Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Mykologische Studien.

IV. Zur Entwicklungsgeschichte von *Mutinus caninus* (Huds.) Fr.

Von

H. Lohwag (Wien).

(Hierzu 1 Textfigur und Tafel 17 u. 18.)

Mutinus caninus, die Hundsmorchel, ist ein Verwandter des *Phallus impudicus*, der Gichtmorchel. In mehreren Arbeiten (Lohwag, 1924, 1926 I und II, 1928) wurden die morphologischen Verhältnisse der Phallaceen eingehend erörtert. *Phallus* stellt danach einen einhütigen Pilz dar, dessen Stiel einen glockigen Hut trägt, welcher auf der Unterseite koralloide Hymenophore entwickelt. Deren Enden erzeugen jenes Gebilde, das bisher als Hut bezeichnet wurde und nach Abfließen der grünen Glebamasse durch seine wabigen Vertiefungen auffällt und dem Pilz eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Morchel verleiht. Da es von den Enden der Hymenophore gebildet wird, liegt es zwischen Stiel und Gleba (= Hymenial) und entspricht daher in jeder Hinsicht der Manschette der Amaniten. Wie diese infolge ihrer Entstehung von Lamellenschneiden nach der Abtrennung von diesen gerieft erscheint, so ist jene als Abguß der Enden koralloider Hymenophore grubig vertieft. Die eigentliche Hutsubstanz ist außerordentlich schwach, so daß sie übersehen wurde. Dieser Huttrama entspringt nach außen eine Hutvolva wie bei *Amanita*. Bei dieser Gattung zerreißt die Volva in verschiedener Art und bildet die Hutflocken. Bei *Phallus* ist die

Volva gallertig und fest mit der äußersten Hüllhaut, welche ich primäre Peridie nenne, verbunden.

Die Kammerung der Stielwand von *Phallus*, welche die Eigenartigkeit dieses Gebildes bewirkt, ist auf Hymenophore des Stieles zurückzuführen, wie sie auch bei Hydnaceen als herablaufende Stacheln, bei Agaricaceen als zarte Stielleisten oder -riefen, bei Boletaceen als Stielnetze in Erscheinung treten. Da bei *Phallus* die Hymenophore koralloid sind, müssen auch die reduzierten Stielhymenophore eine ähnliche Form haben, also zapfig oder etwas verzweigt sein. Diese lassen aus ihrem Hymenium eine pseudoparenchymatische Schicht hervorgehen, wie die Huthymenophore die pseudoparenchymatische Manschette erzeugen. Da die Stielhymenophore schließlich verquellen, sind Kammern vorhanden, welche pseudoparenchymatische Wände besitzen.

Die augenfälligste Demonstration der geschilderten morphologischen Verhältnisse gelingt durch „ein Experiment mit *Phallus*“ (Lohwag, 1928). Die dadurch erzwungene verkehrte Stielentfaltung gelang mir zuerst bei *Mutinus caninus* (1926, II, Fig. 11). Von den zahlreichen von Herrn Fachlehrer Gutsmann in Kammer am Attersee gesammelten Eistadien, die er mir in frischem Zustande übergab, verwendete ich nur wenige zu diesen Experimenten, die meisten konservierte ich in Alkohol. Von einigen verfertigte ich im Sommer 1927, den ich zur Gänze der Aufarbeitung des verschiedensten konservierten Materials opferte, Mikrotomschnitte, die mit Safranin, Gentianaviolett und Orange gefärbt wurden. Mich interessierte besonders der auffallende Unterschied von *Mutinus* gegenüber *Phallus*, daß jenem die Manschette fehlt, die Gleba daher dem oberen Stielteil direkt aufsitzt. Ferner ist der obere von der Gleba bedeckte Stielteil stark verschieden von dem übrigen Stiel, was bei *Phallus* nicht der Fall ist. Der obere Stielteil von *Mutinus* besitzt sehr dicke Kammerwände, die Kammern sind nach innen offen, so daß dieser Teil von innen gesehen wabig erscheint, während der übrige Stiel aus viel zarteren Kammerwänden aufgebaut ist und von innen querrunzelig erscheint. Auffällig ist gewiß, daß *Phallus* eine Manschette hat, die so weit herunterreicht wie die Gleba und daß der Stiel von *Mutinus*, so weit ihm die Gleba aufliegt, eine andere, und zwar unbestreitbar festwandigere Beschaffenheit aufweist als der übrige Stielteil. Es tritt also in beiden Fällen in dieser Stielgegend eine auffallende Erscheinung zutage, und zwar genau so weit, als die Gleba reicht. Nur wer alles abstreitet oder wer nichts sieht, wird hier einen Zusammenhang ablehnen können.

Ich möchte an diesem Punkt eine Feststellung machen, die für mich nicht ohne Belang ist. In vielen Besprechungen meiner Arbeiten, mit denen ich sonst recht zufrieden sein kann, fällt mir auf, daß meine gewissenhafte Zitierung der Literatur so ausgelegt wird, wie wenn ich mich nur mit der Literatur und nicht mit dem Objekte beschäftigt hätte. Inzwischen habe ich mich immer bemüht, alles, soweit es mir möglich war, selbst nachzuprüfen. Daß bei einem Überblick über unsere Kenntnisse von der Entwicklungsgeschichte der verschiedensten Pilze eine persönliche Nachprüfung aller Fälle unmöglich ist, weiß jeder, der sich bemüht, die winzigen Jugendstadien irgendeines Pilzes zu finden. Man kann aber, was ich nach Möglichkeit getan, jedes Stadium untersuchen, ob seine morphologischen Verhältnisse mit den in der Literatur zugänglichen Schilderungen über die Entwicklung übereinstimmt oder nicht. Wenn mir in den meisten Fällen nur ältere Stadien zur Verfügung standen und ich auf Grund deren Untersuchung und des Studiums der Arbeiten anderer über die Jugendstadien zu einer entgegengesetzten Meinung wie die bisherige gekommen bin, so ist dieser Fall ja nicht so selten. Bisher habe ich es immer absichtlich unterlassen zu erwähnen, daß meine eigene Beobachtung mit einer anderen, älteren Beobachtung übereinstimmt, sondern ich erwähnte bloß die Erstbeobachtung. Andererseits ist dafür, daß, wie ich wiederholt ausgeführt habe, *Phallus* und seine Verwandten einen einhütigen Pilz, *Clathrus* samt seinen Verwandten jedoch einen mehrhütigen Pilz darstellt, ein sorgfältigerer Beweis, als daß die fertigen und die Entwicklungsstadien aufs genaueste damit übereinstimmen, nicht zu erbringen. Wenn sich dies mithin so verhält, dann haben wir die Phallaceen und Clathraceen nicht als zwei durch auffällige Gleichheiten ausgezeichnete, einander fernstehende Parallelformen anzusehen wie u. a. Burt (1896, p. 370) auf Grund der von ihm aus seinen eigenen Beobachtungen gezogenen Schlüsse feststellt, sondern nur als verschiedene Fruchtkörperformen innerhalb einer Familie, welchen Schluß jeder aus den bisher bekannten Untersuchungen über die Entwicklungsstadien und aus den fertigen Fruchtkörpern ziehen kann und muß.

Auch im vorliegenden Falle lassen sich an den reifen Fruchtkörpern der Eier von *Phallus* und *Mutinus* die Ursachen für einige auffallende Unterschiede klar erkennen:

Bei *Phallus* reicht die Hutgallerte, die Gleba und die Manschette im Eistadium fast bis an die Basis des Stieles, so daß nur ein kleiner Teil desselben außerhalb des Bereiches der Manschette

liegt. Dieser untere Teil kann sich nach Sprengung der Eihaut ohne weiteres durch Glättung seiner zusammengeknitterten Kammerwände strecken, während der Teil, dem die Manschette anliegt, zunächst durch die schwache Verknüpfung mit der Manschette in seiner Entfaltung behindert ist. Erst nach Lösung dieser Verbindungen kann sich auch der obere Stielteil so glätten wie der untere. Die Existenz dieser Verbindung ergibt sich nicht nur aus dem Studium der Arbeiten von Ed. Fischer (1900) und Atkinson (1911), nach denen bei *Phallus impudicus* ein Indusium angelegt wird, welches durch Zwischengeflecht (in meiner Ausdrucksweise: Stielvolva) mit dem Stiel verbunden ist, sondern auch durch Prüfung median durchschnittener, reifer Eistadien (Lohwag, 1928), bei denen sich der Stiel nicht ohne weiteres abheben läßt, sondern erst von der Manschette losgelöst werden muß. Ist dies erfolgt und die Streckung des Stieles beendet, so lassen sich am Stiel keine verschiedenen Regionen unterscheiden.

Untersucht man hingegen ein reifes Ei von *Mutinus*, so fällt sofort auf, daß die Gleba nur bis beiläufig zur Stielmitte reicht und der Stiel bis dorthin eine derbe Konsistenz aufweist, während er von da ab bis zu seiner Basis ein deutlich zartwandigeres Gebilde ist, wie schon oben ausgeführt worden ist. Infolge der Dickwandigkeit der Kammerwände im Glebateile des Stieles kann dort eine Streckung nicht stattfinden sondern nur in der unteren Stielhälfte, die allein im fertigen Zustand mit dem *Phallus*-Stiele übereinstimmt, während der obere, klein bleibende Teil seine gegen die Stielhöhle grubige Beschaffenheit bewahrt. Würde bei *Phallus* die Manschette dauernd mit dem Stiel verbunden bleiben, so wären zwei Fälle möglich: Die Manschette ist so fest, daß sie den von ihr bedeckten Stielteil nicht zur Streckung kommen läßt. Dann müßte ähnlich wie bei *Mutinus* der von der Gleba bedeckte Stielteil von der unteren Hälfte verschieden sein. Es käme dann zu einer Erscheinung, wie sie Taf. I Fig. 9 in Lohwag (1928) abgebildet ist. Oder die Manschette ist gegenüber dem Stiel zu schwach, dann würde dieser bei der festen Verknüpfung einerseits und seiner unbehinderten Streckung andererseits die Manschette dehnen und sogar in Stücke reißen. Es käme dann zu einer ähnlichen Erscheinung, wie sie uns *Floccomutinus Zenkeri* P. Henn. (s. Engler und Prantl, 1900, Fig. 141) zeigt. Ob dieser Pilz tatsächlich diesen möglichen Fall darstellt, könnte nur durch das Studium der Entwicklung festgestellt werden.

Wenn wir mithin sehen, daß bei *Phallus* von der Gleba eine

Manschette gebildet wird, die zuerst den Stiel in seiner Entfaltung behindert, ferner, daß bei *Mutinus* der Stiel im Glebabereiche so verstärkt ist, daß er nie zur Streckung kommt, drängt sich einem unwiderstehlich der Gedanke auf, ob nicht bei *Mutinus* eine solche mit dem Stiele fest verwachsene Manschette vorhanden ist. Eine Lupenbetrachtung des Stieldurchschnittes im Glebateil eines reifen Eistadiums läßt nichts Sicheres darüber entscheiden. Man sieht zwischen Gleba und Stielwand eine sehr zarte, wässerige Haut; die Wände der Stielgruben bestehen aus drei Schichten, wovon die beiden äußersten gleich und hell gefärbt sind, während die mittlere dunkler und wässerig erscheint.

Schon um diese Verhältnisse aufzuklären, müssen wir zur mikroskopischen Betrachtung übergehen, jedoch zur Erklärung weiter ausholen. Die nun folgenden Bilder sind von älteren, aber nicht reifen Eistadien gewonnen.

Beginnen wir mit den Hymenophoren, von denen ich behaupte (Lohwag, 1924, 1926), daß sie koralloid sind. Dies zeigt sich in allen Schnittrichtungen und daher auch auf Taf. 17 Fig. 1, welche eine Mikroaufnahme (diese und die folgenden sind gemeinsam mit meinem Freunde Dozenten Cammerloher aufgenommen) eines Schrägschnittes darstellt, der in der Nähe des unteren Glebarandes verläuft und fast ein Querschnitt ist. Daher erscheint der Querschnitt des Stieles in der Mitte in schwach elliptischer Form. Um ihn herum liegt ein zartes Geflecht, welches von Ed. Fischer (1895) und Burt (1896) als „Zwischengeflecht" bezeichnet wird und aus welchem sich die Hymenophore bilden sollen. Wir werden gleich darauf zurückkommen und wollen uns zunächst über die anderen Teile orientieren. Auf die Zwischengeflechtspartie folgt nach außen die Gleba, welche aus zahlreichen koralloiden Hymenophoren besteht, deren Hauptäste gegen den Stiel zusammenneigen. Diese Hauptäste sehen wir gut im linken oberen Teil der Gleba. Aus einem Schnitte ist natürlich nicht sicher die tatsächliche Form der Hauptäste zu erschließen. Es können entweder dickere, drehrunde oder flächig verbreiterte Äste sein. Ich hebe dies deshalb hervor, weil Ed. Fischer die Hymenophore als Platten bezeichnet, während ich sie für drehrunde Zweige halte. Daß unter diesen auch plattenähnliche Formen auftreten können, ist sicher zu erwarten. Da aber die weitaus überwiegende Mehrheit der Hymenophore nicht diese Gestalt zeigt, halte ich es für richtiger, von koralloiden Ästen zu sprechen. Die seitlichen Verzweigungen der Äste verschmelzen miteinander, so daß labyrinthische Hohlräume entstehen, welche ringsum von der

Hymeniumpalisade ausgekleidet sind. Die Trama der Hymenophore entspringt einer Hyphenlage, die auf der linken Seite unseres Bildes deutlich zu erkennen ist und welche ich im Gegensatze zu der bisherigen Anschauung als die Huttrama ansehe. Denn bei allen hütigen Pilzen ist die Trama der Hymenophore die direkte Fortsetzung der Huttrama, was wir auch hier sehen können. Die Huttrama wird gegen außen von einer dunklen Linie deutlich und scharf abgegrenzt. Auf sie folgt die mächtige Volvagallerte und zu äußerst (in Taf. 17 Fig. 1 jedoch nicht mehr sichtbar) die äußerste, weiße Schicht des Eistadiums, welche kurz Eihaut heißen soll.

Nach Sprengung der Eihülle hält die Gleba fester mit dem Stiel als mit ihrer Hutsubstanz zusammen, obwohl sie doch aus letzterer ihre Entstehung nimmt und den Stiel nur nachträglich erreicht. Ja die Trennung der Gleba von der Eihülle erfolgt gerade in der Huttrama. Es wird dies begünstigt durch die bedeutend verschiedene Festigkeit der beiden aneinandergrenzenden Schichten: nämlich Huttrama und Volvagrenzhaut, worunter ich die dichtere Hyphenlage verstehe, die auf Taf. 17 Fig. 1 als dunkle Linie die Huttrama gegen die Volvagallerte abgrenzt. Auch bei vielen anderen Pilzen können wir dasselbe Verhalten sehen, daß entwicklungsgeschichtlich fremde Geflechte fester zusammenhalten als die aus einander entstandenen. Ich will nur darauf hinweisen, daß ich (1926) gezeigt habe, daß der Ring von *Psalliota*, *Lepiota* und der beringten Boleten im scharfen Gegensatz zur Manschette der Amaniten auf Tramahyphen des Hutrandes zurückzuführen ist, welche weit vorschießend den Stiel erreichen und so das Velum partiale bilden. Beim Aufschirmen nun erfolgt bei diesen Pilzen die Trennung nicht zwischen den beiden fremden Geflechten: Stielwand und Ring, sondern das Velum wird von seinem Ursprungsgeflecht längs des Hutrandes gelöst. Dabei ist nicht einmal nötig, daß die Ringhyphen mit der Stieloberfläche eine Verknüpfung eingehen, es genügt oft bloß die durch das Dickenwachstum des Stieles bewirkte Spannung. Wird dann in älteren Stadien der Stiel durch Wasserverlust wieder schlanker und dadurch die Lichte des bloß ansitzenden Ringes zu groß, so rutscht dieser herunter: annulus mobilis von *Lepiota*.

Während man bis jetzt als Peridie die drei Schichten: Volvagrenzhaut, Volvagallerte und Eihaut ansah, bezeichne ich als Peridie nur die äußerste dieser drei Häute, während die Volvagallerte entwicklungsgeschichtlich dem Hut angehört, also homolog der Volva der Amaniten ist, die beim Fliegenpilz bekanntlich in die Hutflocken zerreißt.

Auf Taf. 17 Fig. 1 ist nach rechts unten der Glebateil unterbrochen. Dies erklärt sich aus der Schnittführung. Der Schnitt tritt dort knapp unterhalb der Gleba von unten aufsteigend in den Hutteil ein. In dem glebafreien Teil fällt eine etwas dunklere Geflechtszone von halber Stielbreite auf, welche der schwarzen Volvagrenzhaut entlang zieht. Dies ist der unterste Teil der Huttrama; an den Seiten sieht man aus ihr deutlich Hymenophore entspringen. In anderen Schnitten dieser Serie entspringen Hymenophore auch dem mittleren Teile dieser Huttramazone. Sie ist ohne jede scharfe Grenze gegen das Zwischengeflecht. Solche Bilder haben eben begreiflicherweise zu der Ansicht geführt, daß die Huttrama und das Zwischengeflecht ein einheitliches Gebilde sind, in welchem sich frei die Gleba bildet. So schrieb Ed. Fischer (1895) „daß bei den Phalleen die Gleba ganz unabhängig von der Gallerte und vom Zentralstrang mitten im Zwischengeflecht entsteht. Ähnlich etwa wie die Knäuel der ersten Receptaculumanlagen von *Clathrus*, welche ja auch ganz unabhängig vom Zentralstrang und seinen Zweigen aus dem Zwischengeflecht auftreten". Es läßt sich aber auch bei den Knäueln der Receptaculumanlagen zeigen, daß sie nicht frei entstehen. Dies sieht man auch gut auf unserer Abbildung. Bekanntlich ist die Kammerung der Wand des Stieles und anderer Teile des Receptaculums der Phallineen eine ganz ungewöhnliche Erscheinung. Sie geht, wie Ed. Fischer als erster erkannt hat, auf Knäuel zurück, die z. B. beim Stiel an der Peripherie der Stielanlage auftreten. Die Knäuel sind von einer Palisade bekleidet und sind voneinander und gegen das Stielinnere durch enge Zwischenräume getrennt. Fischer hat auch erkannt, daß diese Knäuel homologe Gebilde der Hymenophore sind. Durch Auswachsen der Palisade in die Zwischenräume und die dort erfolgende Umwandlung in Pseudoparenchym und die allmähliche Verquellung des Knäuelinhaltes entstehen die Kammern der Stielwände mit ihren pseudoparenchymatischen Kammerwänden. Nun, wenn diese Kammeranlagen (Knäuel) homolog den Hymenophoren sind und letztere, wie ich gezeigt habe, erstens nicht frei im Zwischengeflecht, sondern aus der Huttrama entspringen und zweitens koralloide Form haben, so müssen erstere als reduzierte Stielhymenophore erstens der Stieltrama entspringen und zweitens eine zapfige oder schwach verzweigte Form haben. Es muß sich also eine Verbindung des Knäuelinnern mit der Stieltrama nachweisen lassen. Dies beobachtete Fischer im ganzen oberen (glebabedeckten) Stielteil, indem dort die Stielwand-

anlage „die Teilung in einzelne durch Einschnitte getrennte Lappen erkennen läßt". Weiter unten sah Fischer dieses Geflecht in Knäuel zerfallen. Der Ausdruck „Lappen" entspricht der Anschauung, daß es sich hier wieder um plattige Gebilde handelt, ähnlich wie der Ausdruck Tramaplatten beim Hymenial verwendet wurde. Es sind aber jedenfalls, wie aus Längs- und Querschnitten zu sehen ist, zapfige Gebilde, die als Verwandte von koralloiden Hymenophoren auch schwach verzweigt sein können. Wenn uns sehr oft Knäuel zu Gesicht kommen, so erklärt sich dies (s. Lohwag, 1924, 1926) daraus, daß diese Stielhymenophore rasch kopfig anschwellen, während ihr Basalteil schwach bleibt, so daß wir beim Schneiden dieser kopfigen oder koralloiden Gebilde viel häufiger die Endteile allein treffen werden, wodurch der Eindruck von Knäueln, die ganz isoliert liegen, entsteht. Auch auf dem Stielquerschnitt der Taf. 17 Fig. 1, welcher im kleineren Durchmesser samt den Stielhymenophoren über 400 μ, also fast einen halben Millimeter beträgt, sind diese Gebilde zu sehen, und zwar oben Knäuel, sonst zumeist kopfig angeschwollene und verzweigte Zapfen. Sie sind deswegen deutlicher sichtbar, da die erwähnten Zwischenräume als hellere Partien zwischen ihnen hervortreten. Was diese Abstände erhält, wieso kein Stielhymenophor mit dem anderen seitlich verschmilzt, ist nicht sicher zu sagen. Doch fällt uns bei der Gleba auf, daß nur die Enden der Hymenophorzweige miteinander verwachsen, während die von der Palisade überzogenen Kammerräume, auch wenn sie noch so enge sind, erhalten bleiben. An den Enden wachsender fertiler Hymenophore befindet sich aber keine Palisade, dort treten die Tramahyphen heraus und bilden immer neue Basidienbüschel. Über die strittige Beschaffenheit der Enden der fertilen Hymenophore werden wir später ins Reine kommen. Die sterilen Stielhymenophore stellen ihr Längenwachstum sehr bald ein und wir sehen sie daher auf allen Seiten von der dunkler färbenden Palisadenschicht begrenzt. Vielleicht sind es über die Palisade vorspringende Hyphenelemente, welche die Zwischenräume erhalten, wie doch bei *Coprinus*-Arten die Cystiden die Lamellen voneinander getrennt halten.

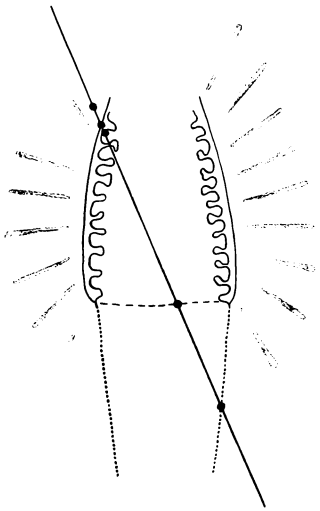
Zum Schlusse wollen wir noch das Bild bezüglich der Enden der fertilen Hymenophore, also des Hymenials, genauer besehen, von denen Fischer behauptet, daß sie mit Hymenium stets bekleidet bleiben, während Burt sie unbedeckt, also offen sieht. Es ist diese Entscheidung sehr wichtig: Sind die Hymenophorenden nicht mit Hymenium bedeckt, sondern offen, d. h. tritt die Trama dort

frei heraus, so ist damit die Möglichkeit gegeben, daß weit hinausschießende Tramahyphen die Stielwand erreichen und sich mit ihr mehr oder weniger enge verknüpfen, genau so wie wir es oben von den Tramahyphen des Hutrandes geschildert haben, welche dadurch zu Ringbildungen Veranlassung geben. Sind aber die Hymenophorenden deutlich mit der Hymeniumpalisade bekleidet, so fällt die Möglichkeit einer Verstärkung von dieser Seite her weg, sofern zwischen den Enden der Hymenophore und der Stielwand ein Zwischenraum vorhanden ist, der entweder leer oder hyphenarm ist. In unserer Taf. 17 Fig. 1 ist nun deutlich zu sehen, daß erstens zwischen Gleba und Stiel ein ziemlich breiter, zarthyphiger Raum ist und daß zweitens die als dunkler gefärbte Linie erkenntliche Hymeniumpalisade alle Hymenophorenden umgibt. Daraus darf man aber nicht schließen, daß sie tatsächlich geschlossen sind. Denn man muß sich vergegenwärtigen, daß man nur dann das tatsächliche Verhalten des Hymenophorendes erhält, wenn man einen Achsenschnitt durch den Hymenophor legt oder der Schnitt, wenn auch schräg, doch durch das Hymenophorende geht. Querschnitte oder Schrägschnitte, durch welche die Hymenophorenden nicht getroffen werden, müssen immer die so erhaltenen scheinbaren Enden als von Hymenium umschlossen zeigen. Nun laufen die Hymenophore bei *Mutinus* im oberen Teile der Gleba schräg herunter gegen die Mitte, die im mittleren Teile haben eine horizontale Richtung, die des untersten Teiles laufen schräg hinauf. Man wird also bei Querschnitten durch die Gleba nur in der Mitte Hymenophorenden durchschneiden, ober- und unterhalb jedoch wird man schräge Querschnitte der Hymenophore erhalten, die immer von Hymenium umgeben sind, während die angeschnittenen Hymenophorenden zu anderen nicht in der Schnittebene liegenden Hymenophoren gehören und daher nicht in ihrem Hyphenverlauf verfolgt werden können. Obendrein verfärben sich ja nur die Palisadenelemente so tief, so daß die Tramaelemente mit dem Zwischengeflecht verschwimmen.

In gleicher Weise muß man sich dies bei Längsschnitten durch den Fruchtkörper vor Augen halten. Nur bei einem idealen Medianschnitt erhielte man die offenen Hymenophorenden. Ein solcher Medianschnitt gelingt aber kaum, da die Orientierung des Fruchtkörpers nach den äußerlich erkennbaren Anhaltspunkten (z. B. der Basis am Mycelstrangansatz) noch immer zu Ungenauigkeiten führt und obendrein die Fruchtkörper im Ei meist etwas verkrümmt und verlagert erscheinen. Man wird sehr viele Hymenophorenden

auch bei einem Schrägschnitt erhalten, wenn man diesen so durch die Gleba legt, daß die Richtung der oberen herablaufenden und die der unteren hinauflaufenden Hymenophore in seine Ebene fällt. Einen derartigen Schnitt zeigt Taf. 17 Fig. 2, und wir sehen, daß fast alle Hymenophore am Ende nicht von Hymenium bekleidet sind. Besonders auffallend ist diese Erscheinung bei den starken Ästen, deren zarte Trama ohne Grenze in das zwischen Gleba und Stiel liegende Geflecht verschwimmt. Die kleineren Äste besitzen eine viel dichtere Trama und heben sich besser ab. Die Hymenialpalisade ist wieder als dunkle Linie deutlich erkennbar, so daß wir scheinbar eine gekammerte Gleba sehen, während sie in Wirklichkeit von labyrinthischen Räumen durchzogen wird. Die Hymenialpalisade läßt auch die halben Kammern hervortreten, die am Ende der Hymenophore infolge des Verschwimmens der Hymenophorenden entstehen. Zwischen den beiden Glebahälften liegt der Stiel, der infolge der schrägen Lage des Schnittes auch oben von Zwischengeflecht und Gleba umgeben wird. Aus demselben Grunde erscheint auch die Schnittfigur durch die Stieltrama statt kreisrund stark in die Länge gezogen. Was die Stielkammeranlagen betrifft, so sieht man auf der linken Seite mehrere ganz klar mit dem Stielinnern in Verbindung und kann ihre zapfig-kopfige, plump verzweigte Gestalt erkennen. Weiter weg vom Stielinnern können natürlich infolge der Schnittlage nur Knäuel in Erscheinung treten, da wir hier nur die Enden der klobigen Äste anschneiden. Die Zapfen und die scheinbaren Knäuel sind auf ihrer ganzen Oberfläche von einer dunklen Linie umsäumt, die, wie schon angeführt, der Hymenialpalisade homolog ist. Die helleren Zwischenräume lassen alle Gebilde deutlicher hervortreten. Doch eine Erscheinung muß besonders unsere Aufmerksamkeit erwecken: die obere Hälfte des Stieles ist von einem dunklen, breiteren Streifen umsäumt, der sich nach unten verschmälert und auskeilt. Auf der linken Seite umsäumt er beiläufig drei Viertel der sichtbaren Stielpartie, rechts etwas mehr als die Hälfte dieser Stielseite. Dieser Streifen ist die von Ed. Fischer mit m bezeichnete Zone dichteren Geflechtes. Sie ist, wie schon Ed. Fischer ausführte, durch einen Zwischenraum (Interstitium) von den Stielkammern getrennt. Sie reicht so weit, als die Gleba reicht. Im Bilde sieht dies nicht so aus, da die Gleba noch viel tiefer unten zu sehen ist. Wir müssen uns aber wieder die durch die schräge Lage des Schnittes gegebene Sachlage vor Augen führen. Der Schnitt hat den Stiel unterhalb der Gleba getroffen und geht steil hinauf, so daß er erst die untersten,

nach oben gerichteten Hymenophore der Gleba erreicht und dann erst die durch die Zone m umsäumte Stielpartie. Textfig. 1 wird das Gesagte besser verständlich machen; der Stiel ist oben (die unterhalb der Zone m liegende Stielwand ist durch Punktierung angedeutet; in Wirklichkeit ist sie auch gekammert) von der Zone m bedeckt, die Hymenophore laufen alle beiläufig gegen einen in der oberen Stielpartie gelegenen Punkt. Die schwarze Linie gibt die Richtung unseres Schnittes an. Die schwarzen Punkte deuten die wichtigsten Stellen an: der unterste Punkt fällt beiläufig mit



Textfig. 1. Schemabild (nach meinen Angaben in liebenswürdiger Weise von Herrn Dr. Praus-müller gezeichnet). In der Mitte der Stiel mit seinen kopfigzapfig-koralloiden Hymenophoren umgeben von der Zone m; unterhalb ist der (in Wirhlichkeit hier ebenfalls gekammerte) Stiel durch Punktierung angedeutet, die Hauptäste der fertilen Hymenophore als Striche angedeutet, um ihre Wachstumsrichtung hervorzuheben. Bei der durch die schwarze Linie angegebenen Schnittrichtung, die oben und unten genau in die Richtung der Haupthymenophore fällt, müssen im Gegensatz zu der in Taf. 17 Fig. 1 dargestellten Lage sehr viele Hymenophorenden durchschnitten werden, so daß wir nicht wie in Taf. 17 Fig. 1 die ihrer Enden beraubten Hymenophore, sondern deren tatsächliches Verhalten an ihrem Ende sehen.

unserem unteren Bildrand zusammen, der nächste Punkt ist jene Stelle, wo der Schnitt die Zone m erreicht, dann folgt der Punkt des Schnittaustritts aus der Stielwandung, dann der Schnittpunkt mit der Zone m, hierauf durchquert er das Zwischengeflecht, um auch oben in die Gleba einzutreten, und zwar in der Richtung der Hymenophore. Um unsere Taf. 17 Fig. 2 zu erhalten, müssen wir uns natürlich denken, daß der Schnitt in Textfig. 1 um 90° nach links gedreht wird, denn wir sehen ja den Schnitt von der Fläche. Man sieht Taf. 17 Fig. 2 deutlich, besonders auf der linken Seite des Bildes, daß die untersten Hymenophore nach oben, und zwar gegen die verdickte Stielpartie hin verlaufen. [Da die Schnittfigur der Stieltrama eine Ellipse ist, deren große Achse beiläufig $3^1/_2$ mal so groß ist als die kleine Achse, die uns ja den wahren Dickendurchmesser des Stieles ungefähr angibt, so muß der Schnitt beiläufig einen Winkel von 75° mit der Horizontalebene einschließen. Mit dieser Steilheit stimmt

auch die Vielreihigkeit der im oberen Teil des Stieles angeschnittenen Stielhymenophore (Knäuel) überein.] Es stimmt also genau, daß die Zone m auf den Bereich der Gleba beschränkt ist. Stammt die Zone vom Stiel oder von der Gleba? Wenn sie sich von ersterem herleitet, wieso entsteht sie nur dort, wo der Einfluß der Gleba besteht? Ist sie hingegen ein Gebilde, das auf die Gleba zurückzuführen ist, wieso liegt dann zwischen ihr und der Gleba eine so breite geflechtsarme Zwischenpartie? Doch wir haben diese zarte Geflechtsbeschaffenheit schon bei den größeren Tramaästen kennengelernt. Wir sehen sie auch deutlich bei der Huttrama (Taf. 17 Fig. 1 u. 2). Wenn also die Hut- und Teile der Hymenophortrama so locker sind, so ist es doch ganz gut möglich, daß auch die Zwischenpartie von Tramahyphen erfüllt ist, und zwar von den Hyphen der ausgewachsenen Hymenophortrama. Die Zone m wäre dann das Ende dieser Tramapartie, das sich infolge der Bremsung durch die Stielwand wieder zu einem palisadenartigen Geflecht verdichtet hat. Daß zwischen diesem und der Palisade der Stielkammerwände wieder ein schmaler hyphenarmer Raum (Interstitium) besteht, ist nicht merkwürdig, sondern geradezu zu erwarten, da wir doch dieselben Zwischenräume auch zwischen den Kammerwänden des Stieles finden. Es muß dieselbe Ursache sein, welche auch diese Palisaden nicht zusammenkommen läßt. Wir sehen im oberen Stielteil, daß sich die Kammern gegeneinander sogar polyedrisch abplatten, was nur durch Pressung bei beschränkten Raumverhältnissen erfolgen kann und trotzdem bleibt der Raum erhalten. Es wurde bereits oben mitgeteilt, wie dies erklärt werden könnte.

Was die Größenverhältnisse anlangt, so beträgt der Breitendurchmesser der Stieltrama allein über 400 μ, samt Stielkammern und Zone m 820 μ. Wir haben also gegenüber Taf. 17 Fig. 1 eine ungefähr doppelt so große Anlage vor uns.

Es bleibt noch eine Erscheinung zu erklären, die gegenüber *Phallus* sehr auffällig ist. Dort bilden die Hymenophorenden ein pseudoparenchymatisches Geflecht, die Manschette, welche nach außen grubige Vertiefungen aufweist. Die Wände derselben sind schon in jungen Stadien als gegen die Gleba vorspringende Leisten zu erkennen. Ich (1924) habe auf Grund von Ed. Fischer's (1886) sorgfältigen Untersuchungen ausführlich darlegen können, wieso es zu diesen Gruben kommt und daß sie als Abgüsse der zapfigen Hymenophorenden solche Gestalt haben müssen. Daß die Gruben nicht rundlich, sondern vielkantig sind, erklärt sich wieder aus der gegenseitigen Abplattung der gedrängten Hymenophorenden.

Wieso entstehen nun hier bei *Mutinus* nicht solche Gruben in der Zone m?

Dies erklärt sich aus der verschiedenen Dichte des Zwischengeflechtes bei *Phallus* und *Mutinus*. Das Zwischengeflecht stellt in meiner Anschauung die Stielvolva dar, d. h. ein Geflecht, dessen Hyphen der Stielanlage entspringen. Weil es sich bei den Pilzen immer um Geflechte und nicht um Gewebe handelt, so sind die Anlagen der meisten Teile von verschwommenen Umrissen, da einzelne Hyphen über die Anlage hinausschießen. Nur wo Hymenium auftritt, ist die Begrenzungslinie scharf. Daß eine Stielvolva vorhanden ist, zeigt sich gut in Taf. 17 Fig. 1, wo die Stielhymenophore in diese Volva eingehüllt und daher auch wenig scharf geschieden sind. Wie weit an dem grauen Saum die Zone m beteiligt ist, läßt sich an diesem Schnitt nicht mit Sicherheit sagen. In diesem Stadium muß sie schon vorhanden sein. Daß dieser Schnitt den Stiel in der Zone m trifft, geht klar aus seiner aufsteigenden Richtung und daraus hervor, daß er nur sehr knapp unter der Gleba rechts unten eingetreten ist, da das glebafreie Stück so schmal ist und da ferner die Huttrama noch getroffen wurde. Aus einer Ansicht, wie sie uns Taf. 17 Fig. 1 zeigt, könnte man daher auch denken, daß die Zone m nichts anderes als die Stielvolva ist. Dem widerspricht aber, daß m nur im glebabedeckten Teil des Stieles auftritt, während die Volva den ganzen Stiel umhüllt, und daß nicht einzusehen ist, warum sich die Volva in einer Zone verdichten oder gar palisadenartig zusammenschließen soll. Aber nicht allein der Stiel besitzt eine Volva, sondern alle Teile eines Pilzes mit Ausnahme der Hymenialpalisaden. Daher ist auch die Hutunterseite zuerst in eine Volva gehüllt und es läßt sich nicht angeben, wie weit das zwischen Stiel und Hutunterseite gelegene Zwischengeflecht der Stielvolva und wie weit der Hutunterseitenvolva angehört, da beide ineinander verschwimmen. Es soll daher der Ausdruck Zwischengeflecht weiter angewendet werden, auch wenn wir überzeugt sind, daß es sich um Volvageflechte handelt, weil sich der Ausdruck eingebürgert hat und kurz ist. Dies gilt aber nur für das zwischen Gleba und Stiel liegende Geflecht, während die Huttrama, welche wegen ihrer ähnlichen Beschaffenheit auch zum Zwischengeflecht gerechnet wurde, nicht dazu gerechnet werden darf; sie wird daher in vorliegender Arbeit nur unter der richtigen Bezeichnung Huttrama angeführt.

Welche Verschiedenheiten ergeben sich nun daraus, daß bei *Phallus* das Zwischengeflecht viel dichter ist als bei *Mutinus*?

Wenn Hymenophorenden gegen ein anderes Geflecht stoßen, so sehen wir allgemein (Lohwag, 1926), daß die Hyphen der Hymenophorpalisade in dieses Geflecht hineinwachsen, sich aufblähen und so ein pseudoparenchymatisches Geflecht erzeugen. Sind die Enden der Hymenophore wie bei *Phallus* als Enden koralloid verzweigter dicker Äste mehr oder weniger halbkugelig, so werden bei Aufstoßen auf dichteres Geflecht rasch pseudoparenchymatische Kappen um sie gebildet. Da die Hymenophore sehr eng stehen, so werden diese nebeneinanderliegenden Kappen ein einheitliches Geflecht erzeugen, das — von der zerfließenden Gleba befreit — von außen betrachtet, grubige Vertiefungen zeigen muß. So erklärt sich die Skulptur der Manschette von *Phallus*. Durch die Entstehung der Manschette wird die Gleba gegen das Zwischengeflecht förmlich abgemauert, die durch weitere Verzweigung entstehenden labyrinthischen Kammerräume in der Gleba sind daher vollständig hyphenleer und die Palisade kann sich in fertiles Hymenium umbilden. Bei *Mutinus* können die vorschießenden Tramahyphen der Hymenophorenden das zarte Zwischengeflecht durchwachsen und werden erst knapp an der Stieloberfläche gebremst und ihre Enden können sich palisadenartig massieren. Da sich die Tramahyphen bis dorthin allenthalben nach allen Richtungen ergossen haben, so können hier keine Kappen entstehen, sondern die Palisade wird sich den Unebenheiten der Stieloberfläche anlegen und entsprechend den breiten Köpfen der Stielhymenophore eine sanftwellige Fläche bilden, so daß eine freilich viel schwächere, aber umgekehrte Skulptur wie bei der Manschette von *Phallus* zustande kommen wird (s. linke Seite des Stieles der Taf. 17 Fig. 2). Ed. Fischer und Burt sahen nun am Stiel an der Übergangsstelle des oberen starkwandigen Teiles zum unteren außerhalb der Stielknäuel aus der Zone m Kammern entstehen, die nach außen, gegen die Gleba hin, offen sind; die Bilder beider Autoren sind überzeugend klar. Aus diesen Kammern gehen nach Burt die Poren hervor, die man nach der Streckung des Stieles an seiner Oberfläche beobachten kann. Diese verkehrt liegenden Zapfen (Kammern) ließen sich so erklären, daß in diesem Teile die aus der Gleba vordringenden Hymenophorenden sich ähnlich wie die von *Phallus* verhalten und solche Abgüsse bewirken. Als fördernde Umstände könnte größere Dichtigkeit des Zwischengeflechtes dieses Teiles bei geringerer Breite u. dgl. in Betracht kommen, was ich nicht beurteilen kann, da ich leider auf meinen Schnitten diese Erscheinung nicht oder nur unsicher (s. Taf. 17 Fig. 2, linke Stielseite) finden konnte. Des-

wegen zweifle ich aber nicht im geringsten an der Richtigkeit der Beobachtung.

Um über die Verhältnisse bezüglich der Zone m besser orientiert zu werden, ist es notwendig, eine stärkere Vergrößerung anzuwenden. Taf. 17 Fig. 3 stammt von demselben Exemplar wie Taf. 17 Fig. 2, aber von einem anderen Schnitte dieser Serie. Das abgebildete Stück ist in Wirklichkeit 960 μ lang und 740 μ breit, also nicht einmal 1 qmm Fläche. Um die Hyphen so kräftig in Erscheinung treten zu lassen, mußte ich beim Kopieren mit viel Bromkali arbeiten. Rechts liegt die Gleba mit deutlich dunkler gefärbter Palisade. Aus dem breiten Hymenophor in der Mitte strahlen die Tramahyphen fächerförmig in den Zwischengeflechtsraum der an dieser Stelle mithin bis zu seiner Mitte deutlich nur aus Tramahyphen besteht. Links ist gerade noch ein Stück der Stieltrama, oben und unten je ein zapfig-kopfiger Stielhymenophor, sonst „Knäuel" zu sehen, die, wie wir schon wissen, nichts anderes als tangential getroffene Stielhymenophore sind. Zwischen diesen Stielwandbildungen, deren ganze Oberfläche mit einer dunkler verfärbten Palisade bekleidet sind, treten die Zwischenräume hervor. Fischer bemerkt, daß diese „Interstitien" von zahlreichen Hyphen transversal durchsetzt werden. Dies ist auch in Taf. 17 Fig. 3 deutlich zu sehen, so daß die Palisade an manchen Stellen fein fransig erscheint. Außen legt sich an die Stielkammern die dichte Zone m an, welche nicht überall durch einen deutlichen Zwischenraum von diesen getrennt ist, was auch bei der schwächeren Vergrößerung Taf. 17 Fig. 2 stellenweise festgestellt werden kann. Nach Taf. 17 Fig. 3 ist die Entfernung der Zone m von den deutlich erkennbaren Tramahyphen der Gleba so gering, daß die Entstehung der Zone m von der Glebaseite her recht annehmbar erscheint. Ich war ursprünglich die längste Zeit im Zweifel, ob die Zone m nicht doch ein Stielgebilde ist, da sie Ed. Fischer (1886) auch bei *Ithyphallus tenuis* konstatierte. Bei *Phallus* wird aber bekanntlich die Hymenophortrama durch die Entstehung der Manschette abgeriegelt, also wäre die Zone m bei diesem nicht zu erwarten. Da wir aber wissen, daß bei *Dictyophora* zwischen Manschette und Stiel das Netz entsteht, das in ähnlicher Weise wie die Manschette von der Gleba aus entstehen muß, so muß man annehmen, daß einige Tramahyphen über die Manschette hinaus gegen den Stiel gelangen und dort, nochmals auf dichteres Geflecht stoßend, zur Bildung pseudoparenchymatischer Geflechte schreiten. Auf Grund der Bilder von Atkinson (1911) habe

ich (1926, I) die Entstehung des *Dictyophora*-Netzes und dessen Reste bei *Phallus* zu erklären versucht.

Fischer hat, wie erwähnt, die Stielknäuel als homologe Gebilde der Gleba und die pseudoparenchymatischen Wände der Stielkammern als mit dem Hymenium homolog erkannt. Burt sagt hingegen: Obwohl sich beides, das Receptaculum und die Gleba, von dem zuerst garbenähnlichen Kopf des Markgeflechtes differenziert, so scheinen doch die pseudoparenchymatischen Wände des ersteren nichts mehr unmittelbar, weder im Ursprung noch in der Art der Bildung, mit dem Hymenium gemeinsam zu haben. Es gibt keinen richtigen Grund, die zwei Strukturen für homolog zu halten.

Wegen der Art der Entstehung der Teile sieht er keine Parallele mit den Clathreen, eher mit der Bildung des Hutes der Agaricineen.

Gerade aus der letzten Annahme hätte Burt die Unrichtigkeit seiner ersten erkennen können. Da es sich bei *Mutinus* um einen einhütigen Pilz handelt, was allein gemeinsam mit den Agaricineen ist, so sehen wir doch gerade bei diesen, daß die am Stiel herablaufenden Striche nichts anderes als rudimentäre Blätter sind. Dementsprechend ist es in unserer Ansicht, nach der die fertilen Hymenophore koralloid sind, sonnenklar, daß die rudimentären Stielhymenophore diejenige Beschaffenheit aufweisen müssen, die sie tatsächlich besitzen. Daß diese beiden Gebilde gegeneinander gerichtet sind, kann nicht im geringsten gegen die Homologie angeführt werden, da dies doch nur die Folge eines einhütigen Fruchtkörpers ist. Bei *Clathrus* wird die Homologie der beiden Gebilde noch deutlicher, was aus der anderen Stellung der beiden Gebilde infolge des vielhütigen Fruchtkörpers zu erklären ist.

Ich verlasse somit meine frühere Anschauung über die Zone m, daß es sich um eine reduzierte Anlage einer zweiten Reihe von Stielkammern handeln könnte, sondern bin zu der Überzeugung gekommen, daß es sich um eine auf die Gleba zurückzuführende Bildung handelt. Die entgegenstehenden Bedenken erscheinen mir auf Grund meiner Präparate entkräftet, so daß ich hoffen kann, daß ich mit meiner Anschauung nicht allein bleiben werde. Wenn in der weiteren Entwicklung die Interstitien zum Teil durch ein von der Palisade gebildetes pseudoparenchymatisches Geflecht erfüllt werden, das nach Verquellung der Hyphen der Kammern also der Stieltrama, die Festigkeit des Receptaculums bewirkt, so ist die oben beschriebene größere Festigkeit und Wandstärke des von der Gleba bedeckten Stielteiles aus der Verstärkung

durch die Palisadenzone m verständlich. Näheres wird sich später ergeben.

Taf. 17 Fig. 4 stellt einen ungefähren Querschnitt vor. In der Mitte ist der Stiel mit seinen Hymenophoren zu sehen, von denen einige deutlich als Zapfen des Stieles, andere als Knäuel erscheinen, bei einigen ist der Stielteil noch gerade angeschnitten, der wie ein schwacher Verbindungsschatten aussieht. Um die Kammerreihe ist die Zone m gut sichtbar, dann folgt das helle Zwischengeflecht, hierauf die Gleba. Auch in diesem Querschnitt sind einige bedeutend kräftigere Äste zu sehen. Die Enden vieler Hymenophore sind von einer schwächer gefärbten Frontlinie abgegrenzt, welche sich bis fast an die Zone m vorschiebt. Die Breite dieser Frontlinien deutet darauf hin, daß die kolbig gewölbten Teile nahe ihrem Ende tangential getroffen wurden, daß also das tatsächliche Ende der Hymenophore schon die Zone m erreicht hat. Daß dies bei den kräftigen Hymenophoren sicher der Fall ist, zeigt der von rechts oben kommende, der von den stielnahen Hymenophoren der kräftigste ist. Seine Frontlinie ist deutlich ein Teil der Zone m, die mir auf diesem Schnitt aus Teilen zusammengesetzt erscheint, was mit ihrer Entstehung gut übereinstimmen würde.

Der schmale, helle Kreisring außerhalb der Gleba ist die Huttrama, die sich von der außerhalb liegenden Volvagallerte durch eine dunkle Linie (Volvagrenzhaut) abgrenzt. Gegen außen hin verdichtet sich die Volvagallerte wieder ein wenig und grenzt an die primäre Peridie an. Die drei Schichten: die Volvagrenzhaut der Huttrama, Volvagallerte und primäre Peridie haften fest aneinander und bilden zusammen das, was als „Volva“ bezeichnet wurde. Diese feste Verknüpfung zusammen mit der Verquellung der Huttrama ist die Ursache der im Pilzreich einzig dastehenden Erscheinung, daß bei den Phallineen im entfalteten Zustand der Stiel mit dem Hymenial, aber ohne Hut dasteht. Die feine, die Gleba überziehende Haut, die man im entfalteten Zustand konstatieren kann (Lohwag, 1928), ist die mit der Gleba verbunden bleibende Huttramaschicht. Daß diese Lage nur sehr dünn sein kann, geht aus der Schmächtigkeit der Huttrama hervor. In Wirklichkeit ist also auch bei den Phallineen eine Hutsubstanz vorhanden, doch bisher übersehen. Die auffallend schwache Entwicklung der Hutsubstanz ist bei den Gastromyceten eine sehr häufige Erscheinung. Es wurde daher sehr oft der Hut als eine Peridie angesehen. Wenn dann auch der Stiel mehr oder weniger schwach entwickelt ist, so wird er mit Columella bezeichnet. Welch bedeutende Unterschiede im entfalteten

Zustand bei verwandten Formen auftreten können, ohne daß grundlegende Verschiedenheiten im morphologischen Aufbau vorhanden sind, zeigt sich bei *Trichaster*, der von jedem als ein Verwandter von *Geaster* erkannt wird, aber den auffälligen Unterschied aufweist, daß seine Gleba unverhüllt ist, daß also keine Endoperidie vorhanden ist. In Wirklichkeit (Lohwag, 1925) jedoch ist sie vorhanden wie bei *Geaster*, nur ist sie so zart und mit der aufspaltenden Pseudoparenchymschicht so fest verbunden, daß sie mit ihr aufreißt und die Innenbekleidung der Sternlappen bildet. Grobmorphologisch können wir also von *Trichaster* sagen, daß er keine Endoperidie besitzt, in Wahrheit müssen wir jedoch feststellen, daß er ein der Endoperidie homologes Organ aufweist, das zwar seiner Entstehungsweise nach mit der Endoperidie übereinstimmt, nicht aber in seiner Funktion. Eine Endoperidie, die mit der Exoperidie aufspaltet und gar nicht in Erscheinung tritt, ist nur aus den Verhältnissen bei *Geaster* zu verstehen.

Die Stielbreite samt den Hymenophoren (gemessen im kleineren Durchmesser) beträgt in dem vorliegenden Präparat 700 μ, die Dicke der Huttrama schwankt zwischen 70 und 150 μ. Ihre Hyphen sind in direkter Verbindung mit der Trama der Hymenophore zu sehen, mit welcher sie sich ganz gleich — gelbrötlich — gefärbt haben. Dann folgt die ca 10 μ dicke Volvagrenzhaut, die von Huttramahyphen gebildet wird. Außerhalb derselben liegt die durch die Gallertigkeit der Hyphen und ihre violette Färbung gut unterschiedene Volvagallerte von stark schwankender Mächtigkeit. An der Grenze gegen die primäre Peridie ist die Volvagallerte wieder hyphendichter (Grenzlinie). Mit demselben Verhalten schließt sich an die Grenzlinie die mit der Huttrama gleich gefärbte primäre Peridie an, die um eine Dicke von 190 μ schwankt.

Taf. 18 Fig. 5 zeigt ein Stück der primären Peridie, im unteren Teil die Grenzlinie gegen die Volvagallerte, welche von beiden Schichten in inniger Verflechtung gebildet wird. Die Hyphen der Volvagallerte sind 2—3 μ dick und liegen außer in den Randpartien weit voneinander entfernt, da sie durch Gallerte voneinander getrennt sind. Diese auffällige Erscheinung verliert sich gegen die primäre Peridie hin und die Hyphen können eine Dicke von 6 μ erreichen. Die Hyphen der primären Peridie sind 6—12 μ dick, gleichfalls dünnwandig, nicht gallertig, daher miteinander verflochten; stellenweise schwellen sie noch stärker (bis 16 μ) an und erscheinen dann als kugelig-blasige Elemente in die Peridie eingestreut. Auffällig sind die vielen hyphenleeren Hohlräume, die ihr einen schwammigen

Charakter verleihen. Die äußerste Zone besteht aus abgestorbenen Hyphen. Die primäre Peridie unterscheidet sich also auffällig von den anderen Geflechten durch die Größe ihrer Elemente und die unregelmäßig verteilten Hohlräume.

Die nunmehr folgenden Bilder stellen fertige Eistadien dar; diese stammen von derselben Kollektion aus Gmunden, wurden aber erst 1929 geschnitten und gefärbt. Bis dahin hatten sie in 70 proz. Alkohol gelegen. Herr stud. med. Klemens Klein wollte ein neues Färbemittel an Pflanzenmaterial ausprobieren und ich gab ihm auf seinen Wunsch solches, und zwar von *Mutinus*. Das Material wurde von ihm in Alkohol hochgeführt, dann in Celloidin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. Dann erfolgte die Färbung mit dem von Dr. Siegmund Gross, Wien VIII, Josefstädterstr. 6 hergestellten Farbstoffgemisch, welches demnächst zur Veröffentlichung gelangen soll. Die Schnitte kommen aus destilliertem Wasser in die rötliche Lösung und verbleiben dort 1—5 Minuten, werden hierauf in mehrmals gewechseltem, destilliertem Wasser gewaschen (ca. 10 Minuten) und hierauf mit 96 proz. Alkohol so lange differenziert, bis keine Farbstoffwolken mehr abgehen. Dann wird der Schnitt am Objektträger nach Absaugen des Alkohols mit zwei Tropfen Terpineol bedeckt, nach 5 Minuten Einwirkung wird der Schnitt über Xylol in Kanadabalsam eingeschlossen. Das bunte Farbenbild, das die Schnitte zeigen, wird erst durch das Differenzieren ausgelöst.

Die reproduzierten Schwarzbilder lassen von der Farbenprächtigkeit der Präparate nichts ahnen. Taf. 18 Fig. 6 zeigt einen Längsschnitt aus der Gegend des unteren Glebaendes. Rechts ist die leere Zentralhöhle des Stieles, links die Volvagallerte zum Teil zu sehen. An diese schließt sich, scheinbar durch einen schmalen, leeren Zwischenraum getrennt, die aus koralloiden Hymenophoren bestehende Gleba an. Bei dem leeren Zwischenraum handelt es sich um die Huttrama, deren Hyphen bei stärkerer Vergrößerung auch in diesem Stadium noch zu sehen sind. Ebenso sind auch zarte Hyphen zwischen der Gleba und dem festeren Stielgeflecht festzustellen. Diese sind jedenfalls die Reste der ausgewachsenen Tramahyphen. Beide Geflechte stimmen in ihrer Zartheit, der Dünne der Hyphen und der schwachen Blauverfärbung mit der Trama überein. Sie erscheinen, wie die Gleba selbst, gezerrt, was auf Verschiebungen zurückzuführen ist, die in dem Ei vor sich gehen. Durch ihren zarten Hyphenbau und die kammrige Beschaffenheit muß die Gleba zwischen den wasserreichen und daher festen Teilen, wie Volvagallerte und Stielwand, in die Presse kommen.

Vor allem ist ja die untere Stielhälfte infolge des Platzmangels förmlich zusammengeknüllt und übt daher auf den oberen, glebabedeckten Stielteil einen Druck aus, der sich deutlich in der Durchdrückung der Gallerte an der Spitze und endlich in der Durchbrechung der Eihaut kundgibt. Diese langsame Aufwärtsbewegung allein muß die ursprüngliche Lagerung der Glebateile verändern.

Zur Orientierung über die Größenverhältnisse in dem Schnitte diene die Angabe, daß die Dicke der gekammerten Stielwand — von der dunklen Grenzlinie links, bis zur schwachen Linie, welche rechterseits die Kammerräume gegen die leere Stielhöhle abgrenzt — 2040 μ, also ca. 2 mm beträgt.

Der auffällige Unterschied zwischen dem oberen glebabedeckten Stielteil und dem unteren beruht auf folgendem:

1. Die oberen Kammern sind weit und zeigen eine schwach koralloide Form, während die Kammern des unteren Teiles durch Druck ganz deformiert sind.

2. Die Kammerwände oben sind meist doppelt so stark wie die der unteren und haben sich viel stärker gefärbt.

3. Der Inhalt der oberen Kammern ist reicher an Hyphen.

4. Endlich ist der obere Teil auf der Außenseite von einer kräftigen, dunklen Linie begrenzt, welche nur schwach wellig verläuft, während der untere Teil eine viel zartere Linie aufweist, welche den — Gehirnwindungen ähnlichen — tiefen Ein- und Ausbuchtungen der Kammerwände folgt.

Es sieht im oberen Teile so aus, wie wenn zwei Reihen von Kammern vorhanden wären: Eine innere Reihe, die in breiter Verbindung mit der Stielhöhle steht und eine äußere Reihe, die aus isoliert liegenden, mehr oder weniger rundlichen Kammern gebildet wird. Tatsächlich aber ist nur eine Reihe von Kammern vorhanden, die rundlichen, äußeren Kammern sind deutlich Tangentialschnitte von Kammerverzweigungen. Dies geht klar daraus hervor, daß man einzelne Kammern von der Stielhöhle bis in dieselbe Höhe reichend sehen kann z. B. in unserer Taf. 18 Fig. 6 die unterste Kammer dieses Stielteiles. Die Kammern sind von einem schütteren Fadengeflecht erfüllt, das gegen die hyphenleere Stielhöhle durch eine dichtere Lage begrenzt wird und sich sehr zart rötlich gefärbt hat. Gegen die Kammerwandungen hin wird das Hyphengeflecht dichter, und zwar am dichtesten zumeist in den von der Stielhöhle entferntesten Teilen. Hier färben sich die Hyphen lebhaft rot, sind deutlich konturiert und haben zumeist 3—4 μ Dicke. Es soll gleich jetzt hervorgehoben werden, daß es dieselben Hyphen sind, welche die im

Bilde schwarz gefärbte Linie an der Außenseite der Stielwand zusammensetzen. Diese im Schnitte als dicke Linie erscheinende Geflechtslage soll für uns von nun ab kurz Grenzschicht heißen. Von dem roten Kammergeflecht hebt sich sehr schön das blauviolette Pseudoparenchym der Kammerwände ab. Seine Elemente sind rundliche, längliche bis gestreckte Zellen, die zumeist 12—20 μ Breitendurchmesser haben und die gestreckten häufig bis 40 μ im Längsdurchmesser erreichen. Die Zellen liegen an der Peripherie der Kammerräume dicht geschlossen in palisadenartigen Reihen. Gegen die Mitte der Kammerwände treten immer zahlreicher Lücken auf, so daß diese hellere Mittelzone der Kammerwandungen schon bei schwacher Vergrößerung deutlich sichtbar wird. Aber nicht nur zwischen den Kammern ist diese Zone zu bemerken, sondern auch nach außen zu, wenn auch etwas weniger deutlich. Außerhalb dieser ist eine noch kräftigere Pseudoparenchymschicht zu erkennen, die von der schwarzen Grenzschicht links begrenzt wird. Die lockere Zwischenschicht zwischen den Kammern ist leicht zu erklären. Die Kammern sind ja ursprünglich die Hymenophore, deren Oberflächenpalisade zu dem Pseudoparenchym wurde. Die lockere Zwischenschicht ist daher der Rest der „Interstitien", jener hellen Räume zwischen den „Stielknäueln". Nun erinnern wir uns, daß die Kammerwände auch nach außen durch ein ununterbrochenes Interstitium von der Zone m getrennt waren. Daher muß die dichte, breite, äußere Pseudoparenchymschicht auf die Zone m zurückgehen, die wir als von der Gleba her entstanden ansehen. Das Interessanteste nun ist, daß jenes tiefrot gefärbte Hyphengeflecht der Stielkammern deutlich in das Pseudoparenchym eintritt und bis außen durchsetzt und zu jener roten (in unserer Taf. 18 Fig. 6 schwarzen) Grenzschicht wird, die man an mehreren Punkten keilförmig in das Pseudoparenchym einspringen sieht. Das Pseudoparenchym der Kammerwände ist also nicht von einem einzigen Geflecht gebildet, sondern aus zwei, durch verschiedene Färbung (blau und rot) und vollständig verschiedenen Hyphencharakter deutlich unterscheidbaren Geflechten aufgebaut, wovon das eine — das fädige — aus den Kammern hervortritt, während das andere — das pseudoparenchymatische — die Palisade der Kammerwände zusammensetzt. Hierdurch wird augenfällig mein Leitsatz (1926) bestätigt, daß die Palisade (Hymeniumanlage) durch ein außen liegendes Geflecht veranlaßt wird auszuwachsen und durch Aufblähen der Zellen ein Pseudoparenchym zu bilden. Gerade diese innige Durchdringung

zweier verschiedener Geflechte läßt die große Festigkeit solcher Teile leicht verstehen.

Das rotgefärbte, fädige Geflecht ist die ehemalige Stielvolva; denn die Hyphen treten aus den Stielkammern heraus, deren Hyphen nichts anderes als Stieltrama sind. Die fädigen Hyphen des Pseudoparenchyms, der Stielkammern und des Geflechts an der Peripherie der Stielhöhle sind durch das Färbemittel rot gefärbt. Auffällig ist nur der Unterschied in der Farbenkräftigkeit: Die innersten Teile, sowohl das der Stielhöhle anliegende Geflecht, sowie das Innere der Kammern, sind am zartesten gefärbt, so daß die Hyphen wenig deutlich werden. Gegen die Peripherie der Kammern färben sich die Hyphen immer kräftiger, so daß sie sehr gut zu verfolgen sind. Gleich farbenkräftig treten sie in das Pseudoparenchym aus und gelangen in die Grenzschicht, deren einspringende Winkel sie vollständig erfüllen. In Taf. 18 Fig. 7 ist eine Kammer stärker vergrößert wiedergegeben, um die Details besser zur Darstellung zu bringen. Der Längsdurchmesser der Kammer beträgt 700 μ, der Querdurchmesser 400 μ. In der Mitte der Kammer ist das (im Präparat rote, im Bilde schwarze) Geflecht sehr schütter, verdichtet sich an der Peripherie und tritt dann in das Pseudoparenchym, um sich an der Peripherie wieder zur Grenzschicht mit tangential verlaufenden Hyphen zu verflechten. Diese ist in der Mitte und ganz links stark verdickt. Das sind jene einspringenden Winkel, die vollständig von dem Fadengeflecht erfüllt sind. Die beiden Geflechtsarten unterscheiden sich auch im Schwarzbild gut. Da die Kammern rundlich sind und die (roten) Hyphen normal zu deren Oberfläche heraustreten, so wird man um so längere Hyphenstücke erhalten, je mehr sich die Schnittlage der auf die Kammer normalen Richtung an dieser Stelle nähert. Der Schnitt der Taf. 18 Fig. 7 liegt nun ziemlich in der Ebene der gegen die Gleba hin austretenden Kammerhyphen, weshalb wir in diesem Teile sehr viele, lange Hyphenstücke finden, während an den anderen Seiten der Schnitt schräg zu diesen Hyphen verläuft, so daß dort nur kurze Hyphenstücke in Erscheinung treten. Hyphenverzweigungen und Hyphenverbindungen zwischen den roten Hyphen sind häufig. In Taf. 18 Fig. 7 ist auch die lockere Mittelzone deutlich zu erkennen.

Die Kammer der Taf. 18 Fig. 7 ist aus dem Stielquerschnitt der Taf. 18 Fig. 8 genommen, und zwar ist es die letzte Kammer rechts. Der Schnitt ist stark schräg zur Stielachse geführt und daher scheinen mehrere Kammerreihen vorhanden zu sein. Die

lockere Mittelzone zeigt sich ganz besonders deutlich auf dieser Abbildung. Auch der wellige Verlauf der äußersten Stielwandbegrenzung entsprechend den Kammern ist gut erkennbar.

Wir kehren nun wieder zur Betrachtung der Taf. 18 Fig. 6 zurück und wollen sie rasch zu Ende führen. Unterhalb des festen Stielteiles ist fast ohne Übergang der zartere zu sehen, dessen Kammerwände aus meist viel größeren Pseudoparenchymzellen (mit meist 40 μ, bei gestreckten auch bis 80 μ Längsdurchmesser), die inhaltsärmer sind als die des oberen Stielteiles. Die Kammerräume enthalten hier ebenfalls rotfärbende Hyphen, doch sind diese sehr schütter verteilt und nur sehr zart gefärbt. An der Innenwand der Kammern verdichtet sich dieses Geflecht wieder und ebenso ist auch in diesem Teile eine Grenzschicht aus denselben Hyphen wie oben vorhanden, wenn auch viel schwächer, indem sie an vielen Stellen nur aus einer Lage tangential verlaufender Hyphen besteht. Sie reicht hier ebenfalls in alle Vertiefungen der stark verbogenen Kammerwände hinein, wo sie (wie in den schwachen Winkeln des oberen Stielteiles) stärker ausgebildet ist. Ebenso sind die das Pseudoparenchym durchsetzenden rotgefärbten Hyphen zu konstatieren, doch, soweit ich gesehen, in viel ärmerer Zahl als im oberen Teil. Da also auch dieser außerhalb der Gleba gelegene Stielteil die roten Hyphen und die Grenzschicht besitzt, so sind dies sicherlich Hyphen der Stielvolva, auch wenn die Grenzschicht im oberen Stielteil mächtiger ist. Denn dieser Teil behält ja seine Form und vergrößert sich wenig, während im unteren Teil die schwachen Stielwände durch Anschwellen des Pseudoparenchyms solche Vergrößerungen erleiden, daß die Grenzschicht stark gedehnt und zerrissen werden muß und sich nur in den Vertiefungen kräftiger erhalten kann. Die ganz bedeutende Vergrößerung der Oberfläche der Stielkammern bewirkt ja die starke Fältelung der Stielwände, so daß in diesem Stadium die ursprüngliche Form der Kammerräume nicht mehr zu erkennen ist. Von der Lückenzone zwischen den Stielkammern, die wir im oberen Teile so gut unterscheiden konnten, ist nur hier und da ein Rest zu sehen; dies erscheint wohl in der starken, aus den verzweifelten Verbiegungen ersichtlichen Zusammenpressung der Kammerwände begründet. Die Außenlückenzone fehlt natürlich, da ja auch die Zone m hier fehlte.

Von den nach außen offenen Kammern im Grenzabschnitt des Stieles, wie sie Burt und Fischer gesehen, zeigt dieser und andere Schnitte nichts. Wahrscheinlich treten sie nur verstreut auf.

Interessant ist, daß Burt ausdrücklich hervorhebt, daß er in

keinem Stadium des Entwicklungsverlaufes die Stielanlage als aus Hyphenknäueln bestehend gefunden habe, die voneinander und von den umgebenden Geflechten durch enge Zwischenräume getrennt wären. Das widerspricht seinen eigenen, FISCHER's und meinen Bildern. Denn BURT schreibt selbst zu den Bildern späterer Stadien, daß die Wände aus zwei locker miteinander verbundenen Platten zusammengesetzt erscheinen und erklärt sich dies so, daß sich das Pseudoparenchym in Berührung mit den gelatinösen Geflechten und dem wahrscheinlich Nahrung spendenden Zwischengeflecht dichter entwickle.

Inzwischen ist die Lückenzone ganz klar auf FISCHER's interstitielle Räume der ersten Stadien zurückzuführen.

Eingangs erwähnte ich, daß man mit der Lupe zwischen Gleba und Stielwand eine sehr wässerige Haut sieht. Es ist jedenfalls die verquollene Trama der Hymenophorenden. Von der Grenzschicht fallen bei Lupenbetrachtung nur die einspringenden Winkel auf. Ferner erwähnte ich, daß die Stielwand aus drei Schichten bestehe, wovon die beiden äußersten gleich und heller gefärbt sind, während die mittlere wässerig ist. Das sind unsere drei Lagen, und zwar ist die wässerige Mittelschicht die Lückenzone, die Außenzonen sind die dichteren Pseudoparenchymschichten. Die einzelnen Geflechtsarten lassen sich natürlich auch in ungefärbten Handschnitten stellenweise erkennen, und solche waren es auch, die mir zuerst die Hyphen der Grenzhaut und die gleichartigen, das Pseudoparenchym durchquerenden Hyphen zeigten; doch ist bei der außerordentlich verschiedenen Konsistenz der zu durchschneidenden Geflechtsschichten und der infolgedessen auftretenden Zerreißungen ein näherer Anhaltspunkt für die richtige Deutung der Zusammengehörigkeit nur bei sehr vielen Schnitten zu erreichen. Die vorliegenden Mikrotombilder jedoch lassen nachträglich auch Handschnitte zu Demonstrationszwecken brauchbar erscheinen, da das Auge Dinge, die es sucht, leichter findet, als wenn es ein Gewirr von Elementen auf seine Herkunft prüfen soll. So hielt ich früher an Handschnitten die Hyphen der Grenzschicht für Abkömmlinge der Hymenophortrama, was man ja zunächst auch erwarten müßte. Wir wollen nun zum Schluß die wichtige Frage der Zugehörigkeit der Zone m auf Grund des vorliegenden Materials zur Entscheidung bringen. Ist sie eine Bildung der Hymenophore, so ist sie homolog der Manschette von *Phallus*, und es würde ein auffälliger Unterschied zwischen den beiden verwandten Pilzen verständlich werden. Es wäre also dann bei *Mutinus* gleichfalls eine Manschette vor-

handen, aber mit der Stielwand verwachsen. Dies ist doch bedeutend anders, als wenn sie ganz fehlen würde. Eine Mittelstellung in dieser Hinsicht zwischen *Phallus* und *Mutinus* nähme dann *Jansia* ein, wie ich schon 1926 ausführte. Hier wird der glebatragende Teil des Stieles von einem dünnen pseudoparenchymatischen Häutchen bedeckt, das bei *Jansia boninensis* Ed. Fischer gleichmäßig ausgebildet ist, bei *Jansia elegans* Penzig (1899) hohle, cylindrische Vorsprünge, bei *Jansia Nymanianus* P. Henn. netzig verbundene Leisten bildet, also im letzten Falle auch in seiner Skulptur an die Manschette von *Phallus* erinnert. Ich erklärte 1926 dieses Häutchen von *Jansia* folgendermaßen: „Es ist bei *Jansia* jedenfalls das Zwischengeflecht so locker, daß es bis an den Stiel angepreßt wird, bevor es zum Auswachsen der Palisaden kommt. Dadurch liegt hier der dünnhäutige Ring ganz dem Stiel an, so daß *Jansia* das Ansehen eines *Mutinus* erhält."

Interessant wäre die Untersuchung von *Staheliomyces cinctus* Ed. Fischer in dieser Hinsicht. Bei dieser Gattung ist erst etwas unterhalb der glebafreien Stielspitze eine glebatragende Zone vorhanden (Ed. Fischer, 1920, 1922 u. 1923). Diese auffällige Erscheinung erklärt sich nach Ed. Fischer daraus, daß der Stiel in der Anlage eine faßähnliche Anschwellung zeigt und die Hymenophore normal zu dieser Fläche gegen den Stiel wachsen. Die solcherart resultierende glebafreie Stielspitze ist nach meiner Meinung homolog dem kleinen, weißen Tellerchen, das bei *Phallus* u. a. an der Stielspitze zu sehen ist. Ed. Fischer schreibt (1923): „Überall da, wo Receptaculumteile in unmittelbarer Verbindung mit der Gleba entstehen, da beteiligen sich Hyphen, die von den Tramaplatten ausgehen, direkt an der Bildung des Pseudoparenchyms der Receptaculumkammerwände, und dadurch kommt selbstverständlich eine feste Verbindung der Gleba mit letzteren zustande." Daher schreibt er später: „Aber bei Mutinus caninus und Staheliomyces ist der Zwischenraum zwischen den Tramaplattenendigungen und dem Receptaculum von einem lockeren Geflecht gebildet, von dem man nicht recht verstehen kann, wie es einen festen Zusammenhang herstellen kann. Aber es bleibt eben doch nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß auch in diesem Geflecht Hyphen enthalten sind, die den Zusammenhang erhalten und später nicht desorganisiert werden."

Die Gürtelzone des Receptaculums, an welcher im reifen Zustand die Gleba haftet, besitzt nach Fischer viel massivere Kammerwände als die anderen Stielteile. „Woher es aber kommt, schließt Fischer, 1923, daß bei Staheliomyces cinctus und verschiedenen Mutinusarten

die Kammerwände sich gerade gegenüber den Tramaplattenenden stärker ausbilden, dafür vermag ich einstweilen keine gut zu begründende Kausalerklärung zu bringen."

Da ich nun in dieser Arbeit gerade diese Verstärkung des Stieles gegenüber den koralloiden Hymenophorenden aus der Verschmelzung beider Teile bei *Mutinus caninus* erklärt habe, so muß dies auch bei *Staheliomyces* stimmen.

Vor allem erkennen wir in FISCHER's Fig. 3 (1923) die Zone m, welche den faßähnlichen Teil des Stieles umgibt und durch ein schmales Interstitium von ihm getrennt ist. Aus FISCHER's Fig. 5 (1922) ist zu ersehen, daß besonders die gegen die Gleba hin liegenden Kammerwände stärker, und zwar ungefähr doppelt so stark als die Seitenwände sind. Diese Verstärkung resultiert also auch hier aus dem Hinzutritt der Zone m. (In Fig. 3, 1920, ist die doppelte Stärke der Außenwand nicht überall ausgeprägt und dürfte auf einer Ungenauigkeit der Zeichnung beruhen.) Auf Fig. 3, 1920, ist nun zwischen diesem verstärkten Stielteil und der Gleba ein dichteres Geflecht zu erkennen, welches FISCHER als „ein relativ dichteres Geflecht von ziemlich dicken Hyphen" bezeichnet. Da FISCHER (1920) außerdem betont, daß „von einem pseudoparenchymatischen Häutchen, wie es bei Jansia den glebaumgebenen Teil des Receptaculums überzieht, nichts wahrzunehmen ist", so liegt zweifellos unsere Grenzschicht in diesem Geflecht vor. Sie springt auch, nur deutlicher und tiefer als die Grenzschicht bei *Mutinus*, nämlich keil- bis nagelförmig, in die Stielwand ein. Daß die Gleba oben und unten über diesen Stielteil hinausreicht, spricht nicht gegen die Erkenntnis, daß die Verstärkung der Stielwand durch die Gleba erfolgt ist. Denn wir sahen schon bei *Mutinus*, daß die Gleba etwas tiefer hinunterreicht als der verstärkte Stielteil, und konnten dies daraus erklären, daß die unteren Hymenophore steil hinauf gegen den Stiel wachsen. Bei *Staheliomyces* ist dies oben und unten noch ausgeprägter und daher der gegenüber der breiteren Glebazone schmälere Glebagürtel daraus erklärlich.

Die zwischen Stielgürtelzone und Gleba bei *Staheliomyces* vorhandene Hyphenschicht wird also, wie unsere Grenzschicht, aus Hyphen bestehen, die aus den Stielkammern ihren Ursprung nehmen, das verstärkte Pseudoparenchym durchqueren und sich außerhalb reichlich und dicht verflechten, wodurch die beiden Pseudoparenchymlagen auch hier wie durch Traversen zusammengehalten werden.

Es wäre daher sehr erwünscht, diese aus den Bildern und den Beschreibungen von *Staheliomyces* durch den Vergleich mit den

eigenen Untersuchungen gezogenen Schlüsse durch Färbung der Präparate von *Staheliomyces* mit demselben Farbstoffgemisch zu überprüfen.

Wir wollen zum Schluß alle Erscheinungen, ob sie nun scheinbar gegen uns oder ob sie für uns sind, vor Augen führen:

A. Was spricht zunächst dagegen, daß die stielverstärkende Zone m von der Gleba stammt?

1. Die Zone m ist weit von der Gleba entfernt und von ihr durch das Zwischengeflecht getrennt.

Zur Entkräftigung dieses Einwurfes führe ich Taf. 17 Fig. 3 an, bei welcher die Tramahyphen eines stärkeren Astes bis über die Mitte der Zwischengeflechtszone gut zu verfolgen sind, ferner Taf. 17 Fig. 4, bei welcher an mehreren Stellen die Frontlinie der Hymenophore die Zone m fast erreicht und an einer Stelle rechts oben vollständig in ihr verläuft. Die Erklärung der vorgeschobenen Frontlinien ergibt sich aus der Schnittführung. Das sog. Zwischengeflecht muß sehr reichlich Tramahyphen enthalten, da es doch ganz ausgeschlossen ist, daß all die Tramahyphen, die sonst zur Bildung von Hymenium schreiten, spurlos verschwinden sollten. In seiner Zartheit stimmt das Zwischengeflecht daher gut mit der Trama der fertilen Hymenophore und auch des Hutfleisches überein, welch letzteres aus diesem Grunde bisher ebenfalls für Zwischengeflecht gehalten wurde.

2. Das aus der Zone m hervorgehende Pseudoparenchym ist mit dem Pseudoparenchym der Stielkammerwände sehr fest verbunden, hingegen trennt es sich leichter von der Gleba.

Wenn dies nur hier der Fall wäre, müßte es sehr nachdenklich stimmen. In Wirklichkeit sehen wir jedoch sehr oft die Erscheinung, daß sich zwei heterogene Geflechte inniger verbinden als solche von gleichem Ursprung. So ist auch hier bei *Mutinus* ein fester Zusammenhalt der primären Peridie mit der Volvagallerte festzustellen, während sich die der Huttrama entspringende Volvagallerte leicht von der ebenfalls von der Huttrama erzeugten Gleba löst. Bei *Trichaster* (Lohwag, 1925) ist die Endoperidie so innig mit der Pseudoparenchymschicht und diese mit der Faserschicht der Exoperidie verbunden, daß beim Aufspalten die Capillitiumfasern nahe der Endoperidie reißen und so ein nackter Flockenschopf und auf der Innenseite behaarte Sternlappen zustande kommen. Auch der Ring vieler Boletaceen und Agaricaceen ist, trotzdem er am Stiel sitzt, nicht eine Stielbildung, sondern ein Gebilde des Hutrandes, also der Huttrama (Lohwag, 1926, I).

3. Die Zone m, welche am weitesten von der Trama entfernt ist, wird gerade zum festesten Gebilde der Gleba.

Dagegen ist einzuwenden, daß sie von der Trama gar nicht entfernt ist, da sie eine reichliche tramatische Unterlage aus der überaus mächtig entwickelten Gleba hat (vgl. Taf. 17 Fig. 4). Andererseits ist es eine bei den Phalleen durchgehende Erscheinung, daß die Trama zerfließt, während die von ihrer Palisade erzeugten Pseudoparenchyme die Teile des Receptaculums liefern. Es wird niemand bestreiten wollen, daß die Wände der Stielkammern von den Tramahyphen der Kammerräume her ihre Entstehung nehmen. Trotzdem sind jene schließlich das Dauernde, während das Muttergeflecht in den Kammern schwindet.

4. Die Zone m und ihr Endprodukt, die Grenzschicht, zeigen gegen die Stielwand einspringende Spitzen (Kanten), während die ihr homologe Manschette von *Phallus* solche gegen die Gleba aufweist.

Dieser Unterschied erklärt sich aber leicht daraus, daß sich die Hymenophorenden bei *Phallus* förmlich in ein dichtes Geflecht einbohren müssen und so ihre gewölbten Hymenophorenden frühzeitig durch Bildung von Pseudoparenchym abgeriegelt werden. Bei *Mutinus* jedoch durcheilen die Hymenophorenden fast ungehindert den hyphenarmen Raum bis zum Stiel, wo sie endlich durch das Interstitium zum Stehen gebracht werden. Dieses verhält sich gegenüber den Glebahymenophoren genau so resistent wie zwischen den Kammerwänden, wo es doch trotz der großen Raumbedrängnis deutlich bestehen bleibt (Taf. 17 Fig. 2, 3 u. Taf. 18 Fig. 6—8), so daß sich die Stielhymenophore gegenseitig abkanten müssen (Taf. 17 Fig. 2 oben). Da nun die Stielhymenophore nach außen vorgewölbt sind, so muß das Interstitium an ihrer Außenseite sowie die Zone m sanfte Wölbungen nach außen und schärfere Einbiegungen nach innen zeigen. Bei der Außenlinie der Grenzschicht gleichen sich diese Unebenheiten etwas aus, indem die Hyphen der Grenzschicht die einspringenden Stellen fast ausfüllen (Taf. 18 Fig. 6). Die Hyphen der Grenzschicht entspringen aus den Stielkammern und gehen durch beide Pseudoparenchymlagen (also über das Interstitium) unverändert hindurch. Es werden also die beiden Pseudoparenchymschichten — die eine von den Stielkammern, die andere von der Gleba stammend — durch diese (rotfärbenden) Hyphen wie von Traversen zusammengehalten, was besonders deutlich die Richtigkeit meiner in früheren Arbeiten betonten Behauptung bestätigt, daß aus der Durchdringung zweier so heterogener Geflechtsarten die erstaunliche Festigkeit dieser Teile zu erklären ist.

B. Welche Erscheinungen sprechen für die Herkunft der Zone m aus der Gleba?

1. Die Zone m reicht so weit, als der Einfluß der Gleba in Betracht gezogen werden kann. Dies behält seine Richtigkeit, auch wenn die Gleba tiefer hinunterreicht; denn die Hymenophore ihres unteren Teiles wachsen schräg hinauf.

2. Die Gleba haftet an diesem Stielteil, was nur durch eine von niemand bestrittene Verbindung der Gleba mit diesem Teile zu erklären ist.

3. Man sieht in Taf. 17 Fig. 2—4 ganz deutlich, daß die Enden der fertilen Hymenophore gegen das „Zwischengeflecht" nicht von einer Palisade geschlossen sind. Solange dies nicht zur Beobachtung gelangte, wäre die Bildung der Zone m schwerer zu verstehen.

4. Taf. 17 Fig. 4 zeigt bei mehreren Hymenophoren die weit vorgeschobene Frontlinie, welche bei dem kräftigen Hymenophor rechts oben deutlich die Zone m bildet.

5. Die Außenwand der Stielkammern ist ungefähr doppelt so mächtig wie die anderen Wände und das Pseudoparenchym ist in der Außenplatte am allerkräftigsten, was nur auf eine besonders reiche Hyphenunterlage zurückgeführt werden kann.

6. Die Zone m bildet einen ununterbrochenen Mantel gegenüber den durch Interstitien getrennten Stielkammern, was sich aus der großen Menge der Hymenophore und der Breite des durchwachsenen Raumes erklärt. Denn die von den einzelnen Hymenophorenden sich fächerartig ausbreitenden Hyphen verschmelzen seitlich miteinander und werden nur an ihrer Front abgebremst und zur Pseudoparenchymbildung veranlaßt.

7. In Taf. 17 Fig. 3 sind die beiden Kammern, welche oberhalb und unterhalb des breiten Hymenophors ganz am „Zwischengeflecht" liegen, auch gegen das Zwischengeflecht hin mit dem Hymenium ausgekleidet. Dasselbe zeigt sich an vielen Stellen der Taf. 17 Fig. 2. Dies kann doch nur so zu erklären sein, daß der Hauptteil des sog. Zwischengeflechtes aus Tramahyphen besteht. Denn ein Hymenium wird im ganzen Pilzreich nur von Tramahyphen erzeugt.

Somit gelangen wir zur

Zusammenfassung des Neuen.

1. Die Verstärkung der Außenwand der Stielkammern in dem von der Gleba bedeckten Teile ist auf die Zone m zurückzuführen, die ihren Ursprung aus der Gleba herleitet.

2. Die Zone m ist daher der Manschette von *Phallus*

homolog. Es ist also auch bei *Mutinus* eine Manschette vorhanden, nur ist sie vollständig mit dem Stiel verwachsen, wodurch dieser in ihrem Bereich eine bedeutende Verstärkung erfährt.

3. Das Pseudoparenchym des Stieles wird von derben Hyphen durchzogen, welche aus den Stielkammern ihren Ursprung nehmen und

4. sich an der Außenwand des Stieles zu einer bisher übersehenen Haut, der Grenzschicht, verflechten.

5. An Längs- und Querschnitten fallen in der Gleba einzelne Hymenophore durch ihre Mächtigkeit auf, wodurch die Koralloidie der Hymenophore noch auffälliger wird.

6. Von den als Zwischengeflecht bezeichneten Teilen ist das Geflecht zwischen Gleba und Volvagallerte die Huttrama, an dem zwischen Gleba und Stiel gelegenen Teil ist reichlich Hymenophortrama beteiligt.

Literaturverzeichnis.

Atkinson (1911): The origin and taxonomic value of the „veil" in Dictyophora and Ithyphallus. Bot. Gaz. Vol. 51.

Burt (1896): The development of Mutinus caninus (Huds.) Fr. Ann. Bot. Vol. 10.

Fischer, Ed. (1886): Zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Phalloideen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg Bd. 6.

— (1895): Die Entwicklung der Fruchtkörper von Mutinus caninus. Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 13.

— (1900): Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und Systematik der Phalloideen. Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. Bd. 36 H 2.

— (1920): Mykologische Beiträge. 18. Staheliomyces cinctus, ein neuer Typus aus der Gruppe der Phalloideen. Mitteilungen d. Naturforsch. Gesellschaft in Bern.

— (1922): Mykologische Beiträge. 24. Weitere Beobachtungen an Staheliomyces cinctus. Ibid.

— (1923): Mykologische Beiträge. 27. Zur vergleichenden Morphologie der Fruchtkörper von Staheliomyces, Xylophallus und Mutinus. Ibid.

Lohwag, H. (1924): Der Übergang von Clathrus zu Phallus. Arch. f. Protistenk. Bd. 49.

— (1925): Trichaster melanocephalus Czern. Arch. f. Protistenk. Bd. 51.

— (1926): I. Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Gastromyceten. Beihefte z. Bot. Zentralbl. Bd. 42 Abt. 2.

— (1926): II. Die Homologien im Fruchtkörperbau der höheren Pilze. Biologia generalis Bd. 2.

— (1928): Mykologische Studien. I. Ein Experiment mit Phallus. Arch. f. Protistenk. Bd. 64.

Penzig, O. (1899): Über javanische Phalloideen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg Bd. 16.

Tafelerklärung.

Tafel 17 u. 18.

Tafel 17.

Fig. 1. Ein etwas schräger Querschnitt nahe dem unteren Ende der Gleba von *Mutinus caninus*. Der Stiel zeigt infolge der Schnittführung einen schwach elliptischen Querschnitt. Der Stiel hat bereits plumpe Hymenophore erzeugt, die auf der ganzen Oberfläche von einer dunkler färbenden Palisade umkleidet sind. Die Stielhymenophore tauchen in ein Stielmantelgeflecht ein, welches aus Hyphen der Stielvolva und aus Hyphen, die von der Gleba herstammen, bestehen dürfte. Dann folgt nach außen eine lichtere Zone das sog. „Zwischengeflecht", an welches von außen her die aus koralloiden Hymenophoren aufgebaute Gleba folgt. Diese entspringt einer Hyphenlage, welche wiederum als Zwischengeflecht bezeichnet wurde, da sie an manchen Stellen ohne Grenze in das ersterwähnte Zwischengeflecht übergeht. Da aus ihr die Hyphen direkt in die Hymenophortrama verlaufen, so stellt sie die Huttrama dar. Die auffallend geringe Mächtigkeit ist eine bei Gastromyceten häufige Erscheinung. Die Huttrama wird gegen außen von einer dunklen Linie (= Volvagrenzhaut) gegen die Volvagallerte abgegrenzt.

Die Gleba ist im Bild rechts unten unterbrochen; der Schnitt tritt hier unterhalb der Gleba ein und steigt schräg aufwärts. In dem glebafreien Teil fällt eine etwas dunklere Geflechtszone von halber Stielbreite auf, welche der Volvagrenzhaut entlang zieht. Dies ist der unterste Teil der Huttrama; an den Seiten sieht man aus ihr deutlich Hymenophore entspringen. Die Enden aller Hymenophore erscheinen auf dem Bilde als geschlossen, d. h. von der Palisade umgeben. Dies wird nur durch die Schnittführung vorgetäuscht. Der Stiel samt seinen Stielhymenophoren mißt in der Breite über 400 μ in diesem abgebildeten Präparate.

Fig. 2 stellt einen steilen Schrägschnitt dar; man sieht, daß fast alle Hymenophore am Ende nicht von Hymenium bekleidet sind. Die wenigen geschlossen erscheinenden Hymenophore sind natürlich wieder solche, deren Enden nicht getroffen wurden, was ja bei der großen Zahl derselben und ihrer nach den verschiedensten Richtungen gehenden Lage erklärlich ist. Besonders deutlich hebt sich der offene Charakter bei den starken Ästen ab, deren zarte Trama ohne Grenzlinie in das zwischen Gleba und Stiel liegende Geflecht verschwimmt. Die kleineren Äste besitzen eine viel dichtere Trama, die im Bilde als grau erscheint. Die Hymenialpalisade ist wieder als dunkle Linie erkennbar, so daß sich die zahlreichen kleinen Kammerräume der Gleba gut hervorheben. In Wirklichkeit handelt es sich natürlich nicht um geschlossene Kammern, sondern um labyrinthisch gestaltete Räume. Infolge der offenen Hymenophore sind auch gegen das Zwischengeflecht hin zahlreiche halbe Kammern zu sehen. Da aber auch zahlreiche geschlossene Kammern an das Zwischengeflecht angrenzen, so ist damit wiederum bewiesen, daß das Zwischengeflecht reichlich ausgewachsene Tramahyphen enthält. Denn eine Palisade kann nur von der Trama geliefert werden. In den allerjüngsten Stadien wird der Raum zwischen Stiel und Hut aus Volvahyphen des Stieles und der Hutunterseite bestehen. Wieviel von diesen zarten Hyphen sich in den von uns dargestellten Bildern noch in diesem Raum am „Zwischengeflecht" beteiligen, läßt sich natürlich nicht sagen. Daß aber zumindest die Hauptmasse von Glebatramahyphen gebildet wird, ist bei dem offenen Charakter der Hymenophorenden und deren ungeheurer Zahl ganz außer jeden Zweifel gestellt. Zwischen den beiden

Glebahälften liegt der Stiel, der infolge der schrägen Lage des Schnittes (vgl. Textfigur 1) auch oben von Zwischengeflecht und dann von der Gleba umgeben wird. Aus demselben Grund erscheint auch die Schnittfigur durch die Stieltrama statt kreisrund stark in die Länge gezogen. Von den Stielhymenophoren sind auf der linken Seite einige ganz deutlich mit dem Stielinnern in Verbindung zu sehen sowie ihre zapfig-kopfige bis plump verzweigte Gestalt zu erkennen Die nur oberflächlich getroffenen Hymenophore müssen als Knäuel erscheinen (s. obersten Teil des Stieles). Da alle Stielhymenophore von der dunklen Hymenialzone begrenzt erscheinen, wie auch immer der Schnitt durch sie geführt ist, so sind diese sterilen Stielhymenophore im Gegensatz zu den fertilen allseits geschlossen. Die obere Stielpartie (auf der linken Seite $^3/_4$, auf der rechten Seite $^1/_2$ der Stielseiten) ist von einem welligen, dunklen Streifen umsäumt, der sich nach unten auskeilt. Es ist die Zone m, welche von der Gleba aus gebildet wird. Daß die Gleba gleichwohl viel tiefer im Bilde herunterreicht, kommt von der schrägen Schnittführung von unten hinauf (s. Textfig. 1). Auf dem Bild ist rechts außerhalb der Gleba die Huttrama erkennbar, deren Hyphen deutlich in die starken Tramaäste verlaufen. Breitendurchmesser der Stieltrama allein über 400 μ, samt Stielkammern und Zone m 820 μ.

Fig. 3. Ein Stück desselben Exemplares aus einem anderen Schnitt vergrößert. Die abgebildete Fläche ist in Wirklichkeit 960 μ lang und 740 μ breit. Rechts die Gleba, links der Stiel mit einem kopfigen Hymenophor und „Knäueln". Die Interstitien von Hyphen quer durchsetzt. Außerhalb der Knäuel die Zone m, nicht überall durch ein deutliches Interstitium getrennt. Von dem mittleren Hymenophor sieht man deutlich die Tramahyphen sich bis in die Mitte des Zwischengeflechtsraumes fächerartig ausbreiten.

Fig. 4. Ein fast horizontaler Querschnitt. Innen der Stiel mit der Zone m und dem Zwischengeflechtsraum, dann die Gleba mit einigen auffallend stärkeren Hymenophorästen. Einige Hymenophore zeigen eine weit vorgeschobene Frontlinie. Die des kräftigen Hymenophors rechts oben fällt in die Zone m. Außerhalb der Gleba die dünne Huttrama mit dunkler Volvagrenzhautlinie, darauf folgt die mächtige Gallerte, welche sich gegen die primäre Peridie wieder verdichtet. Stielbreite samt Hymenophoren (im kleineren Durchmesser gemessen) beträgt 700 μ, die Dicke der Huttrama schwankt zwischen 70 und 150 μ, die Volvagrenzhaut ist ca. 10 μ und die primäre Peridie beiläufig 190 μ stark.

Tafel 18.

Fig. 5. Die primäre Peridie, aus dünnwandigen Hyphen (von 6—12 μ, seltener bis 16 μ Durchmesser) bestehend, im unteren Teil in inniger Verflechtung mit der Volvagallerte die (im Bilde dunkle) Grenzlinie bildend. Die äußersten Hyphen sind abgestorben. Auffällig sind die vielen hyphenleeren Hohlräume.

Fig. 6. Längsschnitt aus der Gegend des unteren Glebaendes. Rechts liegt die leere Zentralhöhle des Stieles, links die Volvagallerte. Auf diese folgt die hyphenschwache Huttrama, darauf die Gleba mit den verzogenen Hymenophoren. Zwischen ihr und dem gekammerten Stiel ist ebenfalls eine hyphenzarte Zone; sie besteht aus Tramahyphen. Die Stielwand hat eine Dicke von über 2000 μ. Ihr glebabedeckter Teil unterscheidet sich scharf vom unteren: Die Kammern sind geräumig und verzweigt, die unteren ganz deformiert. Die Wände oben sind meist doppelt so stark und haben sich stärker gefärbt. Die oberen Kammerräume sind hyphenreicher als die unteren. Endlich ist der obere Teil auf der Außenseite von einer

kräftigen, wellig verlaufenden und zeitweilig keilig einspringenden dunklen Linie (Grenzschicht) begrenzt. Im unteren Teil ist diese Grenzschicht viel zarter und folgt den Gehirnwindungen ähnlichen Ein- und Ausbuchtungen der Kammerwände. Die Grenzschicht ist aus rot färbenden Hyphen zusammengesetzt, welche von dort durch die pseudoparenchymatische Kammerwand bis in die Stielkammerhöhlen reichen, an deren Peripherie sie reichlich auftreten, während sie nach innen zu immer zarter und lockerer verflochten werden, nur gegen die Stielhöhle tritt eine Verdichtung zu einer Grenzhaut auf. Die Kammerwände sind aus blau gefärbtem Pseudoparenchym gebildet, dessen Elemente um die Kammern in geschlossenen Palisadenreihen stehen, während sie dann weiter entfernt immer mehr Lücken zwischen sich aufweisen. Es sind diese lockeren Zwischenlagen die Reste der Interstitien. Auch an der Außenseite der Kammern ist eine lockere Zone zu erkennen, die noch außen von einer sehr kräftigen Pseudoparenchymschicht begrenzt wird, die ihrerseits wieder von der kräftigen „Grenzschicht" bedeckt ist. Diese starke äußerste Pseudoparenchymlage ist auf die Zone m zurückzuführen und fehlt daher der unteren Stielpartie, deren Wände aus großzelligerem Pseudoparenchym und sehr spärlichen (roten) Hyphen besteht.

Fig. 7. Eine Kammer mit 700 μ Längs- und 400 μ Querdurchmesser. Das rot gefärbte (im Bild schwarze) Hyphengeflecht in seiner Verteilung gut sichtbar: Im Innern der Kammer locker, gegen die Peripherie derselben hin dicht liegend, dann ins Pseudoparenchym austretend, das Interstitium und die dichte äußere Pseudoparenchymschicht durchquerend, verflechten sie sich zu der Grenzschicht, deren einspringende Stellen sie fast ganz ausfüllen.

Fig. 8. Stielquerschnitt, dessen Kammer rechterseits die in Taf. 18 Fig. 7 wiedergegebene ist. Der Schnitt ist so schräg, daß drei Kammerreihen vorgetäuscht werden. Die Interstitien sehr deutlich.

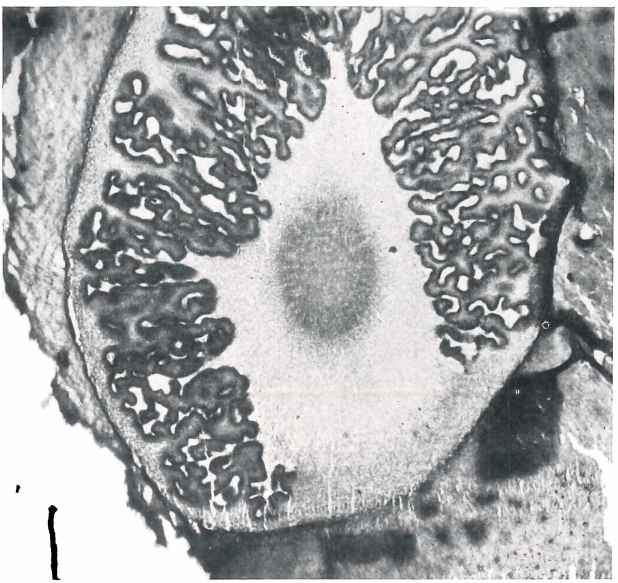


Fig. 1

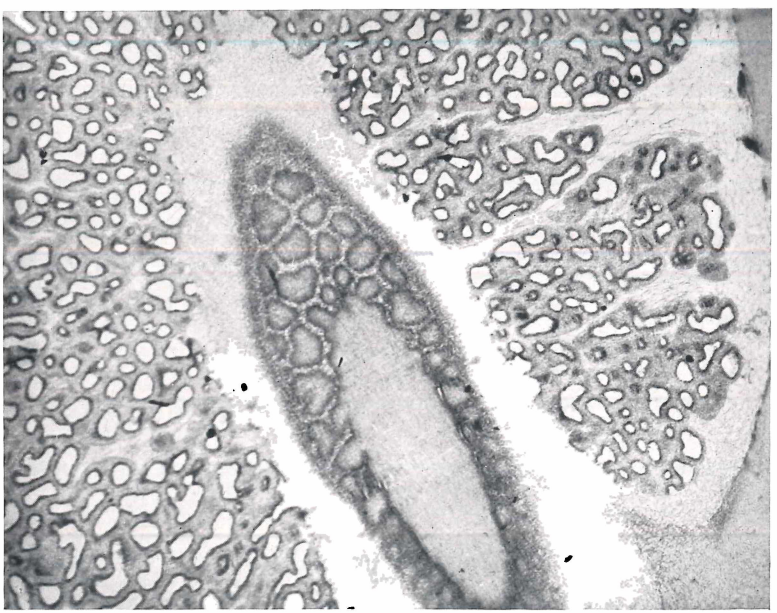


Fig. 2

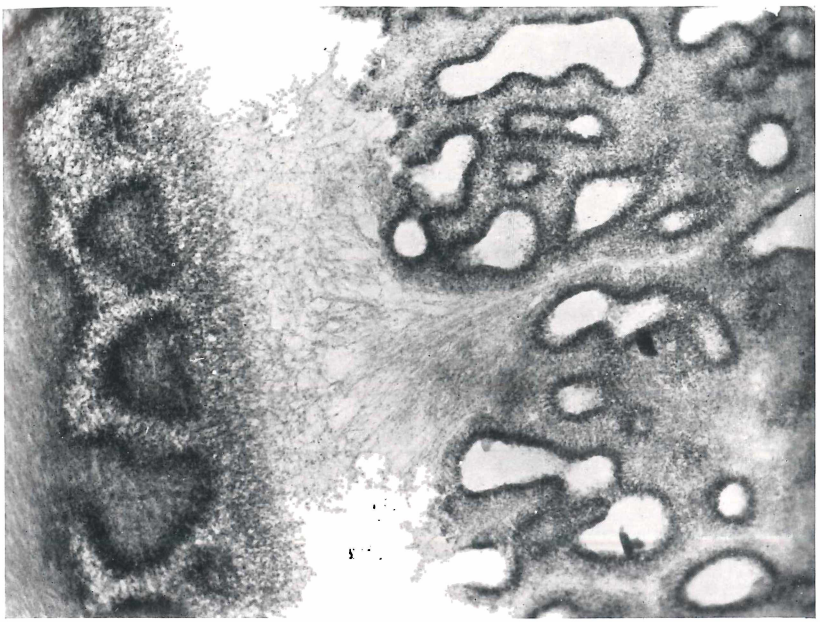


Fig. 3

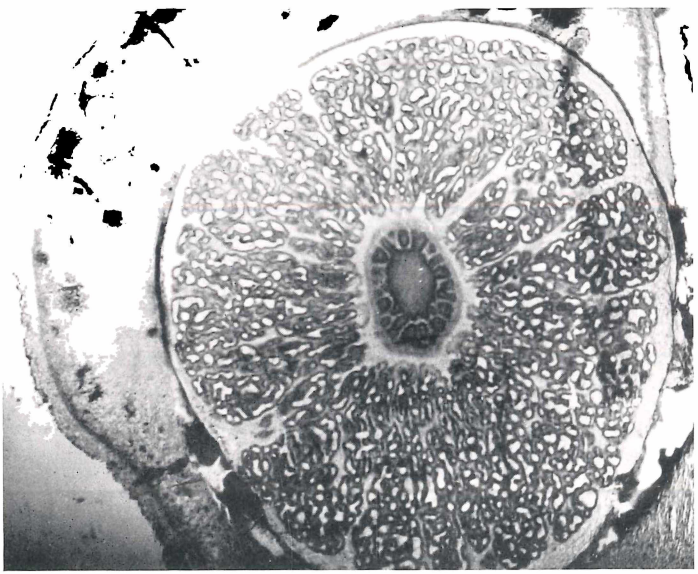


Fig. 4

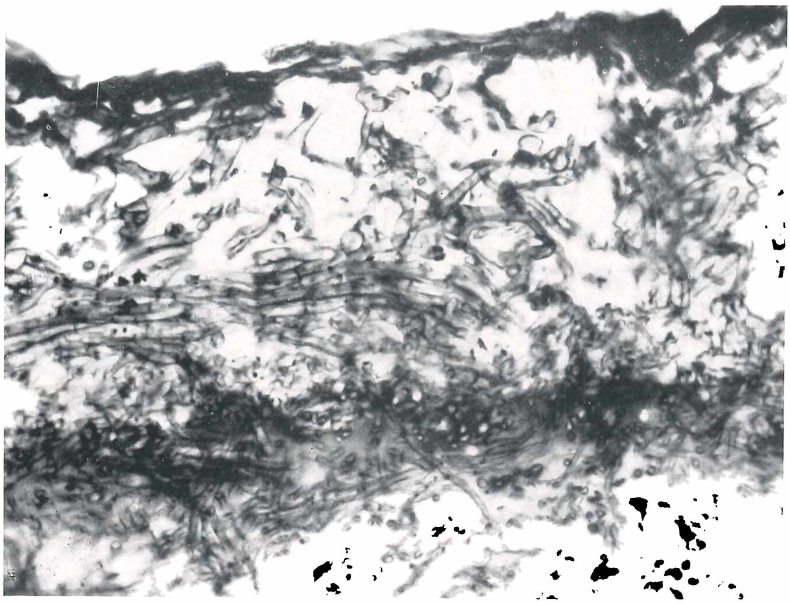


Fig. 5

Fig. 7

Fig. 6

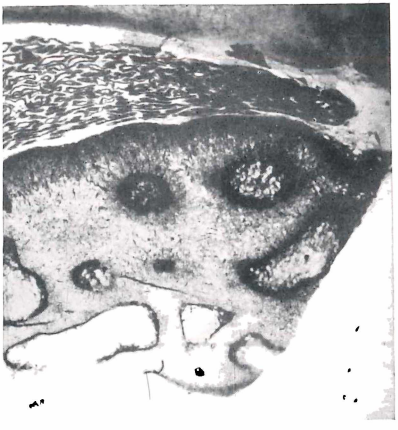


Fig. 8

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: 72_1930

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

Artikel/Article: IV. Zur Entwicklungsgeschichte von Mutinus caninus (Huds.) Fr . 214-246