Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

Der Übergang von Clathrus zu Phallus.

Von Prof. Dr. Heinrich Lohwag.

(Hierzu 7 Textfiguren).

Ed. Fischer, der beste Kenner auf dem Gebiete der Phalloideen, schreibt in Engler u. Prantl: Bis zur Stunde gibt es keinen Übergang von Clathrus zu Phallus. Im "Handwörterbuch der Naturwissenschaften" 1912 begründet er die Trennung der Phallaceen von den Clathraceen damit, daß "die Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper es nicht gestattet, die Phallaceen (wie dies für die Clathraceen der Fall ist) direkt an die Hysterangiaceae anzuschließen, vielmehr ergeben sich hier Verhältnisse, die eher an die mit Velum universale versehenen Agaricaceen oder an die Secotiaceen erinnern".

A. Möller schreibt in "Brasilische Pilzblumen", p. 132 u. f.: "Auf den ersten Blick erscheint freilich die Gruppe der Phalloideen jedem Unbefangenen als eine der natürlichsten, die es geben kann. Eine Menge von merkwürdigen und auffallenden Eigentümlichkeiten ist allen ihren Gliedern gemeinsam: das strangartig ausgebildete Mycel, die Ausbildung der Fruchtkörper im Innern der von einer Gallerthülle umschlossenen Eier, das locker aufgebaute Receptaculum, welches durch Glättung seiner im Ei eingefalteten Kammerwände die Eihülle sprengt, sich schnell erhebt und die wiederum bei allen Formen gleichartige Gleba emporträgt, das Zerfließen der Gleba und ihr starker Geruch, endlich die Form der Basidien und Sporen. Nichts erscheint in der Tat natürlicher als die Annahme eines nahen verwandtschaftlichen Verhältnisses aller Phalloideen untereinander. Wir werden unwillkürlich zu der Voraussetzung geführt, daß es

eine gemeinsame Stammform gegeben haben müsse, die mindestens schon ein Receptaculum besaß. Es erscheint ungereimt, anzunehmen, daß ein so eigenartiges Organ unabhängig an zwei oder mehreren verschiedenen Stellen der Entwicklungsreihen könne aufgetreten sein. Und dennoch nötigen uns unsere bisherigen Kenntnisse zu einer solchen mit großen Schwierigkeiten verbundenen Annahme. — Denn die trennenden Unterschiede treten schon im ersten Anfange der Fruchtkörperanlage auf und wir müssen daraus wohl schließen, daß eine nahe Beziehung der Phalleen und Clathreen nicht bestehen kann."

Ich werde nun im folgenden beweisen, daß der Unterschied zwischen Clathrus und Phallus innerhalb der Gattungen anderer Familien in gleicher Weise besteht und die beiden Familien daher auch wirklich einander sehr nahestehen.

Fischer schreibt in den "Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und Systematik der Phalloideen": "Die Mycelstränge von Clathrus cancellatus bestehen aus einem Mark von dicht gelagerten, längsverlaufenden Hyphen und einer mehr regellos ver-flochtenen Rinde. In den als stecknadelkopfgroße Anschwellungen einzelner Mycelzweige entstehenden Fruchtkörpern lassen sich folgende drei Teile unterscheiden: 1. Die Rinde als direkte Fortsetzung der Rinde des Mycelstranges und von gleicher Beschaffenheit.

2. Das Mark des Mycelstranges tritt ein und verzweigt sich, die Enden dieser Zweige stellen die Gallertpartien der Volva dar. 3. Der restliche Raum wird von einem dichten und wirr verflochtenen Hyphengeflecht 1) erfüllt. Im Winkel zwischen je zwei Zweigen treten palisadenförmig gestellte Hyphenenden (die allererste Antreten palisadenformig gestellte Hypnenenden (die allererste Anlage des Hymeniums), diesen gegenüber im Grundgeflechte ein dichterer Hyphenknäuel, von seiner Umgebung durch eine schmale Lage lockeren Geflechtes getrennt (als Anlage der ersten Receptaculumkammer), auf. (S. Engler-Prantl Fig. 128 A). Im nächsten Stadium (S. ebenda Fig. 128 B) haben sich die Zentralstrangzweige am Ende stark verbreitert und werden dort gallertig. Das Grundgeflecht wird zwischen diesen gallertigen Verbreiterungen zu ganz schmalen Platten zusammengedrückt, deren Verlauf von der Fläche aus gesehen ein Netz mit polygonalen Maschen ergibt. Denselben Verlauf müssen auch die Receptaculumanlagen haben, zu deren erstem Knäuel noch mehrere hinzugetreten sind, die alle unter sich und gegen ihre Umgebung durch schmale Zwischenräume mit lockerem

¹⁾ Für dieses wähle ich den Ausdruck Grundgeflecht.

Geflecht abgegrenzt sind. Der im Winkel der Zweige entstehende kleine, von einer Hyphenpalisade ausgekleidete Hohlraum stellt die erste Glebakammer dar. Diese vergrößert sich (s. ebenda Fig. 128 C), es wölben sich einzelne Stellen der Wand wulstartig oder leistenartig vor, stets überzogen von der Hymeniumpalisade und stellen späterhin die "Tramaplatten" dar."

Dieser Ausdruck "Platten" kommt hier und bei den Gastromy-

ceten außerordentlich häufig vor. Es paßt dieser Ausdruck für lamellige oder röhrige Gebilde nicht aber für kegelige, zapfige oder dergleichen. Hier nun tritt meinerseits eine neue Vorstellung entgegen. Ich halte viele dieser Hymenophorbildungen für plumpzapfige bis kopfige Gebilde. Wenn im Längs- und im Querschnitt Höcker als erste Anlage erscheinen, so müssen es auch körperlich Höcker sein. Wenn sich diese Höcker verlängern, verästeln und miteinander verschmelzen, so werden nachträglich partienweise plattige Gebilde von geringer Ausdehnung in den Schnitten erscheinen, wie ja auch plattige und faltige Hymenophore bei den Hydnaceen ebenso durch Verschmelzung und gemeinsame Erhebung der Hymenophore entstehen. Aber nicht nur das Hymenial ist in seiner Anlage zapfig kopfig aufzufassen, sondern auch das Receptaculum. Die ersten Anlagen der Receptaculumkammern sind Hyphenknäuel, die durch schmale Zwischenräume lockeren Geflechts voneinander getrennt sind (s. Ed. Fischer, Zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Phalloideen, Ann. Jard. bot. Buitenzorg, Vol. VI, Pl. III, fig. 17 u. 18 und Engler-Prantl Fig. 144 J). Die Hyphenknäuel sind genau so wie die Hymenialzapfen von einer dichten Schicht palisadenförmig gestellter Hyphen allseitig überzogen. Doch bildet auch das Grundgeflecht gegen diese schmalen Zwischenräume eine gleiche Palisadenschicht aus, so daß also gegen diese lockeren Zwischenräume von beiden Seiten normal gerichtete Hyphenpalisaden ausgebildet werden. Während nun in den fertilen Teilen aus diesen Palisaden die Basidien hervorgehen, wachsen die Palisadenhyphen der Kammerknäuel gegeneinander aus, erfüllen den schmalen Zwischenraum zwischen sich, verflechten miteinander und bilden das Pseudoparenchym der Kammerwände, wogegen das Innere der Kammern verschwindet, so daß endlich hohle Kammern mit pseudoparenchymatischen Wänden vorhanden sind. Fischer faßt dies kurz zusammen: "die Hyphenknäuel und daher die Kammerhohlräume sind den Tramaplatten (ich sage Zapfen), die Kammerwände dem Hymenium gleichwertig. Wo ein freier Raum zur Entwicklung geboten ist (wie in den Glebakammern), entstehen aus den Palisadenhyphen Basidien, dagegen da, wo ein solcher Raum fehlt (wie zwischen den Hyphenknäueln), entsteht aus ihnen Pseudoparenchym." — Um allen Fällen gerecht zu werden, möchte ich sagen: Gegen einen freien Raum hin bilden sich Basidien, berühren sich die Zapfen direkt, so verschmelzen sie miteinander, stoßen die Tramazapfen auf ein anderes Geflecht, so kann die Palisade Pseudoparenchym oder doch festeres Geflecht bilden. Dasselbe beobachtete Rehsteiner (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Gastromyceten, Bot. Zeitung 1892) an Hymenogaster decorus: die Palisaden überziehen die Wülste, an den Enden jedoch, in der Nähe der Peridie, degenerieren sie. Die Basidien verschmälern sich dort wieder und verflechten sich mit den wirren Hyphen der Peridie. Es ist demnach die Tendenz vorhanden, da, wo diese Basidienanlagen benachbarten Geweben nahe kommen, sich rückbildend in gewöhnliche Hyphen umzugestalten, da wo ein freier Raum vorhanden ist, zu echten Basidien zu werden.

Dieses Auswachsen des Palisadenüberzuges bei Berührung mit dem Grundgeflechte werden wir auch bei der Entwicklung der Gleba der Phalloideen kennen lernen. Ebenso beobachtete Conard (The structure and development of Secotium agaricoides, Mycologia VII, 1915) an älteren Stadien von Secotium das Tramagewebe an vielen Stellen deutlich verbunden mit der Columella, während in jüngeren Stadien die Tramabildungen, was ich bestätigen kann, ganz frei sind. Sehr schön illustrierte Atkinson (Bot. Gazette Vol. 61, 1916 Development of Coprinus comatus, atram., mic.) dieses Verhalten bei Coprinus comatus: Wo die Lamellen einen offenen Raum zu durch-

Sehr schön illustrierte Atkinson (Bot. Gazette Vol. 61, 1916 Development of Coprinus comatus, atram., mic.) dieses Verhalten bei Coprinus comatus: Wo die Lamellen einen offenen Raum zu durchmessen haben, ist ihre Kante genau wie die Seitenflächen von einem kontinuierlichen Palisadenlager überzogen. Wenn die Lamellen in Berührung mit dem Stiel kommen, so pressen sie bei fortgesetztem Wachstum immer fester gegen ihn. Dieser Druck bewirkt, daß einige der Randpalisadenzellen seitlich spreizen, wodurch die Tramazellen mehr oder weniger in direkten Kontakt mit der Oberfläche des Stieles kommen (Taf. VII Fig. 23 u. 24 l. c.). Einige dieser Randzellen und ebenso die Tramahyphenäste verweben sich mit dem lockeren Plectenchym der Stieloberfläche und die Verbindung ist fertig.

Dasselbe konnte ich an anderen Coprini sehen. Ferner ist die flockige Beschaffenheit der Lamellen innerhalb der Gattung Amanita darauf zurückzuführen, daß die Trama mit dem Annulus direkt verbunden ist. Ebenso wie bei Amanita sind bei Amanitopsis (Atkinson, Development of Amanitopsis vaginata, Annales mycologici XII 1914)

schon die ersten Lamellenanlagen nicht frei: Zahlreiche Hyphen des Grundgewebes, welches zwischen dem Stiel und den Lamellen liegt, verbinden die Trama der Lamellen mit diesem Grundgewebe. Daher sind beim Aufschirmen die Lamellenschneiden gefranst, die Stieloberfläche ist mehr oder weniger flockig-schuppig von den Resten dieses lockeren Grundgeflechtes, welches Atkinson für notwendig hält, um die Hymeniumbildungen mit Luft zu versehen. Dieselbe Funktion schreibe ich dem Receptaculum der Phalloideen zu.

Ob diese auswachsenden Elemente nun Tramahyphen (Atkinson), Basidien selbst (Rehsteiner) oder Paraphysen (Fischer in Untersuchungen der Phalloideen III. Serie und Beitr. z. Morphol. u. System. der Phall. Ann. myc. VIII 1910) sind, wird sich oft schwer entscheiden lassen. Jedenfalls sind es Tramabildungen im weitesten Sinne des Wortes. Wir sehen aus dem Vorhergehenden, daß diese Tramabildungen auch anderwärts auswachsen, wenn die Hymenophore auf ein Gewebe stoßen. 1)

Es traten mir bei der Auffassung der Receptaculumkammeranlagen als kopfige oder zapfige Gebilde zwei Schwierigkeiten entgegen:

- 1. sind die Anlagen Knäuel, die rund herum von Palisaden umgeben sind,
- 2. tritt ja gegenüber diesen Zapfen jenseits des schmalen Zwischenraumes ebenfalls eine Palisadenschicht auf.

Das 1. erkläre ich mir so, daß ursprünglich am Ende kopfig angeschwollene Zäpfchen angelegt wurden. Beim weiteren Wachstum vergrößerte sich besonders das Köpfchen, während der Stielteil klein blieb oder verschwand, so daß er auf den meisten Schnitten nicht mehr zu sehen ist. Dasselbe geschieht ja mit den Zentralstrangzweigen, die zuerst oben ganz schwach angeschwollen sind, sich dann außerordentlich erweitern, während ihre Basalteile so schwach bleiben und zusammengedrückt werden, daß sie oft am fertigen Pilz nur mit Mühe gefunden werden.

Das 2. ist wohl so zu erklären, daß bei der Verdichtung des Geflechtes zu den Knäueln und dem Entstehen dieses schmalen Zwischenraumes das Grundgewebe auch auf der anderen Seite des Zwischenraumes dasselbe erzeugt, nämlich eine Palisade. Diese Orientierung der Hyphenenden an Grenzflächen ist sehr häufig. Auch Durchreißen schon parallel gestellter Hyphen der Quere nach und

¹⁾ Siehe Lohwag, Zur Stellung und Systematik der Gastromyceten. Verhandlungen der Zool.-Bot. Gesellschaft Bd. 74.

Anordnung der Hyphen zu Palisaden beiderseits des Spaltes ist zu beobachten.

Zeller untersuchte die Entwicklung eines braunsporigen Boletus (Carpophores of Ceriomyces Zelleri, Mycologia VI, 1914), wobei sich zeigte, daß in einer dunkel gefärbten Zone vertikal laufender Hyphen simultan eine quere Ringspalte entsteht. Die Enden der Hyphen, die oben (am Hut) bleiben, bilden eine Palisade: die ebene Hymeniumanlage. Die Hyphen, welche sich unterhalb der Ringspalte befinden, bilden ebenfalls eine Palisade auf der unteren Fläche der Spalte. Wenn sich der Stiel verlängert und die Furche breiter wird, bildet diese Palisade die Rinde des oberen nahe dem Hut liegenden Stielteiles, während die Rinde des unteren Stielteiles von parallel zur Oberfläche verlaufenden Hyphen zusammengesetzt ist. Aus dem erst ebenen Palisadenüberzug der Hutunterseite erhebt sich das röhrige Hymenium und jedenfalls, ohne daß Zeller es erwähnt, entsteht aus der unteren Palisade die netzige Skulptur der Stieloberfläche. Ich vermutete eine solche Art der Anlage bei der Untersuchung des Netzes von Boletus luridus, das deutlich Hymenialcharakter hat (s. Lohwag, Neues über den Satanspilz und seine Verwandten, Österr. bot. Zeitschr. 1922 p. 133).

So sehen wir, daß auch Punkt 2 durch Beobachtungen anderwärts bestätigt wird und keine willkürliche Annahme bedeutet. Daher können die ersten Anlagen der Receptaculumkammern für zapfig-kopfige Gebilde angesehen werden und es ist die Homologie der ersten Hymenophor- und Kammeranlagen vollständig. Es erklärt sich aber dann sehr schön das Vorkommen von nach innen offenen Kammern am Stiele vieler Phalloideen. Wie bei anderen Pilzen ist bei gestielten Phalloideen wie Ithyphallus, Simblum usw. der Stiel mit denselben Hymenophoren (Zapfen) bedeckt wie der fertile Teil, doch bleiben sie hier steril und bilden die Stielkammern. Dort, wo die Stielchen unserer zapfigen oder kopfigen Anlagen saßen, konnte sich besonders bei individuell dickeren Stielchen kein Palisadenüberzug befinden. Diese Stelle ist also das Loch der inneren Kammer. Die meist mehrkammerige Beschaffenheit des Stieles wird später erklärt werden.

Setzen wir jetzt unsere Betrachtung der Entwicklung von Clathrus fort, so sehen wir im nächsten Stadium (S. Engler-Prantlefig. 128, D), wie die stark verbreiterten, gallertigen Enden der Zentralstrangzweige das Grundgeflecht zwischen sich zusammengepreßt haben, ihre unteren Teile jedoch von der stark entwickelten Gleba ganz zusammengepreßt sind. Die ursprünglich zapfigen Trama-

bildungen haben sich stark verästelt und wo sie einander berührten, sind sie verschmolzen. Ferner sehen wir die Receptaculumkammern. Bei α ist eine sehr interessante Stelle. Über sie sagt Fischer: "Es scheinen die Tramaplatten nicht ausschließlich an den Zweigen des Zentralstranges zu entstehen, sondern es dürften solche auch gebildet werden als Vorwölbungen des innersten Receptaculumastes a. wenigstens spricht dafür der bei m dargestellte Fall, in welchem eine Tramaplatte mit α in Verbindung steht." Dieser Fall ist ein glänzender Beweis für meine Ansicht. Die Kammer α ist eben das kopfige Ende einer Tramavorwölbung und hier ist einmal das untere Ende (m) getroffen. Es ist also nicht m eine Vorwölbung des Receptaculumastes α , sondern gerade umgekehrt α ist das Ende der Tramavorwölbung m. Daß hier ein Tramazapfen bei seinem Vorstoßen gerade am Ende eine Kammer mit Pseudoparenchymwandung bildet, ist sehr begreiflich nach dem oben Gesagten. Denn hier ist noch Grundgeflecht und der Raum sehr beengt, während die eigentlichen Glebakammern leer sind und sich der verfügbare Raum durch das Dünnerwerden der unteren Teile der Zentralstrangzweige für die sich vergrößernden und verzweigenden Tramabildungen rasch erweitert. Gegen Fischer's Erklärung spricht auch, daß sehr oft die Enden von Tramagebilden Pseudoparenchym erzeugen, umgekehrt aber, daß Receptaculumteile fertile Tramagebilde hervorgehen lassen, sonst nirgends zu beobachten ist. In dieser Abbildung kann man aber noch an anderen Stellen die Verbindung der Kammern mit den Zentralstrangzweigen feststellen. Taf. II Fig. 7 in Untersuchung der Phalloideen zeigt dies noch besser. Es ist auch begreiflich, daß sich die fertilen Tramazapfen stärker verästeln können, während die sterilen infolge Ausbildung von Pseudoparenchym ihre plumpe Form beibehalten müssen. Die gegen das Receptaculum vorstoßenden fertilen Hymenophore können Vertiefungen bewirken, weshalb sehr oft bemerkt ist, daß dort, wo das Receptaculum mit der Sporenmasse in Berührung tritt, die Receptaculumwände grobrunzelig sind. Ich werde dies bei Ithyphallus für alle erklären. Die Clathraceen brachte Fischer in eine sehr schöne Reihe, so daß ich sie der Kürze halber durch Clathrus repräsentiert lasse. Eine Ausnahmestellung nimmt Kalchbrennera (Engler-Prantl Fig. 139) ein. Hier erhebt sich von der Basis ein cylindrisches, stielartiges Receptaculum. Dieses ist im Gegensatz zu den anderen gestielten Formen oben abgerundet und gitterartig durchbrochen. Von diesen Gitterästen gehen nach außen Receptaculum-Fortsätze ab, welche bis an die Innenseite der Volva reichen. Die Gleba nimmt den Raum zwischen diesen Fortsätzen ein und wird

also nach außen von der Volva, nach innen vom gitterigen Stielende begrenzt. "Man sieht", sagt Fischer, "daß die Tramaplatten überall mit ihren Enden gegen die Receptaculumteile gerichtet sind, während man die Platten abgehen sieht von den Gallertsträngen (= Zentralstrangzweigen) und von der Volvagallert (= verbreiterte Zweigenden)". Was mir schon bei Clathrus klar war, ergibt sich hier noch deutlicher. Die direkt von der Volvagallert abgehenden Tramazapfen lassen die Gallerte als die Hutteile der Zweige erscheinen. Aus den schematischen Darstellungen Fischer's in seinen Untersuch. d. Phall. p. 20 u. 21 ergibt sich sehr klar: in seinen Untersuch. d. Phall. p. 20 u. 21 ergibt sich sehr klar: 1. Daß auch hier Zentralstrangzweige abgehen, die sich an ihren Enden verbreitern und gallertig werden, 2. daß die ersten Vorwölbungen der Trama Zapfenform haben (ergibt sich aus dem Längsund dem Querschnitt), 3. daß die Receptaculumkammern homolog den Tramazapfen sind, indem jeder Zentralstrangzweig längs einer Seitenlinie Receptaculumkammern, längs der anderen Tramazapfen ausbildet. Bei Clathrus bildet jeder Zentralstrangzweig unten rund herum längs allen Seitenlinien fertile Zapfen, oben rund herum um den verbreiterten Teil sterile Zapfen (= Kammern) aus. Es ist also auch Kalchbrennera ein Angehöriger der Familie der Clathraceen, wie Erschur in der oben zitigten Schrift feststellt. Faßt man der wie Fischer in der oben zitierten Schrift feststellt. Faßt man das Receptaculum als Atmungsorgan auf, so wird verständlich, daß auch hier wie bei allen anderen Phalloideen die Tramabildungen gegen das Receptaculum vorstoßen.

So können wir denn Clathrus für alle anderen Clathraceen zum Beweis für unsere eingangs aufgestellte Behauptung wählen.

Zeichnen wir ein Schema von Clathrus: Fig. A: Wir sehen von einem zentralen Strunke (= Zentralstrang) mehrere gestielte Hüte (= Zentralstrangzweige) abgehen. Diese Hüte vergallerten und sind außen von einer dünnen den ganzen Fruchtkörper einhüllenden Haut bedeckt, der Fortsetzung der Rindenschicht des Myceliums. Diese ist nichts anderes als eine Schutzhülle für den sich anfänglich unterirdisch entwickelnden Fruchtkörper. Die auf der Unterseite der Hüte entstehenden Hymenialzapfen beengen sich und bilden in Kontakt mit dem Grundgewebe die Kammerwände, die weiter innen entstehenden Zapfen verzweigen sich bald in feinere Äste, durch deren Verschmelzung an den Berührungsstellen die Glebakammern entstehen. Bei den deutlich gestielten Clathraceen entsteht auch höher am Strunke hinauf aus Tramazapfen das Stielreceptaculum. Bei Kalchbrennera gehen die fertilen Tramazapfen auch von der Hutzustenstie dienkt aus gegen alleg nur Versitionen desselben Principa unterseite direkt aus usw., alles nur Variationen desselben Prinzips.

Wir können und müssen also Clathrus als eine vielhütige Form von Pilzen ansehen, die als Hymenialbildungen Zapfen, die sich später stark verzweigen und miteinander anastomosieren, besitzen. In der Familie der Hydnaceen sehen wir nun innerhalb der Gattung Hydnum reichlich ästig verzweigte Fruchtkörper z. B. bei Hydnum coralloides, ferner vielhütige Formen, deren Stiele von einer gemeinsamen Basis

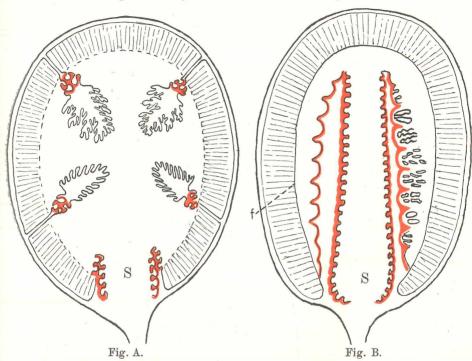


Fig. A. Schema eines Clathrus nach Fischer's Fig. 128 in Engler u. Prantl. Der Strunk S teilt sich in mehrere gestielte Hüte. Äußerste Hutpartie gallertig (schraffiert). Receptaculum aus Tramazapfen aufgebaut, deren auswachsende Palisadenhyphen mit dem Grundgeflechte das Pseudoparenchym (rot) bilden.

Fig. B. Schema von Ithyphallus. Stiel S und Hut. Äußerste Hutpartie gallertig (schraffiert). f = Grenzhaut der inneren Hutpartie gegen die Gallertpartie (siehe Engler u. Prantl, Fig. 144, H:f). Verflechtungen der Palisaden mit dem Grundgeflechte rot. Linker Hutteil zeigt die Urzapfen. Rechter Hutteil zeigt die Verzweigung derselben und Kammerbildung.

entspringen z. B. Hydnum violascens und endlich Pilze mit einfachem Stiel und Hut. Konstruieren wir uns ein Bild eines solchen gestielten, einhütigen Clathrus unter Berücksichtigung der vorhandenen Rindenschicht, durch welche der Hut wie bei Amanitopsis und Coprinus gezwungen ist, statt sich seitlich auszubreiten, nach unten

vorzudringen: Was erhalten wir? Phallus (Fig. B). Es ist jetzt ganz klar, daß die Volvagallerte als äußerste Hutpartie nicht wie beim mehrhütigen Clathrus durch Grundgeflechtsplatten in polygonale Felder geteilt sein kann und daß sie andererseits auch hier unten um den Stiel herum nicht geschlossen ist. Daß ihre äußersten Ränder keine Hymenophore tragen, ist eine Erscheinung die bei vielen, höheren Pilzen als steriler Hutrand lange bekannt ist. Daß ferner bei dieser Stellung des Hutes die Entwicklung der Gleba zentripetal - also von außen gegen innen vorstoßend — erfolgen muß, daß dabei die vorstoßenden Tramazapfen im Grundgeflechte wieder pseudoparenchymatische oder doch dichter verflochtene Bildungen erzeugen können, welche als "Hutteil des Receptaculums" in Erscheinung treten, ist leicht verständlich. Andererseits ist klar, daß bei den Clathraceen, sofern das Receptaculum am äußersten Rande der unteren Hutfläche gebildet wird, bei dem festgestellten Wachsen der Tramazapfen gegen das Receptaculum hin eine zentri-fugale Entwicklung zustandekommen muß. Doch bemerkten wir schon bei Kalchbrennera, daß die Tramazapfen, die von der Hutgallerte ausgehen, gegen das weiter innen gelegene Receptaculum vorstoßen, was ja eigentlich eine zentripetale Entwicklung ist. Man müßte also eigentlich sagen, die Entwicklung der Gleba erfolgt receptaculopetal. Auf jeden Fall ist die verschiedene Entwicklungsrichtung der beiden Familien durch die Zurückführung der einen auf einen mehrhütigen, der anderen auf einen einhütigen Typus erklärt. Die beiden Familien sind also durch einen sonst nirgends schwerwiegend genommenen Unterschied getrennt, sie sind also wirklich sehr nahe verwandt.

Es erklärt sich aber noch anderes. Sehen wir uns die Entwicklung von Ithyphallus impudicus an. Auch hier zeigt der Mycelstrang und die erste Fruchtkörperanlage die gleiche Differenzierung wie bei Clathrus. Der aus parallelen Hyphen bestehende Zentralstrang gibt seitlich rechtwinklig Hyphen ab, oben ist er garbenförmig erweitert. Aus den Endteilen dieser Garbe entsteht die Volvagallert, welche sich glockenförmig nach unten verlängert, das unterhalb liegende Geflechte verdichtend und herunterdrückend (s. Fischer, Untersuch. d. Phalloideen Taf. III, Fig. 18, 19, 20 und zum Vergleich die ähnlichen Bilder bei Mutinus, Engler-Prantl Fig. 142, B u. C.) Im nächsten Stadium (Engler-Prantl, Fig. 144, B) hat der inner-

¹⁾ Hut im Sinne von Hutteil des Receptaculums wird im folgenden zur Vermeidung von Mißverständnissen auch in Zitaten unter Anführungszeichen gesetzt. Dieser "Hut" ist nach meiner Auffassung dem Annulus der Amaniten homolog.

halb der Volvagallert liegende, glockige, dunkel gefärbte Hutteil gegen das Grundgeflecht hin eine dichte Palisade, der gegenüber durch einen kleinen Zwischenraum getrennt im Grundgeflecht die Zone H entsteht, nach außen gegen die Volva hin eine dünne, derbe Haut gebildet, die in derselben Fig. 144, Abb. C zu sehen und in Abb. H mit f bezeichnet ist. Diese Haut spricht absolut nicht gegen meine Behauptung, daß bei Phallus die Volvagallert die äußerste Hutpartie ist wie bei Clathrus. Auch bei Amanitopsis vaginata vergallertet nach Atkinson (l. c.) die äußerste Hutanlage, gegen welche Partie sich der übrige Hut durch eine deutliche "Hutcuticula" abgrenzt. — Diese Haut ist bei manchen Phalloideen auch im fertigen Zustand zu allererst noch sichtbar z. B. bei Ithyphallus rugulosus, bei Itajahya galericulata unterhalb der "Mütze" entspringend. Endlich hat sich um den Stiel der dichte Mantel für die Stielkammeranlagen gebildet. Das nächste Stadium zeigt uns Abb. C Fig. 144 in Engler-Prantl. Man sieht deutlich die zapfige Form der Hymenophore. An diese Glebaanlage schließt sich lockeres Geflecht H, dann folgt eine glockige, parallel zur Hutoberfläche liegende, dichtere Zone J, die ihrerseits vom Stiel wieder durch lockeres Gewebe getrennt ist. Aus der Schicht H und allenfalls der äußeren Grenze von J geht nach Fischer der "Hut" des Receptaculums hervor, während die übrigen Geflechtsteile später zerrissen und zerstört werden. Bei Dictyophora ist genau dieselbe Zone J differenziert, im Zusammenhang mit der das Indusium entsteht. "Wir sind hiermit, schließt Fischer, wohl berechtigt, auch in unserem Falle die Zone J als ein Homologon des Indusiums anzusehen oder besser ausgedrückt als eine Indusiumanlage, die nicht zu weiterer Ausbildung kommt."

Durch diese Beziehungen der Zone J einerseits zur Anlage des

Durch diese Beziehungen der Zone J einerseits zur Anlage des sog. "Hutes" des Receptaculums andererseits zum Indusium ist zumindest der enge Zusammenhang des Indusiums mit dem "Hute" bewiesen. Es ist diese Zone J sicher eine durch die Gleba im Grundgeflecht bewirkte Bildung. Im übrigen variiert das Verhalten in dieser Beziehung sogar innerhalb einer Gattung und Art sehr. Bei Ithyphallus impudicus ist der "Hut" nicht pseudoparenchymatisch, sondern besteht aus einem Geflecht weitlumiger Hyphen. Bei Ithyphallus tenuis ist der "Hut" pseudoparenchymatisch, zwischen "Hut" und Stiel ist eine Art von Indusium aus eng verflochtenen, cylindrischen Hyphen (s. Penzig, Über javanische Phalloideen Taf. XXIII 8, Ann. Jard. Buitenzorg, Vol. XVI) zu sehen. Bei Dicthyophora geht das Indusium einmal aus der Innengrenze der Zone J hervor, bei einer javanischen Form scheint J in mehrere Partien zu zerfallen,

bei Dicthyophora phalloidea var. Farlowii ist das Indusium nicht netzig, sondern eine einfache, kontinuierlich pseudoparenchymatische Haut. Bei *Ithyphallus tenuis* ist in der Anlage von dieser Zone J nichts zu bemerken. William Long (Phalloideae of Texas, Journ. of Mycol. 1907) hat viele "Eier" von *Phallus impudicus* in feuchten Sand eingesetzt und wachsen lassen. Es zeigten dann die entwickelten Exemplare diese indusiumähnlichen Gebilde in den verschiedensten Graden der Dauerhaftigkeit und Festigkeit: von einem dünnen Häutchen bis zu einer annehmbaren Dicke. Eier, die 3 bis 4 Wochen in seiner Brutmaschine wuchsen, entwickelten Pilze mit dickeren und beständigeren Häutchen als solche, welche sich nach 2 oder 3 Tagen nach ihrer Sammlung öffneten. Die im Freien gefundenen Exemplare hatten dann ein gut definiertes Indusium, wenn sich die Eier während regnerischem Wetter öffneten. Long hält dieses Gebilde für ein Ernährungsorgan, welches von Stiel und "Hut" verbraucht werde. Bei warmem, feuchten Wetter würden der reifende Stiel und "Hut" das Meiste davon zu ihrer Entwicklung verbrauchen, wenn aber übermäßig viel Wasser während der Wachstumszeit vorhanden ist, dann würde es sich kräftig entwickeln.

Aus diesem Verhalten gegenüber der Witterung ist erklärlich,

warum in unseren trockenen Gegenden das Organ übersehen wurde.

Bezüglich der "Hutbildung" sagt Fischer: "Die Tramaplatten scheinen an der 'Hutbildung" durchaus nicht oder jedenfalls nur in sehr geringem Maße beteiligt zu sein. Abweichend von Ithyphallus tenuis bleiben auch die Enden der Tramaplatten noch zur Zeit der Hutbildung' meistens von Basidien umschlossen." In der l. c. dazu zitierten Abb. 24 Taf. IV ist aber gerade das Gegenteil davon zu sehen. Gerade so weit als sich die Zone H entlang der Tramazapfen hinzieht, ist das Ende derselben nicht von Palisaden bzw. Basidien überzogen sondern mit H und untereinander durch Hyphen verbunden und gerade im obersten Teil, wo H aufhört, sind die Zapfen auch an ihren Enden mit Palisaden überzogen. Daraus möchte ich schließen, daß die Trama an der "Hutbildung" sehr stark beteiligt ist.

"Die 'Hutanlage', setzt Fischer fort, erweitert ihre Hyphen ohne zur Pseudoparenchymbildung zu schreiten; einzelne in die Gleba ragende Vorsprünge stellen die spätere Netzskulptur des 'Hutes' dar."

Diese hier kurz erwähnte Netzskulptur will ich jetzt bei Ithyphallus tenuis erklären. Die sorgfältigen in den Ann. Jard. Buitenzorg Vol. VI gegebenen Erläuterungen und Abbildungen dienen dabei als Unterlage. In Abb. 2 Pl. I ist ein 1 mm großer Frucht-

körper im Längsschnitt dargestellt. Man sieht deutlich das glockige Wachstum der Volvagallert nach unten, das innerhalb davon verdichtete Grundgeflecht und die Stielanlage. Aus den abgebildeten (Abb. 8 u. 9) Längs- und Querschnitten ist die zapfige Form der Tramavorwölbungen deutlich zu erkennen. Abb. 10 gibt die Verhältnisse wieder, wie sie sich am unteren Ende der Gleba zeigen, während die Mitte schon Zapfen zeigt. So dürfte die Entwicklung ja überall erfolgen. In einer der Volva parallelen (also glockenförmigen) Zone tritt eine Palisade nach innen wachsender, dicht nebeneinander liegender Hyphen auf, von denen einzelne in das unmittelbar innen angrenzende, durch keine Lücke getrennte, wohl aber dort etwas lockere Grundgeflecht übergehen. Schwache Unebenheiten der Palisadenschicht dürften schon bei der Entstehung gegeben sein. Die Bildung der eigentlichen Wülste erfolgt durch Einschaltung immer neuer Hyphenenden zwischen die ursprünglich vorhandenen. Die sich verlängernden Zapfen verzweigen sich, verschmelzen an den Berührungsstellen miteinander und bilden so die ringsum von Palisaden umgebenen Kammern. Zur Anlage des "Hutes" sagt Fischer wörtlich:

"Man findet die innersten Enden der Tramaplatten gegen das Primordialgeflecht hin nicht mehr einzeln, scharf abgegrenzt und von palisadenförmigen Hyphenenden überzogen wie bisher, sondern es vereinigen sich dieselben sämtlich in einem wirren Hyphengeflecht (L) (Pl. II Fig. 13, 14, 15 l. c.), das die Innengrenze der Gleba überzieht, eine kontinuierliche Schicht darstellend, welche an vielen Stellen eine scharfe Einbuchtung nach außen (nach der Gleba hin) zeigt und mit der Trama, abgesehen vom Hyphenverlauf völlige Übereinstimmung in der Struktur zeigt. Die Entstehung dieser Bildung ist doch nur so zu erklären, daß die Enden der benachbarten Tramaplatten untereinander in Verbindung getreten sind infolge von Ausdehnung und gegenseitiger Verschmelzung ihres Geflechtes. Die Einbuchtungen dürften dabei in der Weise entstanden sein, daß an den betreffenden Stellen die Enden einer oder mehrerer Tramaplatten etwas zurückgestanden wären und nicht bis zu innerst reichten, sich aber doch an der Verschmelzung beteiligt hätten. (Siehe unten meine Erklärung.) Es werden dadurch die Glebakammern sämtlich gegen das Primordialgewebe abgeschlossen und zu Kammern, die allseitig von Hymeniumanlage überzogen sind. Die Palisadenelemente, welche das Ende der Tramaplatten umkleideten, sind hier nicht mehr sichtbar, sei es, daß dieselben sich irgendwie an der Verflechtung mitbeteiligten, sei es, daß sie nach

rückwärts gedrängt, die Glebakammern umschließen helfen. Von der Schicht L gehen nun an allen Punkten, auch in den Einbuchtungen derselben Hyphen aus, die sich in die unmittelbar benachbarte Zone des Primordialgeflechtes hineinziehen, meist zu ihrem Ausgangspunkt senkrecht. Sie sind inhaltsreich, daher dunkel (H.; l. c.). Diese Zone ist die Anlage des "Hutes"; die in den Falten befindlichen Partien desselben geben später die leistenförmigen Vor-

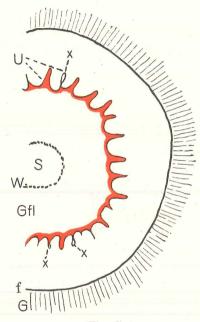


Fig. C.

Querschnitt durch ein junges Exemplar von Ithyphallus tenuis schematisiert nach Ed. Fischer. G = Gallertteil des Hutes, f = Grenzhaut, U = Urzapfen, rote Linie = "Hut"-Pseudoparenchym, Gfl = Grundgeflecht, W = Stielwandanlage, S = Stiel, x = Einbuchtungen

der Urzapfen, siehe Fig. 4.

ragungen ab, das übrige den eigentlichen "Hut". Die aus der Verschmelzung der Tramaplatten-Enden entstehende Schicht wird zu einer Tramapartie, die allüberall den "Hut" überzieht und ihm unmittelbar aufliegt."

Ich erkläre dies so: Die zuerst entstandenen Tramazapfen, ich nenne sie Urzapfen, haben bei ihrer Vorwölbung gegen das Grundgeflecht in diesem Vertiefungen erzeugt und da ihre Palisaden im Kontakt mit dem Grundgeflecht ausgewachsen und miteinander verflochten sind, entstand parallel zur Gleba eine Zone festeren Geflechtes, das auch pseudoparenchymatische Struktur erreichen kann. Daraus ergibt sich:

- 1. Die Skulptur des Oberflächennetzes des "Hutteiles": Es sind wabige Vertiefungen entsprechend den sich vorwölbenden Zapfen.
- 2. Die meist pseudoparenchymatische Struktur des Gebildes.

Die auswachsenden Palisadenhyphen dieser Urzapfen am "Hut" verhalten sich genau so wie die Zapfen des Stieles, die auch pseudoparenchymatische Bildungen (Kammerwände) erzeugen.

3. Die gegenüber der später großen Zahl von Tramaverzweigungen verhältnismäßig geringe Zahl von "Hutgruben". Wenn am fertigen "Hut" diese Vertiefungen polygonal und längsgestreckt

sind, so ist das leicht aus der später erfolgenden Streckung des "Hutes" zu erklären. Genau so wie bei den genetzten Boletusstielen das Netz aus polygonalen und gestreckten Maschen besteht, während diese in der Anlage rundlich waren.

4. Die doch ziemlich auffallende Regelmäßigkeit in der Anordnung dieser "Hutleisten". Denn die allerersten Vorwölbungen sind selbstverständlich einander ziemlich gleich. Bei Fischer's Erklärung kann man nicht einsehen, warum so regelmäßig einige Tramaplatten mehr oder weniger zurückgestanden sein sollen. Es wird sich weiters noch viel mehr erklären.

Fig. C gibt ein Querschnitt-Schemabild, das in der Gestalt der Zapfen ganz mit dem von Fischer gegebenen Querschnitt überein-

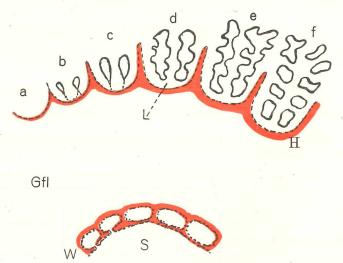


Fig. D. Schematischer Querschnitt mit Entwicklung der Gleba, des "Hutteiles" des Receptaculums und der Stielwand. a Urzapfen, b erste Einbuchtungen desselben, c die Teiläste berühren sich, verschmelzen miteinander und bilden die Tramalage L, d—f Verzweigung und Verschmelzung dieser Sekundärzapfen. Rote Linie: Receptaculumhut mit seinen Leisten. Schwarze Linie: Palisadenüberzug, der zu Basidien wird. Die schwarz punktierte Linie gibt die Orte an, wo der Palisadenüberzug an das Grundgeflecht grenzt, auswächst und Pseudoparenchym bildet. Tramazapfen des Stieles mit derselben Umhüllung, ihre Stielchen werden zusammengedrückt (oder sind im Schnitt nicht getroffen.)

stimmt.¹) Nachdem nun die Urzapfen das Grundgewebe gefestigt und abgeschlossen haben, werden bei ihrer weiteren Faltung und Verzweigung die dadurch entstehenden Hohlräume leer sein, es

¹⁾ Die rote Linie ist von mir zum besseren Verständnis eingezeichnet.

bildet sich mithin hier kein Pseudoparenchym oder Geflecht aus den Palisaden, sondern Basidien. Fig. D zeigt wieder einen Querschnitt, wo der Übersichtlichkeit halber die mit einem Zapfen vor sich gehenden Veränderungen der Reihe nach in den nebeneinander liegenden Zapfen dargestellt sind. Der Urzapfen (a) faltet sich ein (b), seine so entstandenen Teiläste stoßen bei weiterem Wachstum an den Enden zusammen (c) und die Tramahyphen verschmelzen dort (d) zu jener Schicht L, welche Fischer oben genau beschrieb. Wo diese Hyphen gegen einen Hohlraum stoßen, bilden sie wieder eine Palisade, daher sind alle Glebakammern nach innen zu mit dieser überzogen, wo sie gegen das Grundgeflecht grenzen, bilden sie das festere Geflecht H (s. auch Fig. E), das bei Ithyphallus tenuis später pseudoparenchymatisch wird. In (d) beginnen sich die Zweige selbst zu verästeln; wo deren Endchen aufeinander treffen, verschmelzen sie, so daß also lauter Glebakammern (f) entstehen.

Fischer schreibt weiter: "An Stelle der dunklen Zone H finden wir bald eine pseudoparenchymatische Schicht, von welcher sich

Fischer schreibt weiter: "An Stelle der dunklen Zone H finden wir bald eine pseudoparenchymatische Schicht, von welcher sich Fortsätze in die Gleba hinein erstrecken, das Ganze auf der Außenseite (glebawärts) von Tramageflecht überzogen. Das Pseudoparenchym ist noch klein und läßt sich manchenorts als von Hyphen entstanden erkennen; besonders ist dies in den Leisten der Fall, wo die Elemente deutlich einen Verlauf von der Spitze nach einwärts zeigen An denjenigen Stellen, wo die "Hutleisten" in die Gleba hineinragen, vereinigen sich meist mehrere Platten*, so daß hier stärkere Tramastränge zustande kommen, in denen die Hyphen direkt von außen gegen die Spitze der Leisten hin einwärts laufen**, so daß man auf den ersten Blick geneigt sein könnte, die oben gegebene Darstellung der Glebaentstehung und -Entwicklung für unwahrscheinlich zu halten; allein die mitgeteilten Tatsachen lassen keine andere Auffassung zu."

Es ist für meine Erklärung außerordentlich wertvoll, daß Fischer in seiner sorgfältigen Arbeit auch diese, seiner Erklärung widerstrebenden Erscheinungen genau verzeichnet. Nach meiner Erklärung, daß der "Hut" und seine Leisten auf die Tramabildungen zweier nebeneinander liegenden Urzapfen zurückzuführen sind, müssen* an den Stellen, wo die "Hutleisten" hineinragen, scheinbar dickere Tramastränge vorkommen (siehe Fig. D), denn es gehört ja dieser dicke Tramastrang zu je einer Hälfte einem anderen Urzapfen an. Andererseits müssen die Hyphen dann so verlaufen**, daß sie gegen die Spitze der Leiste konvergieren (siehe Fig. E, x). In

diesem Bilde sind beiläufig die Stadien c, d von Fig. D (der Einfachheit halber ohne weitere Verzweigung) aber vergrößert und mit dem schematisierten Hyphenverlauf dargestellt; die Partien, welche zu Pseudoparenchym werden, sind rot abgegrenzt. Man erkennt leicht die Zone L, deren Tramahyphen nach außen (gegen die Glebakammern) Palisaden, nach innen (gegen den Stiel) die Zone H ("Hutpseudoparenchym") gebildet haben.

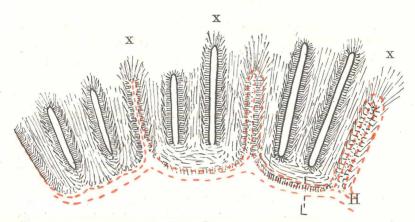


Fig. E. Stadien c und d der Fig. 4 (der Übersicht halber ohne weitere Verzweigung der Tramazapfen) vergrößert und mit Hyphenverlauf dargestellt. Subhymenium: als schräge, kurze Striche. Bildung der Zone L und H. Die Teile, die zu Pseudoparenchym werden, rot gestrichelt. Das Bild erklärt 1. die von Fischer angenommene Vereinigung mehrerer Tramaplatten an den "Hutleisten", 2. das hieraus begreifliche Zusammenlaufen der Hyphen gegen die "Hutleisten" bei x, 3. die von A. Möller bei Itajahya behauptete Umwandlung des innersten Tramateiles der "verstärkten Tramaplatten" zu den pseudoparenchymatischen Adern.

Wenn sich also die grubigen Vertiefungen am "Hut" einiger Phallaceen gut als Negativabgüsse von Urzapfen erweisen, wie sind dann die Höcker und labyrinthischen Falten am "Hut" von Ithyphallus rugulosus zu erklären? Fig. Fa, rechte Hälfte, stellt eine Aufsicht auf die hier ungleichgroßen Zapfen dar. Wo sich diese direkt berühren, werden sie wieder verschmelzen Fig. Fb, die Zwischenräume sind mit Grundgeflecht erfüllt und werden daher die Palissaden zum Auswachsen bringen, so daß also Höcker oder labyrinthische Falten entstehen. Hierbei können diese Hutbildungen am Ende durch eine Querverbindung von Zapfenzweigen nach oben abgeschlossen sein, wenn nicht, so ragt dieser Huthöcker direkt in eine Glebakammer hinein, wie dies Fischer beschreibt und abbildet (l. c. Pl. V Fig. 34). Es läßt sich diese Erscheinung auch so erklären, daß die Urzapfen

viel kleiner sind als bei den vorigen Arten, oder daß die Urzapfen rasch aus Stadium a in b (Fig. D) gelangen, bevor sie sich stark vorgewölbt und das Grundgeflecht dadurch gefestigt haben. Ebenso sind die cylindrischen Fortsätze am fertilen Teil von Jansia elegans, einer Mutinus-Verwandten (Penzig l. c. Taf. 22) und die Adern der Perücke von Itajahya galericulata zu erklären.

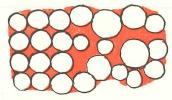




Fig. F. a Aufsicht auf die Zapfen. b Dieselbe nach erfolgter Verschmelzung der Tramazapfen an den Berührungsstellen. Rot: pseudo-parenchymatische Bildungen mit dem Grundgeflechte. In den Fällen, wo gleichgroße Zapfen einander berühren, (linke Hälfte), müssen sie zu Röhren verschmelzen und dementsprechend müssen die zu Pseudoparenchym werdenden Zwischenräume Höcker- bis Aderform (Itajahya haben. Bei ungleicher Größe der Zapfen (rechte Hälfte) müssen auch die Zwischenräume zu "labyrinthischen Falten" (Ithyphallus rugulosus) werden.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Ithyphallus Ravenelii* (Fig. G). Auch hier müssen sich entweder viel kleinere und dafür zahlreichere Urzapfen gebildet haben oder, was wahrscheinlicher ist (die Entscheidung könnte nur durch Untersuchung der jüngsten Stadien der Glebaanlage getroffen werden), die Urzapfen sind sehr rasch in das Stadium c Fig. D gelangt, wobei die Verzweigungen noch von

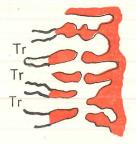


Fig. G. Schnitt durch den "Hut" von Ithyphallus Ravenelii nach Ed. Fischer's Schema Fig. VII S. 30 in Untersuch. d. Phalloideen. Soweit die Tramazapfen rasch ins Grundgewebe vorgestoßen sind, haben sie mit diesem Pseudoparenchym gebildet (rot). Durch verhältnismäßig später erfolgende Verzweigung ist ein "Hut" entstanden, der aus 2 Schichten von Kammern besteht. Auf die gleiche Weise muß man sich die Entstehung der mehrschichtigen Stielwandungen der Phalloideen erklären.

Dicke schwarze Linie = Hymenium. Tr = Tramazapfen.

keinem festeren Geflecht behindert gerade vorstoßen konnten, so daß diese Sekundärzäpfchen an ihren Enden nicht wie bei Ithyphallus tenuis einander berührten und verschmolzen. Wenn sich jetzt wie in d, e, f Fig. D diese Zäpfchen weiter verzweigen, so werden diese Tertiärzäpfchen bei Berührung wieder verschmolzen und es werden auf diese Weise ein bis mehrere Lagen von Kammern entstehen, in denen das Grundgeflecht mit eingeschlossen wurde. In diesen

Kammern wird sich aus den Palisaden Pseudoparenchym bilden, genau wie um die zapfigen Enden selbst. Der "Hut" hat mithin wie der Stiel kammrige Beschaffenheit, nur sind die Kammern kleiner. Fischer sagt hierzu, "daß sich wahrscheinlich noch weiter einwärts als bei Ithyphallus rugulosus an den Tramaplatten die Basidienanlagen zu Pseudoparenchym umbilden. In diesem Falle wären also dann die Kammern des "Hutes" gebildet durch die verquollenen Tramaplatten und die Kammerwände wären die durch Pseudoparenchym ausgefüllten Glebakammern." Dieses Bild (Fig. G) zeigt einerseits unwiderleglich, daß es nicht Platten, sondern Zapfen sein müssen, sonst könnten nicht Kammern entstehen, andererseits kann man sich jetzt leicht auch das Entstehen der mehrkammrigen Stielwandung vieler Phalloideen vorstellen, endlich ist daraus die Homologie von Stielwand- und Trama-Bildungen vollständig klar.

Aus der Zeichnung Fischer's von Mutinus bambusinus (Ann.

Aus der Zeichnung Fischer's von Mutinus bambusinus (Ann. Buitenz. l. c. Pl. V, Fig. 30) erhellt sehr gut die Zapfenform der Stielkammeranlagen (Stielwand aus einer Schicht von Kammern bestehend, diese nach innen breit offen), ferner ist zu sehen, wie die vorstoßenden Tramazapfen an ihren Enden mit Palisaden überzogen bleiben und sich mithin keine Pseudoparenchym- oder festere Geflechtspartien, die zu einer "Hutbildung" führen würden, bilden können. Vielleicht ist bei Mutinus das Grundgeflecht zu locker und lufthältig (siehe Engler-Prantl Fig. 142 B—F), als daß die Palisade auswachsen könnte.

Bei Mutinus xylogenus (s. Ed. Fischer, Mykologische Beiträge 27—30, 1923, Fig. 4) ist die Stielanlage in ihrem oberen Teil sehr zart, so daß sie die von beiden Seiten vorstoßenden Tramazapfen zusammenpressen und zum Verschwinden bringen, weshalb dann im fertigen Pilz der Stiel nur bis in die Mitte der Gleba reicht. [In dieser Arbeit gibt Fischer auch Schnitte von Staheliomyces cinctus wieder (Fig. 1 und 3), die sehr schön die Zapfenform der Tramabildungen zeigen.]

Eine gut vermittelnde Form zwischen Mutinus und Ithyphallus deckte A. Möller in Itajahya galericulata auf, bei der im obersten Teil (siehe Engler-Prantl 143 A) die beiderseits vordringenden Tramazapfen bis an den Stiel gelangt sind und diesen zusammengepreßt haben, während weiter unten die Tramazapfen bei ihrem Vordringen, da der Weg weiter war, mit dem zusammengedrängten Grundgeflecht einen Receptaculumhutteil wie bei Ithyphallus impudicus gebildet haben. Von dem obersten verengten Stielteil und diesem "Hut" entspringen schräg nach unten verlaufend eine

Menge Adern, deren Enden die weißen Tupfen der "Perücke" darstellen. In A und B sehen wir sehr gut die zuoberst vom Receptaculumscheitel ausgehende und ihn oben meist bedeckende pseudoparenchymatische "Mütze", knapp unter welcher sich an gerade entfalteten Exemplaren eine feine Haut (= jene Grenzschicht f, Engler-Prantl Fig. 144, Abb. H) befindet. Diese Mütze ist sicher eine mit Hilfe der auswachsenden Palisaden entstandene Bildung und sicher homolog dem bei anderen Phallaceen auftretenden Kragen, Ring oder Wulst, der den bald offenen, bald geschlossenen Scheitel umgibt.

Obwohl nun Möller selbst erwähnt, daß die Entwicklung genau wie bei *Ithyphallus* ist, daß die inneren Endigungen der Tramawülste nicht mehr mit Hymenium erzeugenden Palisaden bedeckt, sondern in Verbindung mit dem Grundgewebe sind, erklärt er sich diese Adern, die doch der Netz- bzw. Höcker- und Faltenskulptur der Ithyphallus-Arten homolog sind, in folgender falschen Weise: "Es verdicken und verstärken sich nämlich die Tramaplatten (den Ausverdicken und verstärken sich nämlich die Tramaplatten (den Ausdruck Platten hat er von Fischer übernommen) und insbesondere die erst angelegten * durch Vermehrung ihrer Hyphenelemente. Dabei zeigt das dichtere Hyphengeflecht an vielen Stellen die Anfänge einer Pseudoparenchymbildung. Vorzugsweise tritt die Verstärkung an den horizontal-radial verlaufenden * Tramaplatten auf." Es ist ganz ausgeschlossen, daß bei *Itajahya* das Pseudoparenchym aus dem Innern der Tramaplatten selbst hervorgeht, während es sonst überall nach Fischer's sorgfältigen Untersuchungen aus den auswachsenden Palisaden entsteht. Die Verhältnisse sind hier ganz ähnlich zu erklären wie bei *Ithyphallus rugulosus* (s. Fig. F). Die ersten * Tramazapfen sind rasch hineinzu gewachsen, ohne sich Die ersten * Tramazapfen sind rasch hineinzu gewachsen, ohne sich zunächst stark zu verzweigen oder zu zerteilen. Dort, wo sie sich berührten, sind sie miteinander verschmolzen, in den zwischen ihnen bleibenden und mit Grundgeflecht erfüllten Zwischenräumen bildeten sie wieder Pseudoparenchym, nämlich diese "Adern". Daß die Adern in der Anlage gerade horizontal-radial liegen, * beweist wieder, daß es die ersten Glebazapfen sind; denn diese und ihre Sekundärzweige stoßen ja horizontal vor, während die späteren Verzweigungen alle Richtungen haben können. Daß die subhymeniale Schicht dieser "verstärkten" Tramaplatten sich nicht an dem Pseudoparenchym beteiligt, wie Möller ausdrücklich hervorhebt, stimmt für meine Erklärung erst recht. Betrachten wir das für Ithunhallus tenuis Erklärung erst recht. Betrachten wir das für *Ithyphallus tenuis* gegebene Schemabild (Fig. E, x), so begreifen wir nicht nur, daß Fihcher glaubte, es vereinigen sich dort mehrere Tramaplatten nachträglich, sondern auch, daß Möller meinte, "es verdicken sich die Tramaplatten und aus den vermehrten Tramahyphen gehe das Pseudoparenchym hervor, während sich die subhymenialen Schichten nicht daran beteiligen." Diese sichtbar gebliebenen subhymenialen Schichten gehören ja je einem benachbarten Zapfen an, während die gegeneinander gerichteten Palisaden und deren subhymeniale Schichten zu dem Pseudoparenchym geworden sind.

Denkt man sich einen Pilz wie *Itajahya* nur ohne diese auffälligen Adern und nimmt den extremsten Fall, daß die im oberen Teil vorstoßenden Tramazapfen den Stielteil gänzlich zusammendrücken, so daß er am fertigen Pilz trotz sorgfältiger Untersuchung nicht mehr auffindbar ist, so bekämen wir einen Pilz, der einen Stiel, darüber ein kappiges Receptaculum und eine diesem außen geschlossen aufsitzende Gleba hätte.

So sieht nun der von A. Möller in einem Exemplar gefundene Aporophallus subtilis aus (s. Engler-Prantl Fig. 140). Ich halte im Gegensatz zu Fischer (Myk. Beitr. 27—30) Aporophallus wegen seines hütigen Receptaculumteiles sicher für näher verwandt einem Ithyphallus oder Itajahya als Mutinus xylogenus.

Denn Mutinus hat keinen Hutteil des Receptaculums. Man kann sich aber sehr gut einen Ithyphallus denken, bei welchem der Stiel oben schon in der Anlage so eng ist, daß die ersten vorstoßenden Tramazapfen sich vereinigen und hinunter zuwachsen müssen und dabei auch dort das Gewebe so verdichten und mit ausgewachsenen Palisadenhyphen verstärken wie an den Seiten, so daß ein geschlossener Hutteil entsteht.

Ich habe oben erwähnt, daß auch bei Amanita, Amanitopsis, Coprinus comatus u. a. die Tramahyphen auswachsen und mit dem Stiel oder mit dem diesen umgebenden Grundgewebe Geflechte bilden. Ich glaube fest, daß dies überall der Fall sein wird, wo eine zähere Volva vorhanden ist, die den Hut sich nicht ausbreiten läßt, so daß die auf andere Gewebe aufstoßenden Tramabildungen, ob es nun Zapfen oder Blätter sind, auswachsen und mehr oder weniger deutliche Gewebe bilden. Es ist also der Ring (annulus) der Amaniten seiner Anlage und Stellung nach ganz homolog dem "Hutteil" des Receptaculums von Ithyphallus, Dictyophora, Itajahya usw. (Ganz etwas anderes ist der Ring von Psalliota oder die Cortina der Cortinarii.) Es darf aber niemanden diese Homologie und anderes dazu verleiten, an eine Verwandtschaft der Phallaceen mit den Amaniten zu denken, wie es öfters geschehen ist. Denn nur die feste Volva ist bei beiden die Ursache zur Entstehung dieses Gebildes. Nach Fischer's Untersuchungen schließen sich die Clathraceen nach unten

sehr schön an die Hysterangiaceen an. Wie ich zeigte, ist der Unterschied zwischen Clathrus und Phallus aber nicht größer als der zwischen den Formen anderer Familien (ja sogar Gattungen) der Hymenomyceten. Die in Form und Größe wechselnde, jedoch zuerst fast immer zapfige Beschaffenheit der Hymenophore, die Form der Basidien mit ihren 6-8 ungestielten Sporen spricht für eine früh (spätestens am Beginne der Hydnaceae) erfolgte Abzweigung der Phalloideen vom übrigen Stamme der Hymenomyceten. Im System Maire's würden sie also einen Zweig der Cantharellineae darzustellen haben.

Bevor ich schließe, möchte ich noch eines Pilzes gedenken, der meiner Meinung nach den Phallaceen nahe stehen muß: Montagnites, Hennings stellte ihn in Engler-Prantl (Fig. 108 K) zu den Coprineae mit dem Hinweis, daß er mit Gyrophragmium verwandt ist. Hollós stellte ihn weil er berührt, Wolken von Sporenstaub abgibt, zu den Gastromyceten und zwar wegen des langen, holzigen und schuppigen Stieles zu Battarea, was sicher ganz falsch ist. So nahe wie Protubera (welche große Ähnlichkeit in ihrer Entwicklung sowohl mit Hysterangium als auch mit Clathrus zeigt, mit Clathrus die Volvagallert gemein hat, aber kein Receptaculum ausbildet) oder Hysterangium den Clathraceen steht, so nahe ist Montagnites den Phallaceen verwandt. Denn

- 1. besitzt der Pilz wie die Phalloideen eine dicke Mycelschnur,
- 2. eine vom Strunk leicht ablösbare Volva, welche zwei Ähnlichkeiten mit Ithyphallus schon Hollós aufgefallen sind,
- 3. einen hohlen, oben bald offenen bald geschlossenen Stiel, der oft einen solchen Kragen, Rand oder Wulst um diese Stielöffnung hat wie Ithyphallus (s. Engler-Prantl Fig. 108 K).
- 4. Die Hutsubstanz verschwindet, so daß die hier blättrige Gleba ohne Hut dasteht. Die von Hollós bei manchen Exemplaren gezeichnete dünne Huthaut (s. Hollós, Gastrom. Hung. T. I u. II) ist jedoch erhalten gebliebene Hutsubstanz.
- 5. Das von Hollós abgebildete junge Exemplar (l. c. T. II, 4) macht die Ähnlichkeit mit Phallus vollständig.

Zusammenfassung.

- 1. Clathrus ist eine mehrhütige Pilzform. Die Hutsubstanz ist die "Volvagallert".
- 2. Phallus ist einem einhütigen Clathrus vergleichbar.
 3. Der bis jetzt "Hut" genannte Teil des Receptaculums der Phallaceen ist homolog dem Ring der Amanitae und verdankt in

beiden Familien der festen Volva und dem dichten Grundgeflecht seine Entstehung.

- 4. Die fertilen und sterilen (= Receptaculum) Tramavorwölbungen sind nicht Platten sondern in ihrer ersten Anlage zapfen, keulen- oder kopfförmig. Die fertilen Urzapfen teilen und verzweigen sich später. Aus der Zapfenform erklärt sich die Kammerform der Hohlräume des Receptaculums, die grubigen Vertiefungen des "Hutes" bei *Ithyphallus* sowie die übrigen Skulpturformen.
- 5. Das Receptaculum dürfte ein Atmungsorgan für die auf dasselbe hinwachsenden Hymenophore sein.
- 6. Die Tramapalisade bildet im Kontakt mit dichterem Grundgeflecht Pseudoparenchym oder doch festeres Geflechte aus (gegenüber leeren Räumen entstehen aus ihr Basidien, bei direkter Berührung der Zapfenäste verschmelzen die Tramahyphen an diesen Stellen miteinander).
- 7. Die zapfige Form der Hymenophore deutet mit anderem auf eine Abzweigung der Phalloideen spätestens vom Beginn der Hydnaceen hin. In Maire's System halte ich sie daher für einen Zweig der Cantharellineae.
 - 8. Montagnites ist den Phallaceen verwandt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: 49 1924

Autor(en)/Author(s): Lohwag Heinrich

Artikel/Article: Der Übergang von Clathrus zu Phallus. 237-259