der unteren Hälfte sind locker verwoben längs gerichtet, im Scheitel hingegen wirr verflochten. An den seitlichen Oberflächen (auf dem Kegelmantel) wachsen abstehende und nach oben geneigte Hyphen aus, deren freie Endzellen auf 5-8 µm Dicke anschwellen. Dadurch entsteht ein kurzzelliges, lockeres Metablem (Fig. 9.67 A).



Figur 9.68: Vollständig ausgebildetes, etwa 6 mm breites Basidiom von *Oudemansiella canarii* vor dem Aufschirmen des Hutes. Der Hutrand berührt die Stieloberfläche; die Art ist claustropileat. Das Cauloblem zwischen den Lamellen und dem Stiel bildet beim erwachsenen Pilz eine ringartige Zone auf der Stielbasis. – Nach Corner 1934, elektronisch kopiert.

Figure 9.68: Completely formed primordium of *Oudemansiella canarii* about 6 mm high before the strechting of the upper part of the stipe and the opening of the cap. The cap margin now touches the stipe surface, thus the species is also claustropileate. The cauloblema situated between the gills and the stipe leaves a ring like zone on the upper part of the base of the stipe (This is in sharp contrast with the nature of the ring or cortina of endocarpic species where the ring is formed by the residual protoplect or the lipsanoblema). This species is epinodular, exocarpic and amphicleistoblemate.

Nun beginnen sich die Hyphen im Scheitel des Primordiums reichlich zu verzweigen und in allen Richtungen zwischen den bestehenden Hyphen zu wachsen. So entsteht die dichte, wirrhyphige Hutanlage, die nach wenigen Stunden zu einer apikalen Schwellung heranwächst. Diese Hutanlage bleibt stets vom Pileoblem bedeckt. Knapp über dem Stielansatz wachsen seitwärts aus der Hutanlage parallele, etwa horizontale, schwach nach unten geneigte



Figur 9.69: Inneres Trichoderm des Ixo-Pileoblems auf dem Scheitel des "inneren Pilzes" des reifen Basidioms von *Oudemansiella canarii*, wie es in der Figur 9.68 gezeigt ist. – Nach Corner 1934, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.69: Internal trichodermium of the ixo-pileoblema on the top of the "inner mushroom" of the mature basidiome of *Oudemansiella canarii* as shown in the figure 9.68.

Hyphen aus und ordnen sich zu einer 60-70 µm breiten Palisade, die aber bald breiter wird. Der obere Teil dieser Palisade ist die Anlage des Hutrandes, der untere Teil wird zur Hymenialanlage. Seitlich ist die ganze Palisade von einer dünnen Lage aufsteigender Hyphen bedeckt, die dem Cauloblem entspringen (Fig. 9.67 B). Die Hutrandanlage wächst radial nach aussen und bildet die nur leicht verwobene, vorwiegend radialhyphige Trama des Hutrandes. Dieser bleibt immer vom Pileoblem bedeckt. Der Hutrand wächst zunächst waagrecht, biegt aber schliesslich nach unten um. Aus dem unteren Palisadenteil wachsen 3-5 µm dicke Hyphen parallel und gedrängt nach unten. Diese Hymenialanlage stösst bald auf den von einem dünnen Cauloblem bedeckten Stiel (Fig. 9.67 C).

Einige Hyphen des Pileoblems wachsen rasch radial aus und scheiden reichlich Schleim aus. Ihre abstehenden Enden verzweigen sich stark und bilden eine dünne Schicht wirr verwobener Hyphen aus der wiederum radial abstehende Hyphen auswachsen. Diese bleiben aber kurz und bilden ein äusseres Trichoderm. Auf diese Weise entsteht über dem Hut eine 1,5-2,5 mm dicke Schleimschicht, die von radialen Hyphen spärlich durchzogen, innen von einem verschleimten Trichoderm begrenzt und aussen von einem trockenen Trichoderm bedeckt ist.

Die Hyphen des Hutrandes wachsen seitlich über die Hymenialanlage hinaus, biegen stark nach unten und wachsen auf den Stiel zu, bis sie dessen Cauloblem berühren. Damit ist dieser Pilz auch claustropileat.

Die Lamellen entwickeln sich vom Stiel her nach aussen und folgen dem seitlichen Wachstum des Hutes. Es gibt nie eine klar sichtbare Hymenophoralhöhle; denn im selben Mass, wie sich der Hut vom Stiel abhebt wachsen die Lamellen nach unten. Die Lamellentrama wird von senkrecht herabwachsenden Hyphen gebildet, deren Verzweigungen oder Enden sich nach aussen biegen. Durch reichlichere Verzweigung und Septierung dieser waagrechten Hyphen entsteht das kurzzellige Subhymenium, und die Endzellen der waagrechten Hyphen schwellen zu den Basidien an. Die Pleurocystiden entstehen vor der Septierung der waagrechten Hyphen, so dass sie das Subhymenium durchdringen. Die Lamellenschneide ist lange Zeit offen, denn die Cheilocystiden entstehen erst nach Stillstand des abwärts gerichteten Breitenwachstums der Lamellen.

Das Aufschirmen des Hutes und das Strecken des Stieles beruhen vorwiegend auf turgeszenter Zellstreckung und Hyphenerweiterung. Der Hutrand löst sich von der Basalscheibe des Stieles und hinterlässt dort einen schwachen Ring. Die äussere Palisade über der Schleimschicht des Hutes platzt auf und der Schleim tropft ab. Reste der äusseren Palisade sind einige Zeit auf dem Schleim als kleine Wärzchen sichtbar.

Die Hyphen der Schleimschicht und deren beiden Trichodermen mitsamt den darunter liegenden, dünnen wirrhyphigen Schichten sind schnallenlos; alle andern Hyphen des Fruchtkörpers tragen Schnallen an jeder Septe.

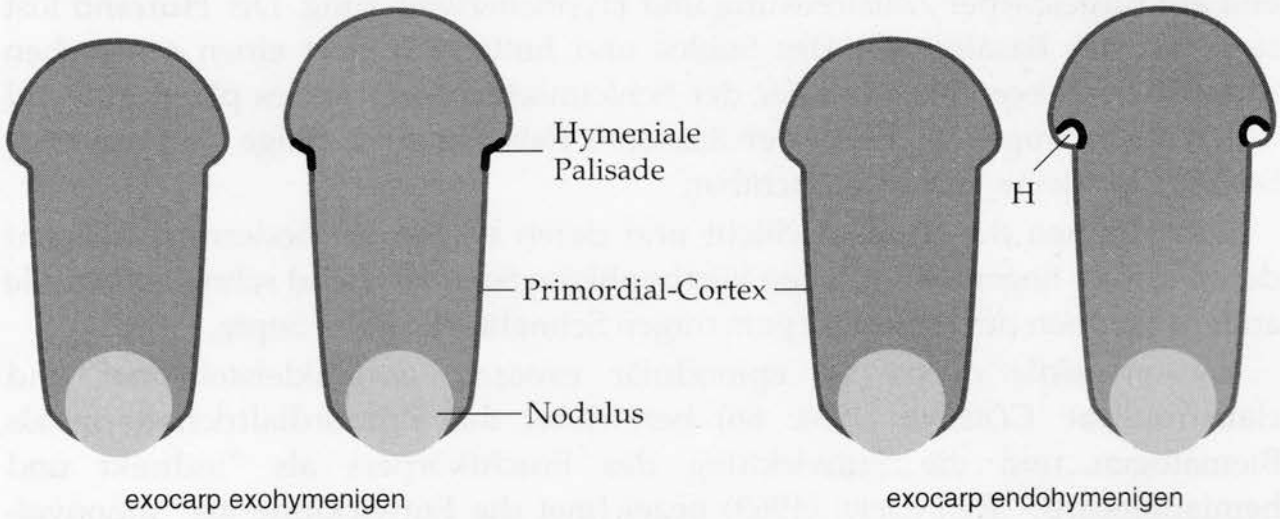
Oudemansiella canarii ist epinodulär exocarp, amphikleistoblemat und claustropileat. CORNER (1934: 86) bezeichnet das Primordialtrichoderm als Blematogen und die Entwicklung des Fruchtkörpers als "indirekt und hemiangiocarp." REIJNDERS (1963) bezeichnet die Entwicklung als "monovelangiocarp oder sehr schwach bivelangiocarp, (vielleicht sogar mixangiocarp)" und "stipitocarp (oder ein wenig pileostipitocarp?)". Er fasst das Amphiblem als «Velum universale» auf, das sich aber nicht wie das "Velum universale" der endocarpen Pilze aus einem Archiblem entwickelt.

Weitere Beispiele von Pilzen mit kleistoblemater Exocarpie sind: *Suillus bovinus* (REIJNDERS 1948), *S. placidus, S. granulatus* (ELROD & SNELL 1940), *S. aeruginascens, Gyroporus cyanescens* (REIJNDERS 1963), *Boletinus paluster* (GENTIL & SNELL 1953), *Hygrophorus agathosmus, H. olivaceoalbus* (KÜHNER 1926a), *H. hypothejus* (REIJNDERS 1948), *Mycena bulbosa* (KÜHNER 1925) und *M. stylobates* (REIJNDERS 1952; Schema Fig. 9.56).

Endohymenigene Exocarpie (endo-: innen, hymenigen: ein Hymenium bildend): Fruchtkörper epinodulär, exocarp, endohymenigen, ametablemat oder metablemat. Das Wesentliche an dieser Entwicklung ist das **Auftreten einer kleinen Hymenialhöhle** durch die Bildung eines nach unten wachsenden Hutrandes **unter der primordialen Rinde** und die Verlagerung der Hymenialanlage in diese Hymenialhöhle (Fig. 9.70). Der Cortex wird durch die Expansion des Hutes in einem frühen Entwicklungsstadium am Hutrand aufgerissen, bisweilen sogar vor dem Auftreten der Hymenialanlage. Die Hyphen der Hymenialanlage durchwachsen oder ersetzen also die primordiale Rinde nicht. Dies wird als erster Schritt zur endomatrikalen Entwicklung aufgefasst.

Durch das frühe Aufreissen der primordialen Rinde am Hutrand gleicht die endohymenigene Entwicklung schon bald einer claustropileaten Entwicklung, und reife Pilze lassen keinen Unterschied mehr erkennen. Es ist deshalb wichtig, sehr junge Stadien zu untersuchen.

Die endohymenigene Exocarpie wird von REIJNDERS (1963) bald als eine Paravelangiocarpie, bald als eine Gymnangiocarpie verstanden. Letztere



Figur 9.70: Vergleich der exohymenigenen Exocarpie mit der endohymenigenen Exocarpie. Die beiden Entwicklungsarten unterscheiden sich nur durch das Auftreten einer kleinen Hymenialhöhle **(H)** unter der primordialen Rinde der exocarp-endohymenigenen Pilze.

Figure 9.70: Comparison of the exohymenigenous and the endohymenigenous exocarpy. The difference between these two developmental types resides only in the fact that in the endohymenigenous type a small hymenial cavity **(H)** develops under the primordial cortex, whereas in the exohymenigenous type the hymenium palisade either replaces the cortex or grows through it.

schliesst neben der endohymenigenen Exocarpie auch die ablemate Nodulocarpie von *Coprinus plicatilis* und *Hebeloma intrusa* ein (REIJNDERS 1952: 81) und vereinigt dadurch zwei ganz verschiedenartige Entwicklungstypen.

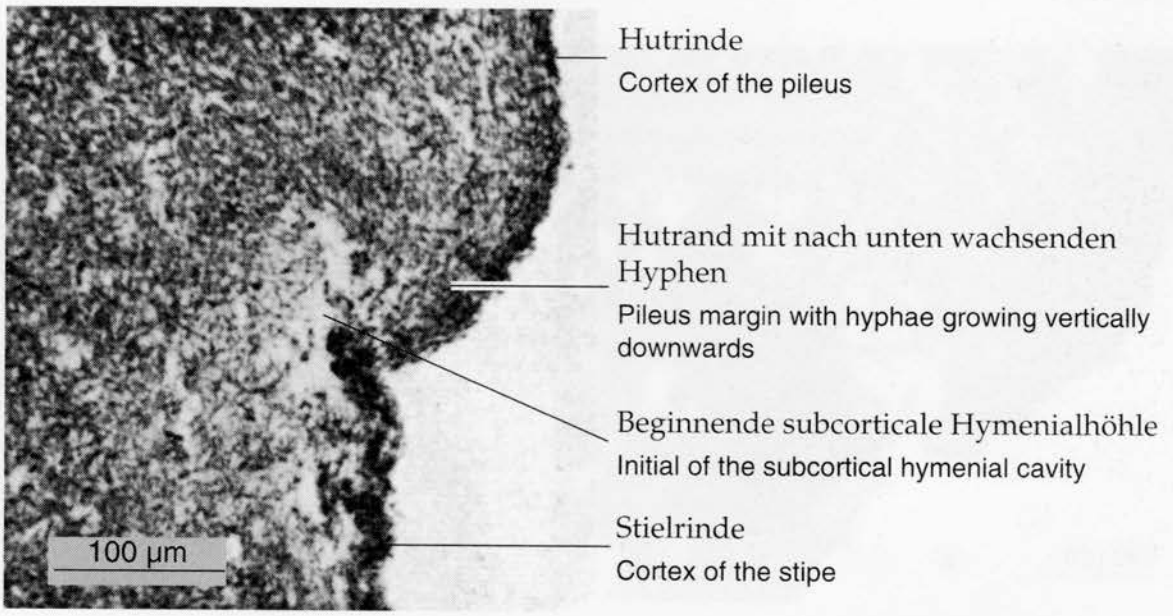
Beispiele: *Clitocybe geotropa, Tricholomopsis rutilans, Ripartites tricholoma.*

Clitocybe geotropa – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von REIJNDERS (1963: 52). Die dort veröffentlichten Fotografien lassen zwar die Geflechte als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen, aber Einzelheiten über den Bau des Primordiums und über die Hyphen müssen dem Text entnommen werden.

Das Primordium der Figur 9.71 hat einen Hutdurchmesser von 1,6 mm. Sein Stiel besteht aus 3 µm dicken, mehr oder weniger parallelen Hyphen, der Hut aus 2-3 µm dicken, wirr verwobenen Hyphen. Auf der Oberfläche schliessen sich die Hyphen zu einer dichten Rinde zusammen.

Am unteren, äusseren Rand des Hutes wachsen aus dem irregulären Protoplect dünne Hyphen unter der Rinde nach unten und bilden so den Hutrand, der sich bald umbiegt und gegen den Stiel wächst. Dadurch entsteht die **subcorticale Hymenialhöhle**, die anfangs noch einige protoplectische Hyphen enthält.

Später entsteht an der Decke der Hymenialhöhle die hymeniale Palisade, und die primordiale Rinde reisst entlang des Hutrandes auf. Dann beginnen



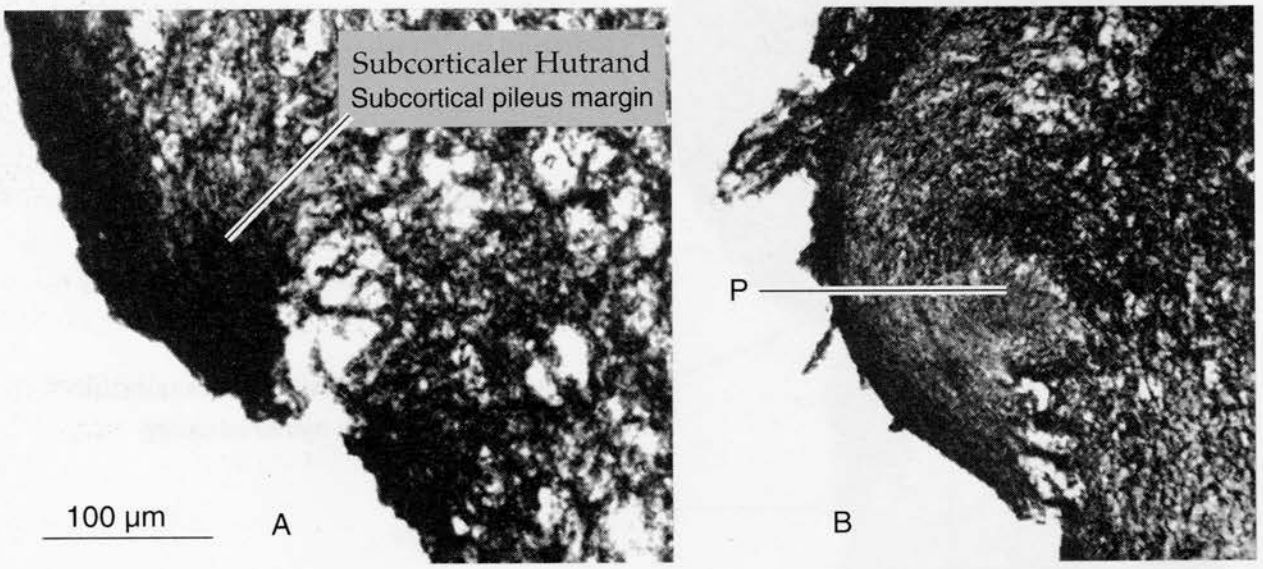
Figur 9.71: Exocarpe, endohymenigene Entwicklung: Subcorticale, noch einige Hyphen enthaltende Hymenialhöhle eines 1,6 mm breiten Primordiums von *Clitocybe geotropa* vor dem Zerreissen der Rinde. Die Hymenialanlage ist noch nicht ausgebildet. – Nach Reijnders 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.71: Exocarpous, endohymenigenous development of *Clitocybe geotropa:* The subcortical hymenial cavity still contains some primordial hyphae and has not yet produced the hymenial initial. The primordium is 1.6 mm wide.

die Lamellen nach unten zu wachsen, während sich der Hutrand entrollt und der Hut aufschirmt. Die Rinde bleibt bestehen, Metableme werden nicht gebildet.

REIJNDERS (1963) nennt diese Entwicklung einmal gymnangiocarp (S. 52, 163), einmal paravelangiocarp (S. 224, 233, 250, 346), und in seiner Übersicht von 1986 schreibt er auf S. 25 "there is no trace of a veil, also in small primordia", aber auf S. 29 stellt er fest "an envelope ... is saved ... This is the innate veil".

Tricholomopsis rutilans hat eine ähnliche Hymenial-Entwicklung wie *Clitocybe geotropa* (REIJNDERS 1963: 57), aber es kommt hier vor, dass die primordiale Rinde bereits vor dem Auftreten der Hymenial-Palisade zerreisst (Fig. 9.72 A). Im Gegensatz zu *Clitocybe geotropa* entsteht auf dem Hut unter der Rinde ein Metablem aus radial auswachsenden Hyphen, das sich zum Trichoderm des reifen Pilzes entwickelt. Dieses Metablem stösst die Rinde nach aussen, wobei diese in kleinste Fragmente zerrissen wird. REIJNDERS (1963: 264) erwägt die Möglichkeit, dieses Metablem als ein "velum emanatum" zu betrachten, sieht aber davon ab, ähnlich wie er das bei *Panellus serotinus* und *Russula emetica* getan hat (vgl. S. 782-784). Er nennt die Entwicklung von *Tricholomopsis rutilans* paravelangiocarp (1963: 163, 224) oder "angiocarpie tout à fait rudimentaire" (1963: 58). Diese zwei Bezeichnungen schliessen sich nicht aus, denn die Paravelangiocarpie ist ein Unterbegriff der Primären Angiocarpie.



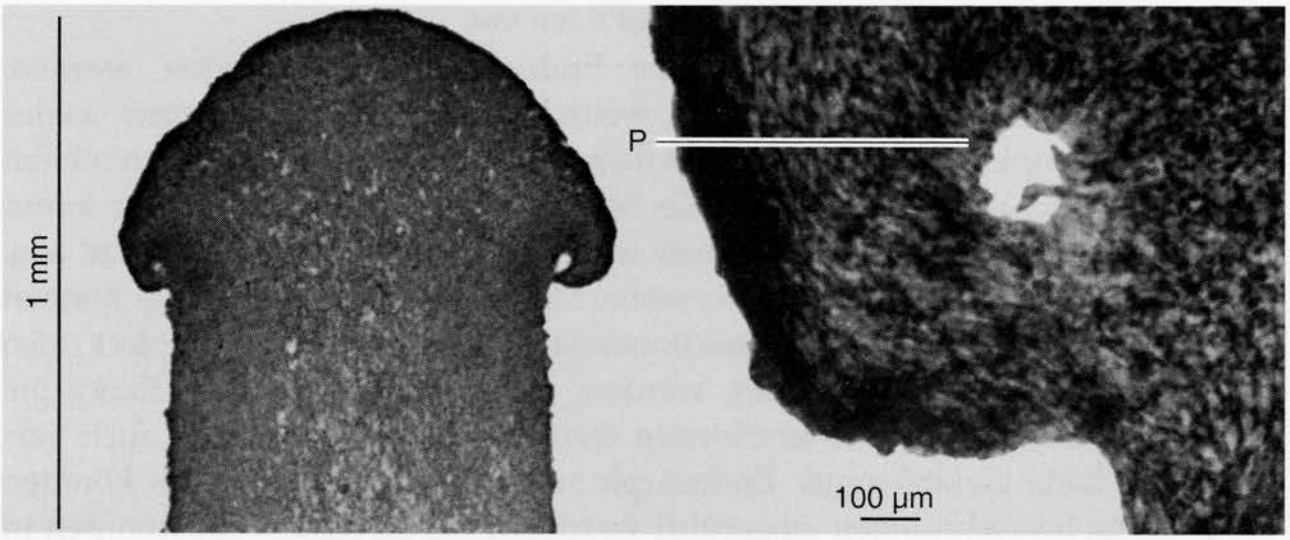
Figur 9.72: Bildung der subcorticalen Hymenialhöhle bei *Tricholomopsis rutilans*. **A:** Die primordiale Rinde ist bereits zerrissen, aber die Höhle enthält noch keine Palisade, wohl aber einige primordiale Hyphen. **B:** Die Rinde ist am Zerreissen und enthält bereits eine hymeniale Palisade **(P).** – Nach Reijnders 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.72: Formation of the subcortical hymenial cavity in *Tricholomopsis rutilans*. **A:** The primordial cortex is torn but the cavity still contains some protoplectic hyphae and has not yet formed the hymenial palisade. **B:** The cortex is being torn apart by the extension of the pileus and the hymenial cavity contains the hymenial palisade **P.**

Ripartites tricholoma – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von REIJNDERS (1963: 63). Die dort veröffentlichten Fotografien lassen zwar die Geflechte andeutungsweise als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen (Fig. 9.73), aber Einzelheiten über den Bau und die Hyphen müssen dem Text entnommen werden.

Auch diese Art zeigt eine ähnliche Entwicklung wie *Clitocybe geotropa.* Bei diesem Pilz hält REIJNDERS (1963) fest, dass in der Stielbasis ein wirr verflochtenes Geflecht vorkommt, aus dem die Hyphen des Stieles empor wachsen. Dieses Geflecht ist wahrscheinlich der Nodulus. Die primordiale Rinde besteht nicht wie bei den beiden vorhergehenden Arten aus periklinen, sondern aus wirr verflochtenen Hyphen. Es tritt kein Metablem auf.

REIJNDERS (1963) nennt diesen Pilz einmal gymnangiocarp (S. 64, 167), einmal paravelangiocarp (S. 224, 233, 346), ähnlich wie er das schon bei *Clitocybe geotropa* getan hat.



Figur 9.73: Exocarp-endohymenigene Entwicklung von *Ripartites tricholoma.* Hutrand und hymeniale Palisade **(P)** entwickeln sich unter der primordialen Rinde, aber sonst gleicht diese Entwicklung stark einer exohymenigenen, claustropileaten Entwicklung. – Nach Reijnders 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.73: Exocarpous and endohymenigenous development of *Ripartites tricholoma.* The pileus margin and the hymenial initial palisade **(P)** develop under the primordial cortex, but otherwise this developmental type strongly resembles the exohymenigenous claustropileate development.

ENDOCARPIE

Die Endocarpie (endo- = innen; carp- = Frucht) zeichnet sich durch die **endomatrikale Entwicklung** der Fruchtkörperanlage aus. Pilze mit einer exocarpen, endohymenigenen Entwicklung (z.B. *Clitocybe geotropa*, S. 793) leiten zur einfachsten Form der Endocarpie über, die durch eine stärkere Verlagerung der ganzen Fruchtkörperanlage ins Innere des Protoplectes gekennzeichnet ist, das dadurch zur **Matrix** wird. Die Matrix wächst **epinodulär** aus dem Nodulus aus. Meist wird die äussere Zone der Matrix vom künftigen Basidiomgeflecht ausgeschlossen und stellt ein einfaches "Velum universale innatum" dar, das hier **Archiblem** genannt wird (S. 770). Es kann aber auch vorkommen, dass das Archiblem von den nach aussen wachsenden Hyphen der Hutanlage durchdrungen wird. Das so entstandene Mischgeflecht befindet sich beim reifen Pilz auf der Hutoberfläche und wird **Velipellis** genannt (KUYPER 1986). Es wurde bei einigen Arten der Gattungen *Cortinarius* und *Inocybe* gefunden (DOUGLAS 1916, 1920), kommt aber wahrscheinlich auch bei andern endocarpen und vielleicht sogar auch bei endonodulären Pilzen vor.

Es können **zwei Kategorien** der Endocarpie unterschieden werden. **Archiblemate Endocarpie** ist gegeben, wenn keine Metableme auftreten, weder vom Restprotoplect, noch von der inneren Basidiomanlage. Das Archiblem zeigt kein Wachstum und ist deshalb beim erwachsenen Fruchtkörper kaum mehr sichtbar. Reife Basidiome sehen wie exocarpe, ametablemate Pilze aus. **Metablemate Endocarpie** liegt vor, wenn Metableme auftreten. Diese können von einem Organ der inneren Basidiomanlage oder vom Restprotoplect (also vom Archiblem selbst) gebildet werden. Ähnlich wie bei der Exocarpie verschiedene Metableme unterschieden werden können, so können auch verschiedene Fälle metablemater Endocarpie unterschieden werden. Es könnten daher mehr Bezeichnungen eingeführt werden, oder all diese Fälle könnten in eine einzige Variante zusammengefasst und durch entsprechende Adjektive präzisiert werden. Hier wird der zweite Weg beschritten. Die bei der Exocarpie eingeführte Terminologie der Metableme eignet sich auch zur näheren Bezeichnung einiger Fälle der metablematen Endocarpie, denn ein endomatrikales Basidiom kann die gleichen Metableme bilden wie ein exocarper Fruchtkörper. So können die pileoblemate, cauloblemate, amphiblemate, pileokleistoblemate, caulokleistoblemate und amphikleistoblemate Endocarpie unterschieden werden, zu denen noch weitere, aus den **matrikalen Metablemen** abgeleitete Fälle gestellt werden müssen. Es können auch verschiedene matrikale Metableme unterschieden werden. Am häufigsten ist wohl das **Lipsanoblem**, das sich aus dem zwischen Stiel und Hut gelegenen residuellen Protoplect (= Lipsanoplect) entwickelt, und das meist auch den Stiel bedeckt. Beim erwachsenen Pilz tritt es in der Form einer Cortina oder eines Ringes auf. Häufig wächst das ganze um die Basidiomanlage gelegene Restprotoplect zu einem Metablem aus, für

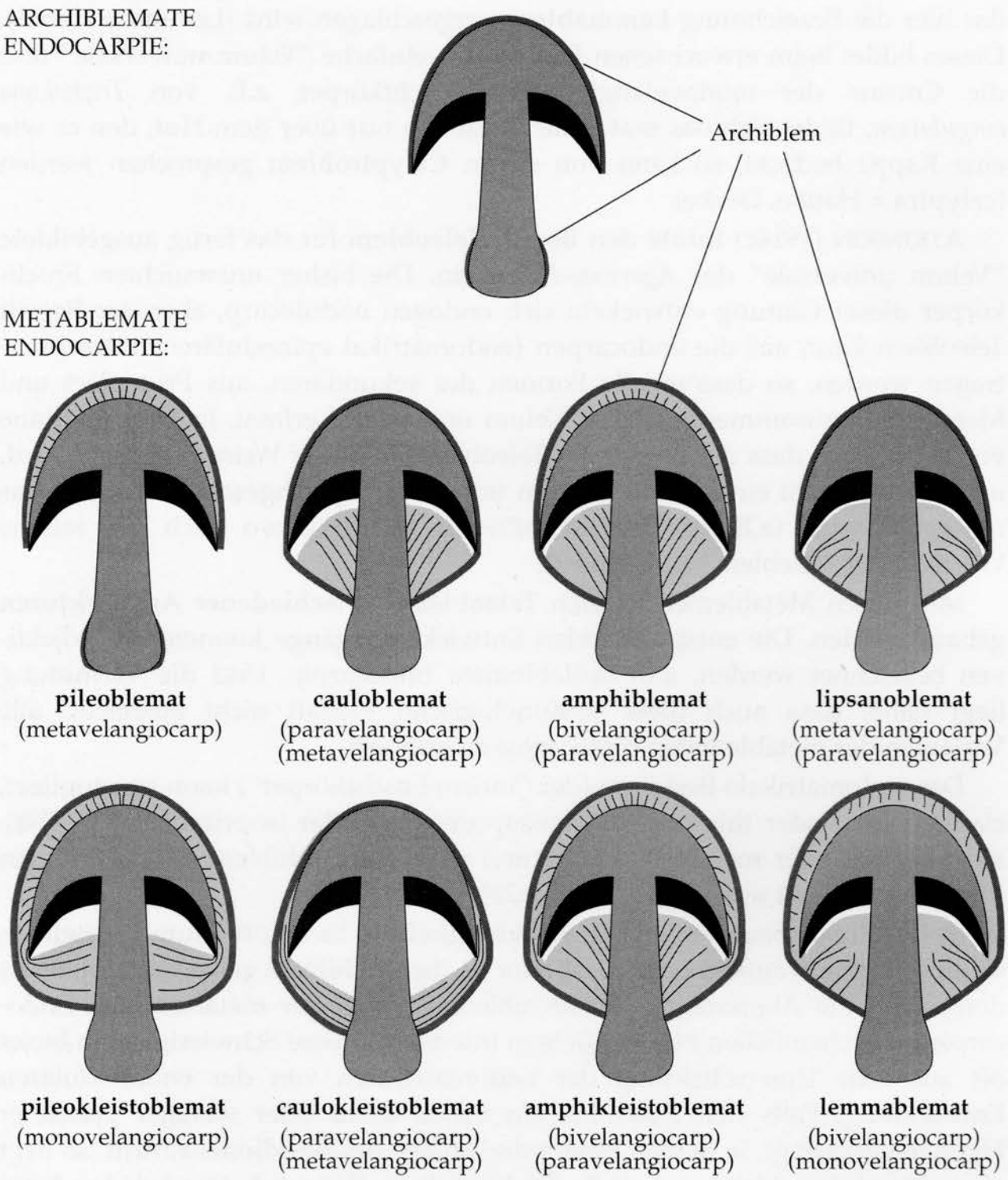
das hier die Bezeichnung **Lemmablem** vorgeschlagen wird (Lemma = Hemd). Dieses bildet beim erwachsenen Pilz oft das einfache "Velum universale" und die Cortina der monovelangiocarpen Fruchtkörper, z.B. von *Tricholoma cingulatum*. Bildet sich das matrikale Metablem nur über dem Hut, den es wie eine Kappe bedeckt, so kann von einem **Calyptroblem** gesprochen werden (calyptra = Haube, Decke).

ATKINSON (1914c) führte den Begriff **Teleoblem** für das fertig ausgebildete "Velum universale" der *Agaricus*-Arten ein. Die bisher untersuchten Fruchkörper dieser Gattung entwickeln sich endogen nodulocarp, aber der Begriff Teleoblem kann auf die endocarpen (endomatrikal epinodulären) Pilze übertragen werden, so dass er alle Formen des sekundären, aus Protoplect und Metablemen zusammengesetzen "Velum universale" erfasst. Es liegt im Sinne von ATKINSON, dass der Begriff des Teleoblems in dieser Weise gebraucht wird, und dass er nicht einfach mit "Velum universale" gleichgesetzt wird, wie das oft getan wird (z.B. in HAWKSWORTH & al, 1983, wo auch die falsche Wortbildung "teleblem" zu lesen ist).

Mit diesen Metablemen können **Teleobleme verschiedener Architekturen** gebaut werden. Die entsprechenden Entwicklungsgänge können mit Adjektiven bezeichnet werden, z.B. cauloblemate Endocarpie. Und die Vermutung liegt nahe, dass auch diese terminologische Vielfalt nicht ausreicht, alle Varianten der metablematen Endocarpie zu erfassen.

Das endomatrikale Basidiom (der "innere Fruchtkörper") kann apertopileat, claustropileat oder thigmopileat, anisoprimordial oder isoprimordial (S. 768), ametablemat oder metablemat sein, und auch das Archiblem kann durch ein Metablem ergänzt werden (Fig. 9.45, 9.74).

In der Praxis bestehen einige **Schwierigkeiten**. Es ist oft kaum feststellbar, ob ein Metablem auftritt oder nicht oder ob das Archiblem gewachsen ist. So ist denn auch die Abgrenzung der archiblematen von der metablematen Endocarpie in solchen Fällen von fraglichem Interesse. Grosse Schwierigkeiten bietet oft auch die Unterscheidung der endomatrikalen von der endonodulären Entwicklung. Falls dem Nodulus ein Schaft mehr oder weniger paralleler Hyphen entspringt, in dessen Innern die Anlage des Basidioms auftritt, so liegt eine epinoduläre Matrix vor. Falls der Nodulus selbst wächst und dadurch ein beachtlich grosses Organ wirr verwobener und dicht gedrängter generativer Hyphen entsteht, so dass die Anlage des Basidioms im Innern dieses grossen Nodulus entsteht, so liegt Nodulocarpie vor. Dabei kann auch ein (in diesem Falle noduläres und wirrhyphiges) äusseres Restprotoplect auftreten, das wie das epinoduläre matrikale Restprotoplect als "Velum universale innatum" in weiteren Sinn aufgefasst werden kann. Bisweilen wächst diese äussere Hülle zu einem Metablem heran, das Bulboblem genannt wird; und das dem Lipsanoblem analoge "velum partiale" wird Mesoblem genannt (s. S. 861).



Figur 9.74: Die archiblemate Endocarpie und einige Beispiele metablemater Endocarpie. Das dunkelgrau gezeichnete Archiblem besteht aus dem äusseren Cortex und dem Restprotoplect. Die Metableme sind hellgrau dargestellt. Die Herkunft und die allgemeine Wachstumsrichtung der Metablemhyphen sind durch schwarze Linien angezeigt. Der Nodulus befindet sich in der Basisknolle des Stieles. In Klammern einige rekursive Bezeichnungen nach dem terminologischen Analogsystem von Reijnders.

Figure 9.74: The archiblemate endocarpy and some examples of metablemate endocarpies. The archiblema is shown dark grey. It consists of the denser cortex on the outside and the residual protoplect on the inside. The metablemas are shown light grey. The origin and general growth direction of the hyphae of the metablemas are indicated by black lines. In parenthesis some of Reijnders' recursive expressions based on his analog system of terminology.

In den Frühstadien der endomatrikalen Entwicklung kontrastiert der wirrhyphige Nodulus an der Stielbasis mit der mehr oder weniger parallelhyphigen Stielanlage; zu Beginn der endonodulären Entwicklung ist der plectologische Unterschied zwischen dem Stielgeflecht und dem Basalgeflecht viel weniger auffällig oder gar nicht vorhanden. Es ist zur Unterscheidung der beiden Fälle unumgänglich, die allerersten Primordialstadien zu untersuchen. Leider fehlt diese Information in der überwiegenden Mehrzahl der veröffentlichten Studien über die Carpogenese der Blätterpilze, und es ist deshalb gar wohl möglich, dass in der folgenden Besprechung der eine oder andere Pilz falsch interpretiert wird. Neue Studien sind nötig um Klarheit zu schaffen.

Alternative Terminologie der endocarpen Pilze. – REIJNDERS (1948, 1963, 1986) hat bereits einige Fälle metablemater Endocarpie benannt. Die Endocarpie fällt in seine Kategorie der "Primären Angiocarpie", die er in 7 Untertypen aufteilt (S. 760). Die **Hypovelangiocarpie** entspricht der archiblematen Endocarpie mit einem dünnen Archiblem. Die **Monovelangiocarpie** umfasst sowohl archiblemat endocarpe Pilze mit einem dickeren aber nicht wachsenden Archiblem, als auch teleoblemate Pilze mit einem Pileokleistoblem oder einem Lemmablem. Die **Bivelangiocarpie** ist dann gegeben, wenn in Gegenwart eines "Velum universale" auch das "Velum partiale" stark entwickelt ist, ungeachtet der Struktur des Teleoblems. Die **Paravelangiocarpie** zeichnet diejenigen Pilze aus, die ein stark entwickeltes "Velum partiale" und ein verschwindend geringes "Velum universale" zeigen, aber die Natur des "Velum partiale" bleibt unbestimmt. Bei der **Metavelangiocarpie** verdrängt ein Metablem das Archiblem oder wächst mit diesem zusammen, aber die Natur des Metablems bleibt unberücksichtig.

REIJNDERS' Terminologie ist ein **Analogsystem,** das nur auf dem Entwicklungsmodus, intern oder extern, des Hymeniums beruht ("Il faut avoir présent à l'esprit que ce classement ne se rapporte qu'au mode du développement (interne ou non) de l'hyménium." REIJNDERS 1948: 385). Er hat auch bewusst die komplizierteren Verhältnisse der Endocarpie ausser Acht gelassen: "En 1948 nous avons proposé une terminologie pour les formes d'angiocarpie où l'on ne tenait compte du voile émané que chez les espèces ne possédant pas un voile inné." (In 1948 haben wir eine Terminologie für angiocarpe Formen vorgeschlagen, in der man nur das velum emanatum der Arten ohne velum innatum berücksichtigte.) Dieses ausdrücklich gewollte Analogsystem führt zwangsläufig dazu, dass äusserlich ähnliche, aber auf Metableme verschiedener Herkunft beruhende Entwicklungsgänge mit einer einzigen rekursiven Bezeichnung belegt werden. Einige Beispiele sind in der Figur 9.74 erwähnt.

REIJNDERS kennt die Folgen seiner Analogterminologie, befürchtet aber, allzu unhandliche Bezeichnungen einführen zu müssen (1963: 232): "A l'aide d'une terminologie complexe on pourrait essayer de dénommer les trans-

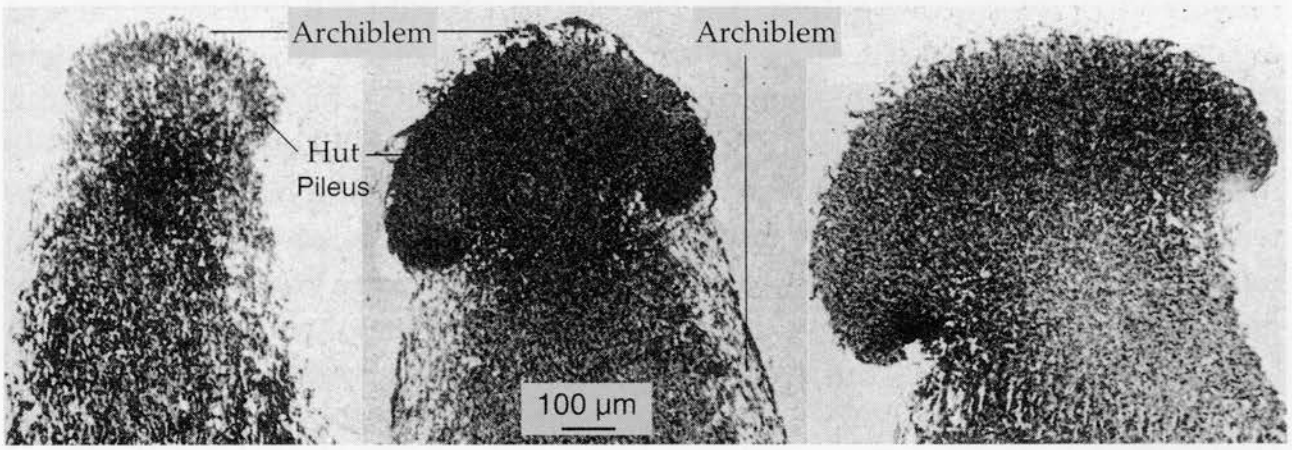
formations du voile inné et aussi son renforcement par suite d'une croissance secondaire d'hyphes; nous craignons qu'en ce cas la terminologie fût peu maniable; une brève description de la nature du voile en termes ordinaires sera préférable." (Mit Hilfe einer komplexen Terminologie könnte man versuchen, die Transformationen des Velum innatum und auch seine Verstärkung durch Sekundärwachstum der Hyphen zu benennen; wir glauben, dass eine solche Terminologie wenig praktisch sei; eine kurze Beschreibung der Natur des Velums mit gewohnten Ausdrücken ist vorzuziehen.)

Archiblemate Endocarpie

Bei einigen endocarpen Pilzen ist das Archiblem ein ausschliesslich primordiales Organ und zeigt kein Wachstum. Dadurch wird es beim Wachstum des Basidioms ausserordentlich stark verdünnt und auseinandergezogen, wie ein theoretisches Beispiel zeigt: Falls der (halbkugelige) Hut eines Primordiums von 1 mm Durchmesser von einem 100 µm dicken Archiblem bedeckt ist, so wird dieses bei einem Hutwachstum auf 5 cm Durchmesser so verdünnt, dass die Hyphen durchschnittlich ungefähr 100-200 µm voneinander entfernt zu liegen kommen. Das Archiblem kann nur mit dem Mikroskop festgestellt werden, und die reifen Pilze sehen wie ablemate, exocarpe Fruchtkörper aus. Da kein makroskopisch sichtbares "Velum" vorhanden ist, wird oft angenommen, solche Pilze seien "gymnocarp."

Bisher sind nur wenige archiblemat-endocarpe Arten bekannt geworden: *Laccaria laccata, Camarophyllopsis atropuncta, Xerocomus parasiticus* und *Tricholoma ustale* (REIJNDERS 1963). Nur die ersten drei werden hier beschrieben.

Laccaria laccata (oder eine nahe verwandte Art) – BEER (1911, als *Clitocybe laccatus*) hat entdeckt, dass die Primordien des Lacktrichterlings von einem

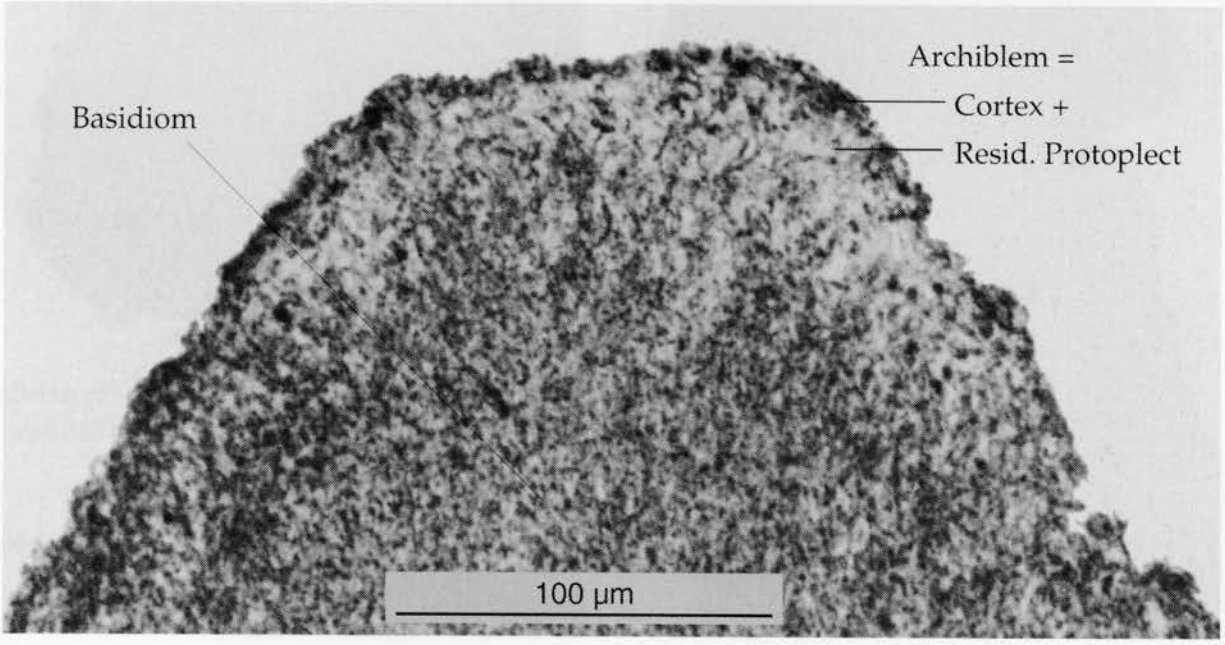


Figur 9.75: Archiblemate Entwicklungsstadien des Lacktrichterlings *Laccaria laccata* (oder einer nahe verwandten Art). In der Figur rechts hat der Hut begonnen aufzuschirmen; dabei wurde das Archiblem zerrissen. Dieses ist auf dem Hut als einige aufgerichtete Hyphen noch sichtbar. – Nach Beer 1911, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.75: Archiblemate development of *Laccaria laccata* (or of a closely related species). In the figure at the right hand side the archiblema has been ruptured by the expanding pileus.

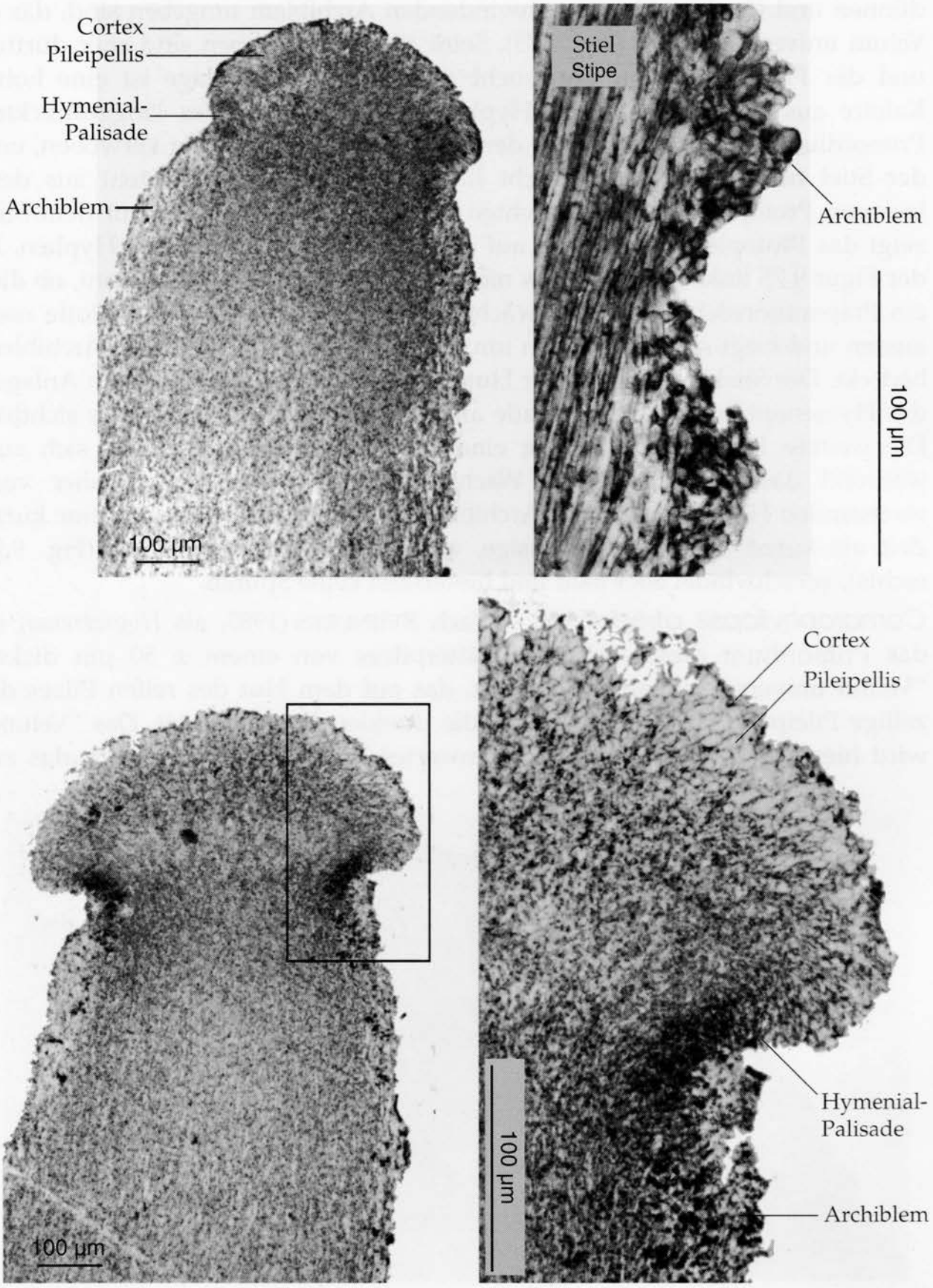
dünnen und (fast) spurlos verschwindenden Archiblem umgeben sind, das er Velum universale nennt (Fig. 9.75). Seine übrigen Angaben sind eher dürftig, und der Pilze sollte neu untersucht werden. Die Hutanlage ist eine hohle Kalotte aus eng verflochtenen Hyphen im oberen Teil des langgestreckten Primordiums. Die Hyphen unter der Kalotte sind weitmaschig verwoben, und der Stiel reicht in dieses Geflecht hinein. Das Archiblem besteht aus dem lockeren Protoplect und dem dichten Cortex (Fig. 9.75 Mitte). Auf dem Stiel zeigt das Protoplect verwobene, auf dem Hut radial angeordnete Hyphen. In der Figur 9.75 links ist der Cortex nicht sichtbar; aber es ist unbekannt, ob dies ein Präparationsfehler ist. Bald wächst der Rand der hohlen Hutkalotte nach aussen und biegt sich nach unten um, bleibt aber immer noch vom Archiblem bedeckt. Der Stiel hat sich mit der Hutanlage vereinigt, und die ersten Anlagen des Hymenophors sind als Palisade an der Innenseite des Hutrandes sichtbar. Die weitere Entwicklung gleicht einer Exocarpie. Der Hut dehnt sich aus, während das Archiblem kein Wachstum zeigt. Dieses wird daher vom wachsenden Hut zerrissen. Das Archiblem bleibt auf dem Hut noch eine kurze Zeit als kurze und unregelmässige, antiklinale Hyphen sichtbar (Fig. 9.75 rechts), verschwindet aber bald und hinterlässt keine Spuren.

Camarophyllopsis atropuncta – Nach REIJNDERS (1983, als *Hygrotrama*) ist das Primordium dieses seltenen Blätterpilzes von einem ± 50 µm dicken "Velum universale innatum" bedeckt, das auf dem Hut des reifen Pilzes die zellige Pileipellis und auf dem Stiel die dunklen Punkte bildet. Das "Velum" wird hier als Archiblem ohne nennenwertes Wachstum interpretiert, das auf



Figur 9.76: Scheitel des Primordiums von *Camarophyllopsis atropuncta* mit Basidiomanlage. – Nach Reijnders 1983, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.76: Top of the primordium of *Camarophyllopsis atropuncta* with basidiome initial covered by the archiblema consisting of the residual protoplect of the matrix and of the cortex.



Figur 9.77: Archiblemate endocarpe Entwicklung von *Camarophyllopsis atropuncta*. – Nach Reijnders 1983, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.77: Archiblemate endocarpic development of *Camarophyllopsis atropuncta*.

dem ausgewachsenen Pilz keine "Velumspuren" hinterlässt. Dementsprechend beschreibt ARNOLDS (1990: 111) die Gattung *Camarophyllopsis* mit "velum absent." Besser wäre "teleoblema absent."

Das jüngste von REIJNDERS (1983) untersuchte Primordium ist 0,7 mm lang und etwa einen halben Millimeter dick und besteht aus einem Bündel 2-3 µm dicker, paralleler Hyphen. Die äussere, ± 50 µm dicke Zone aus locker verwobenen Hyphen ist von einer 5-10 µm dicken Aussenschicht, dem Cortex, bedeckt. Der Cortex und die darunter liegende lockere Zone (das residuelle Protoplect der Matrix) stellen das Archiblem dar (Fig. 9.76). An der extremen Basis liegt der aus bis 8 µm dicken Hyphen wirr geflochtene Nodulus (nicht abgebildet).

Spätere Stadien sind in der Figur 9.77 abgebildet. Der Stiel besteht aus parallelen, 2-4 µm dicken generativen Hyphen, der Hut aus ± verflochtenen Hyphen. Unter dem Cortex bildet sich auf der Hutanlage die zellige Pileipellis und in der seichten Einschnürung unter dem Hut entsteht die hymeniale Palisade. Auf dem Stiel bildet das Archiblem unregelmässige Knäuel, die beim erwachsenen Pilz als dunkle Punkte erscheinen (DÜRST 1996). Das Bild der Figur 9.77 rechts unten zeigt, wie die Hymenialanlage entblösst wird. Der Hutrand besteht aus parallel gerichteten, nach aussen-unten wachsenden generativen Hyphen. Er biegt sich zum Stiel hin um, ohne ihn je zu erreichen.

Nach REIJNDERS (1983) geht die Pileipellis aus dem "Velum universale" hervor. Seine Bilder zeigen, dass sie aus dem residuellen Protoplect entsteht, das REIJNDERS als Teil des Velums auffasst.

Diese Entwicklung ist epinodulär, endomatrikal apertopileat, archiblemat endocarp. REIJNDERS nennt sie monovelangiocarp.

Xerocomus parasiticus – Dieser kleine, auf den Fruchtkörpern von *Scleroderma* wachsende Röhrling wurde von KÜHNER (1926a) und REIJNDERS (1933, 1948) untersucht. Auf der Peridie des Bauchpilzes entstehen die etwa kugeligen Noduli von nur 0,8-0,9 mm Durchmesser. Das Protoplect besteht aus 3-4 µm dicken, wirr verwobenen generativen Hyphen. Es ist von einer locker geflochtenen Aussenschicht umgeben. Im nächsten untersuchten Stadium bilden die aus dem Nodulus in die Höhe wachsenden, 2-3 µm dicken Hyphen einen ungefähr 3 mm langen, keuligen Stiel, der ein kugeliges, etwa 1 mm breites Köpfchen trägt. Stiel und Hut sind von einem lockerhyphigen Archiblem bedeckt. Im Stiel sind die Hyphen subregulär, im Köpfchen verwoben angeordnet. In der seichten Verengung an der Basis des Köpfchens wachsen plasmareiche (und dadurch stark färbbare) Hyphen zwischen den Hyphen des Archiblems nach aussen und bilden die erste, noch unregelmässige Hymenialanlage. Diese erreicht jedoch die Oberfläche nicht, sondern bildet sich in der inneren Zone des Archiblems. Ähnlich wie die Hymenialanlage bilden sich auch die Hutrinde und die Stielrinde in der inneren Zone des Archiblems.

Während der weiteren Entwicklung bildet sich ein Hutrand, der sich nach unten umbiegt, der aber nie die Stieloberfläche erreicht. Die hymeniale Palisade bleibt auf die Hutunterseite beschränkt; es tritt also kein Stielhymenium auf. Erst wenn der Hut etwa 4-5 mm Breite erreicht hat, bildet sich das röhrige Hymenophor durch herabwachsende Hyphen.

Xerocomus parasiticus ist epinodulär endocarp, schwach endomatrikal apertopileat und archiblemat. KÜHNER (1926a: 204) spricht das Archiblem als "voile général" an, bezeichnet den Pilz aber als "gymnocarpe." REIJNDERS (1948) nennt ihn "hypovélangiocarpe (paravélangiocarpe)."

Metablemate Endocarpie

Unter metablemater Endocarpie wird eine Ansammlung verschiedener Fälle endomatrikaler Entwicklung verstanden, denen das Auftreten von Metablemen gemeinsam ist (Fig. 9.74, S. 804). Oft treten auch mehr oder weniger komplex gebaute Teleobleme auf (S. 803). Im Gegensatz zum Archiblem sind Spuren der Metableme oder der Teleobleme bei den erwachsenen Pilzen oft als Warzen oder Pusteln, als häutige oder faserige, trockene oder schleimige Beläge oder Flecken auf dem Hut oder auf dem Stiel, als Cortina oder als Ring sichtbar, die alle als "Velumreste" in die beschreibend-taxonomische Literatur eingegangen sind. Dies ist auch für manche Metableme der exocarpen Pilze der Fall, so dass aus ihrer blossen Anwesenheit noch nicht auf Endocarpie geschlossen werden darf.

Die von REIJNDERS über viele Jahre betriebene Forschung hat eine ungeahnt reiche Vielfalt metablemat-endocarper Entwicklungen aufgedeckt. Gemessen an der Zahl der bekannt gewordenen Blätterpilze bleibt aber die Zahl der untersuchten Pilze bescheiden, und so ist es wahrscheinlich, dass in Zukunft noch weitere Entwicklungsgänge gefunden werden.

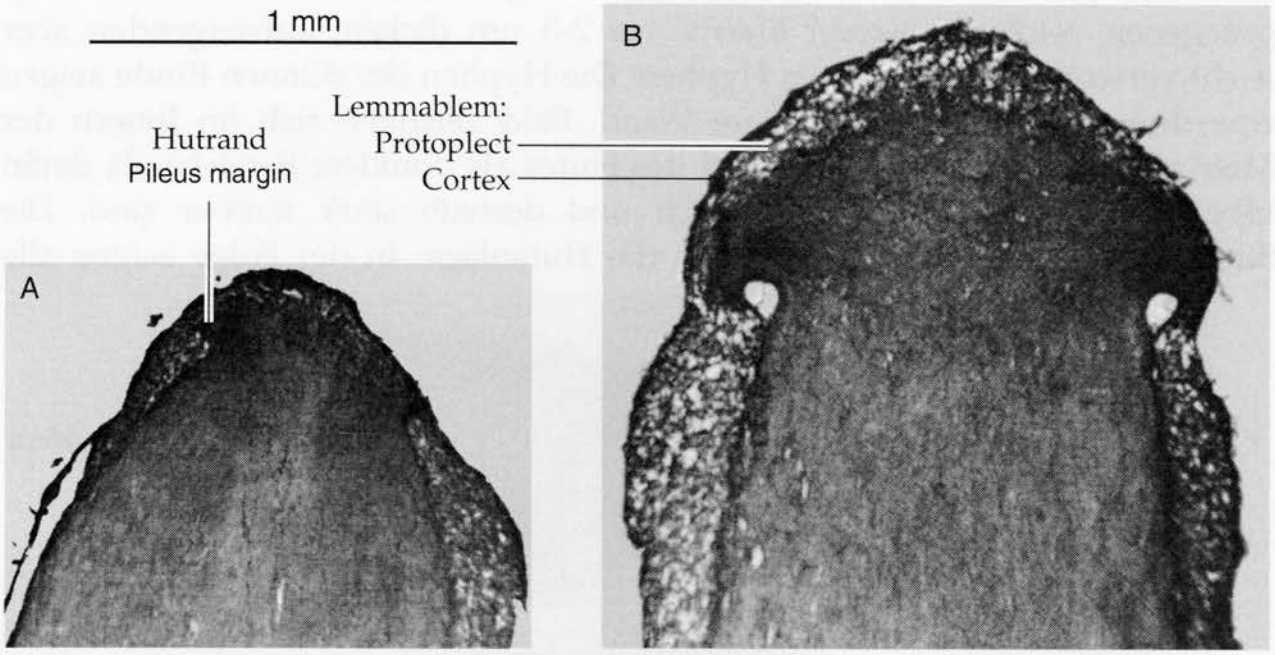
Wie bereits auf S. 805 dargestellt, berücksichtigt die von REIJNDERS geschaffene Terminologie zwar die Herkunft der Metableme exocarper Pilze (Stipitangiocarpie, Pilangiocarpie und Mixangiocarpie), nimmt aber nur wenig Rücksicht auf die Herkunft der "Velumhyphen" der endocarpen Pilze und kann deshalb nicht alle gefundenen Fälle terminologisch unterscheiden, was zur Vereinigung manchmal recht verschiedenartiger Entwicklungsgänge unter einem einzigen rekursiven Begriff führen kann.

Tricholoma cingulatum – In der Gattung *Tricholoma* fallen einige Arten durch eine faserige **Cortina** auf, die bei jungen Basidiomen den Hutrand mit der Stieloberfläche verbindet und nach dem Aufschirmen des Hutes einen Ring bildet. Diese Cortina stammt vom Lemmablem, das durch Wachstum des Archiblems entstanden ist. Eine dieser Arten ist *Tricholoma cingulatum*, die von REIJNDERS (1963) untersucht wurde (Fig. 9.78).

Das jüngste von REIJNDERS untersuchte Primordium ist etwas über einen halben Millimeter dick. Es ist flaschenförmig, zeigt noch keine Hutanlage,

besteht aus subparallelen Hyphen, und der dünnere, obere Teil ist von einem locker verwobenen Archiblem bedeckt.

In einem etwas über 1 mm breiten Primordium zeichnet sich der Hut knapp unter dem Scheitel ab (Fig. 9.78 A). Das Protoplect des Archiblems hat stark an Volumen zugenommen, besonders ganz oben am Stiel knapp unter dem Hut. Das Basidiom unter dem Lemmablem zeigt eine dichtere, dunkler erscheinende Rinde, die auf dem Stiel besser ausgebildet ist als auf dem Hut. Der reife Pilz besitzt dementsprechend einen glatten Stiel und einen rauhen Hut. Im Laufe der weiteren Entwicklung wächst der Hutrand nach aussen und biegt sich nach unten um. Dadurch entsteht eine Hymenialhöhle, in die später die Lamellen hineinwachsen. Das Lemmablem ist weiter gewachsen, zeigt aber immer noch seinen Aufbau aus Cortex und ursprünglichem Protoplect. Seine Hyphen sind



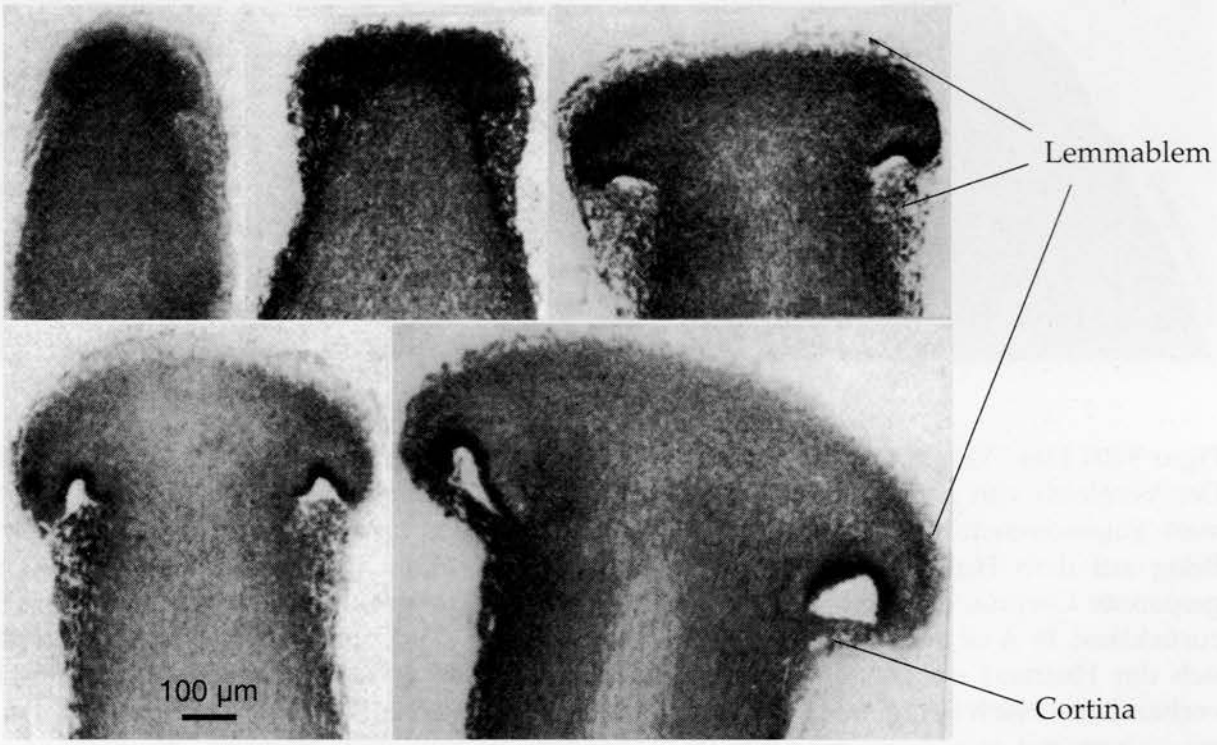
Figur 9.78: Das "Velum universale" von *Tricholoma cingulatum* besteht aus einem Lemmablem. Der Vergleich von A und B zeigt deutlich, dass das Protoplect des Archiblems an Volumen stark zugenommen hat. Beim erwachsenen Pilz bleibt das Lemmablem als dünner, faseriger Belag auf dem Hut und auf dem Stiel sichtbar und bildet eine vom Hutrand zum Stiel gespannte Cortina, die beim Aufschirmen des Hutes zerreisst und einen Ring auf dem Stiel zurücklässt. In **A** ist der junge Hutrand sichtbar, und der Cortex hat sich links abgelöst. In **B** hat sich der Hutrand eingerollt und so eine Hymenialhöhle gebildet. Es ist kein Lipsanoblem vorhanden. – Nach Reijnders 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.78: The "universal veil" of *Tricholoma cingulatum* is a simple lemmablema. The comparison of the figures A and B shows clearly that the protoplect of the archiblema has increased in volume. The lemmablema leaves some fibrous traces on the cap and stem of the mature basidiome and forms the fibrous cortina spanning the gap between the cap margin and the stipe. When the cap opens the cortina is ruptured and leaves a ring on the stipe. In **A** the young cap margin just formed, and the cortex has been detached. In **B** the margin has inrolled and formed a hymenial cavity. No lipsanoblema is present. The surface of the basidiome beneath the archiblema is delimited by a denser cortex. On the stipe this cortex is better circumscribed than on the cap. As a result the mature stem is smoother than the cap surface.

an der dichten Oberfläche parallel periklin angeordnet, darunter aber wirr und sehr locker verwoben. Da weder ein Lipsanoplect noch ein Lipsanoblem vorhanden sind, ist dieser Pilz epinodulär endomatrikal, lemmablemat endocarp. REIJNDERS (1963) nennt ihn monovelangiocarp.

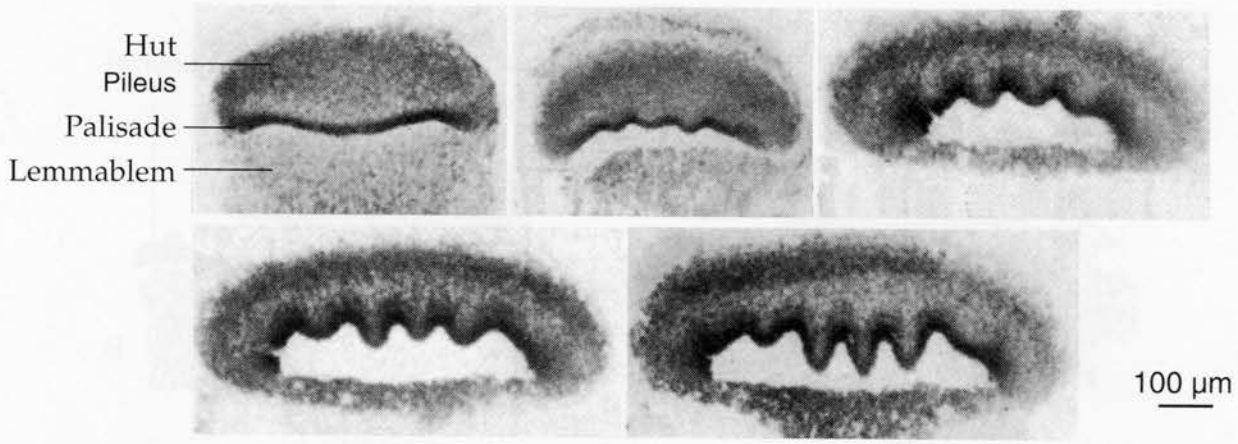
Tubaria furfuracea (oder eine nahe verwandte Art) – Die Basidiome des Artenkomplexes um *Tubaria furfuracea* zeigen vor dem Aufschirmen eine Cortina, die entweder auf dem Stiel oder auf dem Hutrand einige Spuren hinterlässt. Diese Cortina stammt vom Lemmablem. Eine dieser Arten wurde von WALKER (1919) untersucht; aber es ist ungewiss, um welche Art es sich handelt. Die dort veröffentlichten Fotografien lassen zwar die Geflechte einigermassen als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen (Fig. 9.79), aber Einzelheiten müssen dem Text entnommen werden.

Das jüngste untersuchte Stadium (nicht abgebildet) besteht aus einer langgezogenen, leicht konischen Matrix aus 2-3 µm dicken, aufsteigenden aber leicht verwobenen generativen Hyphen. Die Hyphen der dünnen Rinde zeigen eine dickere und stärker färbbare Wand. Bald zeichnen sich im Innern der Matrix die Anlagen des Stieles und des Hutes als dunklere Bereiche ab, deren Hyphen 1,5-2 µm dick, plasmareich und deshalb stark färbbar sind. Die Stielanlage tritt etwas früher auf als die Hutanlage. In der Folge zeigen alle



Figur 9.79: Einige Stadien der lemmablemat endocarpen Entwicklung von *Tubaria furfuracea*. Das Lemmablem ist unter dem Hutrand besonders stark ausgebildet und wird beim reifen Pilz als Cortina sichtbar. – Nach Walker 1919, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.79: Lemmablemate endocarpic development of *Tubaria furfuracea* (or of a closely related species). As is clearly visible in these photographs, the lemmablema is formed by the growth of the archiblema whose volume increases on the pileus and under the pileus margin, where it forms the cortina of the adult mushroom. The pileus is apertopileate. Reijnders 1963 calls this fungus monovelangiocarpic.



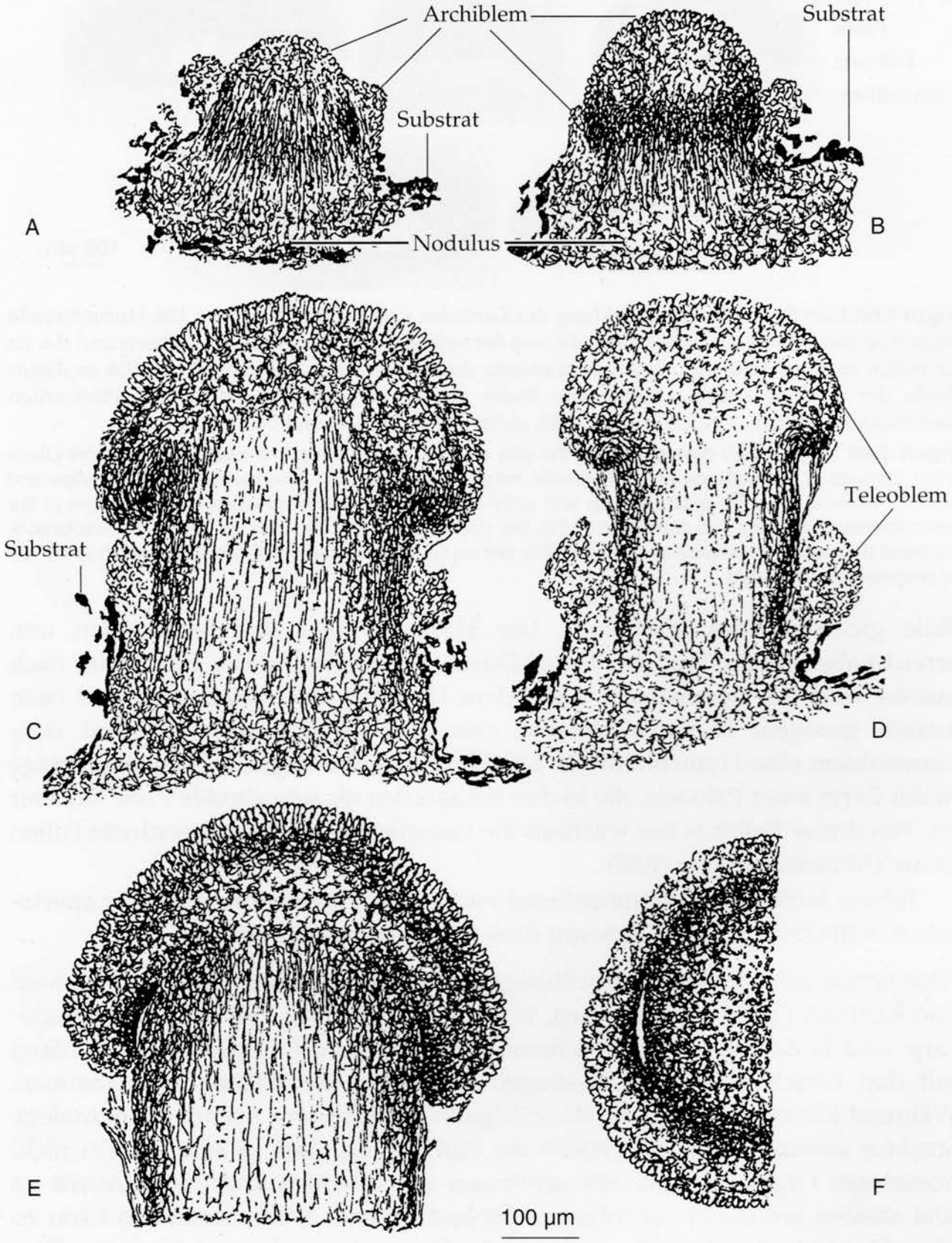
Figur 9.80: Laevihymeniale Entwicklung der Lamellen von *Tubaria furfuracea*. Die Hutunterseite trägt eine durchgehende, glatte Palisade, aus der radiale Falten nach unten wachsen und die zu Lamellen werden. Unten ist die Hymenialhöhle durch das Lemmablem begrenzt, das an dieser Stelle die künftige Cortina bildet. Die Bilder zeigen Tangentialschnitte durch Primordien verschiedenen Alters. – Nach Walker 1919, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.80: Levihymenial development of the gills of *Tubaria furfuracea*. The lower surface of the pileus initial consists of the palisade of the hymenial initial. This palisade is continuous around the stipe and smooth. From it radial gill folds develop and grow down into the hymenial cavity whose bottom is the lemmablema particularly well developed at this site (compare figure 9.79). This part of the lemmablema is visible in the mature basidiome as a cortina. The photographs show tangential sections through primordia of progessively older ages.

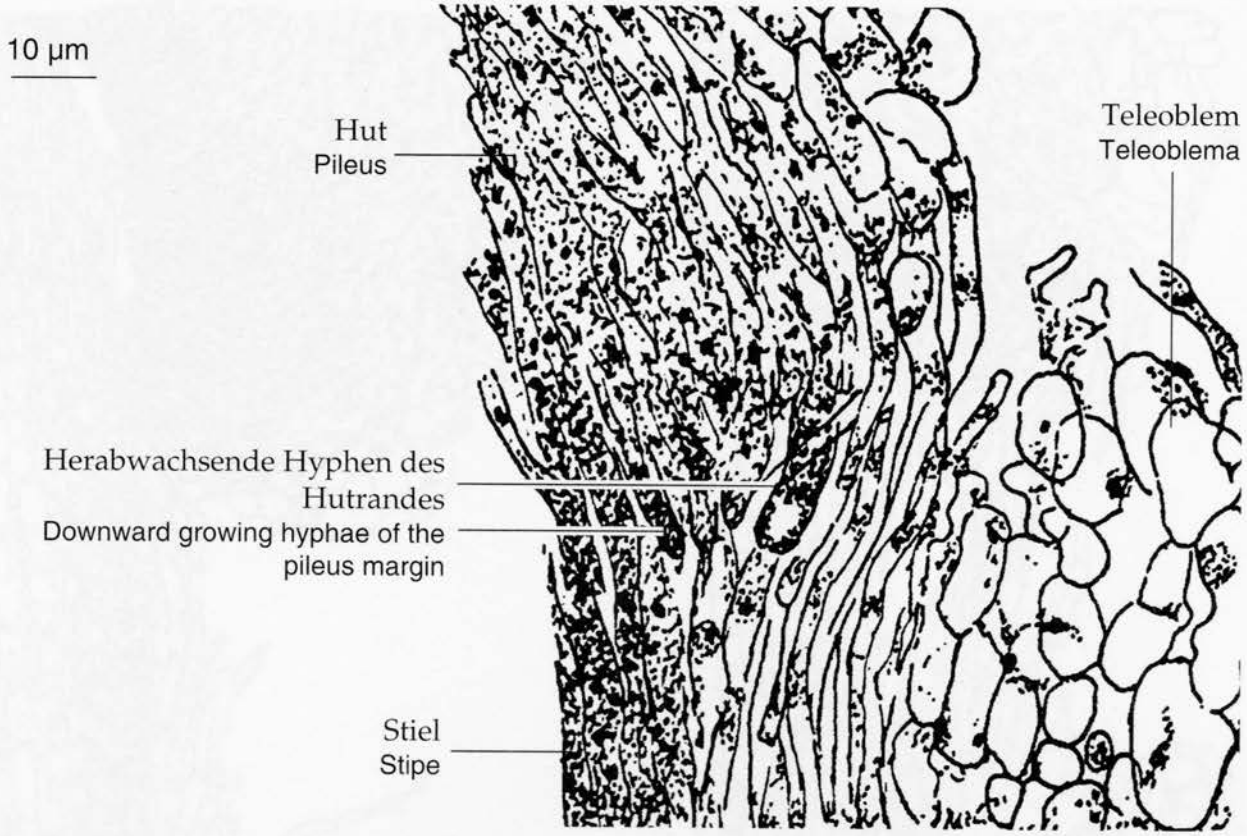
Teile gleichmässiges Wachstum. Der Hutrand biegt sich nach unten um, erreicht aber nie die Stieloberfläche. Durch das Wachstum des Hutrandes nach aussen wird das Lemmablem unter dem Hut vom Stiel abgehoben und nach aussen gezogen. Dadurch entsteht zwischen der Hutunterseite und dem Lemmablem eine Hymenialhöhle. Die Hutunterseite trägt die Hymenialanlage in der Form einer Palisade, die in den Fotografien als sehr dunkle Zone sichtbar ist. Von dieser Palisade her wachsen die Lamellen als radial angeordnete Falten in die Höhle hinein (Fig. 9.80).

Tubaria furfuracea ist lemmablemat-endocarp, stipitoprimordial und apertopileat. REIJNDERS (1963: 171) nennt diesen Pilz monovelangiocarp.

Marasmius rotula – Die Entwicklungsgeschichte dieses kleinen Pilzchens wird von KÜHNER (1933) als angiocarp, von REIJNDERS (1963: 151) als paravelangiocarp, und in diesem Buch als lemmablemat endocarp interpretiert. Dies hängt mit den verschiedenen Auffassungen der Natur der Pileipellis zusammen. Während KÜHNER geneigt ist, die Pileipellis als eine dem Archiblem homologe Struktur anzusehen, ist REIJNDERS der Auffassung, dass es sich um ein nicht homologes Organ handelt. Wir schliessen uns der Meinung von KÜHNER an und stützen uns dabei auf folgende Beobachtungen: a) Ein Metablem kann zu einer Hutdeckschicht werden, wie bei der Besprechung der metablematen Exocarpie dargestellt wurde, b) KÜHNER (1933) hat bei *Marasmius rotula* festgestellt, dass die Pileipellis mit dem "Velum" nahtlos verbunden ist und dass die Pileipellis als apikale, einschichtige Fortsetzung des seitlichen, vielschichtigen



Figur 9.81: Entwicklung von *Marasmius rotula*. Erklärung im Text. – Nach Kühner 1933, elektronisch kopiert und bearbeitet.



Figur 9.82: Abwärts wachsende Hyphen des thigmopileaten Hutrandes von *Marasmius rotula*. – Nach Kühner 1933, elektronisch kopiert und bearbeitet.

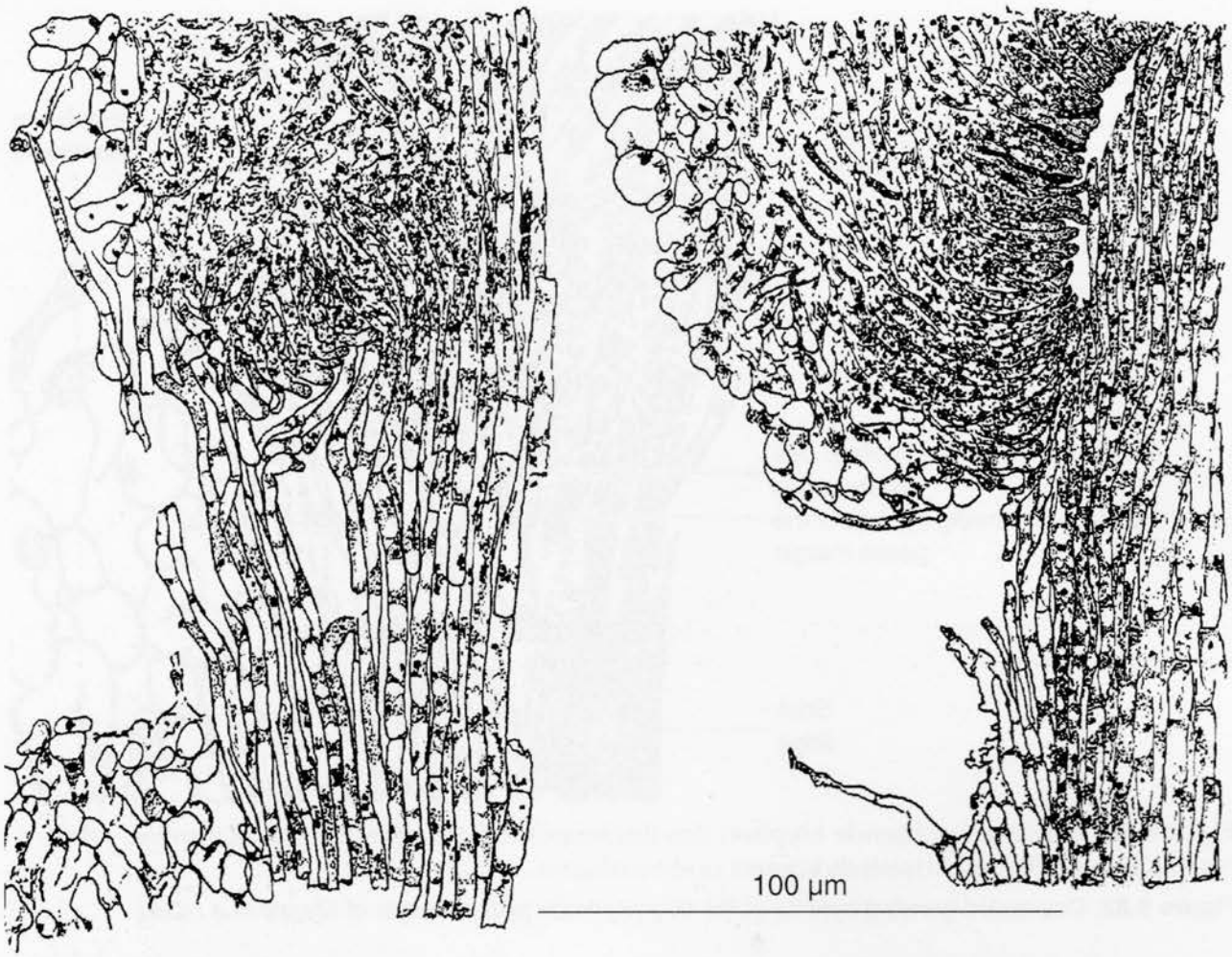
Figure 9.82: Downward growing hyphae of the thigmopileate pileus margin of *Marasmius rotula*.

Lemmablems aufgefasst werden kann.

Bereits die nur 100-200 µm grossen Primordien zeigen eine Differenzierung in einen wirrhyphigen Nodulus, einen parallelhyphigen Stiel und einen wirrhyphigen Hut (Fig. 9.81 A). Die Hyphen der Hutanlage sind 1,5-3 µm dick, die der Stielanlage sind 2-3,5 µm dick. Der Stiel ist von einem aus periklinen, kurzzelligen Hyphen bestehenden Protoplect eingehüllt, dessen Oberfläche von etwas grösseren, blasigen Zellen bedeckt ist. Diese beiden Schichten werden als matrikales Restprotoplect und Cortex verstanden. Die zellige Aussenschicht dieses Archiblems setzt sich ohne Unterbruch auf den Hut fort,

---

‹‹ **Figure 9.81**: Lemmablemate endocarpic development of *Marasmius rotula*. **A:** The nodulus forms within the woody substrate and the primordium breaks through the wood. It already shows a stipe with ± parallel hyphae, a pileus with interwoven hyphae and a cellular pileipellis which is continuous with the archiblema. **B:** The pileus enlarges. The hyphae of the pileus margin grow vertically downwards in close contact with the stipe, or even between the superficial hyphae of the stipe. **C:** Every part of the basidiome grows, including the archiblema which thus becomes a teleoblema. **D:** The stipe elongates and ruptures the lateral part of the teleoblema. **E, F:** The pileus margin grows vertically down along the stipe surface. Both drawings show that the young palisade is in direct contact with the stipe surface but begins to withdraw at places. There are still some remnants of the teleoblema, but later they disappear. – In this case the archiblema situated on the pileus turns into a pileipellis, but elsewhere it turns into a teleoblema. This lemmablemate endocarpic development is epinodular, endomatricular, endohymenigenous, thigmopileate and archiblemate, the archiblema developing into the pileipellis and into a caulo-teleoblema.



Figur 9.83: Bildung des internen Hutrandes und der initialen Hymenialpalisade bei *Marasmius rotula*. – Nach Kühner 1933, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.83: Formation of the internal pileus margin and the hymenophore initial in *Marasmius rotula*.

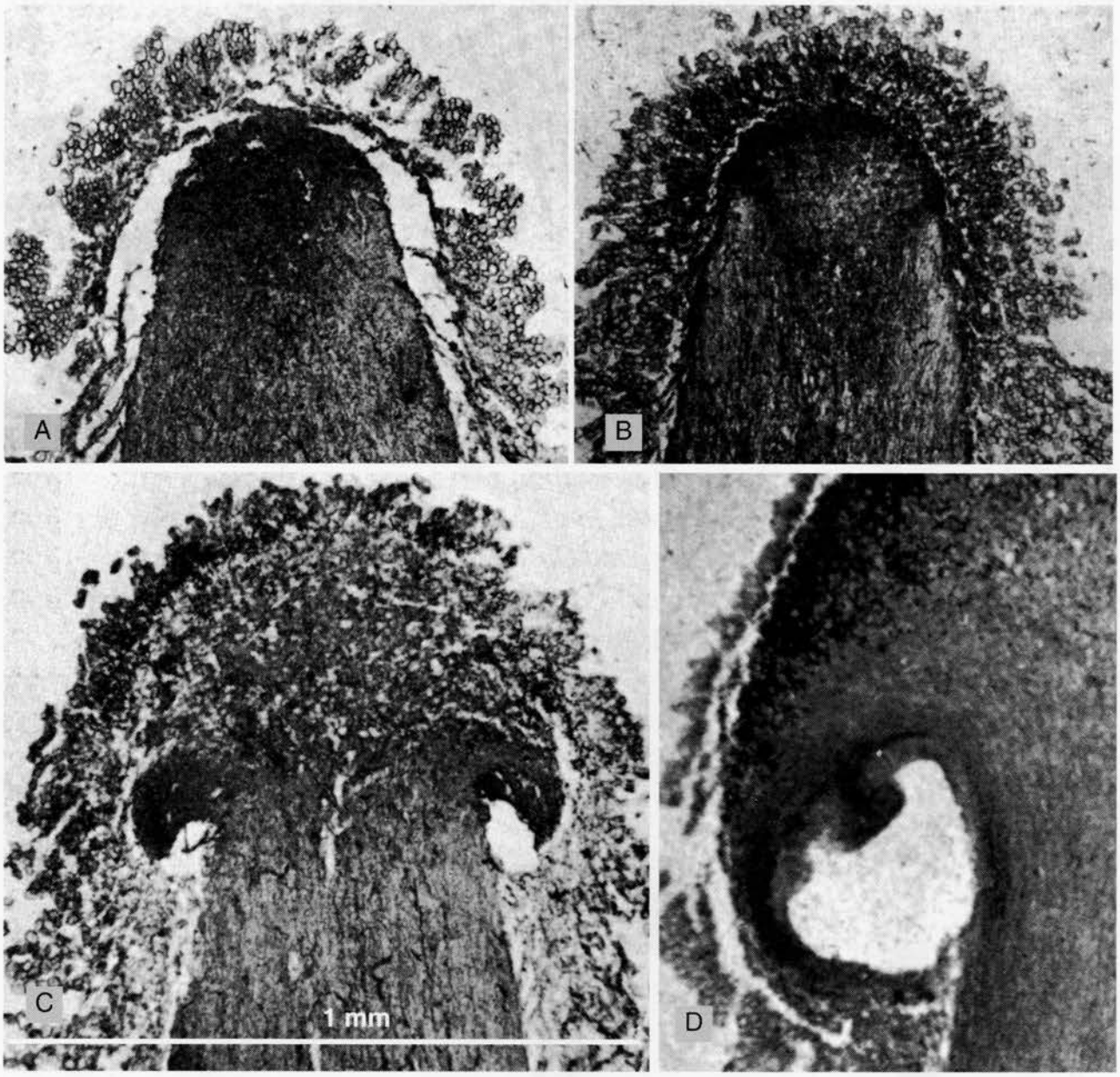
wo sie eine hymeniforme Pileipellis bildet. In diesem Stadium ist noch kein Hutrand vorhanden. Dieser tritt jedoch im nächsten Stadium auf und besteht aus senkrecht hinabwachsenden Hyphen. Diese liegen der Stieloberfläche eng an oder verlaufen gar zwischen den obersten Hyphen des Stieles (Fig. 9.82). Später biegen sich diese Hyphen zum Stiel hin um und bilden so die palisadenförmige Hymenialanlage. Diese liegt zunächst dem Stiel auf, löst sich später aber ab (Fig. 9.81, 9.83). Beim weiteren Wachstum streckt sich der Stiel. Dadurch wird das Lemmablem gestreckt, bis es schliesslich reisst. Beim reifen Pilz ist vom Stiel-Lemmablem kaum mehr etwas sichtbar.

Marasmius rotula ist epinodulär endomatrikal, endohymenigen, thigmopileat und teleoblemat, wobei sich das über dem Hut liegende Lemmablem schon sehr früh zur hymeniformen Pileipellis entwickelt.

Cystoderma amiantinum – Die von von REIJNDERS (1952, als *C. amianthinum*) veröffentlichten Fotografien zeigen durch Risse geschädigte Schnitte und lassen

die Geflechte nur als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen (Fig. 9.84), aber Einzelheiten sind in REIJNDERS' Text beschrieben.

Das jüngste untersuchte Stadium hat die Form einer unten schwach verdickten, 3 mm langen und 1 mm dicken Säule (Fig. 9.84 A). Deren Basis ist aus verwobenen, bis 7 µm dicken Physalohyphen geflochten und ist wahrscheinlich der Nodulus. Der darüberliegende Schaft besteht aus mehr oder weniger parallelen, ungefähr 3 µm dicken generativen Hyphen mit wenig Cytoplasma.



Figur 9.84: Stadien aus der Entwicklung von *Cystoderma amiantinum*. Die Schnitte sind durch Risse z.T. stark beschädigt. – Nach Reijnders 1952, elektronisch kopiert und stark bearbeitet.

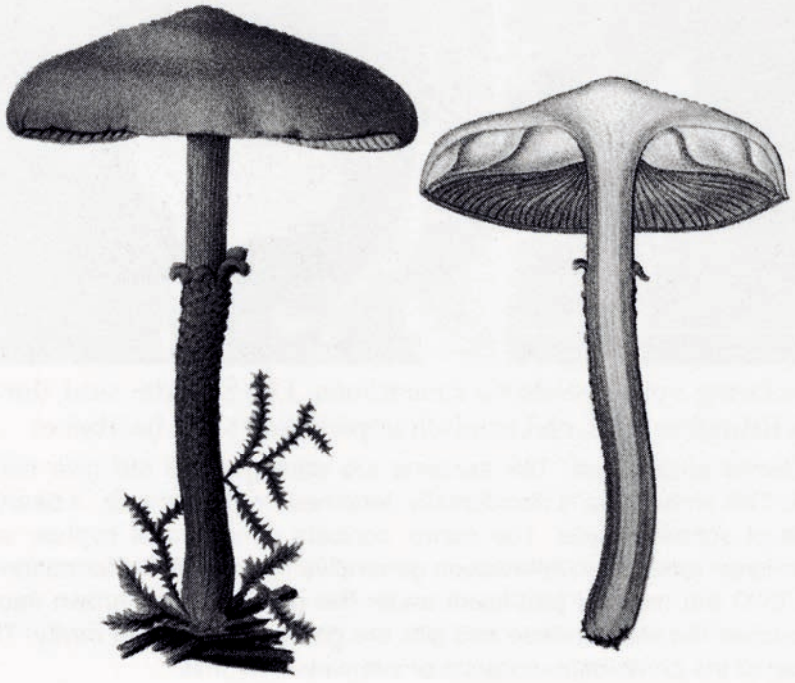
Figure 9.84: Development of *Cystoderma amiantinum*. The sections are damaged but still give some information about the carpogenesis. **A:** The archiblema is accidentally detached from the matrix. It bears a metablema of radiating hyphae made of spherical cells. The matrix consists of ± parallel hyphae and contains within its top the darker pileus initial made from interwoven generative hyphae. **B,C:** Formation of the pileus margin and the gill cavity. In C the residual protoplect under the gill cavity has grown into a lipsanoblema. **D:** The pileus margin touches the stipe surface and gills are growing into the gill cavity. The nodulus (not shown) located at the base of the primordium consists of interwoven hyphae.

Im Scheitel sind die Hyphen nur noch etwa 2 µm dick, reich an Cytoplasma und wirr verwoben. Diese stark färbbare Zone entspricht der zukünftigen Hutanlage, aber in diesem Stadium ist noch keine weitere Differenzierung feststellbar. Die ganze Säule ist von einem 150-200 µm dicken "Velum universale innatum" bedeckt, das aus kugeligen, dünnwandigen, bis 30 µm grossen Zellen besteht. Die antiklinale Anordnung der Sphaerocysten, wie sie stellenweise in den Figuren 9.84 A,B sichtbar wird, zeigt an, dass es sich dabei wahrscheinlich um ein Metablem handelt. Dieses bedeckt das ganze Primordium und ist deshalb ein Lemmablem (s. S. 803). An dessen Basis ist der ursprüngliche Cortex noch als dunklere Schicht erkennbar.

In der Figur 9.84 B ist die Hutanlage soweit fortgeschritten, dass ein aus parallelen Hyphen bestehender, nach aussen-abwärts wachsender Hutrand sichtbar ist. Unter dem Hutrand befindet sich ein aufgelockertes Protoplect. An dieser Stelle entsteht durch Wachstum des Hutrandes und Streckung des Stieles die prähymeniale Höhle, unter der das Restprotoplect an Volumen zunimmt und ein Lipsanoblem bildet (Fig. 9.84 C). Der Hutrand biegt sich so stark ein, dass er schliesslich die Stieloberfläche berührt (Fig. 9.84 D).

Der reife Pilz zeigt einen aufsteigenden, von Sphaerocysten bedeckten Ring, der aus dem Lemmablem und dem Lipsanoblem besteht (Fig. 9.85). Das Lemmablem bedeckt auch den Stiel und den Hut und wurde von FAYOD (1889: 350) mit der Pileipellis verwechselt. Auf dieser Verwechslung beruht der von FAYOD vorgeschlagene Gattungsname *Cystoderma*.

Cystoderma amiantinum ist endomatrikal claustropileat, lemmablemat und lipsanoblemat. REIJNDERS (1963: 195) nennt diesen Pilze monovelangiocarp.



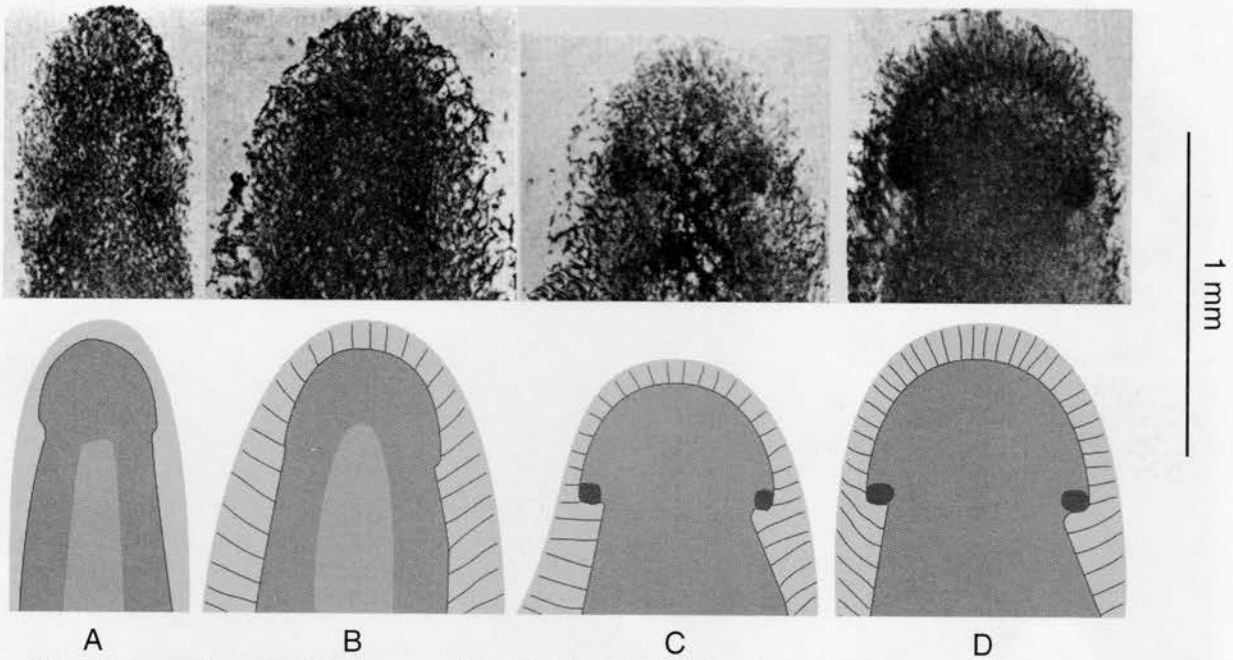
Figur 9.85: Reife Fruchtkörper von *Cystoderma amiantinum*. Der Ring besteht aussen aus dem Lemmablem mit Sphaerocysten und innen aus dem Lipsanoblem. Das Lemmablem überzieht auch den Stiel unter dem Ring und den Hut. - Nach Boudier 1905, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.85: Mature basidiomes of *Cystoderma amiantinum*. The ring consists of the lemmablema with spherocysts on the outside and of the lipsanoblema on the inside. The lemmablema also covers the stipe below the ring and the pileus.

Cortinarius pholideus – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von SAWYER (1917). Die dort veröffentlichten Fotografien zeigen die Geflechte als Zonen unterschiedlicher Dichten, verlangen aber erklärende Zeichnungen (Fig. 9.86), und Einzelheiten müssen dem Text entnommen werden.

Ein zylindrischer Nodulus von etwa 1 mm Länge und 0,3 mm Dicke ist ein Bündel aufsteigender, leicht verwobener, ungefähr 3 µm dicker generativer Hyphen. In dessen Basis verdichtet sich das Geflecht durch Hyphenwachstum und bildet einen etwa kugeligen Kern eng verwobener und leicht turgeszent erweiterter Hyphen (lokal begrenzte Sekundärstruktur des Nodulus). Die oberflächlichen Hyphen biegen bogenförmig nach aussen, wo sie auf etwa 10 µm Dicke anschwellen und absterben. Die toten Hyphenzellen sind braun, so dass im plectologischen Bild eine etwa 100 µm dicke, braune Aussenschicht erkennbar wird, die **Nekroblem** genannt werden kann.

Während der folgenden, etwas grösseren Stadien behält das Primordium seine zylindrische Form bei, nimmt aber weder an Länge noch an Dicke nennenswert zu. Es bildet sich im Innern durch Hyphenwachstum und Verzweigungen die Fruchtkörperanlage aus, die durch stärkere Färbbarkeit und durch dichtere Geflechte erkennbar wird. Die Anlage bleibt immer vom Nekroblem bedeckt, dessen Dicke etwas zunimmt.



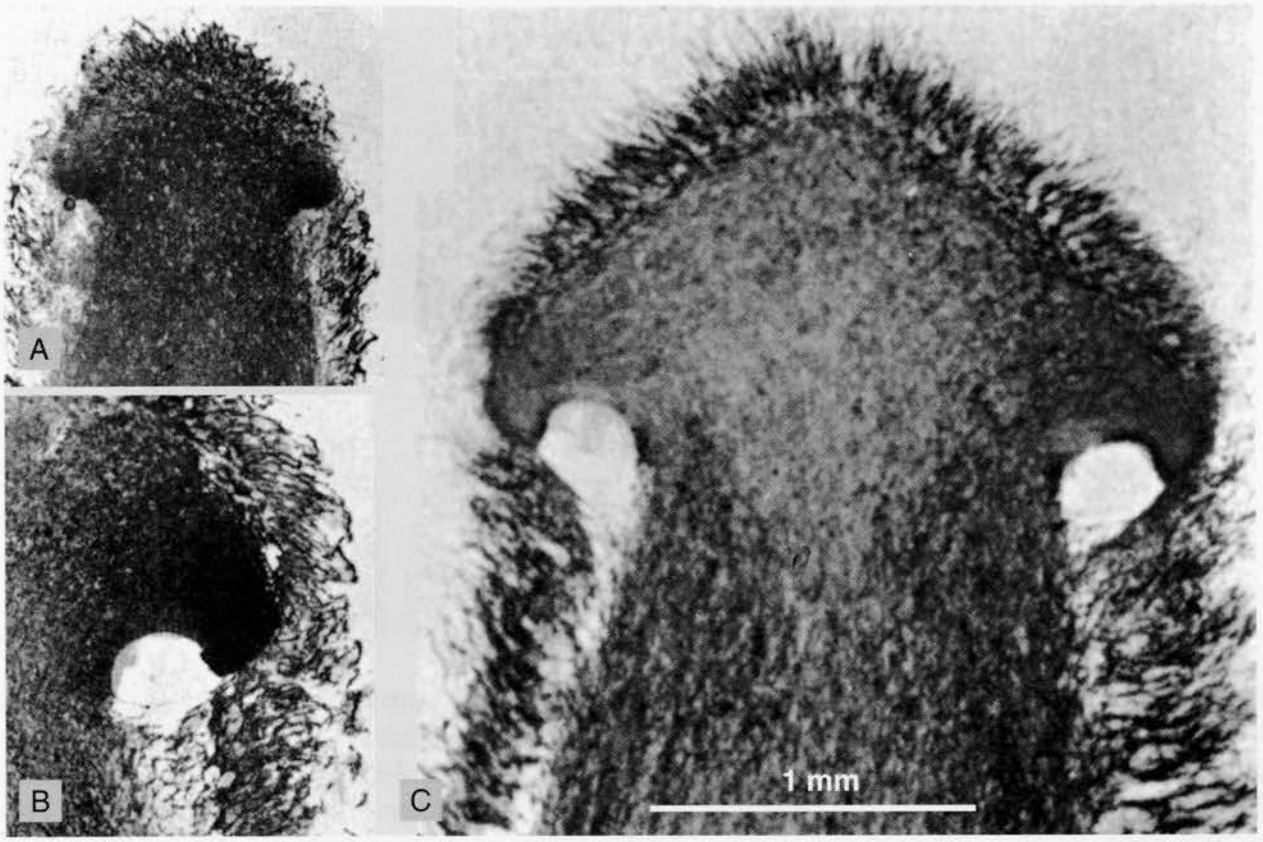
Figur 9.86: Fotografien und interpretative Zeichnungen der frühen Entwicklung von *Cortinarius pholideus*. Die Fruchtkörperanlage entsteht im Innern einer Matrix (A). Später ist das Primordium von einem Metablem eingehüllt, dessen Hyphen von der Fruchtkörperanlage aus durch das matrikale Restprotoplect wachsen (B-D). Die Hymenialanlage ist in C und D sichtbar, aber es gibt noch keine prähymeniale Höhle. Der Nodulus ist nicht sichtbar. – Fotografien nach Sawyer 1917, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.86: Photographs and interpretative drawings of the early development of *Cortinarius pholideus*. The fruit body initial forms within the matrix (A). Later the primordium is covered by a metablema whose hyphae originate from the surface of the basidiome and grow through the residual protoplect (B-D). In C and D the hymenial initials are visible, but there is no prehymenial cavity. Nodulus not shown.

Vom Nodulus aus schreitet die Differenzierung röhrenförmig nach oben, so dass bald einmal die hohle Stielanlage gesehen werden kann. Diese zeigt sich im Längsschnitt als zwei dichtere Zonen links und rechts der Stielachse, die aus dem weniger dichten Protoplect besteht (Fig. 9.86 A,B). Wahrscheinlich bilden sich diese dichteren Zonen durch lokale Hyphenverzweigungen und Hyphenwachstum, so dass die Hyphendichte und damit auch die Färbbarkeit dieser Zonen stark ansteigen. Die Hyphen sind mehr oder weniger längs gerichtet.

Wenn die Differenzierung des Stieles am oberen Ende des Primordiums angelangt ist, schliesst sich die Stielröhre domförmig. Der etwa halbkugelige Dom hat zuerst den gleichen Durchmesser wie die Stielanlage. Seine Hyphen wachsen radial durch das Protoplect. Dadurch erweitert sich diese Hutanlage und ragt bald mit einer schmalen horizontalen Ringfläche über den Stieldurchmesser hinaus. Diese junge Fruchtkörperanlage zeigt das Bild einer sich oben öffnenden Garbe mit dichterer Rinde. Von der Rinde wachsen Metablemhyphen nach aussen und verdicken das Nekroblem.

Während der Ausbildung der Basidiomanlage in der Matrix nimmt die Biomasse zu (die Geflechte werden dichter), aber die Grösse des Primordiums



Figur 9.87: Weitere Entwicklung von *Cortinarius pholideus:* Bildung der prähymenialen Höhle und der Lamellen; Wachstum des Cauloblems und des Pileoblems. Die Metableme ersetzen vollständig das Archiblem. – Nach Sawyer 1917, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.87: Further development of *Cortinarius pholideus:* Formation of the prehymenial cavity and of the gills; growth of the cauloblema and the pileoblema. The metablemas completely replace the archiblema.

bleibt etwa konstant (Fig. 9.86, B-D). Erst wenn die wesentlichen Organe angelegt sind, nimmt das Primordium weiter an Volumen zu (Fig. 9.87 A-C).

Die Hyphen der Hutanlage wachsen nicht nur nach aussen, sondern sie biegen auch mehr und mehr nach unten, so dass ein nach unten wachsender Hutrand entsteht. Ungefähr gleichzeitig mit der Bildung des Hutrandes beginnen die Hyphen der Hutunterseite kräftig nach unten zu wachsen. Diese Hyphen sind schlank und stark färbbar. Auf diese Weise entsteht rings um die Stielspitze die Hymenophoranlage, die allmählich in den Hutrand übergeht. Unten stossen diese Hyphen etwa rechtwinklig auf die radial auswachsenden Hyphen des Cauloblems (Fig. 9.87 A). Zunächst ist noch keine prähymeniale Ringhöhle sichtbar.

Der Hut erweitert sich zentrifugal und wird durch interstitielles Hyphenwachstum dichter. Gleichzeitig dehnt sich die Hymenophoranlage durch interkalares Hyphenwachstum zentrifugal aus. Der Stiel streckt sich, so dass die Hutunterseite mit seiner Hymenophoranlage vom darunter liegenden Geflecht abgehoben wird. Auf diese Weise entsteht die prähymeniale Höhle. Deren Decke ist zunächst uneben, doch glättet sie sich während des Wachstums, so dass eine gleichmässige Palisade entsteht. Etwa in diesem Stadium wird deutlich, dass das obere Cauloblem aus einer inneren und äusseren Zone besteht. Die äussere Schicht besteht aus abstehenden, turgeszent erweiterten Hyphen, die innere Schicht aus liegenden, dünnen, stark färbbaren Hyphen. Nach oben weisende, freie Hyphenenden und die Orientierung der Schnallen zeigen, dass die Hyphen von der Stieloberfläche her nach oben auf den Hutrand zuwachsen. Da sich der Hutrand stark nach innen eingebogen hat, treten diese Hyphen schliesslich mit der seitlichen Hutoberfläche in Kontakt. Dieses Caulokleistoblem wird als die Anlage der Cortina des reifen Pilzes verstanden.

Der Stiel streckt sich, und seine Hyphen werden mehr und mehr längs orientiert. Durch die Stielstreckung hebt sich die horizontale Hutunterseite immer mehr vom darunter liegenden Protoplect ab, so dass die prähymeniale Ringhöhle grösser wird. Dann beginnen die Lamellen von der Hutunterseite her in die Ringhöhle hinabzuwachsen. Die Lamellen treten zuerst in der Nähe des Stieles auf und entwickeln sich radial nach aussen. Die Lamellentrama entspringt dem Hutgeflecht über der Palisade der Hymenophoranlage an der Hutunterseite. Die junge Lamellentrama ist erst leicht verwoben und füllt die jungen, radialen Falten der Palisade ganz aus. Die Hyphen biegen seitlich ab, so dass eine divergierende Trama entsteht. Die Palisade wird von den Hyphen der Lamellentrama nicht durchbrochen.

Die Entwicklung von *Cortinarius pholideus* ist epinodulär endomatrikal, apertopileat, zuerst amphiblemat (Fig. 9.86 B-D, 9.87 A,B), dann caulokleistoblemat (Fig. 9.87 C). Die Cortina besteht aus dem Caulokleistoblem. Die

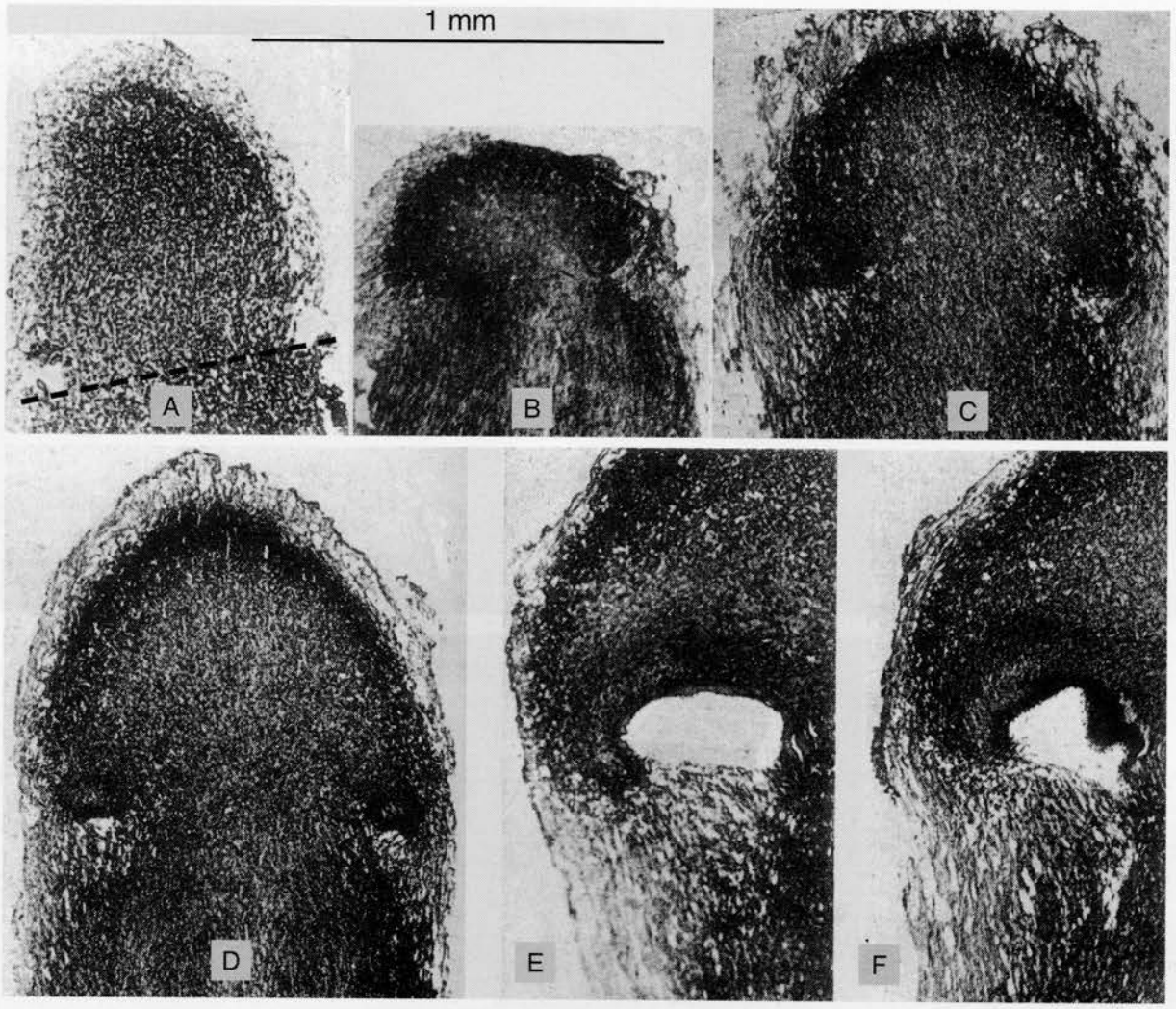
Schuppen auf dem reifen Hut werden vom Pileoblem gebildet. REIJNDERS (1963: 175) bezeichnet diese Art als bivelangiocarp und stipitocarp. Man vergleiche mit der endonodulären Entwicklung von *Cortinarius infractus* (S. 881).

Hypholoma, Psilocybe und Stropharia – Diese drei Gattungen werden von SINGER (1986) aufgrund des Fehlens oder Vorkommens von Chrysocystiden und der Struktur der Hutdeckschichten auseinandergehalten, von QUÉLET (1886), KÜHNER & ROMAGNESI (1953), KÜHNER (1980) und ARNOLDS & al. (1995) jedoch als Untergattungen in einer Gattung (früher *Geophila*, heute *Psilocybe* genannt) vereinigt. Bis heute wurden aus dieser weit gefassten Gattung 18 Arten carpogenetisch untersucht. Die meisten Arten von *Psilocybe* und *Hypholoma* sind soweit bekannt epinodulär-endomatrikal, aber *Psilocybe cubensis* und die Arten von *Stropharia* zeigen vielleicht eine nodulocarpe Entwicklung. Bei REIJNDERS (1963) erscheinen *Hypholoma* als paravelangiocarp, monovelangiocarp oder bivelangiocarp, *Psilocybe* als monovelangiocarp oder bivelangiocarp und *Stropharia* als bivelangiocarp. Welchen taxonomischen oder phylogenetischen Wert in diesem Falle die Monovelangiocarpie, die Paravelangiocarpie und die Bivelangiocarpie einerseits, die Endocarpie und die Nodulocarpie andrerseits haben muss dahingestellt bleiben.

Wir beschränken uns zunächst auf die Besprechung von 3 Arten, die in den Gattungen *Hypholoma* und *Psilocybe* geführt werden.

Hypholoma fasciculare – Die Entwicklung dieses häufigen Pilzes wurde von BEER (1911) untersucht, und wie bei fast allen frühen Arbeiten können auch hier die Geflechte nur als Zonen unterschiedlicher Dichten erkannt werden (Fig. 9.88); aber der Text gibt genauere Auskunft über die Einzelheiten.

Der mehr oder weniger kugelige Nodulus besteht aus einem dichten, wirren Geflecht dünner generativer Hyphen. Er verlängert sich bald zu einer länglichen Matrix mit abgerundetem Scheitel (Fig. 9.88 A). Im dichteren Kern laufen die Hyphen leicht verwoben ungefähr parallel aufwärts, in der lockeren Aussenschicht sind sie wirr angeordnet. Im Scheitel zeichnet sich die Hutanlage als unscharf abgegrenzte, dichtere, ungefähr parabelförmige Zone mit etwas dichterer Rinde aus periklinen, plasmareichen Hyphen ab. Während der weiteren Entwicklung verdickt sich diese Rinde nach innen, indem plasmareiche Hyphen nach innen wachsen. Dadurch zeichnet sich der zukünftige Hut immer deutlicher ab (Fig. 9.88 B). Gleichzeitig bildet sich auf ähnliche Weise der Stiel aus. Während der Bildung dieser Organanlagen nimmt die Grösse des Primordiums nicht zu. Die weitere Entwicklung ist durch die Grössenzunahme aller Organe, die Anlage der hymenialen Palisade (Fig. 9.88 C) und der prähymenialen Ringhöhle (Fig. 9.88 D-E) gekennzeichnet. Das matrikale Protoplect auf dem Hut wächst kaum, wohl aber wächst es unter dem Hut zu einem voluminösen Lipsanoblem aus, das beim reifen Pilz die Cortina bildet. Auf dem



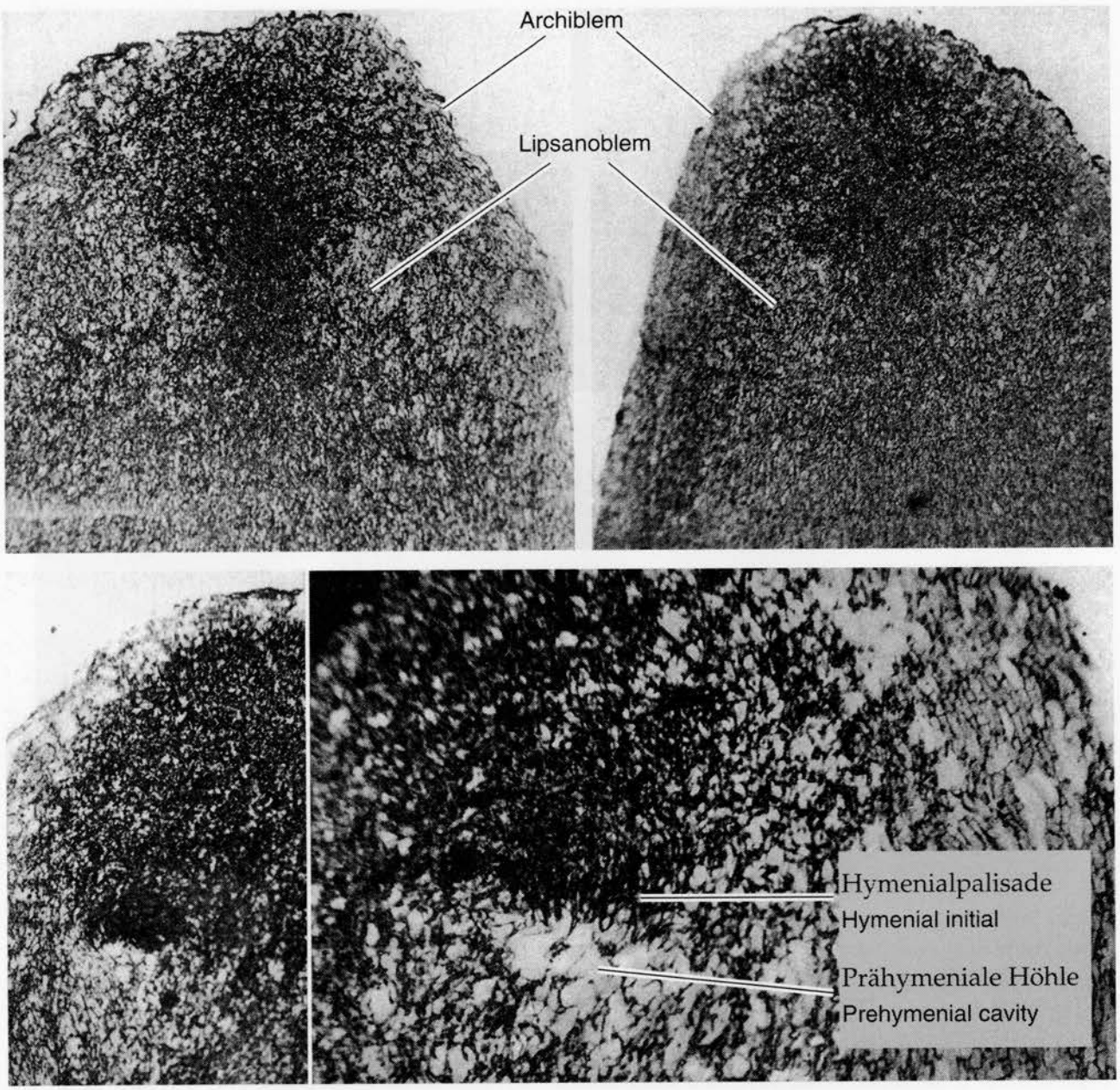
Figur 9.88: Endocarpe, lipsanoblemate Entwicklung von *Hypholoma fasciculare*. Das Archiblem über dem Hut wächst nur wenig, bildet aber unter dem Hut ein dickes Lipsanoblem, das beim reifen Pilz als eine Cortina sichtbar wird. In A ist der Scheitel des Nodulus unter der gestrichelten Linie sichtbar, in den andern Bildern erscheint er nicht. - Nach Beer 1911, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.88: Endocarpic lipsanoblemate development of *Hypholoma fasciculare*. The archiblema on the pileus grows only slightly, but it forms a thick lipsanoblema between the pileus margin and the stipe. This is the cortina of the mature basidiome. The top of the nodulus is shown in the figure A, below the dotted line; in the other figures it is not visible.

Hut sind die Reste des matrikalen Protoplectes als vereinzelte, dünne, zylindrische Hyphen über der dichten, physalohyphigen Pileipellis sichtbar.

Hypholoma fasciculare ist endomatrikal apertopileat und lipsanoblemat. REIJNDERS (1963: 179) nennt diesen Pilz bivelangiocarp.

Hypholoma sublateritium – Die folgende Beschreibung der Entwicklung dieses oft auch *Hypholoma lateritium* genannten Pilzes stützt sich auf ALLEN (1906). Die Noduli entstehen als leichte Schwellungen am Ende eines Hyphenstranges. Sie sind etwas länger als dick und aus verwobenen, 2-3 µm dicken generativen Hyphen geflochten. Dieses Protoplect ist von einer dünnen Rinde liegender, mehr oder weniger parallel laufender, schwach verwobener und

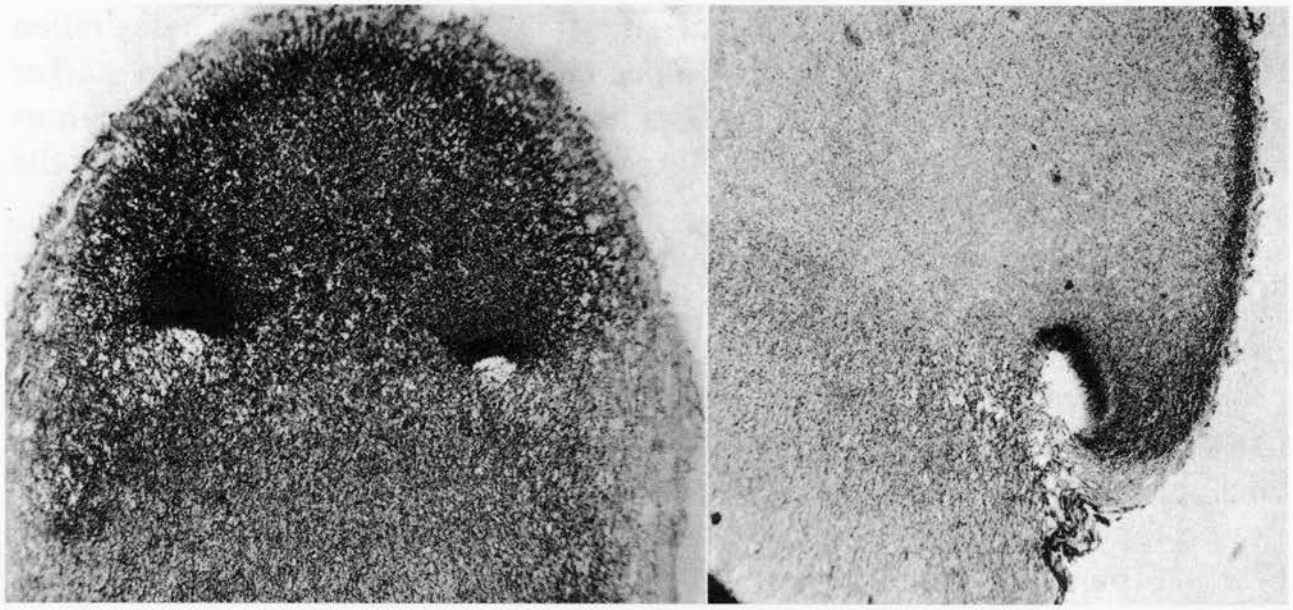


Figur 9.89: Endomatrikale Entwicklung von *Hypholoma sublateritium:* Kugelige Hutanlage auf einer kurzen Stielanlage im Innern der Matrix; Ausbildung eines Lipsanoblems, der Hymenialpalisade und der prähymenialen Ringhöhle. – Nach Allen 1906, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.89: Endomatricular development of *Hypholoma sublateritium:* Spherical pileus initial located on top of a cylindrical, short stipe initial within the matrix; formation of a lipsanoblema, of the hymenial initial and of the prehymenial cavity.

3-5 µm dicker Hyphen bedeckt. Bis zu einer Länge von etwa 1 mm zeigen die Primordien noch keine inneren Strukturen.

Die erste Differenzierung wird im Scheitel des Primordiums sichtbar. Es handelt sich um die erste Anlage der Huttrama. Von der Primordialcutis durch eine dünne, protoplectische Zone getrennt findet man ein dichteres Geflecht aus stark färbbaren, sehr dünnen und reich verzweigten Hyphen (Fig. 9.89). Die Hutanlage ist ungefähr kugelig, misst 350-400 µm, und ist unscharf begrenzt.



Figur 9.90: Vergrösserung der prähymenialen Höhle und Entstehung der Lamellen bei *Hypholoma sublateritium*. Das Archiblem ist kaum gewachsen, das Lipsanoblem verschliesst die Hymenialhöhle. – Nach Allen 1906, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.90: The prehymenial cavity has enlarged, and the gills begin to form in the primordium of *Hypholoma sublateritium*. The archiblema has scarcely grown, the lipsanoblema forms the future cortina.

Die nächste Differenzierung ist die Stielanlage, ein zylindrisches, dichtes Geflecht zentral unter der Hutanlage gelegen und mit dieser verbunden. Sie entsteht unabhängig von der Hutanlage durch Vermehrung und Wachstum lokaler Hyphen, ist unscharf begrenzt und rindenlos, 200-250 µm lang und etwa 200 µm dick. Trotzdem es sich um den zukünftigen Stiel handelt, sind die Hyphen noch wirr verflochten, und die Stielanlage hebt nur durch seine grössere Dichte und stärkere Färbbarkeit vom umliegenden Protoplect ab.

Nun beginnt die Hutanlage radial zu wachsen. Die seitlich gelegenen Hyphen wachsen horizontal aus, dringen durch das Protoplect und biegen nach unten um, so dass ein abwärts wachsender Hutrand entsteht. Dieser weitet sich aus, so dass sich eine ungefähr waagrechte Hutunterseite bildet. Gleichzeitig mit der Ausdehnung der Huttrama wachsen auch die Stielanlage und das Protoplect, so dass das ganze Primordium gleichmässig grösser wird.

Als nächstes beginnen von der Hutunterseite plasmareiche Hyphen gedrängt nach unten zu wachsen. Im plectologischen Präparat fallen diese als zwei stark färbbare, etwa 200 µm breite und 100 µm hohe Flecken links und rechts des Stieles auf (Fig. 9.89). Diese Flecken sind die Querschnitte der ringförmigen Hymenialanlage. Zunächst fehlt noch die durchgehende prähymeniale Höhle; sie kündet sich aber durch stellenweise Auflockerung des Protoplectes unter dem Hut an (Fig. 9.89).

Wenig später wird die Hutanlage oben durch eine kuppelförmige Zone dichten Geflechtes berindet. Diese Hutdeckschicht tritt 60-80 µm unter dem Archiblem auf und ist wegen ihrer starken Färbbarkeit gut sichtbar (Fig. 9.90).

Sie besteht aus kurzen, rundlich-polyedrischen Zellen, die auch beim reifen Hut gefunden werden. Die Geflechte der Fruchtkörperanlage nehmen stärker an Volumen zu als das Protoplect. Dies hat zur Folge, dass die Hymenophoranlage vom darunter liegenden Protoplect abgelöst wird, wodurch die prähymeniale Höhle entsteht.

An der Oberfläche der Stielanlage entstehen laufend neue Hyphen, an der Stielbasis wesentlich mehr als unter dem Hut. Durch diese ungleiche seitliche Ausdehnung nimmt die Stielanlage eine konische Form an, und das Restprotoplect beschränkt sich auf einen Ring zwischen Hut und Stiel. Der Querschnitt dieses Ringes ist etwa dreieckig, innen unten begrenzt durch den Stiel, innen oben von der Hymenialanlage, aussen vom Archiblem. Dieses Restprotoplect zeigt ein langsames Wachstum und bildet den Ring des reifen Fruchtkörpers. Das Archiblem wächst nicht und ist später nur noch als dünner Belag fädiger Hyphen auf dem Hut erkennbar.

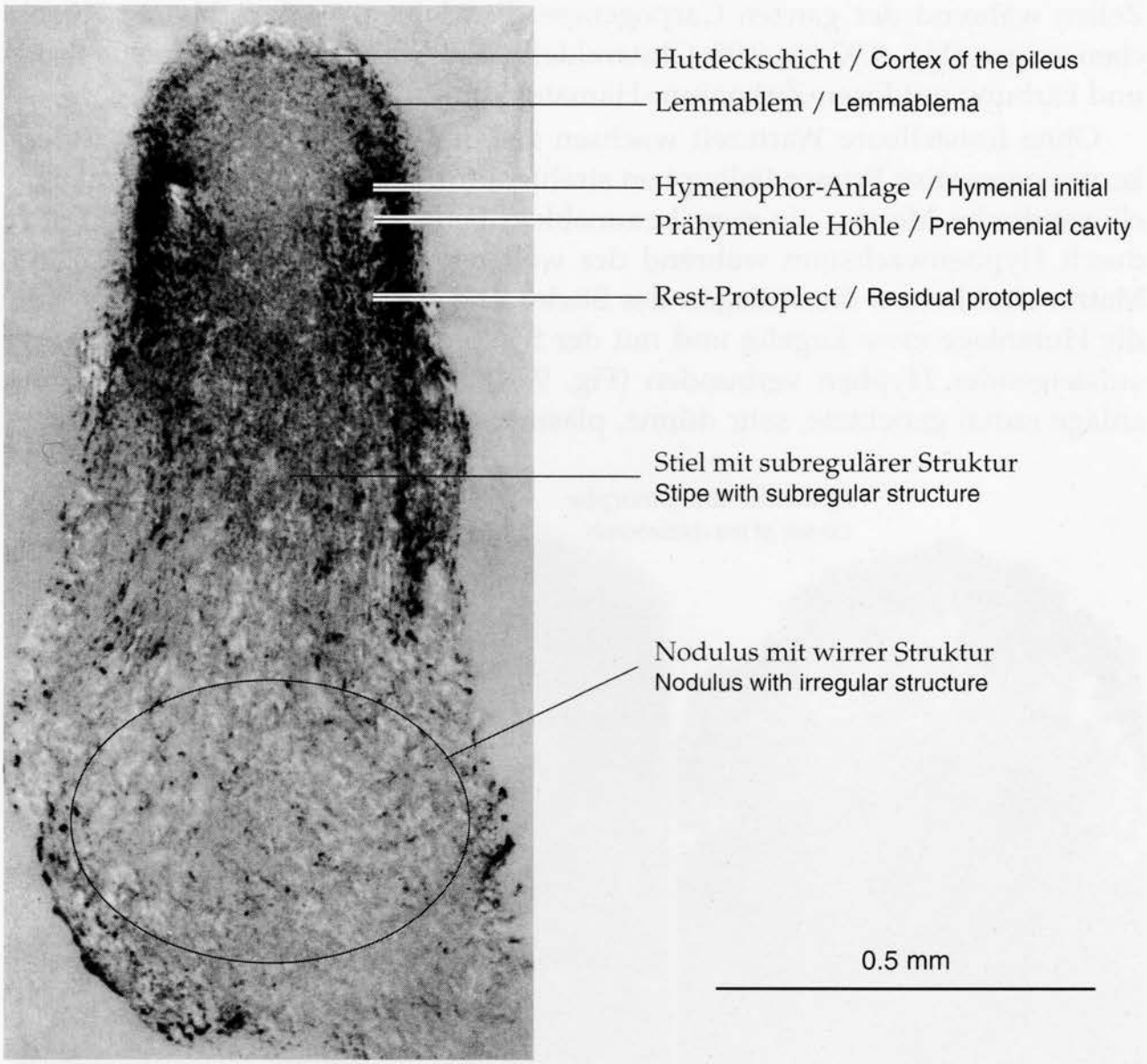
Während der weiteren Entwicklung biegt sich der Hutrand nach innen, so dass die Hyphen der Hymenophoralanlage unter dem Hutrand etwa horizontal liegen. Der Hutrand rollt sich aber nie ein und berührt auch nie den Stiel. Die Lamellen bilden sich durch Herabwachsen paralleler, 2-3 µm dicker Hyphen aus dem Geflecht über der Hymenophoranlage. Während einige Hyphen weiter gerade nach unten wachsen, biegen andere nach aussen. Die Endzellen der divergierenden Hyphen bilden ein junges Hymenium mit zahlreichen Cystiden. Die sie überholenden, abwärts wachsenden Hyphen bilden die sterile Wachstumskante (Schneide) der jungen Lamelle. Die Anzahl der Cystiden nimmt während des Lamellenwachstums nur geringfügig zu. Durch reiche Verzweigung der divergierenden Hyphen entstehen aber viele neue horizontal gelegene Hyphenenden, die sich zwischen die bereits vorhandenen Hymenialzellen einschieben. Dadurch dehnt sich die Hymenialanlage flächig aus, und der Abstand zwischen den Cystiden nimmt ständig zu, so dass sie im reifen Fruchtkörper schliesslich weit zerstreut liegen.

Die dichtere, dunkler färbbare Hutrinde wird durch Volumenvergrösserung ihrer Hyphenzellen unregelmässig pseudoparenchymatisch. Der Stiel streckt sich gewaltig, so dass sich seine Hyphen parallel ausrichten und die Primordialcutis zerrissen wird. Der Hut schirmt auf, das darüber liegende Restprotoplect samt der Primordialcutis werden zu einer faserigen Haut gedehnt, die schliesslich reisst. Auf der Stieloberfläche können die Hyphen der Primordialcutis kaum von den Hyphen der Stieloberfläche unterschieden werden, aber auf dem Hut heben sie sich deutlich von der grosszelligen, pseudoparenchymatischen Hutdeckschicht ab. Das Lipsanoblem unter der prähymenialen Höhle bildet beim erwachsenen Fruchtkörper die Cortina.

Hypholoma sublateritium ist endomatrikal apertopileat, archiblemat und lipsanoblemat. REIJNDERS (1963: 179) nennt diesen Pilz bivelangiocarp.

Psilocybe mexicana und *Psilocybe cyanescens* – Nach den Bildern von HEIM (1958) zu beurteilen entsteht die Fruchtkörperanlage von *Psilocybe mexicana* im Innern einer langgestreckten Matrix auf einem Nodulus. HEIM's Beschreibung der Carpogenese dieses Pilzes ist dürftig, aber ein Vergleich mit der sehr ähnlichen Entwicklung von *Psilocybe cyanescens* (CLÉMENÇON 1994b) erlaubt eine Interpretation im Sinne der Figur 9.91.

Im folgenden ist die Carpogenese von *Psilocybe cyanescens* besprochen, wie sie von CLÉMENÇON (1994b) beschrieben wurde. Die Basidiome wachsen

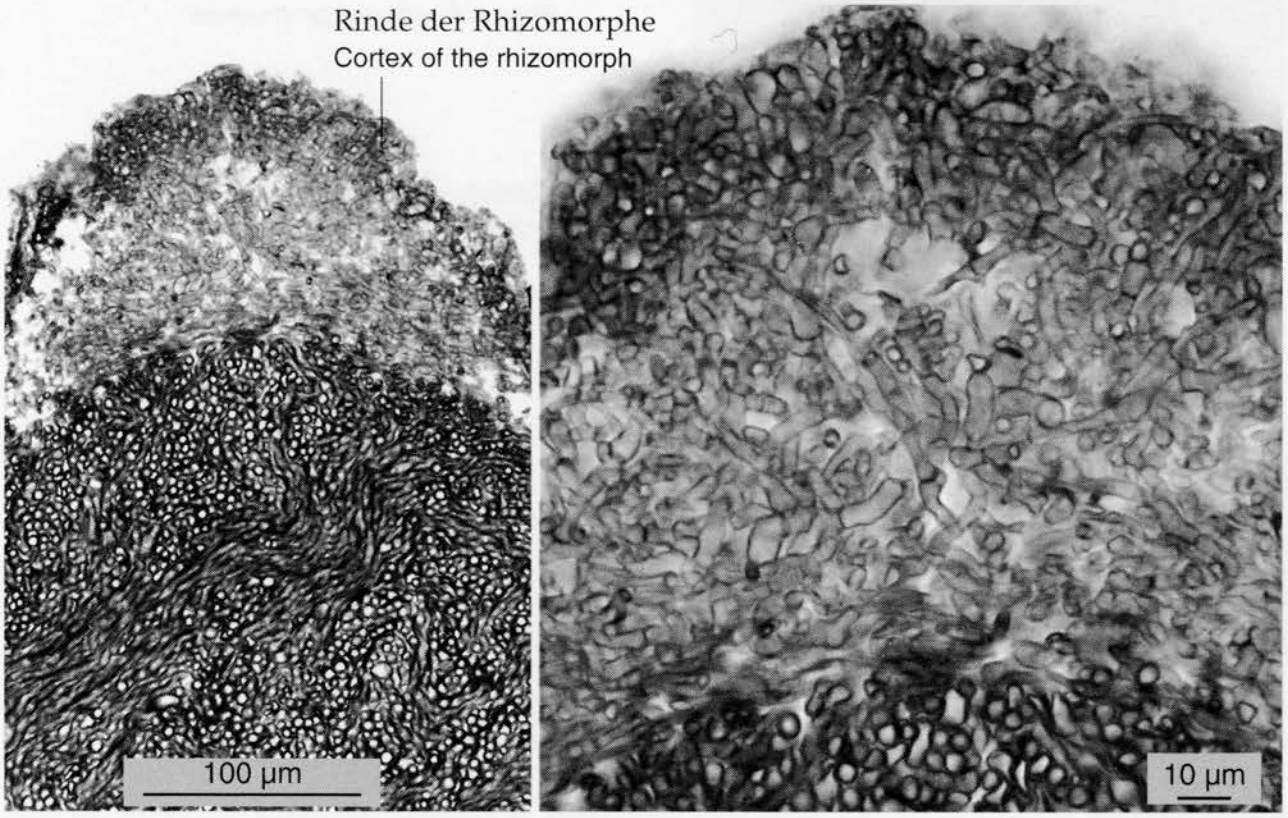


Figur 9.91: Eine Interpretation eines älteren Primordiums von *Psilocybe mexicana*, beruhend auf einem Vergleich mit der Entwicklung von *Psilocybe cyanescens*. – Nach Heim 1958, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.91: An interpretation of the endocarpic primordium of *Psilocybe mexicana*, based on the very similar development of *Psilocybe cyanescens* described later. The teleoblema developed from the archiblema through moderate growth and through gelification. The basidiom initial remains apertopileate, and the residual protoplect of the matrix forms the cortina of the mature basidiome.

seitlich aus weissen, fadendicken Hyphensträngen aus. Zunächst tritt unter der Rinde der Rhizomorphe ein lockeres Knäuel vegetativer Hyphen auf (Fig. 9.92). Später durchbrechen diese Hyphen die Rhizomorphenrinde und verflechten sich zu einem Nodulus von 0,5-0,8 mm Durchmesser, der aus einem dichten, wirr geflochtenen Kern und einer etwa 0,1 mm dicken, lockeren Hülle besteht (Fig. 9.93). Die Hyphen dieser Hülle wachsen vom Kern nach aussen, haben einen grösseren Durchmesser als die Hyphen des Kernes und enthalten kleine, stark färbbare Kügelchen unbekannter Natur. Diese Hülle stellt die Anlage des Lemmablems dar, das später das ganze Primordium einhüllt, und dessen Zellen während der ganzen Carpogenese die kleinen, stark färbbaren Kügelchen zeigen (Fig. 9.92 bis 9.98: Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung und Färbung mit Eisen-Zirkonium-Hämatoxylin).

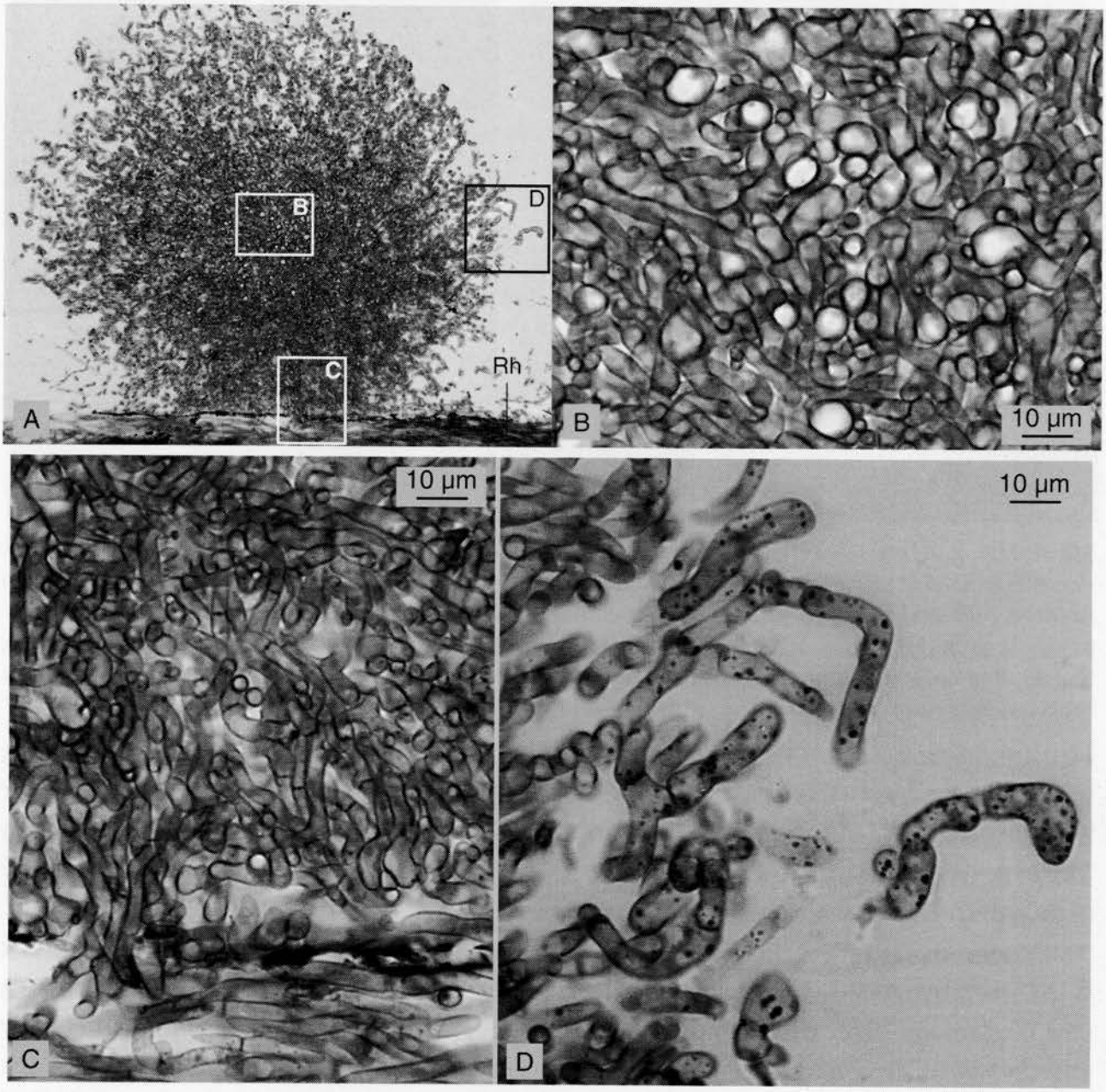
Ohne feststellbare Wartezeit wachsen aus der oberen Hälfte des Noduluskernes generative Primordialhyphen strahlenförmig aus. Dadurch entsteht eine ellipsoidische Matrix, die vom Lemmablem bedeckt ist. Dieses verdickt sich durch Hyphenwachstum während der weiteren Carpogenese. Im Innern der Matrix sind bereits die Anlagen des Stieles und des Hutes sichtbar. Zuerst ist die Hutanlage etwa kugelig und mit der Stielanlage durch eine schmale Zone aufsteigender Hyphen verbunden (Fig. 9.94). Später wachsen von der Hutanlage radial gerichtete, sehr dünne, plasmareiche Hyphen aus (Fig. 9.95). Die



Figur 9.92: Querschnitt durch eine Rhizomorphe von *Psilocybe cyanescens* mit der jungen Anlage eines Nodulus.

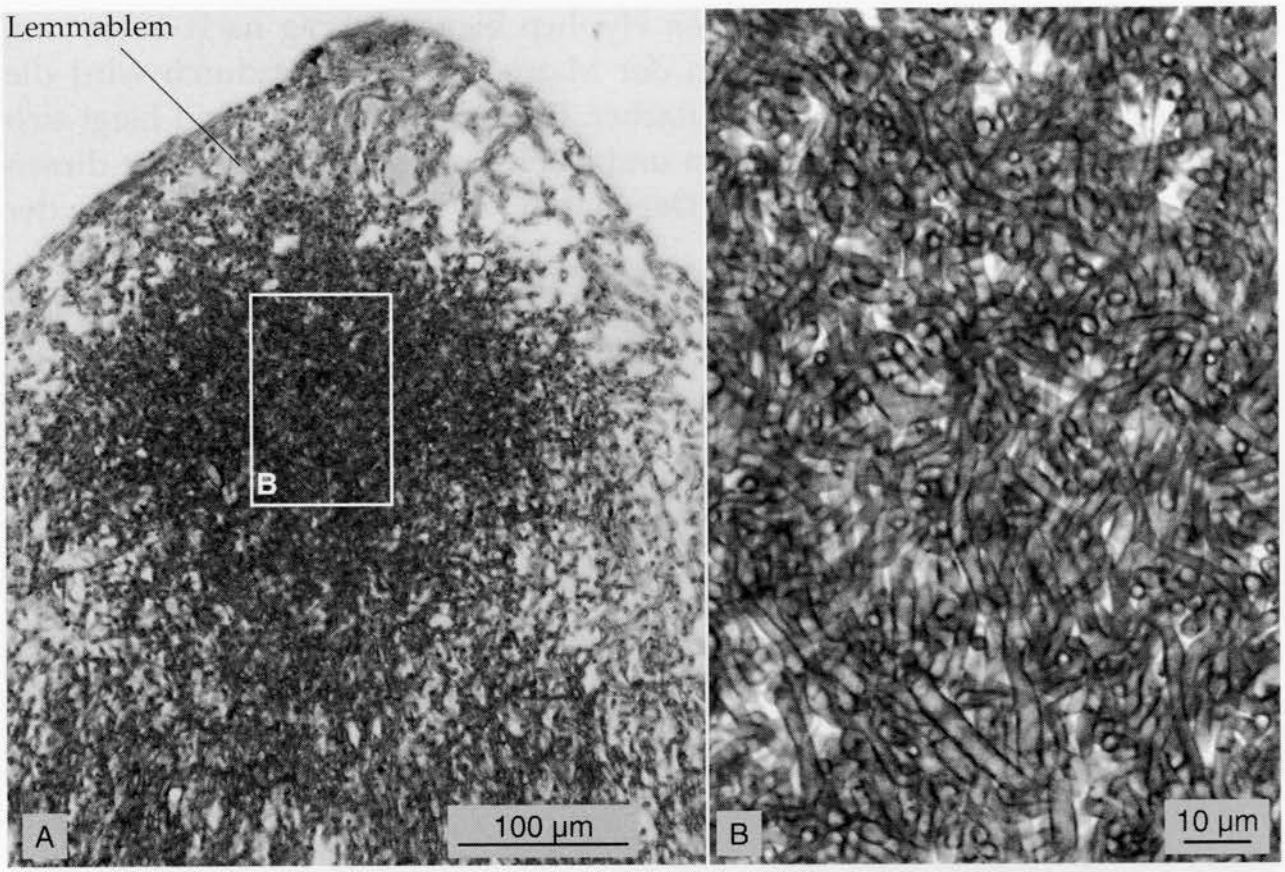
Figure 9.92: Cross section through a rhizomorph of *Psilocybe cyanescens* with a young nodulus-initial.

seitlich aus dem Hut auswachsenden Hyphen biegen schräg nach unten um. Sie wachsen zwischen den Hyphen der Matrix hindurch. Dadurch wird die Hutanlage grösser und auch etwas flacher. Der zukünftige Hutrand biegt sich in älteren Primordien nach innen um und wächst auf den Stiel zu, ohne diesen je zu erreichen (Fig. 9.97, 9.98). Der Raum zwischen der Unterseite der



Figur 9.93: Struktur des Nodulus von *Psilocybe cyanescens*. Er sitzt seitlich auf einer Rhizomorphe und hat einen Durchmesser von 0,7 µm. **A**: Übersicht mit Angabe der vergrösserten Ausschnitte. Rhizomorphe längs geschnitten. **B:** Zentrum mit beginnender Sekundärstruktur. **C:** Verbindung mit der Rhizomorphe. **D:** Hyphen des Lemmablems mit stark färbbaren, kugeligen Einschlüssen.

Figure 9.93: Structure of the nodulus of *Psilocybe cyanescens* of 0.7 mm diameter. It grew laterally out of a rhizomorphe. **A:** Whole nodulus with indication of the localisation of the more enlarged frames. Rhizomorph in longitudinal section. **B:** The centre of the nodulus with the secondary structure beginning to differentiate. **C:** Connection with the rhizomorph. **D:** Hyphae of the lemmablema with small, strongly staining globules (glutaraldehyde, iron-zirconium-haematoxylin).



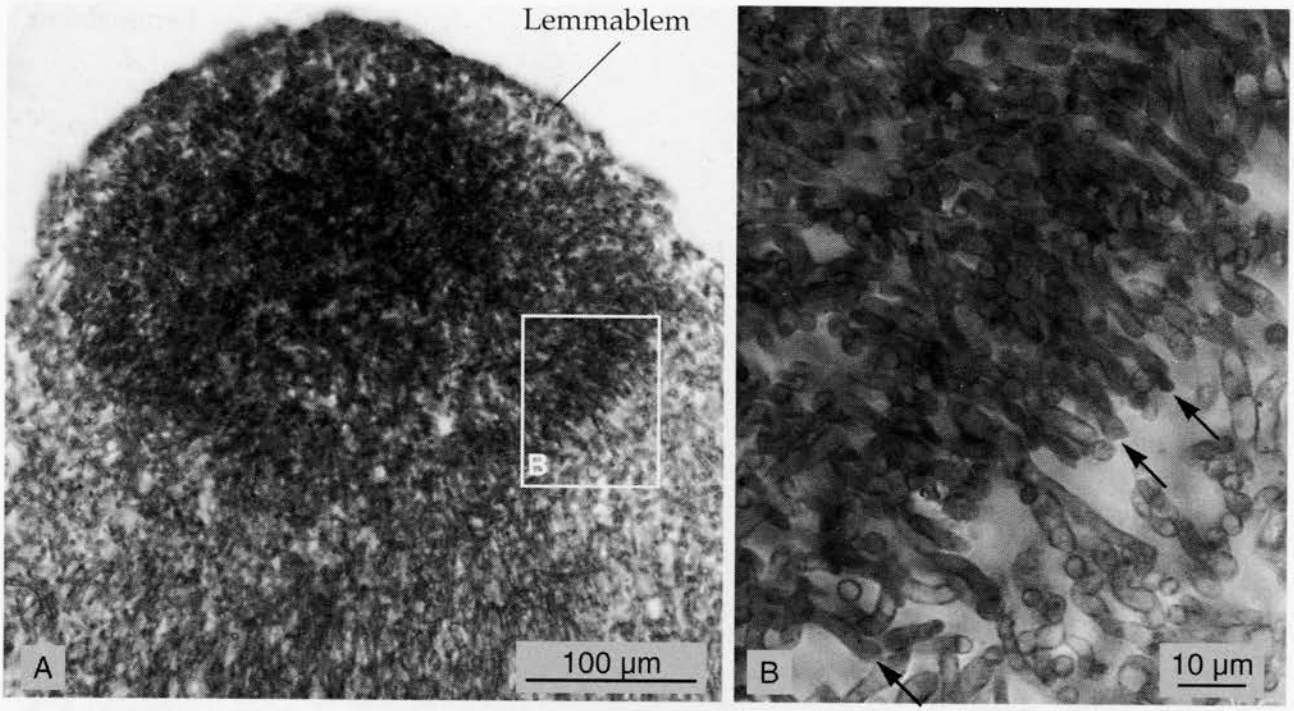
Figur 9.94: A: Unter dem Scheitel des Primordiums von *Psilocybe cyanescens* hat sich eine dicht verwobende Hutanlage ausgebildet. Über der Hutanlage liegt die lockere Primordialhülle; am unteren Bildrand ist der obere Teil der Stielanlage sichtbar. **B:** Zentrale Region der Hutanlage.

Figure 9.94: A: Under the apex of the primordium of *Psilocybe cyanescens* the dense pileus initial has formed. It is covered by the loose primordial tissue often called a universal veil. At the bottom the stipe initial has become visible. B: Central region of the pileus initial.

Hutanlage und der Oberfläche des Stieles ist mit wirren Hyphen der Matrix locker ausgefüllt. Der zukünftige Stiel hat die Form eines breiten Kegels. Er besteht aus schwach turgeszenten, periklinen Hyphen mit subregulärem Verlauf. In der Stielachse ist bereits das künftige Mark als hellere Zone erkennbar. Die zylindrischen Markhyphen sind wirr angeordnet.

Später streckt sich der Stiel, seine Hyphen werden gerade. Das lockere Mark wird gedehnt, so dass dessen Hyphen längs ausgerichtet werden. Im Zentrum der Hutanlage sind die auffallend dünnen Hyphen sehr dicht gepackt und wirr verflochten. Im Kern des Nodulus hingegen schwellen einige Hyphen stark auf. Dadurch entsteht die heterogene Sekundärstruktur, wie sie auch bei andern Pilzen vorkommt und die deshalb bereits von einigen Autoren beschrieben wurde (z.B. ATKINSON 1914b, REIJNDERS 1977).

Bei weiter fortgeschrittenen Primordien hat sich der Stiel stark gestreckt. Das Lemmablem überzieht das ganze Primordium. Die aus der Hutanlage auswachsenden Hyphen verweben sich auf dem Scheitel des Hutes zu einer dichten Zone, die später zur Huthaut wird (Fig. 9.98). Diese bleibt vom Lemmablem bedeckt, dessen Hyphen über dem Hut verschleimen (Fig. 9.96, 9.98).



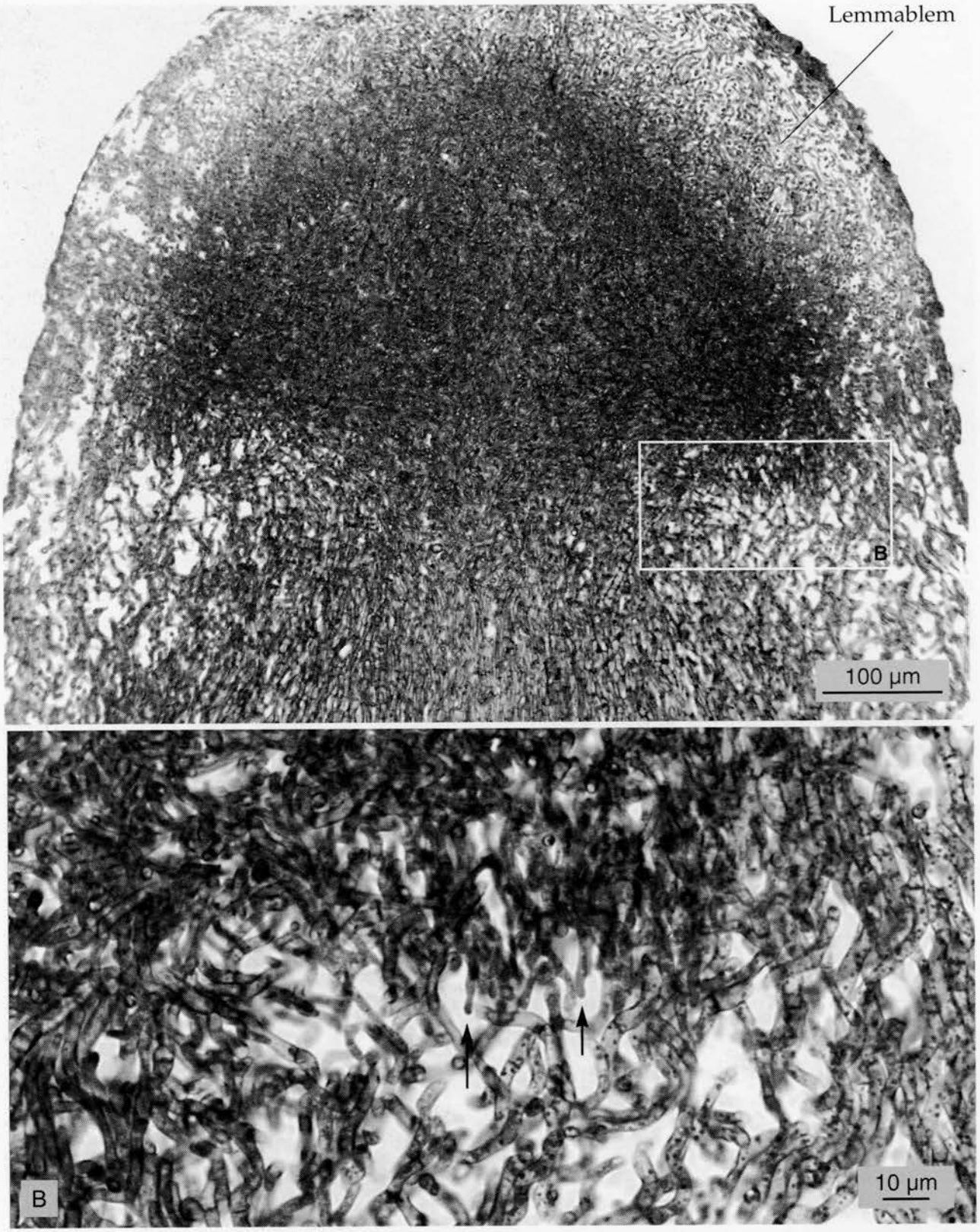
Figur 9.95: Die Hutanlage im Primordium von *Psilocybe cyanescens* zeigt Massenzunahme durch radial auswachsende Hyphen. Einige sind mit **Pfeilen** markiert.

Figure 9.95: An older primordium of *Psilocybe cyanescens* shows a pileus initial increasing in size by radial hyphal growth. The **arrows** indicate some of these hyphae.

Mit fortschreitender Entwicklung nimmt das Volumen aller Organe durch Hyphenverzweigungen und Hyphenwachstum zu. Die Hyphen des Hutrandes biegen immer mehr nach innen ein und werden zahlreicher. Der Stiel streckt sich und entfernt die Hutanlage immer mehr vom Stiel. Da das Hüllgeflecht nicht im selben Mass mitwächst, werden dessen Hyphen zwischen Hut und Stiel auseinandergezogen. Dadurch entsteht unter dem Hutrand eine Ringzone sehr lockeren Geflechtes und schliesslich eine Hymenialhöhle, in die später die Lamellen hineinwachsen. Zwischen Stiel und Hutrand, unter der Hymenialhöhle, vermehren sich die Hyphen des Restprotoplectes ein wenig und bilden ein schwach entwickeltes Lipsanoblem (Fig. 9.98).

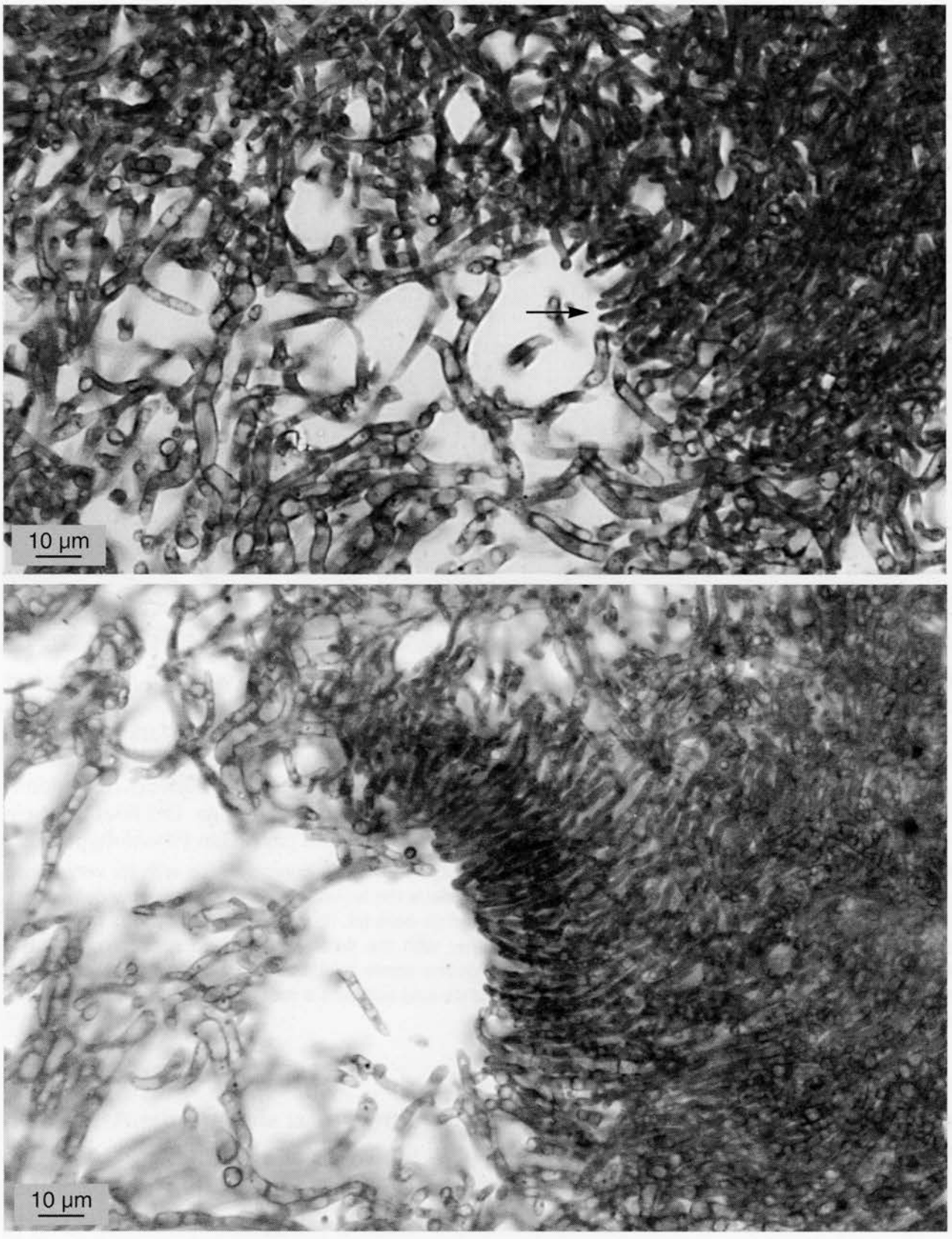
Das Primordium besteht nun aus dem Nodulus und einem endomatrikalen Fruchtkörper. Der Nodulus ist zur Stielbasis geworden, die aber nie knollig wird. Der Hut trägt auf seiner Oberseite die Pileipellis unter dem schleimigen Lemmablem, das auf dem reifen Pilz eine klebrige Oberschicht bildet. Diese wird oft für die Huthaut gehalten. Auf der Hutunterseite hat sich eine dichte Palisade gebildet, die das Dach und die Aussenwand der Hymenialhöhle bildet. Seitlich dieser Höhle bildet das Lipsanoblem zusammen mit dem nicht verschleimten Lemmablem die zukünftige Cortina.

Psilocybe cyanescens ist endomatrikal, apertopileat, lemmablemat und schwach lipsanoblemat. REIJNDERS (persönliche Mitteilung 1995) nennt diesen Pilz bivelangiocarp.



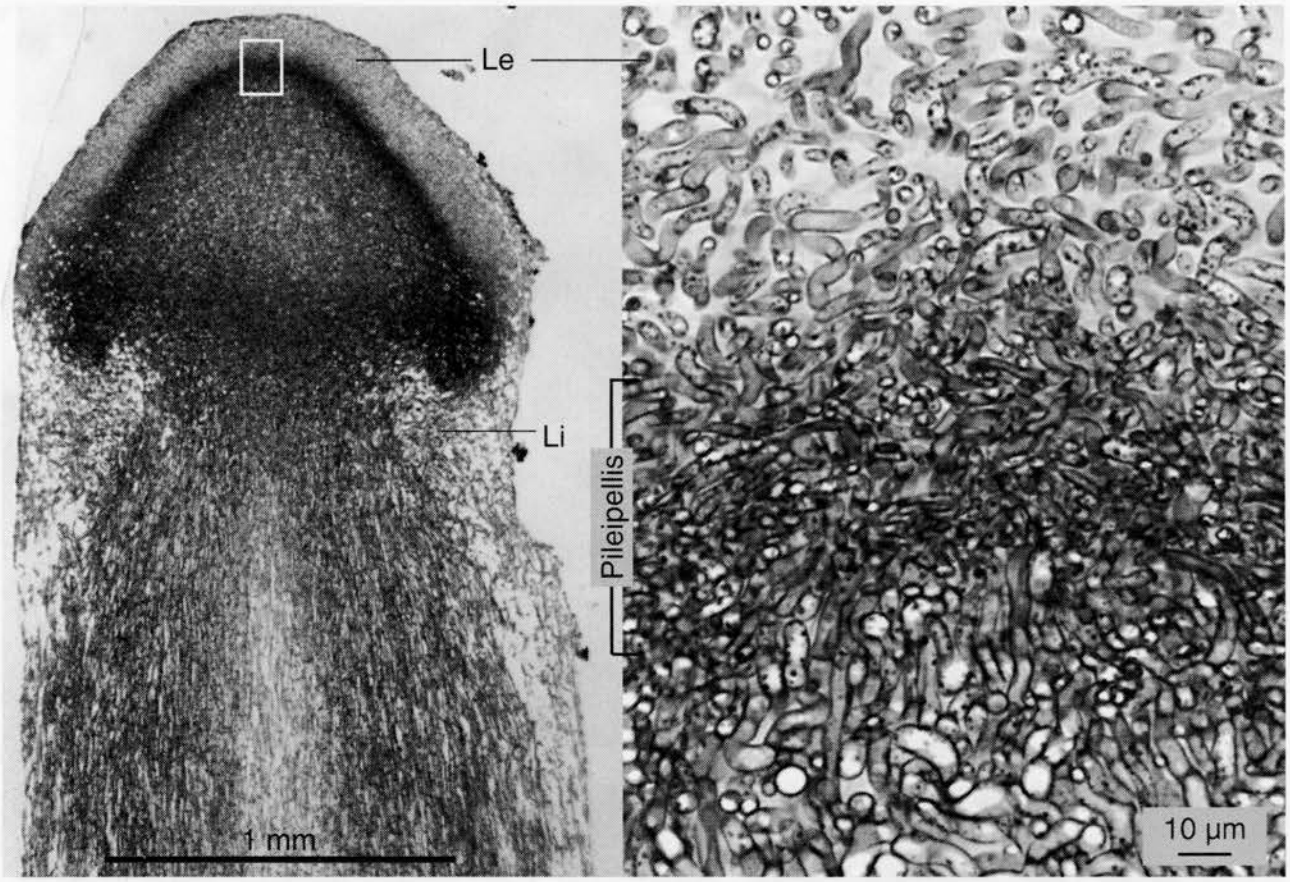
Figur 9.96: Die Hutanlage im Primordium von *Psilocybe cyanescens* ist durch seitliches Hyphenwachstum halbkugelig geworden. Das Lemmablem ist über dem Hut verschleimt. Von der Hutunterseite wachsen einige Hyphen senkrecht abwärts und stossen auf das Restprotoplect. Einige sind mit **Pfeilen** markiert.

Figure 9.96: The pileus initial of *Psilocybe cyanescens* has become hemispherical. Over the pileus the lemmablema is gelatinized. From the underside of the pileus some hyphae grow vertically down into the residual protoplect. The **arrows** indicate some of these hyphae.



Figur 9.97: Die herabwachsenden Hyphen (**Pfeil**) biegen nach innen um und ordnen sich zu einer Palisade (Stiel links im Bild, nicht sichtbar). Die Hymenialhöhle beginnt sich abzuzeichnen.

Figure 9.97: The downgrowing hyphae (**arrow**) turn more and more inward and form a palisade (stipe at the left hand side, not shown). The future hymenial cavity becomes visible.



Figur 9.98: Ein älteres Primordium von *Psilocybe cyanescens* zeigt einen konischen Hut mit einer dichten Pileipellis (in der Übersichtsaufnahme schwarz erscheinend). Das Lemmablem **(Le)** ist über dem Hut stark verschleimt; seine Hyphen zeigen die charakteristischen, stark färbbaren Einschlüsse (vgl. Fig. 9.93). Über dem Hutrand und dem Stiel ist das Lemmablem trocken und weitmaschig. Zusammen mit dem schwach entwickelten Lipsanoblem **(Li)** bildet es die zukünftige Cortina. In der wirren Huttrama liegen zahlreiche turgeszente Hyphen. Der Stiel zeigt ein lockeres, dünnhyphiges Mark in einer Stielröhre aus geraden und parallelen Physalohyphen.

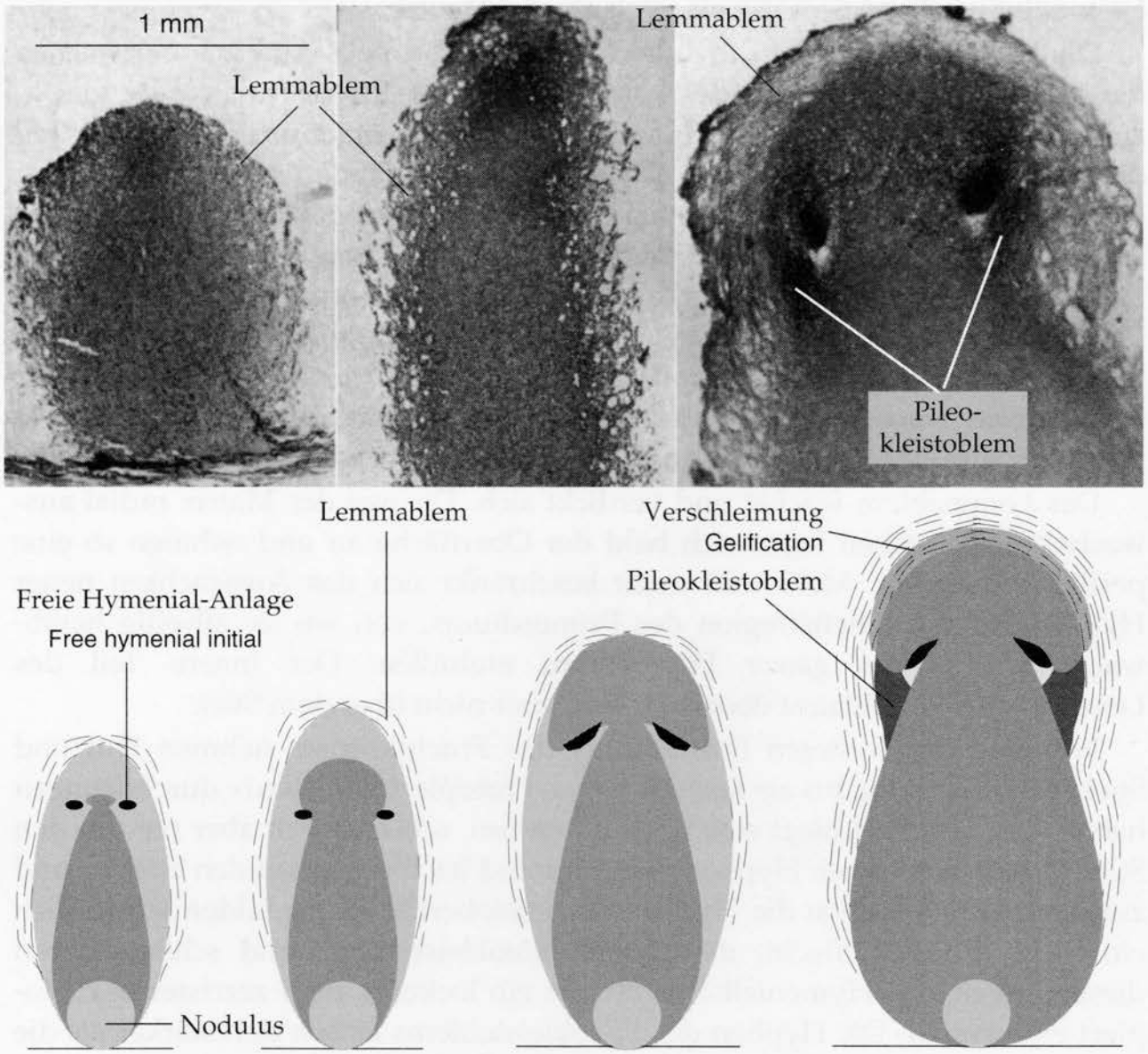
Figure 9.98: An older primordium of *Psilocybe cyanescens* shows a conical pileus with its very dense pileipellis (appearing black in the left figure). Over the pileus the lemmablema **(Le)** is strongly gelatinized. It shows the characteristic, strongly staining inclusions in its cells (cf. fig. 9.93). Over the pileus margin and over the stipe the lemmablema remains dry. Together with the weakly developed lipsanoblema **(Li)** it forms the future cortina. Within the irregular pileus trama some hyphae have become turgescent. The tubular stipe is formed of parallel, straight physalohyphae and contains a medulla of loosely arranged, thin vegetative hyphae.

Pholiota flammans – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von SAWYER (1917b). Die dort veröffentlichten Fotografien lassen zwar die verschiedenen Geflechte recht gut als Flächen unterschiedlicher Dichte erkennen (Fig. 9.99), aber Einzelheiten über den Bau und die Hyphen dieser Geflechte sind nicht sichtbar und müssen dem Text entnommen werden.

Das jüngste untersuchte Stadium ist ein Nodulus von etwa 0,4 mm Durchmesser (nicht abgebildet), dessen Kern aus dicht verwobenen, 2-3 µm dicken Hyphen besteht. Der Kern ist von einer lockeren Aussenzone umgeben, die als Archiblem gedeutet wird. Der Nodulus kommt durch mehr oder weniger

gleichzeitiges Auswachsen von Hyphen aus dem Substrat (Holz) zustande, und die Zonierung in einen dichteren Kern und lockeres Archiblem entsteht durch häufigere und dichtere Verzweigungen der Hyphen im Innern des Kügelchens.

Die Matrix bildet sich durch aufwärts wachsende Hyphen, wird höher und durch abzweigende und schräg nach aussen wachsende Hyphen dicker. Die Oberfläche wird aus locker stehenden, radial auswachsenden Hyphen gebildet,



Figur 9.99: Stadien aus der Carpogenese von *Pholiota flammans* und schematische Zusammenfassung der späteren Basidiomentwicklung. Die Hymenialanlage entsteht frei in der Matrix und kommt erst später mit dem wachsenden Hut in Kontakt. Die Matrix bildet ein dickes und über dem Hut verschleimendes Lemmablem, und vom Hutrand wachsen die Hyphen des Pileokleistoblems aus. – Fotografien nach Sawyer 1917b, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.99: Some stages of the carpogenesis of *Pholiota flammans* and a diagram of the late development of the basidiomes. The hymenial initial is differentiated within the matrix but is not attached to the minute pileus initial. Later it comes into contact with the young pileus by growth of the latter. A thickening lemmablema is produced by the matrix and gelifies over the pileus. A pileocleistoblema grows out from the pileus margin towards the stipe.

die als Anfang eines Lemmablems gedeutet werden können (Fig. 9.99 links und Mitte). SAWYER interpretiert diese lockere Aussenschicht als ein junges «Blematogen», REIJNDERS als «Velum universale innatum».

Im Innern der Matrix treten viele Hyphenverzweigungen auf, so dass der dichte Kern an Volumen zunimmt. Das Primordium wird dadurch lang ellipsoidisch und besitzt einen konischen Kern. Im oberen Teil des dichten, konischen Kernes sind die Hyphen subirregulär aufsteigend ausgerichtet. Dieser Teil wird von SAWYER als Stielanlage gedeutet.

Die Hutanlage entsteht durch leichtes, bogenförmiges Auseinanderweichen der Hyphen im oberen Teil des konischen Kernes. Etwas früher oder gleichzeitig mit dem Auftreten der Hutanlage bildet sich rings um den oberen Teil des dichteren Kernes die Anlage des Hymenophors. Diese Anlage hat zunächst keine Verbindung mit der Hutanlage, sondern erscheint "wie aufgehängt" im Protoplect der Matrix. Sie entsteht durch lokale, dichtere Verzweigungen der Hyphen des Protoplectes innerhalb einer torusförmigen Zone. Diese neuen Hyphen sind dünn, plasmareich, stark färbbar und zeigen eine allgemeine Wachstumsrichtung nach unten. Bald jedoch werden sie von den bogenförmig nach aussen wachsenden Hyphen der Hutanlage überdacht, und die junge Fruchtkörperanlage liegt im Protoplect vorgezeichnet (Schema Fig. 9.99).

Das Lemmablem wächst und verdickt sich. Die aus der Matrix radial auswachsenden Hyphen legen sich bald der Oberfläche an und nehmen so eine perikline Lage ein. Mehr und mehr beschränkt sich das Auswachsen neuer Hyphen auf die Scheitelregion des Primordiums, von wo sie allseitig herabwachsen und das ganze Primordium einhüllen. Der innere Teil des Lemmablems verschleimt über dem Hut, aber nicht über dem Stiel.

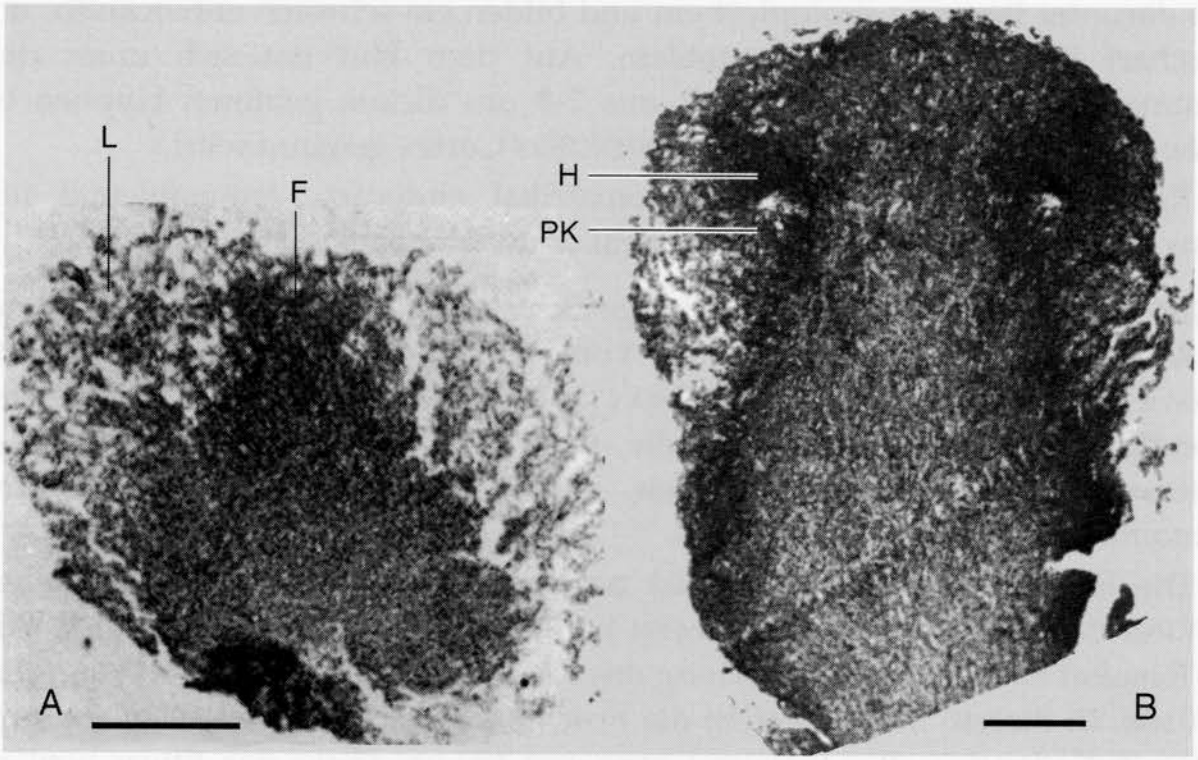
Während der weiteren Entwicklung des Fruchtkörpers nehmen Hut und Stiel an Volumen zu, bis sie fast das ganze Protoplect der Matrix durchdrungen haben. Der Hutrand biegt sich nach unten um, schliesst sich aber nie um den Stiel. Dagegen wachsen Hyphen vom Hutrand nach unten auf den Stiel zu und zwängen sich zwischen die Hyphen der Stieloberfläche. Sie bilden schliesslich ein recht dickes Geflecht, das innere Pileokleistoblem, und schliessen auf diesem Wege eine Hymenialhöhle ab, die ein lockeres, bald zerrissenes Protoplect einschliesst. Die Hyphen des Pileokleistoblems färben sich stärker als die des Lemmablems und fallen zudem durch sehr kurze Zellen auf, so dass das neue Geflecht leicht von den andern Teilen des Primordiums unterschieden werden kann. SAWYER nennt es «Marginalvelum».

Serienlängsschnitte durch verschieden alte Primordien zeigen, dass sich die Hymenialhöhle, die Hymenophoranlage und die Lamellen zentrifugal entwickeln. Die älteren Teile liegen näher beim Stiel und differenzieren sich nach aussen. Die Lamellen entstehen durch herabwachsende Hyphen der Hymenialanlage entlang radialer Streifen innerhalb der Hymenialhöhle.

Beim Aufschirmen des Hutes zerreisst das Lemmablem, und das Pileokleistoblem löst sich vom Hutrand ab. So bildet sich der Ring um den Stiel, dessen äussere Schicht aus dem nicht verschleimten Teil des Lemmablems und dessen innere Schicht aus dem Pileokleistoblem besteht. Innen trägt der Ring einige Reste des Protoplectes. Die innere, verschleimte Zone des Lemmablems über dem Hut zerreisst nicht und wird zur leicht schmierigen Hutoberfläche des reifen Pilzes, während die nicht verschleimende Aussenschicht des Lemmablems zerreisst und die Schuppen auf Hut und Stiel bildet.

Pholiota flammans ist endomatrikal apertopileat, lemmablemat, pileokleistoblemat und laevihymenial. REIJNDERS (1963: 179) bezeichnet diese Carpogenese als bivelangiocarp und pileostipitocarp.

Kuehneromyces mutabilis – Dieser oft mit der Gattung *Pholiota* vereinigte, sehr häufige Pilz wurde von REIJNDERS (1971) untersucht und kurz beschrieben. Er bezeichnete ihn als bivelangiocarp und pileostipitocarp.



Figur 9.100: Endocarpie von *Kuehneromyces mutabilis*. **A:** Aus dem Nodulus sind Hyphen ausgewachsen, die ein lockeres Lemmablem **(L)** und eine dichtere, kolonnenförmige Fruchtkörperanlage bilden. **B:** Späteres Stadium mit Anlage der Hymenialpalisade **(H)** über einer ringförmigen Hymenialhöhle. Das Lemmablem und das Pileokleistoblem **(PK)** schliessen gemeinsam die Hymenialhöhle nach aussen ab. Sie bilden beim reifen Pilz den Ring. Skalen 10 µm. - Nach Reijnders 1971, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.100: Endocarpic development of *Kuehneromyces mutabilis*. **A:** Radiating hyphae have grown out of the nodulus. They form an inner, dense column of slender, subparallel hyphae and an outer lemmablema **(L)**. The column is the initial of the future fruit body **(F). B:** The stipe has grown a pileus composed of intertwining hyphae. On its underside the hymenial initial **(H)** and the hymenial cavity have formed. On the outside the cavity is closed by a weak pileicleistoblema **(PK)** and the strongly developed lemmablema. Together those two metablemas form the ring of the mature basidiome. Scale bars 10 µm.

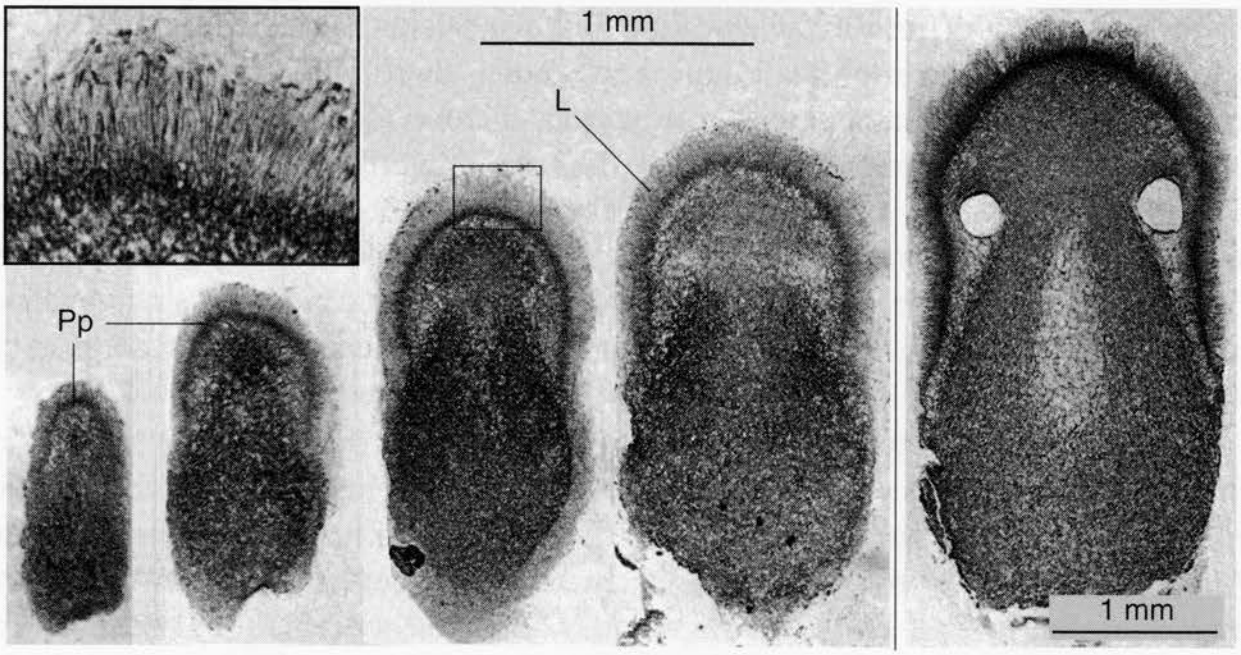
Der 100-150 µm grosse Nodulus besteht aus 3-8 µm dicken, wirr verflochtenen Hyphen. Daraus wachsen 2 µm dicke, mehr oder weniger parallele Hyphen nach oben und bilden eine dichte Kolonne. Gleichzeitig mit den Hyphen dieser Fruchtkörperanlage wachsen radial angeordnete, 3-7 µm dicke Hyphen aus dem Nodulus und bilden eine lockere Hülle (Fig. 9.100). Da diese durch Wachstum an Volumen zunimmt, kann sie als ein Lemmablem aufgefasst werden. REIJNDERS nennt sie ein Velum universale.

In einer späteren Phase hat sich auf dem Stiel eine Hutanlage aus wirren, 2-5 µm dicken Hyphen gebildet. Das Lemmablem ist über der Hutanlage recht dünn, aber auf der oberen Hälfte des Stieles und auf dem Hutrand stark ausgebildet. Auf der Hutunterseite findet man die glatte Hymenialanlage, deren Hyphen stark färbbar und sehr dünn sind. Am Hutrand neigen diese Hyphen zusammen, weiter gegen den Stiel beginnen sie die glatte Palisade zu bilden. Der Stiel ist kegelförmig geworden. Die Hyphen der Stielmitte sind 3-7 µm, die der Stielrinde nur 1,5-2 µm dick. Vom Hutrand her wachsen Hyphen in das darunter liegende Protoplect ein und bilden ein schwach entwickeltes und unscharf begrenztes Pileokleistoblem. Auf dem Hut hat sich unter dem Lemmablem eine 70-80 µm dicke, aus 2-3 µm dicken geliferen Hyphen bestehende Ixocutis gebildet, die von REIJNDERS Cortex genannt wird.

Kuehneromyces mutabilis ist endomatrikal endocarp, lemmablemat und schwach pileokleistoblemat, apertopileat und laevihymenial.

Lepiota clypeolaria – Dieser häufige Schirmling zeigt auf dem Stiel einen dicken, locker wolligen Belag, der vom Lipsanoblem gebildet wird. Seine Entwicklung wurde von ATKINSON (1914d) beschrieben. Die dort veröffentlichten Fotografien lassen die verschiedenen Geflechte als Flächen unterschiedlicher Dichten erkennen, aber Einzelheiten müssen dem Text entnommen werden.

Die Entstehung des Nodulus ist noch unbekannt, denn das jüngste von ATKINSON untersuchte Stadium zeigt bereits eine plectologische Struktur, die als Resultat einer Weiterentwicklung des Nodulus aufgefasst werden kann (Fig. 9.101A). In diesem Stadium stellt die Fruchtkörperanlage einen oben abgerundeten Zylinder von etwa 900 µm Länge und 400 µm Dicke dar. Etwas weniger als die untere Hälfte wird von einem Bulbus aus wirr verwobenen, dicht gedrängten, 1,5-2 µm dicken, proteinreichen und stark färbbaren vegetativen Hyphen eingenommen. Der obere Teil des Primordiums zeigt einen helleren Kern aus lockeren, wirr verwobenen, bis 2 µm dicken vegetativen Hyphen, umgeben von einer dunkler gefärbten, 20-30 µm dicken Haube von dichter, pseudoparenchymatischer Struktur mit vereinzelten radialen Hyphen. Diese Haube entsteht durch starke Verzweigung und Unterteilung der Hyphen, deren Zellen 3-6 µm messen und die durch gegenseitigen Druck vieleckig werden. Sie sind protoplasmareich und stark färbbar. Die Haube trägt aussen



Figur 9.101: Entwicklung von *Lepiota clypeolaria*. Die Pileipellis **(Pp)** wird als dunkle, dichte Haube vor dem Hut und Stiel angelegt. Der Hut wächst später in diese Haube hinein. Das Lemmablem **(L)** besteht aus grosslumigen, radial auswachsenden Hyphen. Der Einsatz entspricht der in C angegebenen Stelle, stammt aber nicht von diesem Schnitt. - Nach Atkinson 1914d, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.101: Carpogenesis of *Lepiota clypeolaria*. The pileipellis **(Pp)** forms shortly before stipe and cap appear. Later the cap grows into the inverted bowl formed by the pileipellis. The lemmablema **(L)** consists of radially outgrowing hyphae. The inset corresponds to the region indicated in fig. C, but does not come from the same section.

eine hellere, weniger dichte, etwa 50-70 µm dicke Schicht radial ausstrahlender Hyphen, die aus der äusseren Zone der Haube herauswachsen. Diese Hyphen sind 6-9 µm dick, besitzen eine leicht verdickte Wand, sind inhaltsarm und deshalb nur schwach färbbar. Über dem Bulbus geht diese radialhyphige Schicht in eine pseudoparenchymatische Haube über. In diesem Stadium fehlen sowohl die Hutanlage als auch die Stielanlage. Es geht aus ATKINSON's Arbeit nicht hervor, ob diese verschiedenen Geflechte direkt im Innern eines länglichen Nodulus entstanden sind, oder ob ein kugeliger Nodulus erst mit einem apikalen Protoplect "keimt" und dadurch die längliche Form annimmt. In diesem Falle wären die Geflechte als Differentiationen des apikal herausgewachsenen Protoplectes aufzufassen. Es scheint hingegen offensichtlich, dass die radialhyphige Aussenschicht ein sekundäres Metablem ist und dass der Bulbus dem Nodulus oder dessem unteren Teil entspricht.

Das nächste Stadium (Fig. 9.101B) zeigt das quasi gleichzeitige Auftreten der Hutanlage und der Stielanlage im Innern des hellen Kernes im oberen Teil des Primordiums, das etwa 1,2 mm lang und 0,6 mm dick ist und bereits eine schwache Einschnürung auf der Höhe des oberen Bulbusrandes aufweist. Der auffallend dicke Stiel ist leicht konisch, röhrig und mit lockerem, hell erschei-

nendem Protoplect gefüllt. Im dunklen Teil des Stieles sind die Hyphen bereits schwach längs ausgerichtet, wenn auch noch deutlich verwoben. Der fast kugelige Hut besteht aus einem kompakten, dichten Geflecht wirr verwobener Hyphen. Der dunklere, röhrenförmige Teil der Stielanlage stösst unten an das Geflecht des Bulbus, oben an das Geflecht des Hutes. Die Hut- und Stielanlagen sind durch restliches Protoplect von der pseudoparenchymatischen Haube getrennt. Diese und das radialhyphige Lemmablem haben sich verdickt, und auch der Bulbus ist wesentlich grösser geworden. Der Hut zeigt noch keine Hymenophoranlage, und es tritt noch keine Hymenialhöhle auf.

In einem noch etwas fortgeschritteren Stadium (Fig. 9.101C) misst das Primordium etwa 1,6 x 0,8 mm und weist eine deutliche Einschnürung auf der Höhe des oberen Bulbusrandes auf. Das Hutgeflecht ist in eine dichtere Aussenzone und einen weniger dichten Kern gegliedert; der Übergang zwischen den beiden Zonen ist fliessend. Die pseudoparenchymatische Haube und das radialhyphige Lemmablem haben sich weiter verdickt, und auch der Bulbus ist stark gewachsen. Hut und Stiel sind immer noch von der Haube durch ursprüngliches Protoplect getrennt. Dessen Masse hat im Winkel zwischen der pseudoparenchymatischen Haube und der Stieloberfläche etwas zugenommen. Unter dem Hut im Winkel zwischen dem Stiel und dem Hutrand hat sich das Protoplect gelockert, so dass um den Stiel herum ein Ring aufgelockerten Geflechtes entstanden ist. In dieser Zone tritt später die Hymenialhöhle auf. Auf der Unterseite des Hutes ist jedoch noch keine Hymenophoranlage zu sehen.

In einem etwa 1,8 mm langen und 1 mm dicken Primordium (Fig. 9.101D) ist die Hymenialhöhle bereits recht deutlich sichtbar, wenn auch immer noch mit restlichem Protoplect locker gefüllt. Auf der Unterseite des Hutes über der Hymenialhöhle hat sich die erste Hymenophoranlage differenziert. Es ist dies eine dünne, schwach nach oben gewölbte Schicht dicht gedrängter, abwärts wachsender, kurzzelliger Hyphen mit dichtem Protoplasma, in der Figur nicht erkennbar. Es bleibt immer noch eine deutliche Zone ursprünglichen Protoplectes zwischen der Hutoberfläche und der pseudoparenchymatischen Haube sichtbar. Die Huttrama ist deutlich in eine dichtere, äussere Zone und einen weniger dichten Kern gegliedert.

Im 4 mm langen und 2 mm dicken Primordium der Figur 9.101E hat der Hut die pseudoparenchymatische Haube erreicht. Das ursprüngliche Protoplect wurde in den Hut eingebaut, indem die auswachsenden Hyphen der Huttrama durch die Maschen des Protoplectes wuchsen. Die pseudoparenchymatische Haube über dem Hut wird dadurch zur Hutdeckschicht. Weiter unten bedeckt sie jedoch das Protoplect, das sich nun gut von der dichteren und längshyphigen Stielrinde abhebt. Das radialhyphige Lemmablem hat sich weiter verdickt und misst nun etwa 150-300 µm. Auffallend ist die grosse und

leere Hymenialhöhle, die den Stiel ringförmig umgibt. An deren Oberseite befindet sich die dünne Hymenophoranlage aus dichten, abwärts wachsenden Hyphen. Sie ist in der Figur 9.101E bereits sichtbar, hat aber noch immer keine Lamellen gebildet, sondern ist ganz glatt und stark nach oben gewölbt.

In einem noch späteren, nicht illustrierten Stadium entstehen die Lamellen als radiale Falten der Hymenophoranlage durch senkrechtes Herabwachsen der Hyphen. Leider geht ATKINSON nicht näher auf diese Lamellenbildung ein.

Weitere Entwicklung: Beim Ausdehnen und Aufschirmen des Hutes zerreissen die Hutdeckschicht (die pseudoparenchymatische Haube) und die äussere, radialhyphige Schicht und bilden die dunkelbraunen Hutschuppen des reifen Pilzes. Das Lipsanoblem zwischen dem Stiel und der pseudoparenchymatischen Haube bildet die flockige Stielbekleidung. Diese zeigt auch einige braune Reste der radialhyphigen Aussenschicht. Die Stielbasis ist schwach keulig und entspricht dem Bulbus, der, wie aus der Beschreibung der Carpogenese hervorgeht, nicht zum eigentlichen Stiel gehört, sondern ein durch Wachstum vergrösserter Nodulus ist.

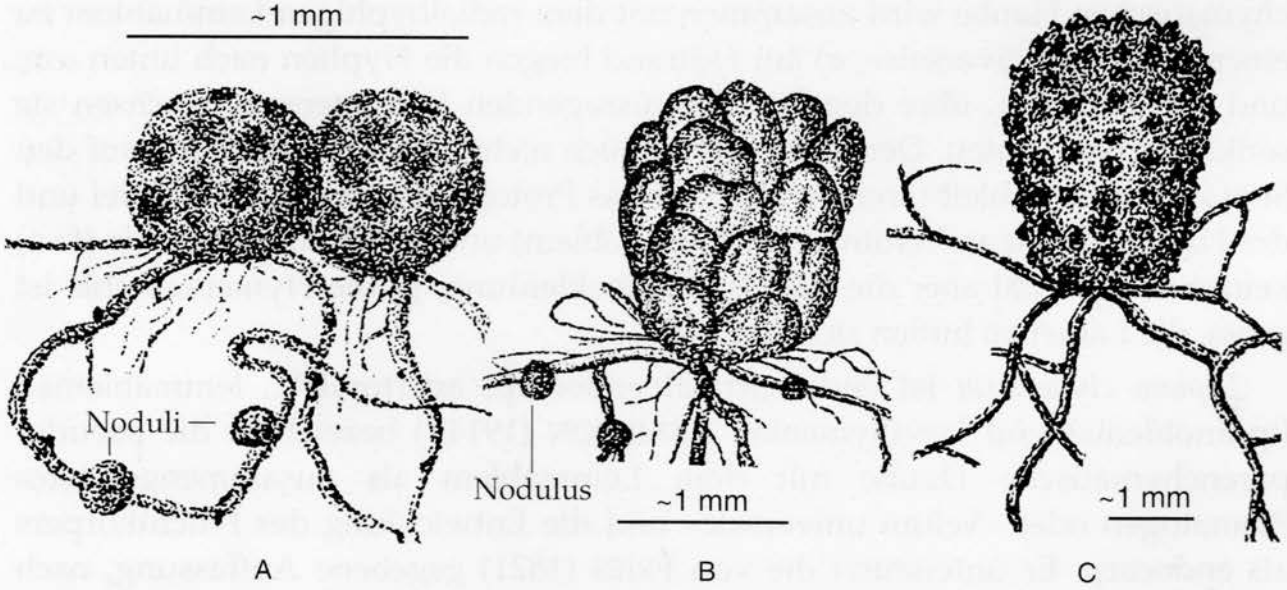
Diese Carpogenese ist gekennzeichnet durch: a) das Auftreten einer dichten, pseudoparenchymatischen Haube, deren apikaler Teil später zur Hutdeckschicht wird; b) aus der Haube wachsen dicht gedrängte, braun gefärbte, radiale Hyphen aus, die eine neue Aussenschicht, das Lemmablem, bilden; c) der Hut wird später angelegt und wächst als linsenförmiger Körper gleichmässig in die Breite und nach oben, bis er schliesslich mit dem oberen Teil der Haube verschmilzt; d) der tiefer gelegene Teil der pseudoparenchymatischen Haube wird zusammen mit dem radialhyphigen Lemmablem zu einem «Velum universale»; e) am Hutrand biegen die Hyphen nach unten um, und an der freien, über den Stiel herausragenden Hutunterseite wachsen sie senkrecht nach unten. Der Hutrand rollt sich nicht ein und wächst nie auf den Stiel zu, sondern bleibt immer offen; f) das Protoplect zwischen dem Stiel und der Haube nimmt an Volumen zu (Lipsanoblem) und bildet am reifen Pilz (fast) keinen Ring, wohl aber die flockige Stielbekleidung; g) die Hymenialhöhle ist gross; die Lamellen bilden sich erst spät.

Lepiota clypeolaria ist endomatrikal endocarp, apertopileat, lemmablemat, lipsanoblemat und laevihymenial. ATKINSON (1914d) bezeichnet die pseudoparenchymatische Haube mit dem Lemmablem als zusammengesetztes Blematogen oder «Velum universale» und die Entwicklung des Fruchtkörpers als endocarp. Er unterstützt die von FRIES (1821) gegebene Auffassung, nach der bei *Lepiota* das «Velum universale» mit dem Hut fest verwachsen ist. REIJNDERS (1963: 199) bezeichnet die Entwicklung von *Lepiota clypeolaria* als bivelangiocarp und pileostipitocarp. Er fasst die pseudoparenchymatische Haube und die radialhyphige Aussenschicht als «velum universale innatum» auf und nennt das Protoplect zwischen Stiel und Haube ein Lipsanenchym.

Lepiota aspera – Die Entwicklung dieses grossen und häufigen Schirmlings wurde von GREIS (1937a, als *Lepiota acutesquamosa*) beschrieben.

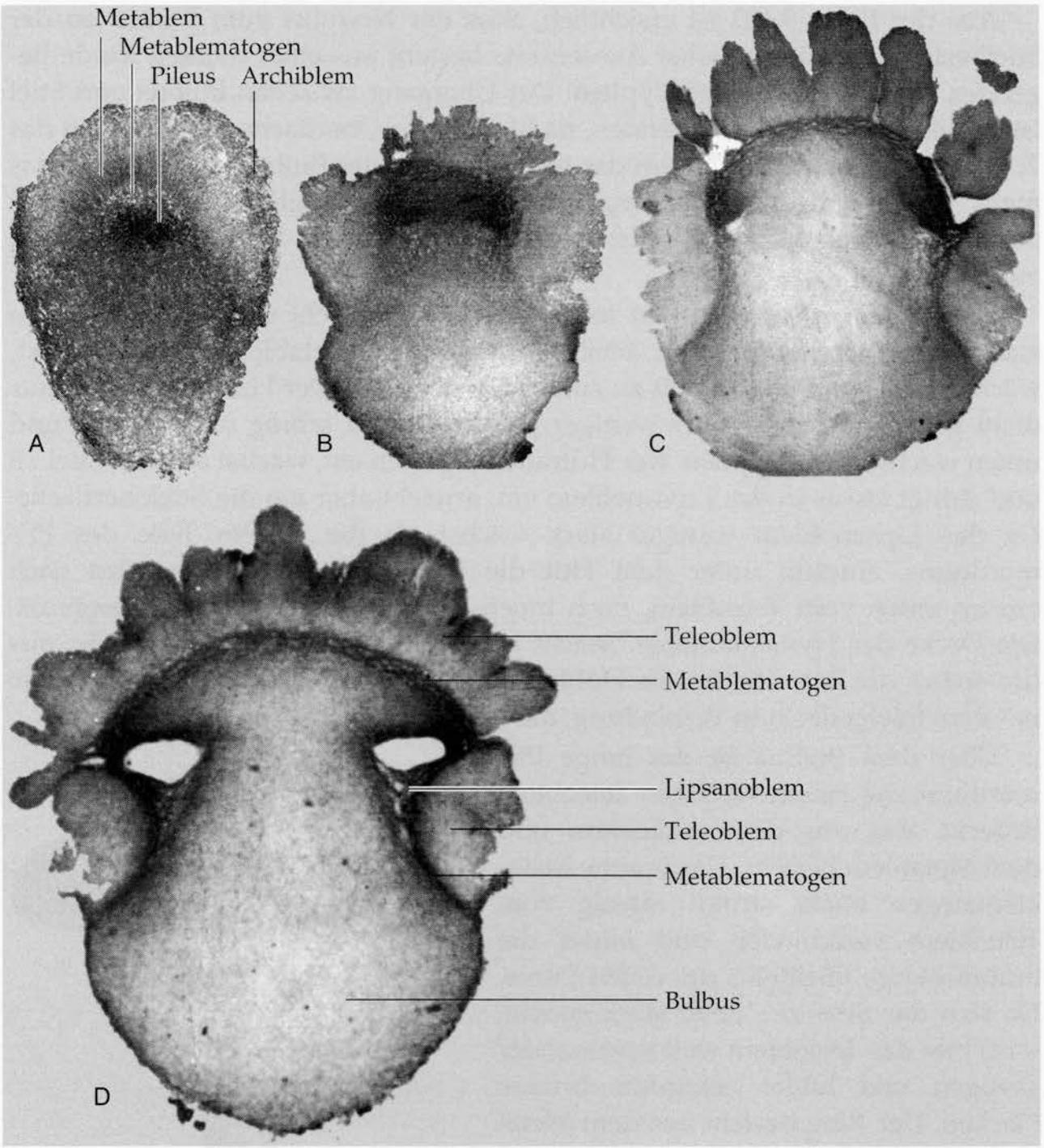
Die Noduli entstehen seitlich auf Rhizomorphen. Ihre Oberfläche ist zuerst glatt, aber bald entstehen einige wenige grosse Warzen, die im Laufe der weiteren Entwicklung in zahlreiche kleinere Warzen zerfallen (Fig. 9.102).

Der junge Nodulus besteht aus einem Kern wirr verflochtener, 4-5 µm dicker Hyphen von unregelmässiger, stark gekrümmter Gestalt (Sekundärstruktur des Nodulus) und einem lockeren Archiblem. Dieser Nodulus wächst heran, und sein Archiblem verdickt sich. Wenn eine Grösse von 0,2-0,4 mm erreicht ist, beginnen die bisher glatten Noduli an der Oberfläche kleine Erhebungen auszubilden (Fig. 9.102 A), die ersten Anfänge der Warzen. In diesem Stadium sind auch bereits die ersten Organanlagen im Innern des Knöllchens sichtbar (Fig. 9.103 A): Auf dem wirrhyphigen Nodulus sitzt die sehr dichte, kleinzellige, dick linsenförmige Hutanlage. Darüber liegt das **Metablematogen**, eine hellere Zone mehr oder weniger paralleler, liegender Hyphen. Daraus wachsen die radial gerichteten Hyphen des Metablems in das Archiblem hinein, wodurch das warzige Teleoblem entsteht. Später dehnen sich das Metablematogen und das daraus hervorgehende Teleoblem auch über den Stiel, aber nicht über den Bulbus aus (Fig. 9.103 B-D). GREIS (1937a: 456) nennt das Metablematogen die Mutterschicht des Velum universale; REIJNDERS (1963: 198) fasst Metablematogen und Teleoblem zu einem zweischichtigen Velum universale zusammen.



Figur 9.102: Junge Primordien von *Lepiota aspera*. Die zuerst glatte Oberfläche bedeckt sich bald mit einigen sehr grossen Warzen, die mit zunehmendem Alter in mehrere kleinere Warzen zerfallen. - Nach Greis 1937a, elektronisch kopiert und bearbeitet. Skalen geschätzt.

Figure 9.102: Young primordia of *Lepiota aspera*. At first the surface is smooth, but soon a few very big verruculose scales appear that are cleaved into smaller ones during further development. Scale bars are approximations only.



Figur 9.103: Primordialentwicklung von *Lepiota aspera*. **A:** Nodulus mit Anlage des Hutes (schwarz) und dem Metablematogen (hellere Zone über der Hutanlage). Diesem entspringen die radialen Hyphen des Metablems, die durch das Archiblem hindurchwachsen. **B-D:** Ausbildung des Hutes, der Hymenialpalisade, der Hymenialhöhle und des warzigen Teleoblems. Das Metablematogen wächst über den Stiel und färbt sich braun. - Nach Greis 1937a, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.103: Carpogenesis of *Lepiota aspera*. **A:** Nodulus with a pileus initial (black), a metablematogen layer composed of periclinal hyphae and a metablema composed of radial hyphae growing out of the metablematogen into the archiblema. **B-D:** Formation of the pileus, the hymenial palisade, the hymenial cavity and the warty teleoblema. The metablematogen layer becomes brown and grows out to cover the stipe but not the bulbus (base of the stipe derived from the nodulus). It continues to form the teleoblema which also covers the stipe. The metablematogen layer and teleoblema together may be considered as a "two-layered velum universale" as Reijnders 1963 does.

Aus der Figur 9.103 ist ersichtlich, dass der Nodulus zum Bulbus an der Stielbasis heranwächst. Seine Aussenseite besteht aus einer dichten Rinde liegender, stark verflochtener Hyphen. Der Übergang zwischen Bulbus und Stiel ist im Mikroskop gut zu erkennen, da hier an der Oberfläche die Rinde an das Teleoblem stösst und im Innern das wirre Geflecht des Bulbus allmählich in das mehr oder weniger parallelhyphige Geflecht des Stieles übergeht. Dieser parallele Verlauf der Hyphen ist an der Oberfläche des Stieles am schärfsten ausgeprägt.

Unmittelbar unter dem Hut lockert sich das Geflecht um den Stiel herum stark auf. Dieses Protoplect bleibt seitlich vom Metablematogen bedeckt, wächst etwas und wird damit zu einem Lipsanoblem. Der Hutrand besteht aus dicht gepackten, mehr oder weniger parallelen und schräg nach aussen und unten wachsenden Hyphen. Der Hutrand biegt sich ein, wächst auf den Stiel zu und dringt etwas in das Lipsanoblem ein, erreicht aber nie die Stieloberfläche. Da das Lipsanoblem weniger stark wächst als die andern Teile des Primordiums, entsteht unter dem Hut die Hymenialhöhle. Diese wird nach aussen-unten vom Teleoblem, nach innen-unten vom Lipsanoblem begrenzt. Die Decke der Hymenialhöhle besteht aus der glatten Hymenialpalisade, aus der später die Lamellen in die Höhle hineinwachsen. Die Lamellen treten nie mit dem Stielgeflecht in Verbindung; die Schneiden bleiben immer frei.

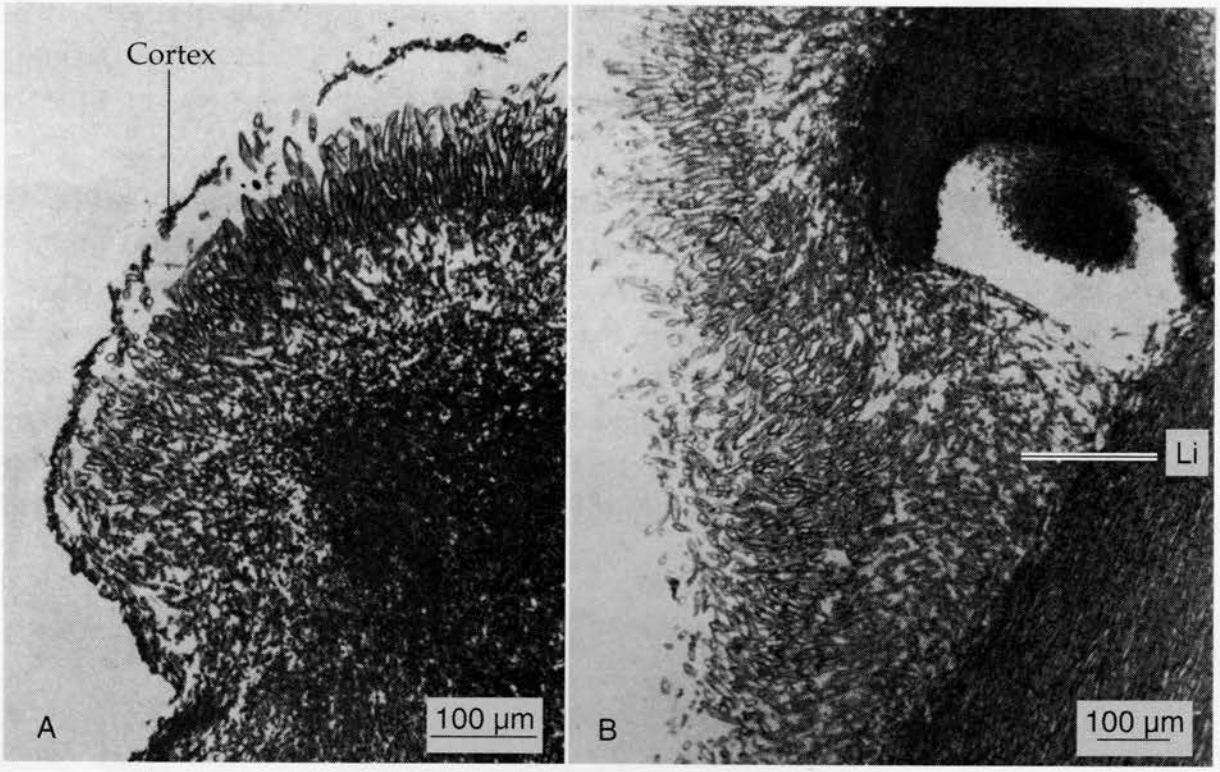
Über dem Bulbus ist das junge Primordium von einem warzigen Teleoblem bedeckt, das aus dem Archiblem und dem Metablem besteht. Das braune Metablematogen bleibt strukturmässig vom Teleoblem verschieden und bildet die braunfaserige Pileipellis des reifen Pilzes. Da sich der Stiel zur Reife stark streckt, wird hier das Teleoblem weit auseinander gezogen und bildet zerstreute braune Flecken. Der Ring besteht aus dem Metablematogen, das aussen einige Warzen des Teleoblems und innen einige Fasern des Lipsanoblems trägt. Reste des Lipsanoblems bleiben auch als faserige Spuren auf dem Stielhals erhalten.

Lepiota aspera ist epinodulär endomatrikal, apertopileat, lipsanoblemat, teleoblemat, laevihymenial. REIJNDERS (1963) nennt diesen Pilz bivelangiocarp und pileostipitocarp.

Figur 9.104: Reifer Fruchtkörper von *Lepiota aspera* mit warzenförmigen Resten des Teleoblems auf Hut und Stiel. - Nach Bon 1988, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.104: Mature basidiome of *Lepiota aspera* showing the teleoblema broken into warts on the cap and on the stipe.

Lepiota ignipes – Nach der Arbeit von HUGUENEY (1966) zeigt *Lepiota ignipes* eine ähnliche Entwicklung wie *Lepiota aspera.* Aber bei *Lepiota ignipes* findet man anstelle des Archiblems eine sehr dünne Rinde (Cortex) aus liegenden Hyphen («Velum universale innatum»), unter der das radialhyphige Metablem entsteht (Fig. 9.105). Es kommt nie zu einem Durchwachsen der Rinde und damit auch nicht zur Ausbildung eines Teleoblems. Der Cortex fehlt bei älteren Primordien und wird vielleicht abgestossen.



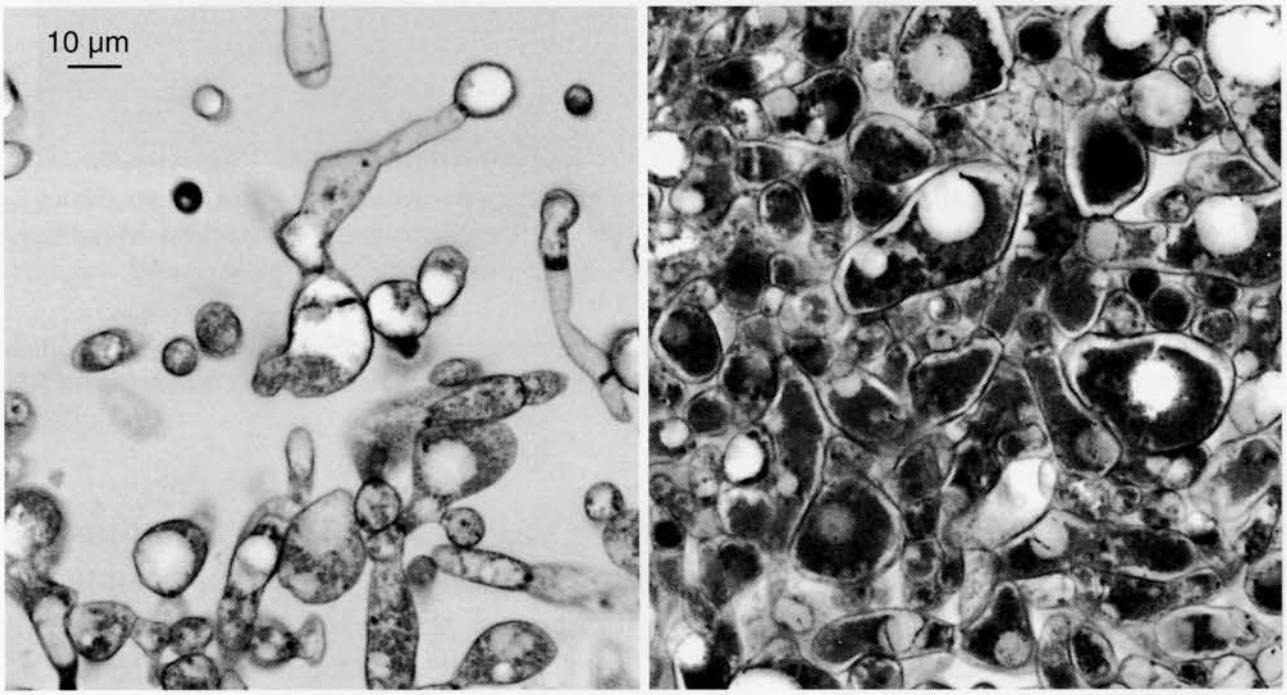
Figur 9.105: A: Das radialhyphige Metablem von *Lepiota ignipes* ist anfangs von einem dünnen Cortex aus liegenden Hyphen bedeckt. **B:** Ein älteres Primordium zeigt ein nacktes Metablem und ein schwach entwickeltes Lipsanoblem (Li). - Nach Hugueney 1966, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.105: A: The radial hyphae of the metablema of *Lepiota ignipes* are covered by a very thin cortex of periclinal hyphae. **B:** In an older primordium the cortex has disappeared and a weak lipsanoblema (Li) has developed.

Coprinus-Arten – Die formenreiche Gattung *Coprinus* wurde seit der Mitte des 19. Jahrhunderts wiederholt physiologisch, genetisch, cytologisch, anatomisch, carpogenetisch und taxonomisch untersucht und stellt deshalb ein sehr gut bekanntes Genus der Hymenomyceten dar (z.B. ATKINSON 1916b; BENSAUDE 1917, 1918; BREFELD 1877; BULLER 1909, 1910, 1922, 1924, 1930, 1931, 1933, 1934; CHOW 1932, 1934; DE BARY 1866; HAMMAD & al., 1993a,b; HENDERSON & ROSS 1983; HUGUENEY 1978; ITEN 1970; KÜHNER 1926a, 1929; LEVINE 1914; LU 1991; MADELIN 1960; MANACHÈRE 1967, 1978; MATTHEWS & NIEDERPRUEM 1972, 1973; MOORE & al. 1979; REIJNDERS 1948, 1952, 1963, 1979b; REIJNDERS & STALPERS 1992; SCHENCK 1919; WEIR 1911).

Bisher wurden etwa 31 *Coprinus*-Arten untersucht, einige nur flüchtig oder nur teilweise, andere gründlicher (die genaue Zahl ist aus Gründen nomenklatorischer und taxonomischer Unklarheiten unsicher; man vergleiche auch die von REIJNDERS 1979b gegebene Liste): *Coprinus angulatus, atramentarius, auricomus, bisporus, brassicae, bulbillosus, cinereus, comatus, congregatus, cortinatus, cubensis, curtus, disseminatus, ephemeroides, ephemerus, flocculosus, hexagonosporus, macrocephalus, macrorhizus, micaceus, narcoticus, niveus, patouillardii, phaeosporus, plicatilis, poliomallus, radians, stellatus, tomentosus, tuberosus.* Da alle genannten Arten (ausser *C. plicatilis*) eine sehr ähnliche Entwicklung zeigen, beschränken wir uns stellvertretend auf die Beschreibung der Carpogenese von *Coprinus trisporus* nach eigenen Untersuchungen an Kulturmaterial.

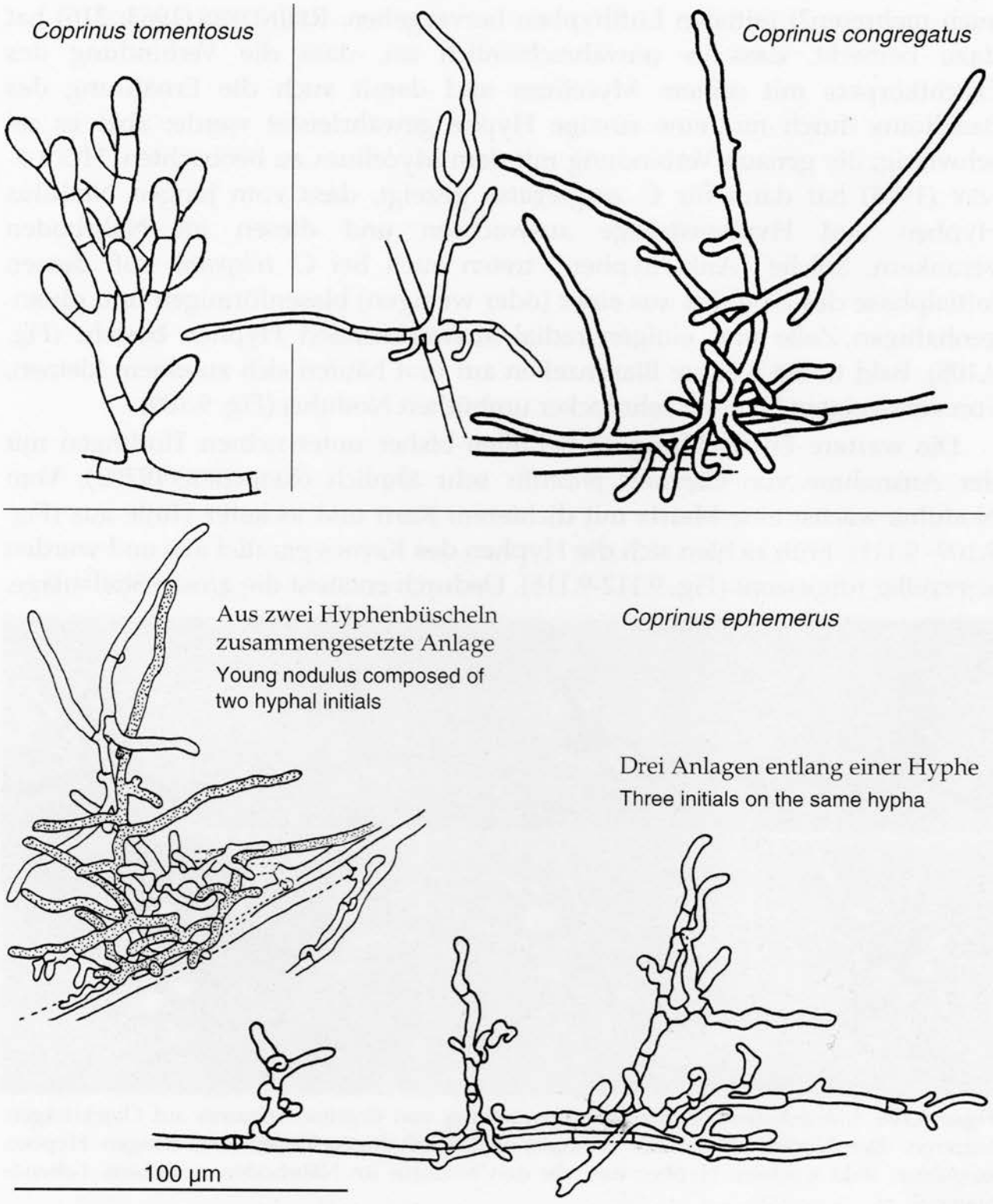
Veränderungen im Mycelium vor und während der Frühentwicklung des Nodulus wurden bisher nur bei *Coprinus cinereus* (MADELIN 1960) und *Coprinus trisporus* (in diesem Buch) untersucht. Diese bilden im Mycelium **blasenförmige, glykogenhaltige Zellen** (Fig. 9.106). Das Glykogen wird später in den Nodulus, dann in den Stiel und schliesslich in den Hut des Basidioms verlagert (MATTHEWS & NIEDERPRUEM 1972). Bei *Coprinus trisporus* liegt etwa 0,1 mm unter der Agaroberfläche eine ungefähr 0,4 mm dicke, stark glykogenhaltige, mehr oder weniger pseudoparenchymatische Schicht im Mycelium (Fig. 9.106).



Figur 9.106: Morphologie des fruktifizierenden Mycels von *Coprinus trisporus* in Kultur. **Links:** Lockeres Mycel knapp unter der Agaroberfläche mit einigen blasigen, glykogenhaltigen Zellen; **Rechts:** Gedrängte, stark glykogenhaltige Schicht etwa 0,1 mm unter der Agaroberfläche. - Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, Aluminium-Zirkonium-Haematoxylin.

Figure 9.106: Morphology of the fruiting mycelium of *Coprinus trisporus* in culture. **Left**: Loose mycelium just below the agar surface, with some inflated cells with glycogen. **Right:** Some 0.1 mm below the agar surface a dense, about 0.4 mm thick layer rich in glycogen is formed within the mycelium.

Die **ersten Stadien des Nodulus** wurden in Kulturen von *Coprinus tuberosus* (BREFELD 1877, als *C. stercorarius*), *C. tomentosus* (CHOW 1932, 1934), *C. cinereus* (MADELIN 1960; MATTHEWS & NIEDERPRUEM 1972, 1973), *C. congregatus* (HUGUENEY 1978; HENDERSSON & ROSS 1983), *C. cineratus* var. *nudisporus* (im

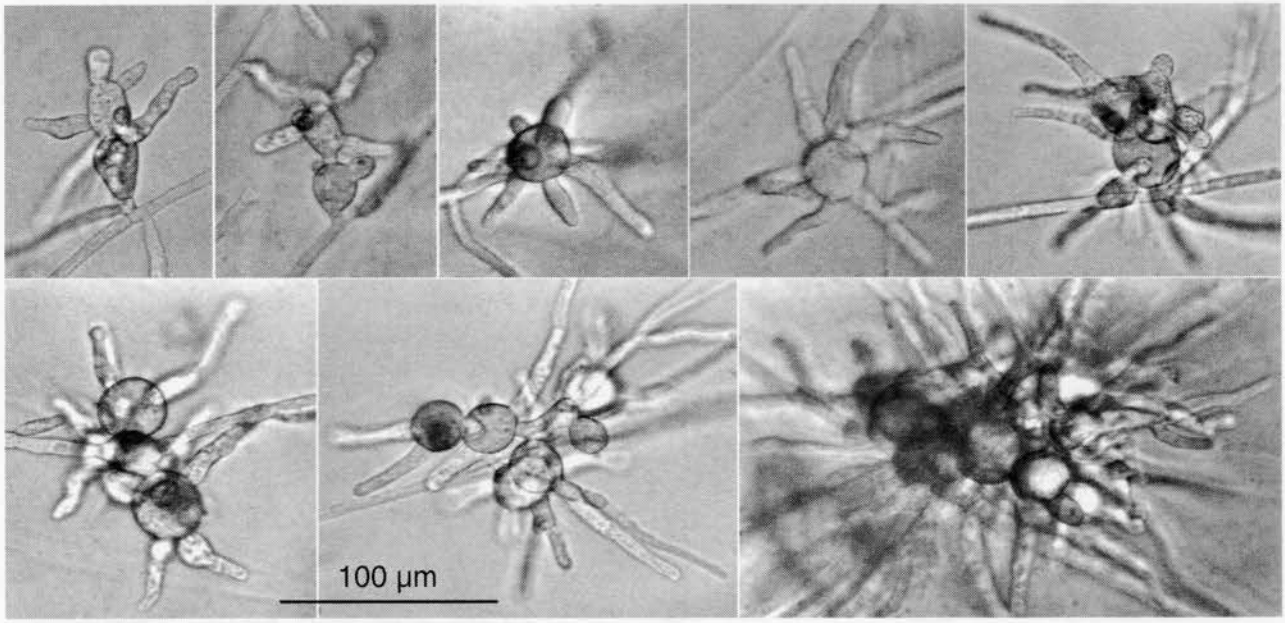


Figur 9.107: Die Nodulus-Anlagen dieser drei Tintlinge bestehen aus verzweigten Lufthyphen. Nach Chow 1934 und Hugueney 1978. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.107: The nodulus initials of these three *Coprinus* species consist of ramified aerial hyphae.

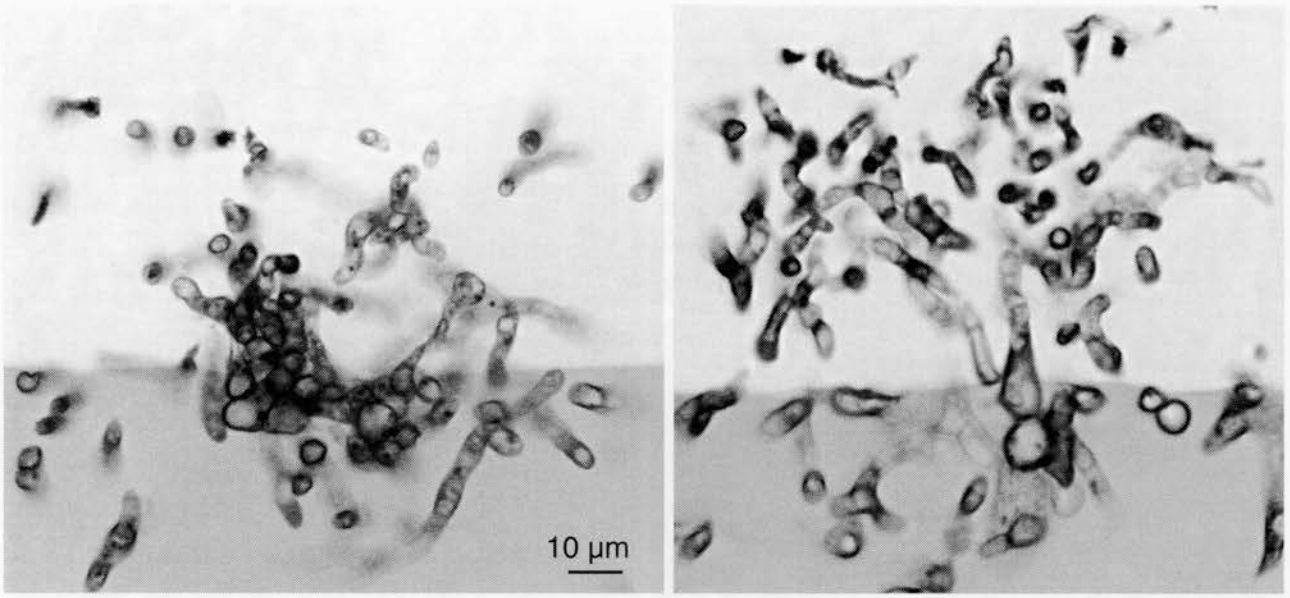
Sinne von KÜHNER & ROMAGNESI 1953) und *C. ephemerus* (HUGUENEY 1978) beobachtet. Diese Arten zeigen eine (fast) identische Frühentwicklung des Nodulus, die damit beginnt, dass von vegetativen Hyphen Lufthyphen auswachsen (Fig. 9.107). Diese verzweigen sich buschartig und bilden einen Hyphenknäuel. Dieser kann aus einer einzigen oder aus zwei (oder vielleicht auch mehreren?) initialen Lufthyphen hervorgehen. REIJNDERS (1963: 216) hat dazu bemerkt, dass es unwahrscheinlich sei, dass die Verbindung des Fruchtkörpers mit seinem Mycelium und damit auch die Ernährung des Basidioms durch nur eine einzige Hyphe gewährleistet werde; aber es sei schwierig, die genaue Verbindung mit dem Mycelium zu beobachten. HUGUENEY (1978) hat dann für *C. congregatus* gezeigt, dass vom jungen Nodulus Hyphen und Hyphenstränge auswachsen und diesen im Nährboden verankern. Solche "Ankerhyphen" treten auch bei *C. trisporus* auf, dessen Initialphase des Nodulus aus einer (oder wenigen) blasenförmigen und glykogenhaltigen Zelle und einigen radial auswachsenden Hyphen besteht (Fig. 9.108). Bald treten weitere Blasenzellen auf und häufen sich zu einem kleinen, von verzweigten Hyphen sehr locker umhüllten Nodulus (Fig. 9.109).

Die **weitere Entwicklung** ist bei allen bisher untersuchten Tintlingen mit der Ausnahme von *Coprinus plicatilis* sehr ähnlich (REIJNDERS 1979b): Vom Nodulus wächst eine Matrix mit dichterem Kern und lockerer Hülle aus (Fig. 9.109- 9.111). Früh richten sich die Hyphen des Kernes parallel aus und werden kurzzellig turgeszent (Fig. 9.112-9.115). Dadurch entsteht die grosse Stielanlage.



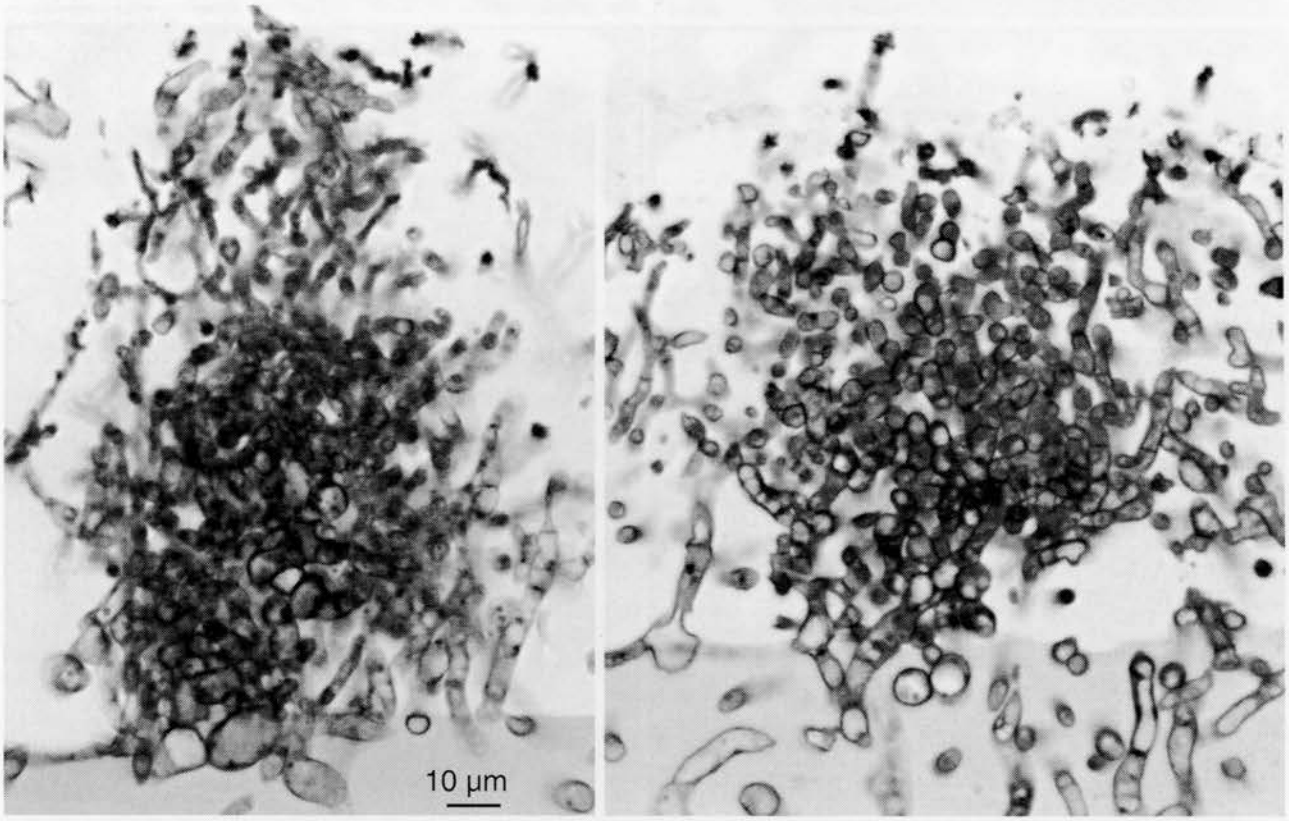
Figur 9.108: Initialstadien der Nodulusentwicklung von *Coprinus trisporus* auf Objektträgerkulturen. Der Nodulus wird aus blasigen, glykogenhaltigen Zellen und einigen Hyphen aufgebaut. Bald wachsen Hyphen aus, die den Nodulus im Nährboden verankern. Lebendmaterial.

Figure 9.108: Initial stages of the development of the nodulus of *Coprinus trisporus* in slide cultures. The nodulus is composed of vesiculous cells containing glycogen and of some hyphae. Soon some radiating hyphae grow away from the nodulus to anchor it in the medium. Photographs of living material.



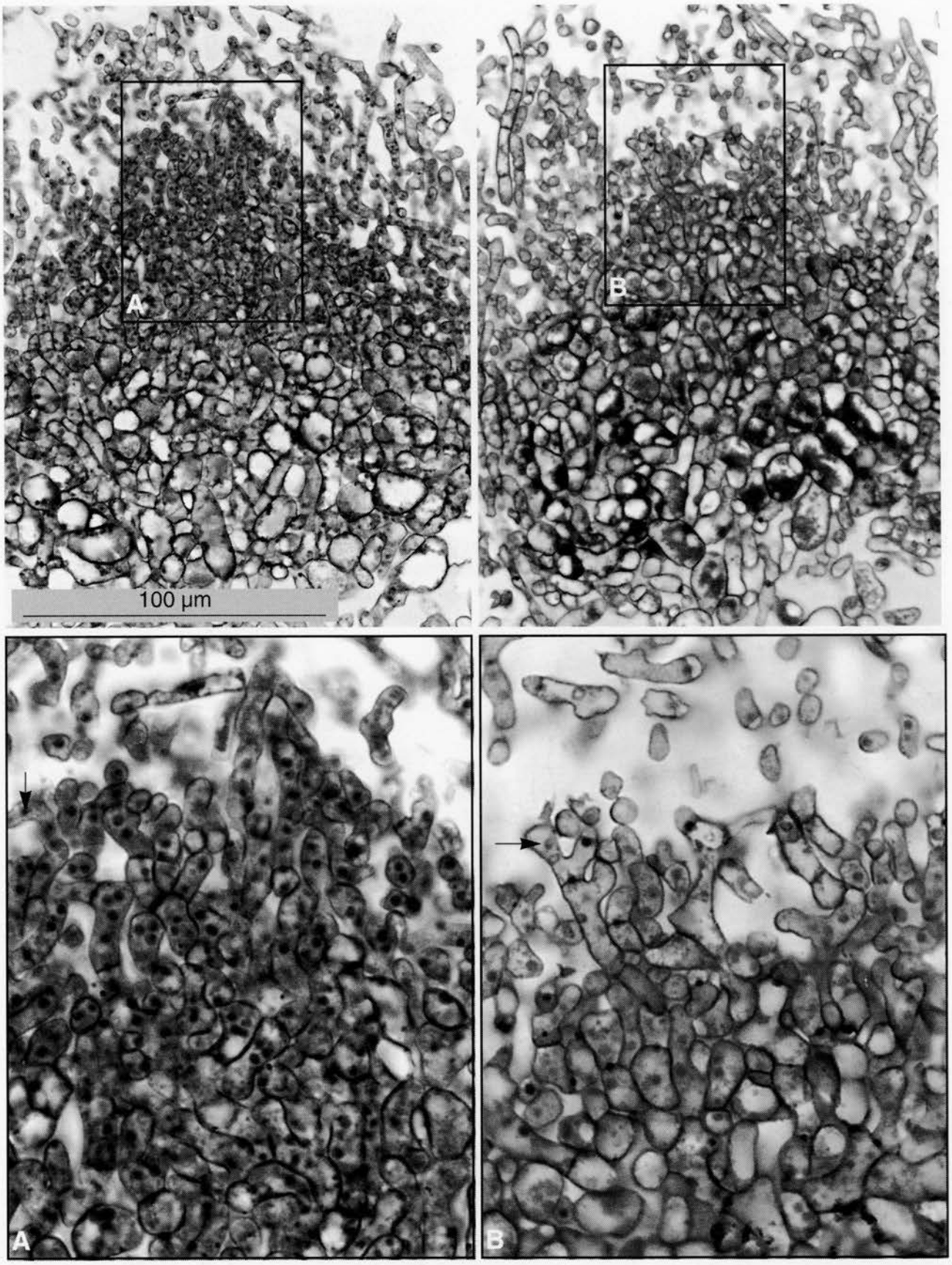
Figur 9.109: Ein ungefähr medianer und ein tangentialer Schnitt (rechts) durch einen jungen Nodulus von *Coprinus trisporus* auf einem Agarnährboden. Der dichte Kern enthält einige blasige Zellen.

Figure 9.109: A near median and a tangential section (right) of a young nodulus of *Coprinus trisporus* on an agar medium. The dense centre contains some vesiculous cells.



Figur 9.110: Etwa mediane Schnitte durch zwei etwas weiter entwickelte Noduli von *Coprinus trisporus* auf Agar. Der dichte Kern mit blasigen Zellen ist grösser und die Hüllhyphen sind zahlreicher geworden. Beim linken Nodulus ist der Anfang der epinodulären Matrix sichtbar.

Figure 9.110: Two somewhat older noduli of *Coprinus trisporus* show a dense centre with many vesiculous cells surrounded by many more peripheral hyphae. The nodulus at the left already bears the beginning of the matrix.



Figur 9.111: Auswachsen apikaler Matrix-Hyphen aus dem Nodulus von *Coprinus trisporus*. Der Nodulus rechts zeigt viel Glykogen in seinen blasigen Zellen. Pfeile = Kerne.

Figure 9.111: Hyphae of the matrix growing out from the apex of two noduli of *Coprinus trisporus*. The nodulus at the right has vesiculous cells rich in glycogen. Arrows = nuclei.

Oben geht der Stiel in eine kleine, erst knopfförmige, kleinzellig pseudoparenchymatische Hutanlage über, deren Randzellen zunächst radial horizontal nach aussen, bald aber nach aussen und unten wachsen (Fig. 9.112). Die Hutanlage hebt die Matrixhülle etwas von der Stielanlage ab, wodurch die prähymeniale Ringhöhle entsteht (Fig. 9.112 bis 9.115). Charakteristisch für viele Tintlinge ist das Fehlen einer Hutdeckschicht in diesen Stadien; die Trama der Hutanlage geht am Scheitel in das Geflecht der Matrix über (Fig. 9.112, 9.113).

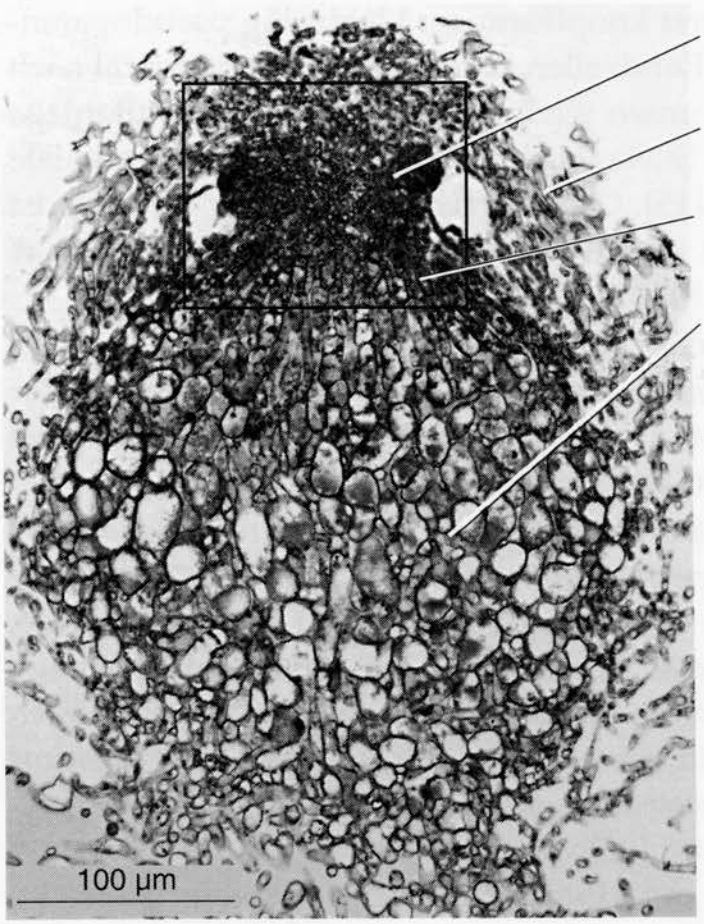
Über der Fruchtkörperanlage wächst die Matrix zu einem kräftigen Lemmablem ("Velum universale") heran, dessen äussere Zellen kugelig werden. In der prähymenialen Höhle bildet die Matrix ein schwach entwickeltes Lipsanoplect heran, das auf dem Stiel des reifen Fruchtkörpers einige Reste hinterlässt.

Die hymeniale Palisade ist zunächst glatt und durchgehend (Fig. 9.113), doch bald beginnen sich die Lamellen zu falten. Diese wachsen in das Lipsanoplect hinein. Die Hymenialpalisade öffnet sich nun an der Lamellenschneide, und die Hyphen der Lamellentrama wachsen in das Lipsanoplect hinein. Durch den Wachstumsdruck werden die Lamellen stark verformt und oft auch blasig aufgetrieben (Fig. 9.116). Ähnliche Bilder wurden auch für *Coprinus micaceus, disseminatus, cinereus, phaeosporus, flocculosus* und *C. brassicae* veröffentlicht (ATKINSON 1916b; KÜHNER 1929; ROSIN & MOORE 1985a; REIJNDERS 1979b). Während des Aufschirmens des Hutes werden die Lamellen gestreckt, ausgerichtet und schliesslich vom Lipsanoblem abgelöst. Dabei spielen die Cystiden und Cystesien mancher Tintlinge eine stabilisierende Rolle (ROSIN & MOORE 1985a; HORNER & MOORE 1987; CHIU & MOORE 1990, 1993).

Die Grössenzunahme des jungen Fruchtkörpers beruht vor dem Beginn der Meiose der Basidien vor allem auf Zellvermehrung, nachher fast ausschliesslich auf Zellstreckung (*Coprinus cinereus*, HAMMAD & al. 1993a,b). Das Zellvolumen und die Zahl der Kerne in den Zellen des Stieles nehmen während der Zellstreckung sehr stark zu (Fig. 9.118). Die Verlagerung des Glykogens vom Nodulus in den Fruchtkörper von *Coprinus cinereus* wurde von MATTHEWS & NIEDERPRUEM (1973), BLAYNEY & MARCHANT (1977) und MOORE & al. (1979) beschrieben.

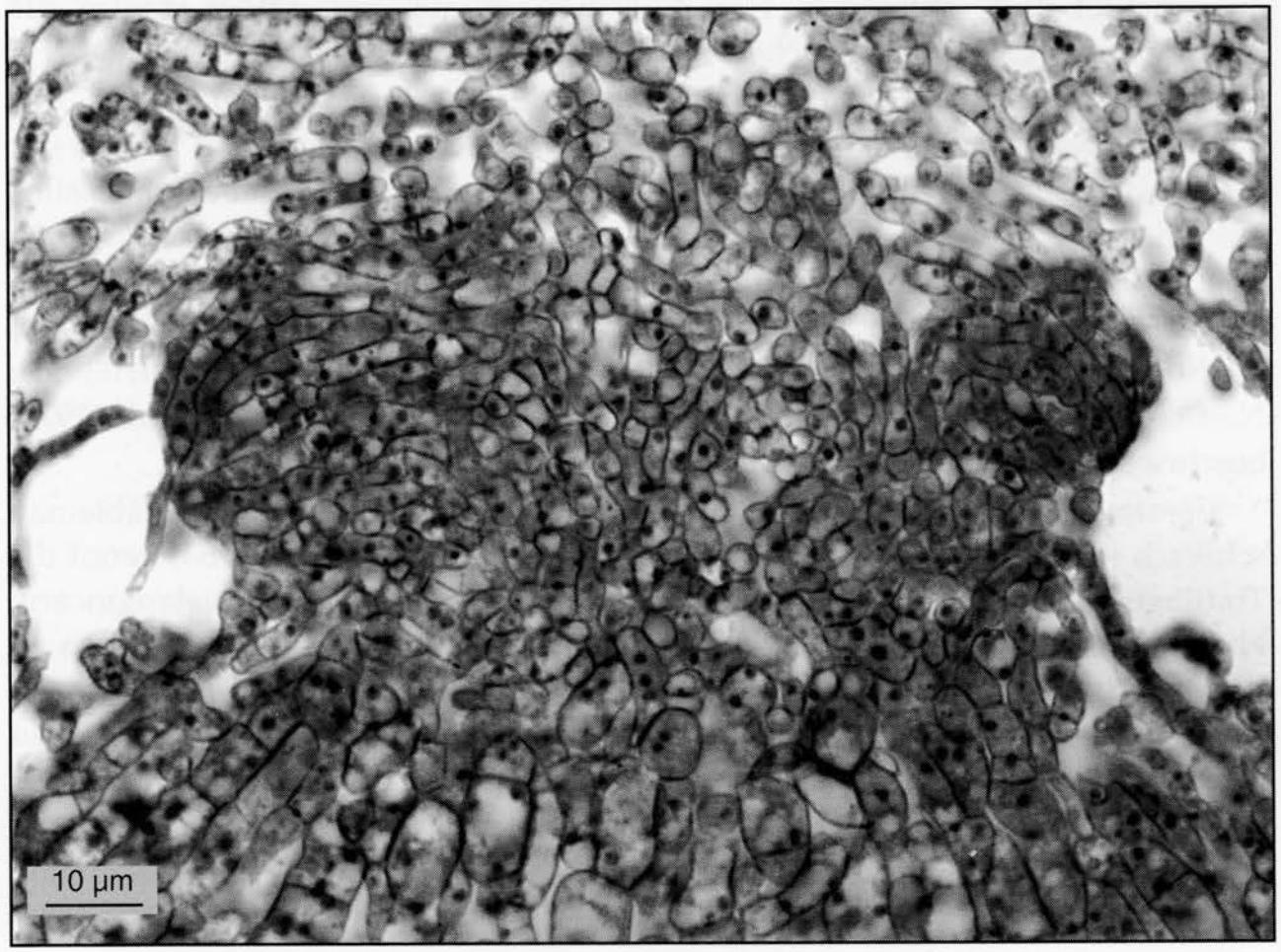
Coprinus trisporus ist endocarp, endomatrikal apertopileat, lemmablemat, schwach lipsanoblemat und pseudoruptohymenial. REIJNDERS (1963) nennt die Tintlinge mit einer solchen Entwicklung bivelangiocarp oder paravelangiocarp. Nach den Angaben von REIJNDERS (1979b) und den dort zitierten Arbeiten zu beurteilen sind *Coprinus phaeosporus, brassicae, stercorarius, patouillardii, bulbillosus, cubensis, poliomallus, cinereus, comatus, atramentarius* und *C. auricomus* pseudoruptohymenial; während *C. radians, micaceus, curtus, disseminatus, hexagonosporus, ephemerus, bisporus* und *C. plicatilis* ruptohymenial sind.

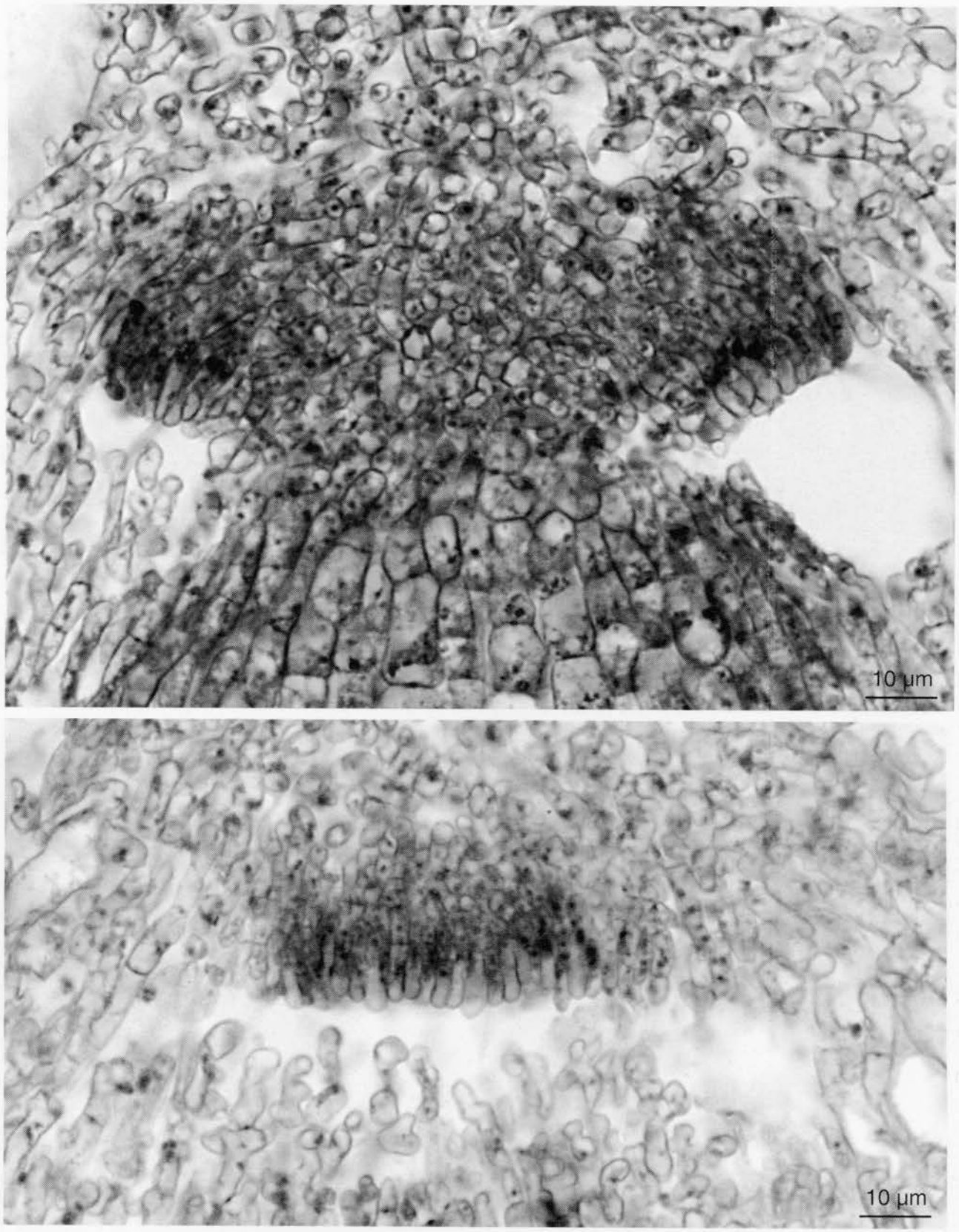
Coprinus trisporus zeigt wie die meisten Tintlinge während der Sporulation eine Autolyse der Lamellen und des Hutes, die von BULLER (1909, 1924, 1931)



Figur 9.112: Anlage des Hutrandes aus seitlich und leicht abwärts wachsenden Hyphen. Die Huttrama geht am Scheitel graduell in die Matrix über. Die Zellen des Stieles sind turgeszent erweitert. Die prähymeniale Ringhöhle entsteht durch das Abheben der Matrix durch die Hutanlage. *Coprinus trisporus*.

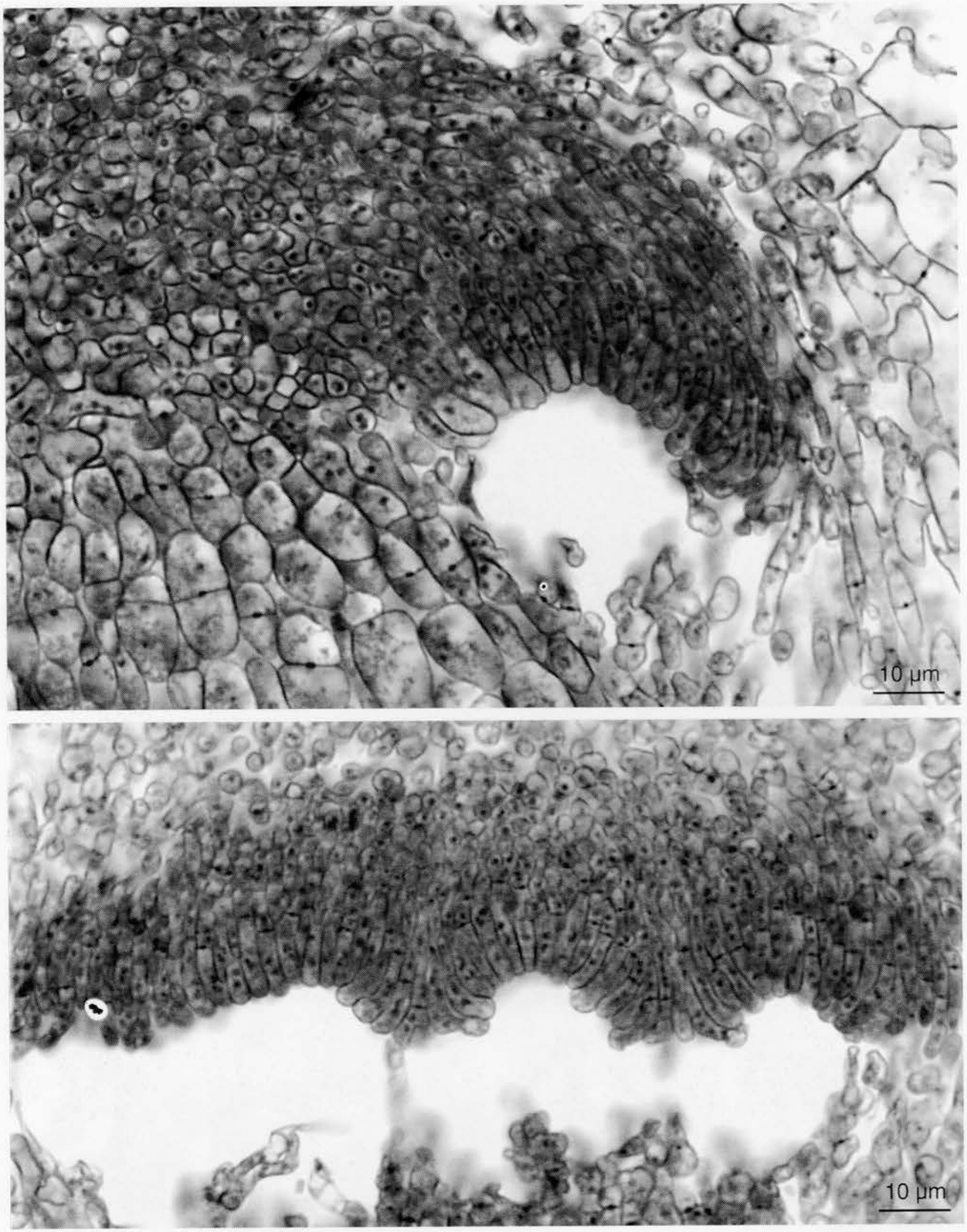
Figure 9.112: Initiation of the pileus margin by hyphae growing in an outward and slightly downward direction. The pileus trama on top of the pileus intergrades with the matrix. The prehymenial cavity is created mechanically by the uplifting of the matrix by the pileus initial. *Coprinus trisporus*.





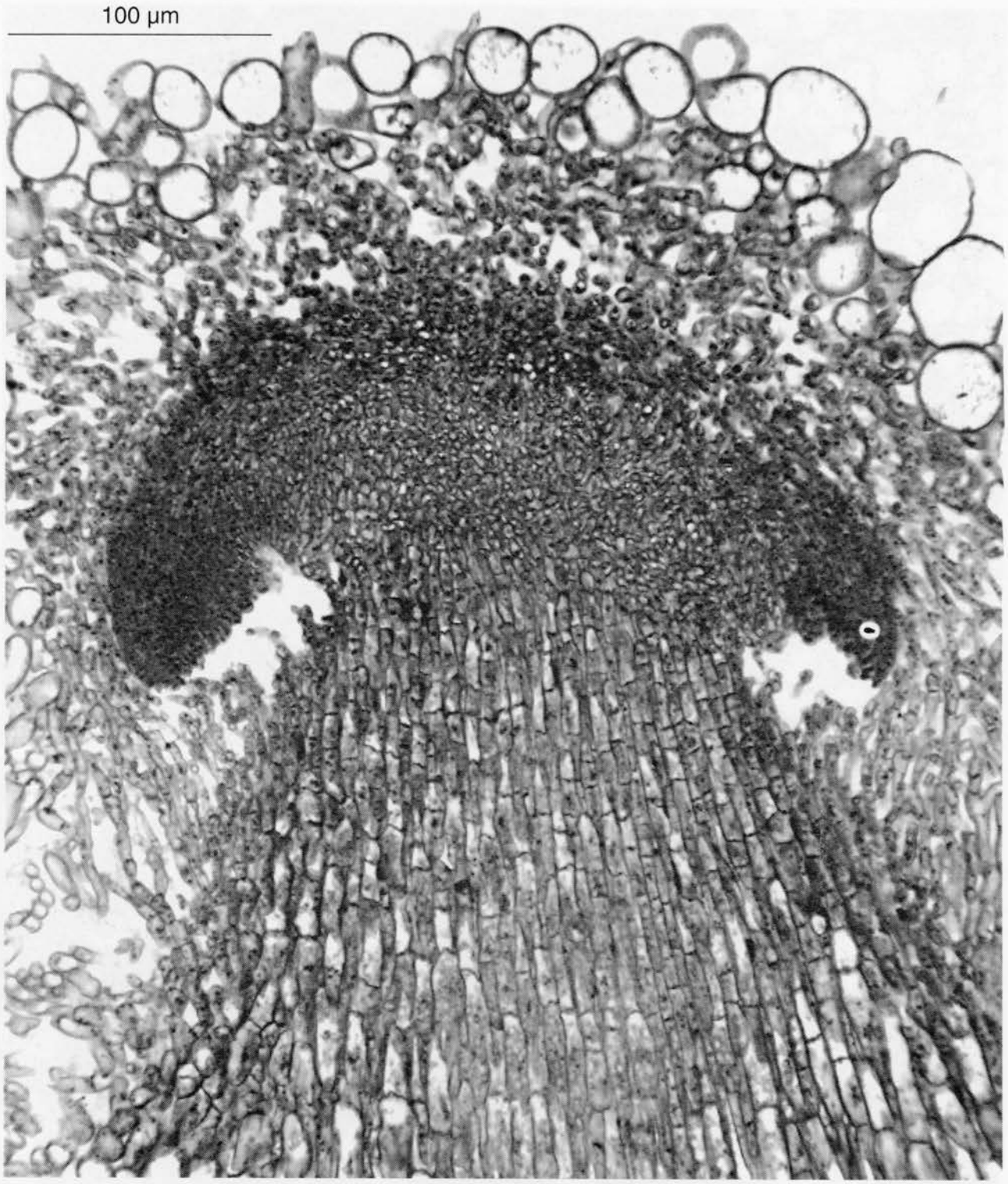
Figur 9.113: Am Hutrand bildet sich die prähymeniale Palisade. Diese ist in diesem Stadium durchgehend und glatt. **Oben:** Medianer Längsschnitt. **Unten:** Tangentialer Längsschnitt. *Coprinus trisporus.*

Figure 9.113: The hymenial palisade is formed on the pileus margin. In this developmental phase the palisade is smooth and continuous. **Top:** median longitudinal section; **bottom:** tangential longitudinal section. *Coprinus trisporus.*



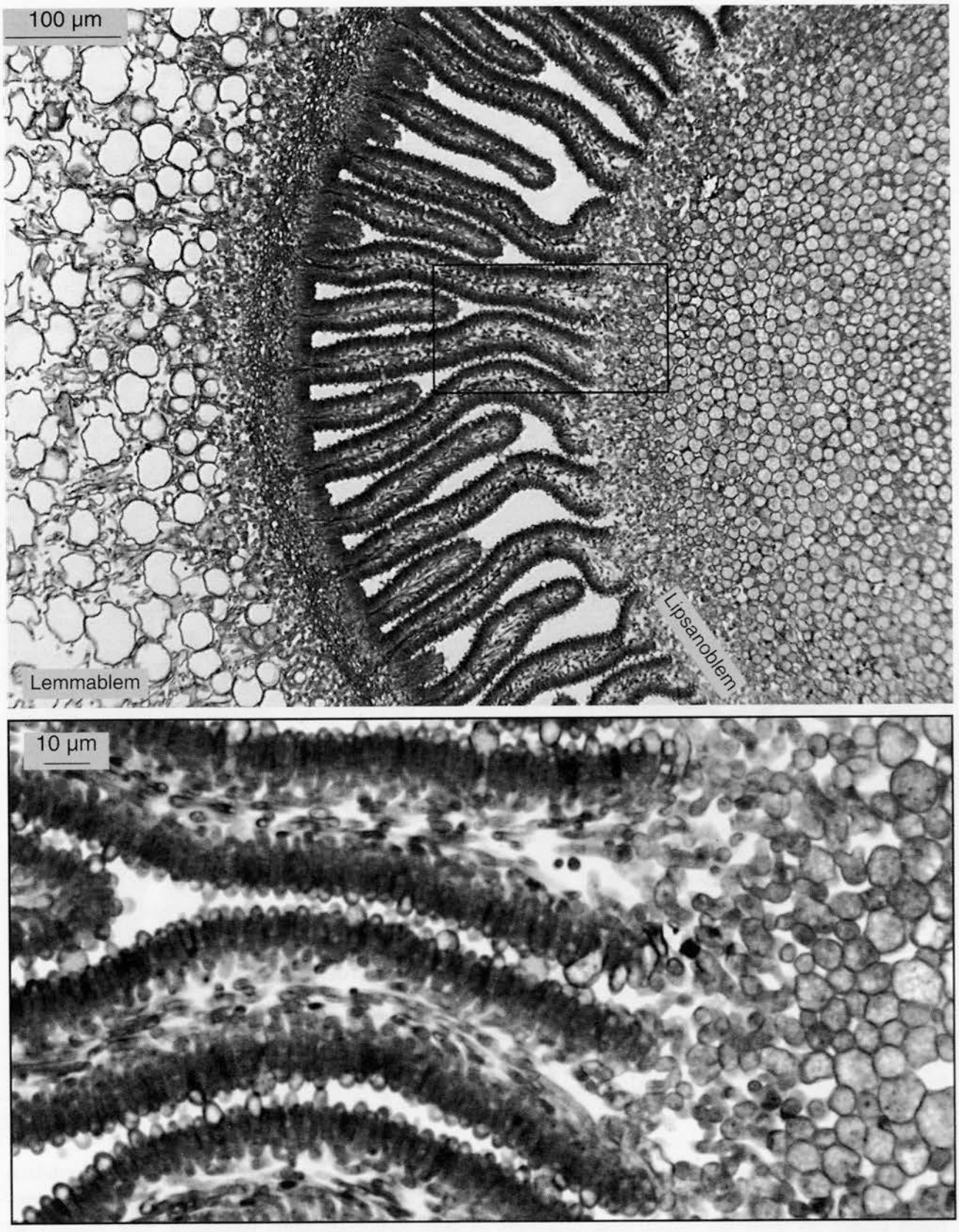
Figur 9.114: Der Hutrand biegt sich um, und die Lamellen beginnen sich zu entwickeln. **Oben:** Medianer Längsschnitt. **Unten:** Tangentialer Längsschnitt. *Coprinus trisporus.*

Figure 9.114: The pileus margin incurves and grows downward. The gills begin to form. **Top:** median longitudinal section; **bottom:** tangential longitudinal section. *Coprinus trisporus.*



Figur 9.115: In diesem Stadium beginnen sich die Zellen des Stieles zu strecken. Die Lamellen berühren das Restprotoplect in der Hymenialhöhle noch nicht, und der Hutscheitel ist immer noch offen, so dass die Huttrama graduell in das Matrixgeflecht übergeht. Die Matrix ist gewachsen und hat ein Lemmablem ("Velum universale") gebildet, dessen äussere Zellen kugelig turgeszent geworden sind. *Coprinus trisporus*, medianer Längsschnitt.

Figure 9.115: In this developmental phase the cells of the stipe begin to stretch. The gills do not yet touch the residual protoplect in the gill cavity, and the top of the pileus is still open, so that the pileus trama intergrates gradually with the matrix. The matrix has grown and formed a lemmablema ("universal veil") whose outer cells have become spherical. *Coprinus trisporus*, median longitudinal section.



Figur 9.116: Querschnitt durch einen Hut von *Coprinus trisporus* vor dem Aufschirmen. Die Lamellen haben das Lipsanoblem erreicht und sich geöffnet, so dass die Hyphen der Lamellentrama in das Lipsanoblem hineinwachsen. Auch das Lemmablem ist stark gewachsen.

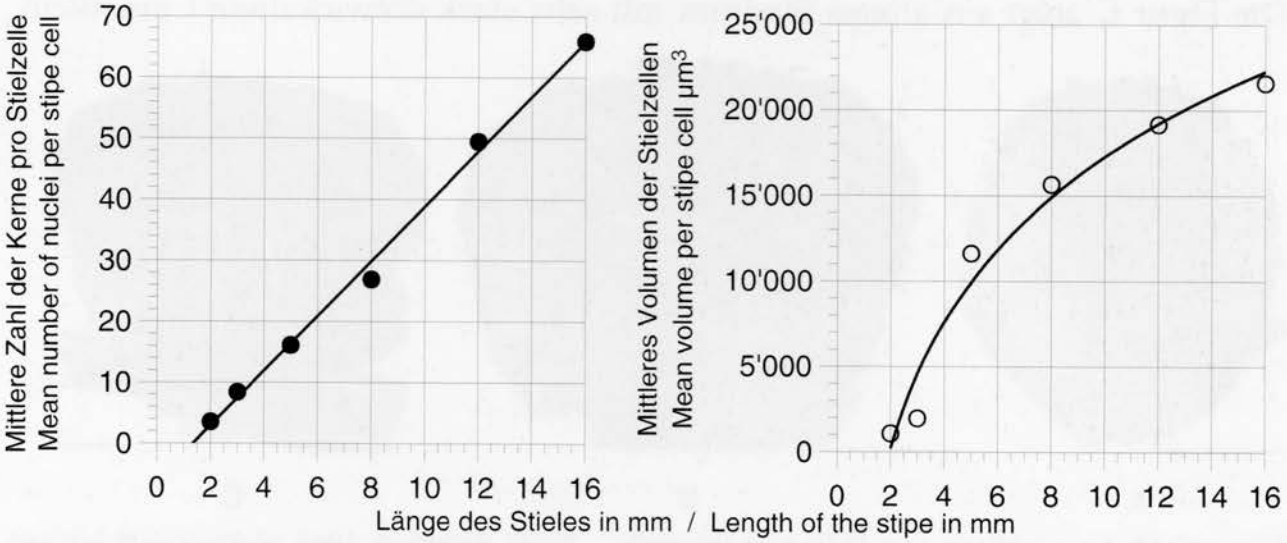
Figure 9.116: Cross section through the pileus of *Coprinus trisporus* just before sporulation. The gills have reached the lipsanoblema, their edges have opened and the hyphae of the gill trama grown into the lipsanoblema (pseudoruptohymenial development). The lemmablema has also grown considerably.

Figur 9.117: *Coprinus cinereus* mit Lemmablem auf dem Hut und Lipsanoblem auf dem Stiel. - Nach Montag 1996.

Figure 9.117: Fruit bodies of *Coprinus cinereus* with lermmablema on the pileus and lipsanoblema on the stipe.

anatomisch und von ITEN (1970) biochemisch untersucht wurde. Entgegen einer weit verbreiteten Meinung werden die Sporen nicht durch den Autolysesaft sondern wie bei den andern Blätterpilzen durch den Wind verbreitet.

Die **Rückbildung der Matrix** und des Lemmablems wird bei zwei der untersuchten Tintlinge (s. S. 846) bemerkbar. Bei *Coprinus auricomus* ist das Lemmablem auf radial auswachsende, haarförmige Hyphen beschränkt (REIJNDERS 1974b); bei *C. plicatilis* werden alle epinodulären Hyphen zum Aufbau des Basidioms gebraucht, so dass kein peripheres Protoplect übrig bleibt. Dieser Pilz ist exocarp und thigmopileat; aber da das Hymenium "im Innern" eines ablematen Primordiums entsteht (vgl. das Schema auf S. 764), wird *C. plicatilis* von REIJNDERS (1952) gymnangiocarp genannt. Vgl. S. 860.



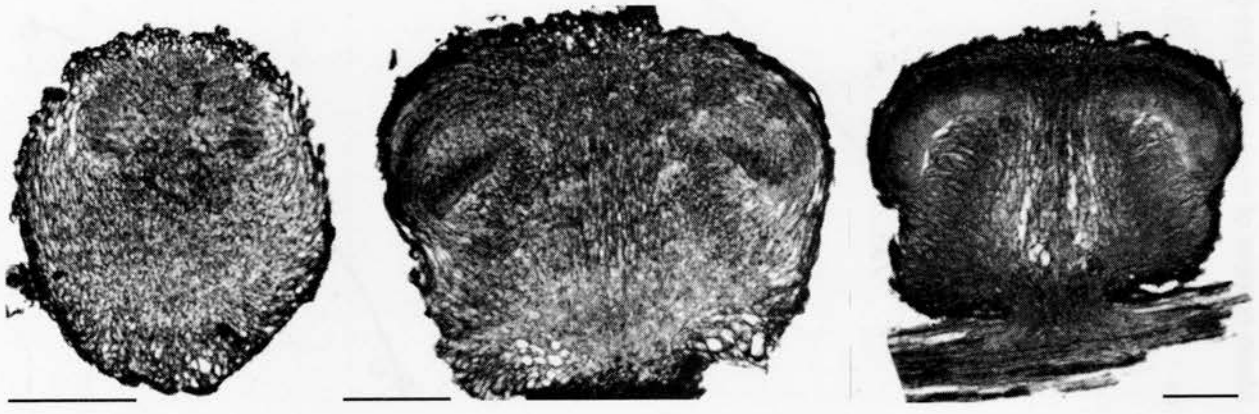
Figur 9.118: Zunahme der Zahl der Kerne pro Zelle (eine lineare Regression) und des Zellvolumens (eine logarithmische Regression) während der Streckung des Stieles von *Coprinus cinereus*. - Nach den Angaben von Stephenson & Gooday 1984.

Figure 9.118: Increase of the number of nuclei per cell (a linear regression) and of the mean cell volume (a logarithmic regression) during stipe elongation of *Coprinus cinereus*.

Delicatula integrella – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von REIJNDERS (1963, als *Mycena integrella*). Die dort veröffentlichten Fotografien lassen zwar die verschiedenen Geflechte als Flächen unterschiedlicher Dichten erkennen, aber Einzelheiten müssen dem Text entnommen werden.

Das jüngste verfügbare Stadium zeigte bereits die Anlagen des Hutes und des Stieles in einer Matrix aus aufsteigenden Hyphen über einem Nodulus. Das Ganze ist von einem Archiblem mit recht dickem Cortex umgeben (Fig. 9.119A). Die etwa halbkugelige Hutanlage besteht aus einem wirrhyphigen Zentrum und garbenförmig radial laufenden Hyphen von 2-3 µm Dicke. Das Restprotoplect besteht aus locker verwobenen, 3-7 µm dicken Hyphen. Aus der Oberfläche der Hutanlage laufen radiale Hyphen in das Protoplect des Archiblems. Diese Hyphen können als Pileoblem aufgefasst werden. Die Stielanlage besteht aus einem Bündel mehr oder weniger paralleler, 1,5-3 µm dicker Hyphen. Unter dem Stiel liegt der Nodulus aus dicht und wirr verwobenen Hyphen, und der im Schnitt ein pseudoparenchymatisches Aussehen annimmt. Die Hymenialanlage ist noch nicht ausgebildet.

Im nächsten Stadium (Fig. 9.119 B) sind bereits alle Organe des Basidioms vorhanden. Das Archiblem ist über dem Hut durch das Pileoblem verstärkt und verdickt worden und stellt somit ein zusammengesetztes Teleoblem dar. Der Hutrand ist seitlich und leicht abwärts gewachsen, und unter dem Hut befindet sich die hymeniale Palisade aus etwa 1 µm dicken Hyphen. Unter dieser Palisade befindet sich keine Hymenialhöhle, denn der Raum zwischen der (schlecht begrenzten) Stieloberfläche und der Palisade wird vom Cauloblem gefüllt, dessen 2-3,5 µm dicken Hyphen vom Stiel her schräg nach aussen-oben wachsen. Ein Teil dieser Hyphen stösst an die Hymenialpalisade. Die Figur C zeigt ein älteres Stadium mit sehr stark entwickeltem Cauloblem.



Figur 9.119: Entwicklung von *Delicatula integrella*. - Nach Reijnders 1963, elektronisch kopiert und bearbeitet. Strichmarken = 0,1 mm.

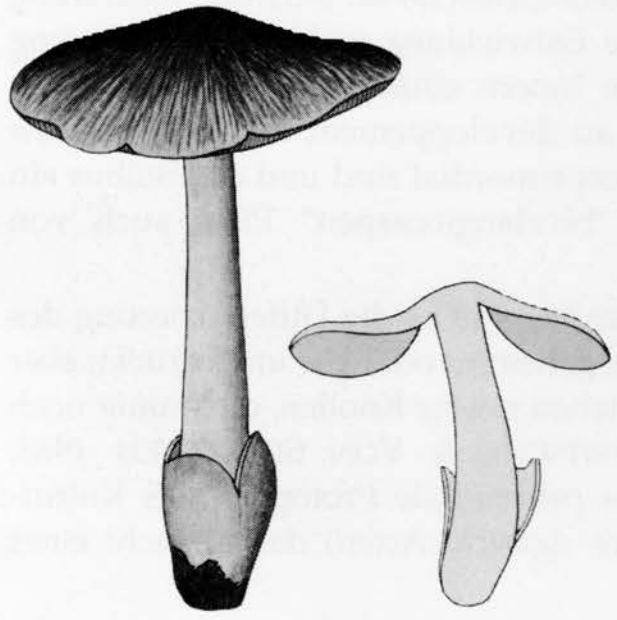
Figure 9.119: Development of *Delicatula integrella*. **A:** Epinodular endomatricular fruit body initial. The matrix bears a dense cortex. **B:** Pileoblema and cauloblema have grown. **C:** A strongly developed cauloblema now fills the hymenial cavity. The fungus is endocarpic apertopileate and metablemate. Bars = 0.1 mm

Einige Hyphen des Cauloblems wachsen von unten her um den Hutrand herum und vermengen sich mit den Hyphen des Pileoblems. Der Pilz bildet also unter dem Cortex ein internes Amphikleistoblem. Zusammen mit dem Archiblem bildet dieses ein zusammengesetztes Teleoblem. Die Lamellen beginnen von der Palisade her als radiale Falten nach unten zu wachsen.

REIJNDERS (1963: 159) nennt diese Entwicklung "monovélangioc. ou bivélangioc. (lips. émané)."

NODULOCARPIE

Der Begriff der Nodulocarpie (siehe S. 761) beruht auf der Beobachtung dass sich die Basidiome einiger Blätterpilze, z.B. die *Volvariella*-Arten, *Conocybe intrusa, Inocybe asterospora, Cortinarius calochrous* und *Agaricus bisporus* im Innern eines Nodulus entwickeln (REIJNDERS 1952, 1963, 1974a; CLÉMENÇON unveröffentlicht). In all diesen Fällen fehlt das für die Endocarpie so charakteristische epinoduläre Auswachsen matrikaler Hyphen aus dem Nodulus; die Basidiome gehen direkt aus dem Nodulusgeflecht und unter stetigem Wachstum des Nodulus hervor. Je später die Differenzierung der Organanlagen im Nodulusgeflecht einsetzt, desto grösser wird der undifferenzierte Nodulus. Ein grosser, noch undifferenzierter Nodulus wird oft Bulbus genannt. Er geht unmittelbar aus dem Nodulus durch gleichförmiges Wachstum hervor und hat die gleiche Struktur wie der Nodulus. Da auch ein kleiner Nodulus (bei dem man noch kaum von einem Bulbus sprechen kann) zu einem Basidiom werden kann, wird hier statt Bulbocarpie die Bezeichnung Nodulocarpie vorgezogen.



Figur 9.120: Reife Basidiome von *Volvariella volvacea* mit basaler Volva. - Nach Konrad & Maublanc 1924.

Figure 9.120: Basidiomes of *Volvariella volvacea* with basal volva.

Die Nodulocarpie umfasst Reijnders' Bulbangiocarpie, einen Teil seiner Gymnangiocarpie und einen Teil seiner Bivelangiocarpie.

Die **"Bulbangiocarpie"** wurde ursprünglich für die Gattung *Volvariella* eingeführt, deren Basidiome eine derbhäutigen Volva an der Stielbasis besitzen (Fig. 9.120). REIJNDERS (1952: 19) stellte fest, dass sich die Fruchtkörper bis zum Aufschirmen im Innern eines Bulbus entwickeln. Dazu schrieb er (1963): "... la volve est une partie du bulbe primordial, elle ne représente pas un voile universel au sens propre." ("Die Volva ist ein Teil des primordialen Bulbus; sie stellt kein Velum universale im eigentlichen Sinn dar.")

Figur 9.121: Reijnders' Skizze der Gymnangiocarpie.

Figure 9.121: Reijnders' sketch of the gymnangiocarpy can be viewed as a case of thigmopileate exocarpy.

REIJNDERS (1952) hatte den Begriff der **"Gymnangiocarpie"** für den Entwicklungstyp von *Coprinus plicatilis* eingeführt und mit einer Skizze illustriert. Dazu schreib er: "Nous voyons que cette espèce est angiocarpe ... sans qu'on puisse distinguer un voile universel ou un voile partiel. (Wir sehen, dass diese Art angiocarp ist, ohne dass ein Velum universale oder ein Velum partiale erkannt werden kann)." Seine Beschreibung und seine Bilder zur Entwicklung von *Coprinus plicatilis* zeigen klar, dass es sich um eine epinoduläre (wie bei den anderen Tintlingen), ablemate und thigmopileate Entwicklung handelt, und in der Tat kann seine Skizze (Fig. 9.121) in diesem Sinne verstanden werden (*Coprinus plicatilis* hat kein epinoduläres Restprotoplect, da alle vom Nodulus auswachsenden Hyphen zur Bildung des Basidioms verwendet werden. Statt dessen schützt dieser Pilz seine Hymenialanlage durch ein thigmopileates Wachstum. Vgl. das Schema auf S. 764).

Die **"Bivelangiocarpie"** ist nur durch das gleichzeitige Auftreten eines "Velum universale" und eines "Velum partiale" gekennzeichnet und nimmt gar keine Rücksicht auf die Herkunft dieser zwei Organe. Die meisten von REIJNDERS (1963) als "bivelangiocarp" angesehenen Pilze sind epinodulär endomatrikal, also endocarp, aber nicht so die *Agaricus*-Arten. Diese zeigen klar eine endonoduläre Entwicklung und sind damit nodulocarp.

In seiner Diskussion des Bulbus hat REIJNDERS (1974a: 362) die Vermutung ausgesprochen, dass die pileoprimordiale Entwicklung wohl eine Anpassung an die Entwicklung des Primordiums im Innern eines Bulbus sei: "La piléocarpie est probablement une adaptation au développement des primordiums dans le bulbe." Da die *Agaricus*-Arten pileoprimordial sind und der Bulbus ein vergrösserter Nodulus ist, sind diese "bivelangiocarpen" Pilze auch von diesem Gesichtspunkt her nodulocarp.

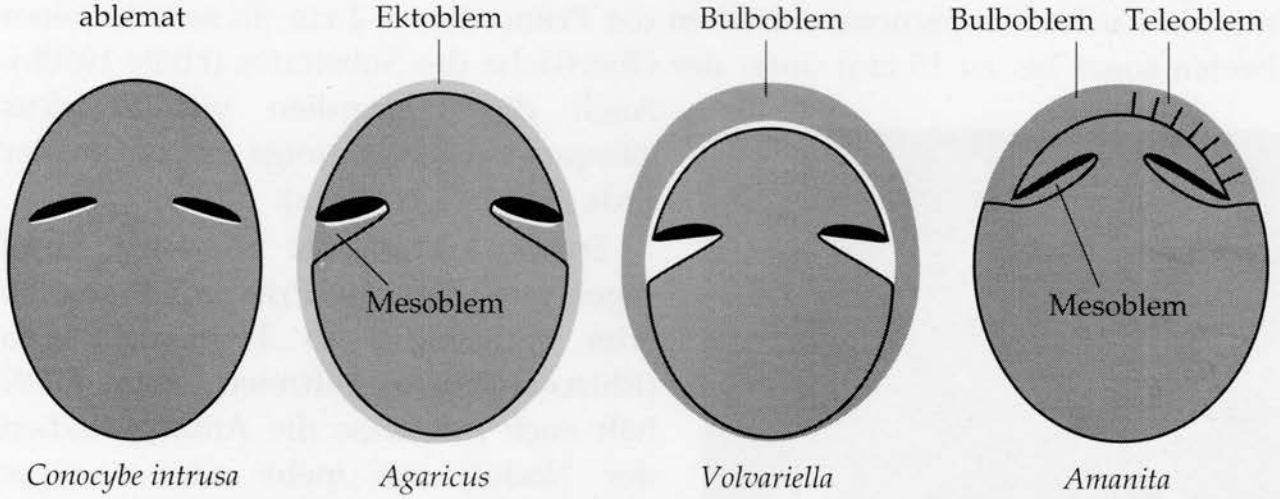
In einigen Zuchtvarianten von *Agaricus bisporus* ist die Differenzierung des Bulbusgeflechtes zu einem Basidiom stark gehemmt oder gar unterdrückt; aber da das Wachstum nicht gehemmt ist, entstehen riesige Knollen, die immer noch die Struktur eines Nodulus zeigen (FRITSCHE & VON SENGBUSCH 1963, REIJNDERS 1977). Dies bestätigt, dass das primordiale Protoplect des Kulturchampignons (und wohl auch der andern *Agaricus*-Arten) das Geflecht eines Nodulus und nicht das einer Matrix ist.

Es können zwei Varianten der Nodulocarpie unterschieden werden, die sich nur durch den Grad der "Endogenisation" des Primordiums in den Nodulus unterscheiden, und die damit auch durch das Auftreten oder das Fehlen von primären (und oft auch sekundären) Schutzhüllen charakterisiert sind.

Die **endogene Nodulocarpie** zeichnet sich durch die Verlagerung des Primordiums ins Innere des Nodulus (Bulbus) aus. Für die bei vielen nodulocarpen Pilzen vorhandene, lockere Aussenschicht des Nodulus wird die von ATKINSON (1914c, 1915b) vorgeschlagene Bezeichnung **Protoblem** übernommen. Das Protoblem kann während der Carpogenese wachsen und zu einem äusseren Metablem werden, für das hier die Bezeichnung **Ektoblem** vorgeschlagen wird (ekto- = aussen). Es bildet bei reifen Pilzen ein mehr oder weniger deutliches "Velum universale."

REIJNDERS (1952) hat festgestellt, dass die dicke Volva der reifen Pilze der Gattung *Volvariella* aus dem Geflecht des Bulbus besteht. Deshalb ist sie vom Ektoblem verschieden und wird hier **Bulboblem** genannt. Die Volva wird von REIJNDERS (1963: 203) als "Velum universale innatum" angesprochen, obschon er bei der Besprechung von *Volvariella bombycina* festhält, dass es sich nicht um ein "Velum universale" im eigentlichen Sinn handelt (REIJNDERS 1963: 116). Falls das Bulboblem von Hyphen durchdrungen wird, die vom Primordium (meist vom Hut) auswachsen, so liegt ein **Teleoblem** vor. Bulboblem und Teleoblem werden beim reifen Pilz oft als ein "Velum universale" oder als eine Volva sichtbar.

Das im Primordium zwischen der Hutanlage und der Stielanlage gelegene noduläre Protoplect kann ebenfalls wachsen und ein Metablem bilden, das hier **Mesoblem** genannt wird (meso = zwischen [Hut und Stiel]). Es ist dem Lipsanoblem der endocarpen Pilze analog, jedoch nicht homolog und wird beim reifen Pilz oft als mehr oder weniger deutliches "Velum partiale" sichtbar.



Figur 9.122: Voll ausgebildete nodulocarpe Primordien (schwarz umrissen) können frei von Schutzhüllen sein (ablemate Nodulocarpie), oder sie können ein Metablem zwischen Hut und Stiel (Mesoblem) oder ein äusseres Metablem (Ektoblem, Bulboblem oder Teleoblem) bilden. Alle Geflechte sind nodulär; es gibt keine epinodulären Strukturen.

Figure 9.122: Fully developed nodulocarpic primordia (outlined) may be devoid of a blema (ablemate nodulocarpy), or a metablema may be located between the stipe and the pileus (mesoblema), or a metablema may be located at the outside (an ectoblema stems from the protoblema only, a bulboblema consists of the protoplect of the nodulus, and a teleoblema is made from the nodular protoplect and from hyphae growing out of the pileus initial). All plects are nodular; there are no epinodular structures.

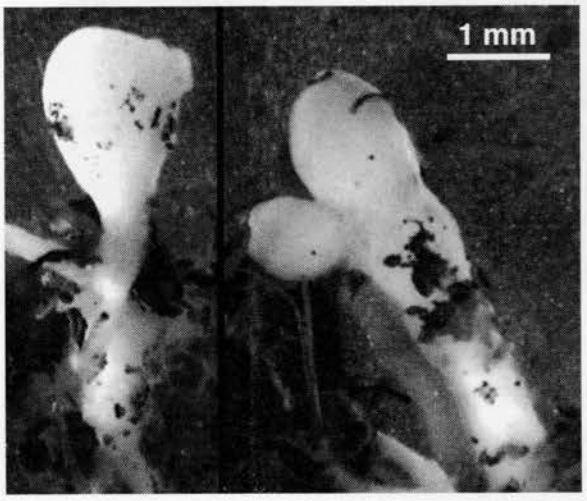
REIJNDERS (1963) betrachtet die endogen nodulocarpen Blätterpilze teils als bulbangiocarp (die Gattung *Volvariella*), teils als bivelangiocarp (z.B. *Agaricus bisporus*) und teils als paravelangiocarp (z.B. *Conocybe pubescens*).

Hologene Nodulocarpie liegt dann vor, wenn das ganze Nodulusgeflecht in ein Basidiom umgebildet worden ist, so dass ein Fruchtkörper ohne jegliches "Velum" entsteht. Meist fehlt sogar ein deutliches Protoblem, so dass die Noduli und die Primordien **ablemat** sind. Bei REIJNDERS (1963) werden die hologen nodulocarpen, ablematen Pilze als «gymnangiocarp» behandelt (z.B. *Conocybe intrusa*), wodurch das Fehlen von Protoblem und Metablemen betont wird.

Beispiele nodulocarper Pilze

Agaricus bisporus und *A. bitorquis* — Diese beiden Egerlinge, der Zuchtchampignon (Champignon de Paris, oft auch *A. hortensis* genannt) und der Scheiden-Egerling, zeigen so ähnliche Fruchtkörperentwicklungen, dass sie gemeinsam beschrieben werden können. Die folgenden Ausführungen stützen sich sowohl auf die Arbeiten von ATKINSON (1906, 1915a,b), HEIN (1930b) und HECKMAN & al. (1989) als auch auf neue Beobachtungen (DA COSTA & CLÉMENÇON 1997, CLÉMENÇON unveröffentlicht). Die beiden ersten Autoren bezeichnen den Zuchtchampignon als kultivierte, zweisporige Form von *Agaricus campestris*, und ATKINSON (1915a) führt *A. bitorquis* unter dem Namen *A. rodmani*.

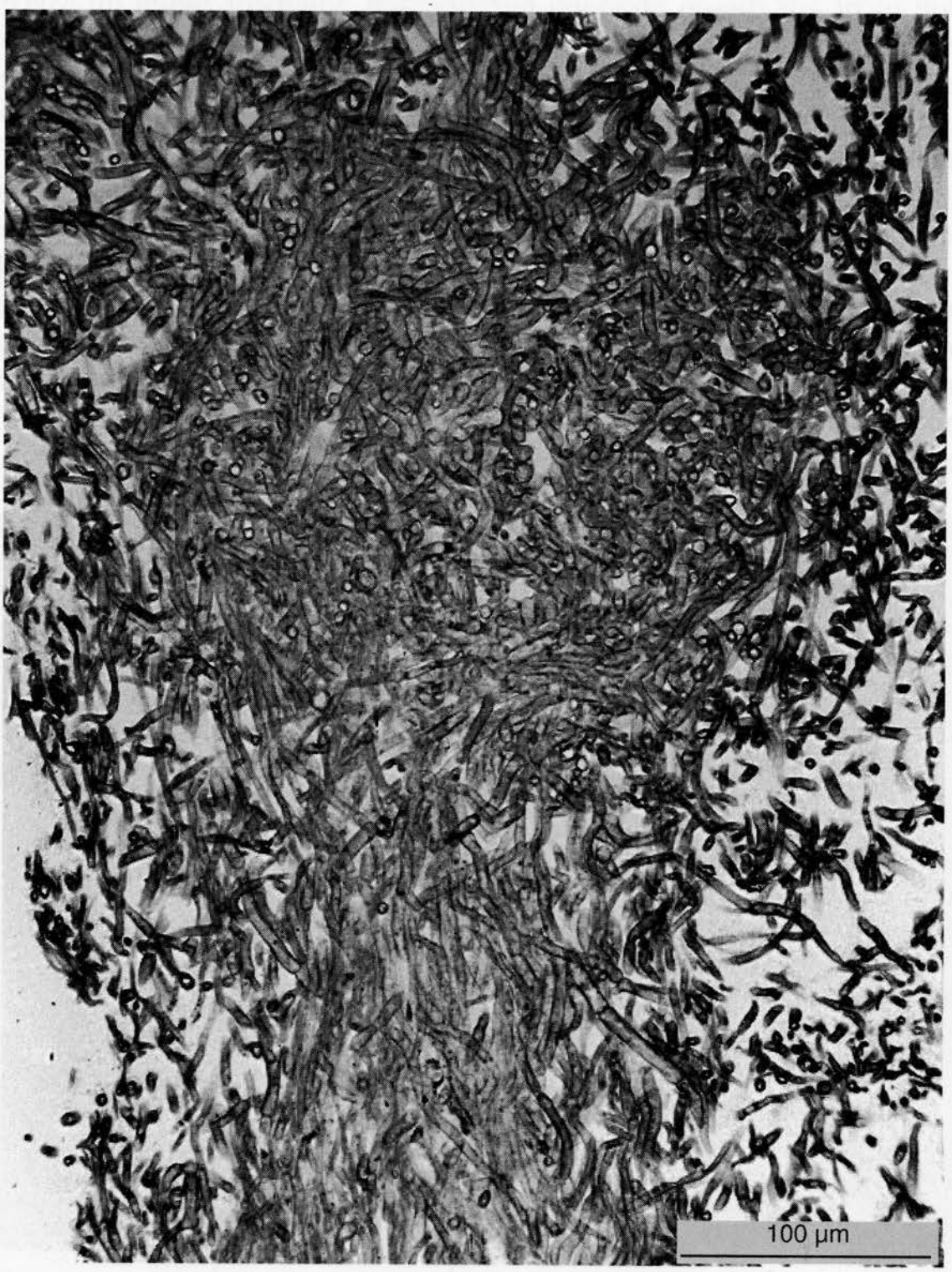
Hyphenstränge und Anfangsstadien der Noduli – In industriellen Kulturen des Zuchtchampignons entstehen die Primordien 1-2 cm (in sehr lockeren Beeten sogar bis zu 15 cm) unter der Oberfläche des Substrates (HEIN 1930b). Auch die Primordien von *Agaricus bitorquis* entstehen einige cm tief in der Erde (ATKINSON 1915a).



Figur 9.123: Junge Noduli von *Agaricus bisporus* an Hyphensträngen. - Nach Da Costa & Clémençon 1997.

Figure 9.123: Young noduli of *Agaricus bisporus* on hyphal cords.

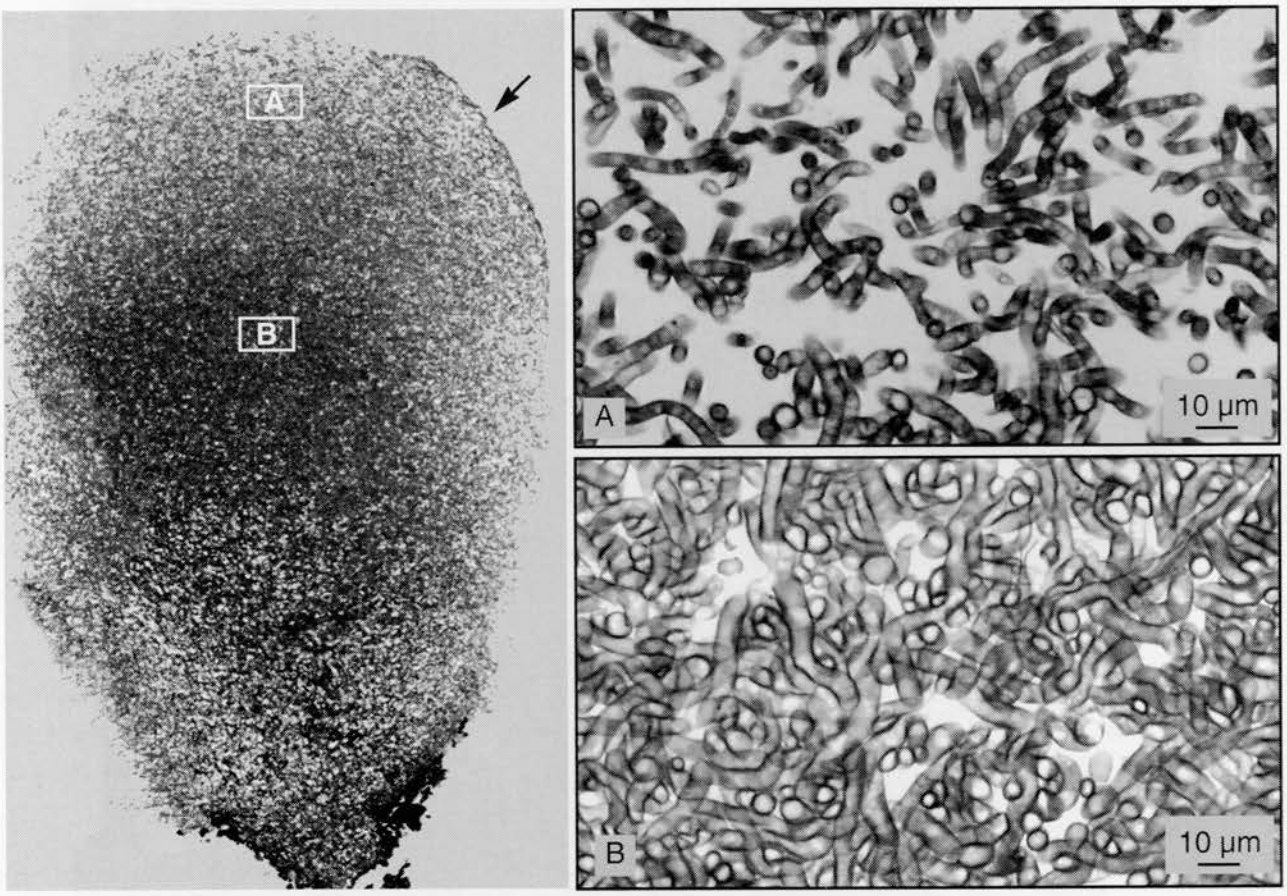
Sowohl ATKINSON als auch HEIN sagen aus, dass die Primordien seitlich oder endständig an Hyphensträngen (Rhizomorphen) auftreten, aber HEIN hält auch fest, dass die Anfangsstadien der Noduli aus mehr oder weniger locker gefügten Bündeln verzweigter Hyphen bestehen ("The beginning stages are more or less loosely aggregated bundles of branched hyphae"). Tatsächlich zeigen HECKMAN & al., dass dünne Hyphenstränge im Mycelium vor den Noduli auftreten, aber dass die



Figur 9.124: Ein junger Nodulus von *Agaricus bisporus* auf seinem Hyphenstrang. Der Nodulus zeigt eine wirre, der Strang eine subreguläre Struktur aus zylindrischen, undifferenzierten Hyphen. Nodulus und Strang sind von locker geflochtenen, etwas stärker färbbaren und leicht metachromatischen Hyphen eingehüllt. Glutaraldehydfixierung, Methacrylateinbettung, gefärbt mit Azur A.

Figure 9.124: A young nodulus of *Agaricus bisporus* on a hyphal strand. The nodulus consists of cylindrical, undifferentiated, irregularly interwoven hyphae, the strand shows a subirregular arrangement of similar hyphae. Both are surrounded by a loose weft of slightly metachromatic hyphae staining darker than the central hyphae. Glutaradehyde fixation, methacrylate embedding, stained with azure A.

Noduli nicht aus diesen Strängen hervorgehen. Vielmehr treten im Mycelium kurze Hyphenverzweigungen lokal gehäuft und unabhängig von den Hyphensträngen auf. Die 5 - 15 µm dicken Hyphen sind meist stark gebogen, was bei wiederholten Verzweigungen und gleichzeitigem Wachstum zu einem wirr verflochtenen Nodulus führt (Fig. 9.4, S. 720). HEIN schreibt auch, dass sich an der Basis älterer Primordien zahlreiche radial angeordnete, mit zunehmender Entfernung vom Primordium dünner werdende Hyphenstränge befinden ("Tapering strands often radiate from the base of the basidiocarps and are numerous in later stages..."; "The rhizomorphs are stoutest usually near the carpophore anlagen and are progressively smaller in diameter away from them"). In Übereinstimmung mit den Aussagen von ATKINSON und HEIN traten auch in unseren Kulturen die Noduli immer endständig oder seitlich an Hyphensträngen auf (Fig. 9.123, 9.124). Wie das mit den Beobachtungen von



Figur 9.125: Ein 1,5 mm dicker und 2,3 mm hoher Nodulus von *Agaricus bisporus* ist aus 2-5 µm dicken, zylindrischen und wirr verwobenen Hyphen geflochten und zeigt eine allmähliche Abnahme der Hyphendichte von innen nach aussen, aber es fehlt noch jede Anlage eines Fruchtkörpers. Die Hyphen des Zentrums sind orthochromatisch und etwas dicker als die leicht metachromatischen Hyphen der Peripherie. Der **Pfeil** weist auf eine zusammengepresste Stelle hin.

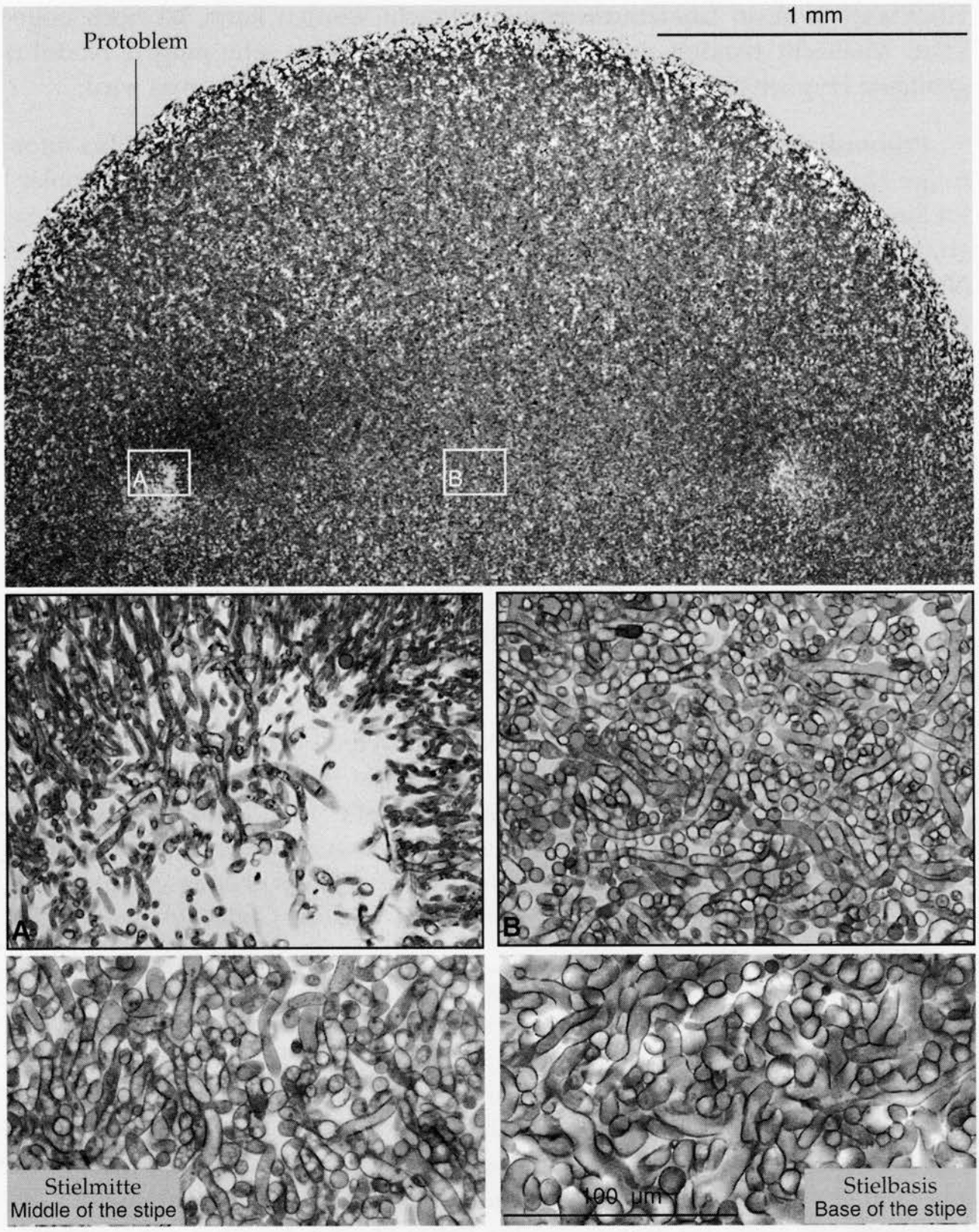
Figure 9.125: A nodulus of *Agaricus bisporus* 1.5 mm wide and 2.3 mm high is irregularly woven from cylindrical hyphae 2-5 µm wide and shows a dense centre gradually becoming less dense towards the periphery, but there is no trace yet of any fruit body initial. The central hyphae are slightly thicker and less metachromatic than the peripheral ones. The **arrow** indicates a compacted spot on the outside.

HECKMAN & al. in Übereinstimmung gebracht werden kann, ist noch ungeklärt. Vielleicht handelt es sich um sekundäre, vom sehr jungen Nodulus gebildete Hyphenstränge, von denen nur einer dominiert und gross wird.

Primordialentwicklung – Ein nur 0,3-0,5 mm grosser, kugeliger bis eiförmiger Nodulus zeigt noch keine Organanlagen, aber sein Geflecht ist "bipolar" im Sinne von HEIN (1930b: 895). In der basalen Region (das Ende des Hyphenstranges) sind die Hyphen mehr oder weniger parallel orientiert, im kugeligen Nodulus sind sie irregulär verflochten (Fig. 9.124). Die 2-5 µm dicken Hyphen sind nicht differenziert und färben sich orthochromatisch. Aussen sind Strang und Nodulus von locker verwobenen Hyphen mit stärker färbbaren und leicht metachromatischen Wänden eingehüllt.

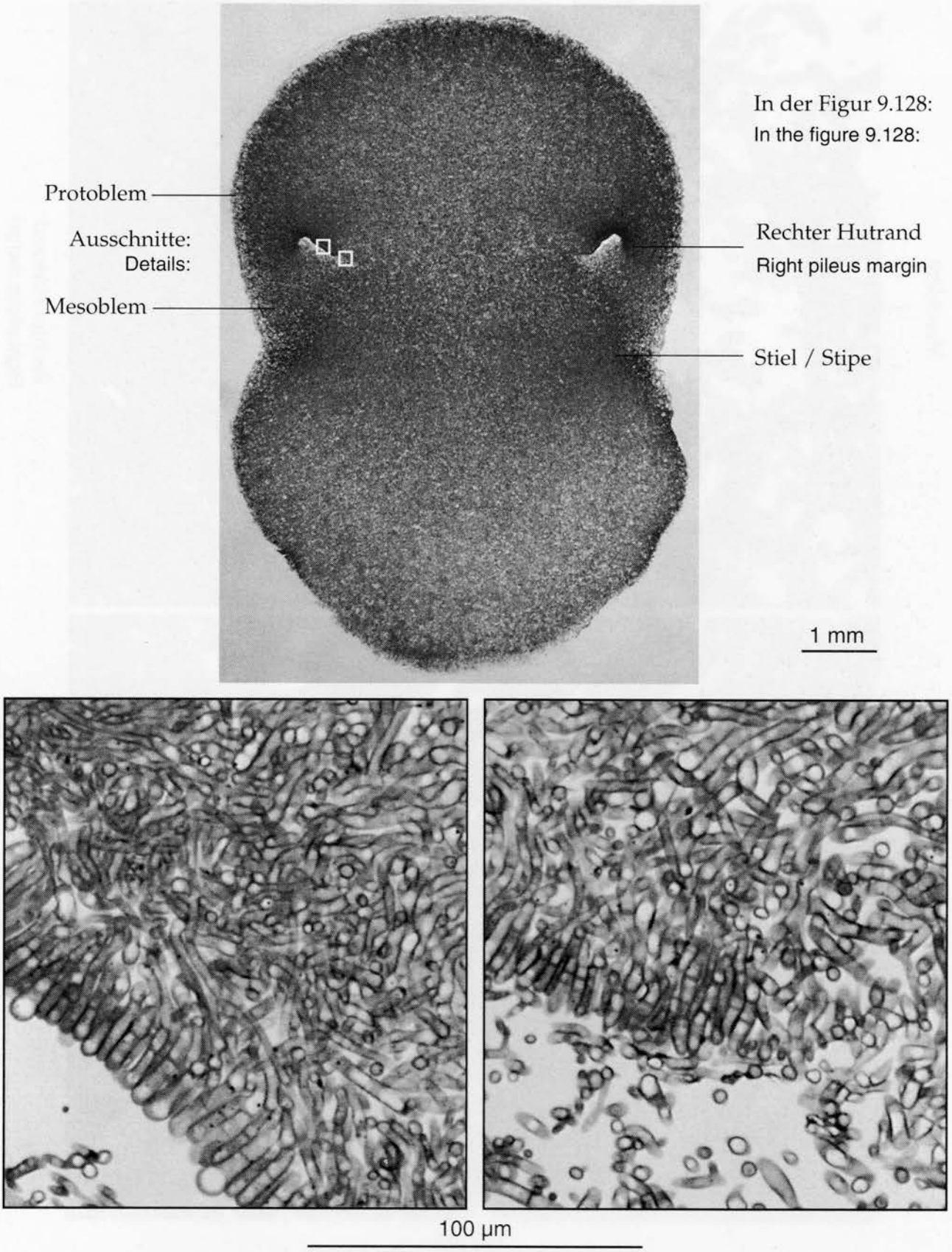
Das kugelige Anfangsstadium wächst zu einem ellipsoidischen bis eiförmigen Nodulus heran, dessen einzige plectologische Differenzierung aus einem dichteren Kern besteht, der allmählich in eine weite, lockere Hülle übergeht (Fig. 9.125). Die 2-6 µm dicken Hyphen sind wirr verflochten und noch nicht turgeszent erweitert. Die Hüllhyphen zeigen eine etwas stärker färbbare und stärker metachromatische Wand als die Hyphen des Kernes. Entgegen den Veröffentlichungen von ATKINSON (1906, 1915a,b) und HEIN (1930b) sind die äussersten Hyphen des Protoblems nicht zu einer dichteren Schicht zusammengepresst. Nur gelegentlich waren die Hyphen der Oberfläche schwach gedrängt (Pfeil der Figur 9.125). Solche Stellen treten dort auf, wo der Nodulus gegen einen Fremdkörper stösst. Das konstante Auftreten dichter Aussenschichten in den frühen Veröffentlichungen ist vielleicht auf eine koagulierende und deformierende Fixierung und auf Stauchungen während der Paraffineinbettung zurückzuführen. Auch das später etwas besser abgrenzbare Protoblem (Fig. 9.126) ist lockerer geflochten als die Geflechte der Fruchtkörperanlage.

Die früheste Differenzierung tritt erst in einem etwa 4-5 mm dicken und 6-7 mm hohen Nodulus auf. Es handelt sich um eine sehr kleine, ringförmige Auflockerung des Geflechtes, verbunden mit einer leichten Verdichtung des Hutgeflechtes über dieser Ringhöhle und dem Auftreten von 1,5-2,5 µm dicken Hyphen in diesem Hutgeflecht (A in der Figur 9.126). Diese Hyphen winden sich mit ihren spitzen Enden zwischen den Hyphen des nodulären Protoplectes nach unten und wachsen in die Ringhöhle. Sie sind die Vorläufer sowohl des Hutrandes als auch der prähymenialen Palisade, und das über der Ringhöhle gelegene, etwas dichtere Geflecht ist die erste Anlage der Huttrama. Gleichzeitig mit dieser Organanlage schwellen die Hyphen der Stielbasis auf 5-11 µm. Die Hyphen des Protoblems sind leicht metachromatisch und heben sich dadurch (bei Färbung mit Azur A oder Kresylblau) gut von den Hyphen der Fruchtkörperanlage ab. Mit Ausnahme der mehr oder weniger ausgerichteten



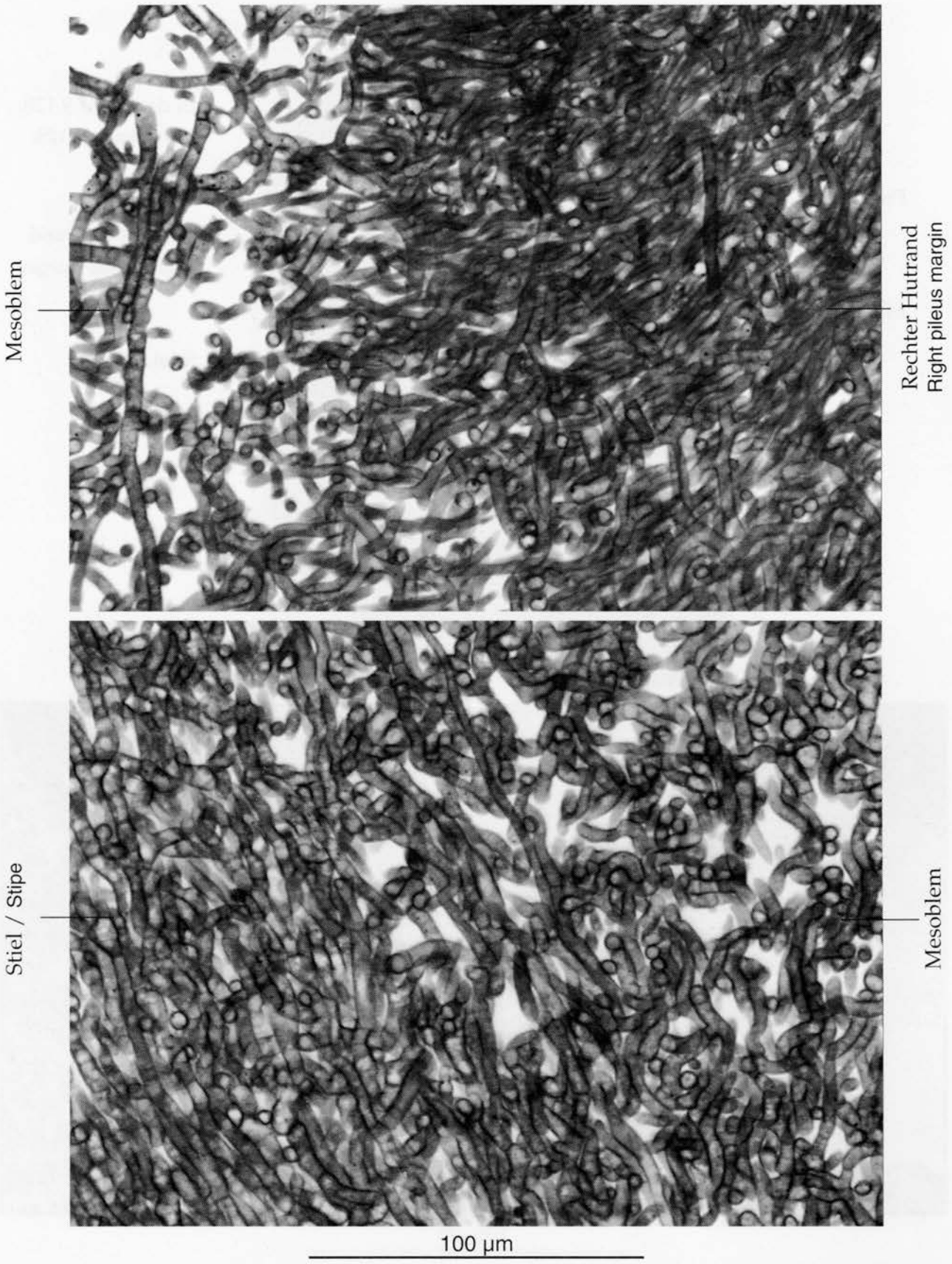
Figur 9.126: Plectologische Struktur eines 5 mm dicken und 7 mm hohen Primordiums von *Agaricus bisporus* mit den ersten Anlagen des Hutrandes und der Hymenialhöhle (A). Die Unterschiede in der Hyphendichte und im Hyphendurchmesser an verschiedenen Orten im Nodulus künden weitere Differenzierungen an.

Figure 9.126: Plectological structure of a primordium of *Agaricus bisporus* 5 mm wide and 7 mm high, with the initials of the pileus margin and the prehymenial cavity (A). Elsewhere in the nodulus the density and the diameter of the hyphae differ, indicating the beginning of further differentiations.



Figur 9.127: Organisation eines 8,7 mm hohen und 5,8 mm dicken Primordiums und Ansicht der prähymenialen Palisade mit darüber liegender, sehr dichter Huttrama.

Figure 9.127: Organisation of a primordium measuring 8.7 x 5.8 mm, and partial view of the prehymenial palisade and the dense pileus trama of *Agaricus bisporus.*



Figur 9.128: Hut und Stiel sind unscharf vom Mesoblem abgegrenzt. *Agaricus bisporus*, Primordium der Figur 9.127, rechter Hutrand und rechte Stieloberfläche.

Figure 9.128: Pileus und stipe initials are not clearly delimited from the mesoblema. *Agaricus bisporus*, pileus margin and stipe surface on the right side of the primordium of the figure 9.127.

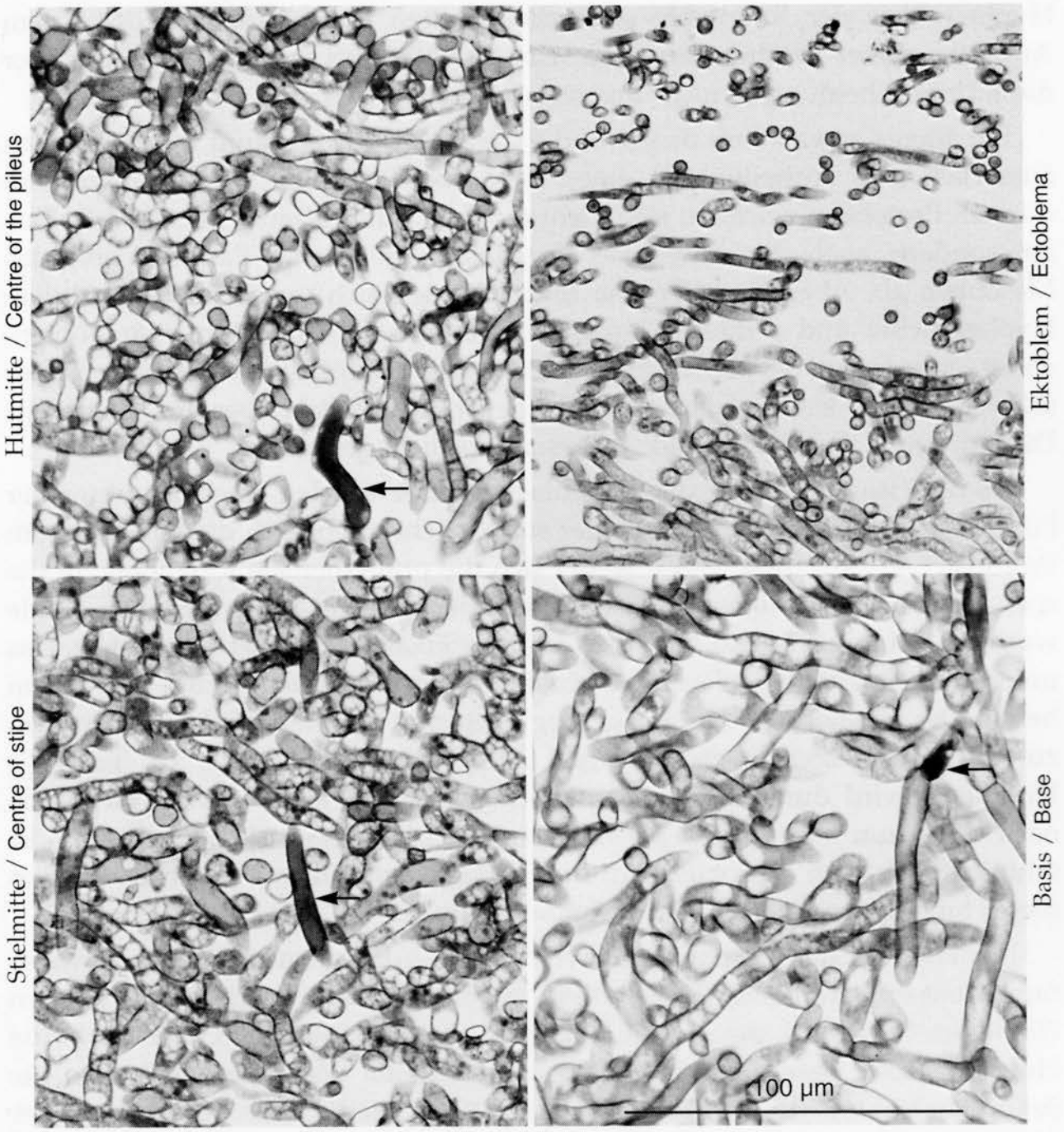
Hyphen über der Ringhöhle sind alle Hyphen wirr verflochten. Mit dem Auftreten dieser Differenzierungen wird der Nodulus zum Primordium, aber diese Unterscheidung ist mehr theoretisch als praktisch.

Ein älteres, etwa 6 mm dickes und 9 mm hohes Primordium zeigt nun auch äusserlich eine Aufteilung in einen Stiel und Hut (Fig. 9.127). Unter dem dünnen Protoblem zeichnen sich nicht nur Hut mit Hutrand, Stiel und Bulbus ab, sondern auch die erweiterte Ringhöhle, die dichte Palisade und das Mesoblem ab. Aber diese Organe unterscheiden sich nur durch die mittlere Hyphendichte und mittlere Hyphenorientation und sind nicht klar voneinander abgegrenzt, sondern gehen plectologisch allmählich ineinander über (Fig. 9.128). Die einzige klare Grenzfläche ist die Palisade über der Ringhöhle. Die Huttrama über der Palisade ist besonders dicht geflochten.

Da die Hutanlage und die Stielanlage grösser werden, aber das unter der Palisade gelegene Protoplect weniger stark wächst, hebt sich die Palisade vom Protoplect ab. Auf diese Weise weitet sich die prähymeniale Ringhöhle, in die später die Lamellen hineinwachsen (Die Existenz einer prähymenialen Höhle wurde von LEVINE (1922) bestritten und als Fixationsartefakt betrachtet). Das unter der Ringhöhle gelegene noduläre Protoplect wächst zum Mesoblem heran. Die Hyphen der Hutanlage beginnen nun strahlenförmig nach aussen zu wachsen. Durch Verzweigungen nimmt ihre Zahl stark zu, und die Hutanlage wird durch stärkere Färbbarkeit sichtbar. Der Hutrand biegt sich nach unten um und wächst auf den Stiel zu, ohne diesen je zu berühren. Er schmiegt sich dem Mesoblem an, und bei *Agaricus bitorquis* wächst er tief in dieses hinein, ohne jedoch mit ihm zu verwachsen.

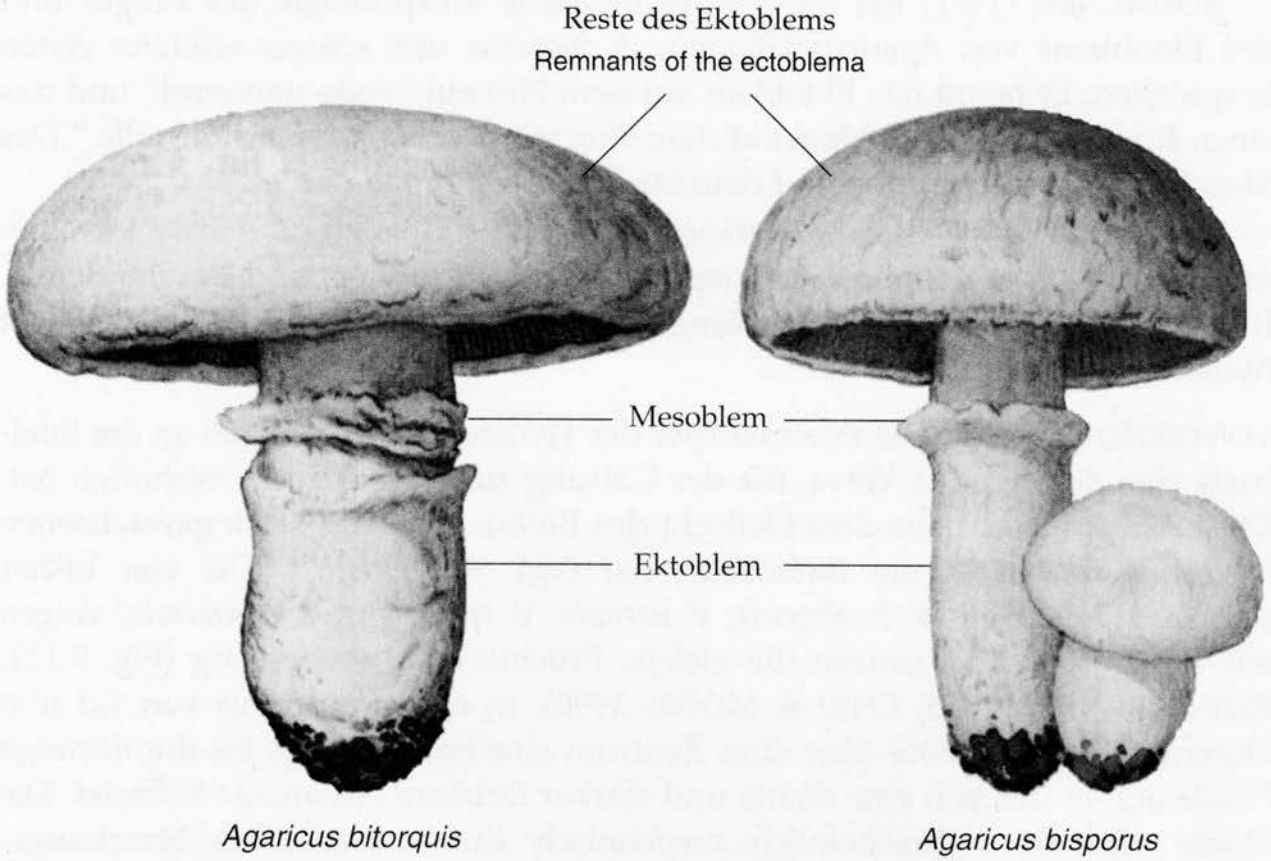
Die Hyphen des Primordiums werden mit zunehmendem Alter teilweise turgeszent erweitert (Fig. 9.129). Diese Erweiterung tritt zuerst in der unteren Hälfte des Stieles ein, der zum Bulbus wird, und schreitet nach oben bis in die Huttrama fort. Damit nimmt die Primordialtrama wenigstens teilweise die Sekundärstruktur des Nodulus an. Etwa gleichzeitig mit der Anlage der prähymenialen Palisade treten im Protoplect gleichmässig verteilte deuteroplasmatische, thromboplere Hyphenabschnitte auf, die sich mit Kresylblau oder Azur A orthochromatisch blau färben (Fig. 9.129 Pfeile).

Mit dem wachsenden Hut dehnt sich auch die prähymeniale Palisade nach aussen aus. Die Palisade beginnt sich vom Stiel her radial nach aussen zu falten, und die so entstehenden Lamellen dringen in die Ringhöhle hinein. Die Schneide berührt schliesslich das Mesoblem in der Ringhöhle, öffnet sich aber nicht. Die Trama ist regulär; aber die lateralen Hyphen biegen symmetrisch nach aussen. Die Lamellentrama ist lange Zeit nur 12-14 Hyphen dick. Die Verdickung der Lamellen von etwa 65-70 µm auf ungefähr 110-120 µm beruht nur auf der Verdickung des Subhymeniums (Fig. 8.47, S. 648).



Figur 9.129: Die Trama des Primordiums der Figur 9.127 ist wirr verflochten, aber in der Basis lockerer verwoben als im Stiel und im Hut. Die Hyphen sind teilweise schwach turgeszent erweitert und verleihen der Trama die Sekundärstruktur eines Nodulus. Die ersten **Thrombopleren (Pfeile)** treten im Primordium von *Agaricus bisporus* gleichzeitig mit der Anlage der prähymenialen Palisade auf (Stadium der Figur 9.126). Zuerst sind die deuteroplasmatischen Hyphenabschnitte nur kurz und meist auch nur schwach orthochromatisch (Azur A); aber mit zunehmendem Alter des Primordiums werden sie länger und auch stärker färbbar.

Figure 9.129: The trama of the primordium of the figure 9.127 is irregularly interwoven from the base to the pileus, but the hyphal density is lowest in the base. The hyphae have begun to inflate so that the trama takes the form of the secondary structure of the nodulus. The first **thromboplerous hyphae (arrows)** in the primordium of *Agaricus bisporus* appear together with the initial of the prehymenial cavity (stage of the figure 9.126). At first the deuteroplasmatic regions are short and stain only weakly with azure A, but with increasing age of the primordium those regions become longer and take up the stain more vigorously.



Figur 9.130: Aufschirmende Fruchtkörper der beiden besprochenen Egerlinge zeigen auf dem Hut und Stiel einige Reste des Ektoblems (das gewachsene Protoblem; oft "Velum universale" genannt) und am Hutrand Reste des Mesoblems, das auch einen Teil des Ringsystems am Stiel bildet und das oft "Velum partiale" genannt wird. Der obere Ring von *Agaricus bitorquis* zeigt eine mediane Rinne, die durch den Hutrand entstanden ist, der während der späteren Primordialentwicklung tief in das Mesoblem gedrückt wird. Der untere Ring wird vom Ektoblem gebildet und kann Armilla genannt werden. Der Ring von *A. bisporus* besteht oben aus dem Mesoblem, das unten von einer dünnen Schicht des Ektoblems bedeckt ist. – Nach Bon 1988, elektronisch kopiert und bearbeitet.

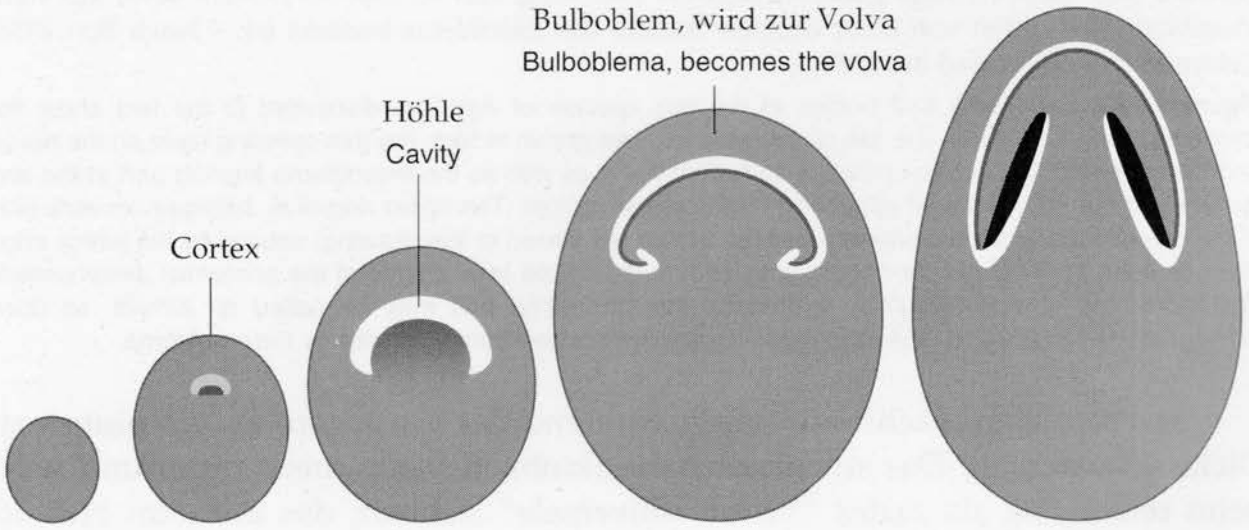
Figure 9.130: Expanding fruit bodies of the two species of *Agaricus* discussed in the text show the remnants of the ectoblema (i.e. the protoblema that has grown to form the thin covering layer on the pileus and the stipe and that is often called a "universal veil"), as well as the mesoblema forming part of the ring system and the fluffy material appended on the pileus margin. The upper ring of *A. bitorquis* consists only of the mesoblema and often shows a median furrow (as shown in this drawing) caused by the pileus edge that has been pressed deeply into the mesoblema during the later stages of the primordial development. The lower ring of *A. bitorquis* is formed by the ectoblema and may be called an armilla, as does Romagnesi 1977. The ring of *A. bisporus* consists of the mesoblema covered by the ectoblema.

Das Protoblem wächst ein wenig während der Carpogenese und nimmt an Dicke schwach zu. Das so entstehende Ektoblem bleibt meist dünn und wird beim reifen Pilz als zartes "Velum universale" sichtbar, das auf dem Hut oft abschilfert und das auf dem Stiel einen zusätzlichen Ring bilden kann (Fig. 9.130, *A. bitorquis*). Beim reifen Pilz ist das Mesoblem als dünne Haut unter den Lamellen vom Stiel zum Hutrand gespannt und wird oft "Velum partiale" genannt. Beim Aufschirmen zerreisst das Mesoblem und bildet einen Ring um den Stiel und lässt meist auch Reste am Hutrand zurück.

ROMAGNESI (1977) hat die post-primordiale Morphologie des Ringes und des Ektoblems von *Agaricus bitorquis, A. bisporus* und einiger weiterer Arten besprochen. Er nennt das Ektoblem auf dem Hut ein "voile universel" und das einen Ring bildende Ektoblem auf dem Stiel von *A. bitorquis* eine "armille." Das Mesoblem und dessen Ring auf dem Stiel nennt er "voile partiel."

Die beiden besprochenen *Agaricus*-Arten sind endogen nodulocarp, ektoblemat und mesoblemat, pileohymenoprimordial, apertopileat und laevihymenial. REIJNDERS (1963) nennt sie bivelangiocarp und hymenocarp oder vielleicht hymenopileocarp.

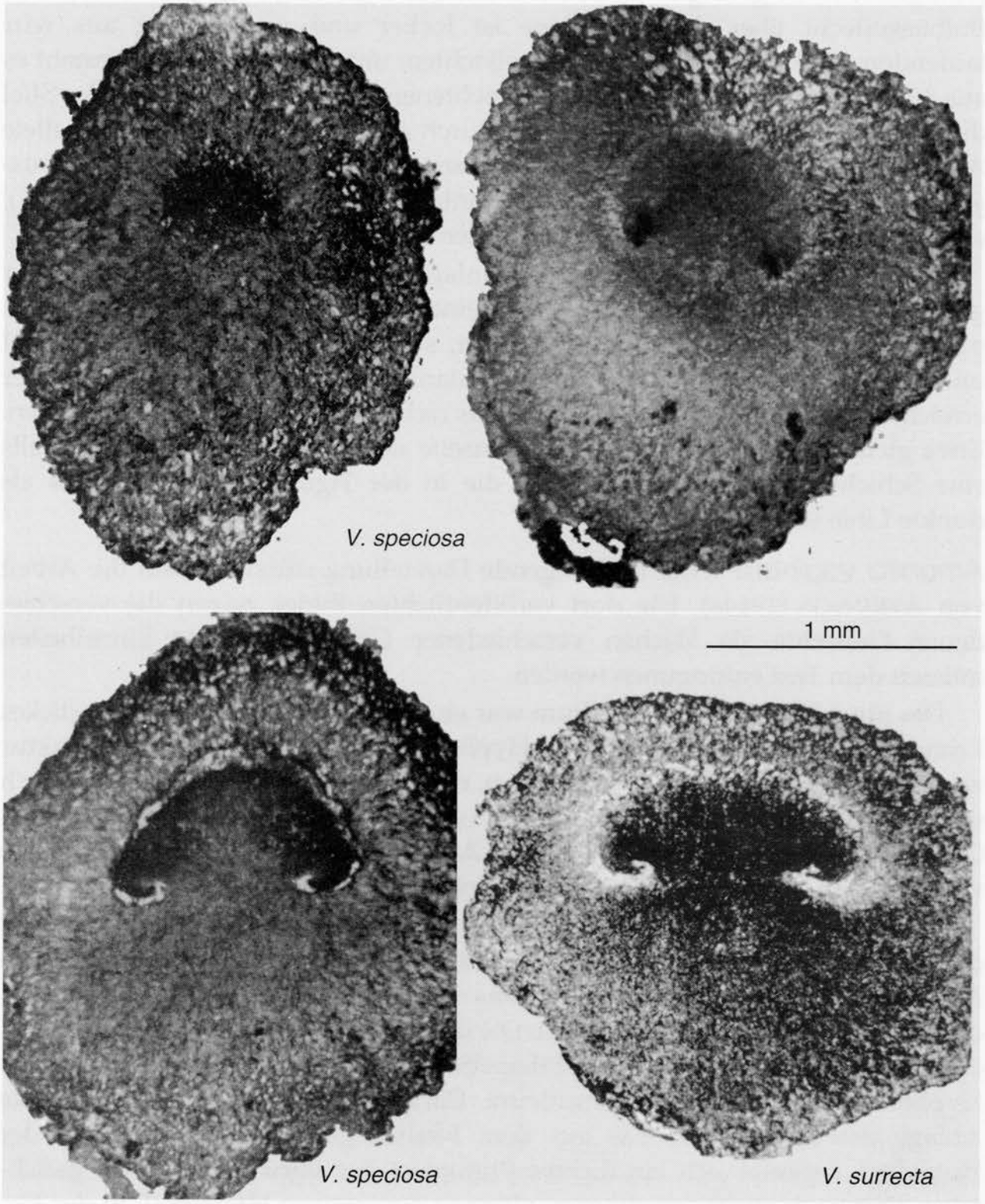
Volvariella - Arten – Die Fruchtkörper der *Volvariella*-Arten zeigen an der Stielbasis eine derbhäutige Volva, die der Gattung zu ihrem Namen verholfen hat. Diese Volva besteht aus dem Geflecht des Bulbus, also des stark gewachsenen Nodulus, und stellt ein Bulboblem dar (vgl. S. 859, 861). Die vier bisher untersuchten Arten *(V. bombycina, V. parvula, V. speciosa* und *V. surrecta)* zeigen alle im grossen und ganzen die gleiche Fruchtkörperentwicklung (Fig. 9.131; REIJNDERS 1952, 1963; CHIU & MOORE 1990). In einem Nodulus von 1-2 mm Durchmesser tritt etwas über dem Zentrum eine halbkugelige bis domförmige Höhle auf, in der sich eine dichte und stärker färbbare Hutanlage befindet. Die Höhle entsteht wahrscheinlich mechanisch durch ungleiches Streckungswachstum des Nodulus, und deshalb befinden sich in der jungen Höhle einige Hyphen, die sich von der Hutanlage mehr oder weniger radial bis zur Decke der Höhle strecken, die aber bald verschwinden. Der Hut bildet auf seiner Oberseite eine Ixocutis oder eine Cutis, auf der Unterseite eine prähymeniale Palisade und später die Lamellen aus.



Figur 9.131: Schema der endonodulären Entwicklung der Fruchtkörper der Gattung *Volvariella.* Das Bulboblem ist ein Teil des Bulbus und bildet die Volva. Der Hut bildet sich in einer schizogenen Höhle. – Nach den Angaben von Reijnders 1952 und 1963 gezeichnet.

Figure 9.131: Diagram of the endonodular development of the fruit bodies of the genus *Volvariella.* The bulboblema is part of the tissue of the bulbus and forms the volva, and the bulbus itself is a big nodulus. The pileus forms in a schizogenic cavity.

Der zum Bulbus herangewachsene Nodulus zeigt in den von REIJNDERS (1952, 1963) veröffentlichten Fotografien einen dünnen Cortex (Fig. 9.132), der aber wie bei *Agaricus* ein Fixierungsartefakt sein könnte. Die beiden jüngeren



Figur 9.132: Bildung der Höhle und des Hutes tief im Nodulus (Bulbus) bei zwei *Volvariella*-Arten. – Nach Reijnders 1952, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.132: Formation of the cavity and the pileus deep within the nodulus (bulbus) of two species of *Volvariella*.

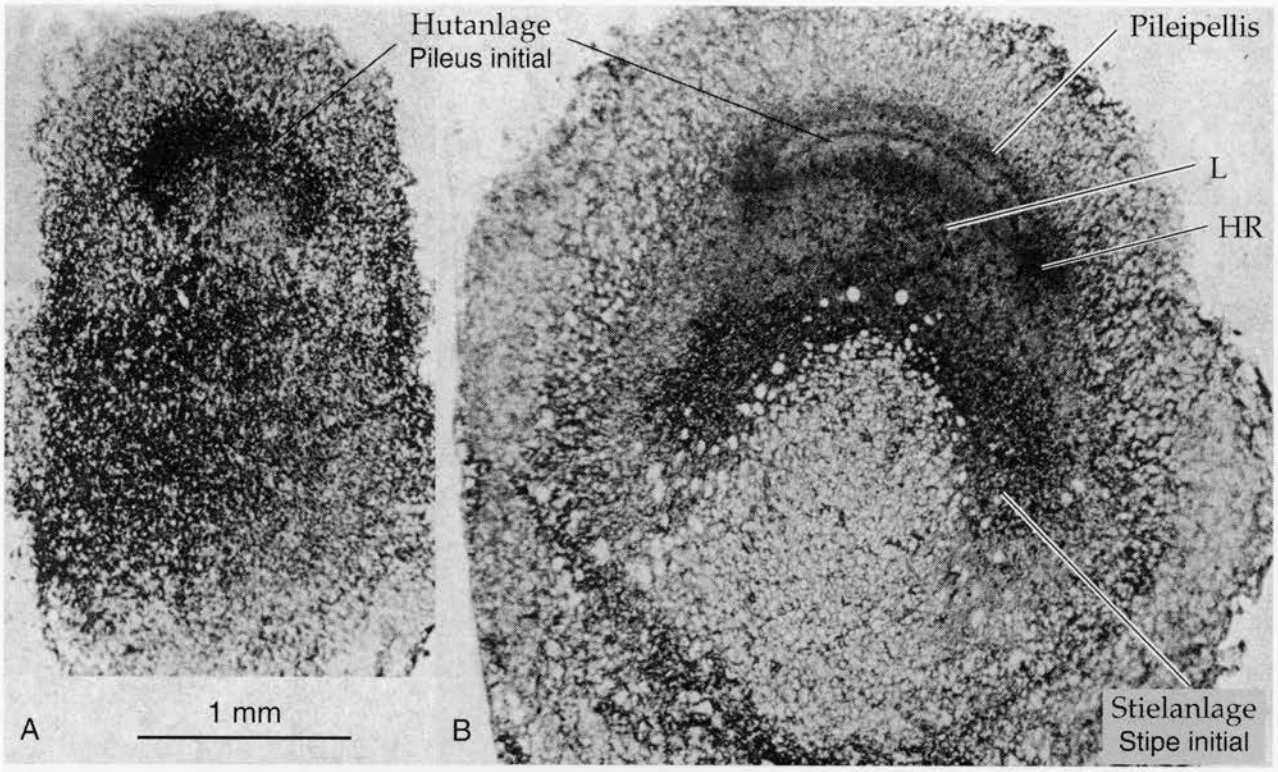
Stadien von *Volvariella speciosa* zeigen noch die radialen Hyphen über der Hutanlage, dort wo später die Höhle angetroffen wird. Bei *Volvariella bombycina* ist bereits die sehr kleine, knopfförmige Hutanlage in einer weiten Höhle gelegen (Fotografie nicht gezeigt, vgl. Schema auf der Seite 872; REIJNDERS 1963). Das Bulbusgeflecht über der Hutanlage ist locker und weitmaschig aus wirr laufenden, 6-10 µm dicken Hyphen geflochten; unter der Hutanlage besteht es aus 3-5 µm dicken, dicht und wirr verflochtenen generativen Hyphen. Der Stiel differenziert sich erst später und wird durch die mehr oder weniger parallele Ausrichtung der Hyphen unter dem Hut angezeigt. Das weitmaschige Bulbusgeflecht umgibt die ganze Fruchtkörperanlage ("Velum universale innatum"), aber der Übergang zur Stielanlage ist gleitend.

Die Hyphen im Zentrum der Hutanlage sind verflochten, nehmen aber gegen den Hutrand zu mehr und mehr eine radiale Richtung ein und werden parallel. Der Hutrand besteht aus feinen, stark färbbaren, nach aussen und unten wachsenden Hyphen. Wenn die Hutanlage etwa 1-1,5 mm Durchmesser erreicht hat, beginnt sich die Pileipellis aus radial-periklinen Hyphen zu bilden. Etwa gleichzeitig entsteht auf der Innenseite der zukünftigen Volva ebenfalls eine Schicht aus liegenden Hyphen, die in der Figur 9.132 unten links als dunkle Linie sichtbar wird.

Amanita vaginata – Die nachfolgende Darstellung stützt sich auf die Arbeit von ATKINSON (1914a). Die dort veröffentlichten Bilder zeigen die verschiedenen Geflechte als Flächen verschiedener Graustufen, aber Einzelheiten müssen dem Text entnommen werden.

Das jüngste untersuchte Stadium war ein 1,25 mm langes und 1 mm dickes Primordium aus wirr verwobenen Hyphen, das bereits eine innere Struktur zeigte (Fig. 9.133 A). Über einer grossen, ellipsoidalen Basalzone liegt die nach unten hohle, domförmige Hutanlage aus sehr dichtem und stark färbbarem Geflecht. Es gibt noch keine Stielanlage. Aussen sind Basalzone und Hutanlage vom lockeren Nodulusgeflecht ohne Protoblem umgeben.

Im nächsten Stadium ist in der Hutanlage eine hellere Zone mit feiner und dunkler Mittelschicht aufgetreten (Fig. 9.133 B). Die hellere Zone wird von ATKINSON als die zukünftige Huttrama bezeichnet, aber die Bedeutung der dunklen Mittelschicht ist unbekannt. Die über der oberen hellen Zone gelegene, dunkle Schicht ist die zukünftige Pileipellis. Sie besteht aus dünnen, periklinen Hyphen und ist noch nicht verschleimt. Darüber liegt die etwa 0,4 mm dicke Anlage des Bulboblems, das aus dem Nodulusgeflecht besteht. Unter der Hutanlage befindet sich ein dichtes Protoplect aus vorwiegend längs gerichteten, aber noch etwas verwobenen, dünnen generativen Hyphen (L in der Fig. 9.133 B). In dieser Masse entstehen später die Lamellen. Der Hutrand (HR) besteht aus sehr dünnen und stark färbbaren, parallel ausgerichteten und bogenförmig nach unten wachsenden Hyphen. Die Stielanlage hat die Form

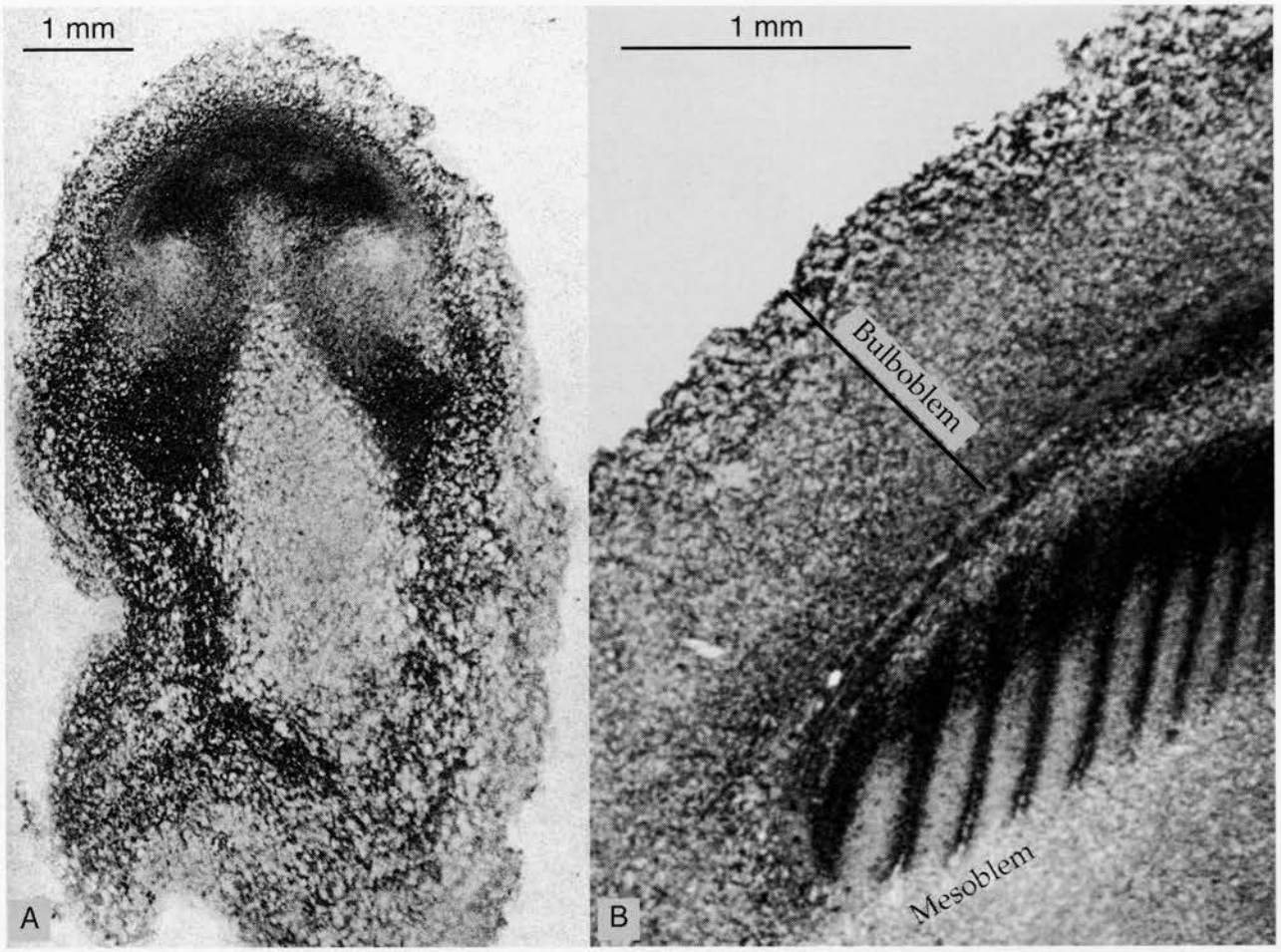


Figur 9.133: Anfangsstufen der Fruchtkörperentwicklung von *Amanita vaginata.* Hut und Stiel sind noch nicht miteinander verbunden, die Anlage der Volva besteht noch aus verwobenen Hyphen, und die Pileipellis ist noch nicht verschleimt. Zwischen der Hutanlage und der Stielanlage liegt das Protoplect, in dem sich später die Lamellen bilden (**L**). Am Rand der Hutanlage befindet sich der sehr dichte und stark färbbare Hutrand (**HR**), der aus dünnen, parallelen, nach unten wachsenden Hyphen besteht. Die Stielanlage besteht aus dichter Rinde und lockerem Mark. – Nach Atkinson 1914a, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.133: Beginning stages of the carpogenesis of *Amanita vaginata.* The pileus and the stem are still separated, the volva initial consists of intervowen hyphae and the pileipellis is not yet gelatinized. Between the initials of the pileus and of the stipe we find the protoplec that later differentiates into the lamellae (**L**). The pileus margin (**HR**) consists of thin parallel hyphae growing in a downward direction. The stipe initial consists of a darker, denser cone filled with a loose medulla. It does not yet reach the pileus initial and is open at both ends (the section is slightly off the median plane or it is slightly oblique, so that the upper opening does not show clearly; but compare fig. 9.134 A).

eines hohlen Kegels und ist mit einem lockeren Mark gefüllt. Es ist bemerkenswert, dass die Stielanlage den Hut noch nicht erreicht hat und sowohl unten als auch oben offen ist (Die obere Öffnung ist in der Figur 9.133 nicht sichtbar, da der Schnitt entweder nicht ganz median oder leicht schief durch das Primordium verläuft. Die Fig. 9.134 zeigt die obere Öffnung besser). Die Stielanlage ist von einer dicken Lage nodulären Protoplectes bedeckt, das sich zum unteren Teil der Volva entwickelt.

Ein etwas älteres Stadium zeigt bereits einen wohl entwickelten Hut und einen nach oben gewachsenen Stiel, der nun mit der Hutunterseite verbunden ist (Fig. 9.134 A). Rund um den Stielhals unter dem Hut befindet sich das hellere Protoplect, in dem sich die Lamellen bilden (Fig. 9.134 B). Da sich diese schizohymenial bilden (s. S. 645, 649) fehlt eine Hymenialhöhle. Das residuelle



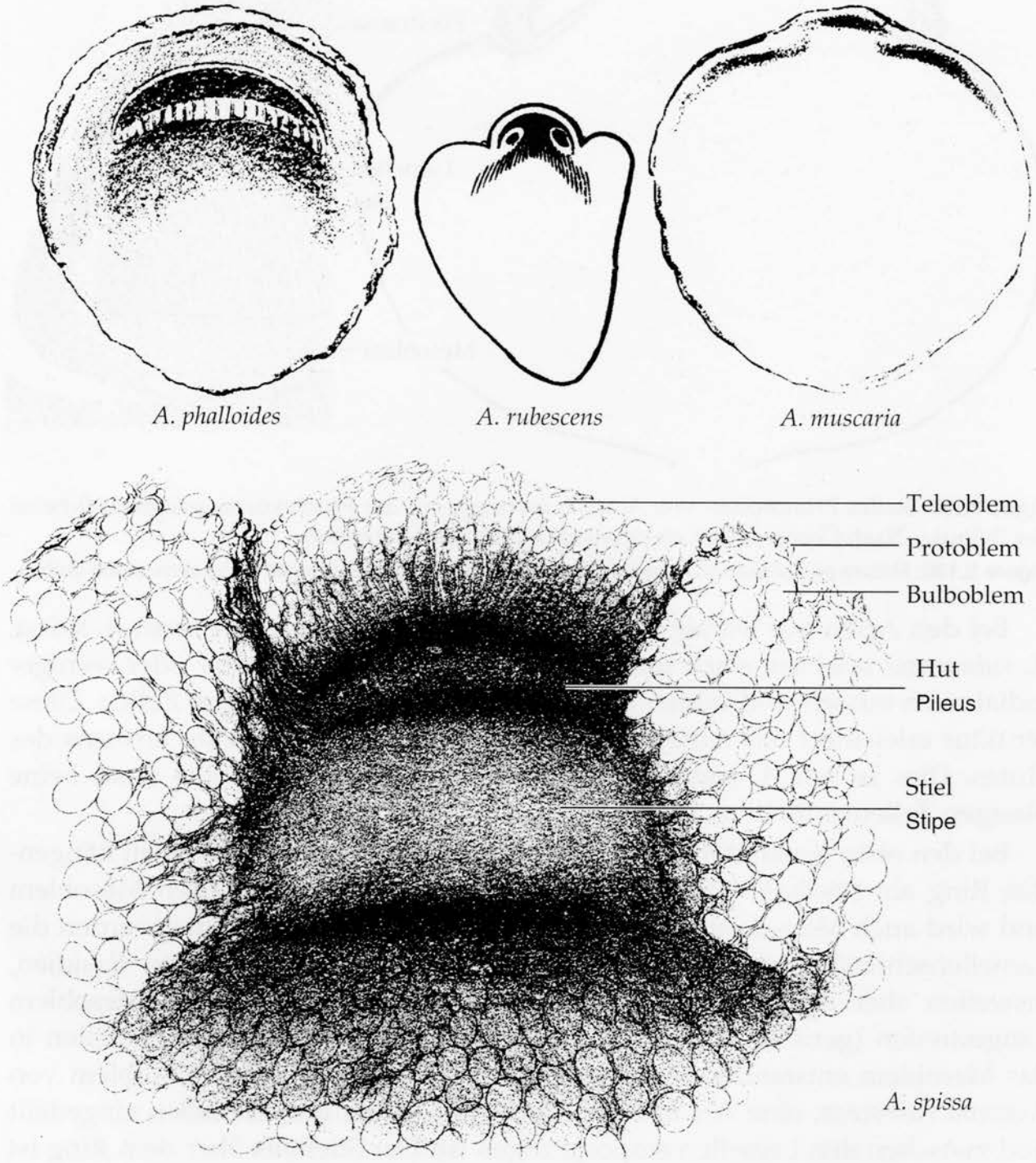
Figur 9.134: Weitere Entwicklung von *Amanita vaginata*. **A:** Von der ursprünglichen, kegelförmigen Stielanlage aus hat sich der Stiel nach oben verlängert und ist mit der Hutanlage zusammengewachsen. Der Hutrand besitzt nun eine scharfe Kante, die nach unten wächst. **B:** Ein späteres Stadium. Die Pileipellis ist verschleimt und trennt das gewachsene, nun etwa 1 mm dicke Teleoblem vom dünnen Hut ab. Im Geflecht unter der Hutanlage haben sich vertikale Platten nach der auf S. 645 und 649 beschriebenen Entstehungsart herausgebildet, deren Trama noch mit dem Mesoblem in Verbindung steht. Es handelt sich um den *Amanita*-Typ der Lamellenbildung. – Nach Atkinson 1914a, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.134: Further development of *Amanita vaginata*. **A:** The original hollow cone of the stipe initial has grown upward to meet the pileus which has formed a sharp, downward growing margin. **B:** In a later stage the pileipellis is gelatinized and separates the thin pileus from the teleoblema that is now about 1 mm thick and constitutes the volva. In the tissue below the pileus numerous vertical hymenial plates have been created according to the *Amanita*-type of the gill formation, as described on pages 645 and 649. The gill trama is still confluent with the mesoblema.

noduläre Protoplect zwischen der Oberfläche des Stielhalses und der Zone der Lamellenbildung ist ein wenig gewachsen und bildet ein internes Metablem, für das hier der Ausdruck Mesoblem gebraucht wird. Das Mesoblem zerreisst beim Aufschirmen des Pilzes und lässt auf dem Stiel einen feinen, unregelmässigen Belag zurück. Die Hyphen der Lamellentrama gehen in das Mesoblem über, so dass die Lamellenschneide steril bleibt (vgl. Fig. 9.137).

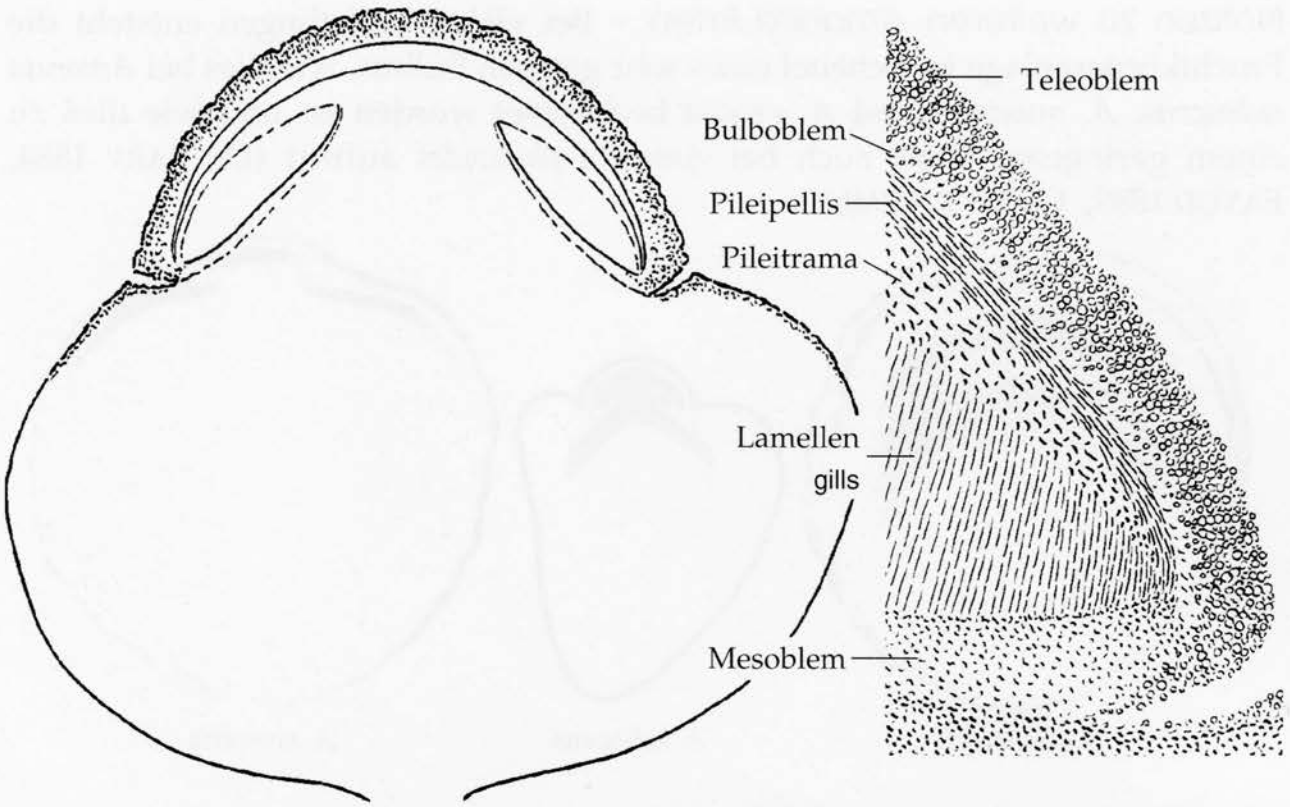
Das noduläre Protoplect umgibt die ganze Fruchtkörperanlage und wächst zum Bulboblem heran, das beim reifen Pilz die ungefähr 1 mm dicke Volva bildet. Sie ist von der Hutoberfläche durch eine gelatinöse Schicht getrennt.

Notizen zu weiteren *Amanita*-Arten – Bei vielen Wulstlingen entsteht die Fruchtkörperanlage im Scheitel eines sehr grossen Bulbus, wie dies bei *Amanita rubescens*, *A. muscaria* und *A. excelsa* beobachtet worden ist und wie dies zu einem geringeren Grad auch bei *Amanita phalloides* auftritt (DE BARY 1884, FAYOD 1889, CORNER 1994b).



Figur 9.135: Die Fruchtkörperanlagen von *Amanita phalloides*, *A. rubescens*, *A. muscaria* und *A. spissa* sind mehr und mehr in den Scheitel des Bulbus verlegt. - Historische Zeichnungen; nach De Bary 1884 und Fayod 1889.

Figure 9.135: The basidiome initials of *Amanita phalloides*, *A. rubescens*, *A. muscaria* and *A. spissa* are more and more located in the apex of the bulbus. Historical drawings from De Bary 1884 and Fayod 1889.



Figur 9.136: Reifes Primordium von *Amanita rubescens* mit der Fruchtkörperanlage im Scheitel des Bulbus. - Nach Corner 1994b, elektronisch kopiert und verändert.

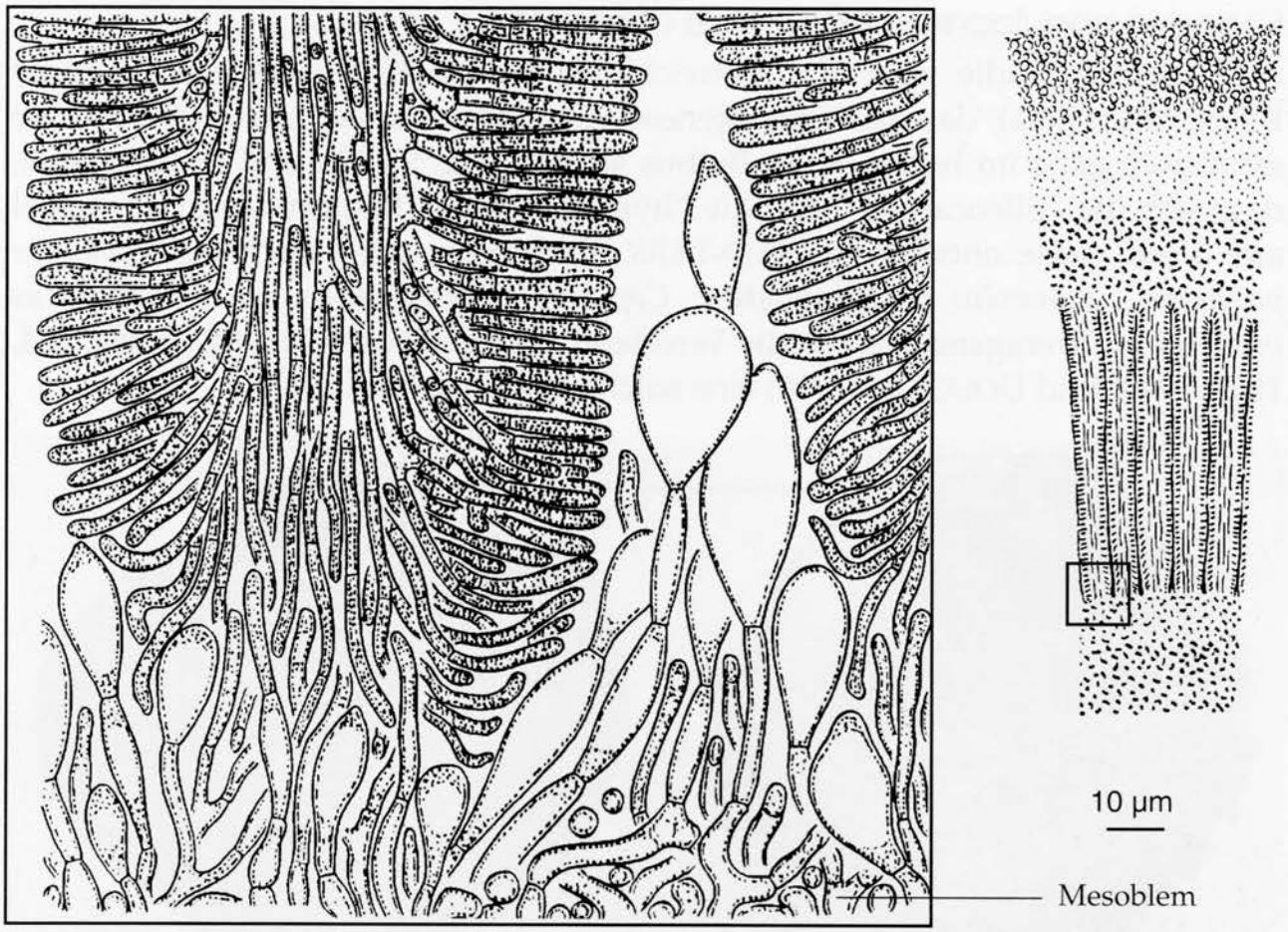
Figure 9.136: Mature primordium of *Amanita rubescens* with the fruit body initial in the apex of the bulbus.

Bei den Arten mit warzig aufbrechender Volva *(Amanita muscaria, A. spissa, A. rubescens)* wachsen stark turgeszent werdende Hyphen mehr oder weniger radial nach aussen und bilden ein Bulbo-Teleoblem aus blasigen Zellen. Diese Struktur erleichtert das Aufbrechen der Volva während des Aufschirmens des Hutes. Dies ist bei *A. phalloides* nicht der Fall, da dessen Volva (fast) keine blasigen Zellen enthält.

Bei den oben genannten Arten zeigen die reifen Fruchtkörper einen hängenden Ring am Stielhals. Dieser besteht aus dem stark entwickelten Mesoblem und wird auch Manschette genannt. Beim Aufschirmen des Hutes werden die Lamellenschneiden vom Mesoblem abgetrennt. Sie tragen keine Basidien, bisweilen aber einige blasige Zellen. Oft zeigt das ringförmige Mesoblem Längsstreifen (geriefter Ring), die durch das Hineinwachsen der Lamellen in das Mesoblem entstanden sind. Die Figur 9.137 zeigt, wie das Mesoblem von *Amanita rubescens*, eine Art mit gerieftem Ring, unter den Lamellen eingedellt und zwischen den Lamellen emporgezogen ist. Der Stielhals über dem Ring ist ebenfalls vom Mesoblem bedeckt.

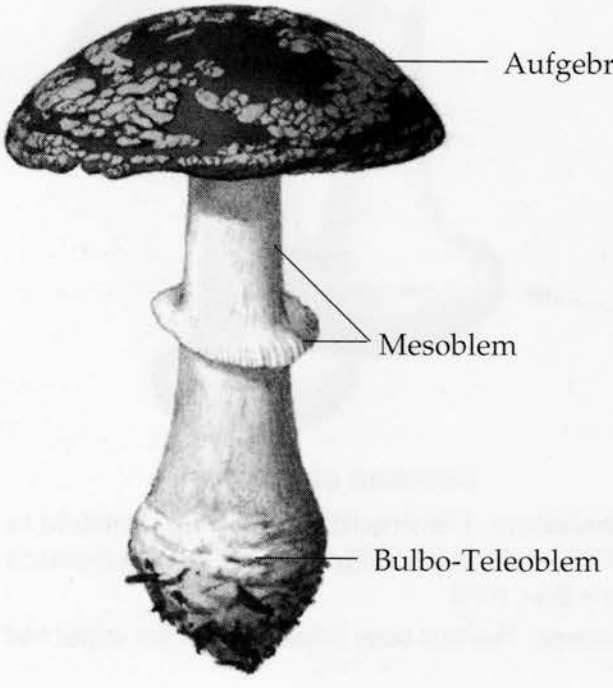
Die Lamellen dieser *Amanita*-Arten entstehen schizohymenial, und deshalb tritt auch hier keine Hymenialhöhle auf.

REIJNDERS (1963) nennt alle *Amanita*-Arten bivelangiocarp, obschon bereits FAYOD (1889) erkannt hatte, dass sie sich im Innern eines Bulbus entwickeln.



Figur 9.137: Junge Lamellen im noch geschlossenen Primordium von *Amanita rubescens*. Die Lamellentrama ist noch regulär und aus generativen Hyphen gebaut; die Akrophysaliden entstehen erst später. Einige Hyphen gehen in das Mesoblem über. - Nach Corner 1994b, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 9.137: Young gills in the still closed primordium of *Amanita rubescens* have a regular gill trama of generative hyphae. The acrophysalides form later. Some hyphae run into the mesoblema.

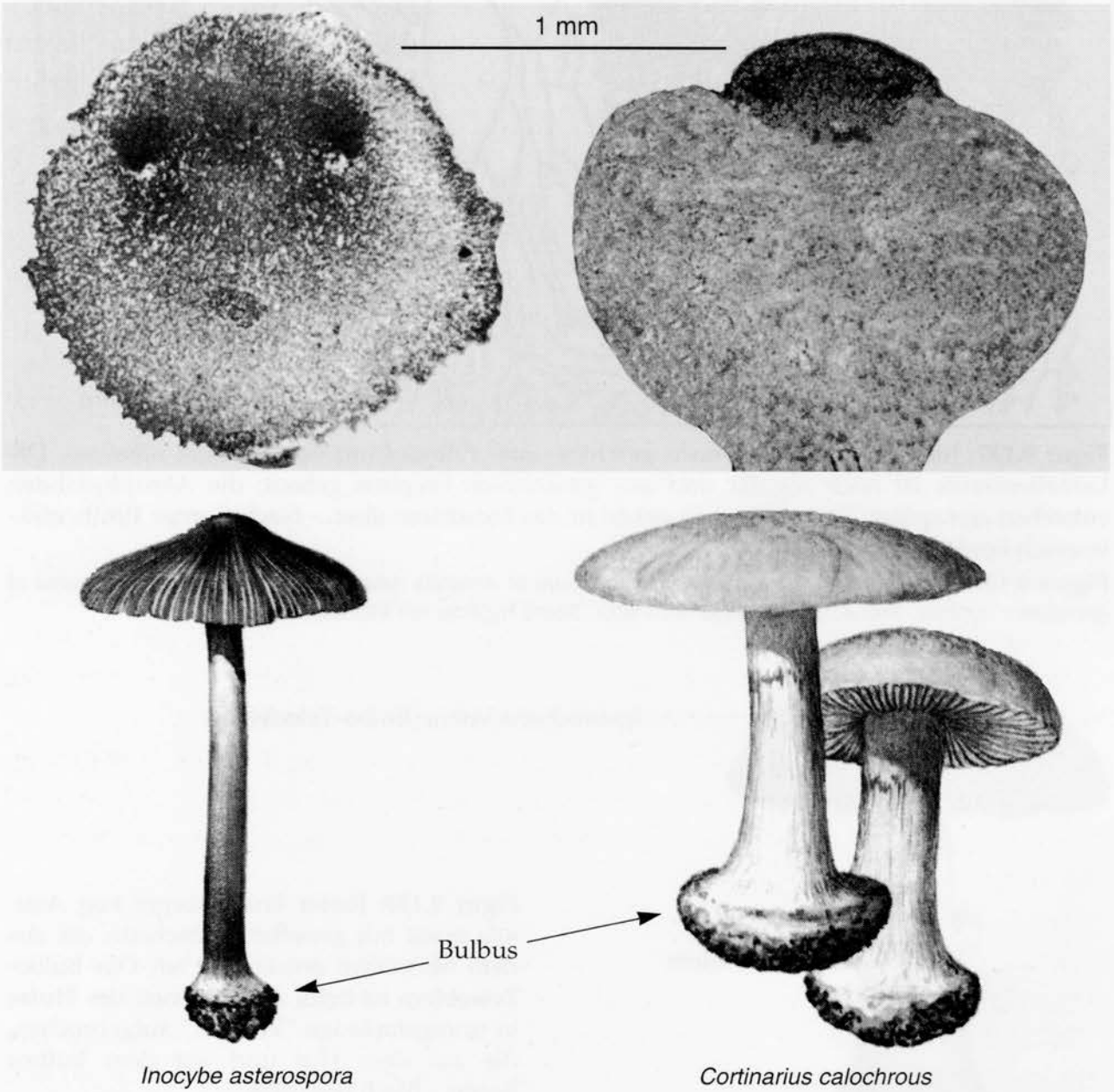


Figur 9.138: Reifer Fruchtkörper von *Amanita spissa* mit geriefter Manschette, die aus dem Mesoblem entstanden ist. Das Bulbo-Teleoblem ist beim Aufschirmen des Hutes in unregelmässige "Warzen" aufgebrochen, die auf dem Hut und auf dem Bulbus liegen. - Nach Bon 1988.

Figure 9.138: Mature basidiome of *Amanita spissa* with a striate ring formed by the mesoblema. The volva (bulbo-teleoblema) has been broken into irregular patches and "warts" located on the pileus and on the upper part of the bulbus.

Endogen nodulocarpe Blätterpilze ohne Volva

In seiner Studie über die Entwicklung zweier Cortinariaceen erkannte REIJNDERS (1974a), dass die Carpogenese von *Cortinarius calochrous* und *Inocybe asterospora* ganz im Innern eines Bulbus abläuft (Fig. 9.139), und er vermutete, dass sich die "pileocarpen" und die "hymenocarpen" Blätterpilze in der Regel auf diese Weise entwickeln. REIJNDERS' Vermutung trifft auch auf *Conocybe pubescens, Panaeolus campanulatus, Coprinus disseminatus* und *Cortinarius infractus* zu; wenigstens lassen die Veröffentlichungen von KÜHNER (1926a: 184, 1929, 1949) und DOUGLAS (1916) eine solche Deutung zu.



Figur 9.139: Endogene Nodulocarpie zweier Cortinariaceen. Die Fruchtkörperanlage entsteht in der oberen Hälfte oder im Scheitel des Bulbus. – Primordia nach Reijnders 1974a, elektronisch kopiert und stark bearbeitet; reife Fruchtkörper nach Bon 1988.

Figure 9.139: Endogenous nodulocarpy of two Cortinariaceae. The fruit body initials form in the upper half or in the apex of a bulbus.

Inocybe asterospora, Cortinarius calochrous, C. infractus und *Coprinus disseminatus* zeigen ein deutliches Ektoblem, aber das noduläre Restprotoplect bildet kein Bulboblem. *Conocybe pubescens* und *Panaeolus campanulatus* nähern sich der hologenen Nodulocarpie, da auch ihr Ektoblem stark reduziert ist.

Cortinarius infractus – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von DOUGLAS (1916). Die dort veröffentlichten Mikrofotografien lassen zwar die verschiedenen Geflechte recht gut als Flächen unterschiedlicher Dichten erkennen (Fig. 9.140), aber Einzelheiten über den Bau und die Hyphen dieser Geflechte sind nicht sichtbar und müssen dem Text entnommen werden.

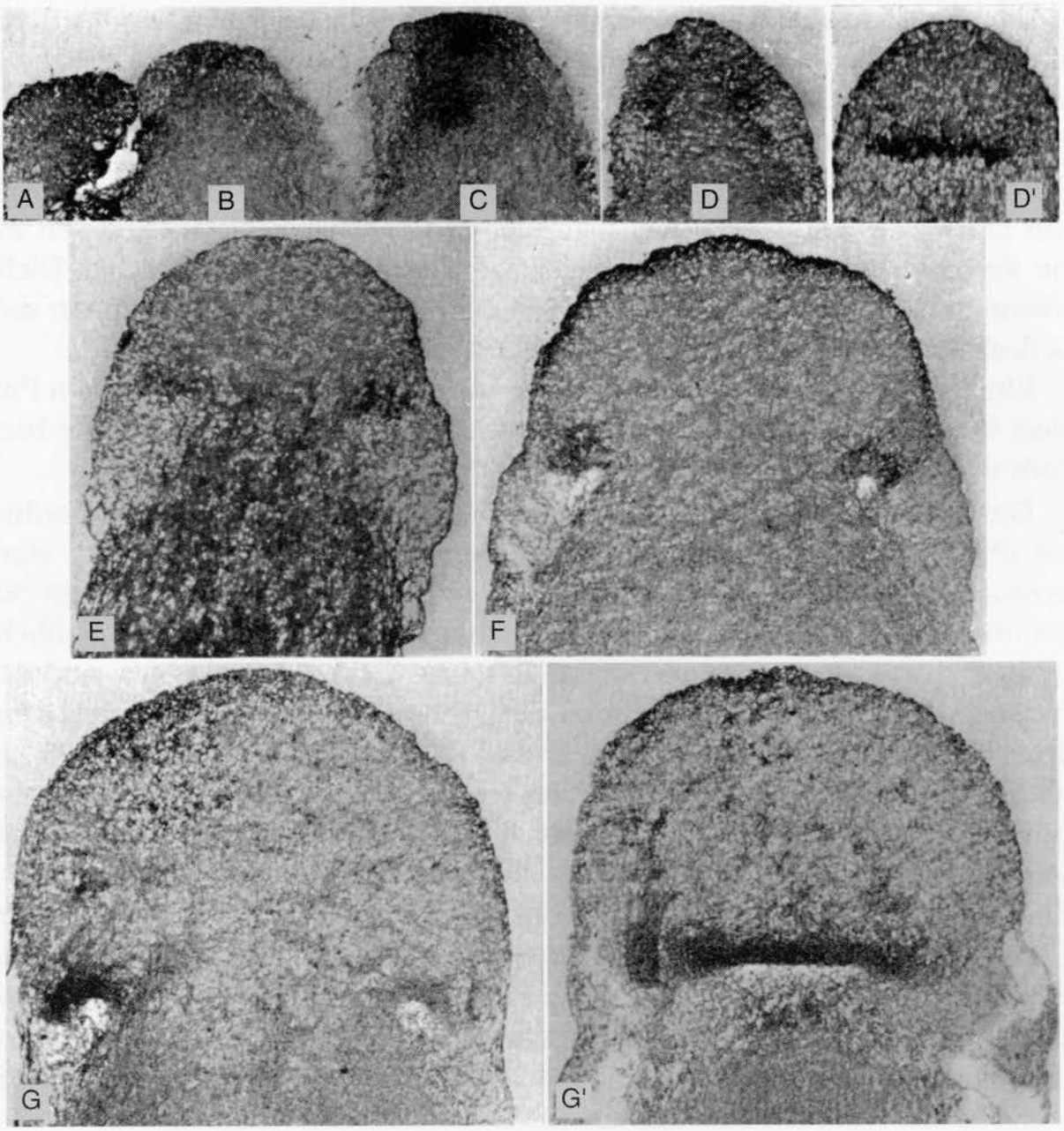
Ein Nodulus von 0,5-0,6 mm Länge besteht aus einem gleichmässigen Protoplect verwobener, 1-2 µm dicker generativer Hyphen. Ein 150-200 µm breiter Kern wird von einem 30-50 µm dicken Cortex eingehüllt (Fig. 9.140 A).

Die erste Hutanlage tritt im Scheitel eines etwa 1 mm langen Primordiums auf (Fig. 9.140 B,C). In den plectologischen Schnitten sieht man eine stärker färbbare Zone aus stark verzweigten, plasmareichen Hyphen. Sie liegt 50-60 µm unter dem Cortex und hat einen Durchmesser von rund 200 µm. Seitlich ist diese dichtere Zone von einer 120-150 µm dicken Schicht des nodulären Protoplectes umgeben. Die Hyphen der Hutanlage wachsen und verzweigen sich, so dass lokal neuen Hyphen auftreten und damit die Dichte des Geflechtes zunimmt. Die Hyphen des Protoplectes hingegen wachsen, ohne neue Verzweigungen zu bilden, so dass die Hyphendichte etwa gleich bleibt. Die Hutanlage dehnt sich nach allen Richtungen aus und stösst bald an den Cortex, der so zur Hutdeckschicht wird. Nur seitlich bleibt das Protoplect etwas länger sichtbar.

Auf die gleiche Weise entsteht im Primordium auch die Stielanlage, die nach oben etwas verjüngt ist und mit der Hutanlage zusammenfliesst. Es ist nicht klar, ob die Differenzierung des Stieles von der Hutanlage her nach unten schreitet, oder ob sie getrennt davon auftritt. Das Resultat ist eine den Stiel seitlich überragende Hutanlage auf einem nach unten verdickten Stiel.

Die ganze Hutoberseite wächst mit dem Cortex zusammen. Der Stiel ist von einem ungefähr 100 µm dicken Restprotoplect umgeben, das auch den Winkel zwischen dem Stielhals und der nach unten geneigten Hutunterseite vollständig ausfüllt (Fig. 9.140 D,E).

Wenn das Primordium einen Durchmesser von 1-1,5 mm erreicht hat, bildet sich auf der Hutunterseite die prähymeniale Palisade aus. In medianen Längsschnitten ist sie als zwei symmetrisch gelegene Flächen von etwa 300 µm Breite und 150 µm Dicke sichtbar, im tangentialen Längsschnitt erscheint sie als dunkles Band (Fig. 9.140 D,D'). Die Palisade bestehen aus stark färbbaren, dünnen, gedrängt senkrecht herabwachsenden Hyphen, die von den Hyphen der Huttrama abzweigen. Sie treten zuerst in der Nähe des Stieles auf und folgen dem sich ausbreitenden Hut. Unten stossen sie direkt auf das Protoplect, so dass in diesem Stadium noch keine prähymeniale Höhle sichtbar ist.



Figur 9.140: Carpogenese von *Cortinarius infractus*. Auf dem Hut werden der noduläre Cortex und das dünne noduläre Restprotoplect zur Pileipellis, seitlich wird das Protoplect zu einem lokal begrenzten Ektoblem. – Nach Douglas 1916 (als *Cortinarius anfractus*), elektronisch kopiert und stark bearbeitet.

Figure 9.140: Endogenous nodulocarpy of *Cortinarius infractus*. The nodular cortex and the thin residual protoplect located on top of the pileus initial become the ixo-pileipellis. The lateral residual protoplect grows into a local ectoblema that becomes the cortina of the mature fungus. **A:** The oblong nodulus with cortex. **B:** The peripheral protoplect is differentiated. **C:** First appearance of the pileus initial. **D, D':** Initial of the hymenial palisade in median and tangential sections. **E:** Formation of the pileus margin and growth of the lateral ectoblema. **F:** Prehymenial cavity. **G, G':** Median and tangential sections of a later stage showing the prehymenial cavity and the palisade still without gills. The lateral ectoblema has taken the loose and more aerated structure of the future cortina.
Reijnders 1963 calls this fungus monovelangiocarpic. The fact that the fruit body forms within a nodulus of irregul • hyphae rather than in an epinodular matrix indicates that this carpogenesis is nodulocarpic. More recently Reijnders (1974a) found this developmental type in two other Cortinariaceae, viz. *Cortinarius calochrous* and *Inocybe asterospora*.

Alle Teile, auch das Restprotoplect, wachsen stark. Dadurch wird das seitliche noduläre Restprotoplect zum Ektoblem. Der Primordialcortex hat sich ausgedehnt und überzieht das ganze Primordium, hat sich aber nicht verdickt. Die Hyphen der Hutanlage und des Ektoblems sind wirr verwoben, die der Stielanlage hingegen nur leicht verwoben mit vorwiegender Längsrichtung. Über dem Hut fehlt das Ektoblem, da hier das noduläre Protoplect in das Hutgeflecht eingebaut wurde, und seitlich reicht es nicht bis zur Stielbasis. Dadurch nimmt das Ektoblem das Aussehen einer Cortina an (Fig. 9.140 E,F).

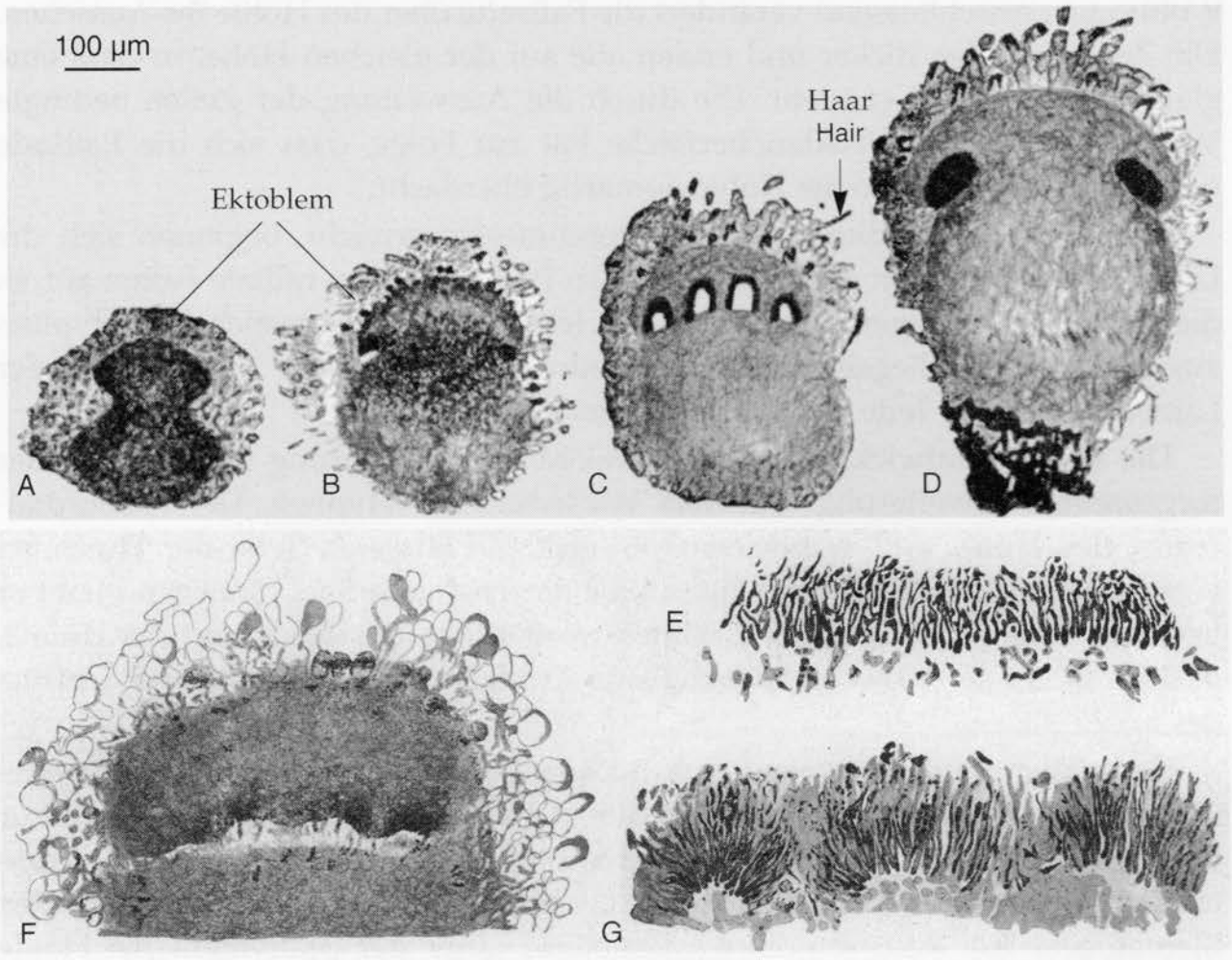
Von nun an vergrössern sich mit Ausnahme des Primordialcortexes alle Teile in allen Richtungen. Der Stiel streckt sich besonders stark, was dazu führt, dass das Restprotoplect unter dem Hut von der prähymenialen Palisade der Hutunterseite abgelöst wird. So entsteht hier die prähymeniale Höhle (Fig. 9.140 G,G'). Anschliessend verändert die Palisade über der Höhle ihr Aussehen. Die Zellen werden dicker und enden alle auf der gleichen Höhe, so dass eine glatte Hutunterseite entsteht. Die durch die Ausweitung der Zellen bedingte Vergrösserung der Palisadenoberfläche hat zur Folge, dass sich die Palisade nach oben wölbt und so die Höhle domartig überdacht.

Wenn das Primordium 3-4 mm Durchmesser erreicht, beginnen sich die Lamellen zu bilden. In der prähymenialen Palisade treten radiale Falten auf, in die mehr oder weniger parallele, später leicht auseinanderweichende Hyphen aus dem darüberliegenden Geflecht hineinwachsen. Mit der Anlage der Lamellen sind alle Teile des Fruchtkörpers vorgebildet.

Die weitere Entwicklung beruht sowohl auf Vermehrung als auch auf der turgeszenten Erweiterung und dem Wachstum der Hyphen. Der Primordialcortex des Hutes und wahrscheinlich auch die äusseren Teile der Huttrama verschleimen. Über dem seitlichen Ektoblem und dem Stiel hingegen bleibt er trocken. Beim Aufschirmen des Hutes werden das Ektoblem und der dünne, darüber liegende Primordialcortex gestreckt und bilden zusammen die Cortina des reifen Pilzes.

Cortinarius infractus ist endogen nodulocarp, apertopileat und laevihymenial. Die Fruchtkörperanlage nimmt den grössten Teil des Bulbus ein, was zur Folge hat, dass der Stiel nicht gerandet-knollig ist wie bei *Cortinarius calochrous* und *Inocybe asterospora* (Fig. 9.139). DOUGLAS (1916) nennt den Primordialcortex Blematogen, das Restprotoplect (Mesoblem) unter der prähymenialen Höhle ein «Velum partiale», das Ektoblem mit dem darüberliegenden Primordialcortex eine Cortina oder «Velum partiale mit Doppelstruktur». REIJNDERS (1963: 174) bezeichnet die Entwicklung von *Cortinarius infractus* als "plutôt monovélangiocarpe". Er fasst den Primordialcortex als «velum universale innatum» mit Doppelstruktur auf, nennt das Protoplect um den Stielhals ein Lipsanenchym und beschreibt die Entwicklung als "stipitocarpe, mais le piléus se dessine bientôt."

Coprinus disseminatus – Die folgende Beschreibung stützt sich auf die Arbeit von KÜHNER (1929). Die dort veröffentlichten Zeichnungen lassen zwar die verschiedenen Geflechte recht gut als Flächen unterschiedlicher Dichten erkennen (Fig. 9.141), aber Einzelheiten über den Bau dieser Geflechte sind nicht sichtbar und müssen dem Text entnommen werden. Das jüngste untersuchte Stadium ist mehr oder weniger kugelig und misst etwa 0,3 mm. Es besteht aus wirr verwobenen Hyphen und zeigt in seinem Innern bereits die Anlage des Hutes und des Stieles (Fig. 9.141 A). Diese Anlage wird nur durch die stärkere Färbbarkeit des Protoplasmas sichtbar, nicht durch die Anordnung der Hyphen (dadurch wird die Nodulocarpie bestätigt). Die Unterseite des Hutes trägt noch keine Palisade. Die Fruchtkörperanlage ist von einem massiven Protoplect umgeben, dessen Oberfläche bereits viele grosse Sphaerocysten trägt.

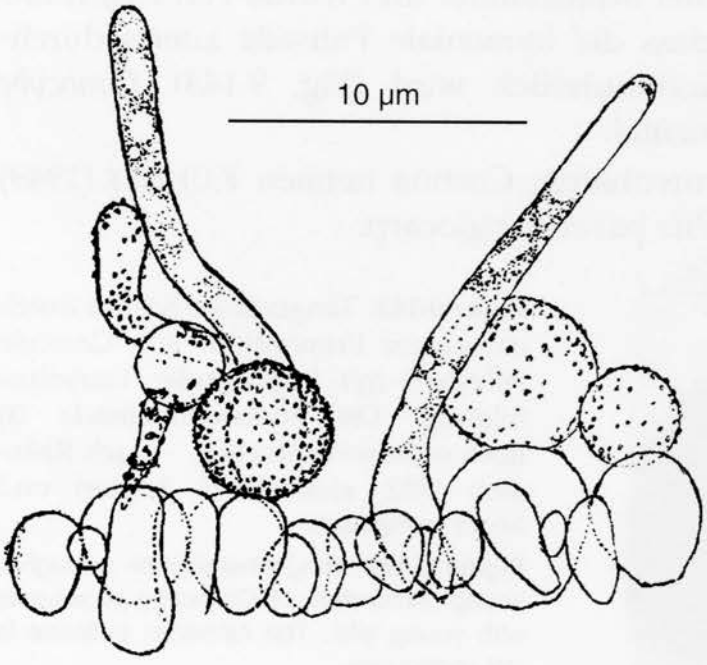


Figur 9.141: Endogene Nodulocarpie und pseudoruptohymeniale Entwicklung von *Coprinus disseminatus*. Das Ektoblem bildet auf dem Hut sowohl blasige Zellen als auch einzellige Haare. – Nach Kühner 1929, elektronisch kopiert und stark bearbeitet.

Figure 9.141: Endogenous nodulocarpy and pseudoruptohymenial development of *Coprinus disseminatus*. The ectoblema forms the spherocysts and the characteristic unicellular hairs on the pileus. **A:** Fruit body initial within the ectoblema. **B,E,F:** Formation of the pileus margin and the even, uninterrupted hymenial palisade. The ectoblema consists mainly of inflated cells. **C,G:** Formation of the gills and rupture of the hymenial palisade. The hyphae of the gill trama pass into the protoplect around the stipe. **D:** Mature primordium.

In den nächsten Stadien wächst der Hut in die Breite (Fig. 9.141 B). Dabei biegt sich der Hutrand mehr und mehr um und wächst auf den Stiel zu, den er schliesslich fast berührt. Zwischen der Stieloberfläche und dem Hutrand befindet sich nur noch ein enges Band Protoplect. Gleichzeitig bilden sich die Huthaut und die Anlage des Hymeniums. Die Palisade ist zuerst glatt und einheitlich (Fig. 9.141 E), beginnt aber bald radiale Falten zu bilden (Fig. 9.141 F). In diesem Stadium sieht man auch eine reduzierte Hymenialhöhle in Form einer engen Spalte zwischen der Hutunterseite und dem Protoplect. Die jungen Lamellen sind immer noch von der Hymenialpalisade überzogen, doch bald brechen die senkrecht nach unten wachsenden Hyphen der Lamellentrama durch die Schneiden und dringen in das darunter liegende Protoplect ein (Fig. 9.141 C,G). Dadurch ist die Lamellentrama mit der Huttrama einerseits, mit dem Protoplect andrerseit durchgehend verbunden, und es könnte der falsche Eindruck entstehen, die Lamellen würden aus einem einzigen Geflecht durch das Auftreten isolierter, radialer, tunnelförmiger Palisaden herausgeschnitten. In diesem Stadium misst das Primordium etwa 0,4 mm. Die Hymenialhöhle ist nun verschwunden. In dieser Form nimmt der innere Fruchtkörper gleichmässig an Grösse zu, aber das Ektoblem wächst kaum. Dadurch wird dieses Geflechte stark gedehnt und verdünnt. Das Ektoblem besteht vorwiegend aus blasigen Zellen. Die einzelligen Haare auf dem Hut (Fig. 9.141 C, Pfeil; 9.142) werden als eine Differenzierung des Ektoblems verstanden. Durch das Aufschirmen des Hutes reisst das Ektoblem auf. Am reifen Pilz bleibt es als kleiiger Belag auf Hut und Stiel sichtbar.

Coprinus disseminatus ist endogen nodulocarp, pileostipitoprimordial, claustropileat und pseudoruptohymenial. REIJNDERS (1963, p. 191) nennt diese Entwicklung "vielleicht bivelangiocarp" und "vielleicht pileostipitocarp".



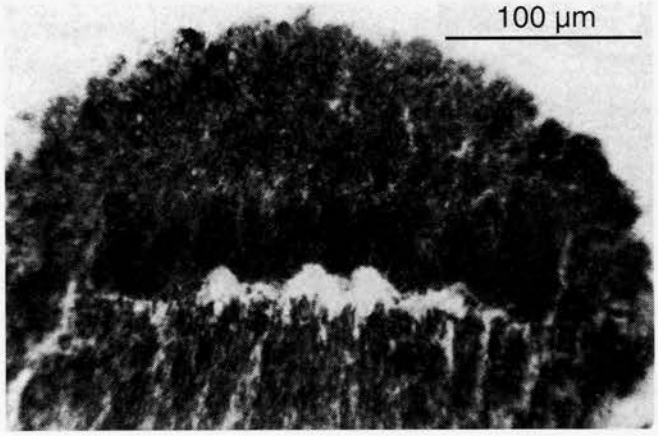
Figur 9.142: Hymeniforme Pileipellis, körnig inkrustierte Sphaerocysten und einzellige Haare des durch Streckung des Hutes stark verdünnten Ektoblems eines reifen Basidioms von *Coprinus disseminatus*. – Nach Kühner 1929.

Figure 9.142: Hymeniform pileipellis covered with the incrusted spherocysts and unicellular hairs of the ectoblema that has been stretched and thinned by the expansion of the pileus. Mature fruit body of *Coprinus disseminatus*.

Conocybe pubescens – Dieses zarte Pilzchen zeigt im reifen Zustand keine "Velumspuren," aber solche wurden von KÜHNER (1949) und von REIJNDERS (1952) bei den Primordien gefunden. Die Fruchtkörperanlage entsteht im Innern eines Nodulus, aber das residuelle Protoplect bleibt sehr dünn. Sehr früh wandelt sich das noduläre Restprotoplect auf dem Hut zur hymeniformen Pileipellis; aber seitlich der Hymenophor-Anlage und über dem oberen Teil des zukünftigen Stieles bleibt eine dünne Schicht des Protoplectes in seiner ursprünglichen Form erhalten (Fig. 9.144). KÜHNER (1949) erwähnt die Möglichkeit, diese Schicht mit der Pileipellis zusammen als ein "Velum universale" zu verstehen, das an der Metachromasie seiner Hyphenwände erkannt werden kann, lehnt aber diese Idee schliesslich ab: "On serait tenté de dire que le revêtement piléique hyméniforme des *Conocybe* typiques a la valeur d'un voile général; reconnaissable à la métachromasie des parois des hyphes... ... le voile général changerait brusquement d'allure au-dessous du niveau de la marge du chapeau, en perdant sa disposition régulière palissadique. ... Cependant, ... la morphologie comparée ... *[Vergleich mit Pholiotina, wo über der Palisade noch einige Hyphen zu finden sind]* ... nous conduit ... à écrire que *Conocybe pubescens* est dépourvu de voile général." In diesem Buch wird das periphere Restprotoplect als stark reduziertes und teilweise umgeformtes Ektoblem verstanden, das beim reifen Pilz weder eine Volva noch eine Cortina bildet, obschon eine solche beim noch geschlossenen Fruchtkörper mikroskopisch nachgewiesen werden kann (Fig. 9.144 rechts unten). Es ist bemerkenswert, dass keine Metableme auftreten. Durch die starke Reduktion des Ektoblems leitet dieser Pilz zur hologenen Nodulocarpie über.

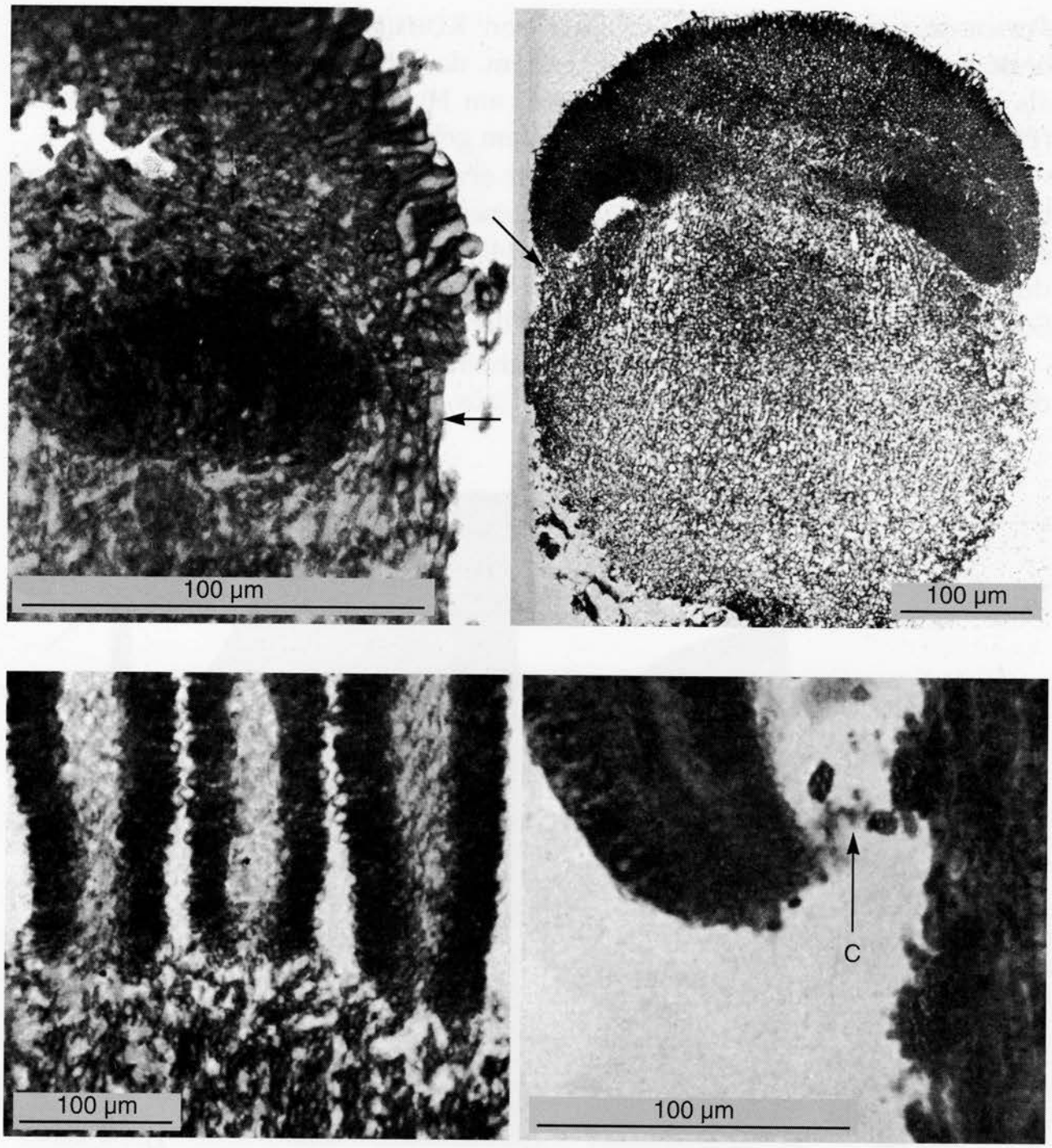
Nach KÜHNER (1949) ist die hymenophorale Palisade zu Beginn der Lamellenentwicklung nicht durchgehend; aber seine Aussage beruht wahrscheinlich auf einer falschen Interpretation seiner Schnittbilder und wurde von REIJNDERS (1952) bestritten, der klar zeigte, dass die hymeniale Palisade zuerst durchgehend ist und erst später diskontinuierlich wird (Fig. 9.143). *Conocybe pubescens* ist daher pseudoruptohymenial.

Wegen des Auftretens einer spurenhaften Cortina nennen KÜHNER (1949) und REIJNDERS (1952, 1963) diesen Pilz paravelangiocarp.



Figur 9.143: Tangentialer Schnitt durch ein junges Primordium von *Conocybe pubescens* mit beginnender Lamellenbildung. Die Hymenialpalisade ist noch nicht unterbrochen. – Nach Reijnders 1952, elektronisch kopiert und leicht verändert.

Figure 9.143: Tangential section through a young primordium of *Conocybe pubescens* with young gills. The hymenial palisade is still continuous.



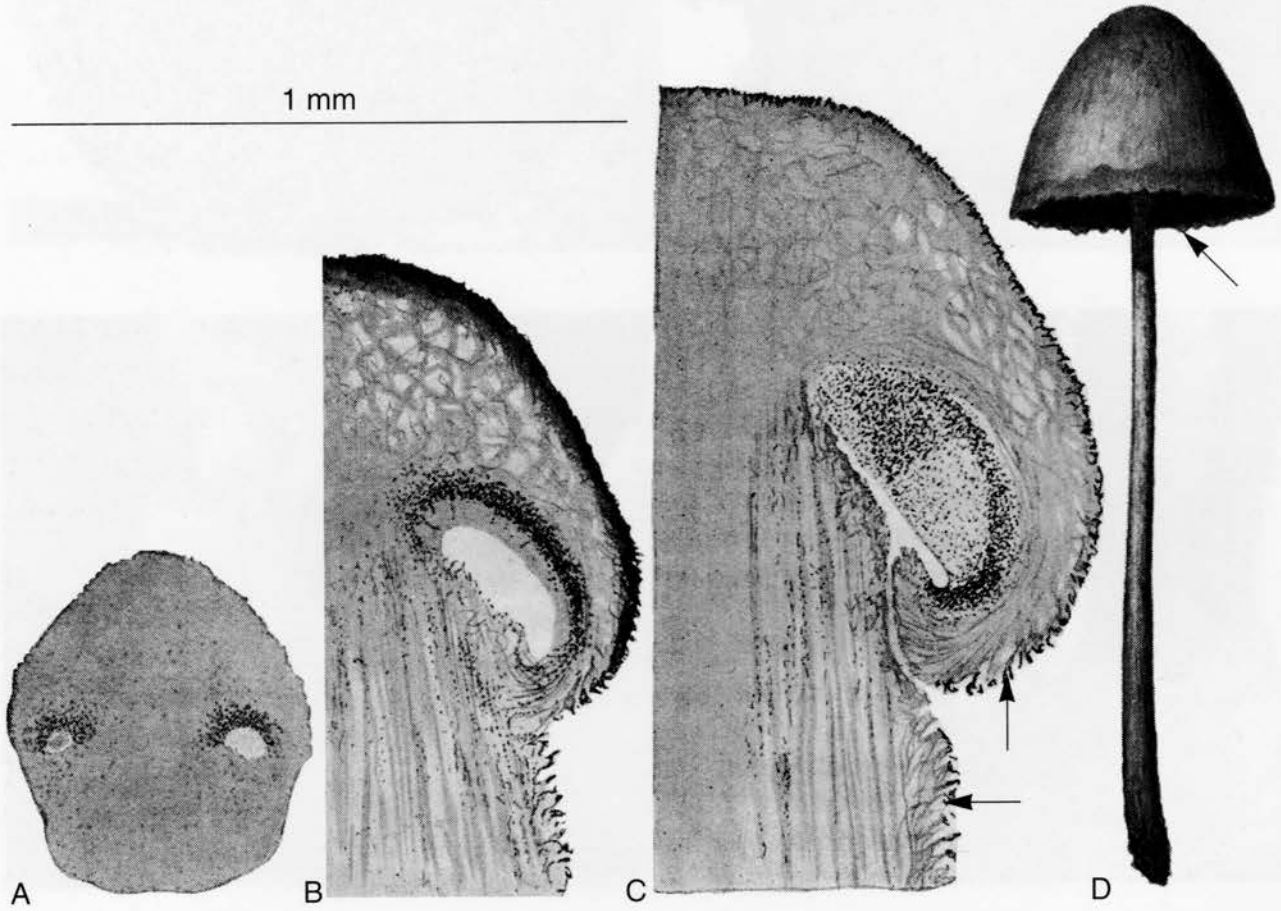
Figur 9.144: *Conocybe pubescens* zeigt eine reduzierte endogene Nodulocarpie. Die hymeniforme Pileipellis wird als Fortsetzung des hyphigen Ektoblems verstanden, das seitlich die Hymenophoralanlage bedeckt **(Pfeile).** Dieses wird beim Aufschirmen zerrissen und bildet eine spurenhafte Cortina **(C).** Die Lamellentrama ist sekundär mit dem Restprotoplect des Stielhalses verbunden; der Pilz ist pseudoruptohymenial. – Nach Kühner 1949 und Reijnders 1952, elektronisch kopiert und stark bearbeitet.

Figure 9.144: *Conocybe pubescens* shows a reduced endogenous nodulocarpy. According to Kühner (1949) the hymeniform pileipellis is the continuation of the ectoblema that covers laterally the hymenial initial **(arrows).** This thin hyphal layer is torn during the expansion of the pileus and forms a spurious cortina **(C).** Because of this very tenuous "partial veil" Reijnders (1963) calls this fungus "paravelangiocarpous." Since the gill trama becomes secondarily connected with the residual protoplect on the stipe the development of the gills is pseudoruptohymenial.

Panaeolus campanulatus – Dieser von KÜHNER (1926a) untersuchte Pilz besitzt ein schwach entwickeltes Ektoblem, das am frisch aufgeschirmten Pilz als kleine, unregelmässige "Velumreste" am Hutrand gefunden werden kann (Fig. 9.145 D, Pfeil). Es wird kein Bulboblem gebildet.

Das jüngste untersuchte Stadium war etwa einen halben Millimeter gross, bestand überall aus wirr verflochtenen generativen Hyphen und zeigte bereits eine grosse prähymeniale Höhle (Fig. 9.145 A). Die prähymeniale Palisade ist durchgehend und noch glatt. Die obere Hälfte dieses Primordiums ist von einer Schicht aufgerichteter, keulenförmiger Zellen bedeckt.

Während des weiteren Wachstums richten sich die Hyphen des Stieles und des Hutrandes mehr und mehr parallel aus, und der Hutrand beginnt nach



Figur 9.145: Die endogene Nodulocarpie von *Panaeolus campanulatus* ist durch das Auftreten eines Ektoblems (d.h. eines oberflächlichen nodulären Metablems) gekennzeichnet (**Pfeile**). – Nach Kühner 1926a; reifer Pilz nach Bon 1988.

Figure 9.145: The endogenous nodulocarpy of *Panaeolus campanulatus* is characterized by the formation of a superficial metablema, called **ectoblema**, consisting of anticlinal hyphae (**arrows**) still visible on the pileus margin of the mature fruit body. **A:** A primordium half a millimetre in diameter consists of irregularly interwoven generative hyphae. It is covered by a very thin layer of anticlinal hyphae that later grow into the ectoblema and that will form the cellular pileipellis. There exist already a prehymenial cavity and a continuous, smooth prehymenial palisade. **B:** The ectoblema has thickened and the pileus margin has arched up to increase the volume of the hymenial cavity. **C:** The pileus margin separates from the stipe, tearing the ectoblema. The fungus is levihymenial, since the gills form by downgrowth of radial folds from the continuous palisade and never touch the stipe surface. **D:** Mature basidiome. – Because of the presence of a "partial veil" on the pileus margin Reijnders 1963 calls this fungus "paravelangiocarpous".

aussen und unten zu wachsen. Der Hutrand wölbt sich zunehmend auf, wodurch sich die Hymenialhöhle vergrössert (Fig. 9.145 B). Aus der Oberfläche wachsen antikline Hyphen aus und bilden ein sich schwach verdickendes Ektoblem. Die Lamellen bilden sich durch das Herabwachsen radialer Falten aus der prähymenialen Palisade. Ihre Schneiden bleiben immer frei und berühren die Stieloberfläche nie.

Auf dem Hut werden die auswachsenden Hyphen zur zelligen Huthaut. Diese ist mit dem Ektoblem homolog. Wir treffen also hier ähnliche Verhältnisse wie bei *Conocybe pubescens*, wo Huthaut und Ektoblem homolog sind. Im Unterschied zu diesem Pilz wächst das seitliche Ektoblem von *Panaeolus campanulatus* stärker als bei *Conocybe pubescens*, was dazu führt, dass beim reifen Pilz ein deutlich sichtbares "Velum partiale" auftritt.

Es handelt sich um eine typische endogene Nodulocarpie, deren Anfangsstadien denjenigen von *Agaricus bisporus* ähneln (vgl. S. 865 ff.). Dieser Pilz ist zudem laevihymenial. REIJNDERS (1963) nennt diese Entwicklung paravelangiocarp.

Beispiel eines hologen nodulocarpen Pilzes

Wenn das ganze noduläre Protoplect zum Aufbau eines Basidioms gebraucht wird, wenn also kein Restprotoplect übrig bleibt und weder ein Bulboblem noch ein Ektoblem auftritt, so liegt eine hologene Nodulocarpie vor. Meist fehlt auch ein Mesoblem, aber ein Primordialcortex kann bisweilen auftreten (aber es könnte sich dabei auch um ein Fixierungs-Artefakt handeln; vgl. S. 865).

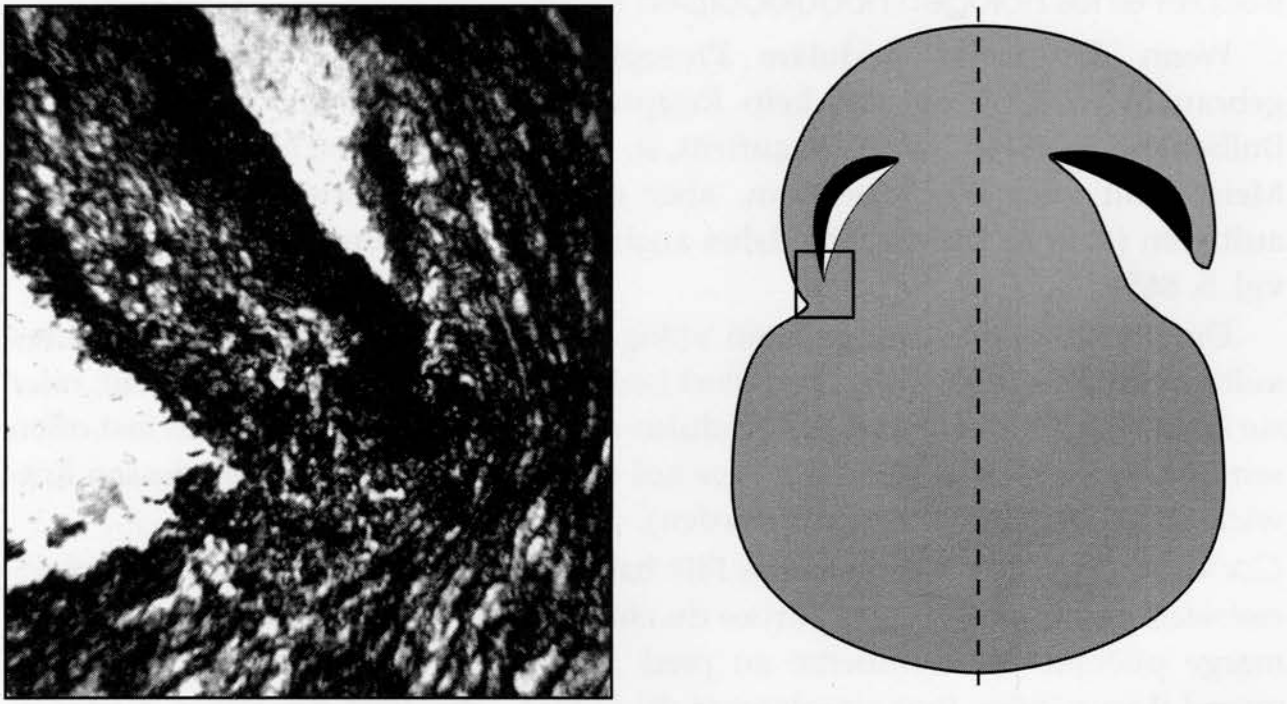
Die Hymenophor-Anlage kann völlig im Innern eines ablematen Nodulus auftreten und seitlich vom Protoplect bedeckt sein (z.B. *Conocybe intrusa*), oder sie kann sich bis zum Rand des Nodulus ausdehnen und nach aussen fast offen sein (Nach REIJNDERS 1952 trifft dies auf *Coprinus plicatilis* zu, aber dessen Entwicklung sollte neu untersucht werden).

Conocybe intrusa – Von diesem Pilz hat REIJNDERS (1952, als *Conocybe hebelomatoides*) geschrieben "... les parties du champignon naissent dans le bulbe. ... la marge piléique est confluente au pied ... Le bord du chapeau se déchirera, quand il va s'étaler, tout simplement du pied. (... die Teile des Pilzes entstehen im Bulbus ... der Hutrand ist mit dem Stiel zusammenfliessend ... Der Hutrand reisst beim Aufschirmen ganz einfach vom Stiel ab)." Dies bedeutet dass Hut und Stiel ähnlich wie bei *Agaricus bisporus* durch das Auftreten der prähymenialen Palisade und der Hymenialhöhle im Bulbus definiert werden und dass weder der Hut noch der Stiel Neubildungen im Innern einer Matrix sind. Leider gibt REIJNDERS nicht an, auf welche Weise die prähymeniale Palisade und die Hymenialhöhle entstehen. REIJNDERS hatte nicht nur die endonoduläre Entwicklung erkannt, sondern auch noch festgehalten, dass weder ein «Velum

universale» noch ein «Lipsanenchym» vorhanden sind. Dies bedeutet, dass kein Ektoblem auftritt und dass der gesamte Hutrand vom Stiel abreisst ohne irgendwelche Reste zu hinterlassen. Die Figur 9.146 versucht diese Verhältnisse darzustellen. Leider sind REIJNDERS' Fotografien sehr dunkel und zeigen wenig Einzelheiten, wie auch sein Text eher dürftig ist.

Das jüngste untersuchte Stadium war etwa 2,5 mm breit und in seiner Entwicklung bereits recht fortgeschritten. Das basale Bulbusgeflecht bestand aus 3-8 µm dicken, wirr verwobenen generativen Hyphen. Im Stiel waren die Hyphen mehr oder weniger parallel ausgerichtet, aber im Hut waren sie wieder wirr verflochten. Der Hut war bereits von einem Hymeniderm bedeckt. Im Hutrand sind die Hyphen wieder stärker parallel ausgerichtet und laufen direkt in die Stieltrama hinein. Sie können von den Stielhyphen aufgrund ihres geringeren Durchmessers unterschieden werden.

In einem etwa 4 mm dicken Primordium waren die Lamellen schon gut entwickelt. Die Hyphen der Lamellentrama hatten die Schneiden durchbrochen und drangen in das darunter liegende Protoplect ein. Es ist aber unbekannt, ob die Entwicklung ruptohymenial oder pseudoruptohymenial verlief.



Figur 9.146: Ein älteres Primordium von *Conocybe intrusa* zeigt, dass der Hutrand nicht von der Stieltrama getrennt ist. Ein Primordialcortex scheint vorhanden zu sein, aber dies könnte auch ein Fixierungsartefakt sein. Der Hutrand löst sich vom Stiel restlos ab. – Photo nach Reijnders 1952, stark bearbeitet, Schema nach seinen Angaben im Text und seinen weiteren Bildern.

Figure 9.146: An older primordium of *Conocybe intrusa* shows that the pileus margin is confluent with the trama of the stipe. A primordial cortex seems to be present, but this may be a fixation artefact. There is no ectoblema and no mesoblema. The pileus margin separates from the stipe without leaving any residual tissue. This lead Reijnders 1952 to the conclusion that this is a case of angiocarpy (the hymenium forms within a tissue) without any veils, and he proposed the term «gymnangiocarpy» for this developmental type. In this book this fungus is considered to be hologenic nodulocarpic (Reijnders stated that the mushroom organs are formed within the bulb) without any metablema and without any residual protoplect.

10

LICHENISIERTE und ALGENPARASITISCHE HYMENOMYCETEN

Unter **Lichenisation** wird die symbiotische Verbindung eines Pilzes mit photo-autotrophen Algen oder Cyanobakterien ("Blaualgen") verstanden. Das Resultat ist eine **Flechte.** Diese ist durch besondere Hyphen oder Organe zur Beherbergung und physiologischen Ausnützung der Algen oder Cyanobakterien gekennzeichnet, z.B. durch stärkere Hyphenverzweigungen im Bereich der Algen oder durch Einhüllung der Algenzellen durch Hyphen, meist auch durch Auftreten von Haustorien oder Appressorien. Ein solches Zusammenleben ist durch ein langfristiges physiologisches und morphologisches Gleichgewicht gekennzeichnet, in dem die Algenpopulation "schonend dominiert" wird, obschon gelegentlich einige Symbionten vom Pilz abgetötet werden.

Die allermeisten lichenisierten Pilze sind Ascomyceten und treten uns als Ascolichenen entgegen, von denen rund 20'000 Arten beschrieben worden sind (FLINDT 1988). Mit diesen werden wir uns hier nicht beschäftigen, sondern wir beschränken uns auf die lichenisierten Basidiomyceten, von denen nur sehr wenige bekannt geworden sind (je nach Art- und Gattungsauffassung zwischen 10 und 50 Arten in 5 bis 10 Gattungen). Alle bisher bekannt gewordenen **Basidiolichenen** werden von Hymenomyceten gebildet.

Die physiologische Ausnützung der Algen oder Cyanobakterien durch Hymenomyceten nimmt bisweilen Formen an, die der oben gegebenen Umschreibung der Lichenisation nicht entsprechen. Der Pilz kann in der Lage sein, den photo-autotrophen Organismus zu parasitieren und ihm schweren Schaden zuzufügen. Andrerseits sind auch Fälle beschrieben worden, die nur wie ein passives Nebeneinander von Pilz und Algen aussehen ohne dass spezielle Hyphen oder Organe zur Behausung oder Ausnützung des photo-autotrophen Organismus gebildet werden, aber auch ohne dass die Algen sichtbar geschädigt werden. Einzig die Häufigkeit und die relative Konstanz dieses Zusammenlebens erinnert an eine Lichenisation. Solche Zustände werden bisweilen **Halbflechten** genannt.

Das inkonstante, wahrscheinlich zufällige Vorhandensein von Algen oder Cyanobakterien in einer Fruchtkörpertrama (vgl. Fig. 8.122 S. 714) oder auf der Oberfläche eines Basidioms (KOHL 1909, TOBLER 1937, 1942) und gelegentlicher

Parasitismus werden nicht als Lichenisation gewertet. SINGER (1977) schrieb von *Omphalina baeospora,* dass sie "oft, aber nicht immer, im untern Teil der Stieltrama mit auffallenden Algenzellen" vorkomme; CLÉMENÇON (1982) fand in der Stielbasis eines grünen Nabelings (Gruppe der *Omphalina chlorocyanea*) zahlreiche Grünalgen, und OBERWINKLER (1970) fand *Sistotrema brinkmannii* parasitisch auf einzelligen Grünalgen (Fig. 10.7).

In der Natur fliessen die verschiedenen Arten des Zusammenlebens von Pilz und Alge nahtlos ineinander über. Unsere ungenügenden Kenntnisse der physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen zwischen Hymenomyceten und Algen führen zu Unsicherheiten in der Beurteilung mancher Formen des Zusammenlebens von Hymenomyceten mit Algen oder Cyanobakterien.

Da corticioide, clavarioide, cantharelloide und agaricoide Basidiomycetenflechten bekannt geworden sind, schliessen POELT & JÜLICH (1969a): "Die Basidiolichenen müssen den grossen systematischen Verschiedenheiten ihrer Pilzpartner entsprechend mehrfach konvergent entstanden sein. Vorstufen könnten gewesen sein: entweder ein tolerantes, aber nicht obligates Nebeneinanderleben, oder ein parasitisches Verhältnis von Pilz und Alge."

GESCHICHTLICHES

Die tropischen Basidiolichenen – Die ersten Basidiomycetenflechten wurden bereits von SWARTZ (1788) beschrieben, aber nicht als solche erkannt. Es handelte sich um die tropischen Arten *Dictyonema pavonia* und *Dictyonema sericeum,* die von SWARTZ als eine Grünalge, *Ulva montana,* und als ein Pilz, *Hydnum sericeum,* betrachtet wurden. Auch als AGARDH (1821) seine Gattung *Dictyonema* vorschlug, dachte er an eine Alge, aber FRIES (1825: 300) führte seine auf *Dictyonema pavonia* begründete Gattung *Cora* bei den Hymenomyceten. Heute werden *Cora* und *Dictyonema* in einer einzigen Gattung vereinigt (PARMASTO 1978).

Als erster betrachtete NYLANDER (1855) *Dictyonema* als eine Flechte und reihte sie in der Nähe der Ascomycetenflechte *Lecanora* ein, aber dann erkannte MATTIROLO (1881) in *Dictyonema* eine Basidiomycetenflechte und schlug den Namen "**Hymenolichenes**" vor. Allerdings hatte er deren Sporen falsch beschrieben (mit einer braunen statt mit einer farblosen Wand), ein Fehler, der von JOHOW (1884) korrigiert wurde. In dieser Arbeit unterschied JOHOW vier Gattungen der Hymenolichenen, *Cora, Dictyonema, Laudatea* und *Rhipidonema,* von denen er schrieb, sie "bilden eine besondere Gruppe von Flechten, die der Gesammtheit der bisher bekannten Lichenen als systematisch ebenbürtig an die Seite zu stellen ist. Wir acceptieren für die neue Gruppe den von Mattirolo vorgeschlagenen Namen der Hymenolichenes." Zum ersten Mal wurden Anatomie und Ökologie dieser vier tropischen Gattungen ausführlich beschrieben.

HARIOT (1891) kam aufgrund anatomischer und ökologischer Studien zum Schluss, dass diese vier Gattungen in eine einzige zusammengelegt werden müssen, für die er den Namen *Dictyonema* beibehielt. Zwei Jahre später veröffentlichte MÖLLER (1893a) eine meisterhafte Studie zur Anatomie, Systematik und Ökologie dieser Hymenolichenen und kam auch zum Schluss, dass *Laudatea, Dictyonema* und *Cora* nur eine einzige Gattung darstellen, die er allerdings *Cora* nannte. Er war auch der erste, der den *Cora*-Pilz und seine algenfreien Basidiome als "kleine wagerecht gerichtete, halbkreis- bis nierenförmige weisse Thelephoreenfruchtkörper" mit weissem Sporenpulver beschrieb, aber ohne auf dessen Gattungszugehörigkeit einzugehen.

Auf die Zeit der taxonomischen Vereinigung folgte eine Zeit der taxonomischen Aufsplitterung. METZNER (1934) unterschied in seiner Diskussion der Hymenolichenen vier Gattungen: *Cora* (inkl. *Laudatea*), *Corella, Rhipidonema* und *Dictyonema.* Noch weiter ging TOMASELLI (1951), der zwei Familien mit insgesamt 5 Gattungen unterschied (Coraceae: *Cora, Wainiocora, Corella;* Dictyonemataceae: *Dictyonema und Rhipidonema*), und der irrtümlicherweise auch noch die Ascomycetenflechtengattung *Chiodecton* zu den Basidiolichenen rechnete, da er hier Schnallen zu sehen glaubte.

Auf diese extreme taxonomische Aufteilung der tropischen Basidiolichenen folgte wieder eine Zusammenlegung. PARMASTO (1978) reduzierte in seiner Monographie 8 Gattungen *(Dictyonema, Dichonema, Gyrolophium, Cora, Corella, Rhipidonema, Laudatea, Wainiocora)* mit über 40 Arten auf gerade eine Gattung *(Dictyonema)* mit fünf Arten. In dieser Arbeit wird vermutet, dass nur zwei Pilze aus der Familie der Corticiaceae (eine mit, die andere ohne Schnallen) zusammen mit nur zwei Cyanobakteriengattungen *(Chroococcus* und *Scytonema)* die fünf Arten bilden, und der Pilz von *Dictyonema sericeum* wird mit *Byssomerulius corium* verglichen.

Anatomie und Cytologie dieser Flechtenthalli wurden von ROSKIN (1970), OBERWINKLER (1970, 1980, 1984), SLOCUM & FLOYD (1977) und SLOCUM (1980) licht- und elektronenoptisch untersucht.

Die aussertropischen Basidiolichenen – Da um 1900 die Kenntnis der Basidiolichenen auf die bisher erwähnten Gattungen beschränkt war, entstand der Eindruck, lichenisierte Basidiomyceten seien nur in tropischen und subtropischen Gegenden anzutreffen (eine Auffassung, die bisweilen noch in Lehrbüchern zu finden ist, wenn von den Basidiolichenen nur «*Cora*» genannt wird). Eine kurze Notiz von COKER (1904) lenkte dann die Aufmerksamkeit auf den Keulenpilz *Lentaria mucida* und seine Symbiose mit Grünalgen. Das Vorkommen dieses aussertropischen Pilzes auf Algenrasen, die sich auf feuchtem Holz entwickeln, wurde bereits von FRIES (1821: 476) und MORGAN (1888: 90) erwähnt; aber erst COKER (1904, 1923) wies eine flechtenartige Verbindung des Pilzes mit der Alge nach und sprach die vorsichtig formulierte

Vermutung aus, dass es sich um eine Basidiomycetenflechte handeln könnte: "From its constant occurrence and close association with this alga there seems scarcely a doubt that *Clavaria mucida* is in the initial stages of becoming a basidiomycetous lichen." Dies bedeutete eine sowohl ökologische als auch eine taxonomische Horizonterweiterung der damaligen Auffassungen über die Basidiomycetenflechten. Die damit verbundene grundlegende Konsequenz für die Flechtentaxonomie wurde von PALM (1932a) erkannt: "Zusammenfassend sind wir berechtigt zu behaupten, dass die hier beschriebenen sklerotienbildenden Clavarien nicht zu den «Flechten» gehören, sondern umgekehrt, **dass die «Flechten» als echte**, mit Algen als Wirtspflanzen sklerotienbildende **Pilze anzusehen sind**" (Fettdruck nicht im Original. In der genannten Arbeit wurden die Flechtenlager zweier Clavariaceen beschrieben und abgebildet, aber der Autor zog es vor, diese Lager als Stromata oder Sklerotien zu bezeichnen). PALM's Aussage bedeutete, dass die **Lichenes als taxonomische Einheit aufgegeben** wurden. In seiner Monographie der Keulenpilze hatte CORNER (1950) einige lichenisierte Arten beschrieben und in das taxonomische System der Clavarien eingebaut, aber PALM's Auffassung hatte sich erst etwa ein Vierteljahrhundert später allgemein durchgesetzt.

In der Folge wurden mehrere flechtenbildende Keulenpilze bekannt. CORNER (1956) und POELT (1959) fanden *Clavulinopsis corynoides (= septentrionalis)* in Europa, und MÄGDEFRAU & WINKLER (1967) beschrieben *Lepidostroma* aus dem tropischen Südamerika. PETERSEN (1967) schlug die Gattung *Multiclavula* für einige lichenisierte Keulenpilze vor, und PETERSEN & KANTVILAS (1986) beschrieben drei flechtenbildende clavarioide Pilze aus Tasmanien. POELT (1962) fasste die drei europäischen «Clavariolichenen» schlüsselmässig zusammen.

Noch mehr Überraschung als das Auffinden von «Clavariolichenen» erregten die Mitteilungen von GAMS (1962) und POELT & OBERWINKLER (1964), in denen gezeigt wurde, dass auch Blätterpilze der Gattung *Omphalina* Basidiolichenen bilden können. Zwar wurde seit FRIES (1821: 165) verschiedentlich in Wort und Bild darauf aufmerksam gemacht, dass *Omphalina ericetorum* auf einer feinkörnigen, grünen Unterlage fruktifiziert (z.B. BRESADOLA 1928: Tab. 266, als *Omphalia umbellifera*), aber trotz der Erfahrung mit den lichenisierten Keulenpilzen dachte niemand vor GAMS (1962) an «Agaricolichenen». Die Anatomie und Cytologie der als *Botrydina* und *Coriscium* bekannten Flechtenthalli dieser Pilze wurden von LAMOURE (1968) und OBERWINKLER (1970, 1984) untersucht. LUTZONI & VILGALYS (1995) befassten sich mit der Phylogenie und REDHEAD & KUYPER (1987) mit der Taxonomie und Nomenklatur der «Agaricolichenen», die sie in zwei Gattungen mit insgesamt acht Arten gliederten.

Die Kenntnis der drei Gruppen der Basidiolichenen (lichenisierte Krustenpilze, Keulenpilze und Blätterpilze) veranlasste POELT & OBERWINKLER (1964: 399) zur Frage nach möglichen weiteren lichenisierten Basidiomyceten, die sie

bei einigen resupinaten Corticiaceen vermuteten. Solche wurden dann von POELT & JÜLICH (1969) vorgestellt. Sie fanden, dass *Resinicium bicolor* immer mit einer einzelligen Grünalge vergesellschaftet ist und dass *Athelia epiphylla* einzellige Grünalgen parasitiert. OBERWINKLER (1970) beschrieb eine weitere, diesmal mehr flechtenartige Verbindung einer *Athelia*-Art (nahe *A. epiphylla*) mit Cyanobakterien, bestätigte das Vorkommen einzelliger Grünalgen in den Basidiomen von *Resinicium bicolor* und zeigte, dass *Sistotrema brinkmannii* mit einer einzelligen Grünalge der Gattung *Chlorella* eine *Botrydina*-artige Verbindung eingeht, aber dass die Algen durch Parasitismus zerstört werden.

ANATOMIE AUSGEWÄHLTER ARTEN

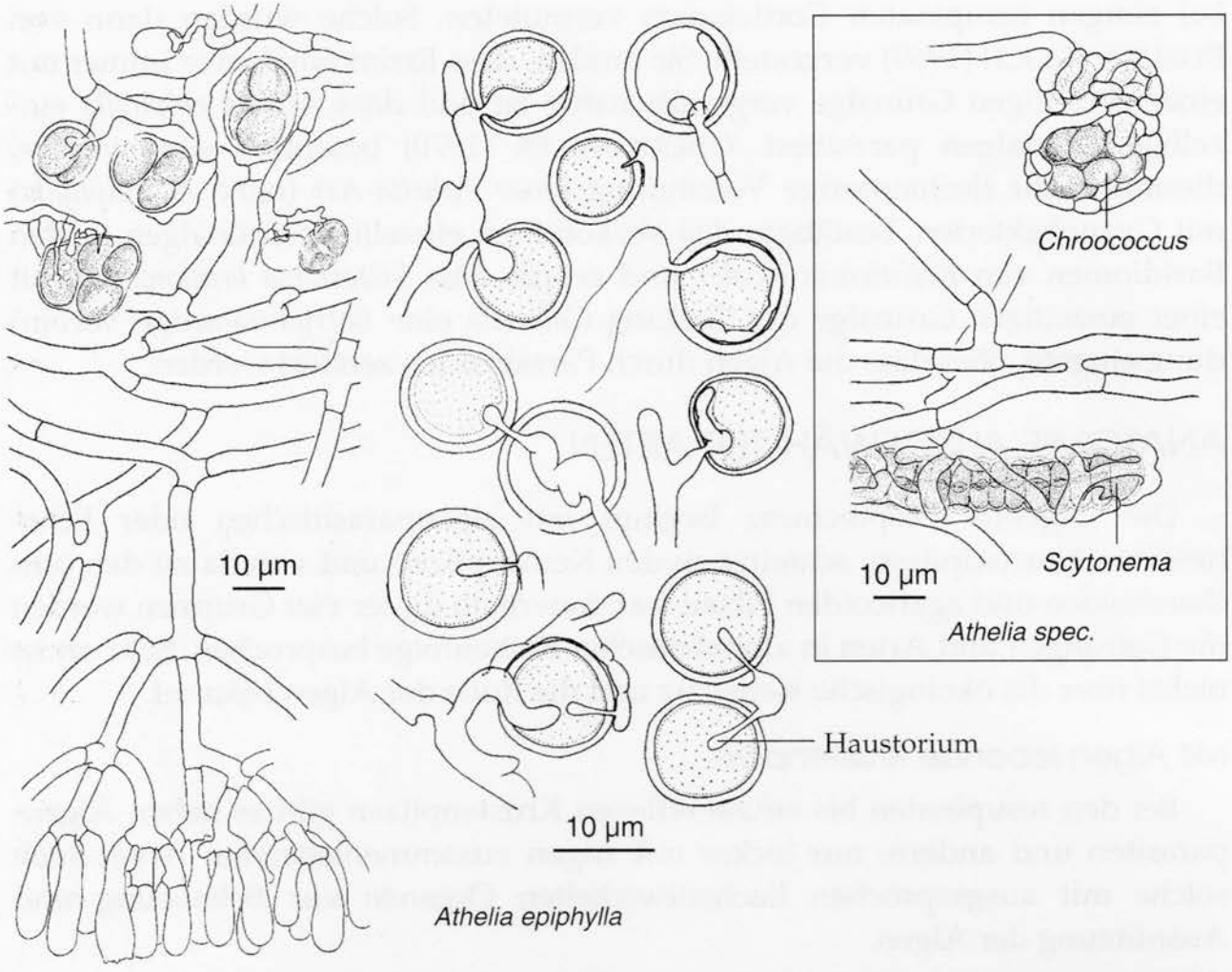
Die folgende Besprechung beginnt mit algenparasitischen oder lichenisierten Krustenpilzen, schreitet zu den Keulenpilzen und von da zu den cantharelloiden und agaricoiden Pilzen fort. Innerhalb dieser vier Gruppen werden die Gattungen und Arten in alphabetischer Reihenfolge besprochen. Sehr oft ist nichts über die ökologische Konstanz und die Rolle der Algen bekannt.

Mit Algen lebende Krustenpilze

Bei den resupinaten bis effuso-reflexen Krustenpilzen gibt es neben Algenparasiten und andern, nur locker mit Algen zusammenlebenden Arten auch solche mit ausgesprochen hochentwickelten Organen zur Behausung und Ausnützung der Algen.

Athelia epiphylla – Dieser resupinate Krustenpilz ist als Flechtenparasit seit langem bekannt (GILBERT 1966), aber KEISSLER (1930: 523) betrachtete ihn als flechtenbewohnenden Saprophyten. Das algenparasitische Verhalten dieses Pilzes wurde zuerst von POELT & JÜLICH (1969) beschrieben und von OBERWINKLER (1970) bestätigt (Fig. 10.1). "Der Pilz bildet jung kreisförmige, rasch wachsende und später oft zu dezimeter-grossen Flecken zusammenfliessende Lager auf Algen vom *Protoccus*-Typ ... das Vorhandensein äussert sich in einem offenbar raschen Absterben der Algen ... Oberflächlich laufen vergleichsweise wenige Hyphen spinnwebig über das Substrat. Von diesen Hyphen zweigen Seitenäste ab, die um Algengruppen herumwachsen bzw. zwischen den einzelnen Algengruppen verlaufen. ... Die Hyphenenden legen sich den Algen dicht an und bilden seitliche Auswüchse, die am Anfang kurz und spitz sind, die Zellwände der Algen ... durchbohren und in der Alge zu keuligen Gebilden weiterwachsen. ... Die derart stark befallenen Algen zeigen deutliche Zeichen der Auflösung ... Der Befall der Algen durch den Parasiten scheint sehr heftig zu sein, da stellenweise kaum eine Alge ohne Haustorium zu sehen war ..."(POELT & JÜLICH 1969).

Athelia spec. – Im Gegensatz zur vorigen Art bildet dieser resupinate Krustenpilz aus Venezuela flechtenartige Hyphenhüllen um seine Partner, die

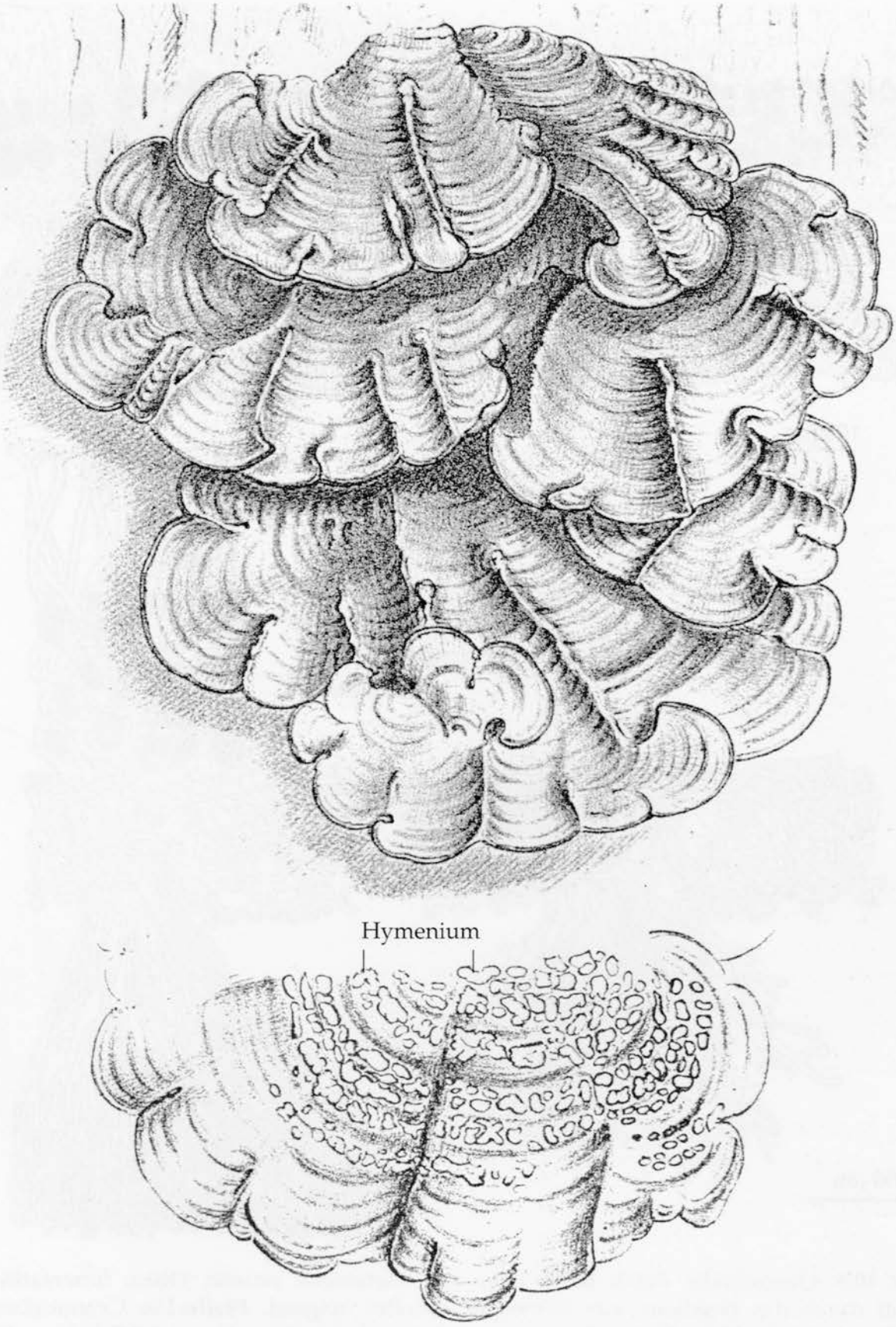


Figur 10.1: Der algenparasitische Krustenpilz *Athelia epiphylla* wächst auf pflanzlichen Substraten, auf denen sich einzellige Grünalgen entwickeln, die vom Pilz befallen und durch Haustorien abgetötet werden. Bisweilen wächst der Pilz auch auf der Ascomycetenflechte *Lecanora*. **Einsatz:** Eine eng verwandte Art (*Athelia* spec.) bildet ein symbiotisches Verhältnis mit Cyanobakterien. – Nach Oberwinkler 1970 und Poelt & Jülich 1969a, stark bearbeitet.

Figure 10.1: The corticiaceous fungus *Athelia epiphylla* is a parasite on unicellular green algae growing on vegetable substrates. The algal cells are penetrated by haustoria and killed. The fungus can also be found growing on the asco-lichen *Lecanora*. **Inset:** A closely related species (*Athelia* spec.) forms a lichen-like association with cyanobacteria.

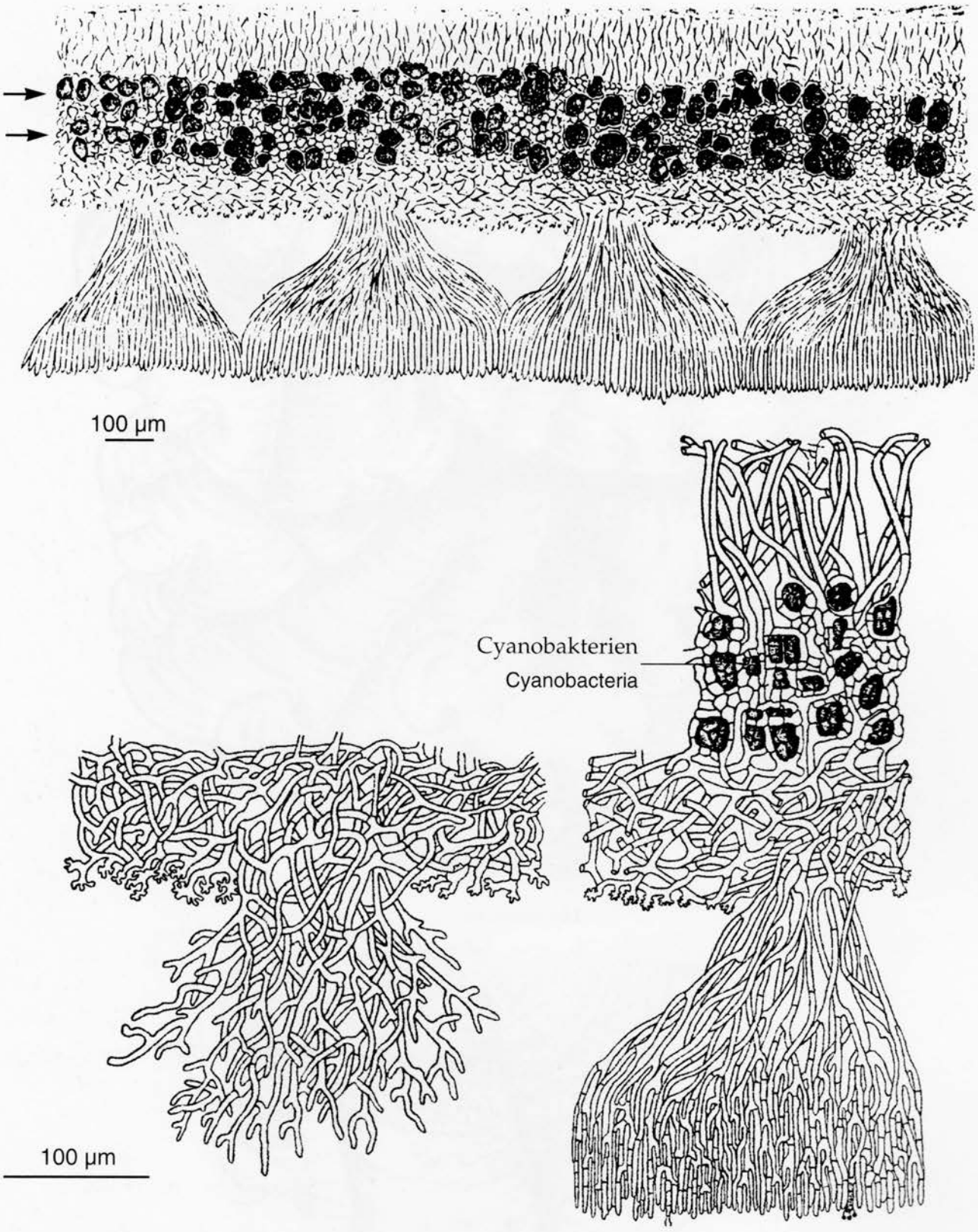
zu den Cyanobakterien gehören (Fig. 10.1, Einsatz). OBERWINKLER (1970) hält fest, dass der Pilz morphologisch nicht von *A. epiphylla* unterschieden werden kann, aber dass er auf Gestein und lehmiger Erde wächst und seine Partner nicht schädigt. Es handelt sich hier um eine flechtenartige Verbindung, die stark an *Dictyonema* erinnert.

Dictyonema pavonia, D. sericeum und D. irpicinum – In den Tropen und Subtropen weit verbreitet, epiphytisch an Sträuchern und Bäumen (JOHOW 1884) oder auf niederer Vegetation auf Lehmböden (MÖLLER 1893a), häutig-dimidiat und grosslappig (Fig. 10.2) oder resupinat-rasenförmig (*Laudatea*-Form), olivgrün bis blaugrün mit weissem Rand. Hymenium auf der Unter-



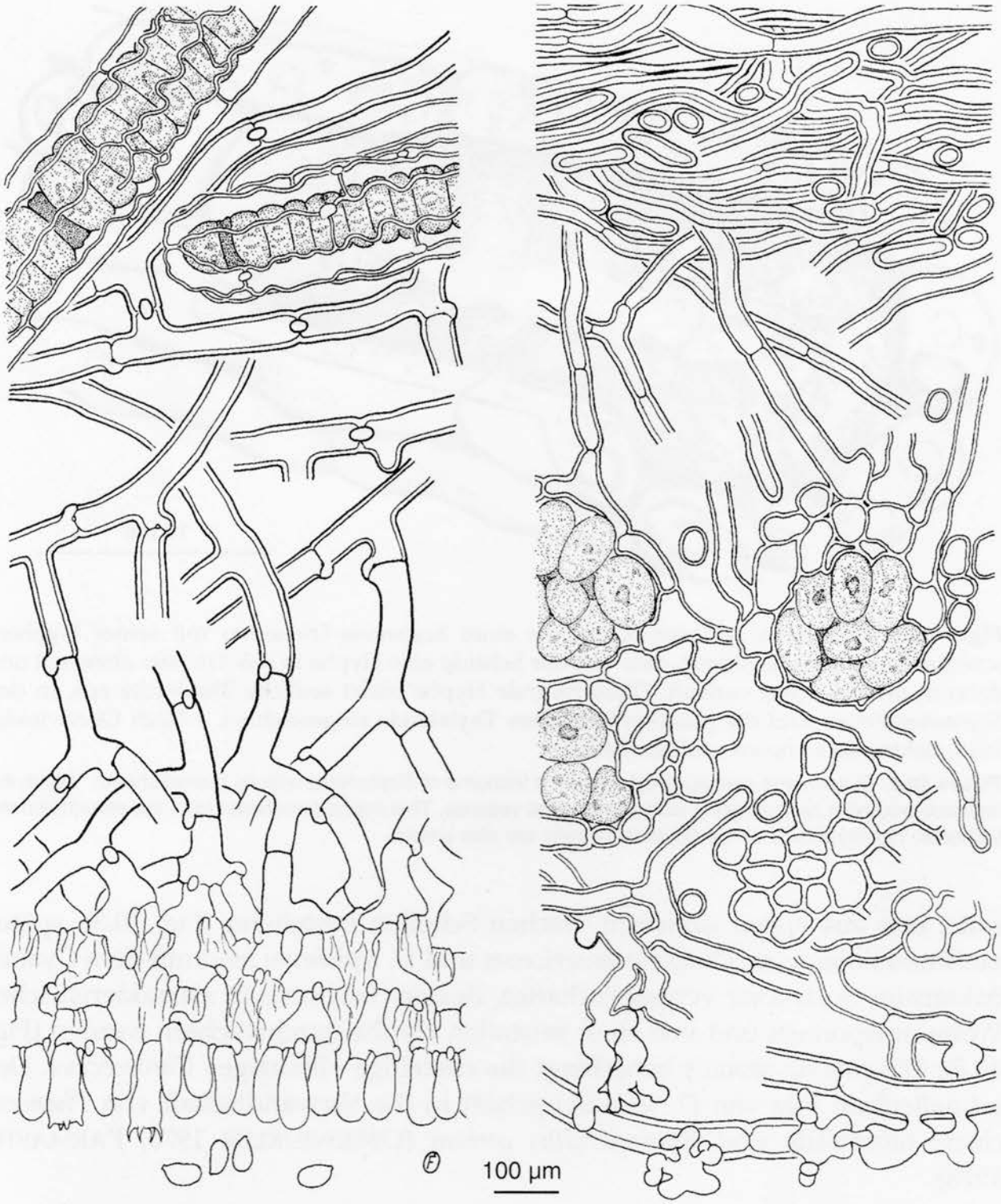
Figur 10.2: **Oben:** Überlappende Basidiome von *Dictyonema (Cora) pavonia,* von oben gesehen. **Unten:** Unterseite eines Basidioms mit zahlreichen Hymenial-Schollen. – Nach Johow 1884.

Figure 10.2: **Top:** Imbricate basidiomes of *Dictyonema (Cora) pavonia* as seen from above. **Bottom:** Lower side of a basidiome with numerous hymenial scales.



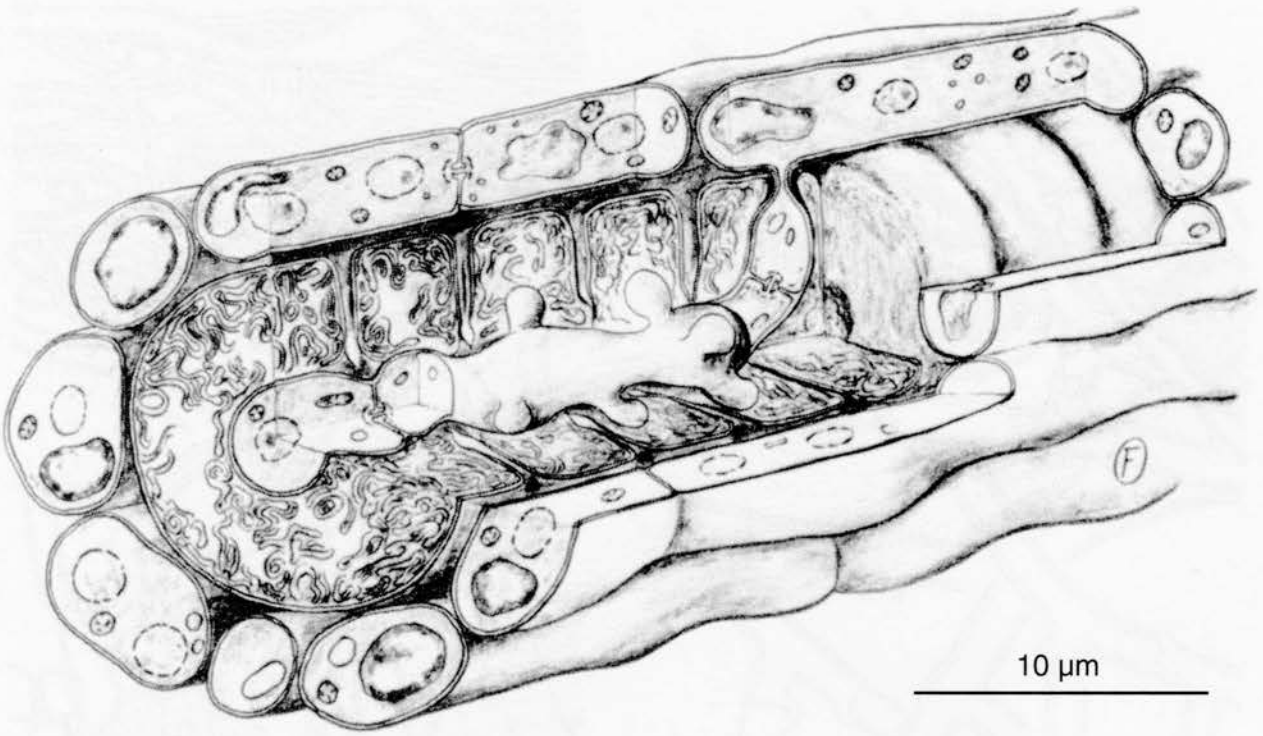
Figur 10.3: Querschnitte durch Basidiome von *Dictyonema pavonia*. **Oben:** Schematischer Schnitt durch das Basidiom, vier hymeniale Schollen zeigend. **Pfeile:** Die Cyanobakterien enthaltende Markschicht. **Unten:** Eine junge (links) und eine ältere Hymenial-Scholle. – Nach Johow 1884, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 10.3: Cross sections through basidiomes of *Dictyonema pavonia*. **Top:** Diagrammatic section through a basidiome with four attached hymenial scales. **Arrows:** The medulla with the cyanobacteria. **Bottom:** An initial of a hymenial scale (left) and a more mature hymenial scale.



Figur 10.4: Querschnitte durch Basidiome zweier *Dictyonema*-Arten mit verschiedenen Cyanobakterien und verschiedenen Pilzen. *Scytonema* ist eine trichale, *Chroococcus* eine einzellige «Blaualge». Der Pilz von *D. irpicinum* besitzt Schnallen an den Hyphen, der Pilz von *D. pavonia* ist schnallenlos. – Nach Oberwinkler 1970.

Figure 10.4: Cross sections through the basidiomes of two species of *Dictyonema* with different types of cyanobacteria and different fungi. *Scytonema* is a filamentous, *Chroococcus* a unicellular colonial «blue-green alga». The fungus of *D. irpicinum* has clamped hyphae, the fungus of *D. pavonia* is clampless.

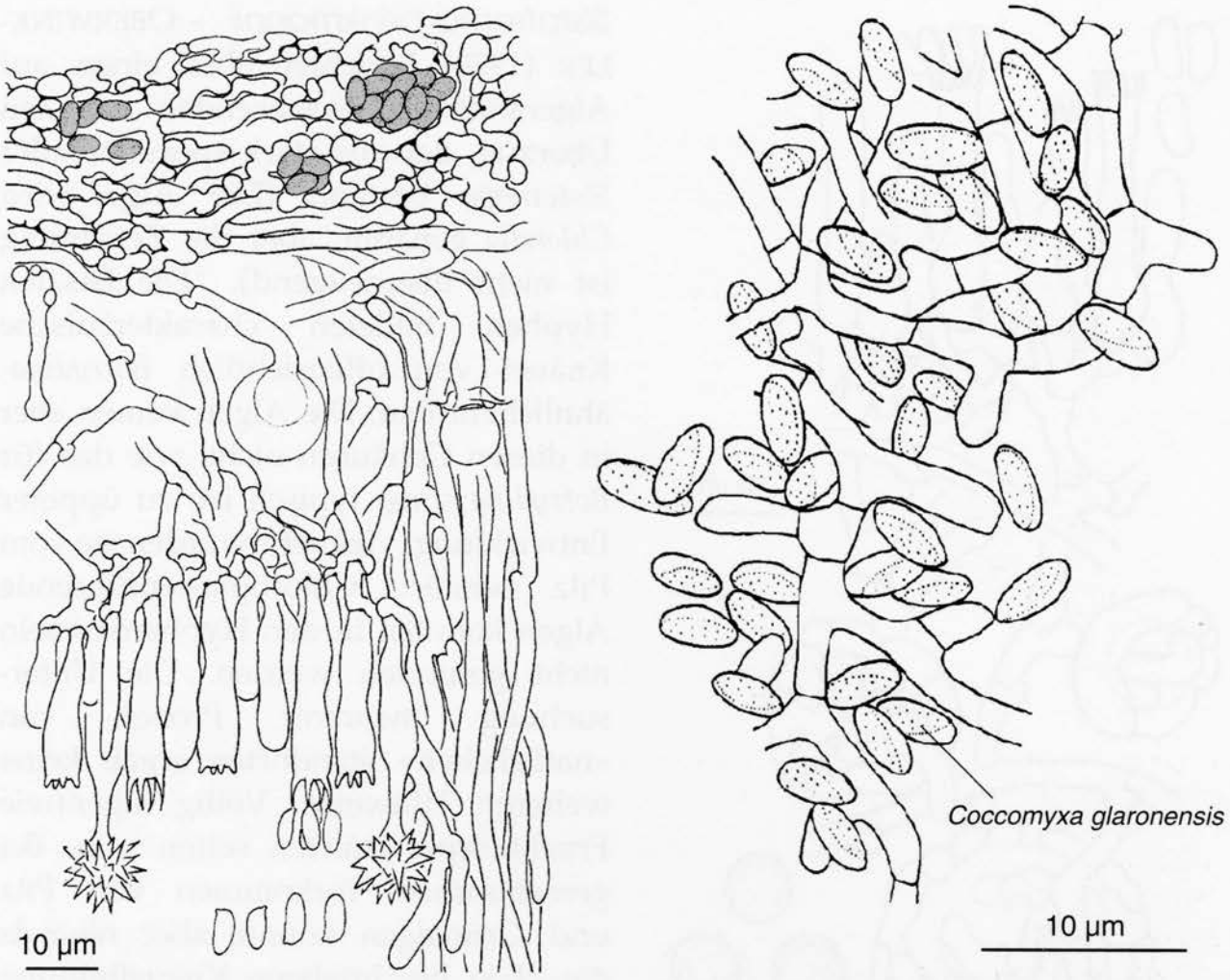


Figur 10.5: *Dictyonema sericeum:* Cytologie eines *Scytonema*-Trichomes mit seiner Hyphenscheide. Es ist bemerkenswert, dass von der Scheide eine Hyphe in das Trichom abzweigt und dann in dessen Achse verläuft. Diese zentrale Hyphe bildet seitliche Blindsäcke aus. In den *Scytonema*-Zellen sind die photosynthetischen Thylakoide eingezeichnet. – Nach Oberwinkler 1984, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 10.5: *Dictyonema sericeum:* cytology of a trichome of *Scytonema* with its hyphal sheath. Within the trichome we find a central hypha with short lateral vesicles. This hypha penetrates from the sheath into the trichome. The thylakoids of the *Scytonema*-cells are also shown.

seite, erst aus vielen isolierten, flachen Schollen bestehend (Fig. 10.3), später zusammenhängend. *Dictyonema sericeum* und *D. irpicinum* sind mit dem Cyanobakterium *Scytonema* vergesellschaftet, dessen Trichome in charakteristischer Weise umsponnen und von einer zentralen Hyphe durchwachsen werden (Fig. 10.5); *Dictyonema pavonia* beherbergt die einzellige «Blaualge» *Chroococcus*. Der schnallenlose Pilz von *D. sericeum* gehört in die Verwandtschaft von *Phanerochaete tuberculata* und *Byssomerulius corium* (OBERWINKLER 1970, PARMASTO 1978).

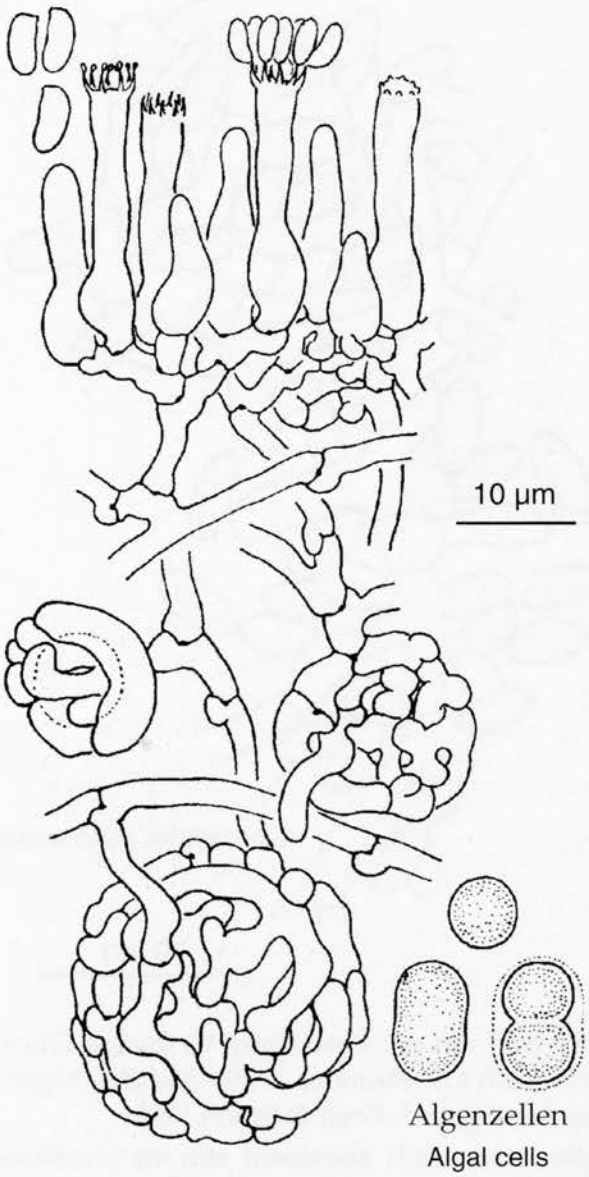
Resinicium bicolor – Dieser weit verbreitete und leicht kenntliche, resupinate Krustenpilz ist nach POELT & JÜLICH (1969) fast immer locker mit der gleichen einzelligen Grünalge *Coccomyxa glaronensis* verbunden (Fig. 10.6). "Die Algen bilden in gut entwickelten Lagern eine nahezu zusammenhängende Schicht unter den dichteren Geflechten des Pilzfruchtkörpers, wobei sie entweder dem Substrat in einer flachen Schicht aufliegen oder in grossen Paketen Höhlungen und Risse des Holzes auffüllen. Dabei werden sie von dünnen, hyalinen Hyphen des Pilzes locker umsponnen. In vielen Fällen entwickeln sich wellig



Figur 10.6: Der Krustenpilz *Resinicium bicolor* ist (immer?) mit der einzelligen Grünalge *Coccomyxa glaronensis* vergesellschaftet. Im Übersichtsbild (nach Oberwinkler 1970) sind die Algenzellen durch Schraffierung hervorgehoben. Detailzeichnung nach Poelt & Jülich 1969.

Figure 10.6: The corticiaceous fungus *Resinicium bicolor* is (always?) associated with the unicellular green alga *Coccomyxa glaronensis*. In the figure at left the algal cells have been greyed.

verlaufende Algenhaufen in der Trama des Pilzes. ... Völlig algenfreie Fruchtkörper haben wir nicht gefunden. ... Die Algenkomplexe sind locker von Pilzhyphen umgeben, welche sich unregelmässig verzweigen. In jungen, algenarmen Fruchtkörpern liess sich deutlich feststellen, dass die starke Aufteilung in kurze, knollig verformte Hyphen an den Stellen einsetzt, an denen sich Algen befinden. Nirgends ist die Algenhülle aber so pseudoparenchymatisch verdichtet wie bei den Basidiolichenen mit Clavariaceen oder gar mit Tricholomataceen als Pilzpartnern. ... Haustorien wurden nirgends gefunden. Wie die symbiontische Beziehung im Einzelfall zustandekommt, ist noch unklar." Auch OBERWINKLER (1970) zeigt *Resinicium bicolor* mit einer Algenschicht. Die physiologischen Beziehungen zwischen Alge und Pilz sind noch unbekannt, und umfangreichere Daten über eine Konstanz der Vergesellschaftung fehlen auch.



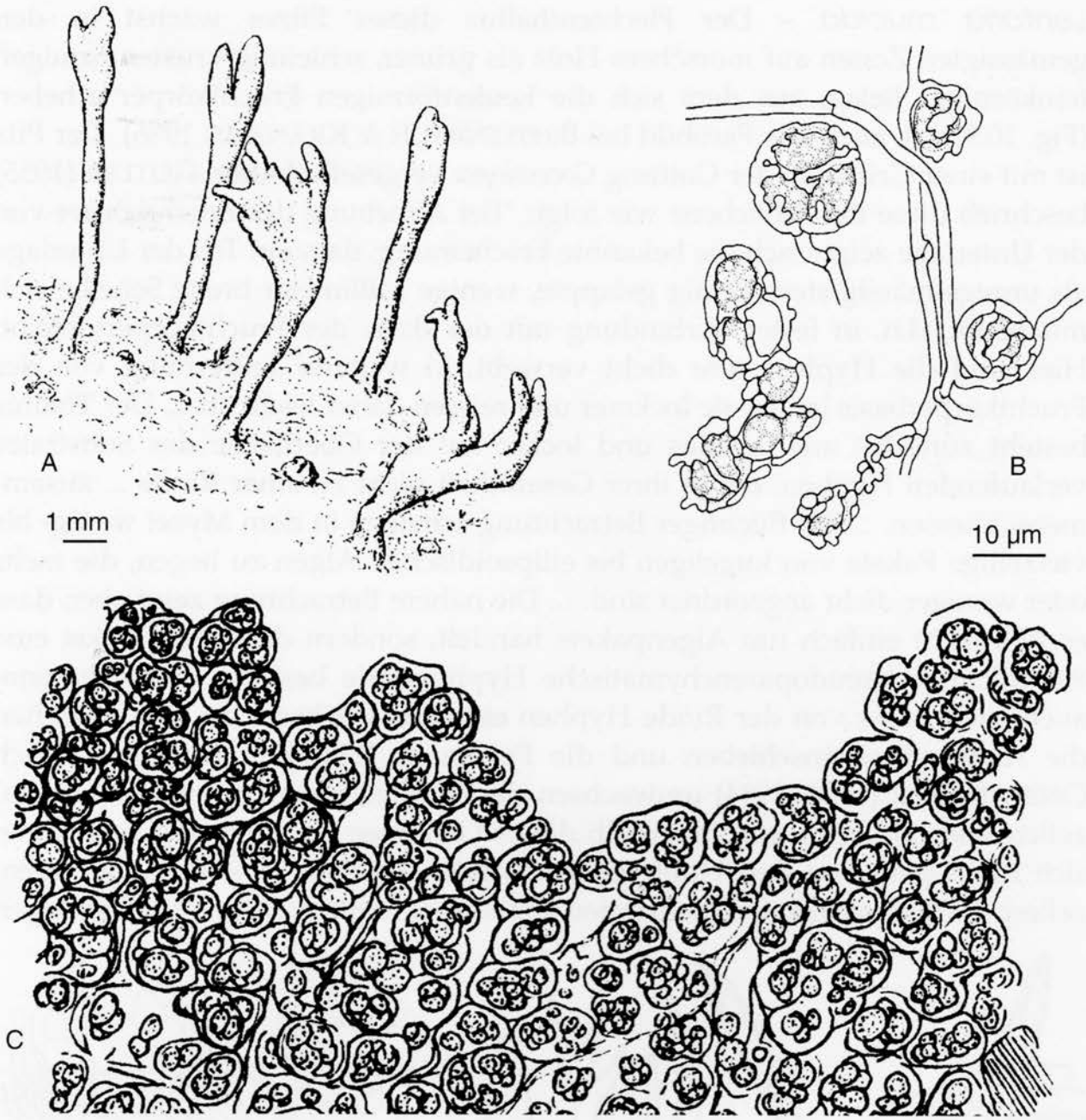
Sistotrema brinkmannii – OBERWINKLER (1970) berichtet über einen auf Algenkulturen wachsenden weissen Überzug, der aus stark sporulierender *Sistotrema* bestand (Die Alge wird *Chlorella* genannt, aber die Zeichnung ist nicht überzeugend). "Die basalen Hyphen bildeten charakteristische Knäuel von offensichtlich *Botrydina*-ähnlichem Bau. Die Algen kamen aber in diesen Gehäusen nicht, wie das für *Botrydina* sonst typisch ist, zu üppiger Entwicklung; vielmehr wurden sie vom Pilz zerstört. Chloroplastenführende Algen konnten in den Hyphenknäueln nicht gefunden werden. Die Untersuchung mehrerer Proben von «natürlichen» Standorten ergab keine weiteren Hinweise. Völlig algenfreie Fruchtkörper dürften selten sein. Bei gemeinsamen Vorkommen von Pilz und Grünalgen konnte aber niemals die oben beschriebene Knäuelbildung oder eine andere Hyphendifferenzierung, die auf eine Beziehung zu den Algen hätte schliessen lassen können, gefunden werden."

Figur 10.7: Eine zufällig auf einer Algenkultur gewachsene Kolonie von *Sistotrema brinkmannii* war algenparasitisch. Die in den Hyphenknäueln eingeschlossenen Algenzellen wurden restlos zerstört. – Nach Oberwinkler 1970, elektronisch kopiert.

Figure 10.7: A colony of the corticiaceous fungus *Sistotrema brinkmannii* that happened to grow on a laboratory culture of a unicellular green alga became parasitic on the alga (the alga has been called *Chlorella*, but the drawing does not suggest this genus). The fungus developed the hyphal knots to include and kill algal cells. This is a unique observation made by Oberwinkler 1970 and does not mean that this fungus is lichenized, although the author thinks that basidiomes free of algae may be rare. But hyphal knots were not found in collections of the fungus made in nature.

Lichenisierte Keulenpilze

Clavulinopsis corynoides – Diese aus Nordamerika beschriebene Art wurde von CORNER (1956, als *Clavulinopsis septentrionalis*), POELT (1959) und OBERWINKLER (1970) auch in Europa gefunden. Die 5-15 mm hohen, keulenförmigen Fruchtkörper wachsen auf Erde und stehen mit ihrem Basalmycel mit

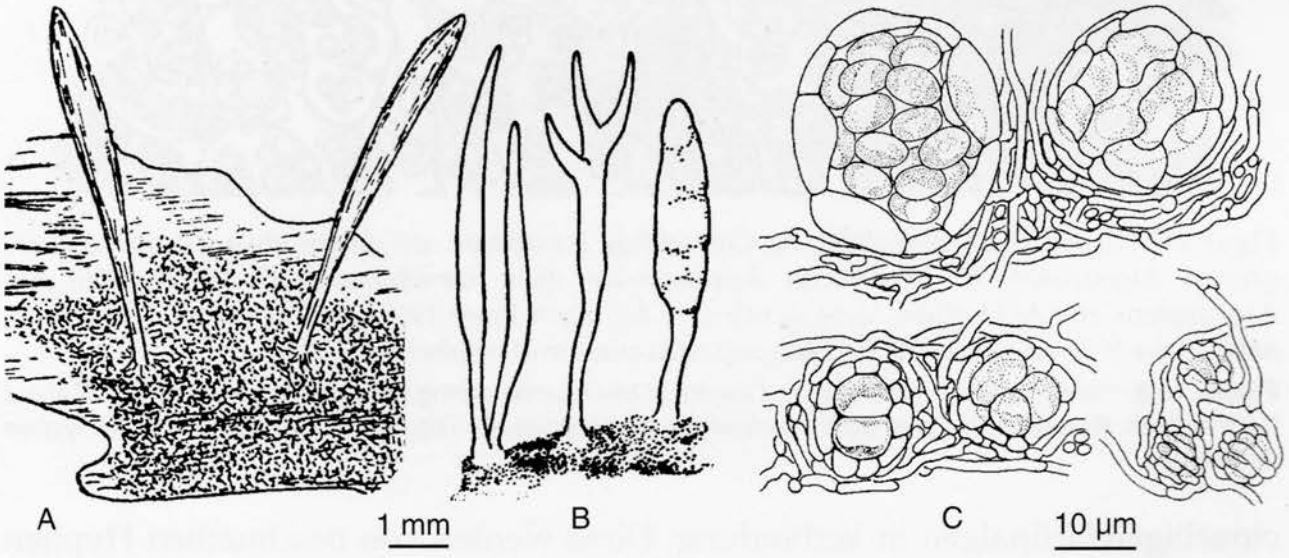


Figur 10.8: *Clavulinopsis corynoides.* **A:** Clavarioide Basidiome auf einem etwa 0,2 mm dicken, grünen Algenrasen. **B:** Algen von Appressorien dicht umschlossen. **C:** Oberer Teil des Algenrasens aus A; Hyphen nicht sichtbar. – A,C nach Poelt 1959 (als *Clavulinopsis septentrionalis*), B nach Oberwinkler 1970. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 10.8: *Clavulinopsis corynoides.* **A:** Clavarioid basidiomes spring from a green layer of algae about 0.2 mm thick. **B:** Individual algae tightly enclosed in appressoria. **C:** Top part of the algal mat of A. Hyphae not visible.

einzelligen Grünalgen in Verbindung. Diese werden von beschnallten Hyphen umwunden, die schliesslich pseudoparenchymatische Verbände bilden. Über die Taxonomie und das Schicksal der Algen wird nichts berichtet, ausser dass es sich um eine "*Coccomyxa*-ähnliche Grünalge" handle. OBERWINKLER (1970) nennt die in der Figur 10.8 C gezeichnete Anordnung von Pilz und Alge den "*Botrydina*-Lichenisierungstyp."

Lentaria mucida – Der Flechtenthallus dieses Pilzes wächst in den gemässigten Zonen auf morschem Holz als grüner, schleimig-krustenförmiger, feinkörniger Belag, aus dem sich die keulenförmigen Fruchtkörper erheben (Fig. 10.9, vgl. auch das Farbbild bei BREITENBACH & KRÄNZLIN 1986). Der Pilz ist mit einer Grünalge der Gattung *Coccomyxa* vergesellschaftet. GEITLER (1955) beschrieb diese Basidiolichene wie folgt: "Bei Abhebung der Fruchtkörper von der Unterlage zeigte sich die bekannte Erscheinung, dass ein Teil der Unterlage als unregelmässig-sternförmig gelappte, wenige Millimeter breite Scheibe sich mitabhebt, d.h. in fester Verbindung mit der Basis des Fruchtkörpers bleibt. Hier sind die Hyphen sehr dicht verwebt, in weiterer Entfernung von der Fruchtkörperbasis laufen sie lockerer und reissen daher leicht ab. ... Der Thallus besteht zunächst aus regellos und locker auf der Oberfläche des Substrates verlaufenden Hyphen, die in ihrer Gesamtheit nicht zu einer Rinde ... zusammenschliessen. ... Bei flüchtiger Betrachtung scheinen in dem Myzel wenig- bis vielzellige Pakete von kugeligen bis ellipsoidischen Algen zu liegen, die mehr oder weniger dicht angeordnet sind. ... Die nähere Betrachtung zeigt aber, dass es sich nicht einfach um Algenpakete handelt, sondern dass jedes Paket eine einschichtige pseudoparenchymatische Hyphenrinde besitzt. ... Man erkennt auch leicht, dass von der Rinde Hyphen einwärts wachsen, die sich zwischen die Algenzellen einschieben und die Pakete in Teilpakete zerlegen." Nach OBERWINKLER (1970, 1984) umwachsen die Hyphen zunächst einzelne Algenzellen und hüllen sie ein. Innerhalb dieses Gehäuses wachsen und vermehren sich die Algen. Von den Hüllhyphen wachsen Hyphen zwischen die Algenzellen, doch werden keine Haustorien gebildet, und die Schleimhülle der Algen

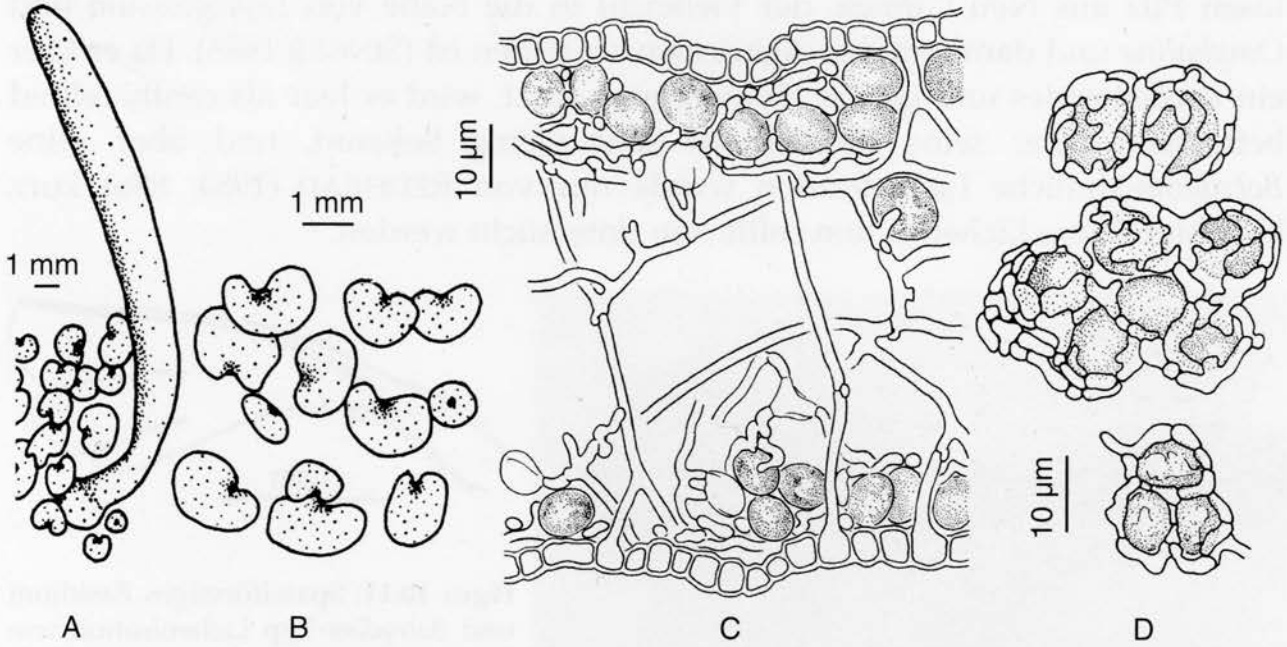


Figur 10.9: *Lentaria (Multiclavula) mucida.* **A,B:** Clavarioide Basidiome auf grünen Algenrasen, **C:** Verschiedene Stadien der Lichenisierung der *Coccomyxa*-Algen. – A nach Coker 1904; B,C nach Oberwinkler 1970, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 10.9: *Lentaria (Multiclavula) mucida.* **A,B:** Clavarioid basidiomes growing on green algal mats. **C**: Different stages of lichenisation.

verhindert einen engen Kontakt. Die Wechselbeziehungen zwischen Pilz und Alge sind unbekannt. Bemerkenswert ist die Beobachtung, dass neben den lichenisierten *Coccomyxa*-Algen noch zahlreiche weitere Algen und Cyanobakterien auf und zum Teil auch im Flechtenthallus leben, die aber von den Pilzhyphen nicht umsponnen werden. "Die Algen finden eben «zufällig» am gleichen Standort die ihnen zusagenden Lebensbedingungen. ... Einzelzellen oder kleine Gruppen fast aller dieser Algen können auch in das dichte Hyphengeflecht der Fruchtkörperbasen und sogar in die Fruchtkörper selbst eingebettet werden; sie liegen dann in ihnen wie Fremdkörper" (GEITLER 1955: 155). Dies erinnert stark an das von CLÉMENÇON (1982) beschriebene Vorkommen von Algen im Stiel von *Omphalina chlorocyanea*.

Lepidostroma calocerum – Dieser aus dem tropischen Amerika bekannte, auf sandig verwittertem Gestein wachsende Keulenpilz wurde von MARTIN (1940) als *Clavaria calocera* beschrieben, ohne dass seine Verbindung mit Algen erwähnt wurde. MÄGDEFRAU & WINKLER (1967, als *Lepidostroma terricolens*) und wahrscheinlich auch PALM (1932, als "*Clavaria* cfr. *acuta* Sow.") fanden den gleichen Pilz und beschrieben seinen Flechtenthallus, den er mit einer einzelligen Grünalge bildet. "Der Thallus wird durch kleine, oberseits hellgrüne, unterseits weissliche Schuppen gebildet, die in der Form denen von *Coriscium* ähneln. Die muschelförmigen oder gelappten Gebilde sitzen meist an einem Punkt dem Substrat an. Ihre Grösse liegt bei 0,8-2,1 mm. Ober- und Unterseite sind durch eine einschichtige Rinde begrenzt. Die Rindenzellen der Oberseite



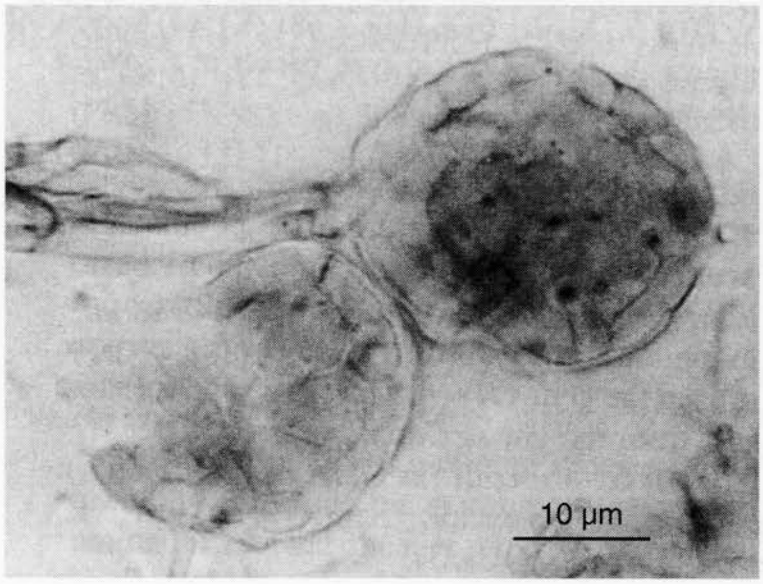
Figur 10.10: *Lepidostroma calocerum*. **A,B:** *Coriscium*-ähnliche Flechtenschuppen und Basidiom. **C:** Flechtenschuppe im Querschnitt. **D:** Appressorien an den Algenzellen. - A,B nach Mägdefrau & Winkler 1967 (als *L. terricolens*); C,D nach Oberwinkler 1970. Elektronisch kopiert und bearbeitet.

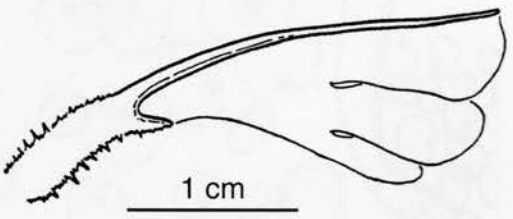
Figure 10.10: *Lepidostroma calocerum*. **A,B:** Clavarioid basidiome and *Coriscium*-like lichen scales. **C:** Cross section of a lichen scale. **D:** Lichenised algae surrounded by appressoria.

sind stark miteinander verzahnt. Die der Unterseite sind gegen den Rand hin schärfer differenziert, während gegen den Ansatz der Haftrhizinen der Grad der Verzahnung nachlässt. Die 2,5 µm dicken Haftrhizinen zeigen ausgeprägte Schnallen. Die Algen mit einem Durchmesser von 10-15 µm sitzen in einer dichten Schicht unter der oberen Rinde. Dieser Algenschicht folgt nach unten das lockere Mark, dessen Hyphen ebenfalls Schnallen aufweisen und zwischen denen einzelne Grünalgen liegen. Daran schliesst sich basal meist noch eine schwächer ausgeprägte Algenschicht an. Die Dicke der Schüppchen liegt bei 0,1-0,2 mm" (MÄGDEFRAU & WINKLER 1967). Die Anatomie der Thallusschuppen und die cytologischen Beziehungen zwischen Pilz und Alge wurden von PALM (1932) und OBERWINKLER (1970, 1984) beschrieben (Fig. 10.10). Die Algen werden von klammer- oder zangenartigen Appressorien oder Saughyphen umgriffen und allmählich zerstört. Die von PALM beschriebenen, durch die Zellwand in die Algenzellen eindringenden Haustorien konnten zwar von OBERWINKLER nicht bestätigt werden, aber die Saughyphen dringen tief in die Algenzellwand ein.

Lichenisierte cantharelloide Pilze

Semiomphalina leptoglossoides ist die einzige bisher bekannt gewordene lichenisierte Art aus der unklar umgrenzten Gruppe der cantharelloiden Pilze (CORNER 1966b, als *Pseudocraterellus leptoglossoides*). Es handelt sich um einen kleinen, weissen, spatelförmigen, auf lebenden Moosen wachsenden, lamellenlosen Pilz aus Neu Guinea, der vielleicht in die Nähe von *Leptoglossum* und *Omphalina* und damit zu den Agaricalen zu stellen ist (SINGER 1986). Da er aber ein verdickendes und glattes Hymenium besitzt, wird er hier als cantharelloid betrachtet. Über seine Biologie ist sehr wenig bekannt, und über seine *Botrydina*-ähnliche Lichenisation wurde nur von REDHEAD (1984: 886) kurz berichtet. Diese Lichenisation sollte neu untersucht werden.





Figur 10.11: Spatelförmiges Basidiom und *Botrydina*-Typ Lichenisation von *Semiomphalina leptoglossoides*. - Nach Corner 1966b und Redhead 1984, elektronisch kopiert und bearbeitet.

Figure 10.11: Flabelliform basidiome and *Botrydina*-type lichenisation of *Semiomphalina leptoglossoides*.

Lichenisierte Blätterpilze

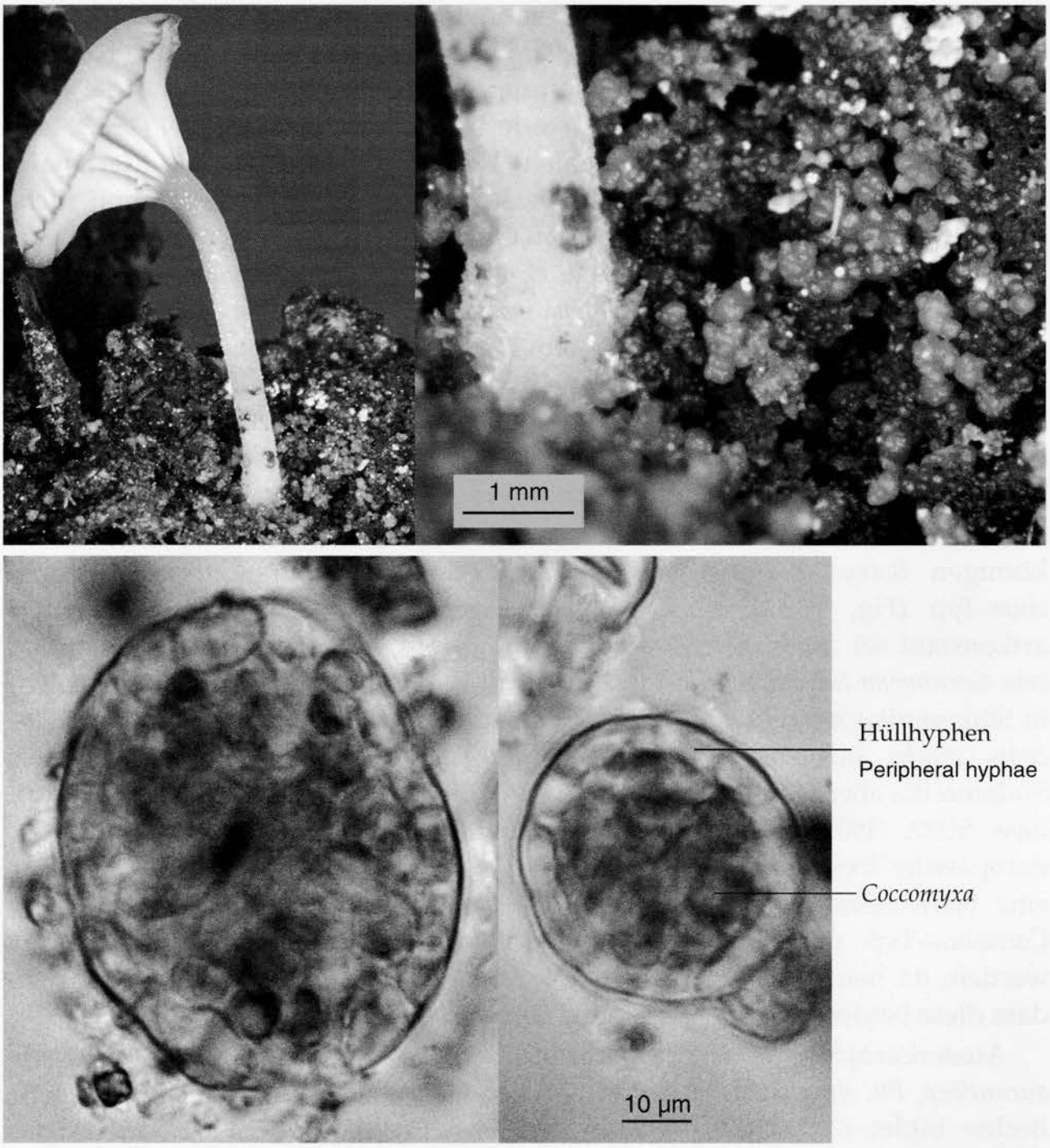
Aus Europa sind bisher vier lichenisierte Blätterpilze bekannt geworden, die in der Flechtenliteratur meist alle unter dem Gattungsnamen *Omphalina* geführt werden. SINGER (1986) führt die gleichen Arten teils als *Omphalina,* teils als *Gerronema.* Die einzelnen Arten sind sehr oft verschieden benannt und auch verwechselt worden, so dass die Synonymie verwirrend ist. REDHEAD & KUYPER (1987, 1988) und KUYPER (1995) haben die Synonyme und die Nomenklatur geklärt und brauchen den Gattungsnamen *Phytoconis.* Dass diese Pilze eine taxonomische Einheit bilden, wurde bereits von CLÉMENÇON (1982: 197) aufgrund seiner (nicht veröffentlichten) Resultate vermutet: "Die Merkmals-Analyse mit dem Computer (bei der das Merkmal der Lichenisation nicht eingesetzt wurde!) hat die lichenisierten Omphalinen einerseits und die lichenisierten Gerronemen andrerseits in je eine einzige Gruppe zusammengefasst." Da diese Untersuchungen für *Omphalina* und für *Gerronema* getrennt durchgeführt wurden, lag zu dieser Zeit kein Hinweis vor, dass die beiden Gruppen in eine einzige Gattung zusammengefasst werden könnten. Diesen Nachweis haben dann LUTZONI & VILGALYS (1995) mit ihrer cladistischen Analyse erbracht, so dass die von REDHEAD & KUYPER (1987, 1988) vorgenommene Vereinigung in *Phytoconis* nun begründet erscheint.

Die Flechtenthalli der lichenisierten Blätterpilze sind entweder vom körnigen *Botrydina*-Typ (Fig. 10.12, 10.13) oder vom schuppenförmigen *Coriscium*-Typ (Fig. 10.14), und es wird angenommen, dass der Flechtentyp artkonstant sei. Aber SINGER (1970: 72-74) glaubt, dass *Phytoconis luteovitellina* (als *Gerronema luteovitellinum*) in Europa und Nordamerika *Botrydina*-Flechten, in Südamerika hingegen *Coriscium*-Flechten bildet, und umgekehrt dass *Phytoconis viridis* (als *Gerronema hudsonianum*) in Europa *Coriscium*-Lager, in Südamerika aber *Botrydina*-Lager bildet. Es fällt in diesem Zusammenhang auf, dass SUZA (1937:18-21), GAMS (1962) und POELT & OBERWINKLER (1964) für europäische Exemplare der *"Omphalina ericetorum"* und FORSGREN (1966) für eine Schwedische Aufsammlung von *"Omphalina luteovitellina"* Thalli vom *Coriscium*-Typ angeben. Die Identität all dieser Pilze sollte neu überprüft werden, da heute nach REDHEAD & KUYPER (1987, 1988) angenommen wird, dass diese beiden Pilze in Europa nur *Botrydina*-Formen bilden.

Aussereuropäische «Agaricolichenen» mit *Botrydina*-Lager sind *Phytoconis aurantiaca, Ph. chromacea, Ph. lobata,* während *Marasmiellus affixus* eine Krustenflechte bildet (SINGER 1973). Wie der nach SINGER (1986: 13) "mit Algen assoziierte" Milchling *Lactarius igapoensis* zu beurteilen ist, bleibt völlig unklar.

Somit sind bis heute insgesamt acht lichenisierte Blätterpilze bekannt geworden, von denen hier nur *Phytoconis ericetorum* mit seinem *Botrydina*-Thallus und *Phytoconis viridis* mit seinem *Coriscium*-Thallus besprochen werden.

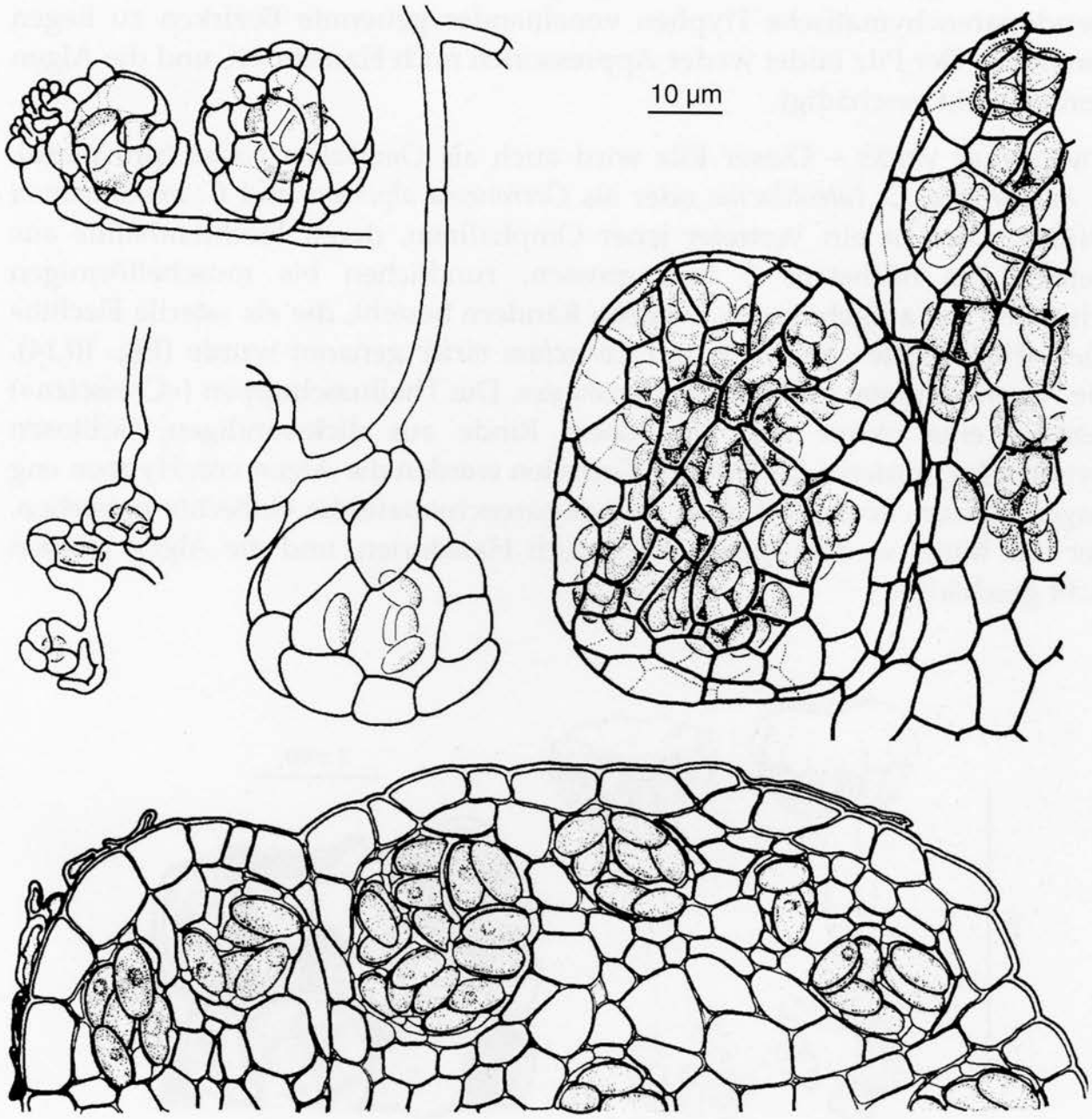
Phytoconis ericetorum – Dieser oft *Omphalina ericetorum* oder *O. umbellifera* genannte, recht häufige Pilz bildet *Botrydina*-Flechten (Fig. 10.12, 10.13). Er fruktifiziert an feuchten Orten auf Erde, Torf, morschem Holz und zwischen Moosen. Sein Flechtenlager besteht aus einer kräftig grünen, körnig-lockeren Masse zusammengesetzter Kügelchen. Es überzieht oft auch lebende Moose.



Figur 10.12: *Phytoconis ericetorum:* Basidiom mit *Botrydina*-Flechtenthallus. Die zusammengesetzten Kügelchen der *Botrydina vulgaris* sind kräftig grün und besitzen einen charakteristischen Bau (vgl. Fig. 10.13). - Original.

Figure 10.12 *Phytoconis ericetorum* (often called *Omphalina ericetorum* or *Omphalina umbellifera*): basidiome and lichen thallus of the *Botrydina*-type. The composed globules of *Botrydina vulgaris* are strongly green.

Die Agglomerate können zwischen Deckglas und Objektträger in ihre einzelnen Kügelchen zerdrückt werden, die einen charakteristischen pseudoparenchymatischen Bau zeigen (ACTON 1909, LAMOURE 1968, OBERWINKLER 1970, 1984). ACTON war die erste Autorin, die *Botrydina vulgaris* als eine Flechte und die Grünalge als eine *Coccomyxa*-Art erkannte. Aber sie hatte den Pilz falsch interpretiert ("of the family Mucedineae"), und da mehrere Hymenomyceten *Botrydina*-Lager bilden, ist es nicht sicher, ob sie wirklich *Phytoconis ericetorum* vor sich hatte.

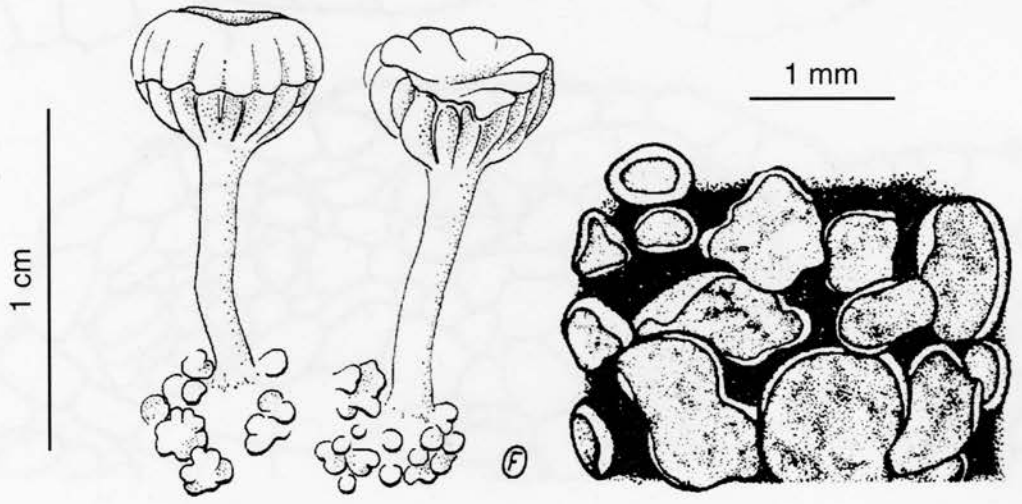


Figur 10.13: *Phytoconis ericetorum:* Entwicklung der *Botrydina*-Kügelchen und deren Zusammenschluss zu grösseren Verbänden. - Nach Poelt & Oberwinkler 1964 und Oberwinkler 1970.

Figure 10.13 *Phytoconis ericetorum:* Development of the *Botrydina*-globules and their agglomeration into bigger structures.

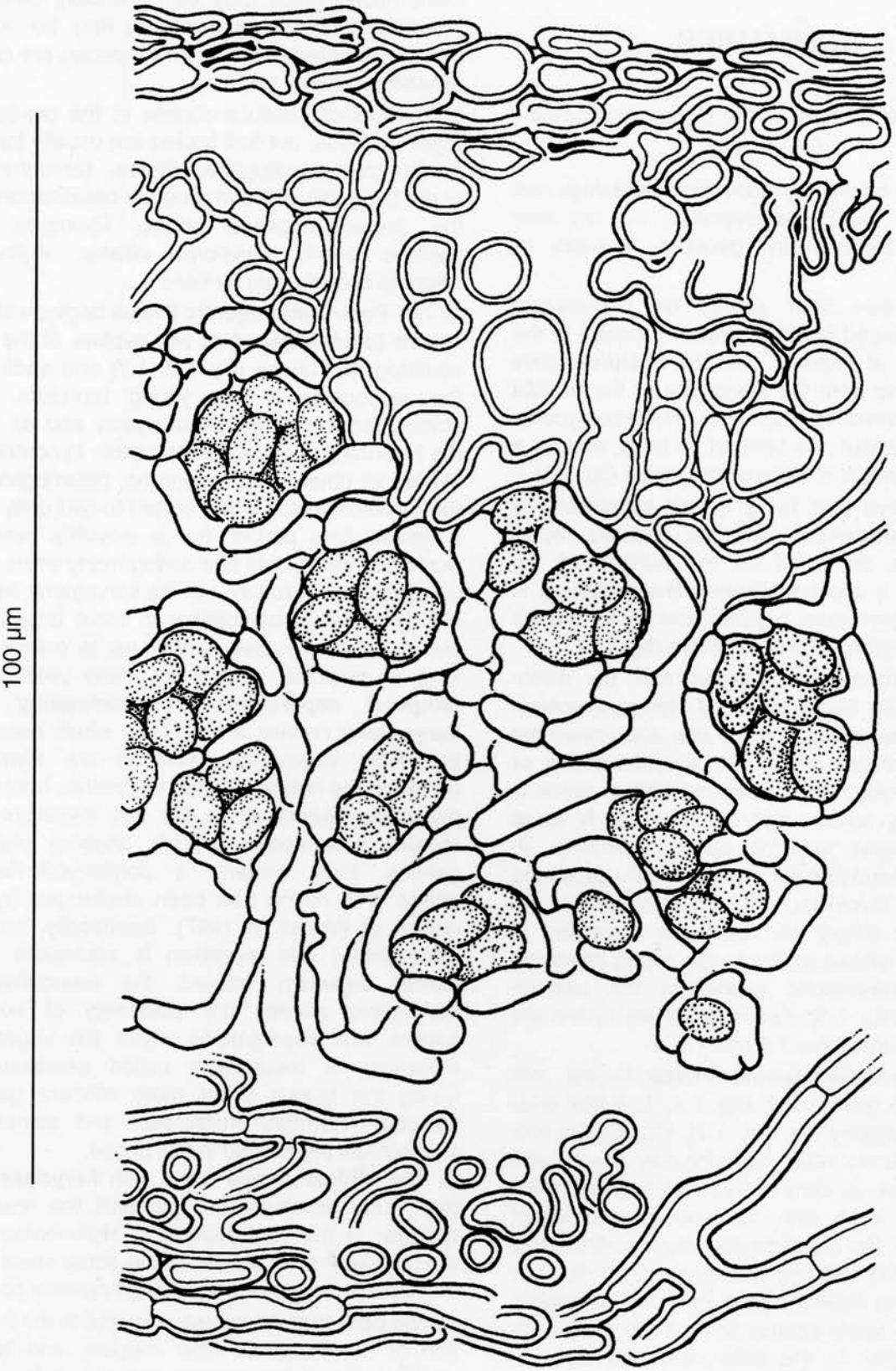
OBERWINKLER (1970: 159) beschreibt die *Botrydina*-Lager wie folgt: "Die Substrathyphen ... umwachsen zunächst die Algen. Während der Weiterentwicklung entstehen ähnliche plektenchymatische Hyphenverbände, wie sie GEITLER (1955) für *Lentaria mucida* darstellte. Die einzelnen, von mehreren Hyphenzellen umschlossenen Algen teilen sich sehr stark. Die Hyphenhülle wird gleichzeitig durch beachtliche Vergrösserung ihrer Zellen gedehnt, bis schliesslich 50 bis 100 µm grosse Pilz-Algen-Kugeln entstehen. ... Von den peripheren Hyphenzellen wachsen seitliche Auszweigungen in das Innere der *Botrydina*-Kugeln ein, so daß die Algenpakete schliesslich in einzelnen, durch pseudoparenchymatische Hyphen voneinander getrennte Bezirken zu liegen kommen." Der Pilz bildet weder Appressorien noch Haustorien, und die Algen werden nicht geschädigt.

Phytoconis viridis – Dieser Pilz wird auch als *Omphalina alpina* (pro parte), *O. hudsoniana*, *O. luteolilacina* oder als *Gerronema alpinum* und *G. hudsonianum* geführt. Dies ist ein Vertreter jener Omphalinen, deren Flechtenthallus aus kleinen, bis höchstens 5 mm grossen, rundlichen bis muschelförmigen Schuppen mit aufgebogenen, weissen Rändern besteht, die als «sterile Flechte» oder «Halbflechte» gewertet und *Coriscium viride* genannt wurde (Fig. 10.14). Die Algen gehören zur Gattung *Coccomyxa*. Die Thallusschuppen («Coriscien») besitzen eine untere und eine obere Rinde aus dickwandigen, farblosen Hyphen. Im mittleren Bereich der Coriscien werden die Algen von Hyphen eng eingeschlossen, wobei oft auch pseudoparenchymatische Geflechte entstehen. Der Pilz bildet weder Appressorien noch Haustorien, und die Algen werden nicht geschädigt.



Figur 10.14: Basidiome von *Phytoconis viridis* mit basalen *Coriscium*-Flechtenschuppen. - Nach Poelt & Oberwinkler 1964, Oberwinkler 1970.

Figure 10.14: Basidiomes of *Phytoconis viridis* with scales of *Coriscium* at the base of the stipes.



Figur 10.15: Anatomie der *Coriscium*-Schuppe von *Phytoconis viridis*. Die in Gruppen vorkommenden einzelligen Grünalgen gehören zur Gattung *Coccomyxa* - Nach Oberwinkler 1970.

Figure 10.15: Anatomy of the *Coriscium* scale of *Phytoconis viridis*. The thallus is characterized by an upper and a lower cortex. The unicellular green algae belong to the genus *Coccomyxa*. They occur in small groups surrounded by hyphae. Special appressoria or haustoria are lacking, and the algae are not damaged by the fungus.

SUMMARIES

1) General Biology of the Hymenomycetes
(pp. 1 - 10)

This chapter briefly describes the morphology and life cycle of the Hymenomycetes, but not their physiology, biochemistry, genetics, sexuality or ecology.

Hymenomycetes bear spores on non-septate **basidia** arranged in a **hymenium** exposed to the environment at maturity, and the **basidiospores actively jump** from the sterigmata of the basidia to be dispersed by the wind. Hymenomycetes account for about one tenth of all fungi, and for a little less than half of all basidiomycetes (fig. 1.1).

The vegetative part living in the substratum is called the **mycelium**, and the sexually reproductive part, produced on the surface of the substratum, is the **basidiome**. The mycelium is formed by filamentous **hyphae**, and the basidiome consists of hyphae united in **plects** (fig. 1.2).

Four developmental phases can be distinguished in the life cycle of the Hymenomycetes: 1) The **pre-somatogamic phase**, also called the primary mycelium, or the monokaryotic phase, or the homokaryon, although each of these terms is only partially correct and does not apply to all Hymenomycetes with the same justification. 2) The **post-somatogamic phase**, usually called the secondary mycelium, the heterokaryon, the dikaryon, or simply the vegetative mycelium. 3) The **diploid phase** limited to the young basidium. 4) The **post-meiotic phase** of the basidiosporulation (fig. 1.3). Examples of life cycles are summarised in figures 1.8 and 1.9.

1) The **Pre-Somatogamic Phase** begins with basidiospore germination (fig. 1.4, 1.5) and ends with **somatogamy** (fig. 1.6, 1.7). Usually the pre-somatogamic mycelium contains only one genetic type of nuclei, all derived from the nucleus of the spore, and each one confined to one single mycelial cell. But many primary mycelia differ from this type, either in being coenocytic (fig. 1.4), or by already being heterokaryotic from the beginning, because the spore already housed two genetically different nuclei. In this latter case, the classical "primary mycelium" is suppressed, and the germinating mycelium is already a mycelium identical with that of the post-somatogamic phase. In some species, e.g. *Conocybe pubescens, Agrocybe pediades* and *Mycena amygdalina,* some basidiospores of a single fruit body contain only one nucleus, whereas other spores contain two or more nuclei which may be genetically different. Thus the germinating mycelium may be homokaryotic or heterokaryotic. Such species are called **amphithallic** (fig. 1.5).

Many species produce conidia in the pre-somatogamic phase, but fruit bodies are usually formed in the post-somatogamic phase. Nevertheless, some fungi can fruit and produce basidiospores in the pre-somatogamic phase. Examples are *Typhula trifolii, Polyporus ciliatus, Agrocybe aegerita* and *Pholiota nameko.*

2) The **Post-Somatogamic Phase** begins with the **fusion (somatogamy)** of two hyphae of the pre-somatogamic phase (fig. 1.6, 1.7) and ends with the karyogamy in the young basidium. The somatogamy is a real plasmogamy and as such the beginning of a sexual interaction. In contrast to almost all other living organisms, plasmogamy in the basidiomycetes is not limited to two cells or to a limited time period, but is possible between numerous individuals and during many years. The completion of sexuality, i.e. the karyogamy, immediately follows plasmogamy in most organisms, but in basidiomycetes karyogamy is delayed as long as possible, usually for many years. This **temporal separation of plasmogamy and karyogamy** creates a new state which becomes the main vegetative phase of the Hymenomycetes: the heterokaryotic, vegetative, long-lived mycelium. During all its life this mycelium can receive new nuclei through ongoing plasmogamies, thus creating a polykaryotic-haploid phase (this notion has been challenged by the review of Worrall in 1997). Genetically, but not cytologically, this mycelium is equivalent to a diploid organism. Indeed, the retardation of karyogamy creates the possibility of nuclear fusions and segregations within the vegetative mycelium, a mechanism called parasexuality, giving the fungus a far more efficient genetic plasticity. Normally fruitbodies, and sometimes also conidia are formed in this phase.

3) The **diploid phase** starts with **karyogamy** in the young basidium and last until the onset of meiosis. In the vast majority of Hymenomycetes this is a very brief phase, but in some species of the *Armillaria mellea*-group diploid mycelia occur.

4) The **post-meiotic phase** is limited to the formation of basidiospores after meiosis, and to the dormant life of the more resistant basidiospores themselves.

Polyploidy: Some Hymenomycetes are truly haploid, but in others the "haploid" nuclei seem to be diploid, triploid, tetraploid, hexaploid or even decaploid (table 1.1).

2) The Hyphae of the Hymenomycetes
(pp. 11 - 110)

All organs of the Hymenomycetes (mycelium, sclerotia, rhizomorphs, mycorrhizas, basidiomes etc.) are made from filamentous hyphae of different types. The Greek term "hypha" means filament; in mycology it was used for the first time in 1810 by Willdenow, but hyphae were described as early as 1665 by Hook. Different types of hyphae from fruit bodies have been distinguished since Corda (1839), Bonorden (1851) and Fayod (1889).

CYTOLOGY OF THE VEGETATIVE HYPHAE (pp. 13-38). The apical hyphal wall is only 0.05-0.06 µm thick and only roughly twice as thick elsewhere. It consists of an inner alkali-resistant layer and of an outer alkali-soluble layer covered by a mucilage layer (fig. 2.3). The septa bear a **dolipore** consisting of a central swelling around a very thin pore canal and of a ± hemispherical **parenthesome** embracing the central swelling (fig. 2.1 - 2.5; note that the correct term is parenthesome, not parenthosome). It is derived from the endoplasmic reticulum and is usually fenestrated. The central pore can be plugged up, and the formation of the whole complex is shown in figure 2.6.

Within the apical cytoplasm we find the **"spitzenkörper"** (apical body), that was already seen by Kniep (1913; fig. 2.8) and which was named in 1924 by Brunswik (fig. 2.7). With the phase contrast microscope it can be readily seen in living material, but it disappears temporarily through rough handling (mechanical shocks, strong light). Its role seems to be that of the coordination of vesicle flow during apical growth (e.g. Bartnicki-Garcia & al. 1990).

The **mitochondria** are visible in light microscope after staining (fig. 2.14) or with the phase contrast. The other organelles (microtubuli, microfilaments, cytoskeleton, ribosomes and vacuoles) are comparable to those found in other organisms and need no special treatment within the scope of this book.

Quite a few fungi show **basophilic crystals** in their thin hyphae, so called because they stain deeply with basic dyes. The are probably protein crystals (fig. 2.15, 2.16).

Nucleus and Mitosis (pp. 27-32). The nucleus is surrounded by a nuclear envelope with very small pores that show a central body and some radial spikes (fig. 2.17). The chromatin is very homogeneous in light microscopy and in electron microscopy. After coagulative fixation it becomes indistinguishable from the cytoplasm, but the nucleolus is very deeply staining and was taken for the nucleus by early mycologists (e.g. fig. 1.4 "n") Only after careful fixation (osmium tetroxyde, aldehydes) the chromatin and the nucleolus may be distinguished (fig. 2.1).

The **spindle pole body** (SPB or NAO "Nucleus associated organ") of the interphase nucleus consists of a basal plate bearing two globular units that separate during mitosis and migrate to opposite poles of the nucleus to form the mitotic spindle (fig. 2.18, 2.19). After mitosis two new globular units are restored.

Mitosis (fig. 2.19) begins with the migration of the SPB and a rotation of the nucleus. During microtubule (spindle fibres) formation the nucleolus dissolves and chromosome-like bodies appear. These bodies for some time move to and fro along the spindle without forming a "metaphase plate." This movement finally leads to the separation of the two groups of bodies. The spindle usually takes the form of a central bar. The nuclear envelope persists. After the separation of the two daughter nuclei the spindle disappears and the SPB regenerates its two globular entities.

Clamp connections are formed as described in fig. 2.21. **Pseudoclamps** arise when the lateral sack does not fuse with the penultimate cell (fig. 2.24), but pseudoclamps in the sense of Lamoure are "wrong false clamps" arising from the growth arrest of a ramification (fig. 2.25). Some Hymenomycetes form verticillate clamps (fig. 2.27). In many species the clamp connections grow out to new hyphae, especially in the subhymenium (fig. 2.28)

Some wood inhabiting species produce polysaccharidic **hyphal sheaths** when grown in culture (fig. 2.29, 2.30). They also contain enzymes.

MODIFIED HYPHAE (pp. 39-110) occur in mycelia and in basidiomes as well. The factors leading to modifications are 1) sclerification of the wall, 2) deposition of food reserves on the inside of the wall, 3) turgescent inflation, 4) gelification of the wall and 5) endosecretion. Those factors may be combined, e.g. inflation may be followed by sclerification.

1) Three forms of **sclerohyphae** may be distinguished: the **fibre hyphae** are fibre-like, thin, unbranched (or rarely branched) thick walled hyphae that give mechanical strength to basidiomes and rhizomorphs, but they also may occur in mycelia (fig. 2.32, 2.33; The German term Faserhyphen has priority over the much later term skeletal hyphae). Their walls may be colourless or brown, smooth or incrusted, metachromatic or orthochromatic, inamyloid, amyloid or dextrinoid, resistant in alkali or swelling (rarely dissolving) in

KOH. Sometimes fibre hyphae intergrade with the **binding hyphae** characterised by profuse ramification (fig. 2.34 - 2.37). The **supporting hyphae** (Stützhyphen) are frequently qualified as «skeletoid hyphae» or thick-walled generative hyphae because of the presence of clamps (fig. 2.38-2.41). The outer wall layer may be gelatinized (fig. 2.42).

2) The **food reserve hyphae** (Speicherhyphen) sometimes resemble sclerified hyphae, but usually they take a characteristic morphology (fig. 2.43-2.46). They occur in sclerotia; but in the fruit bodies of some polypore fungi they may be replaced by sclerified hyphae whose thick walls can be used as food reserves (fig. 2.47-2.48). In these cases the distinction between reserve hyphae and sclerohyphae is not quite clear cut.

3) The **physalohyphae** are thin-walled or secondarily thick-walled hyphae that have increased their volume (mostly their diameter) by turgescent inflation (fig. 2.50-2.62). They occur in many short lived fruit bodies (most agarics) as mechanical devices to insure stability or to give volume to the plect (as in some gills, fig. 2.58-2.60, or covering layers, fig. 2.61, 2.62). Mycelia also may develop numerous physalohyphae. In some Russulales the tramal spherocysts may be sclerified (fig. 2.57), and the fusiform physalohyphae of the sarcodimitic trama usually have thickened walls (fig. 2.55).

4) **Geliferous hyphae** may bear a gelatinous sheath (fig. 2.63) or form a gelatinous trama (fig. 2.64, 2.65). The gelatinous matrix stems from the gelification of the outer layer, more rarely of both layers of the hyphal wall, or from transparietal secretion (mostly in cystidia).

5) The **secretory hyphae** (Sekrethyphen) produce and store secondary metabolites *within their cytoplasm.* Those deposits are easily seen in the form of droplets, heterogeneous or homogeneous masses or an entangled mass of crystals. Such a modified cytoplasm is called a **deuteroplasm.** It may be solid, gelatinous, mucilaginous or liquid, colourless or coloured, tasteless or acrid; and many deuteroplasms can be stained or give characteristic chemical reactions. Secretory hyphae must not be confused with excretory hyphae which deposit excreted material on the outside of their walls or in the interhyphal space of fruit bodies and mycelia.

Secretory hyphae have been called "conducting hyphae", but they do not form a conducting system at all.

The traditional terminology (p. 67) distinguishes laticiferous hyphae, oleiferous hyphae, gloeovascula, chrysovascula and coscinoids (Singer 1986), but in this book a **new classification** based on the aspect and on the chemotype of the deuteroplasm is proposed. The following aspects are recognised: A **hydromorphic** deuteroplasm (resembling water) is clear and liquid, colourless or coloured. It may darken or stain when it flows out of the injured hyphae or when the fruit body dries up. A **heteromorphic** deuteroplasm contains many grains, droplets or crystals or has an opalescent look. It may be liquid (and then the hypha is usually highly turgescent with an elastic wall) and be ejected upon injury (the fruit body is "bleeding" macroscopically), or it may be gelatinous or firm, so that on injury only a very small quantity of deuteroplasm is released (the fruit body is not macroscopically "bleeding" although it may be so on a microscopic scale; fig. 2.84). An **isomorphic** deuteroplasm consists of a liquid, highly refractive mass that results from the coalescence of droplets. It frequently solidifies or becomes gelatinous. A **diplomorphic** deuteroplasm consists of a homogeneous liquid ground mass containing inclusions of a different nature, usually droplets. The **meromorphic** deuteroplasm contains bigger, solid particles or crystals. These particles sometimes form rapidly in a heteromorphic deuteroplasm upon injury or more slowly during aging. The **thrombomorphic** deuteroplasm has a resinous or oily look and is gelatinous to solid. Sometimes this mass includes some crystals.

The different forms of the deuteroplasm may change from one to the other. An isomorphic hypha may become diplomorphic or thrombomorphic. Usually the less compact deuteroplasms contain nuclei and are living structures, but the more compact ones are presumed to be dead.

Based on these aspects **three classes of secretory hyphae** may be distinguished (p. 72):

- **Hydroplerous hyphae** with waterlike, sometimes coloured contents thought to contain nuclei (pp. 73-75, fig. 2.70, 2.71);
- **Heteroplerous hyphae** with heteromorphic, liquid or mucilaginous contents that can be squeezed out of the hyphal tube and thought to contain nuclei (pp. 75-85, fig. 2.73-2.87). Two types may be distinguished, mainly for traditional reasons: the **laticiferous hyphae** release so much deuteroplasm that macroscopically visible "bleeding" occurs; the **gloeoplerous hyphae** differ only by the much lesser degree of "bleeding" that is not detectable without a microscope.
- **Thromboplerous hyphae** with solidified, immobile contents usually of "oily" or resinous aspect devoid of living nuclei (pp. 86-88, fig. 2.88-2.94). For their "oily" appearance they are frequently but

wrongly called "oleiferous hyphae", a term that must be avoided.

Some **staining properties** and chemical reactions of the deuteroplasm are described on pp. 89-97 and summarised in table 2.1 p. 98. Based on those observations some chemotypes are described on pp. 99-110.

3) The Mycelium
(pp. 111 - 216)

The mycelium of the Hymenomycetes lives within the substratum (figs 3.1, 3.2). It becomes visible only during fruit body formation in a limited number of species. This basal mycelium was called carcithium by Necker in 1783, a term that has disappeared from modern literature. Trattinick proposed the term **mycelium** in 1805 for the hyphal web living in the substratum.

The mycelium of many Hymenomycetes can be cultured in the laboratory, and most of our knowledge about mycelia is based on observations in cultures. Three different isolation methods result in three different culture types: monospore (monosperm) cultures are derived from a single spore, polyspore (polysperm) cultures result from the simultaneous plating of many spores on a single culture plate, and "tissue cultures" are derived from excised portions of fruit body context.

Since Falck (1909) three different mycelial types are distinguished: the primary, the secondary and the tertiary mycelium. But originally those were not based on somatogamy and sexuality as is done today, but only on their appearance and behaviour in culture (sexuality in Hymenomycetes has been correctly understood only since Bensaude in 1918). Since some of the criteria used to distinguish the three types of mycelia do not conform to modern thinking the use of Falck's terminology *in the original sense* should be abandoned. But we may continue to use the terms in the modern way, i.e. the primary and secondary mycelia are considered to be separated by a sexual act and therefore represent different karyological phases, and the tertiary mycelium consists of the hyphae of the basidiomes. Indeed, as table 3.1 p. 115 shows, the karyology of the hyphae of fruit bodies is often different form that of the hyphae of the vegetative mycelium (apart from the fact that their physiological behaviour is quite different, too).

Boidin (1958, 1971) described **five organisational types** of vegetative mycelia, based on presence or absence of clamp connections and septa, leading to coenocytic mycelia (table 3.1 p. 115; fig. 3.3-3.5). The first progression is manifest in the nuclear condition of the germ mycelium (column "Homokaryon"), ranging from uninucleate cells in young and old presomatogamic mycelia in the normal type to coenocytic mycelia (marked by the symbol ∞ in table 3.1). The second progression depends on the number of nuclei in the cells of the postsomatogamic mycelium (column "Heterokaryon"). In the astatocoenocytic type the septation and the presence of clamp connections depend on local conditions: surface hyphae and aerial hyphae are binucleate and clamped, whereas deeply buried hyphae are multinucleate and clampless. In table 3.1 information concerning the tertiary mycelium of the basidiomes is included to show that there may be noticable differences between the hyphae of the secondary mycelium and the hyphae of a basidiome of the same species.

Korhonen (1980) and Lamoure & Guillaumin (1985) convincingly showed that the mycelium of *Armillaria* consists of truly diploid cells, so a sixth type has been included in table 3.1.

Table 3.1 is based on slightly more than 400 species studied and represents roughly 99% of the known cases.

The **growth dynamics** of a young mycelium is presented on pp. 120-127 and figures 3.6-3.14. No physiological data are given since only morphological analyses are discussed. During the first 20 h biomass, number of clamp connections and number of hyphal tips increase logarithmically (fig. 3.6-3.8). On a longer time scale it becomes visible that the diameter of the colony increases and the angle between two neighbouring hyphae decreases logarithmically (fig. 3.8). The linear growth rate changes with time: at first it increases rapidly (linear growth becomes faster and faster: at 60 h it is about 13 µm/h, at 100 h it is already 80 µm/h), but the increase drops with time and becomes a ± constant value at about 250 h (fig. 3.9). It is noteworthy that leader hyphae grow faster and increase their growth rate faster than do branch hyphae.

The **duplication cycle** (p. 124) is the time lap between two successive cross wall formations. It is analysed in figure 3.10 based on cultures. It ranges from 1 h for *Coprinus cinereus* to about 2 h 45 min for *Polyporus arcularius* (fig. 3.11).

The **circularisation** of a mycelium is a poorly studied phenomenon. At first the germinating mycelium is ± linear (fig. 3.12), but soon young mycelia have a circular growth front. The optimisation strategies leading to rapid circularisation are not known. Another behaviour can be seen in young developing mycelia. At first leader hyphae radiate into the (isotropic culture) medium to

occupy a large area (fig. 3.13), then secondary hyphae grow behind the expanding front and form an anastomosing net to exploit the occupied medium (fig. 3.14). Those changes can be expressed mathematically as the exponential hyphal density D, also called fractal dimension of the mycelium, in any given circular zone of the mycelium. It so becomes evident that the growth front with many radiating hyphae and very few secondary hyphae has a much lower D than the more central region rich in anastomosing hyphae (fig. 3.16). Fries (1943) found that different circularisation types occur in Hymenomycetes. These have different fractal dimensions, but so far no detailed study has been conducted (fig. 3.15).

It is a well established fact that **hyphal fusions** occur regularly in both primary and secondary mycelia and even between hyphae of basidiomes (pp. 130-142; fig. 3.17-3.32). We may distinguish vegetative fusions and sexual fusions. Both are usually followed by nuclear invasions or exchange, frequently also by nuclear death leading to nuclear replacement in the recipient hypha. The nuclear phenomena are amazingly complex and not yet fully understood. Some are explained in the figures 3.18, 3.21, 3.23, 3.25-3.28 and 3.32. The case of dikaryotisation of a monokaryon by a dikaryon was called "Buller phenomenon" by Quintanilha (1937) because it was described in detail by Buller in 1931 (fig. 3.23, 3.24), but it has been known since the paper of Bensaude in 1918 (fig. 3.22).

The **mature mycelium** is not just a homogeneous mass of vegetative hyphae but usually is rich in **morphological differentiations**. The changes are diagrammatically shown in the figure 3.33 for the corticioid fungus *Phlebia radiata.* In many mature mycelia we may find physalohyphae, secretory hyphae and/or sclerified hyphae, usually fibre hyphae. In addition many mycelia produce specialised cells, such as **allocysts, drepanocysts, malocysts, stephanocysts, toxocysts, gloeosphexes** and **digitocysts** (fig. 3.34-3.51). The toxocysts and gloeosphexes produce nematotoxic substances used in the capture of nematodes, but the functions of the other specialised cells remain unknown or are controversial. Mycelia may also produce **mycelial cystidia** and **mycelial basidia** (fig. 3.52-3.60).

Hymenomycetes associated with leaf cutter ants produce swollen hyphal tips called **gongylidia** united in **bromatia** (fig 3.62). Those are eaten by the ants. Hymenomycetes associated with termites produce arrested noduli called **termitospheres** (also called "conidia", sporodochia or myco-têtes) eaten by the termites. When not eaten by the insects they may grow into primordia and basidiomes (fig. 3.64, 3.65, 8.99, 8.100).

Some agarics form light to dark brown **cuticular cells** and **pseudoparenchymatic crusts** on the surface of the culture medium (fig. 3.66, 3.67).

Many Hymenomycetes form **hyphal strands** (cords) and **rhizomorphs,** in nature as well as in culture (pp. 166-186). **Mycelial rhizomorphs** are formed by the mycelium and serve to transport food and water. They may also produce noduli, primordia and finally basidiomes. Once a nodulus is formed (from a mycelial rhizomorph or directly by the mycelium) it usually produces **basidiomal rhizomorphs** growing out from the nodulus or from the primordium in order to anchor the basidiome in the substrate and to increase the food flow to the fruit body. **Aerial rhizomorphs** (fig. 3.69) are a special case of mycelial rhizomorphs. The anatomy of the rhizomorphs of some Hymenomycetes is described on pp. 168-186, fig. 3.70-3.87.

Mycorrhizae are morphologically specialised organs formed by the mycelium of many fungi and the roots of plants (pp. 187-215). They are symbiontic associations involving almost all higher plants and many Hymenomycetes and other fungi not discussed in this book. Most trees can form mycorrhiza with different fungal species (e.g. table 3.2 p. 188), and many Hymenomycetes can form mycorrhizae with different tree species, but a few fungi are very specifically associated with only one single tree species. In nature we find an ecological network where many plants are connected by many fungi.

Several morphological types of mycorrhiza have been found in the Hymenomycetes: the **perimycorrhiza,** the **ectomycorrhiza,** the **monotropoid** and the **arbutoid ectendomycorrhiza,** the **ericoid** and the **orchid endomycorrhiza**, and two rare aberrant forms called "mantle less ectomycorrhiza" and "mantle-less ectendomycorrhiza" (p. 190). The vesicular-arbuscular (VA) endomycorrhiza has so far not been demonstrated convincingly in Hymenomycetes. Those forms are compared in the figure 3.90 p. 191. Morphological examples are given in the figures 3.91-3.98, 3.102-3.110.

The Japanese orchid *Galeola* is devoid of chlorophyll. It gets its nutrients from *Armillaria*-species whose rhizomorphs are attracted by the orchid. Then the orchid attacks the rhizomorph and becomes parasitic on the fungus (fig. 3.110, 3.111). On the other side of the food chain the fungus may be parasitic or symbiontic with a tree. A similar food chain has been established between *Picea* and *Monotropa* in Europe, where

the fungal bridge probably is a *Xerocomus* (fig. 3.105, 3.106).

The root of an ectomycorrhiza may outgrow its fungal mantle but usually becomes infested with the fungus by regrowth of the mantle (fig. 3.99-3.101). Ecological factors (acid rain, pollution with nitrogen) may influence or totally stop the reinfection of the outgrowing root leading to a physiological deficiency of the tree and of the fungus.

Table 3.3 on p. 215 lists the most common trees and Hymenomycetes forming mycorrhizae in Europe. The list is far from being complete.

Another mycelial phenomenon are dark **interaction lines** between neighbouring mycelia, as shown in the figure 3.112. They form by the mechanisms of the **somatic incompatibility** not explained in this book (see Worrall 1997).

4) Bulbils, Sclerotia and Pseudosclerotia (pp. 217 - 282)

Bulbils, sclerotia and pseudosclerotia are more or less compact mycelial lumps with characteristic plectological and cytological structures serving dispersal or survival. They have a size range from less than 0.1 mm to a few dm in diameter and a weight range from less than 0.01 mg to several kg.

Bulbils are small, delicate clusters without a clear plectological structure. They are devoid of a cortex and are made exclusively of thin-walled cells. They can be detached from the mycelium, may be disseminated and can germinate with mycelial hyphae. Bulbils are rare. So far they have been found in four resupinate Aphyllophorales only (p. 219). The vesiculose cells of *Hyphodontia juniperina* and the lysomera of *Rhacophyllus* (p. 698) are not bulbils even though they are sometimes called so. The *Burgoa*-type of bulbils, produced by some strains of *Sistotrema brinkmannii,* are small clusters of vesiculose cells without any plectological differentiation. Each cell is capable of germination (fig. 4.1). In the *Aegerita*-type of bulbils the surface layer consists of pyriform to spherical endcells of loosely entangled hyphae forming a central mass. This layer is not a cortex, and every one of its cells can germinate with a hypha (fig. 4.2, 4.3). Aegerita-bulbils are sometimes produced in great mass by the corticioid fungus Bulbillomyces farinosus.

Sclerotia show a plectological differentiation in medulla and cortex (rind), often accentuated by a melanization of the cortex. The hyphae frequently are very densely crowded, resulting sometimes in a pseudoparenchymatic structure, and the hyphal walls may be thickened. Sclerotia range from very small to very big. Small sclerotia may function as dispersal organs and germinate with a mycelium, whereas bigger sclerotia are usually survival organs frequently producing basidiomes rather than mycelia.

Examples of sclerotia of corticioid fungi are given on pp. 222-228, and the sclerotia of some *Typhula*-species are presented on pp. 229-231. Some sclerotia produced by agarics are presented on pp. 254-282. All are rather small and each one has a specific structure of the cortex and of the medulla. Please consult the fig. 4.4-4.12 and 4.33-4.60 for anatomical details and explanations.

Pseudosclerotia are externally similar in size, aspect and function to sclerotia, but they consist of hyphae and a considerable amount of substrate, e.g. wood tissue or soil. They are denser regions of mycelium penetrating the substrate to transform the occupied portion of the substrate into a food reserve (e.g. wood) or into a moisture reserve (e.g. in the case of sandy soil in arid regions).

The sclerotia and pseudosclerotia of polypore fungi and related gill fungi (pp. 232-253) are quite big or even gigantic (the pseudosclerotium of the Australian *Polyporus tumulosus* weighs up to a few hundred kilograms). Some of these sclerotia have been named *Pachyma* or *Mylitta,* and the pseudosclerotium of *Polyporus tuberaster* has been known as "pietra fungaia" ("fungus stone") in Italy where it has been used until recently to produce edible fruit bodies (fig. 4.26). Table 4.1 (p. 232) summarises the more important giant sclerotia and pseudosclerotia. The anatomy of the dry *Pachyma*-sclerotia is described on pp. 233-239, the anatomy of the alveolate-gelatinous Mylitta-sclerotia (fig. 4.19) is described on pp. 240-243. The food storage substance of the storage hyphae of *Pachyma cocos* dissolve quickly in KOH, but the storage substance of *Mylitta* is alkali-resistant. Both types also contain fibre hyphae and some vegetative hyphae. The Australian *Polyporus basilapiloides* from arid land forms a *Mylitta*-sclerotium deep in the soil and a pseudosclerotium between it and the soil surface (fig. 4.21). The giant sclerotium of the root parasite *Dendropolyporus umbellatus* develops from roots of *Quercus* or *Fagus* and forms very large coralloid structures by successive growth (fig. 4.22-4.24). The mycelium of the tropical *Panus fulvus* grows in tree trunks where it delimits irregularly ellipsoid portions of the wood by penetrating them with many hyphae. Those wood portions resist the decay of the tree trunk and thus become exposed as woody pseudosclerotia whereupon the fungus produces fruit bodies using the preserved wood as food reserves (fig. 4.32).

5) Mitospores of the Hymenomycetes (pp. 283- 352)

The asexually produced spores are not immediately issued by a meiosis but their formation depends on mitosis, hence the term mitospores. Fries (1839) introduced the term "conidium" for those cells, which he believed analogous to the gonidia of the lichens. In the Hymenomycetes the mitospores take the form of **arthroconidia, blastoconidia** and **chlamydospores,** and a few aquatic species liberate multicellular hyphal complexes which serve dissemination but can hardly be called conidia (fig. 5.74, 5.75).

So far about 450 species of Hymenomycetes are known to produces mitospores among which the chlamydospores (in the wider sense) are the most common, but among the Agaricales the arthroconidia are three times as frequent as chlamydospores (fig. 5.2).

The key to the hymenomycetous mitospores given on p. 286 can be summarised as such (see fig. 5.1, 5.3, 5.4):

1. Mitospores produced through fragmentation of hyphae that stopped their growth; thickwalled or thinwalled. Always with a mechanism to liberate the conidia. Delimitation from chlamydospores often difficult and artificial:
ARTHROCONIDIA

1* Formation of mitospores not as described.

2. Thickwalled resting cell with condensed cytoplasm and sclerified wall.
CHLAMYDOSPORES in the wider sense

3. Chlamydospores formed within a vegetative hyphal cell.

4. Chlamydospore surrounded by a persistent mother cell wall visible as such in the light microscope (the "mantle"): **Chlamydospores** in the restricted sense

4* Mother cell wall confluent with the conidial wall and not forming an outer layer visible in the LM:
Aleuria (aleuric chlamydospores)

3* Chlamydospore formed by budding:
Blastocystes

2* Wall not sclerified. Mitospores formed by budding followed by mitosis.
BLASTIC MITOSPORES

5. Mitospores formed by repetitive budding leading to a stack of annular rings on the top of the conidiophore:
Annelloconidia

5* Mitospores not formed by repetition, no annuli formed: **Blastoconidia**

This classification can easily been challenged and has indeed been criticised by Stalpers (whom I sincerely thank for reviewing the manuscript of chapter 5) on valid grounds, such as the distinction between mother cell walls being visible or invisible in the light microscope. But for the time being I do not see any better scheme.

Arthroconidia (sometimes also called oidia) are cells produced through fragmentation usually progressing backwards from the apex of a hypha that stopped its growth, and liberation of those cells either through splitting of a double septum (schizolytic), through breaking or gelatinisation of the walls of intermediate, usually reduced cells (rhexolytic) or through gelatinisation or fragmentation of the mother hyphal wall (perilytic). Historical morphotype is *Phlebia radiata* (fig. 5.8). See fig. 5.5-5.7.

Arthroconidia may develop on presomatogamic and/or postsomatogamaic mycelia (fig. 5.6). The composition of the culture medium may influence their formation, as e.g. in *Collybia tuberosa,* an agaric that produces arthroconidia on 3% malt agar but none on 1% malt agar (Harnack 1931: 355). Thick walled arthroconidia are sometimes called chlamydospores. Arthroconidia may be dry or they may be contained in mucilaginous droplets (fig. 5.18). They also may have a sexual function as shown by Brodie (1931) for *Coprinus cinereus* (fig. 5.19). The figures 5.8-5.18 show some examples of arthroconidia of Hymenomycetes.

Sometimes arthroconidia are produced in special fruit-body-like structures called arthroconidiomata, as shown in fig. 5.20-5.25.

Chlamydospores in the wider sense are viable thick walled cells that are produced by structural modification of a bud cell (**blastocystes**) or of a vegetative cell without immediately preceding mitosis or cell division, and whose function is survival and/or dispersal. They may occur in intercalary or in terminal positions. The thick chlamydospore wall is usually impregnated with hydrophobic substances. The true chlamydospores (historically the original chlamydospore of *Nyctalis,* the morphotype, fig. 5.26, 5.28) is surrounded by the partially detached mother cell wall called "mantle" (chlamys = mantle). In the aleuria the mantle is completely fused with the chlamydospore wall proper, the cytoplasm usually grows, leading to a "swelling" of the mitospore followed by one or several mitoses. In blastocysts the whole content of the mother cell migrates into a thick walled bud cell without mitosis (in blastic mitospores the bud receives a daugther nucleus issued by a mitosis of the nucleus of the mother cell).

There is no special mechanism to disseminate the chlamydospores, but they are usually liberated by fragmentation or dissolution of the mother hyphal wall. Chlamydospores may be formed by mycelia, basidiomata or by special chlamydosporocarps. Examples are given in the fig. 5.28-5.52.

Blastic mitospores are formed by budding of a new, anucleate cell followed by mitosis of the nucleus of the mother cell and migration of a daughter nucleus into the bud cell (fig. 5.3 "blastoconidia"). Using the disposition of the **blastoconidia** on the conidiophore and the mode of formation several types can be distinguished: The **Galzinia-type**: single conidia bud on denticles, not repetitive, fig. 5.56-5.58. This type is reminiscent of the basidiospore and may be phylogenetically linked to it. Indeed, Stalpers (1987) calls the basidiospores of presomatogamic (presumed haploid) basidiomata of some agarics blastoconidia. The **Sympoduloconidia** bud apically, but after the formation of a conidium the conidiophore cell grows out beneath the conidium and grows up besides the conidium to form a second conidium on a (slightly) higher level than the first one. This process is repeated several times. So the lowest conidium is the oldest one, the uppermost the youngest. The growth of the conidiophore cells deviates the conidia which thus seem to have been formed laterally from the cell, a wrong impression (fig. 5.59, 5.60). The **Haplotrichum-type** blastoconidia is characterised by acropetal chains of vesiculose or cylindrical cells each carrying a few denticles that bud conidia (fig. 5.61-5.64). In the **Spiniger-type** blastoconidia a vesiculous swelling of the conidiophore bears many denticles, each one with a budding conidium. The whole arrangement is somewhat reminiscent of an *Aspergillus* conidiophore. Sometimes several conidiophores form more complex structures (fig. 5.65-5.72). **Annelloconidia** are characterised by repetitive budding at the same spot of the conidiogenous cell, and each conidium causes the formation of a characteristic ring (fig. 5.55, 5,73).

Multicellular hyphal ends are used as propagules by very few saprophytic Hymenomycetes with temporarily submerged mycelia (living in fallen leaves on a river bank and thus flooded from time to time). These propagules show a characteristic "radiate" structure that is thought to increase efficiency by water dispersal. Examples are given in the fig. 5.74 and 5.75.

6) Meiospores, Basidia and Basidiospores (pp. 353 - 502)

Traditionally the basidiospores have been considered to be the meiospores of the Basidiomycetes, but strictly speaking this is not so, as Bauer & Oberwinkler (1986) have shown convincingly. This is also expressed in the title of this chapter.

In this chapter, the phylogenetic and cytologic relations between basidia, meiospores and basidiospores are discussed. Then the cytology of the basidium and of the basidiospore, the architecture of the spore wall, the spore liberation mechanism and the spore germination are presented in some detail. The chapter begins with a short historical survey of the development of our knowledge about basidia and their spores.

Historical notes. – The first known drawing of basidia bearing spores was made by Müller in 1780, but the term "spora" was introduced by Hedwig in 1788 and the term "basidium" in 1837 by Léveillé. It is interesting to note that during the early 19th century the spores were illustrated within cylindrical cells (e.g. Ditmar 1817), an error that was corrected by several authors from 1836-1842 (p. 353). The development of new microscopical techniques (microtome 1844, carmine stain 1858, paraffin embedding 1869, apochromatic lenses 1886) favoured the cytological and karyological exploration of the basidium and its spores in the years 1884-1893.

The spore wall was described in light microscopical detail from 1866 (de Bary) and 1889 (Fayod) to about 1945 and 1952 when Langeron and Josserand reviewed the terminology thus accumulated (see also p. 426 of this book). The electron microscope then revealed an architecture that was not quite in agreement with the light microscopical image of the spore wall (Meléndez-Howell 1967, Perreau-Bertrand 1967, Pegler & Young 1971), and a new terminology was elaborated by Besson (1972) and Clémençon (1970, 1975a, 1977a).

Terminology of the spores and phylogenetic interpretations. New views of the traditional "phragmobasidia" and "holobasidia" were elaborated by Oberwinkler and collaborators (1972-1985) leading to a **new interpretation of the nature of the basidiospore and its relations to the meiosis**.

Since basidiospores jump from the sterigmata and follow a ballistic trajectory (called a sporabola), the basidiospores of the Hymenomycetes are **ballistospores.** The take-off mechanism makes use of the apicular droplet (fig. 6.1 J, the spore on the right) explained below. Since basidiosporulation usually is preceded by meiosis in the basidium, the basidiospores have also been considered to be **meiospores,** but, as already said, **this is not**

quite correct. The meiospores in the strict sense originate directly by meiosis and cell divisions from a (diploid) mother cell. In Ascomycetes the cell divisions are replaced by free cell formation within the mother cell: after meiosis (and usually one or two additional mitoses yielding eight or sixteen nuclei in a common cytoplasm), each nucleus (or each nuclear pair) induces cleavage of the cytoplasm mostly leading to 8 uni- or binucleate spores within the cytoplasm of the mother cell (the ascus), each spore being surrounded by its proper spore wall. These ascospores are meiospores and function as dissemination units. But in Basidiomycetes it is exceedingly rare that the meiospores themselves are disseminated (fig. 6.1 A,B,C). What is quite common though is the formation of four cells (the product of meiosis) within the basidium, each cell being surrounded by its proper but very thin wall. Usually those four cells fill the basidium almost completely, and their walls cannot be distinguished from the basidial wall and so seem to form one single wall. It appears as if the basidium had divided into four cells, hence the **misleading term "phragmobasidium"** has been coined. In reality the four cells are the four meiospores, but since those cells are not disseminated they can hardly be called spores. Thus the term **meiocytes** was proposed for them (Bauer & Oberwinkler 1986: 262 used the term "Meiozellen" translated here as meiocytes). In the "Phragmobasidiomycetes" (a term that should be avoided) each meiocyte germinates with a hypha (called a protosterigma) that grows up to the surface of the (usually gelatinous) fruit body where it forms a sterigma and a ballistospore. This is a form of germination by repetition found in many basidiomycetous yeast and very probably homologous with the germination by repetition without prior formation of a short hypha (fig. 6.1 G,H). Phylogenetically next is the **reduction of the four meiocyte walls** leading first to "incomplete phragmobasidia" then to the complete disappearance of the meiocyte wall. This has lead to the **holobasidium** which, in this interpretation, still contains four meiocytes, but the four meiocytes are naked within the cytoplasm of the mother cell (the basidium). They still germinate by repetition: the sterigma and its ballistospore are formed by budding. **Basidiospores** thus actually are ballistoconidia (as advocated by Stalpers 1987, at least for "homothallic" species) and **can be called secondary meiospores at best**. These phylogenetic ideas are illustrated in the figures 6.1-6.3.

Basidiospore formation is not uniform in Hymenomycetes, but a basic behaviour may be described. The basidium is the cell where karyogamy, meiosis and spore formation on budding sterigmata occur. These events are described in all text books, but most text books remain silent about the third nuclear division, the nuclear migration within the basidium (prior to the migration of the nuclei through the sterigmata), the activity of the endoplasmatic reticulum and the role of the vacuoles during sporulation. **Figure 6.4 summarises the main steps in spore formation** of a chiastobasidium (p. 386) of an agaric (actually based on *Tricholoma sciodes*). The drawings emphasise the behaviour of the nucleui, the endoplasmic reticulum ER, the vesicles formed by the endoplasmatic reticulum ERV and the vacuoles. The two (supposedly haploid) nuclei are located at or near the centre of the basidium. There are no vacuoles present and the ER has not yet formed any vesicles. The nuclei fuse and immediately the (supposedly diploid) fusion nucleus becomes very voluminous, showing the chromosomes. With karyogamy the ER starts to bud ERV, and during subsequent development the number of ERV increases. Usually neither the ER nor ERV are easily seen in the light microscope. The volume of the basidium increases steadily, and the nucleus migrates into the basidial apex. During this migration it is in the prophase of the first meiotic division and surrounded by its envelope. In the apex the two nuclear divisions of meiosis occur in rapid succession producing four (supposedly haploid) nuclei. These nuclei now migrate down into the middle region of the basidium and then back again to the apex. During migration the nuclei are surrounded by several layers of ER. The nuclei migrating away from the basidial apex are more or less round, but during their back migration towards the basidial apex they become more and more elongate. The basidium has grown even more and four sterigmata bud from the apex (at predestined spots). The ERV have become very numerous but usually remain invisible in the light microscope. The nuclei align with the sterigmata which have formed the asymmetrical apophyses in terminal positions. The nuclei migrate through the sterigmata into the apophyses. To do so they must become very slender, but once in the apophyses, they contract rapidly into a small, strongly stainable body. During this spore formation vacuoles in the basal part of the basidium appear, take volume and thus push the cytoplasm upward into the apophyses. The nuclei are not pushed, but migrate actively into the spore initial. In the example shown the nuclei divide again after they have arrived in the young spore, but in other fungi the third nuclear division can also take place in the

basidium before the nuclei migrate into the young spore, or even during their passage through the sterigma. In the thickwalled spores a spore wall is formed within the wall of the apophysis, but in many thinwalled spores the apophysal wall functions as a spore wall, the spore wall proper being reduced to form a thin lid in the apicular region only. The **timing** of these events is shown in fig. 6.5. The meiotic prophase lasts very long compared to the two meiotic divisions that take only about 1 h each and that are separated by a pause of only 20 minutes. Budding of the sterigmata takes 2 h, and during the following 9 h of maturation the third nuclear division and the formation of the spore wall occur. The frequencies of the meiotic phases as seen in a squash preparation of a fixed and stained preparation are proportional to the durations of those phases (fig. 6.6).

The figure 6.7 explains some phases of **karyogamy** and the first meiotic division. For karyogamy the two nuclei approach each other and make contact with their spindle pole bodies. The nucleoli are located at the opposite distal parts of the nuclei and the chromosomes have usually already formed (or begin to form) even before nuclear fusion has started (fig. 6.7 A). Then the spindle pole bodies fuse and the nuclei approach so that the nuclear membranes come into contact (fig. 6.7 B). After fusion of the chromatin and of the nucleoli the SPB is in a lateral position (fig. 6.7C). The fact that the chromosomes usually appear before the nuclei fuse is equivalent with the surprising statement that meiosis begins before karyogamy.

During prophase I of the **meiosis** the chromosomes go through the classical cycle of pairing and crossing over as in other eukaryotic nuclei and which need not be detailed here. The SPB divides and one of the SPB migrates to the opposite side of the nucleus. The two SPB are always located at the outside of the persistent nuclear envelope. The nucleolus is visible throughout prophase I in most Hymenomycetes studied, but when the intranuclear "spindle" (actually a stick-like bundle of microtubuli) has formed and the chromosome seem to have lost their individuality by forming a ± compact hollow mass around the spindle, the nucleolus seems to be excluded or expulsed from the nucleus and can be seen lying outside the nucleus in the cytoplasm (fig. 6.9, 6.10). This stage is the prometaphase I, but a nice metaphase plate (as seen in plants and animals) is never formed. Microtubules fix to the chromosomes in the tubular mass and pull them towards the poles of the nucleus. During this anaphase the nuclear envelope may disappear but it is rapidly replaced during telophase. The figures 6.8-6.10 illustrate these events.

The **third nuclear division** is not uniform in the Hymenomycetes. Four patterns have been described ("Muster" A, B, C, D; pp. 372-374). In **pattern A** the third division takes place in the basidial apex and four of the eight nuclei migrate into the four apophyses (fig. 6.11). The mature spores are uninucleate and the four nuclei remaining in the basidium disintegrate. In **pattern B** the nuclei divide at the base of the sterigmata or within the sterigmata. The upper nuclei migrate into the young spore, the lower nuclei migrate back into the basidium and die. In **pattern C** the third division is in the apophysis, but one of the daughter nuclei migrates back into the basidium and dies. Thus four uninucleate spores have formed. **Pattern D** is described in the figure 6.4.

In **amphithallic** species the third division is located in the basidium, and the eight nuclei are distributed at random to the four apophyses, some ending up with one, two, three or even more nuclei, resulting in some spores being homokaryotic, others heterokaryotic.

Formation and growth of the sterigmata is a budding process. The basidial wall is pushed up and then ruptures as the sterigmatal wall emerges. Frequently the two walls behave differently in staining solutions, as shown in figure 6.12. Wall growth is explained in the figures 6.13-6.16, and the formation of the **apophysis** is shown in the fig. 6.17.

THE APICULUS AND THE SPORE TAKE-OFF (pp. 488-498). In most textbooks it is widely held that the basidiospore is projected away from the basidium (just as a stone may be projected away by a sling), but Webster & Chien (1990) and Turner & Webster (1991) elucidated the spore liberation mechanism in sufficient detail and thus showed that neither the basidium nor the sterigma contributes to the spore liberation, but the whole mechanism resides within the spore exclusively. We may therefore say that **the spore jumps actively from the sterigma** and that the spore liberation in the Hymenomycetes is an **active take-off by the spore itself** (dubbed the "Sporenabsprung" in this book).

As early as 1889 Fayod described the apicular drop as being a constant and essential feature of the liberation of the ballistic basidiospore, and he even guessed its mode of function. But he was eclipsed by Buller (1922) who not only described the drop in great detail but also illustrated it and who also analysed the spore trajectory that he called a **sporabola.** It is for this reason that

Fayod's drop is now called **Buller's drop**. Its function was analysed physically and mathematically by Webster & al. (1984, 1989) and by Webster & Chien (1990), and the mechanism was computer modelized by Dam (1991/92, unpublished). It has become evident from these studies that **the spore is not projected** away, but that **it jumps actively from its sterigma**. The whole mechanism is located exclusively in and on the spore itself, and neither the basidium nor the sterigma contribute actively to the spore take-off. The structures involved are the apiculus and Fayod's drop, the supra-apicular depression and its adaxial blob of water.

Fayod's drop is not just a drop of water, but it is a concentrated solution of as yet unknown substances. It originates **within the wall** of the apiculus at a spot called **punctum lacrymans** by Hugueney (1972). It expands in two phases: first a small "initial" appears and it remains small for about half an hour. This "initial" is still surrounded by a thin wall layer, and it can be fixed and sectioned thus proving that it is not just water (fig. 6.120, 6.122, 6.123). In a second phase this initial drop rapidly increases in size, probably because the fine wall layer surrounding it has been gelified and because the concentrated solution takes up water from the moist air (between the gills or in the tubes) by hygroscopy. This expansion phase lasts only 15-30 seconds. In the supra-apicular depression a flat body of water, the adaxial blob, has condensed (the surface of the spore is probably very hygroscopic at this location). As the two liquid bodies expand they come into contact, and within about one microsecond the two coalesce. Doing so, the mass of Buller's drop is very rapidly translocated from its position on the apiculus to the new position on the supra-apicular depression where it is stopped abruptly. The transfer energy stems from the surface tension of the drop. When the drop is stopped, its kinetic energy is transferred to the spore which thus jumps off. This mechanism is explained and illustrated in the figures 6.120-6.123, 6.126-6.128. The trajectory of the spore depends on its initial velocity, its mass and its shape, as shown in the figures 6.129-6.131.

THE NUMBER OF STERIGMATA (pp. 379-386). Frequently four sterigmata are formed on a basidium, but some Hymenomycetes form basidia with one, two, three or five to eight sterigmata and spores (fig. 6.18-6.24). Only the two-spored and a few three-spored basidia have been studied in some detail and their nuclear history is summarised in figures 6.22 and 6.23.

BASIDIAL TYPES. - Morphological criteria, as outlined in the key below, have been used to decribe basidial types, each with several subtypes (pp. 392-399, fig. 6.31-6.37):

1. Basidia terminal (but sometimes on short lateral hyphae).
   2. Probasidium vesiculose, "germinating" with a metabasidium: **URNIFORM BASIDIA**
      a. Basidium proliferating: **Repetitive urniform basidium**
      b. Stichobasidium: **Urniform basidium s.str.**
      c. Chiastobasidium: **Utriform basidium**
   2* Probasidium not vesiculose; mature basidium ± club-shaped: **CLAVOBASIDIUM**
      a. Proliferating basidium: **Repetobasidium**
      b. Not proliferating: **Clavobasidium s.str.** The location and orientation of the nuclear divisions in the clavobasidium have been used to define **stichobasidia, hemichiastobasidia** and **chiastobasidia** (as explained in the figure 6.25).

1* Basidium lateral: **PLEUROPBASIDIUM**
   a. Probasidium vesiculous: **urniform pleurobasidium**
   b. Probasidium biradicate: **Podobasidium**
   c. Basidium not biradicate: **Pleurobasidium s.str.**

Several **morphological variations** of the clavobasidium are described (pp. 399-403). Sclerobasidia have thickened walls, either from base to top, including the sterigmata, or only at the base (fig. 6.38, 6.39), and the crassobasidia of some *Amanita*-species develop irregularly thickened walls (Tulloss & Halling 1997). Both basidial types occur intermixed in hymenia made of normal basidia, and both also pruduce thick-walled spores. In some Aphyllophorales the basidial wall is regularly amyloid, spiny or incrusted with a gelatinous material (fig. 6.41, 6.42). Basidium with secondary septa (fig. 6.40) or coloured contents (fig. 6.42) may be present between otherwise normal basidia in some Hymenomycetes.

The **siderophilous granulation** was discovered in mature basidia of *Lyophyllum* by Kühner (1938b) who called it "granulation carminophile" because it stains deeply in acetocarmine. Cytochemistry, fine structure and development of the granulation has was by Clémençon (1966, 1967a,b, 1969, 1974) who proposed to replace "carminophilous" by "siderophilous" to express the granulation's affinity with iron and other metals rather than with carmine. The granules are ERV

that grow so big as to become visible in the light microscope and that contain basic proteins capable of binding iron and other metals made visible by the carmine or other methods, e.g. haematoxylin or prussian blue (fig. 6.26-6.30). They also contain acid phosphatases (fig. 6.28). According to their size and number Clémençon (1978) distinguished 5 types: The **macrotype** is the classical siderophilous granulation as seen in *Lyophyllum, Calocybe* and *Termitomyces.* The **gigas type** becomes very big and may grow up to 5 µm. It is rather rare. In the **oligotype** only a few granules are formed, and these may stay quite small, but they are still visible in the light microscope, but the granules of the **microtype** and of the **cryptotype** are too small to be seen. If they are very numerous they may result in a diffuse dark "cytoplasmic" staining of the basidium, as in some *Entoloma* species (microtype), but if they are scarce, as in *Agrocybe praecox,* they are not manifest at all in the light microscope, though still visible, of course, in the electron microscope.

THE "TULASNELLA-BASIDIUM" of the gelatinous-corticioid genus *Tulasnella* merits special attention (*Tulasnella* usually is not considered to be a Hymenomycete, but the genus is included in the book because it is one of the marginal and very interesting taxa). Here the four meiocytes are externally located on top of the basidium, and each meiocyte buds a sterigma and a ballistospore (fig. 6.43).

THE BASIDIOSPORES (pp. 405-502) have three biological functions, but those functions are not equally active in the different species of Hymenomycetes: **Colonisation** of new substrates, **genetic complementation** of already established mycelia, and **warfare** against ecological competitors. The last two functions depend on hyphal fusions of the germ mycelium with the hyphae of a mycelium already in place. When the two hyphae are compatible, nuclear exchange may occur leading to a genetical enrichment of the mycelia, but in the case of incompatibility death follows hyphal fusion thus damaging the established mycelium. The genetic complementation was challenged by Worrall (1997), as somatic incompatibility often prevents genetic exchange.

Form and size of the basidiospores vary in astonishing ways. Table 6.2 p. 407 shows some of the smallest and of the biggest basidiospores produced by Hymenomycetes. The figure 6.44 compares the volumes of the spores of the Hymenomycetes with those of the spores of comparable Ascomycetes (left graphic) and the spores of the Agaricales with those of the Aphyllophorales (right graphic). Whereas the volume difference with the Ascomycetes can easily be explained (ascospores are shot upwards into turbulent air and tend to be bigger for better penetration of the air, basidiospores usually are liberated within the turbulent air and should stay suspended as long as possible; and the spores of Agarics and Boletes must avoid being shot horizontally into the opposite hymenium), the difference between the basidiospore size of Agarics and Aphyllophorales has no evident or easy explanation.

The form of the spores and the surface markings ("ornamentations") are extremely varied and can be used in taxonomy. Some examples are given in the figure 6.45, all spores drawn to the same magnification. The figure 6.46 defines the basic morphology and terminology common to all those spores. Of all thes spores those of the genus *Entoloma* have received special attention, as resumed in the figures 6.47-6.49.

The spores, although taxonomically important, show considerable **variation of size and form** often ignored by taxonomists. Some variations are shown in the figures 6.50-6.54 and in table 6.3 on p. 420. Spore **polymorphism** is also a widespread phenomenon which can be expressed using a logarithmic measure P (Clémençon 1997). Some examples are shown in figures 6.55 and 6.56. Table 6.4 shows some P values for spores taken from a spore print and from the gills. Within a given species there is no statistically significant difference. This contradicts the often heard opinion that mature spores from a spore print show less variation that mature spores taken from the gills, as advocated by Josserand (1952) and Smith (1972).

Quite different from polymorphism is the rare **heterospory** of some Agarics, as shown in the figure 6.57 and documented in table 6.5 p. 424.

The **spore wall** of the basidiospores of the Hymenomycetes is very rich in fine structural features leading to a wealth of different architectures, surface markings and chemical reactivities (pp. 425-487). These differenciations are constant on a species level and frequently characteristic for genera or even families.

The fine details of the spore wall architecture are not fully visible in the light microscope. The electron microscope has added many unsuspected details and has created the need for a new terminology of the spore wall layers. The traditional light optical terminology is based on the relative position of a wall layer and can be qualified as being an analog system. The terminology based on electron optical analyses is

a homology system using fine structural and developmental criteria to identify wall layers and wall architecture. It is therefore not very astonishing to see that the two are not completely compatible.

The spore wall terminology based on light microscopy is explained in the figures 6.59 and 6.60. On first sight is seems easy, but since the visibility of the layers depends not only on the spores but also on the mounting medium and the quality of the optical system used, and since the interpretation of what one sees depends on the experience of the observer, the light optical terminology is very often confusing and even contradictory between different authors (even optical haloes have been misinterpreted as wall layers).

The spore wall terminology based on electron microscopy is based on the assumption that two basic classes of teguments are present in all spores: the **myxosporium** and the **eusporium.** Those are thought to be homologous with the outer (alkali-soluble) and the inner (alkali-resistant) layers of the hyphal wall. Indeed, the alkali-soluble myxosporium covers the alkali-resistant eusporium, the eusporium being considered the spore wall proper, the myxosporium its more or less gelatinous or mucilaginous (more rarely hard) covering frequently forming the surface ornamentations, such as warts, spines or ridges. After fixation with permanganate (which gives more detailed and more contrasted images of the spore wall layers than aldehydes do) the layers of both, the myxosporium and the eusporium appear to be made from mixtures of electron dense (appearing dark) and electron transparent (appearing bright) substances in very different proportions and a wide range of graininess. Sometimes transparent material is suspended in a dark ground mass, sometimes dark material appears suspended in a transparent ground mass. From mechanical behaviour (e.g. when two spores touch one another) and chemical behaviour (in alkali or acids) it seems that the electron transparent material is hard and mechanically stable (but somewhat deformable), and that the dark mass is alkali-soluble, mucilaginous or gelatinous.

The **eusporium** is composed of an electron transparent, alkali-resistant substance containing varying amounts of an electron-opaque, finely dispersed substance. Often the innermost zone of the eusporium is devoid of an opaque substance and therefore appears entirely transparent. This zone may be considered to be a layer of the eusporium and was called **corium** by Clémençon (1970). Very often the eusporium shows two or three strata of granular appearance, the electron-opaque substance being dispersed in the corium-substance. Since the electron-opaque substance is thought to be the same substance making up the tunica (a form of the myxosporium, cf. below) those strata are collectively called a **coriotunica.** The coriotunica usually is the thickest part of the eusporium, and the corium may be absent. When the difference between two layers of the eusporium or between two strata of the coriotunica is big and the boundary between them is sharp, then two wall layers may be visible in the light microscope.

The **myxosporium** (Antoine-Besson 1972) shows greater architectural variation than the eusporium. All its forms are derived from a **primary mucostratum** that develops as a black layer just below the wall of the apophysis. At maturity the wall of the apophysis gelatinizes and forms the very fine **sporothecium** covering the whole spore. In most cases a floccose black outer stratum, the ectosporothecium is separated from the primary mucostratum by a very thin and totally transparent stratum called the endosporothecium. Probably those two strata correspond to the two layers of the original apophysis wall, but Kühner (1980) thinks that the whole myxosporium corresponds to the outer layer of the original basidial wall.

In some spores there is no further development of the myxosporium, but in many others the primary mucostratum undergoes dramatic changes leading to very different types of surface markings such as warts, spines, etc., called **ornamentations.** The thicker the primary mucostratum is, the higher the ornamentations will be. The mechanisms leading to the ornamentations are selective hardening and selective liquefaction of the mucostratum. Hardening leads to a more compact and less opaque body of firmer, cartilaginous or even hard texture. In most cases there is some primary mucostratum left covering all or parts of the firmer and more transparent bodies. That is the residual mucostratum. In that way warts may condense in the mucostratum and some residual mucostratum may be present between the warts and the sporothecium. If a continuous basal layer of electron transparent material is deposited between the eusporium and the mucostratum this layer is called a **podostratum.**

Four basic architectures of the myxosporium may be distinguished, the **tunica**, the **epitunica**, the **sclerotunica** and the **tectum** (fig. 6.62).

Examples of spore wall architecture types are grouped into the following categories:

a) Spore wall consisting only of one single, thin layer (fig. 6.63);

b) Myxosporium thin, coriotunica weakly developed (fig. 6.64);

c) Myxosporium thin or absent, coriotunica well developed (fig. 6.65);

d) Myxosporium well developed, floccose or granular (fig. 6.66-6.68);

e) Myxosporium homogeneously opaque, soluble in hot alkali: the **tunica** (fig. 6.59),

f) Myxosporium moderately opaque and heterogeneous, gelatinous, forming ochre to brown, verrucose or daedaloid ornamentations quickly soluble in hot alkali: the **epitunica** (fig. 6.70-6.73);

g) Myxosporium moderately opaque, hard, slowly soluble in hot alkali: the **sclerotunica** (fig. 6.74-6.76). It may be a solid, even layer without any sculpture marks, or it may be marked by deep, small holes leading to a cheese-like appearance (fig. 6.75) or by deep elongated grooves leading to longitudinal ridges (fig. 6.76).

h) Myxosporium transparent and heterogeneous, slowly soluble in hot alkali: the **tectum**. The tectum of the Russulales and of *Bondarzewia* is partially covered by a residual mucostratum located under the sporothecium and which has become amyloid (fig. 6.77-6.79).

Those eight categories are by far not exhaustive, and a few as yet **unclassified myxosporial types** are shown in the figures 6.80-6.94.

Some spores have been described with blisters or a partially detached outer layer ("calyptrate spores") or as being "surrounded by a loose spore sack" as shown in fig. 6.95-6.100. All those structures are formed by the thin detached myxosporium (fig. 6.96, 6.101). First being mucilaginous then gelatinous the myxosporia of neighbouring spores may coalesce and form a single bag with two or three spores in it (fig. 6.97, 6.99).

The **plage** (a French word pronounced with a long "ah" as in "army" and meaning a bald spot or a beach) is a region of very low or missing ornamentation located at the suprahilar depression (fig. 6.102-6.103). It is common in some Cortinariaceae, but can also be observed in some other fungi, such as in the genus *Melanoleuca*. Usually the limit of the plage is clearly visible in the light microscope as a fine line.

The **evanescent ornamentation** described by Locquin (1942, 1943) should be re-investigated (fig. 6.104).

Apical differentiations of the spore wall are common in some groups of fungi (pp. 475-487). Based on light microscopy the germ pore, the callus and the papilla have been distinguished, but the callus was so ill-defined by Heim (1931) that it became a much confused issue. Studying Heim's material it became evident that the callus is a type of germ pore, so that term is not accepted in this book.

The **germ pore** is an apical (sometimes slightly lateral) discontinuity of the eusporium, but it is not a hole. It becomes visible in the light microscope by its lack of pigmentation or by its different refringence. It may contain a plug of electron transparent material sometimes staining metachromatically in toluidine blue. Many different architectures have been described for germ pores, and some are shown in the figures 6.105-6.117.

The **papilla** is an apical swelling of the spore wall leading to a dome-shaped mound often showing a heterogeneous structure (fig. 6.118-6.119).

The **architecture of the apiculus** varies greatly. Some examples are shown in fig. 6.124-6.125.

Germination of the basidiospores may produce a germ hypha (direct germination) or a germination vesicle that then produces a hypha (indirect germination). Most spores germinate apically or at the apicular end, a few germinate laterally. Examples are given in fig. 6.132-6.136.

7) Cystidia, Pseudocystidia and Hyphidia (pp. 503 - 586)

Historical notes. – Cystidia were described by Micheli (1791) as "corpori diaphani" and tentatively identified as flowers without petals (fig. 7.1). Then Buillard (1791) made drawings showing cystidia as male organs fecundating basidia (fig. 7.2), an erroneous view maintained as late as 1837 and 1881 with the modification made by Smith that the cystidial grains attach to the spores rather than to the basidia (fig. 7.3, 7.4). Some thickwalled cystidia with thin walled apex may release their cytoplasm when crushed under the cover glass thus inducing the above mentioned ideas (fig. 7.5).

To name cystidia two terminologies have been proposed:

1) Fayod (1889) and Buller (1922, 1924) developed a **topographical** terminology indicating only the location where a cystidium is found on an agaric: **Dermatocystidia** on the pileus, **pleurocystidia** on the sides of the gills, **cheilocystidia** on the gill edge, and **caulocystidia** on the stipe surface. Much later the term **endocystidium** was added to designate cystidia completely buried in a trama.

2) A different approach has been taken by mycologists studying Aphyllophorales to create a **morphological** terminology. Léveillé (1837) proposed the term **seta** for the thickwalled and pointed cystidia of *Hymenochaete*, and Cooke (1879) used the term **metuloid** for the thickwalled cystidia of *Peniophora*. It is somewhat obscure how the term **gloeocystidium** came into general use for secretory cystidia after its use as a name for a corticioid genus. The **cystidioles** were introduced by Bourdot & Galzin (1927) for small cystidia. The term is still in widespread use today although it should be avoided, because it is only based on the small size and on the level of its insertion in the hymenium. Size is a real bad criterium, and the insertion level varies greatly even among true cystidia. Höhnel & Litschauer (1907) called the much branched, tree-like hyphae present in the hymenium of some corticioid fungi Dendrophyses, a term changed into **Dendrohyphidia** by Donk (1956) to avoid the terms ending on -physis used in ascomycete terminology. The hyphidia have been specified according to their morphology to distinguish **dichohyphidia** and **acanthohyphidia.** Ends or tips of secretory hyphae or of sclerified hyphae penetrating into the hymenium to simulate true cystidia were called **pseudocystidia** by Kühner (1926) and **tramal cystidia** by Lohwag (1941). Then in 1944 Romagnesi created a morphological classification of cystidia of agarics completely neglecting the terminology used by the mycologists studying aphyllophorales. Thin walled cystidia are **leptocystidia,** thick walled ones are called **lamprocystidia**. The gloeocystidia of the Russulaceae have been named **macrocystidia,** and the sometimes yellow secretory cystidia of the Strophariaceae have been called **chrysocystidia.** Other secretory cystidia received the name of **coscinocystidia** (*Linderomyces,* Singer 1947) and **phaeocystidia** (*Fayodia deusta,* Clémençon 1972b), but those, like the macrocystidia, should be reduced to simple forms or modifications of the gloeocystidia. Thickwalled pseudocystidia were named **skeletocystidia** by Donk (1964), and septate (sometimes even clamped) hyphae found in the hymenium in place of cystidia were called **septocystidia** by Cunningham (1953) and **hyphocystidia** by Donk (1964).

All those cystidial types intergrade and limits seem artificial although the extreme end points give the illusion of well defined and well separated cystidial categories (fig. 7.6).

The **terminology used in this book** differs somewhat from the traditional terminology (table 7.1 p. 515). As the title of this chapter suggests, **three main classes** are recognised: Cystidia, pseudocystidia and hyphidia (table 7.1 p. 515).

1. CYSTIDIA (pp. 516-566).

A term introduced by Léveillé (1837) for the "corpori diaphani" of Micheli (kystos = bladder), but used today in a much wider sense. Included here are also deuteroplasmatic (secretory) cystidia that are sometimes but wrongly called pseudocystidia (e.g. by Singer 1986).

1A. Deuterocystidia are true cystidia with deuteroplasm. Only two types are recognised here: chrysocystidia and gloeocystidia. **Chrysocystidia** (chrysos = golden yellow; **pp. 516-523**) are endosecretory cells with a deuteroplasm deeply staining with cotton blue or patent blue V and often but by far not always becoming yellow in age (after death?) or in alkali (older chrysocystidia only). Their development and cytology are explained in the figures 7.7-7.12. Two subtypes may be recognised: the semiovatus-type (named after *Panaeolus semiovatus*) never becoming yellow (but containing a secreted body staining in cotton blue), and the fasciculare-type (named after *Hypholoma fasciculare*) rapidly becoming dark yellow. It is possible that the yellowing cystidia of some tropical boletes should be considered as belonging to a third type of chrysocystidia (fig. 7.13). The **gloeocystidia** (gloios = resin; **pp. 524-533**) are endosecretory cystidia with a deuteroplasm not becoming yellow in alkali and not containing a central mass deeply staining in cotton blue. Gloeocystidia may be thin- or thickwalled, smooth or warty or incrusted, and they contain two, rarely more, nuclei. After death the deuteroplasm may crystallise and dramatically change aspect. **Examples** of gloeocystidia and their cytology are given in the **figures 7.14-7.20.** They include the macrocystidia, the phaeocystidia, the coscinocystidia and the traditional gloeocystidia with finely dispersed and often oily deuteroplasm. The deuteroplasm of some gloeocystidia stain dark greyish blue in a solution of an aldehyde (e.g. vanillin or benzaldehyde) in strong (60-70%) sulfuric acid, and those cystidia have been called "sulfo-aldehyde positive cystidia" or simply sulfocystidia, a term rejected in this book. For some historical confusion the term macrocystidia has been limited to the "sulfo-aldehyde positive cystidia", but this is contrary to the original definition of the macrocystidia.

1B. Alethocystidia: true cystidia without deuteroplasm (aleth = true). Numerous forms. Many names have been proposed, but some are rejected in this book (list on pp. 584-586. The following types are recognised: **Acanthocystidia** (fig. 7.21) are slender hyphal end cells with apical

warts or thorns. They may be thick-walled and become coloured, and they resemble hyphidia by their disposition. Known from *Stereum* and *Xylobolus*. **Astrocystidia** (fig. 7.22) are slender cells bearing an apical cluster of radiating crystals of calcium oxalate. They are reminiscent of the lagenocystidia but differ in the disposition of the crystals. So far known only from the corticioid fungus *Resinicium*. **Halocystidia** (fig.7.23) as found in *Resinicium* are characterised by a spherical head with a columella (recalling the sporangium of a zygomycete). The head contains many drops, some of them staining with Sudan III, but the columella is devoid of the drops. *Physalacria* and *Hormomitaria* may also have halocystidia (called oleocystidia by Corner 1950). **Lagenocystidia** (fig. 7.24, 7.25) resemble astrocystidia except the disposition of the crystals in elongated sheaths around the thin apical part of the cell. Known from the corticioid genus *Hyphodontia*. Examples of similar cystidia (but not called lagenocystidia) from other Hymenomycetes are shown in fig. 7.26. **Lamprocystidia** are thick walled alethocystidia, frequently excretory (**pp. 542-551**). The concept is not satisfactory since there is no sharp limit between "thin" and "thick" walls in cystidia (i.e. it is impossible to decide from what thickness on a wall is "thick"). The lyocystidia and the thick-walled gloeocystidia, lagenocystidia, ornatocystidia, and septocystidia are excluded from the lamprocystidia, but contrary to wide spread usage the setae and setoid cystidia are included. The following subtypes, recognised by some mycologists as independent cystidial types, may be distinguished: the **Inocybe-type** (lamprocystidia in the narrowest sense) is explained in the figure 7.27; **metuloids** (in the narrow sense): fig. 7.28-7.30; the **Pluteus-type**: fig. 7.31; **setoid cystidia**: fig. 7.32; **setae:** fig. 7.33, 7.34. The crystal bearing lamprocystidia shown in fig. 7.35 resemble the Inocybe-type, but their cytology is not known well enough to allow a classification. The thick-walled cystidia of the fig. 7.36 are as yet unclassified lamprocystidia. The **leptocystidia** are thin-walled alethocystidia, and the same remark as formulated for the lamprocystidia also applies to leptocystidia: when is a wall "thin"? Thin-walled ornatocystidia, paracystidia, scopulocystidia and the trabecular cystidia are excluded from the leptocystidia since they are considered to be separate alethocystidial types. Many leptocystidia are excretory, and the mechanism of the **transparietal excretion** is explained in the fig. 7.37 and 7.38. Further examples of leptocystidia and their cytology are given in the fig. 7.39-7.42. **Lyocystidia** are characterised by thick walls that dissolve or greatly swell in alkali. They occur in the crust fungi of the genus *Tubulicrinis* and in related genera. Some lyocystidia are covered with a thin layer of very fine hyphae (fig. 7.44, *Litschauerella*). The elongate **ornatocystidia** of the genus *Subulicium* are beautifully adorned with artistically disposed crystals (fig. 7.45, 7.46). The **paracystidia** are the thin-walled cheilocystidia of *Inocybe*-species, as defined by Kuyper (1986), but this term may apply to the homologous cells of other agarics. The "broom cells" of *Cymatellopsis* have been called **scopulocystidia** (fig. 7.47), and the term may also be used to describe similar cells of the agarics *Marasmiellus* and *Mycena*, but the short-warted "broom cells" of those genera are excluded. The term **trabecular cystidia** introduced in this book designates the big "space maker cystidia" of the genus *Coprinus* (fig. 7.48-7.51). They not only keep the gills from touching one another, but they also give mechanical stability to the gills during pileus expansion. The apexes of the trabecular cystidia are anchored in the hymenium of the opposite gill by making contact with the **cystesia** whose development they induce (fig. 7.49-7.51).

2. PSEUDOCYSTIDIA (pp. 566-571), a term introduced by Kühner (1926) designates the apical parts of a special hypha penetrating into the hymenium, thus simulating true cystidia. The "special hypha" may be deuteroplasmatic (a heteroplerous hypha), an aseptate sclerohypha (usually a fibre hypha), or a septate hypha different from the generative hyphae of the hymenophore by its much larger diameter or by its surface markings. Most "special hyphae" protrude significantly beyond the general level of the basidia. According to the 3 types of the "special hyphae" mentioned above three types of pseudocystidia are distinguished in this book. The **Heterocystidia** are formed by heteroplerous hyphae, the **skeletocystidia** by fibre hyphae and the **septocystidia** by septate hyphae. Examples are explained in the figures 7.52-7.56. Singer (1986) calls all secretory cystidia pseudocystidia, but that use is against the original concept and not accepted by most mycologists.

3. HYPHIDIA (pp. 572-576) are proper of the **catahymenium.** Their role is to protect the basidioles hidden in the deeper regions of the "hyphidial hymenium" formed by the hyphidia (fig. 7.57, 7.59). According to their form acanthohyphidia, dendrohyphidia, dichohyphidia and dichofibres may be distinguished, as illustrated in the figures 7.57-7.61.

LIANA-HYPHAE, HYPHAL PEGS AND CYSTIDIAL PEGS (pp. 577-582). Some cystidia may be covered by liana-hyphae growing thigmotactically on their surface, sometimes even producing basidia (fig. 7.62, 7.63). Similar thigmotropic growth may lead to complex cystidial pegs or to hyphal pegs (fig. 7.64-7.67). They may grow geotropically downward or they may grow independent of gravity in a horizontal direction. Their biological significance is unknown.

TERMS NOT RECOMMENDED FOR USE. A list of cystidial terms not used in this book but of wide acceptance is given on pp. 583-584.

REJECTED TERMS. A list of rejected cystidial terms is given on pp. 584-586.

8) Basidiomes (pp. 587 - 715)

The organ producing basidia and basidiospores (the mushrooms, toadstools, etc.) have been called fruit body, carpophore, basidiocarp, sporocarp, sporophore and receptaculum by different authors. Today many mycologists refrain from using those and similar names and prefer the term **basidiome** instead. That term was used for the first (and probably last) time by Donk (1969), but it was Maas Geesteranus who formally introduced it in 1970 and 1971 (He claims to be the author of the term and that Donk used it after having heard it from him. Oral communication to the author of this book). Convenient and convincing as the term basidiom is, it is not free of a minor problem. Introduced to replace "fruit body" and the other terms listed above, it covers by definition and by linguistic evidence also all other structures producing sporulating basidia. Some fungi (e.g. *Armillaria*) usually make fruit bodies, but also produce basidia and basidiospores on the mycelium (see pp. 158 ff.). Clearly a population of mycelial basidia is not "the fruit body" of this fungus, but it is still a basidiome. That conflict is a minor problem and can easily be solved by using the term **mycelial basidiome** for the population of mycelial basidia. It differs from the fruit body by the lack of specialised plects with specialised tasks, such as protection of the hymenium, increase of the sporulating surface or helping spore dissemination.

The smallest known basidiome is a tiny sphere only 20-100 µm in diameter *(Mycostigma aegeritoides)*, the biggest one an American polypore that can grow to as much as 130 kg *(Oxyporus nobilissimus)*.

Historical notes. - Only macroscopic features of the fruit bodies were used by the early taxonomists, the one notable exception being Persoon (1794) who named the basidial palisade a **hymenium** and who used that name and concept to define the Hymenomycetes. The study of the light optical anatomy of the basidiomes began only in the middle of the 19th century with Bonorden (1858) and Hoffmann (1861), but Fayod (1889) was the first author to introduce separate terms to describe the plects and organs of agarics. Although some of his terms are still in use, many are inacceptable today because of their different use in botany or because they are based on faulty observation or interpretation. In 1937 Lohwag and Lohwag & Peringer created new names to replace the objectionable terms used by Fayod and to introduce new terms of their own, and in 1941 Lohwag published his "Anatomie der Asco- und Basidiomyceten" to sum up all knowledge accumulated until then. But only few of his terms are still in use today.

The plects of ascomycetes were characterised and named by Starbäck in 1895, and today his terms are in widespread use among mycologists studying ascomycetes. There is also a tendency to use them for Hymenomycetes, but in this book other terms are preferred.

To describe the hyphal composition of the plects of polypores Corner (1932a,b) introduced his **mitic system** used extensively by Cunningham (1954) and later polypore taxonomists to describe the structure of polypores (fig. 8.7-8.9). That system is useful but not fully adequate for agarics, so the terminology of the mitic system is expanded in this book (table 8.1, p. 608).

Carpogenesis (development of basidiomes) of agarics and boletes was studied by Atkinson and his collaborators at the beginning of the 20th century in America. Then Kühner (1925-1929) analysed the development of some pileo-stipitate Hymenomycetes, and finally Reijnders (1933-1993) published many studies on the fruit body formation of agarics and boletes and created a great wealth of new concepts and terms. Reijnders' terminology has been widely accepted but it suffers from many inconsistencies (rarely also of contradictions) and has grown into a complicated and sometimes also confusing collection of juxtaposed terms without hierarchical structure.

Basidiome types and configurations of the hymenophore. – In this book **six basidiome types** with plectological structures and five hymenophoral configurations are distinguished (fig. 8.1). The fruit body types can be understood as resulting from reactions to gravity and rain.

Positive geotropic fruit body initiation is characteristic for **cyphelloid** and **mucronelloid** (stalactite-shaped) and part of the **corticioid** basidiomes; the fruit body initiation of the **dimidiate**, and the rest of the corticioid basidiomes is independent of geotropism; and the **clavarioid** and **stipito-pileate** basidiomes are negatively geotropic. Please note that the geotropic behaviour of the fruit body initiation is quite different from that of the growing basidiome, e.g. dimidiate fruit bodies usually show a positive georopic orientation of their hymenophore and a strong geotropic reorientation of growing new parts after a change of their spatial position (e.g. when an upright tree trunk has fallen down resulting in a completely wrong orientation of the fruit body). Also the gills of an agaric are strongly positive geotropic, but the fruit body as a whole is negatively geotropic. Rain is catastrophic for the spore release, because a basidium cannot function when immersed in water, the apicular drop mechanism being disabled. Thus Hymenomycetes either replace old basidia by overgrowing them with new basidia (thickening hymenium of clavarioid fungi) or they protect the hymenium from liquid water by forming an umbrella (dimidiate, stipito-pileate and cyphelloid fruit bodies.

The **five hymenophoral configurations** are **smooth, warty to spiny, folded, tubular** and **lamellate** (fig. 8.2). They increase the sporulating surface with unequal efficiencies, the best solution being the gills (fig. 8.3).

The fruit bodies gain **mechanical stability** by turgescence, by sclereification of hyphal walls or by gluing hyphae into a cartilaginous plect. Gelification is important as a water storage device (whole fruit bodies) and as a protection against rapid dehydration (gelatinized surface layers).

Phylogenetic speculations. In the ideas presented in this book, the **most primitive holobasidiomycete** is neither a Hymenomycete nor a Gastromycete. It is a saprophytic basidiomycete without any specialisation that produces primitve basidia (long urniform basidia with an inconstant number of spores) and whose basidiospores do not jump from the sterigmata. There is no plect to protect or to expose basidia and therefore the primitive basidiome is not yet a fruit body. The fungus *Ambivina filobasidia* may serve to illustrate such a fungus (fig. 8.4), but *Ambivina* itself probably is not "the ancestor." From here **two main developmental lines** may have developed, as shown in the figure 8.6: A) the fungi that put ecological emphasis on the **exposition of the basidia** for more efficient spore dispersal (at the risk of being readily eaten by predators or of drying out prematurely), and B) the fungi that choose to **protect the precious basidia** from dessication and from predators by including them in closed fruiting bodies. The first line resulted in primitive corticioid fungi rapidly developing an exposed hymenium, the second line resulted in primitive hypogeous Gasteromycetes. Within the Hymenomycetes two developmental ideas can be distinguished, one with ± **persistent basidiomes with sclerified hyphae,** the other with ± rapidly **putrefying basidiomes** made from thinwalled physalohyphae. On the next level the six basidiome types and the five hymenophoral configurations come into play. The secotioid fungi may be derived from the primitive gastromycetes or from the agarics, and the agarics may be derived from secotioid and/or from cantharelloid fungi. The figure 8.6 also shows progressive (top of the figure) and regressiv (bottom of the figure) phylogenetic developments. Those speculations are based almost exclusively on morphological data, as molecular data were rare at the time when the manuscript was edited (spring 1997).

Plectology of the Basidiomes. – The tissues of higher plants bear names ending on "–enchyma" meaning "the poured in" and the description of the tissues is known as histology. Fungi have no tissues in the histological sense such as plants or animals have, as the hyphae are combined in quite a different way to form bigger structures that resemble a sheet or a knot of cotton wool. Those have been named "Geflechte" rather than "Gewebe" in German, and the corresponding scientific term "plectenchyma" was proposed by Lindau (1899). In this book the linguistic root "plect" is used but in final position rather than at the beginning of a term. Consequently the term **"histology" is replaced by "plectology,"** and the "plectenchyma" of botanists and most mycologists is replaced by a **set of new terms** in a similar way as the tissues of plants or animals are described by a set of terms.

Four groups of plects can be seen in mature fruit bodies of Hymenomycetes: **Main contexts** (Grundgeflechte) making up the "flesh" or main body context of the basidiomes. **Hymenial layers** (Hymenialgeflechte) covering the hymenophore, producing basidia and sometimes also cystidia and/or hyphidia. **Cortical layers** (Corticalgeflechte) cover the surfaces of the basidiome other than the hymenophore like a skin or rind and often lend special mechanical properties to those surfaces. They are homologous with the hymenial plects and may produce cystidia and scattered basidia.

Velar layers (Hüllgeflechte) surround the carpophore to protect it from desiccation, abrasion and small predators; but they may be completely absent from some basidiomes. Protective layers develop from **primordial tramas** and may grow considerably during fruit body development. Those **metablemas** are visible on fully expanded basidiome in the form of "veils" of all sorts, annuli, cortinas and volvas.

It must be stressed that no "conducting context" or "conducting plect" (Leitungsgeflecht) is present, as the "conducting hyphae" imagined in the 19th century do not *conduct* anything, they simply *contain* something (the deuteroplasm).

The plects are named and described according to their architecture, function and relative position, and their appearance is described using adjectives, as e.g. in "intricate ixocutis," but it is not of general usage to describe them according to their mode of formation. A special terminology, the "mitic system" has been developed to describe contexts composed of different hyphal types.

The **mitic system** has been worked out to describe polypores. It is not well adapted to agarics and boletes, as it is incomplete. In this book some amendments have been proposed, as shown in **table 8.1 p. 608**. The basic ideas are illustrated in the fig. 8.7-8.9 showing diagrams of a monomitic, a skeletodimitic and skeletotrimitic system. The **amendments** consist in adding secretory hyphae and supporting hyphae to the set of elements making up a mitic system, whereas in the classical mitic system those two hyphal types are simply considered to be "generative hyphae." Tetramitic systems have not been described but they are conceivable, as e.g. in a skeletotrimitic plect that also contains secretory hyphae. It must be noted that a fruit body may change its mitic system during maturation, and that frequently different parts of a basidiome (e.g. the basal plect and the hymenophoral plect) have different mitic composition.

The **main contexts** (Grundgeflechte). – The type of hyphae and the different possibilities of their arrangement define the structure and mechanical properties of the "flesh" or main supporting context of a fruit body. The morphology of a main context may be described using Starbäck's terminology of 1895, as shown in fig. 8.10, extended by two more types shown in fig. 8.11. A different aspect of the main contexts is expressed by the way the hyphae are put together to form a basidiome trama. In a **thigmoplect** the hyphae are in close contact with one another, leaving no (or almost no) air spaces between them, but the hyphae are not glued together; there is no interhyphal binding mass (fig. 8.12). Thigmoplects are frequent in young basidiomes. During fruit body expansion they often transform into **areoplects** because the hyphae are moved away from one another without the spaces being filled with an interhyphal material other than air or water (fig. 8.15). In a **colloplect** a tough (and usually elastic) interhyphal mass is present between the hyphae transforming the trama into a stiff and cartilaginous mass. Colloplects are not very common. They are more frequent in cortical plects than in the main plects (fig. 8.13). In an **ixoplect** the interhyphal mass is gelatinous, storing much water, the resulting context often being moist or slippery to the touch. They are very frequent and occur also in cortical layers (fig. 8.14).

The **hymenial layers**. – In this book three classes of hymenia are distinguished:

1. Basidioles buried within a protective layer of hyphidia. The maturing basidia grow through this hyphidial layer to sporulate. The basidioles are not organised in a continuous layer. Diagram shown in fig. 8.16:
CATAHYMENIUM

1* Basidia not buried between hyphidia.

2. Basidia on (mostly) unbranched hyphae not forming candelabra structures. Diagram shown in fig. 8.16: **STELOHYMENIUM**

2* Basidia formed on candelabra hyphae, but the candelabras often hard to see because the hyphal cells become short or condensed. Diagram shown in fig. 8.16: **EUHYMENIUM**

3. Hymenium in a discontinuous layer of arachnoid structure: **Tilaiohymenium**

3* Hymenium in a continuous layer.

4. Hymenium thickening: **Auxohymenium**

4* Hymenium not thickening:
Leptohymenium

Examples of those hymenia are given in the figures 8.17-8.41.

The stelohymenium and the tilaiohymenium are primitive and rare; the catahymenium is uncommon; the auxohymenium and the leptohymenium are common.

In the gill fungi a few **modifications of the leptohymenium** have been distinguished:

1. No hymenial physalides present. The rigidity of the hymenium stems from the turgescence of the basidioles. Aequihymeniiferous:
Leptohymenia with a basidiolar architecture

2. Hymenium isotropic, spores not maturing in patches: *Armillaria*-type

2* Hymenium anisotropic, spores maturing in patches.
3. Patches of synchronous ripening of the spores microscopic, smaller than 0.1 mm²: *Inocybe*-type
3* Patches bigger, easily seen without a microscope: *Panaeolus*-type

1* With hymenial physalides; basidioles separated from one another. The rigidity of the hymenium stems from the turgescence of the physalides:

Leptohymenia with a physalide-architecture

4. Inaequihymeniiferous; basidia dimorph, trimorph or tetramorph: *Coprinus*-type
(Note that there are species of *Coprinus* that do not have this hymenial structure !)
4* Aequihymeniiferous.
5. Basidia monomorph: *Bolbitius*-type
5* Basidia dimorph, trimorph or tetramorph: *Leucocoprinus*-type

Table 8.2 p. 632 compares those modifications of the leptohymenium, and the figures 8.31-8.41 illustrate and explain them.

The **subhymenium** of the leptohymenia (p. 642) may be composed of more or less loosely arranged hyphae or it may consist of shortcelled, densely crowded hyphae resulting in a "cellular" appearance. It may be aeriferous or gelatinised. It produces the basidia and cystidia. The **hymenopodium** of the leptohymenia is a thin hyphal layer between the subhymenium and the gill trama. Its development form a thin central primordial hymenophoral trama is shown in fig. 8.42, and fig. 8.43 gives an example of an adult gill trama with a hymenopodium.

THE HYMENOPHORAL TRAMA OF THE HYMENOMYCETES. – A morphological discussion of the gill trama, dissempiment trama and other hymenophoral tramas must distinguish between the types of development (5 types were proposed by Reijnders & Stalpers (1992), but only four are recognised in this book) and the architectural types of the mature trama.

A) Types of development of the hymenophoral trama.

***Polyporus*-type** (trametoid type, Reijnders & Stalpers 1992): From a smooth surface hyphae grow out and form a slightly divergent, subregular or regular trama that gets thinner and thinner towards the edge. Then this trama begins to produce basidia (and often also cystidia) behind the tip that remains free of them for a long time. Sclerified hyphae may be mixed in. Diagram fig. 8.44, examples fig. 8.45; some fungi showing such developmental types are listed on p. 647.

***Cantharellus*-type** (cantharelloid type, Reijnders & Stalpers 1992): A basidial hymenium develops on a smooth surface. Through multiplication of the basidia the hymenial surface soon becomes bigger than the surface of the supporting hymenophor. As a result the hymenium produces folds and detaches locally from the hymenophor, creating a cavity. This cavity is invaded by hyphae stemming from the hymenophor and is thus being filled up again. Diagram fig. 8.44, example fig. 8.46; some fungi showing that developmental type are listed on p. 648.

***Agaricus*-type** (agaricoid and boletoid types, Reijnders & Stalpers 1992): At first the hymenium develops on a smooth surface (as in the *Cantharellus*-type), but then hyphae are growing out of the hymenophoral surface pushing down the hymenium and creating new basidia while growing downwards. The subhymenium is formed during the downgrowth of the hymenophoral trama hyphae. The thus formed primordial gill trama is usually divergent, but the structure of the mature gill trama may be very different. Diagram fig. 8.44, example fig. 8.47. Most gill fungi (Agaricales ss.l.) follow this developmental type.

***Amanita*-type:** Limited to the genus *Amanita*. Inside the irregular protoplect of the primordium a ring zone of subregular to regular trama arises. Then short horizontally oriented cells develop in regularly spaced radial zones that develop into primordial hymenia. By expansion of the primordial pileus radial slits arise between opposing hymenia thus creating the cavities between the gills. At first the gill trama is regular, but soon it becomes bilateral by the formation of obliquely diverging acrophysalides. Diagram fig. 8.44 p. 645; examples of mature gill trama fig. 8.65-8.67.

B) Structure of the mature hymenophoral trama. – Traditionally four gill trama types have been recognised since Fayod (1889) introduced them: the irregular, the subregular to regular, the bilateral and the inverse trama. In this book **twelve architectural types** are recognised and diagrammatically shown in fig. 8.48, pp. 650-651. In addition to those types, the gill trama may consist of different hyphal types (secretory hyphae and/or sclerified hyphae) resulting in **intermixed** tramas. **Examples** are shown and explained in the figures 8.49-8.73.

THE CORTICAL LAYERS. – The cortical layers are the structurally modified surface layers of a basidiome with the exception of the hymenium and velar layers. They are generically called **pelles** (sing. **pellis**) since Bas introduced the term in

1969. Two categories of terms are used and strictly separated conceptually: the topographic terms and the morphologic terms.

The **topographic terms** refer to the localisation and position of a cortical layer: **pileipellis** on the cap, **stipitipellis** on the stipe (note: not stipitepellis) and the **bulbipellis** on the bulb at the base of the stipe. The topographic terms also refer to the relative position of a cortical layer, since such a layer may be made of one, two or three strata that are called (from outside in): **suprapellis, mediopellis** and **subpellis.** If only one stratum is present it is called suprapellis, if two are present they are called suprapellis and subpellis.

The **morphological terms** describe the structure of the pelles. A **cortex** is not well delimited from the main context and consists of a gradually denser structure usually made from finer and finer hyphae as one approaches the surface. Singer (1986) calls that a "dense" surface. The **tomentum** is a loose, woolly layer of intertwined hyphae (note that the "tomentum" in the sense of many mycologists has a different structure here called a plagiotrichoderm, e.g. in *Stereum*).

The better differentiated pelles may be divided into two groups: a **cutis** is a hyphal pellis with ± repent hyphae ± parallel to the surface (pericline arrangement), and a **derm** is a hyphal pellis with ± erect hyphae (or at least the hyphae emerge in about a right angle from the supporting surface). Frequently the erect hyphae are very shortcelled or composed of spherocysts that may even become detached from one another. In such a way more evolved "cellular" pelles may arise that are still called derms.

Cortical layers may be **dry** aeroplects, **gelatinous** ixoplects or **resinous** crustoplects. Table 8.3 on p. 673 and the figure 8.74 show and explain the morphological terminology of cortical layers, and the figures 8.76-8.93 give some examples.

The **velar layers**, essentially being primordial plects sometimes visible on mature basidiomes, are discussed in the chapter dealing with the carpogenesis.

Pigment topography plays an important role in taxonomy. From the inside out the following topographical situations occur in Hymenomycetes (schema fig. 8.94): **intravacuolar** ("vacuolar") pigment (dissolved or solid); **intraplasmatic** ("plasmatic") pigment (dissolved or solid); **intraparietal** ("parietal") pigment, often difficult to distinguish from the following and necessitating highly corrected (apochromatic) lenses to be sure that no optical effects are mistaken for an intraparietal pigment ("membranal pigment" is wrong and should not be used); **epiparietal** (encrusting, often spelled "incrusting") pigments, very frequent and mostly ochre to brown and sometimes broken up into stripes, lines or flakes; **interhyphal** (tramal) pigments, often detached epiparietal pigments or precipitated between the hyphae, more rarely crystallised. Examples of fungi showing these pigmentation types are cited on pp. 690-692.

Necropigments are of a different nature: they develop within a cell (e.g. a cystidium, a basidium or a secretory hypha) after cell death. For examples see p. 692.

Pseudorhizae are formed by some basidiomes. Geopodia are not ramified pseudorhizae, sympodia are ramified pseudorhizae. See the examples and explanations given in the figures 8.95-8.100.

Sterile basidiome-like forms are produced by very few agarics. The **Rhacophyllus-forms** look like small *Coprinus*-species but instead of producing normal gills and basidia the hymenophore trama turns itself into bulbil-like **lysomeres** shown in figures 8.101, 8.102, 8.109 and 8.110. The development of *Rhacophyllus lilacinus*, the Rhacophyllus-form of *Coprinus clastophyllus*, is shown and explained in the figures 8.103-8.111. Three more Rhacophyllus forms were described in literature (see Reijnders & Malençon 1969), but only one has been linked to a *Coprinus.*

Stilboids are known only from *Mycena citricolor,* also called *Omphalia flavida.* They are tiny transformed basidiomes with an apical, pileus-like nod, the **apokybium** that detaches from the stipe and functions as a dissemination unit. See fig. 8.112-8.115.

Acanthocytes and Cherocytes are special cells found in only a few agarics. The former are very thick-walled spines arranged in star-like clusters occurring at the very base (actually on the lower surface of the base) and in the mycelium of *Stropharia*-species, but nothing is known about their presence in other genera. They seem to be quite fragile, as they break easily when crushed under the cover glass. See figures 8.116-8.118. Cherocytes are more or less spherical, thick-walled cells with massive spines found on the pileus of some tropical species of *Mycena* and *Amparoina.* They are illustrated in figure 8.119. Horak (1986) thinks they are cells from a veil.

Bacteria in basidiomes are very frequent in some species and quite rare in others. The differences shown in the graph of figure 8.120 are

not a result of more or less rotten conditions of the fungi studied but reflect genuine differences in fungal biology. But the biological significance of these non myco-pathogenic and symptomless bacteria is unknown. Sometimes they form quite large interhyphal colonies as shown in fig. 8.121. The case of intracellular bacteria in hymenial cells of *Rozites caperata* reported by Vasilev & Stepanova (1988) needs new investigation.

The cyanobacterium found once in the gill trama of a *Crepidotus* is an exception and does not transform this agaric into a lichen (fig. 8.112).

9) Carpogenesis
Primordial Development of Basidiomes
(pp. 716 - 890)

Initiation and formation of fruit body primordia and their development to basidiomes may be called carpogenesis, although the term carposome is rejected by some mycologists.

Historical notes. – The first published observation of basidiome development is that of Micheli (1729) showing a series of successive stages of an agaric, as seen with a hand lens from the outside, so that no internal structure is visible (fig. 9.1). One and a half centuries later more informative studies showed drawings of free hand sections made through fruit bodies of *Armillaria* (Hartig 1874), *Coprinus* (Brefeld 1877), *Agaricus* and *Amanita* (De Bary 1884, Fayod 1889) and some other agarics (fig. 9.2), but modern investigation started in America with the study of microtome sections of well fixed and embedded material by Atkinson and his collaborators in the period from 1906 to 1923 (lit. cited p. 717). The following period is European. It began with the publications of Kühner in 1925 and Reijnders in 1933 on the development of gill fungi and was still going on in 1997 (at the printing time of this book). Reijnders published many studies on the development of agarics and some boletes and created an extensive terminology to describe carpogenesis of those fungi. He was the main supporting author, and he published three important memories (Reijnders 1948, 1952, 1963) introducing and explaining his terminology that since then has been adopted by most modern mycologists (e.g. Watling 1978, Manachère 1978, Kühner 1980, Singer 1986 (written by Reijnders), Stordeur 1989, Watling & Moore 1993).

Since the times of Persoon and Fries the velar layers have been given great importance in the taxonomy of agarics (e.g. *Amanita* and *Agaricus*), probably by analogy with the historical recognition of Gymnospermae and Angiospermae in botany. That approach is still visible in some taxonomic publications, e.g. in Bresadola 1927-1933 and Konrad & Maublanc 1924-1930, where the "perfect" agarics showing a well developed veil are listed first. Similarly the authors studying carpogenesis of agarics stressed the importance of the veils, and Reijnders based his terminology almost exclusively on the spatial relation between the hymenium initial and the veils. The reduced importance of other aspects of fruit body development may have resulted in an overstress of the importance of the veils.

Reijnders' terminology (not used in this book) and the **new interpretation of carpogenesis** presented in this book are based on the results of about 60 authors studying nearly 400 species, most of them Agaricales. But many species have been studied in too advanced stages of development, or the studies are not detailed enough, so that our understanding of carpogenesis is based on far fewer species.

Carpogenetic Concepts and Terminology. – Parmasto (1986: 10) proposed to distinguish two physiological (and phylogenetical?) series of basidiomes based on their **reaction to gravity.** Positive geotropic fungi suspend their basidiomes on the lower surface of the substrate (such as a fallen twig) and grow downward or spread laterally. Negative geotropic fungi fruit upon the substrate and grow upward. Negative geotropism is felt to be a phylogenetic progress as it allows fungi to produce their basidiomes on the soil and other vast ± horizontal substrates. In this sense Parmasto's idea is justified, but it does not mean that negative geotropism globally replaced positive geotropism. Many fungi initiating their basidiomes in negative geotropism (e.g. the gill fungi) show strong positive geotropic growth reactions in some parts of their fruit body (e.g. in the gills). Negative geotropism is a phylogenetically new acquisition that complements but does not replace the old positive geotropic reactions.

Presumably a phylogenetically old form of carpogenesis is the **polycentric fruit body initiation**. On the surface of the substrate emerging hyphae spread out in a thin, web-like fashion without forming a mycelial mat. From time to time upright and profusely branching hyphae arise on the spreading hyphae thus forming a local tuft that becomes visible as a small dot on the substrate. By increasing the number of those small knots and also by increasing their size a continuous mat of uprising hyphae may be formed (fig. 9.3). So the extended crustlike basidiome is the result of many confluent initials.

Reduction of the number of knots and finally the development of a single knot into a fruit body primordium resulted in the **monocentric fruit body initiation** found in most agarics today, but it must be stressed that in some club fungi the initial knot has been reduced to a few ± parallel uprising hyphae resulting in a straight column with negative geotropic growth.

The **nodulus** is a monocentric, knot-like structure of great morphogenetic potential and importance (fig. 9.4-9.6). It may be initiated by a single uprising and profusely ramifying hypha, or by the collaboration of many simultaneously uprising and branching hyphae (cf. fig. 9.107). The nodulus is *not* a fruit body primordium but should be considered an **organ of its own right**. It *may* develop into a basidiome, but it may also develop into a sclerotium, or it may bear basidia (so far this has been observed only in *Lyophyllum (Tephrocybe) tylicolor,* Yamanaka & Sagara 1990, Stocco & Clémençon 1991). In *Coprinus stercorarius* the developmental course taken by the nodulus (basidiome or sclerotium) is determined by culture conditions (Morimotio & al. 1982). **Sclerotia** may be considered to be morphologically modified and **retarded noduli** to endure harsh conditions or to serve as units of dissemination. Small sclerotia usually produce a mycelium when germinating, but bigger sclerotia directly produce basidiomes, just as unretarded and not sclerified noduli may produce basidiomes without any noticable time gap between nodulus formation and fruit body production. This continuous developmental move has hidden for a long time the fact that noduli are not basidiome initials, although already Atkinson (1914b) and Reijnders (1977) stressed the opinion that the nodulus found at the base of many agarics in the form of a basal bulb is not part of the fruit body itself.

Phylogenetic development of the carpogenesis types of agarics also contributed to the confusion between nodulus and primordium. Indeed, Reijnders (1963) developed the idea of a change from diffuse to concentrated forms of basidiome ontogenesis, starting with simple "gymnocarpic" forms (e.g. fig. 9.52) and ending with "angiocarpic" forms completely enclosed in thick veils (e.g. fig. 9.132), and he correctly saw that some basidiomes develop not upon, but within the nodulus (he called this development "bulbangiocarpy"). That basic idea has been taken up in this book, but much more stress has been given to the role of the nodulus. In the new interpretation of carpogenesis presented here **three basic classes** (which intergrade somewhat) **of carpogenesis** of agarics and boletes are proposed in this book, based on the relation between the nodulus and the primordium: **Exocarpy** is the formation of a fruit body upon the nodulus (or sclerotium) without any protective plects surrounding the young basidiome. Usually the nodulus is so small that it almost disappears from view in the mature mushroom. It can be seen in the very base of the stipe where it takes the form of Reijnders' "basal plectenchyma" that differs from the stipe by its intervowen arrangements of hyphae. More evolved exocarpic basidiomes may develop secondary and usually locally restricted protective plects called the metablemas, or the pileus margin may incurve so much as to touch the stipe thus creating a closed cavity within which the gills develop. These later forms must not be confused with the next phylogenetic step, the endocarpy. **Endocarpy** is characterised by the formation of a new organ, the **matrix** upon the nodulus and the development of the fruit body within the matrix. This may be considered the first step in the "endogenisation" of the primordium. The interior fruit body may also develop metablemas and/or incurved pileus margins. Indeed, endocarpy repeats many of the exocarpic developmental features but puts them inside the matrix. In the **nodulocarpy** the "endogenisation" of the primordium has gone one more step further and put the primordium directly into the nodulus. The outer regions of the nodulus serve as protective plects and are thus analogous but not homologous with the outer layers of the matrix. In the case of nodulocarpy the distinction between nodulus and primordium becomes blurred, and that is why phylogenetic development of carpogenesis types contributes to the confusion between nodulus and primordium as stated above.

Some possibilities for the development of basidiomata and the role of the nodulus are exposed in the figure 9.6.

Carpogenesis of aphyllophorales (pp. 724-759). – **Resupinate crustoid** basidiomes grow along the substrate and usually thicken during development. In most cases this is the result of a thickening of the subhymenium through formation of new hyphae growing out of clamp connections and up through the existant hymenium. More rarely the context proper or only the basal layer of the basidiomes thickens. The thickening occurs in periods of active growth followed by periods of reduced or arrested growth so that a layered basidiome is formed. The layers are not necessarily year-layers but several layers may be formed during a single year. As the fruit body continues to grow at its circumference while thickening in its inner parts, a radial section usually shows all stages of carpogenesis (figs. 9.7-9.18).

Thickening of the subhymenium is the most widespread type and is illustrated by *Intextomyces, Peniophora, Hyphoderma* and *Coniophora* (figs. 9.7-9.8). Basidiome **thickening of stereoid fungi** occurs e.g. in *Stereum, Amylostereum, Duportella, Lopharia, Chondrostereum, Laxitextum* and *Lopharia,* as shown in the figs. 9.9, 9.10. Sometimes a crust fungus **thickens by overgrowing hyphidia,** as in *Xylobolus* (fig. 9.11), and some corticioid fungi thicken the fruit body context, as e.g. *Oliveonia* and *Amphinema* (figs. 9.12, 9.13). Examples of fruit bodies with a **thickening basal layer** are *Xenasma* and *Scopuloides.* Some fungi overgrow the old hymenium with a new one issued from hyphae first growing up between the old basidia and then spreading over them thus forming a new basal layer over the old hymenium. Examples are *Amphinema* (only in very old basidiomes, diagram fig. 9.12), *Repetobasidium* and *Litschauerella* (figs. 9.16, 9.17), *Crustoderma* and *Gloeocystidiellum* (fig. 9.18).

Mucronelloid and clavarioid basidiomes have been poorly studied. Some develop directly from the mycelium without prior development of a nodulus (*Mucronella,* fig. 9.19; *Pterula,* fig. 9.21), while others perhaps develop from a nodulus (*Hormomitaria,* fig. 9.20; *Clavariadelphus,* fig. 9.22; *Typhula,* fig. 9.23).

Cyphelloid basidiomes develop from a small nodulus and grow downward to form an inverted cup or tube (figs. 9.24-9.27). In *Merismodes* the nodulus may elongate to produce a pseudostipe bearing the cup-shaped basidiome (fig.9.28). In *Flagelloscypha* and *Merismodes* the cups are simple, but in *Schizophyllum* they produce radial infolds simulating split gills when mature (figs. 9.29-9.34).

The **stipito-pileate basidiomes** of *Cantharellus* and *Craterellus* perhaps show a weakly developed nodulus at the base of their stipe (fig. 9.35), but this requires more investigation. The basidiome development of those cantharelloid fungi and of the stipitate polypore *Micropus* strongly resembles the carpogenesis of the more primitive agarics (figs. 9.36-9.39), but the formation of the poroid hymenophore of *Micropus* is reminiscent of the hymenial development of resupinate Hymenomycetes (fig. 9.40).

Carpogenesis of Agaricales and Boletales (pp. 760-890). – Reijnders (1948, 1963, 1986) created an extensive terminology to describe the various developmental types of the basidiomes of the gill fungi and the boletes. Being inspired by a long biological tradition it is wholly based on the relation of the hymenium with the veils. This terminology is in wide use today despite the fact that it has no terminological hierarchy and that it is sometimes confusing or even contradictory. Good surveys of Reijnders' system are presented by Reijnders (1986, in Singer 1986) and by Watling & Moore (1993). In this book it is briefly reviewed on pp. 760 and 805, but it is not used to describe the fruit body development of agarics and boletes. A **new interpretation** of carpogenesis using a **new terminology** is introduced in this book, trying to de-emphasise the role of the veil and to arrange terms and concepts hierarchically. **Three classes** are recognized, terminologically marked by the ending "-carpy" (p. 761):

1) Exocarpy: Primordium exogenous, consisting of a rising shaft of ± parallel hyphae soon diverging at the apex to form an umbrella-like pileus initial. Always stipitoprimordial (= stipe formed first). Without an archiblema, but usually covered by a denser outer layer called a cortex. Sometimes with secondary covering layers called metablemas. Mostly exohymenigenous (= hymenial initial replaces the cortex), very rarely weakly endohymenigenous (hymenium initial is formed below the cortex but soon becomes superficial). The exocarpy embraces Reijnders' Gymnocarpy and Secondary Angiocarpy.

2) Endocarpy: The primordium forms within a protoplectic **epinodular matrix** whose outer layer is a cortex or an archiblema. During carpogenesis the matrical trama is incorporated in the basidiome, more rarely pushed outward. Very frequently metablemas are formed either by the matrix or by the basidiome initial within the matrix or by both. The endocarpy embraces part of Reijnders' Primary Angiocarpy.

3) Nodulocarpy: The basidiome forms within the nodulus (endogenous nodulocarpy) or the whole nodulus is transformed into a basidiome (hologenous nodulocarpy). Metablemas may be formed. Before fruit body formation the nodulus may grow considerably and is then called a bulbus. The nodulocarpy embraces part of Reijnders' Bivelangiocarpy and Paravelangiocarpy, his Bulbangiocarpy and part of his Gymnangiocarpy.

Some **carpogenetic factors** are recognised:

1) Endogenisation of the primordium is evident in the series defined by those three classes of carpogenesis. This corresponds to Reijnders' idea of phylogenetic development leading from the "diffuse gymnocarpic type" to the "concentrated angiocarpic type" as shown in figs. 9.41 and 9.42.

2) Another carpogenetic factor is the **behaviour of the pileus margin** (fig. 9.43). Usually it curves downward to form an umbrella (to protect the hymenium from rain, as wet basidia cannot

function), but it may stay away from the stipe so that the pileus is always open (**apertopileate** development), or it may touch the stipe thus creating a secondary hymenial cavity (**claustropileate** development), or it may grow down along the stipe in close contact with its surface and thus at first leaving no space between pileus and stem (**thigmopileate** development). In this case a narrow secondary hymenial cavity may sometimes be formed by bulging out of the pileus, but usually the young hymenium touches the stipe surface during its early development.

3) In all three developmental classes secondary protective layers called **metablemas** may be formed (fig. 9.44). Those metablemas may form partial or universal veils or they may form specialised pileipelles and stipitipelles which are thus homologous with the veils. This homology is evident from some developmental types but is largely ignored by most mycologists. A **pileoblema** (short for "pileometablema") is formed by the pileus surface, a **cauloblema** by the stipe surface, and **amphiblemate** fungi have both metablemas. The pileoblema may grow beyond the pileus margin until it touches the stipe thus closing the gap between the two, or the cauloblema may grow upward and outward to meet the pileus margin, more rarely both metablemas are formed. Closing metablemas are called **cleistoblemas** (pilecleistoblema, caulocleistoblema and amphicleistoblema respectively). The cleistoblemas may be formed by exogenous and by endogenous fungi (fig. 9.45). In exogenous forms Reijnders distinguished pilangiocarpy, stipitangiocarpy and mixangiocarpy, but he does not do so for the endogenous fungi (p. 760).

4) The **development of the hymenial initial** may be characterised by their initiation type in endogenous forms (fig. 9.46). A smooth, uninterrupted hymenial palisade producing gills whose edges never touch the underlying trama and whose hymenium is therefore never interrupted (always covering the gill edge) is diagnostic for the **levihymenial** type. A similar development is seen in the **pseudoruptohymenial** type, but here the gill edges become temporarily confluent with the underlying trama and the hymenium thus becomes interrupted. Later the gills separate from the stipe surface, but the gill edge usually remains free of basidia. In the **ruptohymenial** type there is never a continuous hymenial palisade, as the gills take shape by the formation of radial slits in the pileus trama that remains connected with the stipe trama. Later the gills separate from the stipe surface, but the gill edge usually remains free of basidia. In all three types the hymenial cavity expands outward-upward and the gills seem to grow at their base rather than at their edge, as indicated graphically in the figure 9.46. In the **schizohymenial** type radial cavities are formed by plectolysis of pileus trama and the cavities become lined with a hymenial layer (fig. 8.44, 9.2, 9.46).

5) The **sequence of organogenesis** in endocarpic forms has been used to characterise developmental types by Reijnders (stipitocarpy, pileocarpy, hymenocarpy, etc.; see p. 760). In this book the sequencies are terminologically identified using the ending "-primordial" (fig. 9.47). Thus in a **stipitoprimordial** development the stipe is formed first, in the **pileoprimordial** fungus it is the pileus (within a matrix), and in the **hymenioprimordial** forms it is the hymenium (within a nodulus or a matrix). Combinations are possible, such as **pileostipitoprimordial** or the **hymenopileoprimordial** development, and if all three organs are formed simultaneously (within a nodulus or a matrix), the basidiome formation is **isoprimordial.** As indicated in the figure 9.47 the surface of the organ initials are very frequently quite fuzzy and intergrade with the surrounding tramas.

Using the five carpogenetic factors described here the three developmental classes may be divided into several types, as outlined by the key given on p. 769 (as this key, even though it is written in German, may easily be understood by English speaking persons, no translation is given here).

It is obvious that exocarpy and endocarpy are closely related developmental classes. Their possible relations are explained in the figure 9.48.

Examples of all types of development are given on pp. 771-890 and figs. 9.49-9.146. The English legends to those figures are sufficiently explicit so that a translation of the German descriptions should not be necessary. The carpogenesis of the commercially grown *Agaricus bisporus* needs special attention, since this fungus is frequently cited as a typical case of bivelangicarous development, but our own studies published here make it obvious that it is a clear cut case of nodulocarpy (pp.862-872; figs. 9.123-9.130).

10) Lichenised Hymenomycetes and Hymenomycetes Parasitic on Algae. (pp. 891 - 911)

Lichenisation is the symbiosis between a fungus and a photo-autotrophic alga or cyanobacterium ("blue-green alga") resulting in a lichen characterized by special hyphae or organs to house and exploit the photosynthetic organism (thus an

accidental occurrence of algae in a basidiome is not considered sufficient for lichenisation).

Most lichens belong to the ascomycetes with roughly 20'000 species, but only very few basidiolichenes are known. According to the genus- and species concept of the different authors 10 to 50 species and 5 to 10 genera are recognised. All known basidiolichenes are Hymenomycetes.

Historical notes. – The first Hymenolichenes described are the tropical species of *Dictyonema*, a genus usually called *Cora*. They have been known since 1855 and have been considered as the only Basidiolichenes during a very long time, despite the fact that already in 1904 Coker called attention to the extratropical lichenised club fungus *Lentaria*. Then some more clavarioid Basidiolichenes were described (Corner 1956, Poelt 1959, Mägdefrau & Winkler 1967, Petersen 1967), but it came as a surprise when Gams (1962) and Poelt & Oberwinkler (1964) announced the finding of lichenised agarics. Taxonomy and nomenclature of those Agaricolichenes were revised by Redhead and Kuyper in 1987. Poelt & Jülich (1969) and then Oberwinkler (1970) described lichenised corticiaceous Hymenomycetes and also some cases of crust fungi parasitic on green algae.

It should be noted that the first public proposal to consider the lichens as true fungi rather than as a separate class of organisms was made in 1932 by Palm in connection with his study of the clavarioid *Lepidostroma* (p. 905). This statement shocked most lichenologists but today it is almost universally admitted that lichens are fungi.

Examples – On the pages 896-911, figs. 10.1-10.15 the anatomy of representative species of Hymenolichenes is explained.

Corticioid Hymenomycetes living with algae (pp. 895-902). *Athelia epiphylla* is strongly parasitic on unicellular green algae. The fungus penetrates into the algal cells and kills them (fig. 10.1). This fungus can also be found parasitic on the lichen *Lecanora*. Another European corticiaceous fungus said to be lichenised is the common *Resinicium bicolor,* but more research is needed to elucidate this case. A single observation by Oberwinkler (1970) describes *Sistotrema brinkmannii* on "green algae," but the relationship of that saprophytic fungus with the alga is unknown, although special organs reminiscent of *Botrydina* are formed by the fungus to host the alga (fig. 10.7). The best known lichenised corticioid (to stereoid) Hymenomycetes are the tropical *Dictyonema (Cora)* species that live with the Cyanobacteria *Scytonema* and *Chroococcus* (figs. 10.2-10.5). The hymenium on the underside of the stereoid lobes are isolated scales with a short central stipe (and could be termed a collection of small fruit bodies located on the underside of a flat stroma) that may become confluent with age (figs. 10.2, 10.3). The *Scytonema* trichome in *Dictyonema sericeum* is completely surrounded by a hyphal sheath and contains a central, axial hypha (fig. 10.5).

Lichenised clavarioid fungi (pp. 902-906) have been known since the 19th century, but only in 1904 Coker recognised that *Lentaria (Multiclavula) mucida* is lichenised. Like *Clavulinopsis corynoides* it grows on algal mats and surrounds the algal cells with hyphal appressoria that sometimes form closed shells around the algae (fig. 10.8, 10.9). Only *Lepidostroma* makes small scale like lichen thalli with a typical lichen anatomy (fig. 10.10).

Lichenised cantharelloid fungi are rare. The only known species is *Semiomphalina leptoglossoides* with flabelliform fruit bodies and *Botrydina*-like spherical hyphal bodies housing the unicellular green algae. That species needs further investigation.

Lichenised agaricoid fungi have been classified either as species of *Omphalina* or *Gerronema*. Singer (1973, 1986) also mentions *Marasmiellus affixus* and *Lactarius igapoensis* as being lichenised, but the relationship of these two agarics with the algae remains completely unknown and should be thoroughly investigated.

The *Omphalina*-lichenes either make lichen thalli in the form of small scales called *Coriscium* or in the form of a collection of small green spheres called *Botrydina*. Both are now considered to be species of the same genus called *Phytoconis*. The anatomy of *Phytoconis ericetorum (Omphalina ericetorum, Gerronema ericetorum)* with the *Botrydina*-thallus and of *Phytoconis viridis (Omphalina hudsoniana, O. luteolilacina, Gerronema hudsonianum, G. alpinum)* with its *Coriscium*-thallus is explained in the figures 10.12-10.15.

BIBLIOGRAPHIE

Acsai, J. & D. L. Largent, 1983a: Mycorrhizae of *Arbutus menziesii* Pursh. and *Arctostaphylos manzanita* Parry in Northern California. - Mycotaxon 16: 519-536.

– 1983b: Fungi associated with *Arbutus menziensii, Arctostaphylos manzanita,* and *Arctostaphylos uva-ursi* in central and northern California. - Mycologia 75: 544-547.

Acton, E., 1909: *Botrydina vulgaris,* Brébisson, a primitive lichen. - Amer. J. Bot. 23: 579-585.

Adams, J. F., 1918: Origin and development of the lamellae in *Schizophyllum commune.* - Mem. Torr. Bot. Club 17: 326-333.

Adaskaveg, J. E., R. L. Gilbertson & R. A. Blanchette, 1991: *Phellinus ralunensis* (Aphyllophorales: Hymenochaetaceae), a new white pocket rot species from Chile. - Mycol. Res. 95: 769-775.

Agardh, C., 1821: In Kunth: Synops. plant. aequinoct. Orbis novi 1. (Zitiert nach Parmasto 1978).

Agerer, R., 1973: *Flagelloscypha.* Studien an cyphelloiden Basidiomyceten. - Sydowia 27: 131-265.

– 1986: Studies on ectomycorrhizae III. Mycorrhizae formed by four species in the genera *Lactarius* and *Russula* on spruce. - Mycotaxon 27: 1-59.

– 1987a: Studies on ectomycorrhizae V. Mycorrhizae formed by *Dermoybe cinnamomea* and *D. sanguinea* on spruce. - Nova Hedwigia 44: 69-89.

– 1987b: Studies on ectomycorrhizae X. Mycorrhizae formed by *Cortinarius obtusus* and *C. venetus* on spruce. - Mycologia 79: 524-539.

– 1987-1992: Colour Atlas of Ectomycorrhizae. - Einhorn Verlag E. Dietenberger, Schwäbisch Gmünd.

– 1991: Ectomycorrhizae of *Sarcodon imbricatus* on Norway spruce and their chlamydospores. - Mycorrhiza 1: 21-30.

– 1993: Ectomycorrhizae of *Hydnellum peckii* on Norway spruce and their chlamydospores. - Mycologia 85: 74-83.

Agerer, R., F. Brand & E. Gronbach, 1986: Die exakte Kenntnis der Ectomykorrhizen als Voraussetzung für Feinwurzeluntersuchungen im Zusammenhang mit dem Waldsterben. - Allg. Forstzeitschrift 20: 497-503.

Ainsworth, A. M., 1976: Introduction to the history of mycology. - Cambridge University Press, London.

Ainsworth, A. M. & A. D. M. Rayner, 1991: Ontogenetic stages from coenocyte to basidiome and their relation to phenoloxidase activity and colonization processes in *Phanerochaete magnoliae.* - Mycol. Res. 95: 1414-1422.

Aist, J. R., 1969: The mitotic apparatus in fungi, *Ceratocystis fagacearum* and *Fusarium oxysporum.* - J. Cell. Biol. 40: 120-135.

Aitken, W. B. & D. J. Niederpruem, 1970: Ultrastructural changes and biochemical events in basidiospore germination of *Schizophyllum commune.* - J. Bacteriol. 104: 981-988.

Alexander, I. J., 1981: *Picea sitchensis* and *Lactarius rufus* mycorrhizal association and its effects on seedling growth and development. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 76: 417-423.

Alexander, J., A. L. Welden & C. L. Ovrebo, 1989: *Trichaptum sector* (Ehrenb.: Fr.) Kreisel (Polyporaceae s.l.). - Mycol. Helv. 3: 291-302.

Alexopoulos, C. J., 1966: Introductory mycology. 2. Auflage. John Wiley & Sons, New York.

Ali, N. A. & R. M. Jackson, 1989: Stimulation of germination of spores of some ectomycorrhizal fungi by other microorganisms. – Mycol. Res. 93: 182-186.

Allen, C. A., 1906: The development of some species of *Hypholoma.* - Ann. Mycol. 4: 387-394.

Allen, E. D. & A. S. Sussman, 1978: Presence of actin-like protein in mycelium of *Neurospora crassa.* - J. Bacteriol. 135: 713-716.

Allen, J. J, D. Moore and T. J. Elliott, 1992: Persistent meiotic arrest in basidia of *Agaricus bisporus.* - Mycol. Res. 96: 125-127.

Allen, M. F., 1991: The ecology of mycorrhizae. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Anderson, J. B., 1982: Bifactorial heterothallism and vegetative diploidy in *Clitocybe tabescens*. - Mycologia 74: 911-916.

Anke, T., 1978: Antibiotika aus Basidiomyceten. - Z. Mykol. 44: 131-141.

Antibus, R. K., 1989: Formation and structure of sclerotia and sclerotium-specific proteins in *Hygrophoropsis aurantiaca*. - Mycologia 81: 905-913.

Antoine-Besson, M., 1972: Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporale des Hyménomycètes. - Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon.

Arita, J., 1979: Cytological Studies on *Pholiota*. - Rep. Tottori Mycol. Inst. 17: 1-118.

Arnolds, E., 1982: Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands. - Cramer, Vaduz, Biblioth. Mycol. vol. 90.

– 1990: *Camarophyllopsis*. In: Flora Agaricina Neerlandica (Ed. C. Bas, Th. W. Kuyper, M. E. Noordeloos & E. C. Vellinga) Vol. 2: 111-115. – Balkema, Rotterdam.

Ascherson, F. M., 1836: Über die Fructificationsorgane der höheren Pilze. - Wiegmanns Arch. Naturgesch. 2: 372.

Ashby, S. F., 1925: The perfect form of *Stilbum flavidum* Cke. in pure culture. - Bull. misc. inform. Roy. Bot. Gard. Kew. 1925: 325-328.

Atkinson, G. F., 1906: The development of *Agaricus campestris*. - Bot. Gazette 42: 241-264.

– 1914a: The development of *Armillaria mellea*. - Myc. Centralbl. 4: 113-121.

– 1914b: The development of *Amanitopsis vaginata*. - Ann. Myc. 12: 369-392.

– 1914c: The development of *Agaricus arvensis* and *Agaricus comtulus*. - Amer. J. Bot. 1: 3-22.

– 1914d: The development of *Lepiota clypeolaria*. - Ann. Myc. 12: 346-356.

– 1915a: Morphology and development of *Agaricus Rodmani*. - Proc. Amer. Phil. Soc. 54: 309-343.

– 1915b: Homology of the "universal veil" in *Agaricus*. - Mycol. Centralbl. 5: 13-19.

– 1916a: Development of *Lepiota cristata* and *Lepiota seminuda*. - Mem. N. Y. Bot. Gard. 6: 209-228.

– 1916b: Origin and development of the lamellae in *Coprinus*. - Bot. Gaz. 61: 89-130.

Aylmore, R. C. & N. K. Todd, 1984: Hyphal fusion in *Coriolus versicolor*. In: Jennings & Rayner (ed.): The ecology and physiology of the fungal mycelium. S. 103-125. Cambridge University Press.

Aylmore, R. C., G. E. Wakley & N. K. Todd, 1984: Septal Sealing in the Basidiomycete *Coriolus versicolor*. - J. Gen. Microbiol. 130: 2975-2982.

Bambeke, C. van, 1892a: Onderzoekingen over de vaathyphen der Eumyceten. I. Vaathyphen der Agaricineen. Recherches sur les hyphes vasculaires des Eumycètes. - Bot. Jaarboek Dodonaea 4: 175-239.

– 1892b: Recherches sur les hyphes vasculaires des eumycètes. I. Hyphes vasculaires des Agaricinés. - Rev. Mycol. 14: 118-120.

– 1892c: Contribution à l'étude des hyphes vasculaires des Agaricinés. Hyphes vasculaires de *Lentinus cochleatus* Pers. - Bull. Acad. Roy. Sci. Lett., Beaux-Arts Belg. III. 23: 472-490.

– 1894: Hyphes vasculaires du mycélium des autobasidiomycètes. - Bull. Acad. Roy. Sci. Lett., Beaux-Arts Belg. III. 27: 492-494.

– 1895: Les hyphes vasculaires de *Lentinus cochleatus* Pers. - Rev. Mycol. 17: 154-155.

– 1902a: Le mycélium de *Lepiota meleagris*. - Mém. Acad. Roy. Belg. 54.

– 1902b: Sur la présence de cristalloïdes chez les Autobasidiomycètes. - Bull. Acad. Roy. Belg. Sci. 227-250.

Bandoni, R. J., 1984: The Tremellales and Auriculariales: an alternative classification. - Trans. mycol. Soc. Japan 25: 489-530.

Banerjee, S. & A. K. Mukherjee, 1956: Contributions to the cytology of Hymenomycetes: II. Karyological observations in *Stereum fuscum* (Schrad.) Quél. - Indian J. Mycol. Res. 2: 41-50.

Banerjee, S. & B. Nandi, 1962: Contributions to the cytology of Hymenomycetes - VI. Karyological studies in *Flammula dilepis* B. & Br. - Caryologia 15: 357-366.

Banerjee, S. & K. R. Samadder, 1960: Contributions to the cytology of Hymenomycetes - III. Karyological studies in *Daedalea flavida* Lév. - La Cellule 60: 321-330.

Banerjee, S. & S. Sanyal, 1957: Contributions

to the cytology of Hymenomycetes: IV. Cytological studies in *Lentinus subnudus* Berk. and *Lentinus praerigidus* Berk. - Indian J. Mycol. Res. 3: 29-35.

Barrett, D. K. & M. Uscuplic, 1971: The field distribution of interacting strains of *Polyporus schweinitzii* and their origin. - New Phytol. 70: 581-598.

Barron, G. L., 1977: The Nematode-Destroying Fungi. Topics in Mycology No 1. S. 1-140. Canad. Biol. Publ. Ltd., Guelph, Ontario.

Bartholomew, K. A., A. L. Marion, C. P. Novotny & R. C. Ullrich, 1996: A case study in fungal development and genetics: *Schizophyllum commune.* - Mycology Series vol. 13, C. J. Bos (edit.), Marcel Dekker, Inc. New York.

Bartnicki-Garcia, S., 1990: Role of vesicles in apical growth and a new mathematical model of hyphal morphogenesis. - in: Tip growth in plant and fungal cells (I. B. Heath, edit.). Academic Press, San Diego.

Bartinicki-Garcia, S. J., J. Ruiz-Herrera & C. E. Bracker, 1979: Chitosomes and Chitin Synthesis. In: Fungal Walls and Hyphal Growth (J. H. Burnett & A. P. J. Trinci, ed.): 149-188. Cambridge University Press.

Bartnicki-Garcia, S., F. Hergert & G. Gierz, 1989: Computer simulation of fungal morphogenesis and the mathematical basis for hyphal (tip) growth. - Protoplasma 153: 46-57.

Bartnicki-Garcia, S., F. Hergert & G. Gierz, 1990: A novel Computer Model for generating cell shape: Application to fungal morphogenesis. - In: Biochemistry of Cell Walls and Membranes in Fungi, P. J. Kuhn & al. ed.; Springer-Verlag Berlin. S. 43-60.

Bas, C., 1969: Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella.* - Persoonia 5: 285-579.

– 1975: A Comparison of *Torrendia* (Gasteromycetes) with *Amanita* (Agaricales). - Beih. Nova Hedwigia 51: 53-60.

Bas, C., G. Oolbekkink & W. van Duin, 1988: Un rapporto preliminare sul valore tassonomico della struttura cuticola nel gruppo *Xerocomus* del genere *Boletus.* – Il Fungo 7: num. 6 suppl. : 41-46.

Bauch, R., 1926: Untersuchungen über zweisporige Hymenomyceten. I. Haploide Parthenogenesis bei *Camarophyllus virgineus.* - Z. Bot. 18: 337-387.

Bauer, R. & F. Oberwinkler, 1986: Experimentell-ontogenetische Untersuchungen an Phragmobasidiomyceten. - Z. Mykol. 52: 259-269.

Baura, G., T. M. Szaro & T. D. Bruns, 1992: *Gastrosuillus laricinus* is a recent derivative of *Suillus grevillei:* Molecular evidence. - Mycologia 84: 592-597.

Beckett, A., I. B. Heath & D. J. McLaughlin, 1974: An Atlas of Fungal Ultrastructure. - Longman London.

Beer, R., 1911: Notes on the development of the carpophore of some Agaricaceae. - Ann. Bot. 25: 683-689.

Behera, B., S. C. Dash & D. Mishra, 1986: Factors affecting growth and production of sclerotia by *Corticium sasakii* causing sheath blight of rice. - Indian J. Mycol. Plant Pathol. 14: 252-255.

Belling, J., 1926: The iron-acetocarmin method for fixing and staining chromosomes. - Biol. Bull. 50: 106-162.

Bennell, A. P., R. Watling & G. Kile, 1985: Spore ornamentation in *Armillaria* (Agaricales). - Trans. Brit. Mycol. Soc. 84: 447-455.

Bensaude, M., 1917: Sur la sexualité chez les champignons basidiomycètes. - C. R. Acad. Sci. Paris 165: 286-289.

– 1918: Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes. Thèse de doctorat, Nemours, Univ. Paris, Série A82 No 102, S. 1-156.

Berbee, M. L. & K. Wells, 1989: Light and electron microscopic studies of meiosis and basidium ontogeny in *Clavicorona pyxidata.* - Mycologia 81: 20-41.

Berbee, M. L. & J. W. Taylor, 1993: Dating the evolutionary radiations of the true fungi. - Canad. J. Bot. 71: 1114-1127.

Berkeley, M. J., 1838: On the Fructification of the Pileate and Clavate Tribes of Hymenomycetous Fungi. - Ann. nat. hist. 1: 81-101.

Berkeley, M. J. & C. E. Broome, 1871: The fungi of Ceylon. - J. Linn. Soc. Bot. London 11: 494-567.

Bernard, N., 1909: L'évolution dans la symbiose. Les orchidées et leurs champignons commensaux. - Ann. Sci. Nat., Bot. 9: 1-196.

Bernicchia, A., 1990: Polyporaceae s.l. in Italia. - Istituto di Patologia Vegetale, Bologna.

Berthier, J., 1976: Monographie des *Typhula* Fr., *Pistillaria* Fr. et genres voisins. - Bull. Soc. Linn. Lyon 45, Numéro spécial, Sept. 1976.

– 1985: Les Physalacriaceae du Globe. - Bibl. Mycol. Bd. 98. Cramer Vaduz.

Besson, M. A., 1969: Structure de la paroi sporique des *Rhodocybe, Rhodotus* et *Clitopilus* (Agaricales). - C. R. Acad. Sci. Paris 269 (D): 142-145.

– 1970: Ultrastructure de la paroi sporique amyloïde et ornée de quelques Hyménomycètes. - C. R. Acad. Sci. Paris 271 (D): 964-967.

– 1970b: Ultrastructure de la paroi sporique de quelques Agaricales à ornements cyanophiles non amyloïdes. - C. R. Acad. Sci. Paris 271 (D): 1508-1510.

– 1971: Ultrastructure de la paroi sporique des *Laccaria* Berk. et Br. (Agaricales). - C. R. Acad. Sci. Paris 272 (D): 1078-1081.

– 1972: Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Hyménomycètes. Thèse de doctorat, Univ. Claude Bernard, Lyon.

Besson, M. A. & R. Kühner, 1972a: Recherches sur la structure du pore germinatif des Coprinacées (Agaricales). - C. R. Acad. Sci. Paris 274 (D): 2162-2166.

– 1972b: Recherches morphologiques et ontogéniques sur la paroi sporique et le pore germinatif des *Panaeolus* (Fr.) Quél. - C. R. Acad. Sci. Paris 274 (D): 1915-1920.

– 1972c: L'ornementation sporale des Rhodophyllacées (Agaricales) et son développement. - C. R. Acad. Sci. Paris 275 (D): 543-548.

Beyrle, H, F. Penningsfeld & B. Hock, 1985: Orchideenmykorrhiza: Symbiotische Anzucht einiger *Dactylorhiza*-Arten. - Z. Mykol. 51: 185-198.

Bistis, G. N., 1970: Dikaryotization in *Clitocybe truncicola*. - Mycologia 62: 911-924.

Björkman, E., 1960: *Monotropa hypopitys* L., an epiparasite on tree roots. - Physiol. plant. 13: 308-327.

Blasius, D., W. Feil, I. Kottke & F. Oberwinkler, 1986: Hartig net structure and formation in fully ensheathed ectomycorrhizas. - Nord. J. Bot. 6: 837-842.

Blayney, G. P. & R. Marchant, 1977: Glycogen and protein inclusions in elongating stipes of *Coprinus cinereus*. - J. Gen. Microbiol. 98: 467-476.

Blizzard, A. W., 1917: The development of some species of agarics. - Amer. J. Bot. 4: 221-240.

Boddy, L. & A. D. M. Rayner, 1983: Ecological roles of basidiomycetes forming decay columns in attacked oak branches. - New Phytol. 93: 77-88.

– 1983b: Mycelial interactions, morphogenesis and ecology of *Phlebia radiata* and *P. rufa* from oak. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 80: 437-448.

Boedijn, K. B., 1936: A new Malaysian species of *Coprinus*. - Bull. Jard. Bot. Buitenzorg Ser. III, vol. XIII: 470-471.

Boekhout, T., 1988: Notulae ad floram agaricinam Neerlandicam. - XVI. New taxa, new combinations in *Melanoleuca* Pat. and notes on rare species in the Netherlands. - Persoonia 13: 397-431.

Boidin, J., 1950: Sur l'existence de races interstériles chez *Glœocystidium tenue* (Pat.); étude morphologique et comportement nucléaire de leurs cultures. - Bull. Soc. Mycol. France 66: 204-221.

– 1951: Disposition hémi-chiastobasidiée chez quelques Théléphoracées. - C. R. Acad. Sci. Paris 233: 1667-1669.

– 1954: Essai biotaxonomique sur les hydnés résupinés et les corticiés. - Thèse, Université de Lyon.

– 1958a: Essai biotaxonomique sur les hydnés résupinés et les corticiés. Etude spéciale du comportement nucléaire et des mycéliums. - Rev. Mycol. Hors Ser. 6.

– 1958b: Hétérobasidiomycètes saprophytes et homobasidiomycètes résupinés. IV. Les *Peniophora* Section *Coloratae* B. & G. à dendrophyses. - Bull. Soc. Mycol. France 74: 435-481.

– 1966: Basidiomycètes Corticiaceae de la République Centrafricaine I. Le genre *Gloeocystidiellum* Donk. - Cahier de la Maboké 4: 5-17.

– 1970: Basidiomycètes Corticiaceae de la République Centrafricaine. II. Les genres *Botryobasidium* Donk et *Candelabrochaete* nov. gen. - Cahiers de la Maboké 8: 17-25.

– 1971: Nuclear Behaviour in the Mycelium

and the Evolution of the Basidiomycetes. In: R. Petersen (ed.): Evolution in the Higher Basidiomycetes. Univ. Tennessee Press, Knoxville, S. 129-148.

Boidin, J. & S. Ahmad, 1963: The position of *Duportella tristricula* Pat. (Basidiomycetes: Thelephoraceae). - Biologia 9: 33-38.

Boidin, J. & J. Beller, 1966: *Aleurodiscus wakefieldiae* nov. sp. (Basisiomycète). - Bull. Soc. Mycol. France 82: 561-568.

Boidin, J. & G. Gilles, 1986: Basidiomycètes aphyllophorales de l'Ile de la Réunion. - Bull. Soc. Mycol. France 102: 291-297.

Boidin, J. & P. Lanquetin, 1975: *Vararia* subgenus *Vararia* (Basidiomycètes Lachnocladiaceae): Étude spéciale des espèces d'Afrique intertropicale. - Bull. Soc. Mycol. France 91: 457-513.

– 1977: *Peniophora* (subg. *Duportella*) *malençonii* nov. sp. (Basidiomycètes Corticiaceae), espèce méditerranéenne partiellement interstérile avec son vicariant californien. - Rev. Mycol. 41: 119-128.

– 1987: Le genre *Scytinostroma* Donk (Basidiomycètes, Lachnocladiaceae). - Bibl. Mycol. Band 114. J. Cramer, Berlin, Stuttgart. 130 p.

Boidin, J., P. Lanquetin, G. Gilles, F., 1980: Application du concept biologique de l'espèce aux basidiomycètes: Le genre *Vararia* (Section *Vararia*) au Gabon. - Cryptog. Mycol. 1: 265-384.

Boidin, J., P. Lanquetin, G. Gilles, F. Candoussau & R. Hugueney, 1985: Contribution à la connaissance des Aleurodiscoideae à spores amyloïdes (Basidiomycotina, Corticiaceae). - Bull. Soc. Mycol. France 101: 333-367.

Boidin, J., E. P. Parmasto, G. S. Dhingra & P. Lanquetin 1979: Stereums with acanthophyses, their position and affinities. – Persoonia 10: 311-324.

Boidin, J., P. Lanquetin, P. Terra & C. E. Gomez, 1976: *Vararia* subg. *Vararia* (Basidiomycètes, Lachnocladiaceae). Deuxième partie: Caractères culturaux. - Bull. Soc. Mycol. France 92: 247-277.

Boidin, J., G. Gilles & P. Lanquetin, 1988: Basidiomycètes Aphyllophorales de l'Ile de la Réunion. XI. Compléments aux genres traités antérieurement (2e partie). - Bull. Soc. Mycol. France 104: 179-190.

Bolland, L., D. M. Griffin & W. A. Heather, 1983: Polyploidy in *Phellinus noxius*. - In: Proc. 6. internat. conf. roots and butt roots of forest trees. G. A. Kile, ed. Melbourne.

Bommer, Ch., 1896: Sclérotes et cordons mycéliens. - Mém. couronnés et mém. de sav. étrangers. Acad. Roy. Belg. 54: 1-116.

Bon, M., 1988: Champignons d'Europe occidentale. - Les éditions Arthaud.

Bonfante-Fasolo, P., S. Perotto, B. Testa & A. Faccio, 1987: Ultrastructural localization of cell surface sugar residues in ericoid mycorrhizal fungi by gold-labeled lectins. - Protoplasma 139: 25-35.

Bonorden, H. F., 1851: Handbuch der allgemeinen Mykologie. Stuttgart.

– 1858: Beobachtungen über den Bau der Agaricinen. - Bot. Zeitg. 16: 201-205.

Botha, W. J. & A. Eicker, 1991a: Cultural studies on the genus *Termitomyces* in South Africa. I. Macro- and microscopic characters of basidiome context cultures. - Mycol. Res. 95: 435-443.

– 1991b: Cultural studies on the genus *Termitomyces* in South Africa. II. Macro- and micromorphology of comb sporodochia. - Mycol. Res. 95: 444-451.

Boudier, E., 1866: Des champignons au point de vue de leurs caractères usuel, chimiques et toxicologiques. Paris.

– 1887: Deux nouvelles espèces de *Ptychogaster* et nouvelle preuve de l'identité de ce genre avec les *Polyporus*. - J. de Bot. 1: 7-12.

– 1905: Icones mycologicae. I. éd. Klincksieck, Paris.

Bougher, N. L. & N. Malajczuk, 1985: A new species of *Descolea* from Western Australia and aspects of its ectomycorrhizal status. - Austral. J. Bot. 33: 619-628.

Boullard, B., 1957: La mycotrophie chez les ptéridophytes. Sa fréquence, ses caractères, sa signification. - Le Botaniste 41: 5-185.

– 1967: Vie intense et cachée du sol. 309 S., Flammarion Paris.

– 1968: Les mycorrhizes. - Coll. Monographies Bot. 135 S., Masson Paris.

Bourdot, H. & A. Galzin 1911: Hyménomycètes de France. III: Corticiés. – Bull. Soc. Mycol. France 27: 223-226.

– 1927: Hyménomycètes de France. Ed. Soc. Mycol. France.

Bracker, C. E., 1977: Structure and trans-

formation of chitosomes during chitin microfibril synthesis. - Abstracts Second Internat. Mycol. Congr.: 64.

Brand, F. & R. Agerer, 1986: Studien an Ektomykorrhizen VIII. Die Mykorrhizen von *Lactarius subdulcis, Lactarius vellereus* und *Laccaria amethystina* an Buche. - Z. Mykol. 52: 287-320.

Brefeld, O., 1877: Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. III: Basidiomyceten I. Verlag von Arthur Felix, Leipzig.

– 1889: Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mykologie. VIII. - Leipzig.

Breitenbach, J. & F. Kränzlin, 1981: Pilze der Schweiz. Band 1: Ascomyceten.. – Myk. Ges. Luzern.

– 1986: Pilze der Schweiz. Band 2: Nichtblätterpilze. – Myk. Ges. Luzern.

Bresadola, G., 1927-1933: Iconographia mycologica. - Mailand.

Bresinsky, A., O. Hilber & H. P. Molitoris, 1977: The Genus *Pleurotus* as an aid for understanding the concept of species in Basidiomycetes. In: H. Clémençon (edit.): The Species Concept in Hymenomycetes. Proc. Herbette Symp. Univ. Lausanne. Bibliotheca mycol. 61. Cramer, Vaduz.

Bresinksy, A. & G. Schwarzer, 1969: Mikroskopische Analyse der Hutdeckschichten einiger Agaricales, Boletales und Russulales. - Z. Pilzkunde 35: 263-293.

Brodie, H. J., 1931: The oidia of *Coprinus lagopus* and their relation with insects. - Ann. Bot. 45: 315-344.

– 1932: Oidial mycelia and the diploidization process in *Coprinus lagopus*. - Ann. Bot. 46: 727-732.

– 1935: The heterothallism of *Panaeolus subbalteatus* Berk., a sclerotium-producing agaric. - Canad. J. Research 12: 657-666.

– 1936: The occurrence and function of oidia in the Hymenomycetes. - Amer. J. Bot. 23: 309-327.

Brunner, Dr., 1842: Einiges über den Stein-Löcherpilz (*Polyporus tuberaster* Jacq. et Fries) und die Pietra fungaja der Italiener. - Denkschriften der schweiz. Naturforsch. Ges. 7: 3-22.

Brunswik, H., 1924: Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung *Coprinus*. - Bot. Abhandl. Heft 5: 1-152.

Buller, A. H. R., 1909: Researches on Fungi. vol. I. Longmans, Green & Comp. London.

– 1910: The function and fate of the cystidia of *Coprinus atramentarius*, together with some general remarks on *Coprinus* fruitbodies. - Ann. Bot. 24: 613-629.

– 1922: Researches on Fungi. vol. II. Longmans, Green & Comp. London.

– 1924: Researches on Fungi. vol. III. Longmans, Green & Comp. London.

– 1930: The biological significance of conjugate nuclei in *Coprinus lagopus* and other Hymenomycetes. - Nature 126: 686-689.

– 1931: Researches on Fungi. vol. IV. Longmans, Green & Comp. London.

– 1933: Researches on Fungi. vol. V. Longmans, Green & Comp. London.

– 1934: Researches on Fungi. vol. VI. Longmans, Green & Comp. London.

– 1971: Biology of fruiting bodies and underground parts of basidiomycetes. - Trans Brit. Mycol. Soc. 57: 5-24: by C. T. Ingold.

Bulliard, J. B. F., 1791: Histoire des champignons de la France. Vol. 1. 368 S.

Burdsall, H. H., 1969: Stephanocysts: Unique Structures in the Basidiomycetes. - Mycologia 61: 915-923.

Burdsall, H. H. & W. E. Eslyn, 1974: A new *Phanerochaete* with a *Chrysosporium* imperfect state. - Mycotaxon 1: 123-133.

Burdsall, H. H. & F. F. Lombard, 1976: The genus *Gloeodontia* in North America. - Mem. N. Y. Bot. Gard. 28: 16-31.

Burgeff, H., 1909: Die Wurzelpilze der Orchideen. Ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. - Verlag G. Fischer Jena.

– 1932: Saprophytismus und Symbiosis. 249 S., Fischer Jena.

– 1936: Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. 312 S., Fischer Jena.

Butler, G. M., 1966: Vegetative Structures. In: C. G. Ainsworth & A. S. Sussman (ed.): The Fungi, An Advanced Treatise. Academic Press New York and London, S. 83-112.

– 1984: Colony ontogeny in basidiomycetes. - In: The ecology and physiology of the fungal mycelium. Brit. Mycol. Soc. Symposium 8. Ed. D. H. Jennings & A. D. M. Rayner. Cambridge University Press.

– 1992: Capacity for differentiation of setae and other hyphal types of the basidiome in

explants from cultures of the polypore *Phellinus contiguus*. – Mycol. Res. 96: 949-955.

Butler, E. E. & Ch. E. Bracker, 1970: Morphology and Cytology of *Rhizoctonia solani*. - In: *Rhizoctonia solani*, Biology and pathology (ed. J. R. Parmeter). Univ. Calif. Press. Berkeley, Los Angeles and London.

Butler, R., 1957: The Development and Behaviour of Mycelial Strands in *Merulius lacrymans* (Wulf.) Fr. I. Strand Development during Growth from a Food-base through a Non-nutrient Medium. - Ann. Bot. N. S. London 21: 523-537.

– 1958: The Development and Behaviour of Mycelial Strands in *Merulius lacrymans* (Wulf.) Fr. II. Hyphal Behaviour during Strand Formation. - Ann. Bot. N. S. London 22: 219-236.

Buyck, B., 1989: Quelques Russules à lamprocystides. - Mycotaxon 35: 45-54.

Cairney, J. W. G., 1991: Rhizomorphs: Organs of exploration or exploitation? - The Mycologist 5: 5-10.

Cairney, J. W. G., D. H. Jennings & R. Agerer, 1991: The nomenclature of fungal multihyphal linear aggregates. - Cryptog. Bot. 2: 246-251.

Cairney, J. W. G., D. H. Jennings & C. J. Veltkamp, 1988: Structural differentiation in maturing rhizomorphs of *Armillaria mellea* (Tricholomatales). - Nova Hedwigia 46: 1-25.

Camazine, S. & A. T. Lupo Jr., 1984: Labile toxic compounds of the Lactarii: The role of the laticiferous hyphae as a storage depot for precursors of pungent dialdehydes. - Mycologia 76: 355-358.

Campbell, A. H., 1934: Zone lines in plant tissues. II. The black lines formed by *Armillaria mellea* (Vahl.) Quél. - Ann. Applied Biol. 21: 1-22.

Campbell, A. H. & R. G. Munson, 1936: Zone lines in plant tissues. III. The black lines formed by *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr. - Ann. Applied Biol. 23: 453-464.

Candusso, M. & G. Lanzoni, 1990: *Lepiota* s.l. - Fungi Europaei vol. 4. Ed. G. Biella, Saronno.

Carmichael, J. W., 1971: Blastospores, Aleuriospores, Chlamydospores. - In: Taxonomy of fungi imperfecti, S. 50-56. Univ. Toronto Press.

Carmichael, J. W., W. B. Kendrick, I. L. Conners & L. Sigler, 1980: Genera of Hyphomycetes. - The University of Alberta Press, Edmonton, Alberta, Canada.

Cartwright, K. T. St G., 1937: A reinvestigation into the cause of "Brown Oak", *Fistulina hepatica* (Huds.) Fr. – Trans. Brit. Mycol. Soc. 21: 68-73.

Casselton, L. A., 1965: The production and behaviour of diploids of *Coprinus lagopus*. - Genet. Res., Camb., 6: 190-208.

Ceruti, A. & L. Bussetti, 1962: Sulla simbiosi micorrizica tra tigli e *Boletus subtomentosus, Russula grisea, Balsamia platyspora* e *Hysterangium clathroides*. - Allionia 8: 55-66.

Chapman, E. S. & V. Barankovich, 1979: Germination of basidiospores and oidia of *Coprinus domesticus*. - Mycologia 71: 870-873.

Chilvers, G. A., 1968: Some distinctive types of Eucalypt mycorrhiza. - Aust. J. Bot. 16: 49-70.

Chiu, S. W. & D. Moore, 1990: A mechanism for gill pattern formation in *Coprinus cinereus*. – Mycol. Res. 94: 320-326.

– 1990: Development of the basidiome of *Volvariella bombycina*. - Mycol. Res. 94: 327-337.

– 1993: Cell form function and lineage in the hymenia of *Coprinus cinereus* and *Volvariella bombycina*. – Mycol. Res. 97: 221-226.

Choi, H. T., R. L. Wilks & I. K. Ross, 1987: Formation of Sclerotia in Liquid Cultures of *Coprinus congregatus* and their Phenoloxidase Isoenzymes. - Mycologia 79: 166-172.

Chow, Ch. H., 1932: Le cycle évolutif du *Coprinus tomentosus*, Fries ex Bulliard. - Le Botaniste 24: 187-208.

– 1934: Contribution à l'étude du développement des Coprins. Thèse de doctorat (Série A No 285), Université de Paris.

Christiansen, M. P., 1959: Danish Resupinate Fungi. Part I. Ascomycetes and Heterobasidiomycetes. - Dansk Bot. Arkiv 19: 7-55.

Christiansen, M. P., 1960: Danish Resupinate Fungi. Part II. Homobasidiomycetes. - Dansk Bot. Arkiv 19: 61-388.

Chu, Y. H., 1950: Contribution à l'étude de la sexualité et du mycélium des basidio-

mycètes saprophytes. - Thèse de doctorat, Fac. Sci. Univ. Lyon.
Cifferi, R., 1935: Sulla posizione sistematica dell'Ambrosia dei termitai. - Atti Ist. Bot. Univ. Lab. Crittogam. Pavia IV,6: 229-246.
Cleland, J. B., 1935, Nachdruck 1976: Toadstools and mushrooms and other larger fungi of South Australia. Part II - Handbook of the Flora and Fauna of South Australia. Photolitho reprint A. B. James, Government Printer, South Australia.
Clémençon, H., 1967a: Beiträge zur Kenntnis der Gattungen *Lyophyllum* und *Calocybe* (Agaricales, Basidiomycetes). II. Cytochemie und Feinstruktur der Basidie von *Lyophyllum urbanense* spec. nov. - Nova Hedwigia 14: 127-142.
- 1967b: Das Metallbindungs-Vermögen der *Lyophyllum*-Granulation. - Z. Pilzkunde 35: 21-28.
- 1968a: Bemerkungen zum Nachweis der siderophilen Granulation in der *Lyophyllum*-Basidie. - Schweiz. Z. Pilzkunde 46: 55-59.
- 1968b: Beiträge zur Kenntnis der Gattungen *Lyophyllum* und *Calocybe* (Agaricales, Basidiomycetes). III. Zwei Chlamydosporen bildende *Lyophyllum*-Arten. - Nova Hedwigia 16: 417-427.
- 1968c: Beiträge zur Kenntnis der Gattungen *Lyophyllum* und *Calocybe* (Agaricales, Basidiomycetes). VI. Die Entwicklung der siderophilen Granulation. - Cytologia 33: 498-507.
- 1969a: Die Chromosomen von *Tricholoma aurantium*. - Schweiz. Z. Pilzkunde 47: 117-118.
- 1969b: Reifung und endoplasmatisches Retikulum der Agaricales-Basidie. - Z. Pilzkunde 35: 295-304.
- 1970: Bau der Wände der Basidiosporen und ein Vorschlag zur Benennung ihrer Schichten. - Z. Pilzkunde 36: 113-133.
- 1972a: Die exkretorischen Zystiden von *Baeospora myosura* (Agaricales) - Z. Pilzkunde 38: 55-71.
- 1972b: Die Phaeocystiden von *Fayodia deusta* (Agaricales). - Z. Pilzkunde 38: 73-88.
- 1973: Die Wandstrukturen der Basidiosporen. III. *Cortinarius* und *Dermocybe*. - Z. Pilzkunde 39: 121-144.
- 1974: Acid Phosphatase Activity in the Basidia of *Lyophyllum* and *Calocybe*. - Mycologia 66: 1055-1058.
- 1975a: Electron Microscopy and Spore Teguments. - In R. Singer: The Agaricales in Modern Taxonomy, S. 83-88. Cramer, Vaduz.
- 1975b: Ultrastructure of Hymenial Cells in Two Boletes. - Beiheft 51 zur Nova Hedwigia: 93-100.
- 1976: Quantitative Schätzungen zur taxonomischen Stellung der Panaeoloideae. - Z. Pilzkunde 42: 45-56.
- 1977a: Die Strukturen der Basidiosporenwand und des Apikulus, und deren Beziehung zur Exogenisation der Spore. - Persoonia 9: 363-380.
- 1977b: Die Wandstrukturen der Basidiosporen. VI. *Crepidotus sphaerosporus* und verwandte Arten. - Z. Pilzkunde 43: 269-282.
- 1977c: Neue Arten von Agaricalen und Notizen zu bemerkenswerten Funden aus der Schweiz. - Nova Hedwigia 38: 1-44.
- 1978: Siderophilous Granules in the Basidia of Hymenomycetes. - Persoonia 10: 83-96.
- 1979: Biometrische Untersuchungen zur Variabilität der Basidiosporen. - Beiheft VIII zur Sydowia, Ann. Mycol.: 110-138.
- 1979b: Plectological techniques for larger fungi. – Sydowia 32: 61-73.
- 1981: Kompendium der Blätterpilze. I. *Collybia*. – Z. Mykol. 47: 5-25.
- 1982: Kompendium der Blätterpilze. - Europäische omphalinoide Tricholomataceae. – Z. Mykol. 48: 195-237.
- 1983: Costiferous hyphae and related cell structures in *Paxillus* (Boletales). - Sydowia 36: 29-32.
- 1984: Siderophile Granulation in den Basidien von *Termitomyces*. - Mycol. Helv. 1: 267-270.
- 1985: *Psathyrella stigmatospora*. Eine neue Art mit rauhen Sporen aus der Sektion Spadiceogriseae, Untergattung *Psathyrella*. - Mycol. Helv. 1: 401-409.
- 1986: Schwärzende *Lyophyllum*-Arten Europas. - Z. Mykol. 52: 61-84.
- 1986b: Electron microscopy and spore teguments. - In: R. Singer: Agaricales in modern taxonomy, 4. Aufl., S. 83-87. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- 1988: Die Basidie. - Z. Mykol. 54: 3-24.

- 1990: *Tetragoniomyces uliginosus* (Tremellales) auf *Waitea nuda* (Tulasnellales). - Mycol. Helv. 4: 53-73.
- 1990b: Fixierung, Einbettung und Schnittfärbungen für die plectologische Untersuchung von Hymenomyceten mit dem Lichtmikroskop. – Mycol. Helv. 3: 451-466.
- 1994: Verhalten der Sekrethyphen in Goldchlorid, Silberammin, Chlorzinkjod und Schwefelsäure. - Beitr. Kenntnis d. Pilze Mitteleuropas IX. 20 Jahre Arbeitsgemeinschaft Mykologie Ostwürttemberg (AMO). Einhorn-Verlag Schwäbisch Gmünd.
- 1994b: Der Nodulus und die Organogenese während der frühen Fruchtkörperentwicklung von *Psilocybe cyanescens*. - Z. Mykol. 60: 49-68.
- 1995: Kernfärbung in Methacrylat-Schnitten von Hymenomyceten. - Mycol. Helv. 7: 71-79.
- 1997: Statistische Erfassung des Sporenpolymorphismus. - Z. Mykol. (im Druck).

Cohn, F. & J. Schroeter, 1891: Untersuchungen über *Pachyma* und *Mylitta*. - Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. Naturwiss. Verein Hamburg. 11: 1-16.

Coker, W. C., 1904: Selected notes III: *Clavaria mucida* Pers. - Bot. Gazette 37: 62.
- 1923: The clavarias of the United States and Canada. - Chapel Hill, USA.

Coletto, M. A. B., 1981: Basidiomiceti in relazione all'antibiosi. Nota II. Attività antibiotica dei miceli e dei liquidi di coltura. - G. Batteriol. Virol. Immunol. 74: 267-274.

Cooke, M. C., 1879: On *Peniophora*. - Grevillea 8 : 17-21, 4 tab.
- 1881: The coffee disease in South America. - J. Linn. Soc., Bot. 18: 461-467.

Cooker, W. C., 1904: Selected notes. III. *Clavaria mucida* Pers. - Bot. Gazette 37: 62-63.

Corda, A. C. J., 1837a: Icones fungorum hucusque cognitorum. Vol. I. Prag.
- 1837b: Die Pilze Deutschlands. In Deutschlands Flora, edit. J. Sturm, 3. Bändchen. Nürnberg.
- 1839: Icones Fungorum Hucusque Cognitorum. Abbildungen der Pilze und Schwämme. Bd. 3. Prag.
- 1842: Anleitung zum Studium der Mycologie, nebst kritischer Beschreibung aller bekannten Gattungen, und einer kurzen Geschichte der Systematik. Prag.

Corner, E. J. H., 1932a: The fruit-body of *Polystictus xanthopus*, Fr. - Ann. Bot. 46: 71-111.
- 1932b: A *Fomes* with two systems of hyphae. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 17: 51-81.
- 1934: An evolutionary study in Agarics: *Collybia apalosarca* and the veils. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 19: 39-88.
- 1936: *Hygrophorus* with dimorphous basidiospores. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 20: 157-184.
- 1948a: Studies in the basidium. I. The ampoule effect, with a note on nomenclature. - New Phytologist 47: 22-51.
- 1948b: *Asterodon*, a clue to the morphology of fungus fruit-bodies: With notes on *Asterostroma* and *Asterostromella*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 31: 234-245.
- 1950: A Monograph of *Clavaria* and allied genera. - Oxford University Press.
- 1954: The classification of the higher fungi. – Proc. Linn. Soc. London 165: 4-6.
- 1953: The construction of Polypores – 1. Introduction: *Polyporus sulphureus, P. squamosus, P. betulinus* and *Polystictus microcyclus*. – Phytomorphology 3: 152-167.
- 1956: A new European Clavaria: *Clavulinopsis septentrionalis*. sp. nov. - Friesia 5: 218-220.
- 1966a: The clavarioid complex of *Aphelaria* and *Tremellodendropsis*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 49: 205-211.
- 1966b: A Monograph of Cantharelloid Fungi. - Ann. Bot. Memoir No. 2. Oxford University Press. 255 S., 5 Tafeln.
- 1967: A Monograph of *Clavaria* and allied genera. - Dawson of Pall Mall, London
- 1969: Notes on cantharelloid fungi. - Nova Hedwigia 18: 783-818.
- 1972: *Boletus* in Malaysia. - Bot. Gard. Singapore, Govnt. Printing Office.
- 1981: The Agaric Genera *Lentinus, Panus,* and *Pleurotus*. - Beihefte zur Nova Hedwigia, Heft 69. J. Cramer Vaduz.
- 1983: Ad Polyporaceas I. *Amauroderma* and *Ganoderma*. - Beihefte Nova Hedwigia 75: 1-182.
- 1984: Ad Polyporaceas II & III. *Piptoporus, Buglossoporus, Laetiporus, Meripilus* and *Bondarzewia*. - Beihefte Nova Hedwigia 78: 136-222.

– 1987: Ad Polyporaceas IV. – Beihefte Nova Hedwigia 86.
– 1992: The development of the fruit-body of *Marasmius cornelii* (Agaricales) and of a new species of *Marasmius* Sect. *Gloiocephala*. - Persoonia 14: 395-405.
– 1994: The structure of *Piptoporus betulinus*. - The Mycologist 8: 138-140.
– 1994b: The development of the gills in *Amanita rubescens* (Fr.) S.F. Gray. - Nova Hedwigia 58: 145-152.
Cotter, H. van T. & O. K. Miller,1985: Sclerotia of *Boletinellus merulioides* in nature. - Mycologia 77: 927-931.
Crowe, L. K., 1963: Competition between compatible nuclei in the establishment of a dikaryon in *Schizophyllum commune*. - Heredity 18: 525-533.
Cunningham, G. H., 1946: Notes on classification of the Polyporaceae. - New Zealand J. Sci. Technol. 28: 238-251.
– 1953: Thelephoraceae of New Zealand. - Part I. Subfamily Cyphelloideae. - Trans. Roy. Soc. N. Z. 81: 165-188.
– 1954: Hyphal systems as aids in identification of species and genera of the Polyporaceae. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 37: 44-50.
– 1955: Thelephoraceae of New Zealand. - Part VI. The genus *Peniophora*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 83: 247-293.
Currah, R. S. & R. Sherburne, 1992: Septal ultrastructure of some fungal endophytes from boreal orchid mycorrhizas. - Mycol. Res. 96: 583-587.

Da Costa, Maria & H. Clémençon, 1997: Le développement endonodulaire d'*Agaricus bisporus*. – Unveröffentlichte Semesterarbeit des Botanisches Institutes der Universität Lausanne.
Danell, E. & N. Fries, 1990: Methods for isolation of *Cantharellus* species, and the synthesis of ectomycorrhizae with *Picea abies*. - Mycotaxon 38: 141-148.
Danell, E., S. Alström & A. Ternström, 1993: *Pseudomonas fluorescens* in association with fruit bodies of the ectomycorrhizal mushroom *Cantharellus cibarius*. - Mycol. Res. 97: 1148-1152.
Dangeard, P. A., 1895: Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes. - Le Botaniste 4: 119-181.
Danielson, R. M., 1984: Ectomycorrhizal association in Jack pine stands in north eastern Alberta. - Canad. J. Bot. 42: 932-939.
De Bary, A., 1859: Zur Kenntniss einiger Agaricinen - Bot. Zeitg. 17: 385-388, 393-398, 401-404.
– 1866: Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Engelmann, Leipzig.
– 1884: Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoa und Bacterien. Engelmann, Leipzig.
Debaud, J. C., R. Pépin & G. Bruchet, 1981: Etude des ectomycorhizes de *Dryas octopetala*. Obtention de synthèses mycorhiziennes et de carpophores d'*Hebeloma alpinum* et *H. marginatum*. - Canad. J. Bot. 59: 1014-1020.
Decharme, H. & M. Issaly, 1980: Contribution à l'étude du champignon symbiote de quelques fourmis de la tribu Attini. - Cryptog. Mycol. 1: 1-18.
Delgado, J. C. & A. A. Cook, 1976: Arthroconidia formation in cultures of *Marasmius perniciosus*. - Phytopathology 66: 717-718.
– 1976a: Nuclear condition of the basidia, basidiospores, and mycelium of *Marasmius perniciosus*. - Canad. J. Bot. 54: 66-72.
Demelius, P., 1911: Beitrag zur Kenntnis der Cystiden. - Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien 61: 278-287, 322-332, 378-395.
– 1915: Beitrag zur Kenntis der Cystiden. VII. - Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien 65: 36-47.
Demoulin, V., 1975: The origin of Ascomycetes and Basidiomycetes. - The Bot. Rev. 40: 315-345.
– 1985: The Red Algal - Higher Fungi Phylogenetic Link: The Last Ten Years. - BioSystems 18: 347-356.
De Seynes, J., 1863: Essai d'une Flore mycologique de la région de Montpellier et du Gard. éd. Baillière Paris.
– 1874: Recherches pour servir à l'histoire naturelles des végétaux inférieurs. I. Des Fistulines. - Paris.
– 1888: Recherches pour servir à l'histoire naturelle des végétaux inférieurs. II. Polypores. Masson, Paris.
Dickson, H., 1934: Studies on *Coprinus sphaerosporus*. I. Pairing behaviour and the characteristics of various haploid and diploid strains. - Ann. Bot. 48: 527-547.

Didier-Fichet, M. L. & R. Kühner, 1967: *Lentinellus castoreus.* Caractères des carpophores et des mycéliums. Comportement nucléaire et polarité. - Le Botaniste Sér. L, 153-167.

Ditmar, L. P. F., 1817: Die Pilze Deutschlands. In Deutschlands Flora edit. J. Sturm. 1. Band. Nürnberg.

Döflein, F., 1905: Die Pilzkulturen der Termiten. - Verh. Deutschen Zoolog. Ges. Leipzig.

Doguet, G., 1956: Recherches sur le *Rhodotus palmatus* (Fr. ex Bull.) R. Maire. - Bull. Soc. Mycol. France 72: 61-87.

Domanski, S., 1973: *Poria elongata* Overh. in Poland. - Persoonia 7: 155-160.

Dominik, T., 1956: Projekt nowego podzialu mikoryz ektotroficznych oparty na cechach morfologiczno-anatomicznych. (Vorschlag einer neuen Klassifikation der ektotrophen Mykorrhizen auf morphologisch-anatomischen Merkmalen begründet). - Roczniki Nauk Lesnych 14: 225-245.

Donk, M. A., 1931: Revisie van de Nederlandse Heterobasidiomycetae I. Mededeel. Nederl. Mycol. Ver. 18-20: 67-200.

– 1956: Notes on resupinate Hymenomycetes. III. - Fungus 26: 3-24.

– 1957: Notes on resupinate Hymenomycetes. IV. - Fungus 27: 1-29.

– 1959: Notes on 'Cyphellaceae'. - I. - Persoonia 1: 25-110.

– 1962: The generic names proposed for Hymenomycetes. XII. Deuteromycetes. - Taxon 11: 75-104.

– 1962b: Notes on 'Cyphellaceae'. - II. - Persoonia 2: 331-348.

– 1964: A Conspectus of the Families of Aphyllophorales. - Persoonia 3: 199-324.

– 1967: Notes on European Polypores - II. - Persoonia 5: 47-130.

– 1969: On the typification of *Hexagonia pollinii* per Fr. – Taxon 18: 663-666.

– 1974: Check list of European Polypores. - Verh. Kon. Nederl. Akad. Wetens. Afd. Nat. 62: 469 pp., Amsterdam.

Dörfelt, H. (ed.), 1989: Lexikon der Mykologie. - Fischer, Stuttgart.

Dörfelt, H. & M.-B. Schröder, 1982: Untersuchungen zur submikroskopischen Struktur von *Xerula melanotricha.* – Nova Hedwigia 35: 433-452.

– 1984: Untersuchungen zur Fruchtkörperentwicklung und zur submikroskopischen Struktur von *Xerula pudens.* – Nova Hedwigia 40: 207-240.

Douglas, G. E., 1916: A study of development in the genus *Cortinarius.* - Amer. J. Bot. 3: 319-335.

– 1918: The development of some exogenous species of agarics. - Amer. J. Bot. 5: 36-54.

– 1920: Early development of *Inocybe.* - Bot. Gaz. 70: 211-220.

Douwes, G. A. C. & J. A. von Arx, 1965: Das hymenophorale Trama bei den Agaricales. – Acta Bot. Neerland. 14: 197-217.

Downes, G. M., I. J. Alexander & J. W. Cairney, 1992: A study of ageing of spruce *Picea sitchensis* Ectomycorrhizas I. Morphological and cellular changes in Mycorrhizas formed by *Tylospora fibrillosa* and *Paxillus involutus.* - New Phytol. 122:141-152.

Downie, D. G., 1957: *Corticium solani* - an orchid endophyte. - Nature 179: 160.

Dowsett, J. A., 1981: Extracellular hyphal sheaths of *Dactylaria brochopaga.* - Mycologia 73: 1207-1211.

Drechsler, C., 1941: Some hyphomycetes parasitic on free-living terricolous nematodes. - Phytopathology 31: 773-801.

– 1949: A nematode-capturing fungus with anastomosing clamp bearing hyphae. - Mycologia 41: 369-387.

Duddridge, J. A. & D. J. Read, 1982: An ultrastructural analysis of the development of mycorrhizas in *Monotropa hypopitys.* - New Phytol. 92: 203-214.

Duhem, B., 1990: Études de cinq *Peniophora* (Basidiomycotina - Corticiaceae) récoltés sur l'Ile de Noirmoutier. - Docum. mycol. 20, fasc. 78: 11-34.

Duncan, E. G. & M. H. Galbraith, 1972: Post-meiotic events in the Homobasidiomycetidae. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 58: 387-392.

– 1973: Improved procedures in fungal cytology utilizing Giemsa. - Stain Technol. 48: 107-110.

– 1973b: Variation in the dimensions of basidiospores during the discharge period. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 60: 463-470.

Duncan, E. J. & J. A. MacDonald, 1965: Nuclear phenomena in *Marasmius androsaceus* (L. ex Fr.) Fr. and *M. rotula* (Scop. ex

Fr.) Fr. - Trans. Roy. Soc. Edinburgh 66: 129-141, + 4 plates.
Durand, F. & J. Nicot, 1968: Les champignons fongicoles. Observations sur les *Nyctalis*. - Rev. Mycol. 33: 96-107.
Dürst, J., 1996: In B. Kobler: *Camarophyllopsis atropuncta*. - Schweiz. Z. Pilzkunde 74: 202.

Eamus, D., W. Thompson, J. W. G. Cairney & D. H. Jennings, 1985: Internal structure and hydraulic conductivity of basidiomycete translocating organs. - J. Exptl. Bot. 36: 1110-1116.
Eidam, E., 1883: Zur Kenntnis der Entwicklung bei den Ascomyceten. In: Beiträge zur Biologie der Pflanzen 3: 377-433.
Einhellinger, A., 1966: Die neun Haupttypen der Rhodophyllusspore nach Romagnesi. - Z. Pilzkunde 32: 46-54.
Ellingboe, A. H., 1964: Nuclear migration in dikaryotic-homokaryotic matings in *Schizophyllum commune*. - Amer. J. Bot. 51: 133-139.
Elrod, R. P. & W. H. Snell, 1940: Development of the carpophores of certain Boletaceae. - Mycologia 32: 493-504.
Enderle, M., 1985: 8. Beitrag zur Kenntnis der Ulmer Pilzflora: Bemerkenswerte Agaricales-Funde I - Z. Mykol. 51: 5-42.
Enderle, M. & G. Moreno, 1985: The *Coprinus domesticus* group. - Bol. Soc. Micol. Castellana 9: 103-130.
Endrigkeit, A., 1937: Beiträge zum ernährungsphysiologischen Problem der Mykorrhiza unter besonderer Berücksichtigung des Baues und der Funktion der Wurzel- und Pilzmembranen. - Bot. Arch. 39: 1-87.
Eriksson, J., 1950: *Peniophora* Cke Sect. *Coloratae* Bourd. & Galz. – Symb. Bot. Upsal. X: 5. Uppsala.
– 1958: Studies in the Heterobasidiomycetes and Homobasidiomycetes-Aphyllophorales of Muddus National Park in North Sweden. - Symb. Bot. Upsal. XVI:1, S. 1-172.
Eriksson, J. & K. Hjortstam, 1969: Four new taxa of *Hyphodontia* (Basidiomycetes). - Svensk bot. Tidskr. 63: 217-232.
Eriksson, J., K. Hjortstam & L. Ryvarden, 1978: The Corticiaceae of North Europe. Vol. 5. Fungiflora, Oslo.
– 1981: The Corticiaceae of North Europe. Vol. 6. Fungiflora, Oslo.
– 1984: The Corticiaceae of North Europe. Vol. 7. Fungiflora, Oslo.
Eriksson, J. & L. Ryvarden, 1973: The Corticiaceae of North Europe. Vol. 2. Fungiflora, Oslo.
– 1975: The Corticiaceae of North Europe. Vol. 3. Fungiflora, Oslo.
– 1976: The Corticiaceae of North Europe. Vol. 4. Fungiflora, Oslo.
Esser, K. & F. Meinhardt, 1977: A common genetic control of dicaryotic and monocaryotic fruiting in the Basidiomycete *Agrocybe aegerita*. - Mol. Gen. Genet. 155: 113-115.
Esser, K., F. Saleh & F. Meinhardt, 1979: Genetics of fruit body production in Higher Basidiomycetes. II Monocaryotic and dicaryotic fruiting in *Schizophyllum commune*. - Curr. Genet. 1: 85-88.
Essig, F. M., 1922: The morphology, development, and economic aspects of *Schizophyllum commune* Fries. - Univ. California Publications in Botany 7: 447-498.
Eugster, C. H., 1973: Pilzfarbstoffe, ein Überblick aus chemischer Sicht mit besonderer Berücksichtigung der Russulae. - Z. Pilzkunde 39: 45-95.
Evans, H. J., 1959: Nuclear behaviour in the cultivated mushroom. - Chromosoma 10: 115-135.
Evans, R. C., H. Stempen & S. J. Stewart, 1981: Development of hyphal sheaths in *Bipolaris maydis* race T. - Canad. J. Bot. 59: 453-459.

Falck, R., 1902: Die Cultur der Oidien und ihre Rückführung in die höhere Fruchtform bei den Basidiomyceten. - Beih. Biol. Pfl. 8: 307-346.
– 1909: Die *Lenzites*-Fäule des Coniferenholzes. Hausschwammforsch. 3.
– 1912: Die *Merulius*-Fäule des Bauholzes. - Hausschwammforsch. 6.
– 1927: Über die Grössen, Fallgeschwindigkeiten und Schwebewerte der Pilzsporen und ihre Gruppierung mit Bezug auf die zu ihrer Verbreitung nötigen Temperaturströmungs-Geschwindigkeiten. - Ber. deutsch. Bot. Ges. 45: 262-281.
Farr, D. F., 1980: The acanthocyte, a unique cell type in *Stropharia* (Agaricales). Mycotaxon 11: 241-249.
Fassi, B. & E. De Vecchi, 1962: Ricerche sulle

micorrize ectotrofiche del Pino Strobo in vivaio. I. Descrizione di alcune forme più diffuse in Piemonte. - Allionia 8: 133-152.

Fassi, B. & A. Fontana, 1961: Le micorrize ectotrofiche di *Julbernardia seretii,* Cesalpiniacea del Congo. - Allionia 7: 131-157.

– 1962: Micorrize ectotrofiche di *Brachystegia laurentii* e di alcune altre Cesalpiniacee minori del Congo. - Allionia 8: 121-131.

Favre, J., 1948: Les associations fongiques des hauts-marais jurassiens et de quelques régions voisines. - Mat. Flora Cryptog. Suisse X (3).

– 1955: Les champignons supérieurs de la zone alpine du Parc National Suisse. - Rés. rech. sci. Parc Nat. Suisse. V.

– 1960: Catalogue descriptif des champignons supérieurs de la zone subalpine du Parc National Suisse. - Rés. rech. sci. Parc Nat. Suisse VI.

Fayod, V., 1889: Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinés. - Ann. Sci. Nat. Bot. VII:9, 181-441.

Ferguson, M. C., 1902: A preliminary study of the germination of the spores of *Agaricus campestris* and other basidiomycetous fungi. - U. S. Dept. Agricult. Bull. 16, Washington.

Fincham, J. R. S., P. R. Day & A. Radford, 1979: Fungal Genetics. Blackwell Sci. Publ. Oxford.

Fischer, C. C. E., 1909: On the development of the fructification of *Armillaria mucida.* - Ann. Bot. 23: 503-507.

Fischer, E., 1891: Beiträge zur Kenntniss exotischer Pilze. II. *Pachyma cocos* und ähnliche sklerotienartige Bildungen. - Hedwigia 1891 Heft 2: 61-102, 8 Tf.

– 1933: Unterklasse Eubasidii. Reihe Gastromyceteae. - In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Zweite Auflage, A. Engler & H. Harms, Verl. W. Engelmann, Leipzig.

Flindt, R., 1988: Biologie in Zahlen. 3. Auflage G. Fischer Verlag, Stuttgart.

Fontana, A., 1961: Primo contributo allo studio delle micorrize dei pioppo in Piemonte. - Allionia 7: 87-129.

– 1962: Ricerche sulle micorrize del genere *Salix.* - Allionia 8: 67-85.

Forsgren, B., 1966: Fynd av *Coriscium viride* tillsammans med *Omphalina luteovitellina* - en föregiven Agaricolichen - på palsmyrar i Karesuandoområdet. - Svensk Bot. Tidskr. 60: 440-442.

Fox, F. M., 1986a: Ultrastructure and infectivity of sclerotium-like bodies of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma sacchariolens* on Birch (*Betula* spp.) - Trans. Brit. Mycol. Soc. 87: 359-369.

– 1986b: Ultrastructure and infectivity of sclerotia of the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* on birch (*Betula* spp.). - Trans. Brit. Mycol. Soc. 87: 627-658.

Francke, H. L., 1934: Beiträge zur Kenntnis der Mykorrhiza von *Monotropa hypopitys* L. Analyse und Synthese der Symbiose. - Flora (Jena) 129: 1-52.

Frank, A. B., 1885: Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 3: 125-145.

Frankland, J. C., 1982: Biomass and nutrient cycling by decomposer basidiomycetes. In: Frankland et. al. (ed.): Decomposer basidiomycetes. S. 241-261. Cambridge University Press.

Frankland, J. C., J. N. Hedger & M. J. Swift (ed.) 1982: Decomposer basidiomycetes. Brit. Mycol. Soc. Symposium 4. Cambridge University Press.

Freeman, G. W. & R. H. Petersen, 1979: Studies in the genus *Scytinostromella.* - Mycologia 71: 85-91.

Fries, E. M., 1821: Systema mycologicum. I. - Lund.

– 1825: Syst. Orb. Veg. 1.

– 1836: Epicrisis systematis mycologici. - Upsala, Typographia Academica.

– 1839: Systema mycologicum. Vol. 3. Greifswald. 217

Fries, N., 1943: Untersuchungen über Sporenkeimung und Mycelentwicklung bodenbewohnender Hymenomyceten. - Symb. Bot. Upsal. VI: 4. Uppsala.

– 1978: Basidiospore germination in some mycorrhiza-forming Hymenomycetes. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 70: 319-324.

– 1979: The taxon-specific spore germination reaction in *Leccinum.* - Trans. Brit. Mycol. Soc. 73: 337-341.

– 1981: Recognition reactions between basidiospores and hyphae in *Leccinum.* - Trans. Brit. Mycol. Soc. 77: 9-14.

– 1983: Spore germination, homing reaction,

and intersterility groups in *Laccaria laccata* (Agaricales). - Mycologia 75: 221-227.
Frisch, K.v., 1953: Biologie. II. Band. Bayerischer Schulbuch-Verlag München.
Fritsche, G. & R. von Sengbusch, 1963: Beispiel der spontanen Entwicklung neuer Fruchtkörperformen beim Kulturchampignon. - Züchter 33: 270-274.
Fürnrohr, A. E., 1850: Verhandlungen der Section für Botanik, Land- und Forstwissenschaft bei der XXVII. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Greifswald. - Flora 8: 641-653.
Furrer-Ziogas, C., 1969: *Limacella vinosorubescens* spec. nov. - Schweiz. Z. Pilzkunde 47: 213-218.
Furtado, J. S., 1966: Significance of the clamp-connection in the Basidiomycetes. - Persoonia 4: 125-144.

Gams, H., 1962: Die Halbflechten *Botrydina* und *Coriscium* als Basidiolichenen. - Österr. Bot. Z. 109: 376-380.
Garbaye, J., R. Duponnois & J. L. Wahl, 1990: The bacteria associated with *Laccaria laccata* endomycorrhiza or sporocarps: effect on symbiosis establishment on Douglas fir. - Symbiosis 9: 267-273.
Gardiner, R. B. & A. W. Day, 1988: Surface proteinaceous fibrils (fimbriae) on filamentous fungi. - Canad. J. Bot. 66: 2474-2484.
Gartz, J., 1986: Psilocybin in Mycelkulturen von *Inocybe aeruginascens*. - Biochem. Physiol. Pflanzen 181: 511-517.
Gäumann, E. A., 1926: Vergleichende Morphologie der Pilze. - Jena.
– 1949: Die Pilze. Birkhäuser Basel.
Geesink, J. & C. Bas, 1992: *Clavaria stellifera*, spec. nov. - Persoonia 14: 671-673.
Geitler, L., 1955: *Clavaria mucida*, eine extratropische Basidiolichene. - Biol. Zentralblatt 74: 145-159.
– 1956: Ergänzende Beobachtungen über die extratropische Basidiolichene *Clavaria mucida*. – Österr. bot. Z. 103: 164-167.
Gentil, A. C. & W. H Snell, 1953: Development of the carpophore of *Boletinus paluster*. - Mycologia 45: 720-722.
Gianinazzi-Pearson, V. & S. Gianinazzi (ed.), 1986: Physiological and genetical aspects of mycorrhiza. - Inst. Nat. Rech. Agronomie (INRA), Paris.
Gilbert, O. L, 1966: Lichen pathogens of *Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Cromb. - Lichenologist 3: 275.
Gilbertson, R. L. & L. Ryvarden, 1986: North American Polypores. Vol. 1. - Fungiflora A/S, Oslo.
– 1987: North American Polypores. Vol. 2. - Fungiflora A/S, Oslo.
Gill, M. & W. Steglich, 1987: Pigments of Fungi (Macromycetes). – In: Progress in the Chemistry of Organic Natural Products; vol. 51. Springer-Verlag, Wien, New York.
Ginns, J., 1982: A monograph of the genus *Coniophora* (Aphyllophorales, Basidiomycetes). - Opera Botanica 61, S. 7-61. Kopenhagen.
– 1988: New genera and species of lignicolous Aphyllophorales. - Mycologia 80: 63-71.
Ginns, J. & J. L. Lowe, 1983: *Macrohyporia extensa* and its synonym *Poria cocos*. - Canad. J. Bot. 61: 1672-1679.
Ginns, J. & L. K. Weresub, 1976: Sclerotium-producing species of *Leucogyrophana* (Aphyllophorales). - Mem. New York Bot. Gard. 28: 86-97.
Girbardt, M., 1955: Lebendbeobachtungen an *Polystictus versicolor* (L.). - Flora 142: 540-563.
– 1957: Der Spitzenkörper von *Polystictus versicolor*. - Planta 50: 47-59.
– 1958: Über die Struktur von *Polystictus versicolor*. - Arch. Mikrobiol. 28: 255-269.
– 1960: Licht- und elektronenoptische Untersuchungen an *Polystictus versicolor* (L.). VI. Der Nucleolus-Formwandel. Ein Beitrag zur Frage der Kernbewegung. - Planta 55: 365-380.
– 1961: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an *Polystictus versicolor*. V. Zur Frage der Kernfärbung mit Eisen-Hämatoxylin. - Flora 150: 427-440.
– 1962: Licht- und elektronenoptische Untersuchungen an *Polysticus versicolor* (L.). VIII. Färberische Analyse der vegetativen Kernteilung. - Planta 58: 1-21.
– 1963: Licht- und elektronenoptische Untersuchungen an *Polystictus versicolor* (L.). IV: Morphologische und färberische Eigenschaften des Interphasekernes. - Arch. Protistenk. 106: 381-392.
– 1965: Lebendnachweis von Einzelelemen-

ten des endoplasmatischen Retikulums. - J. Cell. Biol. 27: 433-440.
- 1968: Ultrastructure of the Moving Nucleus. In: Aspects of Cell Motiliy. Cambridge University Press, S. 249-259.
- 1969: Die Ultrastruktur der Apikalregion von Pilzhyphen. - Protoplasma 67: 413-441.
- 1970: Die Ultrastruktur des Pilzkernes. I. Der Interphasekern. - Z. Mikrobiol. 10: 451-468.
- 1971a: Ultrastructure of the fungal nucleus. II. The kinetochore equivalent (KCE). - J. Cell Sci. 9: 453-473.
- 1971b: Submikroskopische Cytologie der Pilzzelle. - Fortschritte der Botanik 33: 19-32.
- 1973: Morphologie und Morphogenese der Pilzzelle. - Fortschritte der Bot. 35: 23-36.
- 1978: Historical Review and Introduction. In: I. B. Heath (ed.): Nuclear Division in the Fungi. Acad. Press New York, S. 1-20.
- 1979a: Verteilung und experimentelle Beeinflussung cytoplasmatischer Microtubuli in der Spitzenzelle von *Trametes (= Polystictus) versicolor.* In: Lyr & Polter (ed.): Systemfungizide, Abh. Akad. Wiss. DDR, 2: 265-276. Akademie-Verlag Berlin.
- 1979b: A microfilamentous septal belt (FSB) during induction of cytokinesis in *Trametes versicolor* (L. ex Fr.). - Exptl. Mycol. 3: 215-228.

Girbardt, M. & H. Hädrich, 1975: Ultrastruktur des Pilzkernes. III. Genese des Kern-assoziierten Organelles (NAO = "KCE"). - Z. allg. Mikrobiol. 15: 157-173.

Gluchoff-Fiasson, K., A. David & B. Dequatre, 1983: Contribution à l'étude des affinités entre *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bres. et les *Bondarzewiaceae.* - Cryptog., Mycol. 4: 135-145.

Godbout, C. & J. A. Fortin, 1983: Morphological features of synthesized ectomycorrhiza of *Alnus crispa* and *A. rugosa.* - New Phytol. 94: 249-262.

Godbout, C. & J. A. Fortin, 1984: Synthesized ectomycorrhizae of aspen: fungal genus level of structural characterization. - Canad. J. Bot. 63: 252-262.

Godfrin, J., 1903: Espèces critiques d'Agaricinés (*Panaeolus campanulatus* L., *P. retirugis* Fr., *P. sphinctrinus* Fr.). - Bull. Soc. Mycol. Fr. 19: 45-55.

Goetsch, W., & R. Stoppel, 1940: Die Pilze der Blattschneider-Ameisen. - Biol. Zentralbl. 60: 393-398.

Goffart, J., 1903: Contribution à l'étude du Rhizomorphe de l'*Armillaria mellea* Vahl. - Mém. couronnés et mém. des savants étrangers Acad. Roy. Sci., Lettres, Beaux-Arts Belg. 62 (2): 1-26.

Gooday, G. W., 1971: An autoradiographic study of hyphal growth of some fungi. - J. Gen. Microbiol. 67: 125-133.

Gorovoy, L. F., 1977: Loculosus type of sex sporogenesis in Hymenomycetes. - Dopov. Akad. Nauk. Ukr. RSR, Ser. B,8: 742-746.

Gössner, W., 1958: Histochemischer Nachweis hydrolytischer Enzyme mit Hilfe der Azofarbstoffmethode. - Histochemie 1: 48-96.

Gottlieb, D., 1971: Limited growth in fungi. - Mycologia 63: 619-629.

Grand, L. F. & R. T. Moore, 1971: Scanning electron microscopy of basidiospores of species of Strobilomycetaceae. - Canad. J. Bot. 49: 1259-1261.

Green, F., C. A. Clausen, M. J. Larsen & T. L. Highley, 1992: Immuno-scanning electron microscopic localization of extracellular wood-degrading enzymes within the fibrillar sheath of the brown-rot fungus *Postia placenta.* - Canad. J. Microbiol. 38: 898-904.

Gregory, P. H., 1962: The dispersal distance problem. - Pollen Spores 4: 348-349.
- 1966: The fungus spore: what it is and what it does. - In The Fungus Spore. M. F. Madelin edit. S. 1-13. Butterworths, London.

Greis, H., 1937a: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Basidiomyceten. I Zur Entwicklungsgeschichte von *Lepiota acutesquamosa* Weinm. - Jahrb. wissensch. Bot. 84: 449-482.
- 1937b: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Basidiomyceten. III. Die Entwicklung der Wirtelschnallen bei *Coniophora cerebella.* - Jahrb. wiss. Bot. 84: 740-763.
- 1939: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Basidiomyceten. IV. Entwicklungsgeschichte von *Solenia anomala* Pat. - Jahrb. wiss. Bot. 87: 244-266.

Grellier, B., R. Letouzé & D. G. Strullu, 1984: Micropropagation of birch and mycorrhizal

formation in vitro. - New Phytol. 97: 591-599.

Grenville, D. J., R. L. Peterson & Y. Piché, 1985: The development, structure, and histochemistry of sclerotia of ectomycorrhizal fungi. II. *Paxillus involutus*. - Canad. J. Bot. 63: 1412-1417.

Griffith, N. T. & H. L. Barnett: Mycoparasitism by Basidiomycetes in culture. - Mycologia 59: 149-154.

Griffiths, D. A., 1974: The origin, structure and function of chlamydospores in fungi. - Nova Hedwigia 25: 503-547.

Gröger, F. & M. Hut, 1982: Zu Funden des sklerotienbildenden Rüblings *Collybia graveolens*. - Boletus 6: 69-74.

Grove, S. N., 1978: The cytology of hyphal tip growth. In: The filamentous fungi, Developmental Mycology 3: 28-50. Edward Arnold, London.

Grove, S. N. & C. E. Bracker, 1970: Protoplasmic organization of hyphal tips among fungi: Vesicles and Spitzenkörper. - J. Bacteriol. 104: 989-1009.

Gruhn, C. M., A. V. Gruhn & O. K. Miller, Jr., 1992: *Boletinellus merulioides* alters root morphology of *Pinus densifolia* without mycorrhizal formation. - Mycologia 84: 528-533.

Grund, D. W. & K. A. Harrison, 1976: Nova Scotian Boletes. - Biblioth. Mycol. Bd. 47. J. Cramer, Vaduz.

Gulden, G., 1987: The genus *Galerina* on Svalbard. - Arctic and alpine mycology II. Ed. G. A. Laursen, J. F. Ammirati & S. A. Redhead. Plenum Publ. Corp.

Gull, K., 1975: Cytoplasmic microfilament organization in two basidiomycete fungi. - J. Ultrastruct. Res. 50: 226-232.

Gull, K. & R. J. Newsam, 1975a: Ultrastructural organization of cystidia in the Basidiomycete *Agrocybe praecox*. - J. General Microbiol. 91: 74-78.

Gull, K. & R. J. Newsam, 1975b: Meiosis in basidiomycetous fungi. - II. Fine structure of the synaptonemal complex. - Protoplasma 83: 259-268.

Guzmán, G., V. M. Bandala & L. Montoya, 1991: A comparative study of teleomorphs and anamorphs of *Pleurotus cystidiosus* and *Pleurotus smithii*. - Mycol. Res. 95: 1264-1269.

Haddow, W. R., 1931: Studies in *Ganoderma*. – J. Arnold Arboretum 12: 25-46.

Hadley, G., R. P. C. Johnson & D. A. John, 1971: Fine structure of the host fungus interface in orchid mycorrhiza. - Planta 100: 191-199.

Hallenberg, N., 1990: Ultrastructure of stephanocysts and basidiospores in *Hyphoderma praetermissum*. - Mycol. Res. 94: 1090-1095.

Haller, R., 1953: *Hygrophorus conico-palustris* nov. spec. - Schweiz. Z. Pilzkunde 31: 141-145.

Hamada, M., 1939: Studien über die Mykorrhiza von *Galeola septentrionalis* Reichb. f. - Ein neuer Fall der Mykorrhiza-Bildung durch intraradicale Rhizomorpha. - Japan. J. Bot. 10: 151-211.

Hammad, F., R. Watling & D. Moore, 1993a: Cell population dynamics in *Coprinus cinereus:* co-ordination of cell inflation throughout the maturing basidiome. - Mycol. Res. 97: 269-274.

– 1993b: Cell population dynamics in *Coprinus cinereus:* narrow and inflated hyphae in the basidiome stipe. - Mycol. Res. 97: 275-282.

Hanna, W. F., 1926: The inheritance of spore size in *Coprinus sterquilinus*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 11: 219-238.

– 1939: *Coprinus urticaecola* on stems of Marquis wheat. - Mycologia 31: 250-257.

Hansen, E. C., 1897: Biologische Untersuchungen über Mist bewohnende Pilze. - Bot. Zeitg. 55: 111-131.

Hariot, P., 1891: Observations sur les espèces du genre *Dictyonema*. - Bull. Soc. Mycol. France 7: 32-51.

Harley, J. L., 1959: The biology of mycorrhiza. - Plant. Sci. monogr.; Leonard Hill Books, London.

– 1969: The biology of mycorrhiza. - Plant. Sci. monogr.; 2. Auflage. Leonard Hill Books, London.

– 1984: The mycorrhizal associations. - In: Cellular Interactions, ed. H. F. Linskens & Heslop-Harrison. Springer Berlin. S. 148-186.

Harley, J. L. & S. E. Smith, 1983: Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press London.

Harmsen, L., 1953: *Merulius molluscus* Fr., en

sklerotiedannende *Merulius*-art. - Blyttia 4: 116-120.
– 1954: De danske *Merulius*-arter. - Bot. Tidsskrift 50: 146-162.
Harnack, W., 1931: Die Entstehung des Paarkernmycels bei *Collybia tuberosa* Bull. und *Schizophyllum commune* Fr. - Z. Bot. 24: 353-380.
Harold, F. M. & J. H. Caldwell, 1990: Tips and Currents: Electrobiology of Apical Growth. In: Tip Growth in Plant and Fungal Cells, p. 59-90; I. B. Heath, ed., Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich, Publishers.
Harper, R. A., 1895: Beitrag zur Kenntnis der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus. - Ber. deutsch. Bot. Ges. 13: 67-78.
Hartig, R., 1873: Vorläufige Mittheilung über den Parasitismus von *Agaricus melleus* und dessen Rhizomorphen. - Bot. Zeit. 31: 295-297.
– 1874: Wichtige Krankheiten der Waldbäume. - Springer, Berlin.
– 1885: Die Zerstörung des Bauholzes durch Pilze. I. Der echte Hausschwamm *Merulius lacrymans* Fr. - Berlin.
Hassan Kasim, F. & A: David, 1983: Studies on the cultural characterization of 16 species of *Hyphodontia* Eriksson and *Chaetoporellus* Bond. & Sing. - Sydowia 36: 139-149.
Hasselbring, H., 1907: Gravity as a form-stimulus in fungi. Contributions from the Hull Botanical Laboratory. - Bot. Gazette 43: 251-258.
Hawksworth, D. L., B. C. Sutton & G. C. Ainsworth, 1983: Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. Seventh edition. - Commonwealth Mycological Institute, Kew.
Heath, I. R., 1978: Experimental studies of mitosis in the fungi. In: I. B. Heath (ed.): Nuclear division in the fungi. Academic Press New York. S. 89-176.
– 1981: Mechanisms of nuclear division in fungi. In: K. Gull & S. G. Oliver (ed.): The fungal nucleus. Cambridge University Press. S. 85-112.
Heckman, C. A., S. D. Pelok, S. A. Kimpel & L.-C. Wu, 1989: Scanning electron microscope studies on fruitbody primordium formation in *Agaricus bisporus*. - Mycologia 81: 717-727.
Hedger, J., 1990: Fungi in the tropical forest canopy. - The Mycologist 4: 200-202.
Hedger, J. N. & T. Basuki, 1982: The rôle of basidiomycetes in compost: a model system for decomposition studies. In: Frankland et. al. (ed.): Decomposer Basidiomycetes, S. 263-305. Cambridge University Press.
Hedwig, J., 1788: Stirpes cryptogamicae. 2: 1-34. Descriptio et adumbratio muscorum frondosum. Leipzig.
Heese, H., 1883: Anatomie der Lamellen und ihre Bedeutung für die Systematik der Agaricineen. – Dissertation, Berlin.
Heikkilä, H. & P. Kallio, 1966: On the problem of subarctic basidiolichenes I. - Ann. Univ. Turku A, II: 36: 9-35.
– 1969: On the problem of subarctic basidiolichenes II. - Ann. Univ. Turku A, II: 40: 90-97.
Heim, P., 1954: Observations sur le noyau des basidiomycètes. - Rev. Mycol. 19: 201-249.
Heim, R., 1931: Le genre *Inocybe*. - Encyclopédie mycologique I. Lechevalier, Paris.
– 1936: Observations sur la flore mycologique malgache. IV. Etude de quelques Agarics à latex non résinoïde. - Rev. Mycol. 1: 223-256.
– 1942: Nouvelles études descriptives sur les agarics termitophiles d'Afrique tropicale. - Arch. Mus. Nation. Hist. Nat. sér 6, 18: 107-166.
– 1943: Un nouveau cas d'hétérosporie chez les Inocybes. - Rev. Mycol. 8: 32-49.
– 1943a: Remarques sur les formes primitives ou dégradées de Lactario-Russulés tropicaux. - Boissiera 7: 266-280.
– 1945: Les Agarics tropicaux à hyménium tubulé. - Rev. Mycol. 10: 3-61.
– 1948: Phylogeny and natural classification of macro-fungi. – Trans. Brit. Mycol. Soc. 30: 161-178.
– 1957: Les champignons d'Europe. - Ed. Boubée, Paris.
– 1958: Caractères embryologiques des Géophiles hallucinogènes. In: Heim, R. & G. Wasson: Les champignons hallucinogènes du Méxique. 199-205. Ed. Mus. Nat. Hist. Paris.
– 1967: Hygrophores tropicaux recueillis par Roger Heim. I. Espèces nouvelles de Guyane française et de Nouvelle-Guinée

australienne. - Rev. Mycol. 32: 16-27.
- 1962: L'organisation architecturale des spores de Ganodermes. - Rev. Mycol. 27: 199-212.
- 1971: The interrelationships between the Agaricales and the Gasteromycetes. S. 505-534, In R. H. Petersen (ed.): The evolution of the higher Basidiomycetes. Knoxville.
- 1977: Termites et champignons. éd. Boubée, Paris, Collection «Faunes et Flores actuelles».

Hein, I., 1930: Studies on the mycelium of *Psalliota campestris*. - Amer. J. Bot. 17: 197-211.
- 1930b: Studies on morphogenesis in *Agaricus (Psalliota) campestris*. - Amer. J. Bot. 17: 882-915.

Heinemann, P., 1963: Champignons récoltés au Congo par Madame M. Goossens-Fontana. V. Hygrophoraceae. - Bull. Jard. Bot. Brux. 33: 421-458.
- 1975: Observations sur le genre *Volvariella* Speg. - Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 45: 185-193.
- 1989: La trame des *Macrolepiota*. - Bull. Soc. Mycol. France 105: 29-33

Heinemann, P. & D. Thoen, 1973: Observations sur le genre *Cystoderma*. - Bull. Soc. Mycol. France 89: 5-34.

Heintz, C. E. & D. J. Niederpruem, 1971: Ultrastructure of quiescent and germinated basidiospores and oidia of *Coprinus lagopus*. - Mycologia 63: 745-766.

Henderson, D. M., P. D. Orton & R. Watling, 1969: British Fungus Flora. Agarics and Boleti: Introduction. Roy. Bot. Gard. Edinburgh.

Henderson, L. E. & I. K. Ross, 1983: Ultrastructural studies of vegetative and fruiting mycelia of *Coprinus congregatus*. - Mycologia 75: 634-647.

Henderson, L. E., M. Elliott & I. K. Ross, 1983: Sclerotium formation in *Coprinus congregatus*. - Mycologia 75: 738-741.

Hennon, P. E. & E. M. Hansen, 1987: Nuclear behaviour of *Phellinus arctostaphyli, P. igniarius,* and *P. tremulae*. - Mycologia 79: 501-507.

Hereward, F. V. & D. Moore, 1979: Polymorphic variation in the structure of aerial sclerotia of *Coprinus cinereus*. - J. Gen. Microbiol. 113: 13-18.

Hering, T. F., 1982: Decomposing activity of basidiomycetes in forest litter. In: Frankland & al. (ed.): Decomposer Basidiomycetes, S. 213-261. Cambridge University Press.

Hervey, A. H., 1947: A survey of 500 basidiomycetes for antibiotical activity. - Bull. Torr. Bot. Club 74: 476-503.

Hesler, L. R. & A. H. Smith, 1963: North American Species of *Hygrophorus*. – Univ. Tennessee Press, Knoxville.

Higgins, B. B., 1922: Notes on the morphology and systematic relationship of *Sclerotium rolfsii* Sacc. - J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 37: 167-172.

Hilber, O., 1982: Die Gattung *Pleurotus*. - Bibliotheca Mycologica, Band 87. Cramer Vaduz.

Hiltner, L., 1904: Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Grunddüngung und Brache. - Arb. Deutsch. Landw. Ges. 98: 59-78.

Hilton, R. N. & R. T. Wills, 1983: The Giant Stone Fungus, *Polyporus tumulosus*. Abstract, 3rd internat. mycol. Congress, Tokyo.

Hintikka, V., 1970: Stimulation of spore germination of wood-decomposing Hymenomycetes by carbon dioxide. - Karstenia 11: 23-27.
- 1982: The colonisation of litter and wood by basidiomycetes in Finnish forests. In: Frankland & al. (ed.): Decomposer Basidiomycetes, S. 227-239. Cambridge University Press.

Hirsch, G., 1989: Texturae – In: H. Dörfelt (ed.): Lexikon der Mykologie, S. 384. Verlag G. Fischer, Stuttgart.

Hjortstam, K., K.-H. Larsson & L. Ryvarden, 1987: The Corticiaceae of North Europe. Vol. 1. Fungiflora, Oslo.

Hjortstam, K., K.-H. Larsson & L. Ryvarden, 1988: The Corticiaceae of North Europe. Vol. 8. Fungiflora, Oslo.

Hjortstam, K. & L. Ryvarden, 1990: *Lopharia* and *Porostereum* (Corticiaceae). - Synopsis Fungorum 4. Fungiflora Oslo.

Hoch, H. C. & R. J. Howard, 1980: Ultrastructure of freeze-substituted hyphae of the basidiomycete *Laetisaria arvalis*. - Protoplasma 103: 281-297.

Hoffmann, H., 1856: Die Pollinarien und Spermatien von *Agaricus*. - Bot. Zeitg. 14: 153-162.
– 1861: Icones analyticae fungorum. Abbildungen und Beschreibungen von Pilzen mit besonderer Rücksicht auf Anatomie und Entwicklungsgeschichte. - Giessen.
Höhnel, F. v. & V. Litschauer, 1907: Beiträge zur Kenntnis der Corticieen. - Sitzungsber. kaiserl. Akad. Wissensch., Math. Naturwiss. Kl., 116: 739-852.
Hoiland, K, 1987: The basidiolichens of Norway and Svalbard. - Graphis Scripta 1: 81-90.
Holland, A. A. & D. N. Pegler, 1983: *Hebeloma victoriense* and the genus *Metraria*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 80: 157-186.
Holtermann, C., 1899: Pilzbauende Termiten. - Botanische Untersuchungen S. Schwendener zum 100. Geburtstag dargebracht. - Bornträger, Berlin. S. 411-420.
Holubová-Jechová, V., 1969: New species of the genus *Oidium* Link ex Fr. emend. Linder. - Ceská Mykol. 23: 209-221.
Hook, R., 1665: Micrographia. London.
Hopp, H., 1936: Control of atmospheric humidity in culture studies. - Bot. Gaz. 98: 25-44.
– 1938: Sporophore formation by *Fomes applanatus* in culture. - Phytopathol. 28: 356-358.
Horak, E., 1968: Synopsis generum Agaricalium (Die Gattungstypen der Agaricales). - Beitr. Kryptogamenflora der Schweiz XIII.
– 1988: Notizie integrative tassonomico-sistematiche su *Oudemansiella mediterranea* (Pacioni & Lalli 1985) comb. nov. - Rev. Micol., Boll. Assoc. Micol. Bresadola 31: 31-37.
Horak, E. & O. K. Miller, 1992: *Phaeogalera* and *Galerina* in arctic-subarctic Alaska (U.S.A) and the Yukon Territory (Canada). - Canad. J. Bot. 70: 414-433.
Hori, H. & S. Osawa, 1987: Origin and Evolution of Organisms as deduced from 5S ribosomal RNA sequences. - Mol. Biol. vol. 4: 445-472.
Horner, J. & D. Moore, 1987: Cystidial morphogenetic field in the hymenium of *Coprinus cinereus*. – Trans. Brit. Mycol. Soc. 88: 479-488.
Hort, S. & H. Clémençon, 1994: Carpogenèse de *Lyophyllum tylicolor*. - Unveröffentlichte Semesterarbeit, Institut de Botanique, Université de Lausanne, Suisse.
Hostettler, H. U., 1979: Eine neue Färbemethode für Chrysocystiden. - Schweiz. Z. Pilzkunde 57: 92-93.
Howard, R. J., 1981: Ultrastructural analysis of hyphal tip cell growth in fungi: Spitzenkörper, cytoskeleton and endomembranes after freeze-substitution. - J. Cell. Sci. 48: 89-103.
Howard, R. J. & J. R. Aist, 1979: Hyphal tip ultrastructure of the fungus *Fusarium:* Improved preservation by freeze-substitution. - J. Ultrastruct. Res. 66: 224-234.
Hübsch, P., 1982: Über Rotfüsschen mit abweichenden Sporen. - Boletus 6: 61-66.
Hughes, S. J., 1951: Studies on Micro-Fungi. VII. *Allescheriella crocea, Oidium simile,* and *Pellicularia pruinata*. - Mycol. Papers, No. 41.
– 1953: Conidiophores, conidia, and classification. - Canad. J. Bot. 31: 577-659.
Hugueney, R., 1965: Le développement du carpophore de *Psathyrella coprobia* (J. Lange) A. H. Smith. - Bull. Soc. Mycol. France 81: 61-70.
– 1966: Sur la présence de deux voiles universels chez *Lepiota ignipes* Locquin. - C. R. Acad. Sci. Paris, D, 263: 491-493.
– 1972: Ontogenèse des infrastructures de la paroi sporique de *Coprinus cineratus* Quél. var. *nudisporus* Kühner (Agaricales). - C. R. Acad. Sci. Paris (D) 275: 1495-1498.
– 1978: Recherches histologiques et cytologiques sur le développement du carpophore des coprins. - Thèse de doctorat, Université Claude-Bernard, Lyon.
Hutchison, L. J., 1988: Notes on *Limacella illinita* in pure culture. - Mycologia 80: 111-114.
– 1991: Formation of sclerotia by *Hygrophoropsis aurantiaca* in nature. - Trans. Mycol. Soc. Japan 32: 235-245.
Hutchinson, S. A., P. Sharma, K. R. Clarke & I. Macdonald, 1980: Control of hyphal orientation in colonies of *Mucor hiemalis*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 75: 177-191.
Hyde, J. M. & C. H. Walkinshaw, 1966: Ultrastructure of basidiospores and mycelium of *Lenzites saepiaria*. - J. Bacteriol. 92: 1218-1227.

Ikediugwu, F. E. O., 1976: The interface of hyphal interference by *Peniophora gigantea* against *Heterobasidion annosum*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 66: 291-296.

Ikediugwu, F. E. O., C. Dennis & J. Webster, 1970: Hyphal interference by *Peniophora gigantea* against *Heterobasidion annosum*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 54: 307-309.

Imler, L., 1951: Remarques sur les *Panaeolus*. - Bull. Soc. Mycol. France 67: 438-447.

Indermitte, C., Th. Liebling & H. Clémençon, 1994: Culture analysis and extarnal interaction models of mycelial growth. - Bull. Math. Biol. 56: 633-664.

Ingold, C. T., 1939: Spore discharge in land plants. - Clarendon Press, Oxford.

– 1965: Spore Liberation. - Oxford.

– 1966: Aspects of Spore Liberation: Violent Discharge. In: The Fungus Spore. M. F. Madelin, edit. - Butterworths, London.

– 1969: The ballistospore. - Friesia 9: 66-76.

– 1971: Fungal Spores. Their Liberation and Dispersal. - Clarendon Press, Oxford.

– 1980: Mycelia, oidia and sporophore initials in *Flammulina velutipes*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 75: 107-116.

– 1985: Rapid spore-germination in some agarics.- Bull. Brit. Mycol. Soc. 19: 32-34.

– 1986: Asexual spores of *Polyporus squamosus* and P. *badius*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 87: 613-616.

– 1986b: Unusual pattern of basidiospore germination in *Panellus serotinus*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 86: 170-171.

– 1987: Features of ballistospore germination in *Itersonilia*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 89: 575-578.

– 1991: Conidia of *Polyporus varius*. - Mycol. Res. 95: 246-248.

– 1992: Discharge of ballistospores in *Tilletiaria anomala*. - Mycol. Res. 96: 987-989.

– 1992b: The basidium: A spore-gun of precise range. - The Mycologist 6: 111-113.

Istvanffi, G., 1891: Études relatives à l'anatomie physiologique des champignons. - Természetrajzi Füzetek 14: 96-106.

– 1896a: Nouvelles recherches sur les organes conducteurs des hydnés, théléphorés et tomentellés. - Rev. Mycol. 18: 1-10.

– 1896b: Untersuchungen über die physiologische Anatomie der Pilze mit besonderer Berücksichtigung des Leitungssystems bei den Hydnei, Thelephorei und Tomentellei. - Jahrb. Wiss. Bot. 29: 391-440.

Istvànffy, G. & O. Johan-Olsen, 1887: Über die Milchsaftbehälter und verwandte Bildungen bei den höheren Pilzen. - Bot. Centralbl. 29: 372-375, 385-390.

Itävaara, M. & H. Willberg, 1988: Establishment of a *Cantharellus cibarius* culture collection in Finland. - Karstenia 28: 34.

Iten, W., 1970: Zur Funktion hydrolytischer Enzyme bei der Autolyse von *Coprinus*. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 79: 175-198.

Iwase, K., S. Matsui, T. Taniguchi & A. Obayashi, 1987: Behaviour of cell nuclei during basidiospore formation in *Tricholoma matsutake*. - Trans. mycol. Soc. Japan 28: 63-67.

Jackson, R. M., & P. A. Mason, 1984: Mycorrhiza. - Studies in Biology no. 159. Edward Arnold, London.

Jacobson, K. M. & O. K. Miller, 1994: Postmeiotic mitosis in the basidia of *Suillus granulatus:* Implications for population structure and dispersal biology. - Mycologia 86: 551-516.

Jacques-Félix, M., 1967: Recherches morphologiques, anatomiques, morphogénétiques et physiologiques sur des rhizomorphes de champignons supérieurs et sur le déterminisme de leur formation. Première partie. - Bull. Soc. Mycol. France 83: 5-103.

Jahn, E., 1934: Die peritrophe Mykorrhiza. Ber. deutsch. Bot. Ges. 52: 463-474.

Jahn, H., 1979: Pilze die an Holz wachsen. - Bussesche Verlagshandlung, Herford.

Jahncke, K.-D., 1984: A simple technique for staining chrysocystidia with Patent blue V. - Mycologia 76: 940-943.

Jennings, D. H., 1982: The movement of *Serpula lacrimans* from substrate to substrate over nutritionally inert surfaces. In: Frankland & al. (ed.): Decomposer Basidiomycetes. S. 91-108. Cambridge University Press.

I. Johansen & L. Ryvarden, 1979: Studies in the Aphyllophorales of Africa. VII. Some new genera and species in the Polyporaceae. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 72: 189-199.

Johow, F., 1884: Die Gruppe der Hymeno-

lichenen. Ein Beitrag zur Kenntniss basidiosporer Flechten. - Jahrb. wiss. Bot. 15: 361-409.

Jong, S. C. & J. T. Peng, 1975: Identity and cultivation of a new commercial mushroom in Taiwan. - Mycologia 67: 1235-1238.

Jonsson, L. & J. E. Nylund, 1979: *Favolaschia dybowskyana* (Singer) Singer (Aphyllophorales), a new Orchid mycorrhizal fungus from tropical Africa. - New Phytol. 83: 121-128.

Josserand, M., 1940: Etude sur l'ornementation sporique des Lactaires et quelques autres espèces à spores amyloïdes. - Bull. Soc. Mycol. France 56: 7-38.

– 1952: La description des champignons supérieurs. 1. Aufl. Lechevalier, Paris. 354

– 1983: La description des champignons supérieurs. 2. Aufl. Lechevalier, Paris.

Juel, H. O., 1897: *Muciporus* und die Familie der Tulasnellaceen. - Bihang till K. Svenska vet.-akad. Handlingar Bd. 23 Afd. III. No. 12: 1-27.

– 1898: Die Kernteilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten. - Jahrb. wiss. Bot. 32: 361-388.

– 1916: Cytologische Pilzstudien. I. Die Basidien der Gattungen *Cantharellus, Craterellus* und *Clavaria*. - Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 4: 1-34.

Jülich, W., 1969: Über die Gattungen *Piloderma* gen. nov. und *Subulicystidium* Parm. - Ber. der Deutschen Bot. Ges. 81: 414-421.

– 1975: Studien an Cystiden – I. *Subulicystidium* Parm. – Persoonia 8: 187-190.

– 1976: Studies in resupinate Basidiomycetes - IV. – Persoonia 8: 431-442.

– 1978: On some Aphyllophorales from Australia. - Persoonia 9: 453-472.

– 1981: Higher Taxa of Basidiomycetes. - Biblioth. Mycol. 85. Cramer, Vaduz.

– 1984: Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. - Kleine Kryptogamenflora Band II b/1. Fischer Stuttgart.

– 1984b: *Galzinia geminispora* Olive new to Europe. - Persoonia 12: 189-191.

Jurand, M. K. & R. F. O. Kemp, 1972: Surface ultrastructure of oidia in the Basidiomycete *Psathyrella coprophila*. - J. Gen. Microbiol. 72: 575-579.

Jurzitza, G., 1987: Anatomie der Samenpflanzen. – G. Thieme Verlag, Stuttgart.

Kääarik, A. A., 1974: Decomposition of Wood. In: C. H. Dickinson & G. J. F. Pughs (ed.): Biology of Plant Litter Decomposition, Acad. Press London. S. 129-174.

Kaminskyj, S. G. W., K. S. Yoon & I. B. Heath, 1989: Cytoskeletal interactions with postmitotic migrating nuclei in the oyster mushroom fungus, *Pleurotus ostreatus:* Evidence against a force-generating role for astral microtubules. - J. Cell Sci. 94: 663-674.

Karsten, P. A., 1881: Hymenomycetes Fennici. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. II: 2-40.

– 1889: Kritisk öfversigt af Finlands Basidsvampar (Basidiomycetes; Gastro- och Hymenomycetes). Bidrag till Känedom af Finlands Natur och Folk XLVIII: 1-470.

Katz, B. A., 1974: *Ambivina filobasidia* B. Katz gen. et spec. nov. - Nova Hedwigia 25: 811-814.

Kaufert, F., 1935: The production of asexual spores by *Pleurotus corticatus*. - Mycologia 27: 333-341.

– 1936: The biology of *Pleurotus corticatus* Fr. - Univ. Minn. Exptl. Sta. Bull. 114: 1-35.

Kawai, G., 1987: Biological and scanning electron microscopic analysis of the inducing effect of a cerebroside on fruiting of *Schizophyllum commune*. - Trans. mycol. Soc. Japan 28: 107-119.

Keissler, K. v., 1930: Die Flechtenparasiten. Rabenhorst's Kryptogamenflora Bd. 8.

Keller, J., 1974: Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Aphyllophorales. - Thèse de doctorat, Faculté des Sciences, Université de Neuchâtel, Suisse.

– 1985. Les cystides cristallifères des Aphyllophorales. - Mycol. Helv. 1: 277-340.

Kelley, A. P., 1950: Mycotrophy in plants. - Chronica Botanica Comp., Waltham, Mass.

Kendrick, B. (editor), 1971: Taxonomy of Fungi Imperfecti. - Proc. First Internat. Specialist's Workshop-Conference on Criteria and Terminology in the Classification of Fungi Imperfecti held at the Environmental Sciences Centre of the University of Calgary, Kananaskis, Alberta, Canada. - Natl. Museums of Canada, for the Kananaskis Foundation.

– 1979: The Whole Fungus. The Sexual-

Asexual Synthesis. Proc. Second Internat. Mycol. Conference held at the Environmental Sciences Centre of the University of Calgary, Kananaskis, Alberta, Canada. - Natl. Museums of Canada, for the Kananaskis Foundation. Vol. 1 and vol. 2.

Kendrick, B. & R. Watling, 1979: Mitospores in Basidiomycetes. - In: The Whole Fungus, vol 2: 473-545. Ed. B. Kendrick; Natl. Museums of Canada, for the Kananaskis Foundation.

Kennedy, L. L. & R. J. Larcade, 1971: Basidiocarp development in *Polyporus adustus*. - Mycologia 63: 69-78.

Kerrigan, R. W. & I. K. Ross, 1987: Dynamic aspects of basidiospore number in *Agaricus*. - Mycologia 79: 204-215.

Khan, S. R. & J. W. Kimbrough, 1982: A reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial structures. - Mycotaxon 15: 103-120.

Khan, S. R. & P. H. B. Talbot, 1976: Ultrastructure of septa in hyphae and basidia of *Tulasnella*. - Mycologia 68: 1027-1036.

Kimura, K., 1958: Diploidization in the Hymenomycetes. II. Nuclear behaviour in the Buller phenomenon. - Biol. J. Okayama Univ. 4: 1-59.

Kinden, D. A. & M. F. Brown, 1971: Ultrastructure and external morphology of the mature slcerotium of *Sclerotium rolfsii*. - Trans. Missouri Acad. Sci. 5: 126 (abstract).

Kindermann, V., 1901: Über das sogenannte Bluten der Fruchtkörper von *Stereum sanguinolentum* Fries. - Österreich. Bot. Zeitschrift 51: 32-35.

Kits van Waveren, E., 1968: The *'stercorarius* group' of the genus *Coprinus*. - Persoonia 5: 131-176.

Klotzsch, F., 1838: *Agaricus delequescens* Bull. - In Dietrich, A., Flora regni Borussici 6, no. 375.

Knecht, J., 1967: Zur Stellung von *Oudemansiella platyphylla* (Pers. ex Fr.) Mos. und Vergleich mit *Oudemansiella radicata* (Relh. ex Fr.) Bours. und *Tricholomopsis rutilans* (Schff. ex Fr.) Sing. - Schweiz. Z. Pilzkunde 45: 177-188.

Kniep, H., 1911: Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von *Armillaria mellea* Fl. Dan. - Z. Bot. 3: 529-553.

– 1913: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. I. II. - Z. Bot. 5: 593-637.

– 1915: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. III. - Z. Bot. 7: 369-398.

Knoll, F., 1912: Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Cystiden und verwandter Organe. - Jahrb. wiss. Bot. 50: 453-501.

Kobayashi, Y., 1952: Studies on the sclerotia-forming fungi. - Nagaoa, Mycol. J. Nagao Inst. No. 2: 116-120.

Koch, A. L., 1982: The shape of the hyphal tip of fungi. - J. Gen. Microbiol. 128: 947-951.

Kohl, F. G., 1909: Ein merkwürdiger Fall von Zusammenleben von Pilz und Alge. - Bot. Centralbl., Beiheft 24: 427-430.

Köhler, E., 1929: Beiträge zur Kenntnis der vegetativen Anastomosen der Pilze. - Planta 8: 140-153.

– 1930: Zur Kenntnis der vegetativen Anastomosen der Pilze. II. - Planta 10: 495-522.

Köljalg, U., 1992: Mycorrhiza formed by basidiospores of *Tomentella crinalis* on *Pinus sylvestris*. - Mycol. Res. 96: 215-220.

Konrad, P. & A. Maublanc, 1924-1930: Icones selectae fungorum. - P. Lechevalier, Paris.

Kops, J., F. W. Van Eeden, L. Vuyck & W. J. Lütjeharms, 1930-1934: Flora Batava. Afbeelding en Beschrijving der Nederlandsche Gewassen. - Martinus Nijhoff, The Hague.

Korf, R. P., 1952: A monograph of the Arachnopezizeae. – Lloydia 14: 129-180.

– 1973: Discomycetes and Tuberales. – In: Ainsworth, G. C., F. K. Sparrow & A. S. Sussman (edit.): The Fungi. An advanced treatise. Academic Press, New York, vol. IVA: 249-319.

Korhonen, K., 1980: The origin of clamped and clampless basidia in *Armillariella ostoyae*. - Karstenia 20: 23-27.

Korhonen, K., & V. Hintikka, 1974: Cytological evidence for somatic diploidization in dicaryotic cells of *Armillariella mellea*. - Arch. Microbiol. 95: 187-192.

Kottke, I. & F. Oberwinkler, 1986: Mycorrhiza of forest trees - structure and function. - Trees (1986): 1-24.

Kreisel, H., 1967: Die Fruchtkörpertypen der Basidiomyceten und ihre Evolution. – Feddes Repert. 74: 209-218.

– 1969: Grundzüge eines natürlichen Systems

der Pilze. – J. Cramer, Lehre.
- 1972: Pilze aus Pilzgärten von *Atta insularis* in Kuba. - Z. Allg. Mikrobiol. 12: 643-654.

Krieglsteiner, G. J., 1991: Über neue, seltene, kritische Makromyzeten in Westdeutschland. XIII. Porlinge, Korallen-, Rinden- und Gallertpilze. - Z. Mykol. 57: 17-54.
- 1994: Über neue, seltene und kritische Makromyzeten in Deutschland. Folge XV: Basidiomyceten, Nichtblätterpilze. - Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas IX. ed. Arbeitsgemeinschaft Mykologie Ostwürttemberg (AMO), Verl. Dietenberger, Schwäbisch Gmünd. S. 97-119
- 1994b: *Hymenochaete carpatica* Pilát 1930, die Bergahorn-Borstenscheibe in Mitteleuropa. - Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas IX. ed. Arbeitsgemeinschaft Mykologie Ostwürttemberg (AMO), Verl. Dietenberger, Schwäbisch Gmünd. S. 79-96.

Kubai, D. F., 1978: Mitosis and fungal phylogeny. In: I. B. Heath (ed.): Nuclear division in the fungi. Acad. Press N.Y. S. 177-229.

Kubicka, J., 1971: *Inocybe geraniodora* Favre, eine neue Art für die Tschechoslovakei. - Ceska Mykol. 25: 239-241.

Kühner, R., 1925: Sur la nature des cystides chez les Basidiomycètes. - C. R. Acad. Sci. Paris 180: 454-457.
- 1925b: Le développement de *Lentinus tigrinus*. – C. R. Acad. Sci. 180: 137.
- 1926a: Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacées. - Le Botaniste 17: 5-218.
- 1926b: Le développement du *Boletinus cavipes* Kalchbr. – Le Botaniste 17: 177-181.
- 1927: Etude cytologique de l'hyménium de *Mycena galericulata* Scop. - Le Botaniste 18: 169-176.
- 1929: Le développement et la position taxonomique de l'*Agaricus disseminatus* Pers. - Le Botaniste 20: 147-156. (1928?)
- 1933: Etudes sur le genre *Marasmius*. - Le Botaniste 25: 57-115.
- 1934: Utilisation du bleu de crésyle en mycologie systématique. - C. R. Acad. Sci. Paris 198: 843-846.
- 1934b: Observations sur la localisation cytologique des substances colorées chez les Agarics et les Bolets. - Le Botaniste 26: 347-369.
- 1935: Le genre *Galera*. - Encyclopédie mycologique vol. 7. Lechevalier, Paris.
- 1935b: *Coprinus narcoticus* (Batsch). - Ann. Soc. Linn. Lyon 78: 95-100.
- 1936: Observations sur le genre *Hypholoma*. - Bull. Soc. Mycol. France 52: 9-30.
- 1937: Les noyaux et leurs divisions dans les articles du carpophore et particulièrement dans les basides des *Mycena*. - C. R. Acad. Sci. Paris 204: 62-63.
- 1938a: Le genre *Mycena*. Encyclopédie mycologique vol. X. Lechevalier Paris.
- 1938b: Utilisation du carmin acétique dans la classification des Agarics leucosporés. - Bull. Soc. Linn. Lyon 7: 204-211.
- 1945a: Remarques d'ordre technique sur l'étude de la répartition des noyaux dans les mycéliums des Basidiomycètes. - Bull. Soc. Linn. Lyon 8-9: 177-181.
- 1945b: Nouvelles recherches sur les divisions nucléaires dans la baside et les spores des Agaricales. - C. R. Acad. Sci. Paris 220: 618-620.
- 1946a: Etude morphologique et caryologique du mycélium et des formations mycéliennes du *Flammula gummosa* (Lasch). - Rev. Mycol. 11: 3-30.
- 1946b: Recherches morphologiques et caryologiques sur le mycélium de quelques Agaricales en culture pure. - Bull. Soc. Mycol. France 62: 135-182.
- 1949: *Conocybe (Galera) pubescens* (Gillet) et le développement de son carpophore. - Le Botaniste 24: 275-281.
- 1955: Compléments à la "Flore Analytique" V) Inocybes léiosporés cystidiés. – Bull. Soc. Nat. Oyonnax, Mém. hors série No 1.
- 1958: Le comportement nucléaire dans les articles du stipe des Agarics et des Bolets. - Ann. Univ. Lyon, C, 10: 5-20.
- 1969: *Cystoderma amianthinum* (Scop. ex Fr.) Fayod, var. *longisporum* (Kühner) Smith et Singer et var. *sublongisporum* Singer. - Bull. mens. Soc. Linn. Lyon 38:178-188.
- 1972: Recherches en microscopie photonique sur les spores des *Lepiota*. - Bull. Soc. Nat. Oyonnax No 19-20-21: 1-23.
- 1973: Architecture de la paroi sporique des Hyménomycètes et de ses différenciations. - Persoonia 7: 217-248.
- 1976: Nouvelles contributions de la microscopie photonique à la connaissance de la stratification de la paroi cellulaire des

Agaricales. - Kew Bull. 31: 517-523.
– 1977: Variation of nuclear behaviour in the Homobasidiomycetes. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 68: 1-16.
– 1980: Les Hyménomycètes agaricoïdes. - Numéro spec. Bull. Soc. Linn. Lyon 49.
Kühner, R. & J. Boursier, 1929: La forme des spores chez les agarics rhodo-goniosporés (genre *Rhodophyllus* Quélet). - Bull. Soc. Mycol. France 45: 264-277.
Kühner, R., D. Lamoure & M. L. Fichet, 1962a: *Geopetalum (Pleurotus) longipes* (Boudier). Morphologie — caryologie — sexualité. - Bull. Soc. Mycol. France 78: 135-154.
– 1962b: *Lentinus adhaerens* A. et S. ex Fr. Morphologie, caryologie, sexualité. - Bull. Soc. Mycol. France 78: 254-277.
Kühner, R. & H. Romagnesi, 1953: Flore analytique des champignons supérieurs. - Masson & Cie, Paris.
Kuyper, Th., 1986: A revision of the genus *Inocybe* in Europe. I. Subgenus *Inosperma* and the smooth-spored species of subgenus *Inocybe*. - Rijksherbarium, Leiden.

Laiho, O., 1970: *Paxillus involutus* as a mycorrhizal symbiont of forest trees. - Acta For. Fenn. 106: 1-72.
Lamoure, D., 1954: Contribution à l'étude cytologique des germinations et du mycélium de quelques Agaricales, en particulier des Coprins de la Section Setulosi (Lange). - Ann. Univ. Lyon, Sect. C, Sci. Nat. 8: 21-55.
– 1958: Étude cytologique des germinations et des mycéliums de quelques Agaricales. - Bull. Soc. Mycol. France 74: 189-195.
– 1960: Recherches cytologiques et expérimentales sur l'amphithallie et la parthénogénèse chez les Agaricales. - Thèse de doctorat, Lyon.
– 1968: Preuve caryologique que le Basidiomycète *Omphalina ericetorum* (Pers. ex Fr.) M. Lange peut être le mycobionte du Lichen *Botrydina vulgaris* Bréb. - C. R. Acad. Sci. Paris 266: 2339-2340.
Lamoure, D., & J. J. Guillaumin, 1985: Le cycle caryologique des Armillaires du groupe *mellea*. - Europ. J. Forest Pathol. 15: 288-293.
Lange, I., 1966: Das Bewegungsverhalten der Kerne in fusionierten Zellen von *Polysticus versicolor*. - Flora, Abt. A, 156: 487-497.
Lange, J., 1921: Studies in the agarics of Denmark. Part IV. *Pholiota. Marasmius. Rhodophyllus*. - Dansk Bot. Arkiv 2: 1-46.
– 1936: Flora agaricina Danica. Vol. II. Kopenhagen.
Lange, M., 1952: Species concept in the genus *Coprinus*. - Dansk Bot. Arkiv 14: 1-164.
Langer, E. 1990: Morphology, ultrastructure and culture characters of four *Hyphodontia* species. In: 4th Internat. Mycol. Congress Abstr., Regensburg, S. 82.
Langer, E., G. Langer, F. Oberwinkler & J. Tschen, 1992: A new *Hyphodontia* species from Taiwan. - Trans. Mycol. Soc. Japan 33: 401-408.
Langeron, M., 1945: Précis de mycologie. éd. Masson Paris. 354
Lanier, W. & E. Fowlks, 1972: Differentiation of gemmafers in *Mycena citricolor*. - Abstr. Ann. meet. Amer. soc. microbiol. 72: 68.
Largent, D., D. Johnson & R. Watling 1978: How to identify mushrooms to the genus. III: Microscopic features. - Mad River Press Inc., Eureka, California.
Largent, D. L., N. Sugihara & A. Brinitzer, 1980: *Amanita gemmata*, a non-host-specific mycorrhizal fungus of *Arctostaphylos manzanita*. - Mycologia 72: 435-439.
Larsen, M. J., 1968: Notes on tomentelloid fungi I. *Tomentella bourdotii* in North America. - Mycologia 60: 1178-1184.
– 1984: Notes on Laeticorticioid fungi. - Mycologia 76: 353-355.
Larsen, M. J. & H. H. Burdsall, Jr., 1976: A consideration of the term gloeocystidium. - Mem. N.Y. Bot. Gard. 28: 123-130.
Larsen, M. J. & F. Green, 1992: Mycofibrillar cell wall extensions in the hyphal sheath of *Postia placenta*. - Canad. J. Microbiol. 38: 905-911.
Larsen, M. J. & K. K. Nakasone, 1984: Additional new taxa of *Laeticorticium* (Aphyllophorales, Corticiaceae). - Mycologia 76: 528-532.
Léger, J. C. & P. Lanquetin, 1987: Basidiomycètes aphyllophorales de l'Ile de la Réunion. VII(1) - Le genre *Hymenochaete* Lév. – Bull. Soc. Mycol. France 103: 19-53.
Lehfeldt, W., 1923: Über die Entstehung des Paarkernmycels bei heterothallischen Basidiomyceten. - Hedwigia 64: 30-51.
Lei, J. & J. Dexheimer, 1987: Résultats prélimi-

naires concernant la mycorhization contrôlée de vitroplants de chêne (*Quercus robur* L.) - Ann. Sci. For. 44: 315-324.

Leise, W. & R. Schmid, 1962: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Abbau des Holzes durch Pilze. - Angew. Bot. 36: 291-298.

– 1963: Fibrilläre Strukturen an den Hyphen Holz zerstörender Pilze. - Naturwissensch. 50: 102-103.

Lemke, P. A., 1964a: The genus *Aleurodiscus* (sensu stricto) in North America. - Canad. J. Bot. 42: 213-282.

– 1964b: The genus *Aleurodiscus* (sensu stricto) in North America. - Canad. J. Bot. 42: 723-768.

– 1969: A reevaluation of homothallism, heterothallism and the species concept in *Sistotrema brinkmannii*. - Mycologia 61: 57-76.

Lentz, P. L., 1954: Modified hyphae of Hymenomycetes. - The Bot. Rev. 20: 135-199.

– 1967: Delineations of forest fungi: Several species of Deuteromycetes and a newly described *Botryobasidium*. - Mycopath. Mycol. Appl. 32: 1-5.

Lentz, P. L. & H. H. McKay, 1970: Sclerotial formation in *Corticium olivascens* and other Hymenomycetes. - Mycopath. Mycol. Appl. 40: 1-13.

– 1976: Basidiocarp and Culture Descriptions of *Hyphoderma* and *Hyphodontia* (Corticiaceae) in the Mississippi Delta Region. - Mem. New York Bot. Gard. 28: 141-162.

Lerbs, V., 1971: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an meiotischen Basidien von *Coprinus radiatus* (Bolt) Fr. - Arch. Mikrobiol. 77: 308-330.

Lerbs, V. & Ch. Thielke, 1969: Die Entstehung der Spindel während der Meiose von *Coprinus radiatus*. - Arch. Mikrobiol. 68: 95-98.

Léveillé, J. H., 1837: Recherches sur l'Hyménium des Champignons. - Ann. Sci. Nat. 2me Ser. 8: 321-338.

– 1846: Description des champignons de l'herbier du Muséum de Paris. - Ann. Sci. Nat. Bot. 3,5: 111-167.

Levine, M., 1913: Studies on the cytology of Hymenomycetes, especially the Boleti. - Bull. Torr. Bot. Club 4: 137-181.

– 1914: The origin and development of the lamellae in *Coprinus micaceus*. - Amer. J. Bot. 1: 343-356.

– 1922: The origin and development of the lamellae in *Agaricus campestris* and in certain species of *Coprinus*. - Amer. J. Bot. 9: 509-533.

Lewis, D. H., 1973: Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy. - Biol. Review 48: 261-278.

Li, C. Y., & A. Castellano, 1987: *Azospirillum* isolated from within sporocarps of the mycorrhizal fungi *Hebeloma crustuliniforme, Laccaria laccata* and *Rhizopogon vinicolor*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 88: 563-565.

Lindau, G., 1899: Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Gyrophora*. - Bot. Untersuchungen, S. Schwendener zum 10. Februar 1899 dargebracht. Bornträger, Berlin. S. 19-36.

– 1910: Fungi imperfecti: Hyphomycetes (zweite Hälfte). In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Bd. 1, IX. E. Kummer Verlag, Leipzig.

Link, H. F., 1809: Observationes in ordines plantarum naturales. Diss. I - Magaz. Ges. Naturf. Freunde 3: 3-42. Berlin. 353

Liou, J. Y. & S. S. Tzean, 1992: Stephanocysts as nematode-trapping and infecting propagules. - Mycologia 84: 786-790.

List, P. H. & H. Hackenberg, 1973: Die scharf schmeckenden Stoffe von *Lactarius vellereus* Fries. - Z. Pilzkunde 39: 97-102.

Litschauer, V., 1928: Neue Corticiaceen aus Österreich. - Österr. Bot. Z. 77: 121-134.

Lobanow, N. W., 1960: Mykotrophie der Holzpflanzen. - VEB Deutscher Verlag der Wissensch. Berlin.

Locquin, M., 1942: Etude du développement des spores du genre *Leucocoprinus* Pat. - Bull. Soc. Linn. Lyon 11: 39-48.

– 1943: Etude du développement des spores du genre *Leucocoprinus* Pat. - Bull. Soc. Linn. Lyon 12: 35-43, 75-80, 91-96.

– 1945: *Clavaria asterospora*. Structure de ses spores. - Rev. Mycol. 10: 62-64.

– 1946: Structure et infrastructure des membranes sporiques des Astérosporés. - C. R. Acad. Sci. Paris 222 (D): 1246-1247.

– 1953: Recherches sur l'organisation et le développement des agarics, des bolets et des clavaires. - Bull. Soc. Mycol. France 69: 389-402.

Lohwag, H., 1932: Mykol. Stud. VII:

Mycenastrum corium. - Arch. Protistenk. 78.
- 1936: Bulbillose bei Blätterpilzen. - Österr. bot. Z. 85: 65-68.
- 1937: Das Keimen der Basidie. Mykologische Studien Nr. 13. – Ann. Mycol. 35: 157-193.
- 1938a: Mykologische Studien. 14. Zur Anatomie des Strangmyzels von *Gyrophana lacrymans* (Wulf.) Pat. - Ann. Mycol., Berlin 36: 401-434.
- 1938b: Eiweisskristalle in den Gefässen des Hausschwammes. - Mikrochemie 24: 4-9.
- 1941: Handbuch der Asco- und Basidiomyceten. Band VI. Borntraeger, Berlin.

Lohwag, H. & M. Peringer, 1937: Zur Anatomie der Boletaceae. - Ann. Mycol. 35: 295-331.

Lohwag, K., 1940: Zur Anatomie des Deckgeflechtes der Polyporaceen. - Ann. Mycol. 38: 401-452.

Lombard, F. F., H. H. Burdsall jr. & R. L. Gilbertson, 1975: Taxonomy of *Corticium chrysocreas* and *Phlebia livida.* - Mycologia 67: 495-510.

Lopez-Real, J., 1975: Formation of pseudosclerotia ("zone lines") in wood decayed by *Armillaria mellea* and *Stereum hirsutum.* 1. Morphological aspects. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 64: 465-471.

Lösel, D. M., 1964: The stimulation of spore germination in *Agaricus bisporus* by living mycelium. - Ann. Bot. N. S. 28: 541-554.

Lowy, B., 1969: Septate holobasidia. - Taxon 18: 632-634.

Lu, B. C., 1967: Meiosis in *Coprinus lagopus:* A comparative study with light and electron microscopy. - J. Cell Sci. 2: 529-536.
- 1991: Cell degeneration and gill remodelling during basidiocarp development in the fungus *Coprinus cinereus.* - Canad. J. Bot. 69: 1161-1169.

Lu, B. C. & N. B. Raju, 1970: Meiosis in *Coprinus.* II. Chromosome pairing and the lampbrush diplotene stage of meiotic prophase. - Chromosoma 29: 305-316.

Lutzoni, F. & R. Vilgalys, 1995: *Omphalina* (Basidiomycota, Agaricales) as a model system for the study of coevolution in lichens. - Crypt. Bot. 5: 71-81.

Lyman, G. R., 1907: Culture studies on polymorphism of Hymenomycetes. - Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 33: 125-209. 217

Maas Geesteranus, R. A., 1970: A propos d'un *Cristella* de la République Centrafricaine. – Cahiers de la Maboké 8: 27-31.
- 1971: Hydnaceous fungi of the eastern old world. – Verh. K. Ned. Akad. Wet. Natuurk. 60: 1-176. North Holland Publ. Comp. Amsterdam.
- 1973: A new *Clavicorona.* - Persoonia 8: 213-226.
- 1975: Die terrestrischen Stachelpilze Europas. - Verh. K. Ned. Akad. Wet. Natuurk. 65. North Holland Publ. Comp. Amsterdam.

MacFarlane, T. D., J. Kuo & R. N. Hilton, 1978: Structure of the giant sclerotium of *Polyporus mylittae.* - Trans. Brit. Mycol. Soc. 71: 359-365.

Madelin, M. F., 1960: Visible changes in the vegetative mycelium of *Coprinus lagopus* Fr. at the time of fruiting. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 43: 105-110.

Maekawa, N., 1993: Taxonomic study of Japanese Corticiaceae (Aphyllophorales) I. - Rept. Tottori Mycol. Inst. 31: 1-149.

Mägdefrau, K. & S. Winkler, 1967: *Lepidostroma terricolens* n.g. n.sp., eine Basidiolichene der Sierra Nevada de Santa Marta (Kolumbien). - Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient. 1: 11-17.

Magnus, W., 1906: Über die Formbildung der Hutpilze. - Arch. Biontologie 1: 85-158.

Maire, R., 1902: Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. - Bull. Soc. Mycol. France 18: 1-209.
- 1910: Les bases de la classification dans le genre *Russula.* - Bull. Soc. Mycol. France 26: 49-125.
- 1926: Remarques sur les causes de divergence entre les auteurs au sujet des dimensions des spores. - Bull. Soc. Mycol. France 42: 43-50.

Malençon, G., 1929: Observations sur les ornements des spores chez les champignons. - Arch. de Bot. 3: 121-129.
- 1931: Considérations sur les spores des Russules et des Lactaires. - Bull. Soc. Mycol. France 47: 72-86.
- 1950: A propos de la sporogenèse chez les Basidiomycètes angiocarpes. - Rev. Mycol. 15: 138-145.

Malençon, G. & R. Bertault, 1970: Flore des champignons supérieurs du Maroc. Tome I. - Faculté des Sciences, Rabat.

Malençon, G. & R. Heim, 1928: Champignons du Tonkin recueillis par M. V. Demange. - Ann. Crypt. Exot. 1: 58-74.

Manachère, G., 1967: Déroulement de la fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. en relation avec les conditions d'éclairement. - Bull. Soc. Mycol. France 83: 257-285.

– 1978: Morphogenèse des carpophores de basidiomycètes supérieurs. Connaissances actuelles. - Rev. Mycol. 42: 191-252.

Mangin, L., 1910: Introduction à l'étude des mycorhizes des arbres forestiers. - Nouv. Arch. Musée Hist. Nat., Paris, sér. 5, 2: 243-278.

Maraite, H., M. Kint, J. Monfort & J. A. Meyer, 1981: Germination des sclérotes, vitesse de croissance et optimum thermique d'isolats Belges et étrangers de *Typhula incarnata* Lasch ex Fries. - Med. Fac. Landbouw. Rijksuniv. Gent, 46/3: 831-840.

Marks, G.C. & T. T. Kozlowski (editors), 1971: Ectomycorrhizae. Their ecology and physiology. - Academic Press, New York and London.

Martin, C., 1984: Contribution à la flore mycologique genevoise. - Bull. Trav. Soc. Bot. Genève 7: 189-192.

Marvanová, L., 1977: *Taeniospora gracilis* gen. et sp. nov. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 68: 146-148.

Massee, G., 1887: On the Differentiation of Tissues in Fungi. - Trans. Roy. Microscop. Soc. 1887: 205-208.

Masui, K., 1926: A study of the mycorrhiza of *Abies firma*, S. & Z., with special reference to its mycorrhizal fungus, *Cantharellus floccosus* Schw. - Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B, 3: 149-279.

Matruchot, L., 1897: Recherches biologiques sur les champignons. I. *Pleurotus ostreatus*. - Rév. générale Bot. 9: 81-102.

Matthews, T. R. & D. J. Niederpruem, 1972: Differentiation in *Coprinus lagopus*. I. Control of fruiting and cytology of initial events. - Arch. Mikrobiol. 87: 257-268.

– 1973: Differentiation in *Coprinus lagopus*. II. Histology and ultrastructural aspects of developing primordia. - Arch. Mikrobiol. 88: 169-180.

Mattirolo, O., 1881: Contribuzioni allo studio de genere *Cora* Fries. Nuovo Giorn. bot. Ital. 13: 245-267.

Maublanc, A. & E. Rangel, 1914: Le *Stilbum flavidum* Cooke, forme avortée de *l'Omphalia flavida* n. sp. - Bull. Soc. Mycol. France 30: 41-47.

Maxwell, M. B., 1954: Studies of Canadian Thelephoraceae. XI. Conidium production in the Thelephoraceae. - Canad. J. Bot. 32: 259-280.

McKerracher, L. J. & I. B. Heath, 1985: Microtubules around migrating nuclei in conventionally fixed and freeze-substituted cells. - Protoplasma 125: 162-172.

McLaughlin, D. J., 1971: Centrosomes and microtubules during meiosis in the mushroom *Boletus rubinellus*. - J. Cell Biol. 50: 737-745.

– 1972: Golgi apparatus in the postmeiotic basidium of *Coprinus lagopus*. - J. Bacteriol. 110: 739-742.

– 1973: Ultrastructure of sterigma growth and basidiospore formation in *Coprinus* and *Boletus*. - Canad. J. Bot. 51: 145-150.

– 1982: Ultrastructure and cytochemistry of basidial and basidiospore development. - In: Basidium and Basidiocarp. ed. K. Wells & E. K. Wells. Springer Verlag New York, Heidelberg, Berlin. S. 37-74.

McLaughlin, D. J. & A. Beckett, 1987: Low temperature scanning electron microscopy of discharged basidiospores of *Coprinus cinereus*. - Mycologia 79: 158-161.

McLaughlin, D. J., A. Beckett & K. S. Yoon, 1985: Ultrastructure and evolution of ballistosporic basidiospores. - Bot. J. Linn. Soc. 91: 253-271.

McLure, W. K., D. Park & P. M. Robinson, 1968: Apical organization in the somatic hyphae of fungi. - J. Gen. Microbiol. 50: 177-182.

Meinhardt, F., 1980: Untersuchungen zur Genetik des Fortpflanzungsverhaltens und der Fruchtkörper- und Antibiotikabildung des Basidiomyceten *Agrocybe aegerita*. - Bibl. Mycol. 75.

Meinhardt, F. & K. Esser, 1981: Genetic studies of the Basidiomycete *Agrocybe aegerita*. II. Genetic Control of fruit body formation and its practical implication. - Theor. Appl. Genet. 60: 265-268.

Meléndez-Howell, L.-M., 1967: Recherches sur le pore germinatif des basidiospores. - Ann. Sci. Nat., Bot, 12e Sér. VIII: 487-638.
Melin, E., 1921: Über die Mykorrhizapilze von *Pinus silvestris* L. und *Picea abies* (L.) Karst. Vorläuf. Mitt. - Svensk Bot. Tidskr. 15: 192-203.
– 1923: Experimentelle Untersuchungen über die Birken- und Espenmykorrhizen und ihre Pilzsymbionten. - Svensk Bot. Tidskr. 17: 479-520.
Metzner, P., 1934: Zur Kenntnis der Hymenolichenen. - Ber. dtsch. bot. Ges. 52: 231-240.
Micheli, P. A., 1729: Nova plantarum genera juxta Tournefortii methodum disposita. Florenz.
Miller, O. K., 1969: A new species of *Pleurotus* with a coremioid imperfect stage. - Mycologia 61: 887-893.
– 1971a: The genus *Gomphidius* with a revised description of the Gomphidiaceae and a key to the genera. - Mycologia 63: 1129-1163.
– 1971b: The relationship of cultural characters to the taxonomy of the agarics. - In: Evolution in the higher Basidiomycetes. ed. R. H. Petersen, University of Tennessee Press.
Miller, S. L., 1988: Early basidiospore formation in *Lactarius lignyotellus*. - Mycologia 80: 99-107.
Milligan, M. J. & P. G. Williams, 1988: The mycorrhizal relationship of multinucleate Rhizoctonias from non-orchids with *Microtis*. - New Phytol. 108: 205-210.
Mizuno, T., T. Nishitoba & H. Kawagishi, 1995: Antitumor-active substances from mushrooms. – Food Reviews Internat. 11: 23-61.
Molina, R. & J. M. Trappe, 1982: Lack of mycorrhizal specificity by the ericaceous hosts *Arbutus menziesii* and *Arctostaphylos uva-ursi*. - New Phytol. 90: 495-509.
Möller, A., 1893: Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. - Bot. Mittheilungen aus den Tropen. Heft 6. G. Fischer, Jena. 127 Seiten + 7 Tafeln.
– 1893a: Über eine neue Thelephoree, welche die Hymenolichenen: *Cora, Dictyonema* und *Laudatea* bildet. - Flora 77: 254-278.
Montag, K., 1996: Pilze auf Pferdemist. - Der Tintling 1: Heft 4: 13.
Moore, A. E. P., A. E. Ashford & R. L. Peterson, 1991: Reserve substances in *Paxillus involutus* sclerotia. Determination by histochemistry and X-ray microanalysis. - Protoplasma 163: 67-81.
Moore, D., 1969: Sources of carbon and energy used by *Coprinus lagopus* sensu Buller. - J. Gen. Microbiol. 58: 49-56.
Moore, D., M.M.Y. Elhiti & R. D. Butler, 1979: Morphogenesis of the carpophore of *Coprinus cinereus*. - New Phytol. 83: 695-722.
Moore, E. J., 1965a: Fungal gel tissue ontogenesis. - Amer. J. Bot. 52: 389-395.
– 1965b: Ontogeny of gelatinous fungi. - Mycologia 57: 114-130.
Moore, R. T., 1977a: Deuteromycetes II. *Antromycopsis broussonetiae*. - Canad. J. Bot. 55: 1251-1256.
– 1977b: Dolipore disjunction in *Antromycopsis broussonetiae* Pat. - Exptl. Mycol. 1: 92-101.
– 1980: Taxonomic significance of septal ultrastructure in the genus *Onnia* Karst. (Polyporaceae/Hymenochaetaceae). - Botaniska Notiser 133: 169-175.
– 1985: The challenge of the dolipore /parenthesome septum. In: Developmental Biology of Higher Fungi. Cambridge Univ. Press, S. 175-212.
– 1987: The genera of *Rhizoctonia*-like fungi: *Ascorhizoctonia, Ceratorhiza* gen. nov., *Epulorhiza* gen. nov., *Moniliopsis,* and *Rhizoctonia*. - Mycotaxon 29: 91-99.
– 1989: Alicean taxonomy - small characters made large. - Bot. J. Linn. Soc. 99: 59-79.
Moore, R. T. & R. Marchant, 1972: Ultrastructural characterization of the basidiomycete septum of *Polyporus biennis*. - Canad. J. Bot. 50: 2463-2469.
Moore, R. T. & H. McAlear, 1962: Fine structure of mycota. 7. Observations on septa of Ascomycetes and Basidiomycetes. - Amer. J. Bot. 49: 86-94.
Mordue, J. E. M., 1974: *Corticium rolfsii*. - CMI descriptions of pathogenic fungi and bacteria. - Commonwealth Mycol. Inst. Kew, Set 41, No. 410. 223
Moreau, F., 1913: Étude histologique de la bulbillose des lames chez un Agaric. - Bull. Soc. Mycol. France 29: 341-344.
Moreno, G. & J. Faus, 1984: Tres especies raras del genero *Coprinus* (Agaricales) de Cata-

luña, España. - Cryptog. Mycol. 5: 13-20.
Morgan, A. P., 1888: The mycologic flora of the Miami Valley, Ohio. - J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 11: 86-95.
Morimoto, N., S. Suda & N. Sagara, 1982: The effects of urea on the vegetative and the reproductive growth of *Coprinus stercorarius* in pure culture. - Trans. mycol. Soc. Japan 23: 79-83.
Morrison, D. J., 1976: Vertical distribution of *Armillaria mellea* rhizomorphs in soil. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 66: 393-399.
– 1982: Effects of soil organic matter on rhizomorph growth by *Armillaria mellea*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 78: 201-207.
Moser, M., 1960: Die Gattung *Phlegmacium*. Die Pilze Mitteleuropas Bdf. IV. Bad Heilbronn.
– 1967: Neue oder kritische *Cortinarius*-Arten aus der Untergattung *Telamonia* (Fr.) Loud. - Nova Hedwigia 14: 483-518.
– 1978: Die Röhrlinge und Blätterpilze. In: Kleine Kryptogamenflora Bd. IIb/2. 4. Auflage - G. Fischer Verlag, Stuttgart.
– 1978b: Fungorum rariorum icones coloratae. Pars VII. ed. Cramer Vaduz.
– 1983: Die Röhrlinge und Blätterpilze. In: Kleine Kryptogamenflora Bd. IIb/2. 5. Auflage - G. Fischer Verlag, Stuttgart.
Moser, M. & W. Jülich, 1994: Farbatlas der Basidiomyceten. - G. Fischer Verlag, Stuttgart.
Moss, E. H., 1923: Developmental studies in the genus *Collybia*. - Trans. Royal Canad. Inst. 14: 321-335.
Motta, J. J., 1969: Somatic nuclear division in *Armillaria mellea*. - Mycologia 61: 873-886.
Motta, J. J. & D. C. Peabody, 1982: Rhizomorph cytology and morphogenesis in *Armillaria tabescens*. - Mycologia 74: 671-674.
Mueller, G. M., 1992: Systematics of *Laccaria* (Agaricales) in the Continental United States and Canada, with discussion on extralimital taxa and description of extant types. - Fieldiana, New Ser. No 30. Field Museum of Nat. Hist., Chicago.
Mueller, G. M., A. v. Hofsten & A. Axén, 1993: Basidiospore wall ultrastructure of the false-truffle *Hydnagnium* and its phylogenetic significance. - Mycologia 85: 890-893.
Müller, G. K., M. Huth & K. Herschel, 1978: Beobachtungen zur Identität von *Polyporus tuberaster* (Pers.) per Fr. und *Polyporus lentus* Berk. - Feddes Repert. 89: 61-73.
Müller, K. O., 1924: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Hypochnus solani* P. u. D. (*Rhizoctonia solani* K.). - Arb. biol. Reichsanstalt 13: 197-262.
Müller, O. F., 1780: Icones Florae Danicae Vol. 14.
Münzenberger, B., I. Kottke & F. Oberwinkler, 1992: Ultrastructural investigations of *Arbutus unedo* and *Laccaria amethystea* mycorrhiza synthesized in vitro. - Trees 7: 40-47.

Nakai, Y. & R. Ushiyama, 1974: Fine structure of shiitake, *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. - Rept. Tottori Mycol. Inst. 11: 7-15
Nakasone, K. K., 1984: Taxonomy of *Crustoderma* (Aphyllophorales, Corticiaceae). - Mycologia 76: 40-50.
Natarajan, K. & N. Raman, 1983: South Indian Agaricales. - Bibl. Mycol. Bd. 89. Cramer, Vaduz.
Nauta, M. M., 1987: Revisie van de in Nederland voorkomende soorten van het geslacht *Agrocybe*. – Rijksherbarium Leiden.
Nawawi, A., 1985: Basidiomycetes with branched, water-born conidia. - Bot. J. Linnean Soc. 91: 51-60.
Necásek, J., 1950: On the variability of the spores of higher fungi. - Stud. Bot. Cechoslovaca 11: 49-64.
Necker, N. J., 1783: Traité sur la mycitologie ou discours historique sur les champignons en général. - M. Fontaine Verlag Mannheim. 133 Seiten.
Nehemiah, J., 1973: Localization of acid phosphatase activity in the basidia of *Coprinus micaceus*. - J. Bacteriol. 115: 443-446.
Nelson, R. R., 1963: Interspecific hybridization in the fungi. - Mycologia 55: 104-123.
Nemec, B., 1925: Einige Beobachtungen über die Regeneration bei *Collybia tuberosa*. - Stud. Plant. Physiol. Lab. Charles Univ. Prague, 3: 98-102.
Neuhoff, W., 1956: Die Milchlinge (Lactarii). Pilze Mitteleuropas Band IIb, 248 pp., Verlag J. Klinkhardt, Bad Heilbrunn Obb.
Ngyuen, T. T. & D. J. Niederpruem, 1984:

Hyphal interactions in *Schizophyllum commune:* the di-mon mating. - In: The ecology and physiology of the fungal mycelium. ed. D. H. Jennings & A. D. M. Rayner; Brit. Mycol. Soc. Symp. 8; Cambridge University Press.

Niederpruem, D. J. & J. G. H. Wessels, 1969: Cytodifferentiation and morphogenesis in *Schizophyllum commune.* - Bacteriol. Reviews 33: 505-535.

Niemelä, T., 1985: On Fennoscandian polypores 9. *Gelatoporia* n. gen. and *Tyromyces canadensis,* plus notes on *Skeletocutis* and *Antrodia.* – Karstenia 25: 21-40.

Nieuwdorp, P. J., 1972: Some observations with an electron microscope on the endotrophic mycorrhiza of orchids. - Acta Bot. Neerl. 21: 128-144.

Nilsson, T., G. Daniel, T. K. Kirk & J. R. Obst, 1989: Chemistry and microscopy of wood decay by some higher ascomycetes. - Holzforschung 48: 11-18.

Noble, M., 1937: The morphology and cytology of *Typhula trifolii* Rostr. - Ann. Bot. (n.s.) 1: 67-98.

Nobles, M. K., 1935: Conidial formation, mutation and hybridization in *Peniophora allescheri.* - Mycologia 27: 286- 301.

– 1937: Production of conidia by *Corticium incrustans.* - Mycologia 29: 557-566.

– 1942: Secondary spores in *Corticium effuscatum.* - Canad. J. Res. 20: 347-357.

– 1948: Studies in forest pathology. VI. Identification of cultures of wood-rotting fungi. - Canad. J. Res. C, 26: 281-431.

– 1965: Identification of Cultures of Wood-inhabiting Hymenomycetes. - Canad. J. Bot. 43: 1097-1139.

Noordeloos, M. E., 1984: Studies in *Entoloma* - 10-13. - Persoonia 12: 195-223.

– 1988: *Entoloma* in North America. – Cryptogamic Studies vol. 2. G. Fischer, Stuttgart.

– 1995: *Collybia* – In: Flora Agaricina Neerlandica, vol. 3: 106-123. Balkema, Rotterdam.

Nylander, W., 1855: Additamentum in floram cryptogamicam chilensem.

Oberwinkler, F., 1964: Basidientypen niederer Basidiomyceten. - Ber. deutsch. bot. Ges. 77: 114-117.

– 1965: Primitive Basidiomyceten. - Sydowia 19: 1-72 + 21 Tafeln.

– 1970: Die Gattungen der Basidiolichenen. - Ber. dtsch. bot. Ges. Neue Folge 4: 139-169.

– 1972: The relationships between the Tremellales and the Aphyllophorales. - Persoonia 7: 1-16.

– 1977: Das neue System der Basidiomyceten. - In: Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. S. 59-105. W. Frey, H. Hurka & F. Oberwinkler (ed.). Fischer, Stuttgart, New York.

– 1980: Symbiotic relationships between fungus and alga in basidiolichenes. In: Endocytobiology. Endosymbiosis and cell biology. 305-315. - Verlag W. de Gruyter, Berlin.

– 1982: The Significance of the morphology of the basidium in the phylogeny of basidiomycetes. In: K. Wells & E. K. Wells (edit.): Basidium and Basidiocarp. S. 9-35. - Springer-Verlag New York, Heidelberg, Berlin.

– 1984: Fungus-alga interactions in basidiolichenes. - Beiheft 79 Nov. Hedw. - Festschrift J. Poelt, S. 739-774.

– 1985: Anmerkungen zur Evolution und Systematik der Basidiomyceten. - Bot. Jahrb. Syst. 107: 541-580.

Oberwinkler, F. & R. J. Bandoni, 1981: *Tetragoniomyces* gen. nov. and Tetragoniomycetaceae fam. nov. (Tremellales). - Canad. J. Bot. 59: 1034-1040.

Oberwinkler, F. & L. Ryvarden, 1991: *Monosporonella,* a new genus in the Tulasnellaceae, Basidiomycetes. - Mycol. Res. 95: 377-379.

Oddoux, L., 1957: Recherches sur les mycéiums secondaires des homobasidiés en culture pure. - Thèse de doctorat, Univ. Lyon 1955: 1-346.

Oehm, G., 1931a: Die Saftleitung bei *Lentinus squamosus* (Schaeff.) Fr. und *L. squ.* f. *suffrutescens* Brot. - Arch. Protistenk. 74: 121-147.

Ohta, A., 1986a: Basidiospore germination of *Tricholoma matsutake* (I). Effects of organic acids on swelling and germination of the basidiospores. - Trans. mycol. Soc. Japan 27: 167-173.

– 1986b: Basidiospore germination of *Tricholoma matsutake* (II). Evaluations of germination conditions and microscopic

observations of germination stages. - Trans. mycol. Soc. Japan 27: 473-480.
Oláh, G.-M., 1969: Le genre *Panaeolus*. - Rev. Mycol. Mém. hors série no 10. Lab. Cryptogamie, Paris.
– 1973: The fine structure of *Psilocybe quebecensis*. - Mycopath. Mycol. applicata 49: 321-338.
Oláh, G. H. & O. Reisinger, 1974: L'ontogénie des téguments de la paroi sporale en relation avec le sterigmate et la gouttelette hilaire chez quelques Agarics mélanosporés. - C. R. Acad. Sci. Paris, D 278: 2755-2758.
Olive, L. S., 1953: The structure and behaviour of fungus nuclei. - The Bot. Rev. 19: 438-578.
Olson, A. J., 1941: A root desease of Jeffrey and Ponderosa pine reproduction. - Phytopathology 31: 1063-1077.
Oort, A. J. P., 1974: Activation of spore germination in *Lactarius* species by volatile compounds of *Ceratocystis fagacearum*. - Proc. Koninkl.. Nederl. Akad. Wet. C 77: 301-307.
Orton, P. D. & R. Watling, 1979: British Fungus Flora. Agarics and Boleti. - Roy. Bot. Garden Edinbg.
Oso, B. A., 1977: *Pleurotus tuber-regium* from Nigeria. - Mycologia 69: 271-279.

Palm, B. T., 1932a: Clavarien und Algen. - Svensk Bot. Tidskr. 26: 175-190.
– 1932b: The morphological relationship between lichen fungi and their algal hosts. - Illinois Biolog. Memoirs.
Palmer, J. G., L. Murmanis & T. L. Highley, 1983a: Visualization of hyphal sheath in wood-decay Hymenomycetes. I. Brown-rotters. - Mycologia 75: 995-1004.
– 1983b: Visualization of hyphal sheath in wood-decay Hymenomycetes. II. White-rotters. - Mycologia 75: 1005-1010.
Pantidou, M. E., 1961: Cultural studies of Boletaceae. *Gyrodon merulioides* and four species of *Boletinus*. - Canad. J. Bot. 39: 1149-1162.
Pantidou, M., R. Watling & Z. Gonou, 1983: Mycelial characters, anamorphs, and teleomorphs in genera and species of various families of Agaricales in culture. - Mycotaxon 17: 409-432.
Parag, Y., 1964: Diploid mycelia resulting from common-B matings of *Schizophyllum*. - Proc. X Int. Bot. Congr., 444.
Parbery, D. G. & K. A. Rumba, 1991: *Michenera artocreas* in elm wood infested with *Scolytus multistriatus* in Australia. - Mycol. Res. 95: 761-762.
Parmasto, E., 1968: Conspectus systematis Corticiacearum. - Instit. Zool. and Bot., Tartu. 262 p.
– 1969: On principal taxonomic problems in Aphyllophorales. – Mikol. i Fitopatol. 3: 322-320 (russisch).
– 1970: The Lachnocladiaceae of the Soviet Union. - Acad. Sci. Estonian S.S.R., Institute of Zoology and Botany, Tartu. S. 1-168.
– 1978: The Genus *Dictyonema* ("Thelephorolichenes"). - Nova Hedwigia 29: 99-144.
– 1984: *Cymatellopsis*, a new genus of reduced Tricholomataceae from East Asia. - Nova Hedwigia 40: 463-468.
– 1986: On the origin of the Hymenomycetes. (What are corticioid fungi?). - Windahlia 16: 3-19.
Parmasto, E. & I. Parmasto, 1992: Size and shape of basidiospores in the Hymenomycetes. - Mycol. Helv. 5: 47-78.
Patouillard, N., 1883: Tabulae analyticae fungorum. Poligny.
– 1886: Tabulae analyticae fungorum. Vol. V - C. Klincksieck, Paris.
– 1887: Les hyménomycètes d'Europe. - Klincksieck, Paris.
– 1897: Additions au catalogue des champignons de la Tunisie. - Bull. Soc. Mycol. France 13: 197-216.
– 1900: Essai taxonomique sur les familles et les genres des hyménomycètes. - Thèse, Univ. Paris.
– 1901: Champignons Algéro-Tunisiens nouveaux ou peu connus. 1. La bulbillose des lames chez les Agarics. - Bull. Soc. Mycol. France 17: 182-185.
– 1913: Quelques champignons du Tonkin. - Bull. Soc. Mycol. France 29: 209-228.
– 1918: Sur deux formes conidiennes de Poro-hydnées. - Bull. Soc. Mycol. France 34: 198-201. 242
Patton, A. M. & R. Marchand, 1978: An ultrastructural study of septal development in hyphae of *Polyporus biennis*. - Arch. Mikrobiol. 118: 271-277.

Peabody, D. C. & J. J. Motta, 1979: The ultrastructure of nuclear division in *Armillaria mellea:* meiosis I. - Canad. J. Bot. 57: 1860-1872.

Peabody, D. C., & R. B. Peabody, 1984: Microspectrophotometric nuclear cycle analyses of *Armillaria mellea.* - Exptl. Mycol. 8: 161-169.

Pechak, D. G. & R. E. Crang, 1977: An analysis of *Aureobasidium pullulans* developmental stages by means of scanning electron microscopy. - Mycologia 69: 783-792.

Pegler, D. N., 1983: Agaric Flora of the Lesser Antilles. - Kew Bull. Add. Ser. IX. Roy. Bot. Gard. Kew. London.

– 1984: The genus *Lentinus:* A world monograph. Kew Bull. Addit. Ser. 10: 281 pp. London.

– 1986: Agaric flora of Sri Lanka. - Kew Bull. Addit. Ser. 12: 519 pp. London.

– 1996: Hyphal analysis of basidiomata. - Mycol. Res. 100: 129-142.

Pegler, D. N. & J. P. Fiard, 1978: *Hygrocybe* Sect. Firmae (Agaricales) in tropical America. - Kew Bull. 32: 297-312.

Pegler, D. N. & M. Vanhaecke, 1994: *Termitomyces* of southeast Asia. - Kew-Bulletin 49: 717-736.

Pegler, D. N. & T. W. K. Young, 1971: Basidiospore Morphology in the Agaricales. - Beih. Nova Hedwigia 35. Cramer, Lehre.

– 1978: Entolomataceae Kotl. & Pouz. - World Pollen and Spore Flora 7. Almqvist & Wiksell Periodical Comp. Stockholm.

– 1986: Classification of *Oudemansiella* (Basidiomycota: Tricholomataceae), with special reference to spore structure. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 87: 583-602.

Penancier, N., 1961: Recherches sur l'orientation des fuseaux mitotiques dans la baside des Aphyllophorales. - Trav. Labor. «La Jaysinia», Publ. Mus. Nation. Hist. Nat. Paris.

Perreau, J., 1964: Compléments à l'étude des ornementations sporales dans le genre *Boletellus.* - Ann. Sci. Nat. - Bot. Biol. végét. Sér. 12, V: 753-766.

– 1967: Recherches sur la différenciation et la structure de la paroi sporale chez les Homobasidiomycètes à spores ornées. - Ann. Sci. Nat., Bot., 12e Série, 8: 636-746.

– 1973: Contribution à l'étude des ornements sporaux chez les Ganodermes. - Rev. Mycol. 37: 241-252.

– 1981: A propos de la structure pariétale basidiosporique chez les Gyrodontaceae. - Bull. Soc. Mycol. France 97: 135-142.

– 1983: *Russula coffeata* sp. nov. d'Afrique occidentale subéquatoriale. - Cryptog. Mycol. 4: 157-164.

Perreau-Bertrand, J., 1967: Recherches sur la différenciation et la structure de la paroi sporale chez les Homobasidiomycètes à spores ornées. - Ann. Sci. Nat., Bot. 12e Ser., VIII: 639-746.

Perreau-Bertrand, J. & L. M. Meléndez-Howell, 1966: Observations sur la structure tégumentaire sporale de quelques Basidiomycètes Chromosporés. - C. R. Acad. Sci. Paris, 262 (D): 454-457.

Persoon, C. H., 1794: Neuer Versuch einer systematischen Eintheilung der Schwämme. - Neues Magaz. Bot. 1: 63-128.

Petch, T., 1917: Revisions of Ceylon Fungi. Pt. V. - Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya 6: 323.

– 1926: *Rhacophyllus* B. & Br. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 11: 238-251.

Petersen, R. H., 1967: Notes on clavarioid fungi VII: Redefinition of the *Clavaria vernalis - C. mucida* complex. - Amer. Midl. Naturalist 77: 205-221.

– 1968: Notes on cantharelloid fungi. I. *Gomphus* S. F. Gray, and some clues to the origin of ramarioid fungi. - J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 84: 373-381.

– 1971: Interfamilial relationships in the clavarioid and cantharelloid fungi. - In: Evolution in the higher basidiomycetes. R. H. Petersen, edit., Univ. Tenn. Press, Knoxville, Tenn.

– 1980: *Gloeomucro* and a note on *Physalacria concinna.* - Mycologia 72: 301-311.

– 1985: Type Studies in the Clavarioid Fungi – IX. Miscellaneous taxa, with a section on *Tremellodendropsis.* - Persoonia 12: 401-413.

– 1985b: Three new species of basidiomycetes from the Carolina Mountains. - Castanea 50: 195-201.

– 1988: The clavarioid fungi of New Zealand. - Sci. Inf. Publ. Centre, DSIR Bull. No 236, Wellington, New Zealand.

– 1988b: Notes on clavarioid fungi. XXII. Three interesting South American collections. - Mycologia 80: 571-576.

Petersen, R. H. & G. Kantvilas, 1986: Three lichen-forming clavarioid fungi from Tasmania. - Aust. J. Bot. 34: 217-222.

Petersen, R. H. & W. Litten, 1989: A new species of *Clavaria* fruiting with *Vaccinium*. - Mycologia 81: 325-327.

Peyronel, B., B. Fassi, A. Fontana & J. M. Trappe, 1969: Terminology of mycorrhizae. - Mycologia 61: 410-411.

Pfister, J., 1984: Études des types de Peck et de Murrill appartenant ou ayant appartenu au genre *Melanoleuca*. - Mycotaxon 19: 101-132.

Phillips, R., 1983: Mushrooms and other fungi of Great Britain & Europe. – Pan Books, London.

Phoebus, P., 1842: Über den Keimkörnerapparat der Agaricinen und Helvellaceen. - Nova Acta Physico-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. 19: 169-248. Erlangen.

Pieschel, E., 1924: Über die Transpiration und Wasserversorgung der Hymenomyceten. - Bot. Archiv 8: 64-104.

Pilát, A., 1926: Monographie der mitteleuropäischen Aleurodiscineen. - Ann. Mycol. 24: 203-230.

– 1936: Atlas des champignons de l'Europe. III. Polyporaceae I. - Musée National à Prague.

– 1958: Übersicht der europäischen Clavariaceen unter besonderer Berücksichtigung der tschechoslowakischen Arten. - Acta Mus. Nat. Pragae XIV.B: 129-255 + 48 Schwarzweiss-Tafeln.

– 1971: Diversity and phylogenetic position of the Thelephoraceae. – In: R. H. Petersen (ed.): Evolution in the higher Basidiomycetes. Knoxville, Tenn. S. 309-329.

Pöder, R., 1983: Über Optimierungsstrategien des Basidiomycetenhymenophors: Morphologisch - phylogenetische Aspekte. - Sydowia 36: 240-251.

Poelt, J., 1959: Eine Basidiolichene in den Hochalpen. - Planta 52: 600-605.

– 1962: Die Basidiolichene *Lentaria mucida* in Bayern. - Ber. Bayer. Bot. Ges. 35: 87-88.

Poelt, J. & W. Jülich, 1969a: Über die Beziehungen zweier corticioider Basidiomyceten zu Algen. - Österr. Bot. Z. 116: 400-410.

– 1969b: *Omphalina grisella*, ein weiterer lichenisierter Blätterpilz in den Alpen. - Herzogia 1: 331-336.

Poelt, J. & F. Oberwinkler, 1964: Zur Kenntnis der flechtenbildenden Blätterpilze der Gattung *Omphalina*. - Österr. Bot. Z. 111: 393-401.

Pollack, F. G. & O. K. Miller, 1976: *Antromycopsis broussonetiae* found to be the name of the imperfect state of *Pleurotus cystidiosus*. - Mem. New York Bot. Gard. 28: 174-178.

Popoff, O. F. & J. E. Wright, 1994: Two new corticioid fungi (Aphyllophorales) from NE Argentinia and Paraguay. - Mycotaxon 51: 317-324.

Pouzar, Z., 1981: Co jsou podzimi "babky"? - Mykol. listy, Heft 3: 8-14.

Pouzar, Z. & V. Jechová, 1967: *Botryobasidium robustior* spec. nov. a perfect state of *Oidium rubiginosum* (Fr.) Linder. - Ceská Mykol. 21: 69-73

– 1969: *Botryobasidium simile* spec. nov. a perfect state of *Oidium simile* Berk. - Ceská Mykol. 23: 97-101.

Prevost, G., 1962: Etude génétique d'un basidiomycète: *Coprinus radiatus*. Thèse, Université de Paris.

Price, I. P., 1973: A study of cystidia in effused Aphyllophorales. - Nov.Hedw. 24: 515-618.

Prillieux, M., 1890: Le *Pachyma cocos* dans la Charente-Inférieure. - Bull. Soc. Mycol. Franche 6: 95-97.

Prud'Homme, N., 1965: Somatic recombination in the Basidiomycete *Coprinus radiatus*. - In: Incompatibility of Fungi, S. 48-52; K. Esser & J. R. Raper ed., Springer Berlin.

Punja, Z. K., R. G. Grogan & G. C. Adams, Jr., 1982: Influence of nutrition, environment, and the isolate, on basidiocarp formation, development, and structure in *Athelia (Sclerotium) rolfsii*. - Mycologia 74: 917-926.

Puttemans, A., 1904: Sur la maladie du caféier produite par le *Stilbella flavida*. - Bull. Soc. Mycol. France 20: 157-164.

Quintanilha, A., 1937: Contribution à l'étude génétique du phénomème de Buller. - C. R. Acad. Sci. Paris 205: 745-747.

– 1939: Etude génétique du phénomène de Buller. - Boletim Soc. Broter. 13: 425-486.

Quillet, M., 1942: Recherches biochimiques et physiologiques sur les mucilages des champignons supérieurs. - Thèse, Fac. Sci. Univ. Paris.

Radu, M., R. Steinlauf & Y. Koltin, 1974: Meiosis in *Schizophyllum commune*. chromosomal behaviour and the synaptinemal complex. - Arch. Microbiol. 98: 301-310.

Rajchberg, M. & V. Bianchinotti, 1991: *Trametes fumosoavellanea* (Aphyllophorales, Basidiomycetes): a taxonomic study. - Nordic J. Bot. 11: 225-230.

– 1992: On the presence of imperforate parenthesomes in *Daedalea sprucei* and its taxonomic disposition. - Mycol. Res. 96: 956-958.

Raju, N. B. & B. C. Lu, 1970: Meiosis in *Coprinus*. III. Timing of meiotic events in *C. lagopus* (sensu Buller). - Canad. J. Bot. 48: 2183-2186.

– 1973: Meiosis in *Coprinus*. IV. Morphology and behaviour of spindle pole bodies. - J. Cell Sci. 12: 131-141.

Rant, A., 1923: Der Ambrosia-Pilz der Termiten. - Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 32: 125-138.

Raper, C. A., J. R. Raper & R. E. Miller, 1972: Genetic Analysis of the Life Cycle of *Agaricus bisporus*. - Mycologia 64: 1088-1117.

Raper, J. R., 1966: Genetics of Sexuality in Higher Fungi. - The Ronald Press Comp. New York.

Raper, J. R. & C. A. Raper, 1972: Life cycle and prospects for interstrain breeding in *Agaricus bisporus*. - Mushroom Sci. 8: 1-9.

Rattan, S. S., 1977: The resupinate Aphyllophorales of the North Western Himalayas. – Bibl. Mycol. Band 60, J. Cramer, Vaduz.

Raudaskoski, M., V. Salo & S. S. Niini, 1988: Structure and function of the cytoskeleton in filamentous fungi. - Karstenia 28: 49-60.

Raudaskoski, M. & R. Vauras, 1982: Scanning electron microscopic study of fruit body differentiation in *Schizophyllum commune*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 78: 475-481.

Rayner, A. D. M., 1977: Fungal colonization of hardwood stumps from natural sources. II. Basidiomycetes. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 69: 303-312.

– 1978: Interactions between fungi colonizing hardwood stumps and their possible role in determining patterns of colonization and succession. - Ann. Appl. Biol. 89: 131-134.

Rayner, A. D. M., & N. K. Todd, 1979: Population and community structure and dynamics of fungi in decaying wood. - Advances Bot. Res. 7: 333-420.

– 1982: Population structure in wood-decomposing basidiomycetes. In: Decomposer Basidiomycetes: Their biology and ecology. ed. J. C. Frankland & al., Cambridge University Press.

Rayner, A. D. M. & J. F. Webber, 1984: Interspecific mycelial interactions - an overwiev. In: D. H. Jennings & A. D. M. Rayner (ed.): The ecology and physiology of the fungal mycelium. Cambridge Univ. Press. S. 383-417.

Rayner, M. C., 1927: Mycorrhiza. - The New Phytol. reprint 15.

Redhead, S. A., 1984: *Arrhenia* and *Rimbachia*, expanded generic concepts, and a reevaluation of *Leptoglossum* with emphasis on muscicolous North American taxa. - Canad. J. Bot. 62: 865-892.

– 1986: The Xerulaceae (Basidiomycetes), a family with sarcodimitic tissues. - Canad. J. Bot. 65: 1551-1562.

Redhead, S. A. & P. Kroeger, 1987: A sclerotium-producing *Hypholoma* from British Columbia. - Mycotaxon 29: 457-465.

Redhead, S. A. & Th. W. Kuyper, 1987: Lichenized agarics: Taxonomic and nomenclatural riddles. - In: Arctic and alpine mycology II. G. Laursen & al. (ed.): 319-348.

– 1988: *Phytoconis*, the correct generic name for the basidiolichen *Botrydina*. - Mycotaxon 31: 221-223.

Redhead, S. A. & J. A. Traquair, 1981: *Coprinus* sect. *Herbicolae* from Canada, notes on extralimital taxa, and the taxonomic position of a low temperature basidiomycete forage crop pathogen from western Canada. - Mycotaxon 13: 373-404.

Reid, D. A., 1963: Notes on some fungi of Michigan - I. 'Cyphellaceae'. - Persoonia 3: 97-154.

– 1989: Notes on some Leucocoprinoid fungi from Britain. - Mycol. Res. 93: 413-423.

Reijnders, A.F.M., 1933: De studie van de ontwikkeling van de basidiocarpen der Agaricales. - Med. Ned. mycol. Ver. 21: 135-208.

– 1948: Etude sur le développement et l'organisation histologique des carpophores dans les Agaricales. - Rec. trav. bot. Néerl. 41:

213-396.
- 1952: Recherches sur le développement des carpophores des Agaricales. - Verh. K. nederl. Akad. Wetens., Ser. 2, 48: 1-116.
- 1963: Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. - Junk, Den Haag.
- 1971: The development of *Kuehneromyces mutabilis* (Agaricales). - Acta Bot. Neerl. 20: 305-308.
- 1974a: Le développement de deux espèces de Cortinariaceae et la nature du bulbe primordial. - Num. spéc. Bull. Soc. Linn. Lyon 43 (Trav. mycol. dédiés à R. Kühner): 355-364.
- 1974b: *Coprinus auricomus* (Pat.) et ses voiles. - Bull. Soc. Mycol. France 90: 323-230.
- 1977: The histogenesis of bulb- and trama tissue of the higher Basidiomycetes and its phylogenetic implications. - Persoonia 9: 329-361.
- 1979: On carpophore-development in the genera *Cortinarius, Dermocybe* and *Leucocortinarius.* - Beihefte zur Sydowia, Ann. Mycol. Ser. II, Beiheft 8: 335-348.
- 1979b: Developmental anatomy of *Coprinus.* - Persoonia 10: 383-424.
- 1983: Le développement d'*Hygrotrama atropuncta* (Pers. : Fr.) Sing. - Cryptog. Mycol. 4: 71-78.
- 1986: Development of the primordium of the carpophore. - In: R. Singer (1986): The Agaricales in Modern Taxonomy. Aufl. 4, Koeltz, S. 20-29.

Reijnders, A. F. M. & G. Malençon, 1969: Recherches sur le développement d'une espèce appartenant au genre *Rhacophyllus* Berk. et Br. - Bull. Soc. Mycol. France 85: 295-304.

Reijnders, A.F.M. & J.A. Stalpers, 1983: Basal types of hymenophoral trama in Aphyllophorales and Agaricales. – Internat. Mycol. Congress 1983, Tokyo. Abstract.
- 1992: The development of the hymenophoral trama in the Aphyllophorales and the Agaricales. - Studies in Mycology, No. 34. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn and Delft.

Reinhardt, M. O., 1892: Das Wachsthum der Pilzhyphen. - Jahrbücher wiss. Bot. 23: 479-566.

Remsberg, R. E., 1940: Studies in the genus *Typhula.* - Mycologia 32: 52-96.

Restivo, J. H. & R. H. Petersen, 1976: Studies on nuclear division and behaviour within basidia. I. *Hydnum umbilicatum.* - Mycologia 68: 668-672.

Rhoads, A. S., 1945: A comparative study of two closely related root rot fungi. *Clitocybe tabescens* and *Armillaria mellea.* - Mycologia 37: 741-766.

Richard, L. C. M., 1808: Démonstrations botaniques ou analyse du fruit, considéré en général. - H. A. Duval Paris.

Ricken, A., 1915: Die Blätterpilze. 2 Bände. Verlag Th. O. Weigel, Leipzig. XXIV + 480 Seiten, 112 Farbtafeln.

Ritchie, D., 1941: A fixation study of *Russula emetica.* - Amer. J. Bot. 28: 582-588.
- 1948: Nuclei and cytoplasma inclusions in basidia of *Amanita.* - Bot. Gaz. 109: 521-525.

Ritz, K. & J. Crawford, 1990: Quantification of the fractal nature of colonies of *Trichoderma viride.* - Mycol. Res. 94: 1138-1152.

Rizzo, D. M., K. J. Smereka & T. C. Harrington, 1990: Notes on the rhizomorphs and mating system of *Xeromphalina campanella.* - Mycologia 82: 651-655.

Robertson, N. F., 1965: The fungal hypha. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 48: 1-8.

Robinow, C. F. & A. Bakerspigel, 1965: Somatic nuclei and forms of mitosis in fungi. In: G. C. Ainsworth & A. S. Sussman (ed.): The Fungi, vol. I: 119-142. Academic Press New York.

Roger, L., 1951: Phytopathologie des pays chauds. Tome I. - Encyclopédie Mycologique Vol. XVII. Ed. P. Lechevalier, Paris.

Rogers, D. P., 1932: A cytological study of *Tulasnella.* - Bot. Gazette 94: 86-105.
- 1934: The basidium. - Univ. Iowa Stud. Nat. Hist. 16: 160-182.

Romagnesi, H., 1932: Quelques observations sur les Rhodophylles. - Bull. Soc. Mycol. France 48: 306-323.
- 1933: Sur les Rhodophylles. - Bull. Soc. Mycol. France 49: 422-440.
- 1937: Essai d'un sectionnement du genre *Rhodophyllus.* - Bull. Soc. Mycol. France 53: 319-338.
- 1944: La cystide chez les Agaricacées. - Suppl. Rev. Mycol. 9: 4-21.
- 1945: Étude de quelques Coprins (2e série).

- Rev. Mycol. 10: 73-89.
– 1947: Sur l'utilisation de nouveaux caractères intéressant la taxonomie des Rhodophylles. - Bull. Soc. Mycol. Fr. 63: 99-120.
– 1967: Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord. - Bordas, Paris.
– 1977: Observations sur la structure et le développement des voiles chez les Psalliotes à l'état postprimordial et adulte. - Bull. Soc. Mycol. France 93: 5-19.
– 1978: Les fondements de la taxinomie des Rhodophylles et leur classification. - J. Cramer, Vaduz.
Rosen, F., 1892: Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen. II. Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen. - Beitr. Biol. Pfl. 6: 237-264.
Rosenvinge, K., 1886: Sur les noyaux des hyménomycètes. - Ann. Sci. Nat. Bot. III: 75-93.
Rosin, I. & D. Moore, 1985a: Origin of the hymenophore and establishment of major tissue domains during fruit body development in *Coprinus cinereus*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 84: 609-619.
– 1985b: Differentiation of the hymenium in *Coprinus cinereus*. – Trans. Brit. Mycol. Soc. 84: 621-628.
Roskin, Ph. A., 1970: Ultrastructure of the host-parasite interaction in the basidiolichen *Cora pavonia* (Web.) E. Fries. - Arch. Mikrobiol. 70: 176-182.
Ross, I. K., & P. Margalith, 1987: Nuclear behaviour in the basidia of the secondarily homothallic *Coprinus bilanatus*. - Mycologia 79: 595-602.
Ruel, K. & J. P. Joseleau, 1991: Involvement of an extracellular glucan sheath during degradation of *Populus* wood by *Phanerochaete chrysosporium*. - Appl. Environ. Microbiol. 57: 374-384.
Ruhland, W., 1901: Zur Kenntnis der intrazellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten. - Bot. Z. 59: 187-206.
Ruiz-Herrera, J. & S. Bartnicki-Garcia, 1974: Synthesis of cell wall microfibrils in vitro by a "soluble" chitin synthetase from *Mucor rouxii*. - Science 186: 357-359.
Ruiz-Herrera, J., V. O. Sing, W. J. Van der Woude & S. Bartnicki-Garcia, 1975: Microfibril assembly by granules of chitin synthetase. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA 72: 2706-2710.
Ryvarden, L., 1976: The Polyporaceae of North Europe. Vol. 1. - Fungiflora, Oslo.
– 1978: The Polyporaceae of North Europe. Vol. 2. - Fungiflora, Oslo.
– 1979: *Porogramme* and related genera. – Trans. Brit. Mycol. Soc. 73: 9-19.
– 1991: Genera of Polypores. Nomenclature and taxonomy. - Synopsis Fungorum 5. Fungiflora, Oslo.
Ryvarden, L. & R. L. Gilbertson, 1987: North American Polypores. Vol. II. - Fungiflora, Oslo.
– 1993: European Polypores. Part 1. - Fungiflora, Oslo.
– 1994: European Polypores. Part 2. - Fungiflora, Oslo.

Saccardo, P. A., 1902: Sylloge Fungorum. Vol. XVI. Suppl. univ. V.
Saikawa, M. & N. Wada, 1986: Adhesive knobs in *Pleurotus ostreatus* (the oyster mushroom) as trapping organs for nematodes. - Trans. Mycol. Soc. Japan 27: 113-118.
Saint-Hilaire, A. de, 1837: Mémoire de M. Schultz de Berlin, sur les vaisseaux du latex. - Ann. Sci. Nat. II Bot. 7: 257-276.
Saksena, K. N., R. Marino, M. N. Haller & P. A. Lemke, 1976: Study on development of *Agaricus bisporus* by fluorescent microscopy and scanning electron microscopy. - J. Bacteriol. 126: 417-428.
Sass, J. E., 1934: The Presence of a Nebenkern and Golgi material in *Coprinus sterquilinus* Fr. - La Cellule 43: 343-348.
Sathe, A. V. & S. Deshpande, 1980: Agaricales (Mushrooms) of Maharashtra State. - In: Agaricales (Mushrooms) of South West India. Series - 1, Part I. Maharashtra Assoiation for the Cultivation of Science, Research Institut, Pune, India.
Saunders, P. T. & A. P. J. Trinci, 1979: Determination of tip shape in fungal hyphae. - J. Gen. Microbiol. 110: 469-473.
Sautter, C., 1978: Vergleichende morphologische und anatomische Untersuchungen an Polyporen. - Dissertation Universität Tübingen.
Sawyer, W. H., 1917: The development of *Cortinarius pholideus*. - Amer. J. Bot. 4: 520-

532.
- 1917b: Development of some species of *Pholiota*. - Bot. Gazette 64: 206-228.

Schenck, E., 1919: Die Fruchtkörperbildung bei einigen *Bolbitius*- und *Coprinus*-Arten. - Beih. Bot. Centralbl. 36: 355-413.

Schmitz, J., 1843: Ueber den Bau, das Wachsthum und einige besondere Lebenserscheinungen der *Rhizomorpha fragilis* Roth. - Linnaea 17: 487-535.

Schouten, S. P. & M. H. Waandrager, 1979: Problems in obtaining pure cultures of *Cantharellus cibarius*. - Mushroom Sci. 10: 885-890.

Schrödter, H., 1960: Dispersal by air and water - the flight and landing. In: Plant pathology: an advanced treatise, vol. 3: 169-227. New York.

Schroeder, D. B. & D. W. French, 1964: Cultural characteristics and decay of wood fiber products by *Asterostroma cervicolor* (Berk. & Curtis) Massee and *Trechispora brinkmanni* (Bres.) Rogers & Jackson. - Canad. J. Bot. 42: 205-211.

Schroeter, J., 1888: Die Pilze Schlesiens. I. Breslau.

Schultz 1833: in Saint-Hilaire, A. de, 1837

Schulz-Weddigen, I. H., 1985: *Coprinus verticillatus*, a new agaric with multiple clamps. - Mycologia 77: 154-158.

Schwalb, M. N. & P. G. Miles (ed.), 1978: Genetics and Morphogenesis in the Basidiomycetes. Acad. Press New York.

Scurfield, G., 1967: Apical pore in fungal hyphae. - Nature 214: 740-741.

Semerdzieva, M., 1965: Morphologische Beobachtungen an einigen *Pleurotus*-Mycelien. - Sydowia 19: 250-258.

Senn-Irlet, B. & C. Scheidegger, 1994: Stephanocysts in *Crepidotus applanatus*. - Mycol. Res. 98: 419-422.

Setliff, E. C., 1979: Light and electron-microscopic studies of cystidia in *Phanerochaete chrysosporium*. - Mycologia 71: 1244-1247.
- 1988: Hyphal deterioration in *Ganoderma applanatum*. - Mycologia 80: 447-454.

Setliff, E. C., H. C. Hoch, & R. F. Patton, 1974: Studies on nuclear division in basidia of *Poria latemarginata*. - Canad. J. Bot. 52: 2323-2333.

Severino, M. A., 1649: Epistolae duae de Lapide fungifero et fungo mappae. Ad Beslerum Paduae. (nach Brunner 1842).

Seviour, R. J., R. R. Willing & G. A. Chilvers, 1973: Basidiocarps associated with ericoid mycorrhizas. - New Phytol. 72: 381-385.

Siepmann, R., 1969: Artdiagnose einiger Holzzerstörender Hymenomyceten an Hand von Reinkulturen. II. - Nova Hedwigia 18: 183-201.
- 1970: Artdiagnose einiger Holzzerstörender Hymenomyceten an Hand von Reinkulturen. III. - Nova Hedwigia 20: 833-863.

Siepmann, R. & H. Zycha, 1968: Artdiagnose einiger holzzerstörender Hymenomyceten an Hand von Reinkulturen. - Nova Hedwigia 15: 559-570.

Simonini, G., 1995: Errata corrige all'articolo *Boletus dryophilus* Thiers. – Revista Micol. 38: 48.

Singer, R., 1936: Studien zur Systematik der Basidiomyceten. - Beih. Bot. Centralbl. 56: 137-174.
- 1945: The *Laschia*-Complex (Basidiomycetes). - Lloydia 8: 170-230.
- 1947: Coscinoids and coscinocystidia in *Linderomyces lateritius*. - Farlowia 3: 155-157.
- 1949: The Agaricales in Modern Taxonomy. Aufl. 1, Cramer Vaduz.
- 1951: New genera of Fungi. - Mycologia 43: 598-604.
- 1957: Fungi mexicani, Series prima - Agaricales. - Sydowia 11: 354-374.
- 1962: The Agaricales in Modern Taxonomy. Aufl. 2, Cramer Vaduz.
- 1964: Die Gattung *Gerronema*. - Nova Hedwigia 7: 53-92.
- 1965: Die Röhrlinge. Teil I. - Die Pilze Mitteleuropas. Band V. Verlag J. Klinkhardt, Bad Heilbronn.
- 1970: Omphalinae. Flora Neotropica Monograph No. 3. - Hafner Publishing Comp. New York and London.
- 1975: The Agaricales in Modern Taxonomy. Aufl. 3, Cramer Vaduz.
- 1976: Marasmieae (Basidiomycetes - Tricholomataceae). - Flora neotropica, Monograph No 17. New York Bot. Gard.
- 1977: Amerikanische und asiatische Agaricales, die in Europa und Nordafrika vorkommen. - Z. Pilzkunde 43: 119-130.
- 1982: *Hydropus* (Basidiomycetes-Tricholomataceae-Myceneae) - Flora Neotropica.

Monograph Number 32. New York Bot. Garden.
- 1983: Acanthocytes in *Amparoina* and *Mycena.* – Cryptog., Mycol. 4: 111-115.
- 1986: The Agaricales in Modern Taxonomy. Aufl. 4, Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- 1990: Agaricales new for Mexico or Central America. - Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 60: 27-36.

Singer, R. & H. Clémençon, 1972: Notes on Some leucosporous and rhodosporous European Agarics. - Nova Hedwigia 23: 305-351.

Singer, R., J. Garcia & L. D. Gomez, 1991: The Boletineae of Mexico and Central America III. - Beiheft 102, Nova Hedwigia. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.

Singer, R. & K. Grinling, 1967: Some Agaricales from the Congo. - Persoonia 4: 355-377.

Slézec, A.-M., 1986: Les étapes de la méiose chez les Pleurotes des Ombellifères. - Cryptog. Mycol. 7: 235-265.

Slocum, R. D., 1980: Light and electron microscopic investigations in the Dictyonemataceae (basidiolichenes). II. *Dictyonema irpicinum.* - Canad. J. Bot. 58: 1005-1015.

Slocum, R. D. & G. L. Floyd, 1977: Light and electron microscopic investigations in the Dictyonemataceae (basidiolichenes). - Canad. J. Bot. 55: 2565-2573.

Smith, A. H., 1951: The North American species of *Naematoloma.* - Mycologia 43: 467-521.
- 1966: The hyphal structure of the basidiocarp. In: G. C. Ainsworth & A. S. Sussman (ed.): The Fungi. An advanced treatise. Vol. II. Academic Press, New York. S. 151-177.
- 1972: The North American Species of *Psathyrella.* - Mem. New York Bot. Gard. 24.

Smith, A. H. & L. R: Hesler, 1968: The North American species of *Pholiota.* - Hafner Publ. Comp. New York and London.

Smith, A. H. & R. Singer, 1964: A Monograph on the Genus *Galerina* Earle. - Ed. Hafner, New York.

Smith, A. H. & H. Thiers, 1968: Notes on *Boletes* - I. - 1. The generic position of *Boletus subglabripes* and *Boletus chromapes.* - 2. A comparison of four species of *Tylopilus.* - Mycologia 60: 943-954.
- 1971: The Boletes of Michigan. - Univ. Mich. Press, Ann Arbor.

Smith, J. D., 1981: Snow molds of winter cereals: guide for diagnosis, culture, and pathogenicity. - Canad. J. Plant Pathol. 3: 15-25.

Smith, W. G., 1875: Reproduction in *Coprinus radiatus.* - Grevillea 4: 53-65, 8 Tafeln.
- 1881: Cystidia in the mushroom tribe. - Grevillea 10: 77-79.
- 1908: Synopsis of the British Basidiomycetes. - British Museum, London.

Snider, P. J., 1959: Stages of development in rhizomorphic thalli of *Armillaria mellea.* - Mycologia 51: 693-707.

Sortkjaer O., & K. Allermann, 1972: Rhizomorph formation in Fungi. I. Stimulation by ethanol and acetate and inhibition by disulfiram of growth and rhizomorph formation in *Armillaria mellea.* - Physiol. Plant. 26: 376-380.

Stahl, U., 1976: Genetische Regulation der Fruchtkörperbildung bei höheren Basidiomyceten. Monokaryotisches Fruchten bei *Polyporus ciliatus.* - Bibl. Mycol. 50, Cramer.

Stahl, U. & K. Esser, 1976: Genetics of fruit body production in higher Basidiomycetes. I. Monocaryotic fruiting and its correlation with dicaryotic fruiting in *Polyporus ciliatus.* - Mol. Gen. Genet. 148: 183-197.

Stalpers, J. A., 1978: Identification of wood-inhabiting Aphyllophorales in pure culture. - Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn.
- 1984: A revision of the genus *Sporotrichum.* - Stud. Mycol. 24, 1-105.
- 1987: Pleomorphy in Holobasidiomycetes. - In: Pleomorphic fungi: The diversity and its taxonomic implications. Ed. J. Sugiyama; Elsevier. S. 201-220.

Stalpers, J. A. & W. M. Loerakker, 1982: *Laetisaria* and *Limonomyces* species (Corticiaceae) causing pink diseases in turf grasses. - Canad. J. Bot. 60: 529-537.

Stalpers, J. A. & I. Vlug, 1983: *Confistulina,* the anamorph of *Fistulina hepatica.* - Canad. J. Bot. 61: 1660-1666.

Starbäck, K., 1895: Discomyceten-Studien. Bihang till Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handl. 21: 1-42, Stockholm.

Stefan, J., 1905: Beitrag zur Kenntnis von *Collybia racemosa* Pers. - Hedwigia 44: 158-

167.
Stephenson, N. A. & G. W. Gooday, 1984: Nuclear numbers in the stipe cells of *Coprinus cinereus*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 82: 531-580.
Sterner, O., R. Bergman, J. Kihlberg & B. Wickberg, 1985: The sesquiterpenes of *Lactarius vellereus* and their role in a proposed chemical defense system. - J. Nat. Prod. 48: 1415-1418.
Sterner, O. & H. Anke, 1995: Toxic terpenoids isolated from higher fungi. – Czech Mycol. 48: 39-52.
Stocco, F. & H. Clémençon, 1991: Les boules basidifères de *Lyophyllum tylicolor*. - Unveröffentlichte Semesterarbeit, Institut de Botanique, Université de Lausanne, Suisse.
Stocks, D. L. & W. M. Hess, 1970: Ultrastructure of dormant and germinated basidiospores of a species of *Psilocybe*. - Mycologia 62: 176-191.
Stordeur, R., 1989: Fruchtkörperentwicklung. - In: Dörfelt, H. (ed.), 1989: Lexikon der Mykologie. - Fischer, Stuttgart.
Straatsma, G., R. Konings & L. Van Griensven, 1985: A strain collection of the mycorrhizal mushroom *Cantharellus cibarius* obtained by germination of spores and culture of fruit body tissue. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 85: 689-697.
Strack, B. A. & W. J. Sundberg, 1981: Notes on cystidial development in *Pluteus cervinus* (Agaricales). - Nova Hedwigia 35: 537-551.
Strasburger, E., 1884: Das botanische Practicum. Fischer Jena.
– 1919: Das kleine botanische Praktikum. Achte Aufl., bearbeitet von M. Koernicke. G. Fischer Jena.
Strullu, D. G., 1979: Ultrastructure et représentation spatiale du manteau fongique des ectomycorhizes. - Canad. J. Bot. 21: 2319-2324.
– 1985: Les Mycorhizes. - Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd XIII,2. - Gebr. Borntraeger, Berlin.
Strunk, Ch., 1963: Über die Substruktur der Hyphenspitze von *Polystictus versicolor*. - Z. allg. Mikrobiol. 3: 265-274.
– 1968: Zur Darstellung des Apicalporus bei *Polystictus versicolor*. - Arch. Mikrobiol. 60: 255-261.
Subramanian, C. V., 1954: Fungi imperfecti from Madras. VI. - J. Indian Bot. Soc. 33: 36-42.
Sundberg, W. J., 1978: Hymenial cytodifferentiation in Basidiomycetes. - In: The Filamentous Fungi, Vol. 3. Developmental Mycology. S. 298-314. Ed. J. E. Smith & al.; Edward Arnold, London.
Sussman, A, S, 1968: Longevity and Survivability of Fungi. In: The Fungi. An Advanced Treatise, vol. III: 447-486. Academic Press New York, London.
Suza, H., 1937: Einige wichtige Flechtenarten der Hochmoore im Böhmischen Massiv und in den Westkarpaten. - Jahrb. d. Tschech. Wiss. Ges. Prag. - Zitiert nach Forsgren 1966.
Suzuki, A., N. Motoyoshi & N. Sagara, 1989: Effects of ammonia, ammonium salts, urea, and potassium salts on basidiospore germination in *Coprinus cinereus* and *Coprinus phlyctidosporus*. - Trans. mycol. Soc. Japan 23: 217-224.
Swartz, D., 1929: Bacteria in puffballs. - Mich. Acad. Sci. Arts & Lett. 11: 285-296.
Swartz, O., 1788: Nova genera et species plantarum. - Holmiae (Stockholm).
Szczepka, M. Z. & S. Sokól, 1986: The development strategy of *Xerula malenotricha* Dörfelt (Basidiomycetes, Agaricales). - Int. J. Mycol. Lichenol. 3: 125-133.

Talbot, P. H. B., 1954: Micromorphology of the lower Hymenomycetes. - Bothalia 6: 249-299.
– 1965: Studies of *'Pellicularia'* and associated genera of Hymenomycetes. - Persoonia 3: 371-406.
– 1973: Towards uniformity in basidial terminology. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 61: 497-512.
Taylor, A. F. S. & I. J. Alexander, 1989: Ectomycorrhizal synthesis with an isolate of *Russula aeruginea*. - Mycol. Res. 92: 103-107.
– 1991: Ectomycorrhizal synthesis with *Tylospora fibrillosa*, a member of the Corticiaceae. - Mycol. Res. 95: 381-384.
Teixeira, A. R., 1962: The taxonomy of the Polyporaceae. – Biol. Rev. 37: 51-81.
Telleria, M. T. & M. F. Truchero, 1981: Estudia sobre les Aphyllophorales (Basidiomycetes) lignicolas de la Sierra de Guadarrama.

– Bol. Soc. Micol. Cast. 6: 63-91.
Terashita, T. & S. Chuman, 1987: Fungi inhabiting wild orchids in Japan (IV). *Armillariella tabescens*, a new symbiont of *Galeola septentrionalis*. - Trans. Mycol. Soc. Japan 28: 145-154.
Terekawa, H., 1957: The nuclear behaviour and the morphogenesis in *Pleurotus ostreatus*. - Sci. Pap. Coll. General Educ. Univ. Tokyo 7: 61-88.
Thaler, I. & M. Gailhofer, 1981: Die Feinstruktur der Chrysocystiden von *Hypholoma fasciculare* (Basidiomycetes, Agaricales). - Protoplasma 108: 289-300.
Thielke, Ch., 1972: Zisternenaggregate bei höheren Pilzen. - Protoplasma 75: 335-339.
– 1974: Intranukleäre Spindeln und Reduktion des Kernvolumens bei der Meiose von *Coprinus radiatus* (Bolt.) Fr. - Arch. Microbiol. 98: 225-237.
– 1978: Feinstrukturen bei Basidiomyceten. - Z. Mykol. 44: 71-89.
– 1982: Meiotic Divisions in the Basidium. In: K. Wells & E. K. Wells (ed.): Basidium and Basidiocarp. - Springer Verlag New York.
– 1983: Membranaggregate und Filamente in den Zystiden von *Volvariella bombycina*. - Z. Mykol. 49: 257-264.
Thiers, H. D. & J. M. Trappe, 1984: The secotioid syndrome. - Mycologia 76: 1-8.
Thind, K. S., 1980: Basidiocarp anatomy and its importance on the systematics of Aphyllophorales. - Kavaka 8: 1-16.
Thirumalachar, M. J., 1945: Some noteworthy rusts. – I - Mycologia 37: 295-310.
Thomas, H. E., 1934: Studies on *Armillaria mellea* (Vahl) Quél., infection, parasitism, and host resistance. - J. Agr. Res. 48: 187-218.
Thompson, G. E., 1936: *Nyctalis parasitica* and *N. asterophora* in culture. - Mycologia 28: 222-227.
Thorn, G. & A. Tsuneda, 1993: Interactions between *Pleurotus* species, nematodes, and bacteria on agar and in wood. - Trans. Mycol. Soc. Japan 34: 449-464.
Thorn, G., H. Kotiranta & T. Niemelä, 1990: *Polyporus pseudobetulinus* comb. nov.: new records in Europe and North America. - Mycologia 82: 582-594.
Thorn, R. G. & G. L. Barron, 1986: *Nematoctonus* and the tribe Resupinatae in Ontario, Canada. - Mycotaxon 25: 321-453.
Tobler, F., 1937: Entwicklungsgeschichtliche Lage der Basidiomycetflechten. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 55: 158-164.
– 1942: Die Entwicklung und Wandlung des Zusammenlebens von Pilzen und Algen. - Arch. Mikrobiol. 13: 150-158.
Todd, N. K. & R. C. Aylmore, 1985: Cytology of hyphal interactions and reactions in *Schizophyllum commune*. - In: Developmental biology of higer fungi. Ed. D. Moore, L. A. Casselton, D. A. Wood & J. C. Frankland. Brit. Mycol. Soc. Symposium 10. Cambridge University Press.
Tode, H. J., 1790: Fungi Mecklenburgensis selecti. Lüneburg.
Togashi, K. & K. Oda, 1934: Spore-size variability in subsequent spore prints of some hymenomycetous fungi. - Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 13: 121-125.
Tomaselli, R., 1951: Notes sur les basidiolichens. - Rev. bryol. lichénol. N.S. 20: 212-214.
Tommerup, I. C. & D. Broadbent, 1975: Nuclear fusion, meiosis and the origin of dikaryotic hyphae in *Armillariella mellea*. - Arch. Microbiol. 103: 279-282.
Tommerup, I. C., N. L. Bougher & N. Malajczuk, 1991: *Laccaria fraterna*, a common ectomycorrhizal fungus with mono- and bi-sporic basidia and multinucleate spores: comparison with the quadristerigmate, binucleate spored *L. laccata* and the hypogeous relative *Hydnagnium carneum*. - Mycol. Res. 95: 689-698.
Topin, J., 1901: Notes sur les cristaux et concrétions des Hyménomycètes et sur le rôle physiologique des cystides. - Thèse de doctorat, Univ. Paris.
Townsend, B. B., 1954: Morphology and development of fungal rhizomorphs. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 37: 222-233.
Townsend, B. B., & H. J. Willetts, 1954: The development of sclerotia of certain fungi. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 37: 213-221.
Trappe, J. M., 1962: Fungus Associates of Ectotrophic Mycorrhizae. - The Bot. Rev. 28: 538-606.
Traquair, J.A., 1980: Conspecificity on an unidentified snow mold basidiomycete and a *Coprinus* species in the section Herbicolae. - Canad. J. Plant Pathol. 2: 105-115.

– 1981: Discovery of a sporulating state for the LTB snow mold. - Canad. Agric. 26: 18-20.

Traquair, J.A. & W. E. McKeen, 1978: Ultrastructure of the dolipore/parenthesome septum in *Hirschioporus pargamenus* (Polyporaceae). - Canad. J. Microbiol. 24: 767-771.

Traquair, J. A. & J. D. Smith, 1982: Sclerotial strains of *Coprinus psychromorbidus*, a snow mold basidiomycete. - Canad. J. Plant Pathol. 4: 27-36.

Traquair, J. A., D. A. Gaudet & E. G. Kokko, 1987: Ultrastructure and influence of temperature on the in vitro production of *Coprinus psychromorbidus* sclerotia. - Canad. J. Bot. 65: 124-130.

Trattinnick, L., 1804-1806: Fungi austriaci ad specimina viva cera expressi, descriptiones ac historiam completam addidit. Wien.

– 1809: Die essbaren Schwämme des Oesterreichischen Kaiserstaates. Wien und Triest.

Trinci, A. P. J., 1978: The duplication cycle and vegetative development in moulds. - In The filamentous fungi, vol. 3, Developmental Mycology: 132-163. Edit. J. E. Smith & D. R. Berry, Edward Arnold, London.

– 1979: The duplication cycle and branching in fungi. - In: Fungal walls and hyphal growth. Brit. Mycol. Soc. Symposium 2: 319-358. Cambridge Univ. Press.

Trinci, A. P. J. & P. T. Saunders, 1977: Tip growth of fungal hyphae. - J. Gen. Microbiol. 103: 243-248.

Tripier, 1838: Note sur la présence de l'acide oxalique dans les champignons. Paris. Zitiert nach De Seynes 1888.

Trofast, J., 1976: Chemical warfare in soil ecology. - Sven. Bot. Tidskr. 70: 139-144.

Tsuneda, A., R. G. Thorn & D. S. Hibbett, 1992: *Lentinus tigrinus:* chlamydospores and interaction with *Pseudomonas fluorescens*. - Rep. Tottori Mycol. Inst. 30: 1-12.

Tu, C. C., T. F. Hsieh, W. H. Tsai & J. W. Kimbrough, 1992: Induction of basidia and morphological comparison among isolates of *Athelia (Sclerotium) rolfsii*. - Mycologia 84: 695-704.

Tubaki, K., 1981: Hyphomycetes - their perfect-imperfect connexions. - J. Cramer, Vaduz.

Tuite, J., 1969: Plant Pathological Methods. Fungi and Bacteria. 239 pp. Burg Publ. Comp. Minneapolis.

Tulasne, L. R., 1853: Mémoire sur l'ergot des glumacées. - Ann. Sci. nat. Paris, Sér. 3, 20: 5-56.

Tulasne, L. R. & Ch. Tulasne, 1861: Selecta Fungorum Carpologia I. - Paris.

– 1872: Les Fungi Tremellini et leurs alliés. - Ann. Sci. Nat. Bot. 15: 215-235.

Tulloss, R. E., & R. E. Halling, 1997: Type studies of *Amanita morenoi* and *Amanita pseudospreta* and a reinterpretation of crassospores in *Amanita*. - Mycologia 89: 278-288.

Turner, J. C. R. & J. Webster, 1991: Mass and momentum transfer on the small scale: how do mushrooms shed their spores? - Chem. Engin. Sci. 46: 1145-1149.

Uchida, J. Y., M. Aragaki & P. S. Yahata, 1986: Basidiospore formation by *Ceratobasidium* sp. on agar. - Mycologia 78: 587-592.

Ullrich, R. C., & J. B. Anderson, 1978: Sex and diploidy in *Armillaria mellea*. - Exptl. Mycol. 2: 119-129.

Valla, G., 1973a: Rythmes de divisions nucléaires et de la septation dans les articles apicaux en croissance du mycélium de *Polyporus arcularius* (Batsch) ex Fr. - C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 276: 2649-2652.

– 1973b: Divisions nucléaires, septation et ramification chez l'haplonte de *Polyporus arcularius* (Batsch) ex Fr. - Le naturaliste Canadien 100: 479-492.

Vandendries, R., 1923: Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes. - Acad. Roy. Belgique, C, Sci. Mém. 4, Ser. 2.5: 1-98.

– 1937: Les tendances sexuelles de *Naucoria pediades* Fries. - Rev. Mycol. 2: 45-57.

Vandendries, R. & P. Martens, 1932: Oidies haploïdes et diploïdes sur mycélium diploïde chez *Pholiota aurivella* Batsch. - Bull. Acad. Roy. Belge 18: 468-472.

Van der Valk, P. & R. Marchant, 1978: Hyphal ultrastructure in fruit-body primordia of the basidiomycetes *Schizophyllum commune* and *Coprinus cinereus*. - Protopl. 95: 57-72.

Van der Valk, P., R. Marchant & J. G. H. Wessels, 1977: Ultrastructural localization

of polysaccharides in the wall and septa of the basidiomycete *Schizophyllum commune.* - Exptl. Mycol. 1: 69-83.
Van der Westhuizen, G. C. A., 1958: Studies of wood-rotting fungi: 1. Cultural characteristics of some common species. - Bothalia 7: 83-107.
Van der Westhuizen, G. C. A. & A. Eicker, 1990: Species of *Termitomyces* occurring in South Africa. - Mycol. Res. 94: 923-937.
Van Tieghem, Ph., 1893: Sur la classification des basidiomycètes. - J. de Bot. VII: 77-87.
Vasco de Garcia Cabral, R., 1951: Anastomoses miceliais. - Bol. Soc. Broter. 25: 291-364.
Vasilev, A. E. & A. A. Stepanova, 1988: Electron microscopy of developing fruit body cells in *Rozites caperata.* - Ontogenez 19: 191-199.
Vokes, M. M., 1931: Nuclear division and development of sterigmata in *Coprinus atramentarius.* - Bot. Gazette 91: 194-205.
Volk, Th. I., 1992: *Oxyporus nobilissimus,* the giant polypore of the Pacific Northwest. – Inoculum. Newsletter Mycol. Soc. America 43: 53.
Volz, P. A., R. A. Jersild & D. J. Niederpruem, 1968: Histology and ultrastructure of dikaryotic fruiting in *Schizophyllum commune.* - Amer. J. Bot. 55: 709.
Volz, P. A. & D. J. Niederpruem, 1969: Dikaryotic fruiting in *Schizophyllum commune* Fr.: Morphology of the developing basidiocarp. - Arch. Mikrobiol. 68: 246-258.
– 1970: The sclerotia of *Coprinus lagopus.* - Arch. Mikrobiol. 70: 369-377.
Von Arx, J. A., 1973: Further observations on *Sporotrichum* and some similar fungi. - Persoonia 7: 127-130.
Vuillemin, P., 1911: Les aleuriosporés. - Bull. séances Soc. Sci. Nancy Sér. III: 12: 151-175.

Wager, H., 1892: On the Nuclei of the Hymenomycetes. - Ann. Bot. 6: 146-148.
– 1893: On nuclear division in the Hymenomycetes. - Ann. Bot. 7: 489-514.
– 1894: On the presence of centrospheres in fungi. - Ann. Bot. 8: 321-334.
– 1911: Presidential address. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 3: 250-264.
Wagner, H., 1982: Pharmazeutische Biologie. 2: Drogen und ihre Inhaltsstoffe. 2. Auflage. G. Fischer Stuttgart, New York.
Wahrlich, W., 1893: Zur Anatomie der Zelle bei Pilzen und Fadenalgen. - Scripta Botanica Horti Bot. Imper. Petropolit. 4: 101-155.
Wakayama, K., 1930: Contribution to the cytology of fungi. I. Chromosome number in Agaricaceae. - Cytologia 1: 369-388.
– 1932: Contribution to the cytology of fungi. IV. Chromosome number in Autobasidiomycetes. - Cytologia 3: 260-284.
Walker, L. B., 1919: The development of *Pluteus admirabilis* and *Tubaria furfuracea.* - Bot. Gaz. 68: 1-21.
Wallroth, K. F. W., 1825: Naturgeschichte der Flechten.
Warcup, J. H., 1988: Mycorrhizal associations of isolates of *Sebacina vermifera.* - New Phytol. 110: 227-231.
Warcup. J. H. & P. H. B. Talbot, 1967: Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. - New Phytol. 66: 631-641.
– 1971: Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. II - New Phytol. 70: 35-40.
– 1980: Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. III - New Phytol. 86: 267-272.
Wargo, P. M. & C. G. Shaw, 1985: *Armillaria* root rot: The puzzle is being solved. - Plant disease 69: 826-832.
Watanabe, T., 1986: Rhizomorph production in *Armillaria mellea* in vitro stimulated by *Macrophoma* sp. and several other fungi. - Trans. mycol. Soc. Japan 27: 235-245.
Waterkeyn, L., A. Bienfait & T. Monniez, 1992: Les cystides à cristaux des Inocybes (Agaricales): étude histochimique et cristallographique. - Canad. J. Bot. 70: 910-920.
Waters, H., R. D. Butler & D. Moore, 1972: Thick-walled sclerotial medullary cells in *Coprinus lagopus.* - Trans. Brit. Mycol. Soc. 59: 167-169.
Waters, H., R. D. Butler & D. Moore, 1975a: Structure of aerial and submerged sclerotia of *Coprinus lagopus.* - New Phytol. 74: 199-205.
Waters, H., D. Moore & R. D. Butler, 1975b: Morphogenesis of aerial sclerotia of *Coprinus lagopus.* - New Phytol. 74: 207-213.
Watling, R., 1963: Germination of Basidiospores and Production of Fructifications of Members of the Agaric Family Bolbitiaceae

using Herbarium Material. - Nature 197: 717-718.
– 1972: Notes on some British agarics: III - Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh 32: 127-133.
– 1974: Notes on some British agarics: IV - Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh 33: 325-331.
– 1978: How to identify mushrooms to the genus V: Cultural and developmental features. - Mad River Press. Inc. Eureka CA. USA.
– 1979: The morphology, variation and ecological significance of anamorphs in the Agaricales. - In: The whole fungus, vol. 2: 453-469. National Museums of Canada, Ottowa, and the Kananaskis Foundation.
– 1982: British Fungus Flora. Agarics and Boleti. 3: Bolbitiaceae. – Roy. Bot. Gard. Edinburgh.
Watling, R., & A. Chandra, 1983: Thick-walled basidia in Agarics. - Cryptog. Mycol. 4: 87-91.
Watling, R., & D. Largent, 1976: Macro- and microscopic analysis of the cortical zones of basidiocarps of selected agaric families. - Nova Hedwigia 28: 569-636.
Watling, R., & D. Moore, 1993: Moulding moulds into mushrooms: shape and form in the higher fungi. In: Shape and Form in Plants and Fungi. Academic Press, London.
Watling, R. & J. Sweeney, 1971: Observations on *Schizophyllum commune* Fr. - Sabouraudia 12: 214-226.
Weber, G. F., 1929: The occurrence of tuckahoes and *Poria cocos* in Florida. - Mycologia 21: 113-130.
Webster, J. & Ch.-Y. Chien, 1990: Ballistospore discharge. - Trans. Mycol. Soc. Japan 31: 301-315.
Webster, J., R. A. Davey & C. T. Ingold, 1984: Origin of the liquid in Buller's drop. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 83: 524-527.
Webster, J., R. A. Davey & J. C. R. Turner, 1989: Vapor as the source of water in Buller's drop.- Mycol. Res. 93: 297-302.
Weir, J. R., 1911: Untersuchungen über die Gattung *Coprinus*. - Flora N.F. 3: 263-320.
Weiss, A., 1885: Über gegliederte Milchsaftgefässe im Fruchtkörper von *Lactarius deliciosus*. - Sitzungsber. Math.-naturwiss. Classe kais. Akad. Wissen. 91(I): 166-202.
Wells, K., 1965: Ultrastructural features of developing and mature basidia and basidiospores of *Schizophyllum commune*. - Mycologia 57: 236-261.
– 1978: Light and electron microscopic studies of meiosis in the basidia of *Pholiota terrestris*. - Protoplasma 94: 83-108.
Weresub, L. K. & P. M. LeClair, 1971: On *Papulaspora* and bulbilliferous basidiomycetes *Burgoa* and *Minimedusa*. - Canad. J. Bot. 49: 2203-2213.
Werner, D., 1992: Symbiosis of Plants and Microbes. - Chapman & Hall, Ed., London.
Werner, F. C., 1972: Wortelemente lateinisch-griechischer Fachausdrücke in den biologischen Wissenschaften. - Suhrkamp Taschenbuch 64.
Wessels, J. G. H., 1965: Morphogenesis and biochemical progresses in *Schizophyllum commune* Fr. - Wentia 13: 1-113.
– 1978: The incompatibility system as a model for regulation of cell differentiation. In: M. N. Schwal & P. G. Miles (ed.): Genetics and Morphogenesis in the Basidiomycetes. Academic Press New York.
Wessels, J. G. H., D. R. Kreger, R. Marchant, B. A. Regensburger & O. M. H. de Vries, 1972: Chemical and morphological characterization of the hyphal wall surface of the basidiomycete *Schizophyllum commune*. - Biochim. Biophys. Acta 273: 346-358.
Wettstein, R. v., 1887: Zur Morphologie und Biologie der Cystiden. - Sitz. Ber. kais. Akad. Wiss. Wien 95: 10-21.
Wheeler, H. & D. Gantz, 1979: Extracellular sheaths on hyphae of two species of *Helminthosporium*. - Mycologia 71: 1127-1135.
Wheeler, W. M., 1907: The Fungus-growing Ants of North America. - Bull. Amer. Museum Natl. Hist. 23: 669-807.
Whelden, R. M., 1936: A comparative study of basidia and cystidia in *Peniophora livida*. - Amer. J. Bot. 23: 539-545.
Willdenow, K. L., 1810: Anleitung zum Selbststudium der Botanik. Ein Handbuch zu öffentlichen Vorlesungen. Zweite Aufl., Berlin.
Williams, C. N., 1959: Spore size in relation to culture conditions. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 42: 213-222.
Willis, J. H., 1967: A bibliography of

`Blackfellows Bread´, *Polyporus mylittae* Cooke & Massee. - Muelleria 1: 203-212.

Wittmann-Meixner, B., 1989: Polyploidie bei Pilzen. - Bibliotheca Mycologica Band 131, Cramer Berlin, Stuttgart.

Wolf, F. A., 1922: The fruiting stage of the tuckahoe, *Pachyma cocos*. - J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 38: 127-137.

Worrall, J. J., 1997: Somatic incompatibility in basidiomycetes. - Mycologia 89: 24-36.

Wu, S. H., 1990: Corticiaceae (Basidiomycetes), subfamilies Phleboideae, Phanerochaetoideae and Hyphodermoideae in Taiwan. - Acta Bot. Fenn. 142: 1-123.

Yamanaka, T. & N. Sagara, 1990: Development of basidia and basidiospores from slide-cultured mycelia in *Lyophyllum tylicolor* (Agaricales). - Mycol. Res. 94: 847-850.

Yang, X. B., J. P. Snow & G. T. Berggren, 1989: Morphogenesis of microsclerotia and sasakii-type sclerotia in *Rhizoctonia solani*, anastomosis group 1, intraspecific groups IA und IB. - Mycol. Res. 93: 429-434.

Yen, H. C. 1949 (1950): Contribution à l'étude de la sexualité et du mycélium des basidiomycètes saprophytes. - Ann. Univ. Lyon, Sci. Nat. 1949: 1-132.

Yoon, K. S. & D. J. McLaughlin, 1979: Formation of the hilar appendix in basidiospores of *Boletus rubinellus*. - Amer. J. Bot. 66: 870-873.

– 1986: Basidiosporogenesis in *Boletus rubinellus*. II. Late spore development. - Mycologia 78: 185-197.

Zak, B., 1969: Characterization and classification of mycorrhizae of Douglas fir. I. *Pseudotsuga menziesii* + *Poria terrestris* (blue- and orange-staining strains). - Canad. J. Bot. 47: 1833-1840.

– 1974: Ectendomycorrhiza of Pacific madrone *(Arbutus menziesii)*. - Trans. Brit. Mycol. Soc. 62: 202-204.

Zang, M., 1981: *Sinotermitomyces*, A new genus of Amanitaceae from Yunnan, China. - Mycotaxon 13: 171-174.

– 1992: Contribution to the study on the genus *Sinotermitomyces* from Asia. - Mycotaxon 44: 21-26.

Zang, M. & Bi Z., 1991: Edible fungus flora of China. - Edible fungi Res. Inst. Shanghai, Acad. Agricult. Sci.; China Forestry Publishing House.

Zeller, S. M., 1914: The development of the carpophores of *Ceriomyces Zelleri*. - Mycologia 6: 235-239.

VERZEICHNIS der GATTUNGSNAMEN

Index of generic names

* mit Abbildungen / with illustrations

Der Gebrauch eines Namens bedeutet nicht eine taxonomische Stellungnahme durch den Autor

The use of a name does not imply a taxonomic judgement by the author

Hymenomycetes

Abortiporus 16* 17* 319 320*
Acanthobasidium 393 402*
Agaricus 23 26 54 55* 168 170-172* 354 357 379* 380 383 385 393 432 446 447* 475* 488 489 500 501* 595 633 634* 648* 649 658 660* 713* 715 716 717 720* 763 803 859 860 861* 862-872* 873 889
Agrocybe 6 115 268-270* 334 338* 383 392 422 432 446 447* 478 479* 555 687 688* 691
Albatrellus 438 608 647
Aleurodiscus 115 284 402* 407 409* 451 461* 515 522 572* 573* 620 742
Alnicola 443 486
Amanita 11 57* 58 67 73 88 89-93* 96 97 106 129* 188 189 204 205 215 370* 374 437* 497 499 521 595 613 629* 631 632 649 664-666* 670 686 690 713* 715 716 717* 718 722 768 861* 862 874-879*
Amauroderma 44
Amparoina 534 710 712*
Amphinema 188 202* 203 204* 215 402 438 569 570* 731 732* 735
Amylobasidium 401
Amylocystis 48
Amylostereum 42 115 156* 157* 544* 627* 727
Antrodia 42 43 296* 609
Aphelaria 624
Armillaria 10 93 96 115 120 158 159* 165* 166* 168 179 180-185* 189 212-214* 215 368 399 400* 434 466* 587* 595 631 633* 690 716
Arthrosporella 303 308
Asterodon 549 609
Asterostroma 155 159 515 549* 609
Athelia 13* 18* 19 36* 161 224-226* 369* 383 609 623* 895-896*
Atheliopsis 397*
Attamyces 162-163* 165
Auriculariopsis 437 742
Auriporia 551*
Auriscalpium 42 76 82* 93 97 145 155 374 525

Baeospora 59 333 335 407 515 538 552-554* 556 608
Bertrandia 73
Bjerkandera 43 115 293 294* 436 608 722 724
Bolbitius 115 428 630 631 636* 637 768
Boletellus 381* 432 434 435 448* 449* 778 779*
Boletinellus 191 215 282
Boletinus 91-93 96 97 189 201 215 787 789 790* 798
Boletochaete 67 526
Boletopsis 394 462*
Boletus 10 89 90 189 215 381* 598 661* 686* 713* 715
Bondarzewia 78 335 451 452* 647
Botrydina 894 895 902 903 904 906* 907 908* 909*
Botryobasidium 53* 311 327-329* 335 340-342* 386* 439 609 622* 623* 624
Botryohypochnus 335 345* 409*
Bulbillomyces 219 220-221*
Byssocorticium 36*
Byssomerulius 893 900
Byssoporia 215

Calocybe 214 215 389* 390 391* 407 456* 690
Camarophyllopsis 806 807-809*
Camarophyllus 653 714*
Candelabrochaete 399
Cantharellula 648 653
Cantharellus 125* 215 373 386 428 647* 648 683* 713* 715 724 752 753-755* 771

Catathelasma 215 661
Ceraceomyces 624*
Ceratellopsis 739
Ceratobasidium 160 211 215 623*
Ceriporia 648
Ceriporiopsis 326
Cerrena 115
Chaetocalathus 408
Chaetoporellus 146 147*
Chaetotyphula 739
Chalciporus 10 215 489 491*
Cheimonophyllum 647
Chlorophyllum 669
Chondrostereum 93 97 145 540* 727
Chromocyphella 435 593
Chroogomphus 10 87* 89 91 96 106 215
Chrysomphalina 656 657*
Cinereomyces 42 43 559
Clavaria 34* 208 209 214 215 388 399 400* 428 594 598 602
Clavariadelphus 90-93 96 109 594 740* 741
Clavicorona 365* 366 451 594
Clavulicium 387* 600
Clavulina 89-93 96 383 388 393 399 400* 408 409* 594
Clavulinopsis 388 894 902-903*
Climacocystis 550*
Climacodon 145
Clitocybe 89-93 96 97 105 115 136 167* 374 409* 428 437 439 521 676* 677 678* 679 771 772* 799* 800-802
Clitocybula 437 608 658
Clitopilus 431 441 610
Collybia 18* 89-93 96 107 115 134* 164 214 215 218 261-265* 295 303 304* 373 632 658 677 678* 679 680* 693 695*
Coltricia 215 608
Columnocystis 436 515 571*
Confertobasidium 629*
Coniophora 10 35* 37 118* 393 409* 438 727
Conocybe 6 297 301* 405 488 500 506 630 633 859 861* 862 880 881 886-887* 889*
Coprinus 5* 18* 20 24* 25 26* 32 34* 36* 89-93 96 97 115 117* 120-123* 125 126-127* 128 130 131* 133* 136* 137* 140* 145* 178* 179* 218 219 222 254-261* 273-276* 295 298* 299 302* 303* 333 353 364* 365 366 372 374 378 379 381 409* 416* 418 421* 469-471* 475* 476* 479-482* 489* 490-491* 494* 496* 500 502 503* 506 508 510 515 516 563-565* 566 584 588 630 637 638-641* 692 695* 703 706 716 722 768 799 845-857* 860 880 881 884-885* 889
Cora = Dictyonema
Corella = Dictyonema
Coriscium 894 905* 907 910* 911*
Corticium 64 211 224 299? 336 347 348 395 399 592
Cortinarius 86 88* 91-93 96-97 106 108 189 196* 197-198 204-205 215 402 403* 409* 421* 430 443* 468 472 473 475* 486* 487 492* 602 633 658 660* 691 692 802 819-822* 859 880* 881-883*
Craterellus 215 383 602 626* 648 752 756*
Creolophus 647
Crepidotus 148 151 152* 429 435 455* 633 652* 653 714* 715
Crinipellis 294 365 372 408
Cristinia 390
Crustoderma 736*
Cyclomyces 646*
Cymatellopsis 515 562*
Cyphella 593
Cystoderma 294 540* 612 658 816-818*
Cystolepiota 374 612 687*
Cytidia 621 742

Dacryobasidium 390
Dacryobolus 65 97 559 581 582*
Daedalea 43 295* 374 550 551* 559
Daedaleopsis 41* 42
Datronia 42 43 437 596*
Delicatula 858*
Dendropolyporus 232 244-246*
Dendrothele 115 117
Dermocybe 197 204 443 692
Descolea 204 215
Dichonema = Dictyonema
Dichostereum 289 329 330* 335 347-348*
Dictyonema 892 893 896-900*
Dimorphocystis 46* 545* 740
Diplomitoporus 43

Duportella 727

Echinochaete 548* 614*
Echinodontium 156*
Echinoporia 303 308*
Entoloma 70 83 215 374 381 383 391* 392 409* 411-414* 415 431 441 442* 596* 632 658 682* 688* 690 691
Epithele 580*

Faerberia 540 653
Favolaschia 67 101 212 215
Fayodia 383 435 445* 446 511 515 526 530-532* 586
Fistulina 62* 69 78 80* 90 101 310 322 323-324* 438 587 594 597 647
Fistulinella 522 523*
Flagelloscypha 352* 742 743* 745
Flammulina 292* 293* 294 295 374 401 500* 632
Floccularia 642
Fomes 214 215
Fomitopsis 37 43 52 335 437 438 594 597 609

Galerina 115 432* 435 443-445* 468* 470* 472 473* 478* 486 540 550* 658 691
Galzinia 115 336-337* 393 395 398 399 409*
Ganoderma 44 45* 52 232 251-252* 311 409* 446* 687 689*
Gelatoporia 614*
Geopetalum = Faerberia
Gerronema 656* 907 910*
Gloeocantharellus 67 68* 104 511 515 526 530 531* 584 648
Gloeocystidiellum 93 97 155 387* 462* 514 567* 568 736*
Gloeocystidium 65 148
Gloeodontia 525
Gloeophyllum 37 42 159 160* 436 437 500 594 609 722
Gloeoporus 407
Gomphidius 10 91-93 96 97 107 215 510 642 661
Gomphus 84* 215
Grandinia 348* 349* 407 596*
Gymnopilus 91 92 95* 96 106 168 169* 409* 435 658
Gyrodon 215 282
Gyrolophium = Dictyonema
Gyroporus 215 465* 798

Haasiella 656
Hapalopilus 115 608
Haploporus 464*
Hebeloma 201 202* 204 215 218 282 416 417* 422 435 443 468 477* 478 486 487* 499 714 799
Hemimycena 383 409* 499
Henningsomyces 436 593
Hericium 93 155 158* 593
Heterobasidion 41 43 115 334 335 343* 344* 462*
Hexagona 582*
Hiatulopsis 411
Hohenbuehelia 35* 152-153* 154 512 530 546* 586 658
Hormomitaria 538 585 737 738*
Hydnellum 204 215 388 463*
Hydnum 32 388 499 713* 715
Hydropus 55 73 74* 75 436* 493 555-556* 568 608 771 773 775*
Hygrocybe 55 73 91 92 93 383 422-424* 568 632 642 658* 690 771 773 774*
Hygrophoropsis 218 270-273* 438* 648 690
Hygrophorus 89-92 96-97 215 373 499 595 661* 683* 784 785* 787 792* 793* 798
Hymenochaete 64 115 117 144 156-157* 215 399 508 515 547 549* 559 578* 600 609
Hyphoderma 53* 97 115 116 146 147-151* 335 346* 347 409* 436 514 545* 597 726*
Hyphodermella 581*
Hyphodontia 18 145 146 155* 219 335 352* 361* 438 515 538-539* 569 570* 581*
Hyphodontiella 624*
Hypholoma 89-93 96 97 105 108 265-267* 297 299 300* 374 418* 419 420 478 500 501* 510 515 516 517-522* 595 633 658 691 822-826*
Hypochnicium 36* 399 400* 409* 569* 624*
Hypsizygus 390 391* 441 442* 658 691

Inocybe 73 86 89-93 95* 96* 97 107 188 214 215 218 282 403 409* 420 421* 439 506 511 512 515 540 541 542 543* 561 586 630 633 658 677 691 692 802 859 880* 881 883

Inonotus 18 438
Intextomyces 617 618* 726
Irpex 295* 722
Ischnoderma 42 436

Jaapia 401* 408 409*

Kavinia 394 600
Kuehneromyces 439 440* 475* 633 691 837-838*

Laccaria 189 196* 204 205 215 383 384* 434 435 453* 454* 658 714 806*
Lachnocladium 622 626*
Lactarius 11 56* 61 62 63* 67 69 70 73 76 77-81* 89-93 94* 97 99 100 101 188 189 196* 204 215 376* 378* 392 434 435 450* 451* 510 515 608 632 653 676* 690 692 907
Lactocollybia 67 73 74* 75 531 608
Laeticorticium 394* 399 574* 593 619* 719*
Laetiporus 37 44* 52 111* 318-319* 594 607 615*
Lampteromyces 10
Laricifomes 609
Laudatea = Dictyonema
Laurilia 335 348-349*
Laxitextum 36* 93 155 158* 522 727
Leccinum 10 115 204 215 372 374 690
Lentaria 608 893 904* 910
Lentinellus 70 75 76 83* 85* 89 90 93 94* 96 97 102 155 157* 509 510 515 629* 647 660*
Lentinula 112* 372 715
Lentinus 37 49* 51 54* 84* 231 232-234* 329 330* 331* 372 499 580* 610 647
Lentodium = Lentinus (329)
Lenzites 43* 295 297* 299 594
Lepidomyces 409*
Lepidostroma 894 905* 906*
Lepiota 373 439 499 658 690 793 838-845*
Lepista 140 141* 203* 214 215 373 409* 457* 595 596 632 658 691
Leptoglossum 648 906
Leptosporomyces 350*
Leucoagaricus 50* 91-93 95* 96 97 162 164 165 485* 669 670 671*
Leucocoprinus 58* 165 277-280* 374 473 474* 485* 630 631 637* 669 670* 691
Leucocortinarius 438*
Leucogyrophana 10 37 218 222 226-228* 380* 381 397* 407 593 596*
Leucopaxillus 409* 435 451 642 658
Licrostroma 323 324-326*
Lignosus 49* 232 233 238 239*
Limacella 214 215 294 424*
Limonomyces 394* 395
Linderomyces = Gloeocantharellus
Lindtneria 390 394 409*
Litschauerella 559 560* 577* 735* 737
Lopharia 115 157* 514 571* 727 730
Lyophyllum 160 198 214 215 373 374 388-391* 409* 431 432* 435 437 439 441 442* 458* 492* 493 499 587 658 659* 673 675* 679 680* 691 692 720* 722

Macrocystidia 92
Macrohyporia 235
Macrolepiota 112* 407 409* 438 473 474* 483* 484* 630 633 669 670 671*
Macrotyphula 335 349*
Marasmiellus 437 562 907
Marasmius 167-168* 214 215 373 419* 420 515 534 547 548* 584 610 614 632 653* 771 776 777* 813-816*
Megacollybia 55* 73 89 90 91 92 93 96 97 168 173-174* 437 608 690
Megalocystidium 78 93 115 387* 596*
Melanoleuca 392 451 461 473 540* 658
Melanomphalia 435
Melzericium 394
Meripilus 232 250*
Merismodes 593 742 744-747*
Merulicium 43
Meruliopsis 115
Merulius 115 493
Metraria 435
Micromphale 59 60* 167* 614
Microporellus 551*
Microporus 752 756-759*
Monosporonella 380* 399
Mucronella 737 738*
Multiclavula 386* 395 894 904*
Mutatoderma 346
Mycelithe 231 232 247 248
Mycena 5-6* 26* 32* 60* 77* 78

80* 87* 90-93 96 97 107 354 383 493 499 510 534 552 562 568* 588 614* 632 658 663* 675* 677* 690 707 710 712* 771 772-773* 778 779 781* 782 798
Mycoacia 115 593
Mycostigma 588
Mylitta 231 232 240-243* 244
Myxomphalia 614

Naucoria 58* 215 486* 487
Nyctalis 284 289 309* 311-315* 391* 438*

Odontia 493
Odonticium 400* 401
Oligoporus = Postia
Oliveonia 215 559 731 732*
Omphalina 421* 499 653* 691 892 894 905 906 907 910*
Omphalotus 10 648 654
Osmoporus 42 436
Oudemansiella (incl. Xerula) 26 88* 95* 96 97 354 374 399 400* 407 410 438* 467* 495* 504* 515 547 632 658 687 690 692 693-694* 697 793-797*
Oxyporus 399* 438 588

Pachykytospora 41 43 464*
Pachyma 48* 49 51 231 232 233-239* 559
Panaeolus 86 91 92 93 96 106 282 297 301* 379 417-419* 422 475* 500 507 510 515 520 522 584 630 633 634* 635* 687* 691 880 881 888* 889*
Panellus 165* 499 500* 614 647 658 766 782* 783 800
Panus 231 232 234 252 253* 372 505* 610 647 653 759 787 791* 792*
Paullicorticium 335 387
Paxillus 10 109 110* 188 200* 204 215 218 280 281* 374 530 661 662* 692
Pellicularia 224 340
Peniophora 48* 93 97 115 144 155 156* 157* 159 161* 219 387* 393 394 401* 439 508 515 525* 533* 544* 725* 726
Perenniporia 41 43 438 689*
Phaeocollybia 86*
Phaeogalera 379 432 446 447*
Phaeolepiota 459* 658
Phaeomarasmius 383 438*
Phanerochaete 37 38* 161 326 328* 400* 401 403* 515 545* 558* 569 570* 900
Phellinus 18 37 42 82* 119* 120 145 219 436 438 559 587 609
Phlebia 53* 59* 115 143* 155 285 291 294* 394 403* 407 437 493 648
Phlebiella 396*
Phlebiopsis 545*
Pholiota 6 8* 9* 34 67 90-92 96 108 115 145* 146* 289 293 294 299 334 366 374 407 409* 432* 475* 477* 478 510 516 519* 522 552 614 633 658 692 834-837*
Phylloporia 18
Phylloporus 215
Phyllotopsis 647
Physalacria 538 585
Phytoconis 656* 907 908-911*
Piloderma 188 215
Piptoporus 43 594 607 759
Pistillaria 388 740
Pistillina 740
Pleurotus 46* 136 153* 154* 164 234 284 297* 303 305-307* 372 373 416* 608 647 654*
Plicatura 34*
Pluteus 57* 58 89-93 96 97 353 392 497* 515 540 546 547* 632 642* 667* 668* 670 682 690 787*
Polyporus 6 43 121 124* 125 232 238 240-244* 247-249* 250 291* 320 436 493 500* 580* 598 607 647 655*
Polystictus 40* 41 42* 51* 646*
Poria 37* 144 399 437 646*
Porphyrellus 10 215 432 435 448* 449 522 523*
Porpoloma 215 658
Postia 315 316-317* 320 322 407
Psathyrella 282 300* 377* 378 401 409* 422 435 439 441* 475* 506 540 595 633
Pseudocraterellus 615* 906*
Pseudotomentella 409*
Pseudoxenasma 401*
Psilocybe 136 300* 405 406 428 502 633 721* 822 827-834*
Pterula 594 598 602 739*
Pulcherricium 115

Pulveroboletus 10
Punctularia 322
Pycnoporellus 311 326-327*
Pycnoporus 37 42
Pyrrhoglossum 443 444*

Radulomyces 397* 493
Ramaria 105 335 388 594 602
Ramaricium 394 600
Repetobasidiellum 398
Repetobasidium 393 398* 735*
Resinicium 115 155 156* 335 348* 349* 515 536* 537* 538* 895 900 901*
Resupinatus 154 155*
Rhipidonema = Dicytonema
Rhodocybe 390 376* 392 431
Rhodophyllus = Entoloma
Rhodotus 331 332* 460* 653
Rickenella 374 658
Rigidoporus 549 551*
Ripartites 115 116 799 801*
Rozites 215 443 444* 715
Russula 11 56* 61 67 71 79 89-93 94* 96 97 102-104 188 198 201 204 215 354 374 392 409* 411 430 432* 434 435 450* 451* 510 515 526 527-529* 585 595 632 633* 642 643* 653 654* 690 783 784* 800

Sarcodon 89 90 91 92 97 109 204 215 388 463* 500 501* 713*
Sarcodontia 438
Schizophyllum 6 115 116 120 121 125 136 138-139* 140 142* 334 366 428 499 500 647 747-752*
Schizopora 42 145 436
Scopuloides 115 578 579* 734*
Scytinostroma 515 576*
Scytinostromella 42 522 525*
Semiomphalina 906*
Serpula 12 27 37 40 42 112* 144 168 174-178* 438 648
Simocybe 683* 691
Sinotermitomyces 162 696* 697
Sistotrema 121 125 161 212 215 219* 220 335 338 339* 350 351* 386* 393 394* 401* 892 895 902*
Sistotremella 386* 394*
Skeletocutis 42 43 407 409* 540*
Sphaerobasidium 587 617*
Spongipellis 145 493
Squamanita 658
Steccherinum 581 582* 609
Sterellum = Peniophora
Stereum 64 78 81 90 101 115 144 156* 157* 348 373* 437 493 514 515 534 535* 571 573* 593 597 627* 673 681* 722 727 728* 729*
Stigmatolemma 154*
Strobilomyces 10 215 434 435 449 662*
Strobilurus 115 116 117 119 506 550* 658
Stromatoscypha 436*
Stropharia 90-93 96 97 108 297 301* 354 371* 422 428 478* 500 510 516 521 534 633 634* 654 691 710 711* 712* 822
Subulicystidium 392 399 403* 409* 515 560* 561*
Suillus 6 10 59 128 129* 189 215 366 405 500* 503 595 602 662* 785 786* 787 788* 789 798

Termitomyces 162 163* 164* 390 391* 697*
Thanatephorus 6* 7* 64 211 215 222 223*
Thelephora 73 92 93 96 97 188 204 215
Tomentella 46* 47* 204 205 215 345 388 403*
Tomentellastrum 409*
Trametes 15* 20* 25 27* 29* 37 42 43* 45 121 125 135 140 214 215 296* 297* 299 436 493 609 684* 722
Trechispora 159 161* 338 339* 387* 407 409*
Trichaptum 18 550* 722
Tricholoma 32 86 87* 91-93 96 106 125* 129* 204 215 354 374* 499 500* 658 690 691 803 806 810 811*
Tricholomopsis 89 90 92 96 97 105 106 374 499 658 682 690 799 800*
Trogia 608 613*
Tubaria 435 439* 493 691 812-813*
Tubulicium 409* 559 560* 577
Tubulicrinis 400* 401 506 515 559* 577* 625*
Tulasnella 211 215 404*
Tylopilus 10 215 390 424* 522 523*

Tylospora 204 215 409*
Typhula 6 140 218 229-231* 333-335* 339* 349* 388 594 612 613* 740 741*
Tyromyces 144 320 322

Vararia 115 155 348 515 522 586 593 609
Volvariella 58 331 332* 557* 667 670 859* 861* 862 872-874*
Vuilleminia 115 374 407 408 409* 436* 515 593 620*

Wainiocora = Dictyonema
Wolfiporia 48* 49 232 233 235-238* 559
Wrightoporia 83* 567* 609

Xenasma 158* 159 161* 396* 397* 617 618* 733*
Xenasmatella 393
Xenosperma 396* 409*
Xerocomus 10 189 193* 205 206* 207* 215 374 449 661* 676* 685* 686* 780* 783 806 809 810
Xeromphalina 165* 186* 608 658
Xerula = Oudemansiella
Xylobolus 37* 402* 514 515 534 535* 730* 735

Anamorphe Hymenomycetes

Aegerita 220* 221*
Allescheriella 327 328* 329 334
Antromycopsis 303 305*
Asterophora 311-315*
Ceriomyces 318 319
Chrysosporium 327
Confistulina 322 323* 324*
Echinodia 308*
Fibrillaria 319
Haplotrichum 335 340-342*
Ingoldiella 350 351*
Michenera 324-326*
Nematoctonus 152
Nothoclavulina 308
Ptychogaster 308 315 316-321* 322 326
Rhacophyllus 219 698-706*
Sclerotium 218
Spiniger 343* 344* 346-348*
Sporotrichum 318 326 327* 328*
Stilbum 706-710*
Taeniospora 350*

Andere Pilze - Other fungi

Acervulopsora 356*
Acremonium 352
Aleurisma 310
Ambivina 587 600 601* 622
Calvatia 27 356*
Claviceps 218
Cordyceps 594
Epulorhiza 211
Gastrosuillus 602
Geotrichum 285
Hydnangium 453 454
Itersonilia 356* 497
Myxarium 361*
Oidium 285
Orcheomyces 211
Podohydnangium 453 454
Pseudohydnum 358
Rhizoctonia 209* 210* 211 218 222 223
Sclerotinia 218
Sebacina 212
Sphaerobolus 356*
Sporobolomyces 356*
Tetragoniomyces 356* 357
Thaxterogaster 602
Tilletaria 356*
Tremella 361*
Tremellodendropsis 361*
Verticillium 352
Waitea 408
Xylaria 594

Bacteria & Cyanobacteria

Anabaena 714* 715
Azospirillum 714
Bacillus 715
Chroococcus 893 899* 900
Pseudomonas 713 715
Scytonema 893 899* 900*
Xanthomonas 715

Spermatophyta

Abies 199 215
Alnus 204 215
Andromeda 208 215
Arbutus 205 215
Arctostaphylos 205 215
Betula 200 215
Bletilla 211
Brachystegia 194
Broussonetia 305

Calluna 215
Carpinus 192 215
Castanea 215
Casuarina 212
Ceratorhiza 210 211
Corallorhiza 209
Corylus 196 215
Dactylorhiza 211
Dryas 204 215
Erica 215
Eucalyptus 193 195 204 212 215 249
Fagus 192 196 201 204 215
Galeola 212-214
Goodyera 209 211
Juglans 215
Larix 201 215
Malus 215
Melaleuca 212
Monotropa 205-207 215
Neottia 211
Odontoglossum 210
Osmunda 781
Picea 196 197 199 204 215
Pinus 191 199 202-205 215
Platanthera 209 212
Populus 201-204 215
Prunus 215
Pseudotsuga 198 215
Pyrus 215
Quercus 204 215
Rhododendron 215
Salix 215
Tilia 193 215
Typha 580
Vaccinium 209 215

Algen / Algae

Chlorella 895 902
Coccomyxa 900 901* 903 904* 905 909* 910 911*
Protococcus 895

SACHVERZEICHNIS

Der Gebrauch einer Bezeichnung bedeutet nicht automatisch deren Anerkennung durch den Autor

Ablemate Exocarpie 761
Acanthobasidien 402
Acanthocystiden 515, 534
Acanthocyten 710-712
Acanthohyphidien 509, 515, 572, 573
Acanthophysen 584
Acutocystiden 534, 584
Aegerita-Typ, Bulbillen 220-222
aequihymeniifer, Lamellen 631, 632
Aeroplect 615
Agaricus-Typ, Hymenophor-Entwicklung 644, 648
Akrophysaliden 57, 670, 671
Aldehyd-Schwefelsäure 92
Alethocystiden 515, 534-566
Aleurien 286, 288
aleurodiscoid, Basidiom 722
algenparasitische Pilze 895-896, 902
Allocysten 144-146
Amanita-Typ, Hymenophor-Entwicklung 645, 649
Ambitocystiden 584
Amphiblem 765, 781, 791, 804
Amphikleistoblem 765, 791, 804
amphimitisch, Geflecht 607, 608
Amphithallie 6
Anaphase I 368
anisoprimordial, Entwicklung 768
anisotrop, Verteilung, Basidien 630, 632
Annellokonidien 286, 349
apertopileate Exocarpie 764, 769, 770, 771-778, 781
Apikalporus der Hyphe 23
Apikularmark 426
Apikulus 409, 488-493
Apokybium 698, 707-709
Apophyse 363, 364, 374-378, 411
arbutoid, Mykorrhiza 205
Archiblem 770, 804, 814, 824, 825, 858
archiblemat, Endocarpie 769, 802, 804, 805-810
Armillaria-Typ, Hymenium 631
Arthrokonidien 133, 283, 286, 288-290, 291-308
Arthrokonidiome 303-308
asterodimitisch, Geflecht 609
Asteroseten 549
asterotrimitisch, Geflecht 609
Astrocystiden 515, 534
Auflösung, Kern 135, 140, 141
Auxohymenium 616, 624-627

Bakterien, in Basidiomen 713-715
Ballistosporen 355-357
Basidien 3, 158-161, 353, 362-404, 630
Basidiolen 631, 632
Basidiolichenen 891-911
Basidiom 3, 158, 161, 587-715, 587, 716-890
Basidiomentwicklung 716-892
Basidiomtypen 590, 591-595
Basidiomversteifung 597
Basidiosporen 3, 353, 355, 405-502
Baumwollblau 96
bidirektionell, Hymenophoraltrama 650, 656
bilateral, Hymenophoraltrama 651, 664-666
Bindehyphen 43-45
Bivelangiocarpie 760, 804, 805, 860
Blastokonidien 283, 286, 288, 289, 333-349
Blastokysten 286, 288, 331-332
Bolbitius-Typ, Hymenium 631, 636
Breite, Spore 410
Bromatien 162
Bulbangiocarpie 760, 859
Bulbillen 217-221
Bulbillose, Lamellen 699
Bulbipellis 672
Bulboblem 763, 861, 872, 876, 877, 878
Bulbus 722, 843, 880
Bullerphänomen 135-139
Bullers Tropfen 357, 488-491
Burgoa-Typ, Bulbillen 219

Cantharelloid, Basidiom 723, 752-756
Cantharellus-Typ, Hym.Entw. 644, 647
Carcithium 111
Carpogenese 590, 716-890
Catahymenium 572, 616, 619-622
Cauloblem 765, 785, 790, 792-797, 804, 820, 858
Caulocystiden 508, 583
Caulokleistoblem 765, 781, 804, 820
Cheilocystiden 508, 583, 584
Cherocyten 710, 712
Chiastobasidien 386
Chiastocystiden 584
Chitin 14
Chitosom 19, 20, 23
Chlamydosporen 283, 284, 286, 288-290, 309-332
Chlorzinkjod 89
Chromatin 19, 27

Chromosomen 30
Chrysobasidien 402
Chrysocystiden 510, 515, 516-523
Chrysovascula 61
claustropileat, Entwicklung 764, 769, 770, 778, 781
claustropileate Exocarpie 778-786
clavarioid, Basidiom 592, 594, 723, 739-741
Clavicutis 673, 674, 679
Coelosphaeriten 532
Colloplect 613
Coprinus-Typ, Hymenium 631, 638-641
Coriotunica 430, 443
Corium 430, 443
Cortex 672-675, 762, 763, 769, 770, 798, 799, 827, 845, 882
Corticalgeflecht 605, 672-689
corticioid, Basidiom 591, 592
Cortina 810, 812, 823, 882
Coscinocystiden 511, 530, 584
Coscinoiden 61
Crusto- 672, 674, 689
Cutis 672, 688
Cyanobakterien in Basidiolichenen 896, 898-900
cyphelloid, Basidiom 592, 593, 722, 742-751
Cystesien 564, 565
Cystiden 155-158, 503-586, 515, 516-566
Cystiden, Tabelle 515
Cystidiolen 509, 584

Dendrocystiden 583
Dendrohyphidien 509, 515, 573-574
Dendrophysen 585
Depression, supra-apikulare 410
Derm 672, 681
Dermatocystiden 508, 583
Deuterocystiden 514, 515, 516-533
Deuteroplasma 68, 70-71
Diakinese 368
dichodimitisch, Geflecht 609
Dichofasern 515, 575
Dichohyphidien 509, 515, 575
Dichophysen 585
Dicke, Spore 410
Digitocysten 152, 155
Dimension, frakt. 128
dimidiat, Basidiom 592, 594
dimitisch, Geflecht 607
dimorph, Basidien 632, 636-641
diploid, Mycel 120
diplomorph 71
Diplotän 368
Dissepimente 616
divergierend, Hymenophoraltrama 651, 661, 662
Doliporus 13-18
Drepanocysten 146-147
Duplikationszyklus 124
Dynamik, Mycel 120

Echinocystiden 583
einfache Endocarpie 761
Eisenchlorid 90
Ektendomykorrhiza 190, 204-207
Ektoblem 861, 870, 871, 884, 887, 888
Ektomykorrhiza 190, 192-204
Ektosporium 426, 427
Endocarpie 722, 761-763, 769, 802-859
Endocystiden 508, 578
endogene Nodulocarpie 761, 763, 769, 861-889
Endogenisation, Primoridum 761, 770
endohymenigene Exocarpie 770, 798-801
endomatrikal, Entwicklung 762, 802
Endomykorrhiza 190
Endosporium 426-428
Entoloma-Sporen 411-415
Entwicklung, Fruchtkörper 716-890
Entwicklung, Matrix 849
Entwicklung, Mykorrhiza 198
Entwicklung, Nodulus 828, 847-849, 862-864
Entwicklungszyklus 2, 4, 8, 9
Epidermoid 229, 230
epidermoide Cutis 673, 674, 679, 680
epiparietal, Pigment 690, 691
Episporium 426-428
Epitunica 431-433
ER 19, 20
ericoid, Mykorrhiza 208
Euhymenium 616
Eusporium 430
Exkretion 552
exocarp, Entwicklung 722, 762
Exocarpie 761, 763, 769, 771-801
exohymenigen, Entwicklung 770, 798
Exosporium 426, 427

Faserhyphen 40-43, 144
Fayods Tropfen 357, 488-491
Filasom 19, 25
fistulinoid, Basidiom 722
Flechten 891-911
Form, Basidiosporen 406, 408-424
fraktale Dimension 128
Fruchtkörper 588
Fusion, Hyphen 130-142

Gelifere Hyphen 39, 59-60
Geopodien 692
Geotropismus 591, 592, 723

Geschichtliches:
Hyphen 11
Sekrethyphen 61
Sklerotien 218
Mitosporen 283
Basidien 353
Basidiosporen 353
Cystiden 503
Basidiom 588
Carpogenese 716
Lichenisation 892
Gestalt, Basidiosporen 406, 408-424
Gigastyp, Grana 390
glockenförmig, Basidiom 592, 593
Gloeocystiden 509, 511, 515, 524-533
gloeodimitisch, Geflecht 608
Gloeopleren 72, 76, 82-85, 101-105
Gloeosphexen 152-153
gloeotrimitisch, Geflecht 608, 609
Gloeovascula 61
Glykogen 846, 849, 852
Goldchlorid 90
Golgi 19, 375
Gongylidien 162
Granulation, siderophile 388-392
Grösse, Basidiosporen 406-408
Grünalgen in Basidiolichenen 901, 903-911
Grundgeflecht 605, 610-615
Gymnangiocarpie 760, 860
Gymnocarpie 760

Halocystiden 515, 536
Haploseten 549
Hartigsches Netz 193-198
Hemichiastobasidien 387
Heterocystiden 515, 566, 567-568
heterocytisch 119
heteromer, Struktur 722
heteromorph 70
Heteropleren 72, 75-85
heterotrop, Sporen 409
Hilum 409, 494
Höhlentyp, Sporenwand 443
holocoenocytisch 117
hologene Nodulocarpie 761, 763, 769, 862, 889-890
holomonomitisch, Geflecht 607, 608
homomer, Struktur 722
Hüllgeflecht 605
hutförmig, Basidiom 592, 595
Hutrand 595, 764, 868, 875
hydromorph 70
Hydropleren 72, 73-75
Hymenialcystiden 510
hymeniales Metablem 766, 783
Hymenialgeflecht 605
Hymenialhöhle = prähymeniale Höhle
Hymenialpalisade = Palisade, prähymeniale
Hymenialphysaliden 630-632, 636-641
Hymeniderm 673, 674, 687-689
Hymenium 1, 615-671
Hymenocarpie 760
Hymenocystiden 585
Hymenolichenes 892
Hymenophor 590
Hymenophoraltrama 615, 644-671
Hymenopileocarpie 760
Hymenopodium 615, 642-643
hymenoprimordial, Entwickl. 768, 769
Hyphen 2
Hyphen-Enden, freie 287, 350-351
Hyphenbündel 577, 580-582
Hyphenfusion 6, 7, 130-142
Hyphenscheiden 37-38
Hyphenstränge 166-186
Hyphenwand 13, 14
Hyphidien 503, 509, 514, 515, 572-576, 730
Hyphidienhymenium 572
Hyphocystiden 511, 585
Hypocystiden 585
Hypovelangiocarpie 760, 805

Inaequihymeniifer, Lamellen 631, 632
Inkompatibilität, somatische 216
inkrustierend, Pigment 690, 691
Inocybe-Typ, Hymenium 631, 632
Interaktionslinien 216
interhyphig, Pigment 690, 691
Interstratum 433, 434, 450
intraparietal, Pigment 690, 691
intraplasmatisch, Pigment 690, 691
intravakuolär, Pigment 690, 691
invers, Hymenophoraltrama 651, 667-668
irregulär, Hymenophoraltrama 650, 652-655
Isocarpie 760
isomorph 70
isotrop, Verteilung Basidien 630, 632
Ixo- 672, 674, 677, 678, 683
Ixoplect 613

Kaliumhydroxid 90
Kaliumpermanganat 91
Kallus, Spore 475, 476
kalyptrate Sporen 468
Kandelaber, Basidien 623, 629
Karyogamie 8, 9, 366, 367
Karyolyse 135, 140, 141
Keimblase 301, 499, 501, 502
Keimporus 428, 475-485
Keimung, Sklerotien 259, 261
Keimung, Sporen 5, 498-502
Kern 19, 27-32, 132, 135, 136, 138-142
Kernaustausch 132-142
Kernhülle 19, 27
Kernrotation 30

Kernteilung, dritte 372-374
Keulenbasidien 392, 393
Kleistoblem 761, 765
kleistoblemate Endocarpie 761, 770
kleistoblemate Exocarpie 761, 769, 770, 786
Knollensklerotien 254
Konidien 8, 9, 283
Konioderm 673, 674, 686, 687
konjunktive Hyphen = Bindehyphen
konsolenförmig, Basidiom 592, 594
Kontaktschnallen 197
Koremium 304-307
Körnersklerotien 254
Kortikalgefechte = Corticalgeflechte
Kresylblau 93
Kristalle, Hyphen 25, 26
Krusten 165, 166
krustenförmig, Basidiom 591, 592
Kryptotyp, Grana 392
Kultur 113
Kutikula 229
Kutikulare Zellen 165
Kutis 229

Lacteocystiden 585
laevihymenial 766, 767, 813
Lagenocysten 155
Lagenocystiden 515, 538
Lamprocystiden 510, 515, 540, 585
Latex 77
Laticiferen 61, 72, 76, 77-82, 99-101
Lemmablem 803, 804, 812, 813, 827, 830, 831, 832, 834, 835, 837, 839, 852, 856, 857
Leptocystiden 510, 511, 515, 552-558
Leptohymenium 616, 627-671
Leucocoprinus-Typ, Hymenium 631, 637
Lianenhyphen 577
Lichenisation 891-911
lichenisierte Blätterpilze 907-911
lichenisierte cantharelloide Pilze 906
lichenisierte Keulenpilze 902-906
lichenisierte Krustenpilze 895-902
ligative Hyphen = Bindehyphen
Lipsanenchym 802
Lipsanoblem 802, 804, 823, 824, 825, 834, 843, 845, 856, 857
Lipsanoplect 802
Löchertyp, Sporenwand 446
Luftrhizomorphen 167
Lyocystiden 515, 559-560
Lysomeren 698-706

Macrocystiden 510, 526-530, 585
Macroseten 547
Makrotyp, Grana 390
Malocysten 146-147
Mantel 193
Mark, Apikulus 426
matrikales Metablem 766, 802
Matrix 762, 766, 770, 849
Medaillonschnallen 34
Mediopellis 672
Medulla, Keimporus 480-483
Meiocyten 358
Meiose 364-374
Meiosporen 353, 355, 357
Melzer's Lösung 89
meromorph 71
Mesoblem 861, 867, 868, 871, 876, 878, 879
Metablem 765, 790, 791, 819, 843, 845
metablemate Endocarpie 769, 802, 804, 810-859
Metablematogen 842, 843
Metacutis 199
Metaphase I 368
Metavelangiocarpie 760, 804, 805
metuloide Cystiden 511, 585
Metuloiden 509, 542
Mikrofilamente 19, 25
Mikrotyp, Grana 392
Miktoplect 605
Mikrotubuli 19, 25, 375
mitisches System 590, 605-609
Mitochondrien 19, 20, 24
Mitose 29-32
Mitosporen 283-352
Mixangiocarpie 760
monomitisch, Geflechte 605
monomorph, Basidien 632
monotropoid, Mykorrhiza 205-207
Monovelangiocarpie 760, 804, 805
monozentrisch, Entwicklung 718
Mucostratum 431
mucronelloid, Basidiom 592, 593, 722
Mycelbasidien 158-161, 722
Mycelcystiden 155-158
Mycelium 2, 111-166
Mycoscleriden 585
Mykorrhiza 187-215
Myxosporium 430, 431, 468-471

NAO 19, 21, 29
Nekroblem 819
Nekropigment 692
nodulocarp, Entwicklung 722
Nodulocarpie 761-763, 769, 859-890
Nodulus 719-720, 723, 763, 766, 770, 798, 827, 828, 829, 837, 847, 862-864
normal, Mycel 115
Nukleolus 19, 21

Oberflächenvergrösserung, Hymenium 595-597
Oidien 283

Ökologie, Mykorrhiza 188-189
Oleiferen 67
Oleocystiden 585, 586
Oligotyp, Grana 390
Operculus 426, 492-493
Orchideen-Mykorrhiza 209-211
Organisation, Mycel 114-120
Ornamente, Sporen 431, 434-435, 439-474
Ornatocystiden 515, 561

Pachypodial, Hymenophoraltrama 651, 656
Palisade, prähymeniale 824, 832, 833, 837, 853, 854, 867
Palisadoderm 673, 685-686
Palmetten 196-198, 203
Panaeolus-Typ, Hymenium 631, 633-636
Papille 443, 486-487
Paracystiden 515, 561
Paraderm 673, 674, 686, 687
Parasexulatität 7
Paravelangiocarpie 760, 804, 805
Parenthesom 15-18
Patentblau V 96
Pellis 672
Perimykorrhiza 190
Perisporium 426, 427
Phaeobasidien 402
Phaeocystiden 511, 530-532, 586
Phylogenese, Basidiom 598-593
Phylogenie, Basidie 358-361
Physaliden, Hymenium 630-632, 636-641
Physalo-Palisadoderm 673, 674, 686
Physalohyphen 39, 53-58, 144
Pietra fungaia 247
Pigmente, Topographie 690-692
Pilangiocarpie 760
pileat, Basidiom 592, 595
Pileipellis 672, 834, 839, 875, 878, 885
Pileoblem 765, 766, 785, 786, 790, 792, 793, 794, 804, 820, 858
Pileocarpie 760
Pileocystiden 586
Pileokleistoblem 765, 804, 835, 837
pileoprimordial, Entwicklung 768
pileosipitoprimordial, Entwicklung 768
Pileostipitocarpie 760
Pilzgärten 162-164
Pilzgruppen 2
Plage 472-473
Plagiogloeocystiden 524
Plagiolamprocystiden 586
Plagiotrichoderm 673, 674, 681
Plasmalemma 19, 20
plasmatisch = intraplasmatisch
Plasmogamie 7
Plecte 3
Plectenchym 604
Plectocystiden 586
Pleurobasidien 393, 394-397
Pleurocystiden 508, 584, 586
Podobasidien 393, 394
Podostratum 433, 434
Polyploidie 10
Polyporus-Typ, Hymenophor-Entwicklung 644, 646
polyzentrisch, Entwicklung 718
Poren, Entwicklung 758
Porenvorfeld 758, 759
prähymeniale Höhle 764, 798, 799, 800, 820, 823, 824, 825, 827, 839, 853-855, 867, 882
primäre Angiocarpie 760
Primärmycel 113
Primärnodulus 722
Primordialentwicklung 716-890
Primordialgeflecht 605
Primordiocystiden 586
Primordium 716-890
Probasidien 393
Prometaphase I 368
Prophase I 366
Protoblem 861, 866, 867, 877
Protoplect, primordiales 762, 827
Pseudocystiden 503, 509, 514, 515, 566-571
pseudodimitisch, Geflecht 608
Pseudoparenchym 165, 166, 226
pseudoparenchymatische Krusten 165, 166
pseudoporoid, Basidiom 722
Pseudorhiza 692-697
pseudoruptohymenial 766, 767, 854-856, 884, 886-887
Pseudoschnallen 34, 35
Pseudosklerotium 217, 231, 232, 243, 247-253, 723
pseudotrimitisch, Geflecht 608, 609
Punctum lacrymans 490

Radicate Cystiden 511, 559, 586
ramarioid, Basidiom 592, 594
Randhaare 586
Rectocutis 673, 674, 677, 678
regulär, Hymenophoraltrama 650, 657-660
Repetobasidien 393, 398-399, 735
resupinat, Basidiom 722
Retinocystiden 586
Rhacophyllus-Form 698-706
Rhizomorphen 166-186, 828, 862
Ribosomen 19, 25
Rinde = Cortex
Röhrenhyphen 55, 168
Rollen der Sporen 405
ruptohymenial 766, 767
Rutheniumrot 91

Sarcodimitisch, Geflecht 607, 608
sarcotrimitisch, Geflecht 608, 609

Scheitel, Spore 475-487
Schichtung, Basidiom 735, 736
schizohymenial 767, 768
Schizopapille 524
Schnallen 32-36, 197
Schwefelsäure 93
Schwellwachstum, Spore 499
Schwerkraft 590, 178
Scopulocystiden 515, 562
Sekrethyphen 39, 61-110, 144
Sekundäre Septen 401
sekundäre Angiocarpie 760
Sekundärmycel 113, 114
Sekundärnodulus 722
Septen 14
Septen, sekundäre 401
Septocystiden 515, 566, 569-570
setal-dimitisch, Geflecht 609
setal-trimitisch, Geflecht 609
Seten 547
Setocystiden 586
setoide Cystiden 546
sexuelle Fusion 131, 133-135
siderophile Grana 388-392
Silberammin 91
Skeletocystiden 511, 515, 566, 571
skeletodimitisch, Geflecht 607, 608
skeletoide Hyphen = Stützhyphen
skeletotrimitsch, Geflecht 608, 609
Skeletthyphen = Faserhyphen
Sklerobasidien 399-400
Sklerohyphen 39, 40
Sklerotien 217, 222-246, 722
Sklerotunica 431-433
Somatogamie 6, 7
SPB = NAO
Speicherhyphen 39, 48-52
Sphaerocysten 56, 58
Sphaerocystoderm 673, 674, 686
Spitzenkörper 18-21
Sporabola 496-498
Sporenabsprung 488-498
Sporenwand 425-502
Sporothecium 431, 443
Sprossung 355
stalaktitenförmig, Basidiom 592, 593, 737-738
Stellocystiden 586
Stelohymenium 616, 617-618
Stephanocysten 148-152
stereoid, Basidiom 727-730
Sterigmen 374-386
Stichobasidien 386-387
Stilboiden 706-710
Stipitangiocarpie 760
Stipitipellis 672
Stipitocarpie 760
stipitopileat 752, 757
stipitoprimordial, Entwicklung 768
Stromatocarp 594
Stützhyphen 45-48
Subhymenium 615, 616, 642, 726
Subiculum 722
submonomitisch, Geflecht 609
subnormal, Mycel 119
Subpellis 672
subregulär, Hymenophoraltrama 650, 657
subregulär untermischt 650
Sudan III, IV 97
Sulfocystiden 586
Sulfovanillin 92
Suprapellis 672
Sympodien 692, 693

Tectum 432, 433, 450
Teleoblem 766, 803, 814, 815, 843, 844, 858, 861, 877, 879
Telophase I 368
Termitosphären 162-163
Tertiärmycel 113,114
tetramorph, Basidien 632,636-641
textura angularis 612
textura epidermoidea 611, 612
textura globulosa 610, 611, 612
textura inflata 612, 613
textura intricata 611, 612
textura oblita 611
textura porrecta 611, 612
textura prismatica 610, 611, 612
thigmopileat, Entwicklung 764, 815,816
Thigmoplect 613
Thigmotropie 577-579
thrombomorph 71
Thrombopleren 72, 85-88, 105-110
Tilaiohymenium 616, 622-624
Toluidinblau 93
Tomentocutis 673, 674, 676
Tomentum 672, 673, 674, 676
Topographie, Pigmente 690-692
Toxocysten 152-154
trabeculär, Lamellentrama 651, 669-671
Trabecularcystiden 515, 563-567
tramal, Pigment 690, 691
Tramalcystiden 509
Trichocutis 673, 674, 677, 684
Trichoderm 673, 674, 682-683
trimitisch, Geflecht 608
trimorph, Basidien 632,636-641, 670
Trockenresistenz 405
Tropfen, Spore 357, 488-491
Tulasnella-Basidien 404
Tunica 431-433
Turgeszenz 597

Urnenbasidien 393, 394
utriforme Basidien 393

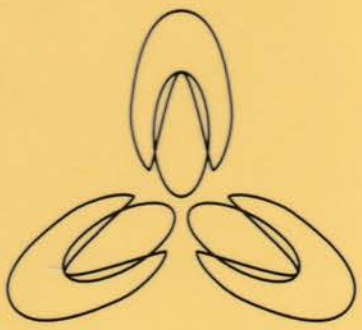
utrikulat, Myxosporium 468, 470
Vakuolär = intravakuolär
Vakuole 19, 25
Variabilität, Sporen 415-424
vegetative Fusion 131, 139
Velipellis 802
Velum 717
Verdickung, Basidiom 723-736
Verteilungsmuster, Basidien 630
Vesikel (Hyphe) 19, 20
vesikulat, Myxosporium 468
Volva 872, 879

Wachstum, Hyphe 21, 22
Wachstum, Mycel 121-130
Wachstum, Spore 410
Wachstum, thigmotropes 577-579
Wand, Hyphe 13, 19, 20
Wand, Spore 425-502
Wandverdickung 597
Warzentyp, Sporenwand 443
Wasserspeicherung 598
Wind 591
Wirtelschnallen 35

Zellulär, Hymenophoraltrama 650, 663
Zentralstrang, Kern 30
Zirkularisation 125
Zygotän 368

Der Autor wurde 1935 im Schweizerischen Biel geboren, wo er auch die Primar- und Sekundarschulen besuchte und das Gymnasium 1955 mit der mathematisch-naturwissenschaftlichen Maturität abschloss. Darauf studierte er an der Universität Bern Botanik und Zoologie in den Hauptfächern, Chemie im Nebenfach und medizinische Bakteriologie als Zusatzfach ohne Prüfung. Die 1964 abgeschlossene Dissertation galt der Rolle der Folsäure in Algenkulturen. Einem zweijährigen Forschungsaufenthalt in Biochemie an der Universität Illinois folgten zwei Jahre Lehrtätigkeit in Phykologie an der Universität Missouri. Die Sommermonate 1967 und 1968 verbrachte er zusammen mit Alexander H. Smith an der Field Station der Universität Michigan zum Studium der amerikanischen Blätterpilze. Seit Herbst 1968 lehrt er Phykologie, Mykologie und Elemente der multivariaten Statistik und der numerischen Taxonomie an der Universität Lausanne.

Das Lichtmikroskop und die dadurch erschlossenen Welten übten eine wahre Faszination auf Clémençon aus. Die Optik des Lichtmikroskopes, die Mikrotomie und die Anatomie der Blütenpflanzen interessierten ihn seit 1947, und als vier Jahre später die ersten Pilze unter sein Mikroskop gerieten trat er dem Verein für Pilzkunde Biel bei. Während der ganzen Studienzeit und dem Amerika-Aufenthalt war die Mykologie sein Hobby, erst seit 1968 ist sie Beruf. Der Besuch von Rolf Singer 1970/71 in Lausanne und der Aufenthalt im Labor von Tsuguo Hongo in Japan waren taxonomische Höhepunkte in seinem Leben.

Zuerst galt Clémençon's Interesse dem Bau und der Taxonomie der Blätterpilze, später nahmen die Cytologie der Basidiosporen und der Cystiden einen immer grösseren Platz ein. Dann dehnte sich sein Interesse mehr und mehr auch auf die Aphyllophorales aus, später auch immer mehr auf die Entwicklungsmorphologie des Myceliums und der Fruchtkörperprimordien. Damit hatte sich das Tätigkeitsfeld zunehmend vom Wald in die Petrischale verlegt.

Die ersten Ideen zu einem Anatomiebuch der Hymenomyceten stammen aus dem Jahr 1962, und seither stellte Clémençon die Unterlagen zusammen. Aber erst als 1985 seine Ausrüstung durch einen Macintosh-Computer ergänzt wurde stand dem "Grossen Schreiben" nichts mehr im Wege.