

# Die Erzeugung und Befreiung der Sporen bei *Coprinus sterquilinus*.

Von

**A. H. Reginald Buller.**

Prof. d. Bot. an der Universität Manitoba.

Mit Tafel II u. III und 2 Textfiguren.

## I. Vorbemerkungen.

Es ist bekannt, daß die Fruchtkörper der typischen Coprinusarten (z. B. *Coprinus comatus*, *C. picaceus*, *C. niveus*, *C. fimetarius*, *C. atramentarius*, *C. stercorarius*, *C. sterquilinus* usw.), wenn sie reifen, sich einem sogenannten Verflüssigungsprozeß unterziehen, die zu einer Zerstörung des Hutes führt, wobei oft schwarze tintenähnliche Tropfen gebildet werden. Die biologische Bedeutung der Verflüssigung blieb bis zur Veröffentlichung des ersten Bandes meiner „Researches on Fungi“<sup>1)</sup> (1909) völlig dunkel. In diesem Werk, das meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Wilhelm Pfeffer, gewidmet ist, habe ich die Art und Weise der Erzeugung und Befreiung der Sporen bei *Coprinus comatus* ausführlich beschrieben<sup>2)</sup>. Ich zeigte, daß bei dieser Gattung, wie bei den Coprinen überhaupt, 1. die Sporen auf jeder Lamelle nacheinander von unten nach oben reifen, 2. daß die Sporen auf jeder Lamelle nacheinander von unten nach oben in die Luft hinaus geschleudert werden und 3. daß die Verflüssigung ein Selbstverdauungsprozeß ist, der auf jeder Lamelle von unten nach oben

---

1) A. H. R. Buller, Researches on Fungi. An Account of the Production, Liberation and Dispersion of the Spores of Hymenomyces treated botanically and physically; also some Observation upon the Discharge and Dispersion of the Spores of *Ascomycetes* and of *Pilobolus*. Longmans, Green and Comp. London 1909. p. 1—274, 5 Tafeln und 83 Figuren im Text.

2) l. c. Kap. XIX, p. 196—215.

fortschreitet und diejenigen Teile der Lamelle zerstört, die ihre Sporen schon abgeworfen haben und deren längeres Vorhandensein das Fallen der übrigen Sporen verhindern würde. So wurde klar, daß die Selbstverdauung bei der Befreiung der Sporen eine ganz bestimmte und sinnreiche Rolle spielt.

Seit 1909 habe ich meine Untersuchungen über die Organisation der Fruchtkörper des *Coprinus* fortgesetzt und Näheres über deren Bau und Tätigkeit ans Licht gebracht. 1910 veröffentlichte ich eine Arbeit über *Coprinus atramentarius*, worin ich die Aufgabe und das schließliche Los der großen Zystiden dieser Pilzart beschrieb<sup>1)</sup>. Ich zeigte, daß die Vorrichtung zur Erzeugung und Befreiung der Sporen bei *Coprinus atramentarius* wesentlich die gleiche ist wie bei *Coprinus comatus*, daß die beiden Arten sich aber darin unterscheiden, wie die benachbarten Lamellen voneinander getrennt gehalten werden während des Reifens und Abwerfens der Sporen. Bei *Coprinus comatus* werden die Oberflächen der Lamellen dadurch auseinander gehalten, daß die Lamellenkanten so anschwellen, daß sie einen verdickten Rand bilden, während sie bei *Coprinus atramentarius* auseinander gehalten werden durch das Vorhandensein von zahlreichen Zystiden, die über die ganzen interlamellaren Räume verteilt sind und als Spreizen dienen. Bei *Coprinus atramentarius* sind die Lamellen ungewöhnlich breit, außerordentlich dünn, und daher gar nicht steif. Das Vorhandensein der Zystiden bei dieser Art ist durchaus notwendig, um die gegenseitige Berührung benachbarter Lamellen zu verhindern, und ist ein wesentlicher Faktor bei einer erfolgreichen Erzeugung und Befreiung der Sporen. Ich machte darauf aufmerksam, daß die Lamellen bei *Coprinus atramentarius* paralleseitig sind, und stellte fest, was mir das Wichtigste scheint, daß bei den *Coprinus*-Arten das Reifen und Freiwerden der Sporen von unten nach oben an jeder Lamelle und die von unten nach oben fortschreitende Selbstverdauung der sporenfreien Partien der Lamellen als besondere Anpassung an die erfolgreiche Sporenbefreiung von paralleseitigen Lamellen zu betrachten sind.

In einer weiteren Arbeit<sup>2)</sup> (1911) zeigte ich, daß bei den

1) A. H. R. Buller, The Function and Fate of the Cystidia of *Coprinus atramentarius* together with some General Remarks on *Coprinus* Fruitbodies. *Annals of Botany*, Vol. XXIV, 1910, p. 613—629.

2) A. H. R. Buller, The Production and Liberation of Spores in the Genus *Coprinus*. *Trans. of the British Mycological Soc.*, 1911, p. 348—350.

Coprinen — im Unterschied zu den meisten Agaricineen (*Psalliota campestris* usw.) — die Lamellen nicht auf den Reiz der Schwerkraft reagieren, d. h. ageotropisch sind, außerdem, daß die Basidien dimorph sind. Die Basidien im Hymenium der meisten *Coprinus*-Arten (z. B. *Coprinus comatus*, *C. atramentarius*, *C. sterco-rarius*, *C. ephemerus* usw.) sind zweierlei Art: lang und kurz. Die langen und kurzen Basidien sind untereinander und zwischen den Paraphysen verstreut und bilden so ein schönes Mosaik. Ich legte dar, daß der Dimorphismus einen engeren Zusammenschluß der Basidien erlaubt, als es bei monomorphen Basidien möglich wäre, und daß dadurch der hymeniale Raum für die Sporenerzeugung nutzbar gemacht wird. Die Bedeutung des merklichen Auswuchses an den laugen Basidien wurde so zum ersten Male klar. Immerhin, meine Mitteilung war kurz und ohne Abbildungen.

Während der letzten 10 Jahre habe ich die Art der Erzeugung und Befreiung der Sporen bei ca. 30 *Coprinus*-Arten studiert und ca. 20 Arten in meinem Laboratorium kultiviert. Ich glaube jetzt, daß meine Ansichten für eine Deutung der Tatsachen bei der Einrichtung der Fruchtkörper von *Coprinus* zu ihrer Reife gelangt sind, und werde deshalb diese Gelegenheit benutzen, sie bei der Beschreibung von *Coprinus atramentarius* vorzutragen. Die Abbildungen stellen zunächst dar: 1. den Dimorphismus der Basidien, 2. die Tatsache, daß in der Zone der Sporenabstoßung die langen Basidien ihre Sporen vor den kurzen abstoßen; 3. falsch gefallene Sporen, die an den Rändern der Lamellen haften, und 4. den Flüssigkeitstropfen, der an der Basis jeder Spore ausgeschieden wird, wenige Sekunden bevor die Spore heftig in die Luft geschleudert wird.

## II. Untersuchungen an *Coprinus sterquilinus*.

*Coprinus sterquilinus* ist eine der größten Arten und nahe verwandt der Spezies *comatus*, was sein Annulus, seine Schuppen und die Anatomie seiner Lamellen beweisen. Immerhin, im Unterschied zu dieser Art, welche zwischen Gras aufwächst, ist *Coprinus sterquilinus* koprophil: er wächst auf Pferdedung. In England habe ich bei Birmingham Exemplare mit Fruchtkörpern angetroffen auf Pferdedung, der auf einem Felde ausgestreut war: in Kew Gardens auf Pferdedung, der auf Blumenbeeten lag; und bei London auf Pferdedung, der von der Straße geholt und teilweise in den

Boden eines Gartens eingeführt war. Ebenso erhielt ich aus Wales mit Mycelium infizierten Pferdedung. In Canada habe ich im Freien den Pilz noch nicht gesehen, aber bei anderen Gelegenheiten schoß er in meinem Laboratorium plötzlich hervor auf Pferdedungballen, die von den Straßen von Winnipeg aufgelesen waren. Massee schreibt, daß man den Pilz in Britannien, Frankreich, Deutschland, Spanien, Portugal, Schweden und Belgien findet<sup>1)</sup>. Möglicherweise fällt seine Verbreitung mit der der Pferde zusammen. Die Fruchtkörper sind groß, von auffallender Erscheinung und häufig; doch hat sich bis jetzt noch niemand die Aufgabe gestellt, ihre Einrichtung für die Erzeugung und Befreiung der Sporen zu schildern. Im folgenden will ich versuchen, diese Lücke unserer Kenntnis auszufüllen.

*Coprinus sterquilinus* ist ein typisches Beispiel für die den Coprinen eigentümliche Einrichtung, daß die Lamellen, während sie die Sporen abwerfen, einer Selbstverdauung anheimfallen. Der Pilz ist auch besonders für eine Detailuntersuchung geeignet dank der Leichtigkeit seiner Kultur, dank der ansehnlichen Größe der Basidien und Sporen. Bei meinen Exemplaren waren die Sporen 20—22  $\mu$  lang und 11—12  $\mu$  breit. Die Größe der Basidien und der anderen Lamellenelemente kann man aus den Maßstäben in Fig. 17 u. 18 auf Taf. III erkennen.

Ich habe *Coprinus sterquilinus* bei mehreren Gelegenheiten in Winnipeg erhalten, indem ich die Tatsache benutzte, daß die Sporen, ohne Schaden zu leiden, den Verdauungskanal der Pferde passieren können. Der Winter in Manitoba ist streng. Der Boden ist gewöhnlich von Mitte November bis Ende März mit Schnee bedeckt, und während dieser Zeit schwankt die Temperatur zwischen 0° und —40° C. Pferdedungballen, die im tiefen Winter auf den Schnee der Straßen entleert werden, frieren gewöhnlich in wenigen Minuten hart und bleiben in diesem Zustand, bis die Frühjahrschmelze einsetzt. Außer der Unzahl von Bakterien enthalten die Pferdefäces immer auch die Sporen von einer Anzahl koprophiler Pilze. Diese Sporen sind mit dem Futter verschlungen worden und haben trotz ihres Durchgangs durch den Verdauungskanal ihre Lebensfähigkeit behalten. Wenn daher die Ballen auf den Straßen von Winnipeg gefrieren, so frieren die Sporen von ver-

1) G. Massee, A Revision of the genus *Coprinus*. Annals of Botany Vol. X. 1896. S. 139.

schiedenen koprophen Pilzen, die darin eingeschlossen sind, mit ein. Wenn solche gefrorenen Ballen von den Straßen zu irgend einer Zeit im Winter aufgelesen und im Laboratorium in eine bedeckte Kristallisierschale gelegt wurden, so fand man, daß im Laufe von wenigen Wochen auf ihnen die Fruchtkörper einer oder mehrerer Arten von *Coprinus* wuchsen; die häufigsten waren: *C. ephemerus*, *C. radiatus*, *C. fimetarius*. Unter anderen Arten trat mehrfach *Coprinus sterquilinus* auf. Es ist immer möglich zu erkennen, ob auf einem Ballen, der einige Wochen lang aufbewahrt ist, ein Fruchtkörper zu sprossen beginnt oder nicht, denn dann erscheint immer zuerst eine weiße flockige Schicht von Mycelium außen an dem Ballen, indem sie ihn teilweise oder ganz bedeckt. Wenn ferner einzelne benachbarte Ballen infiziert sind, so breiten sich dicke weiße Myceliumstränge aus, welche die Mycelien der verschiedenen Ballen miteinander verbinden (vgl. Fig. 1 u. 2, Taf. II). Auf einem Ballen entsteht immer nur ein Fruchtkörper, und sehr oft saugt ein einzelner Fruchtkörper aus verschiedenen Ballen seine Nahrung. Das Vorhandensein der oberflächlichen Myceliumlage zusammen mit den verbindenden Myceliumsträngen hängt offenbar damit zusammen, daß der Pilz auch aus einem Substrat, das mehr oder weniger in kleine Portionen geteilt ist, große Fruchtkörper bilden kann. Um in einem einzelnen vegetativen Körper genügend Nahrung zur Bildung eines Fruchtkörpers von durchschnittlicher Größe zusammen zu bringen, ist eine Einrichtung getroffen, welche die vorhandenen Mycelien mehrerer Dungballen zu einem System vereinigt.

Eine Reinkultur von *Coprinus sterquilinus* herzustellen, ist eine leichte Sache, wenn man einmal einen Fruchtkörper hat. Ich ging gewöhnlich so vor: 12 oder 15 Pferdedungballen wurden in eine Kristallisierschale (18 cm breit und 6 cm hoch) gelegt, so daß sie den Boden bedeckten. Die mit einer Glasplatte bedeckte Schale wurde dann in einen Dampfsterilisator gesetzt und 45 Minuten lang in einer Temperatur von 100° gehalten. Ich nahm sie heraus und ließ abkühlen. Ich infizierte die Ballen, indem ich den Deckel hob und genau über jeden Dungballen einen Pilzhut, der eben Sporen entwickelte, einige Sekunden lang hielt. Gelegentlich schlug ich einen sichereren Weg ein, indem ich die Ballen mit den sporentragenden Lamellen bestrich. Noch eine andere Methode der Infektion wandte ich an: Der basale Teil des Stieles bleibt lebendig noch für einige Stunden, nachdem der übrige Teil des

Fruchtkörpers zugrunde gegangen ist. Ich fand nun, daß, wenn der basale Teil des Stieles in einzelne längliche Stücke zerteilt und jedes Stück zwischen zwei sterilisierte Dungballen gebracht wird, eine Infektion leicht durch die Hyphen zustande kommt. Noch bessere Resultate erlangt man, wenn man junge Stiele nimmt<sup>1)</sup>. Die Stielmethode der Infektion hat den Vorteil vor der Sporenmethode, daß bei ihrer Anwendung die Zeit zwischen Infektion und Bildung von neuen Fruchtkörpern um 7—14 Tage verkürzt wird. Bei der Sporenmethode verstreichen 6 oder 7 Wochen, bis der erste Fruchtkörper gebildet wird, aber mit der Stielmethode nur 4—5 Wochen.

Der junge Fruchtkörper beginnt seine Entfaltung auf einer oder mehreren von den weißen Mycelsträngen, die, wie schon erwähnt, außen an den Dungballen erscheinen. Zuerst ist er nur ein kugeliges Hyphenknäuel, wenn er aber größer wird, nimmt er die Form eines Kornes an. Der obere Teil des Kornes wird gelblich und zeichnet sich durch eine leichte Einschnürung von dem unteren Teil ab, der bald anschwillt. Der obere Teil wird bald konisch und bildet den Hut, während der untere eine kugelige Gestalt annimmt und zu der geschwollenen Basis des Stieles wird (Fig. 1, Taf. II). Ungefähr eine Woche später hat der Hut seine Entwicklung begonnen, der Stiel verlängert sich rasch, der Hut breitet sich aus, und die Sporen werden in die Luft abgestoßen (Fig. 2—8, Taf. II).

Die Spitze des Hutes hat im jüngsten Stadium ein graugelbes Aussehen, wenn der Hut aber an Größe zunimmt, beschränkt sich diese Färbung auf die Scheibe, wo sie erhalten bleibt, bis der Fruchtkörper zusammenbricht. Bevor der Stiel sich zu verlängern beginnt, sind die Seiten des Hutes glänzend weiß, wenn sie auch in feine Schuppen gespalten sind. Die allgemeine weiße Farbe des Hutes beginnt sich zu verändern, sobald der Stiel eine Länge von ca. 8 cm erreicht hat. Das schneeweiße Aussehen wird zu einem Silbergrau, dieses dann zu einem Blaurot. Das Rotwerden des Hutes breitet sich aus auf die oberen freien Teile des Stieles und wird herbeigeführt durch einen roten Zellsaft, der sich in den betroffenen Teilen entwickelt. Der rote Zellsaft wurde in all

1) Die Stielmethode zur Herstellung reiner Kulturen wurde ausgearbeitet durch B. M. Duggar. Siehe: *The Principles of Mushroom growing and Mushroom spawn making*. U. S. Dep. of Agricult. Bureau of Plant Industry, Bull. no 85. 1905.

den Zellen der Lamellen beobachtet, welche Basidien und Paraphysen einschließen. Seine Bildung geht einer Entwicklung von schwarzem Pigment in den Wänden der Sporen voraus. Einer ähnlichen Bildung von rotem Zellsaft begegnet man bei *Coprinus comatus*. Bei dieser Art werden die Lamellen, wie man leicht beobachten kann, von unten nach oben rötlich und nachher, wenn die Sporen zu reifen beginnen, werden sie schwarz von unten nach oben. Die physiologische Bedeutung des roten Zellsaftes bleibt ein Problem einer späteren Untersuchung. Wenn der Stiel eine Länge von ca. 10 cm erreicht hat, werden — bei feuchten Bedingungen — oft einzelne Tropfen des roten Zellsaftes von den Rändern des Hutes abgeschieden. Verlängert sich der Stiel weiter, so wird der Hut dumpfrot und endlich schwarz. Der Farbenwechsel ist vor allem darauf zurückzuführen, daß in den Wänden der Sporen ein schwarzes Pigment sich entwickelt; er rührt aber teilweise davon her, daß der rote Zellsaft allmählich in eine dumpfbraune Farbe übergeht. In dem Stadium, das auf Fig. 5—8, Taf. II zu sehen ist, hat der Hut eine so dunkle Farbe, daß man ihn als schwarz bezeichnen kann.

Der konisch-zylindrische Hut wird bei seiner Entfaltung zuerst glockenförmig (Fig. 4, Taf. II), dann schirmförmig (Fig. 5 u. 6) und dann fast eben. Schließlich biegt sich sein Rand zurück (Fig. 7 u. 8). Die Scheibe bleibt gewöhnlich bis zum Schlusse etwas nabelförmig. Wenn man den entfalteten Hut von oben betrachtet, so ist er schwarz, außer der braungelben Scheibe und den Schuppen, die gewöhnlich weiß, manchmal auch rötlich sind. Die Größenverhältnisse des reifen Hutes eines gutgewachsenen Fruchtkörpers mag man aus den Abbildungen auf Tafel II entnehmen.

Wenn der Hut glockenförmig wird, erscheinen unterhalb der Schuppen längliche Streifen. Diese Streifen rühren davon her, daß sich die Lamellen nach unten zu zu spalten beginnen. Öffnet sich der Hut weiter, so werden aus den Streifen Furchen, die 1—2 mm tief und ebenso breit werden können, an der Peripherie des Hutes. Die unvollständige Spaltung der Lamellen an ihrer Ansatzstelle — siehe den Vertikalschnitt auf Fig. 15, Taf. II — erlaubt dem Hut eine sehr rasche Entfaltung ohne eine entsprechende Zunahme des Hutfleisches. Gelegentlich teilen sich, wenn der Hut sich ausbreitet, einige Lamellen vollständig in zwei Hälften. Der Hut wird dann in ein Halbdutzend oder mehr Strahlen zerschlitzt.

Hutfleisch ist praktisch nicht vorhanden, ausgenommen an der Scheibe, wo sein Vorhandensein für eine Vorrichtung notwendig ist, die das Gewicht der Lamellen hält, während der Hut sich ausbreitet (vgl. Fig. 3—8, Taf. II).

Die Lamellen sind 3—6 mm breit und 2,5—5 cm lang. Sie sind anfangs ganz weiß, dann rötlich, da sich in jeder Zelle der schon erwähnte Zellsaft bildet, und schließlich rotschwarz infolge der Bildung eines sehr dunkelbraunen Pigments in den Sporen. Der Farbenwechsel findet an jeder Lamelle von unten nach oben statt (vgl. Fig. 3, Taf. II). Die Form der Lamellen im Querschnitt zeigt Fig. 9, Taf. II. Die beiden Seiten einer Lamelle sind nicht ganz parallel, sondern leicht konvergent, vom Fleisch zum freien Rand gerechnet; aber anstatt am freien Rand scharf zu enden, wie bei *Psalliota campestris*, *Marasmius oreades* usw., geht jede Lamelle in einen verdickten Rand über (Fig. 9 u. 10, Taf. II). Die verdickten Ränder der Lamellenkanten berühren einander, bevor der Hut sich öffnet und solange die Entwicklung der Sterigmata und der Sporen andauert (Fig. 11, Taf. II).

Nahezu paralleelseitige Lamellen mit verdickten Rändern kommen ebenso bei *Coprinus comatus* vor<sup>1)</sup>. Hier, wie bei den eben behandelten Arten, hat die Gestalt der Lamellen die Bedeutung, Raum zu schaffen für die Entwicklung der Basidien an den gegenüberliegenden hymenialen Oberflächen benachbarter Lamellen. Gegenüberliegende sporentragende Basidien dürfen nicht miteinander in Berührung kommen, oder es wäre eine gegenseitige Vermischung die Folge, die während der Bildung der Sporen schädlich sein würde. Nun sind bei diesen beiden Arten keine Zystiden an der Seite der Lamellen vorhanden. Bei *Coprinus atramentarius*, zeigte ich, wirken die Zystiden, die zwischen benachbarten Lamellen die interlamellaren Räumen durchkreuzen, als Schutzpfosten und halten so die Oberflächen benachbarter Lamellen, die sehr dünn und mechanisch schwach sind, in einer für die freie Entfaltung der Basidien notwendigen Entfernung voneinander<sup>2)</sup>. Wenn keine Zystiden vorhanden sind, so müssen die interlamellaren Räume auf eine andere Weise erhalten bleiben. Dies ist erreicht bei *Coprinus comatus* und bei *C. sterquilinus* erstens durch die leichte Ausbreitung des Hutes, so daß die Lamellen, da wo sie mit dem

1) A. H. R. Buller, *Researches on Fungi* loc. cit. Taf. I, Fig. 5.

2) A. a. O. in den Vorbemerkungen.



Hutfleisch verbunden sind, in angemessener Entfernung voneinander stehen, und zweitens durch die Bildung von verdickten Rändern, dort wo die Lamellen in der Nähe des Stieles zusammenkommen (Fig. 9 u. 11, Taf. II). Ferner sind die Lamellen etwas dicker und entsprechend steifer, als bei *Coprinus atramentarius* u. a., wo die Zystiden als raumschaffende Organe wirken. So werden dadurch, daß die Lamellen voneinander getrennt werden — einmal am Fleisch des Hutes, und dann am Stiel — und daß die Lamellen genügend steif sind, um Versackungen in den mittleren Teilen zu verhindern, die für die freie Entwicklung der Basidien notwendigen Räume erhalten.

Der Stiel wächst sehr schnell in die Länge, einige Stunden bevor die Sporen ausgeworfen werden. Er geht von dem Zustand auf Fig. 2, Taf. II über in den auf Fig. 3, Taf. II im Laufe eines einzigen Abends. Als größtes Maß seines Wachstums wurde beobachtet 1 cm pro Stunde.

Der völlig ausgestreckte Stiel ist 9—15 cm lang. Er ist an der Basis verdickt, in seinem unteren Teil ist er ungefähr 0,5—1 cm dick und verjüngt sich etwas nach oben (Fig. 2 u. 3, Taf. II). Zuerst ist er weiß, wird aber in seiner oberen Hälfte während der Verlängerung rötlich und endlich schwärzlich. Das Schwarzwerden des oberen Teiles ist eine normale Erscheinung und nicht auf einen Zufall zurückzuführen. Ich hebe das hervor, weil Masee<sup>1)</sup> irrtümlich behauptet hat, daß der Stiel schwarz wird, wenn er zerquetscht wird. Ich habe mehrmals versucht, den Pilz durch Quetschung zur Schwärzung zu bringen, habe es aber niemals erreicht. Der Schaft des Stieles ist, wie bei allen anderen *Coprinus*-Arten, hohl (Fig. 3, Taf. II) und zerbrechlich. Er hat, scheint es, seine Substanz zum äußersten Minimum reduziert, das gerade noch für seine stützende Aufgabe ausreicht. Die verdickte Basis des Stieles ist solid, weiß und einschließend die losen Hyphen, die ihn bedecken, hat er oft einen Durchmesser von 1,3 cm, wenn auch die mehr solide Partie nur 0,8—1,0 cm dick ist. Die Basis kann oben enden in einer ausgewachsenen Hülle oder Scheide, in welchem Falle kein freier Ring gebildet wird (Fig. 2, Taf. II); gewöhnlich wird von der Basis des Hutes ein Ring am Stiel gebildet in einer Höhe von 1—2 Drittel der Gesamtlänge (Fig. 3, Taf. II). Ich glaube, daß äußere Bedingungen der Kultur es be-

1) G. Masee, A Revision of the genus *Coprinus* a. a. O. S. 139.

stimmen, ob ein Ring oder eine Scheide gebildet werden soll. Es kann sein, daß sehr feuchte Bedingungen der Bildung eines Ringes günstig sind und ziemlich trockene der Bildung einer freien Scheide; doch bedarf diese Annahme noch genauer Prüfung.

Die Struktur des Hymeniums bei einer völlig entwickelten Lamelle gerade vor der Sporentladung ist dargestellt in der Zone *a* der Fig. 17 u. 18, Taf. II. Die Elemente, aus denen das Hymenium zusammengesetzt ist, sind Basidien und Paraphysen. Zystiden sind an den Seiten der Lamellen nicht vorhanden. Die Basidien sind dimorph: wir können sie in zwei Gruppen teilen: lange und kurze. Bei der Entfaltung irgend eines kleinen Bezirks des Hymeniums entwickeln sich die langen Basidien ein wenig schneller als die kurzen<sup>1)</sup>. Die Zahl der kurzen Basidien ist der der langen annähernd gleich; doch herrschen die ersteren ein wenig vor.

Die Zone *a* der Fig. 17 wurde aus Camera-lucida-Zeichnungen konstruiert, die denen auf Fig. 12 u. 13, Taf. II ähneln, wenn sie auch vergrößert sind. Fig. 12 stellt genau die Stellung der Sporen der langen und kurzen Basidien dar, entsprechend einem kleinen Bezirk des Hymeniums, während Fig. 13 die Anordnung der Basidien und Paraphysen gibt. In Fig. 13 sind die langen Basidien schattiert worden, die kurzen blieben ungeschattiert. Es ist wegen der optischen Schwierigkeiten unmöglich, eine Camera-lucida-Zeichnung zu machen, welche die Sporen zugleich mit den Umrissen der Basidien und Paraphysen einschließt. Bei der Konstruktion der Zone *a* in Fig. 17 wurde deshalb zuerst eine Zeichnung wie in Fig. 13 gemacht und dann die Sporen oben an den Sterigmaten eingezeichnet.

In der Zone *a* der Fig. 18 kann man leicht die langen Basidien (*l*) von den kurzen (*s*) unterscheiden. Die kurzen Basidien ragen nicht über die Paraphysen hervor, während die langen sich ca. 28  $\mu$  hinaus in die Luft fortsetzen. In der Zone *a* von Fig. 17 sind die Körper und Sporen der langen Basidien tiefer schattiert als die der kurzen. Ich bemerke, daß die Sporen hier wie in Fig. 12 oft zum Teil vertikal stehen über den Sporen der kurzen; aber der Vorsprung an den langen Basidien ist so beschaffen, wie

---

1) Ich werde die Bedeutung dieser für das Verständnis der Entwicklung der Coprinen interessanten Tatsache in dem nächsten Band meiner „Researches on Fungi“ darstellen.

man in Fig. 18 sehen kann, daß die ersteren nicht die letzteren berühren können. Wenn man die Zone *a* betrachtet — auf Fig. 17 wie 18 — bei deren Zeichnung ich den höchsten Grad der Genauigkeit zu erreichen suchte, so ist es augenscheinlich daß, wenn die Basidien monomorph anstatt dimorph wären, entweder ihre Zahl verringert werden müßte oder daß ein ernstliches Auseinanderstoßen stattfinden würde. Dadurch, daß es zweierlei Art von Basidien gibt, kurze und lange, kann eine größere Anzahl von Basidien auf einen kleinen Bereich des Hymeniums zusammengedrängt werden, als es möglich wäre, wenn sie dieselbe Länge hätten. Wir können also annehmen, daß der Dimorphismus der Basidien eine für die Sporenbildung ökonomische Einrichtung ist und den Fruchtkörper als Ganzen leistungsfähiger macht.

In einem Querschnitt durch eine Lamelle, wie er in Fig. 18, Taf. III gegeben ist, fallen die langen Basidien durch ihre Vorsprünge auf. Frühere Beobachter, wie Patouillard<sup>1)</sup>, Brefeld<sup>2)</sup> und Masee<sup>3)</sup>, haben die kurzen Basidien übersehen. Als ich *Coprinus comatus* und *C. atramentarius* studierte, habe auch ich unglücklicherweise die kurzen Basidien übersehen und nur lange für das Hymenium dieser Arten gezeichnet<sup>4)</sup>. Die Zeichnungen auf Taf. II u. III dieser Arbeit berichtigen bis zu einem gewissen Grade diesen Fehler. Ich werde auch neue Zeichnungen für das Hymenium der oben genannten zwei Arten veröffentlichen in dem zweiten Bande meiner "Researches on Fungi", der zum Druck vorbereitet wird.

Paraphysen sind überall im Hymenium der *Coprinus*-Arten vorhanden. Sie sind groß, verschmolzen und bilden ein zusammenhängendes System. Sie trennen benachbarte Basidien voneinander. Ihr Vorhandensein im Hymenium von *Coprinus sterquilinus* zeigen deutlich Fig. 13, Taf. II und Fig. 17 u. 18, Taf. III. Die Notwendigkeit ihres Vorhandenseins erkennt man vielleicht leichter, wenn man für einen Augenblick sich vorstellt, daß alle Paraphysen weggenommen würden und alle Basidien in Berührung miteinander kämen. Ein allgemeines Durcheinander wäre das Resultat. Die

1) N. Patouillard, *Tabulae analyticae fungorum*, Ser. 1, 1883—86; siehe die Figuren für *Coprinus Patouillardii* usw.

2) O. Brefeld, *Untersuchungen*, Heft III, 1887, Tafeln für *Coprinus stercorarius*.

3) G. Masee, *A Revision of the Genus Coprinus*. *Ann. of Bot.*, Vol. X, 1896, Pl. XI, fig. 25.

4) A. H. R. Buller, *Researches on Fungi*, für *Coprinus comatus*, Pl. III, fig. 14—16; *Ann. of Bot.* XXIX, 1910, Pl. 50—51 für *C. atramentarius*.

Paraphysen wirken als notwendige Elemente in dem Hymenium einer jeden *Coprinus*-Art, indem sie als raumschaffende Organe gebraucht werden. Sie verhindern die Berührung benachbarter Basidien und ermöglichen so eine freie Entwicklung und Befreiung der Sporen. Wenn, meiner Meinung nach, die Paraphysen eine raumschaffende Wirkung haben, so erfüllen sie doch eben so gut andere Funktionen. Sie stützen die Basidien und halten sie in einer zum Hymenium senkrechten Stellung. Sie versorgen wahrscheinlich die Basidien auch mit Wasser und vielleicht mit anderen Substanzen. Wie oben bemerkt, bilden die Paraphysen ein zusammenhängendes System. Sie verstärken die Festigkeit der Lamellen im Ganzen. Während der Entfaltung des Hymeniums erreichen die Basidien ihren maximalen Durchmesser in einem frühen Stadium. Die Paraphysen sind zuerst schmal und werden weiterhin immer breiter. Sie können als die elastischen Elemente des Hymeniums angesehen werden. Durch Ausbreitung passen sie sich den Ansprüchen des Hymeniums bei Öffnung des Hutes an.

Die Basidien, die zuerst Sporen bilden, finden sich immer an den untersten Teilen der Lamellen. Eine hymeniale Entwicklungswelle rückt langsam vor, aufwärts an jeder Lamelle von der Basis bis hinauf. Die Sporen werden, während sie reifen, schwarz dadurch, daß sich in ihren Wänden ein ganz schwarzbraunes Pigment bildet. Deshalb werden die Lamellen zuerst an der Basis schwarz und die Schwärzung schreitet von unten nach oben an jeder Lamelle fort (vgl. Fig. 3, Taf. II).

Wenn der Hut sich soweit ausgebreitet hat, wie Fig. 4, Taf. II zeigt, beginnt der Prozeß der Sporenabstoßung. Die ersten Sporen, die abgestoßen werden, sind die, welche an einer schmalen Zone sich befinden, die sich beiderseits längs der untersten Kante jeder Lamelle erstreckt (*s* auf Fig. 5, Taf. II). Diese Zone der Sporenentladung bewegt sich aufwärts an jeder Lamelle fortschreitend von der Basis bis hinauf. Bei großen Fruchtkörpern fand man für die Zeit dieses Fortschreitens 8 bis 12 Stunden unter den Bedingungen des Laboratoriums. Gerade bevor die Sporen abgestoßen werden, unterliegt der verdickte Rand der Lamellenkante unter der Zone der Sporenbildung einer Selbstverdauung: er wird flüssig und verschwindet. Er kann deshalb nicht den freien Austritt der ersten zu entladenden Sporen behindern. Sobald eine schmale Zone (ca. 0,1 mm) längs der Basis jeder Lamelle dadurch sporenfrei geworden ist, daß die Sporen von den Basidien weggeschleudert wurden, so setzt

sich der Prozeß der Selbstverdauung, der, wie wir oben sahen, den Rand der Lamelle zerstört hat, nach oben hin fort. Die unteren Zellen, aus denen sich die Lamellen in den sporenfreien Zonen zusammensetzen, fallen zusammen und werden flüssig. Ich habe den Zerstörungsprozeß, der den Mykologen als Verflüssigung bekannt ist, Selbstverdauung<sup>1)</sup> genannt; denn man hat einigen Grund aus Analogie zu schließen, daß die Lamellengewebe durch Enzyme zerstört werden, welche aus dem Zellsaft der absterbenden Lamellen frei werden. Diese Annahme ist gestützt worden durch die Arbeit von Weir<sup>2)</sup>, welcher gezeigt hat, daß der Hut einer *Coprinus*-Art ein Enzym enthält, welches geeignet ist, die Wände bestimmter Hyphen zu zerstören. Die Zone der Selbstverdauung, die in der oben beschriebenen Weise beginnt, steigt stufenweise an jeder Lamelle empor, die so von unten nach oben zerstört wird. Die Zone der Selbstverdauung folgt hart hinter der Zone der Sporenabstoßung, geht aber nie in sie hinein. Sie befällt nur die Zone, die frei von Sporen geworden ist.

Nachdem die Selbstverdauung begonnen hat, kann man auf der Oberfläche jeder Lamelle — parallel der Kante und  $\frac{1}{2}$  mm nach innen — fünf aufeinanderfolgende Zonen unterscheiden. Die Zonen, die auf Fig. 17 u. 18, Taf. III abgebildet sind, sind folgende: a) eine Zone von Basidien mit reifen Sporen, die sich aufwärts bis zur oberen Kante jeder Lamelle erstreckt, und die daher mehrere Millimeter hoch sein kann; b) eine Zone der Sporenabstoßung, zusammengesetzt aus zwei Unterzonen; c) eine Zone sporenfreier Oberfläche, von der die Sporen eben entfernt sind; d) eine Zone der Selbstverdauung und e) ein dunkler, klebrig-flüssiger Streifen, der die Produkte der Selbstverdauung und eine Anzahl von Sporen enthält, die nicht auf die normale Art ausgestoßen wurden. Diese 5 Zonen behalten ihre relativen Abstände unverändert bei. Sie bewegen sich allmählich aufwärts, so daß sie im Laufe von 8 bis 12 Stunden die ganze Länge jeder Lamelle zurücklegen.

Das Kürzerwerden der Lamellen infolge der Selbstverdauung ist abgebildet auf Taf. II durch die Fig. 5—8. In Fig. 5, Taf. II ist ungefähr  $\frac{1}{3}$  jeder Lamelle zerstört worden. Die Zone der

1) A. H. R. Buller, *Researches on Fungi*, a. a. O., S. 200, ebenso *The Function and Fate of the Cystidia of Coprinus atramentarius*. A. a. O., S. 619.

2) J. R. Weir, *Untersuchungen über die Gattung Coprinus*. Flora, Bd. 103, 1911, S. 271.

Sporenabstoßung befindet sich gerade über der Lamellenkante, sie ist mit  $a$  bezeichnet. Gebrochene Linien zeigen die Form und die Stellung der Lamellen gerade nach dem Beginn der Sporenabstoßung an. Die ersten Sporen, die frei werden, befinden sich gerade über der Lamellenkante bei  $s$ . In Fig. 6, Taf. II ist ungefähr die Hälfte jeder Lamelle verschwunden, in Fig. 7, Taf. II ca.  $\frac{3}{4}$  und in Fig. 8, Taf. II fast die ganze Lamelle. In den letzten drei Figuren ist diagrammatisch dargestellt worden, wie die Sporen von der Lamellenkante herabfallen und von einem leichten Wind weggetragen werden.

Auf Fig. 15, Taf. II ist ein Vertikalschnitt durch drei Lamellen — in der Richtung  $o-p$  auf Fig. 6, Taf. II — zu sehen, während Fig. 16, Taf. II ein kleines Stück einer Lamelle in Flächenansicht darstellt. In beiden Figuren ist die Vergrößerung 15fach. Die Pfeile zeigen die Richtung an, in der sich die Sporen bewegen, wenn sie von der Zone der Sporenabstoßung in ruhige Luft geschleudert werden.

Die 5 Zonen, welche in der Nähe der Lamellenkante, die von Sporen frei wurde, unterschieden werden können, und welche auf Fig. 17 u. 18, Taf. III abgebildet sind, sollen nun genauer beschrieben werden.

a) Die Zone der Basidien mit reifen Sporen. Sie ist schon genügend beschrieben worden. Sie besteht aus langen und kurzen Basidien und aus Paraphysen, und bildet mit deren Anordnung ein schönes und raumsparendes Mosaik.

b) Die Zone der Sporenabstoßung. Sie ist ca. 12 mm breit und besteht aus 2 Unterzonen:  $b_1$ , eine obere Zone der Sporenabstoßung für die langen Basidien und  $b_2$  eine untere für die kurzen Basidien. Als ich die lebende Lamelle, welche Sporen abwarf, in eine geschlossene Glaskammer aufhing und dann sorgfältig mit einem Horizontalmikroskop beobachtete, fand ich, daß in jeder schmalen Zone — parallel zu der Lamellenkante (Zone  $b_1$   $b_1$  in Fig. 17, Taf. III) — die langen Basidien ihre Sporen zuerst abstoßen und erst, wenn alle Sporen der langen Basidien verschwunden sind, die kurzen Basidien die ihren abstoßen. Das ist eine schöne Verfeinerung in der Einrichtung des Hymeniums. Da die Sporen der langen Basidien oft teilweise senkrecht über den Sporen der kurzen stehen, ist es klar, daß, wenn es keine solche Ordnung der Sporenabstoßung gäbe, wie ich sie oben beschrieben habe, die Sporen der langen Basidien, wenn sie abgestoßen werden, oft gegen die Sporen der kurzen schlagen würden. Da die Sporen

klebrig sind, würde das zu einem ansehnlichen Verlust von Fortpflanzungszellen führen. Aber dieser Nachteil ist beseitigt dadurch, daß die langen Basidien jeder Zone ihre Sporen zuerst abstoßen.

Die Abstoßung der Sporen von einem Basidium bei *Coprinus sterquilinus* geht in derselben Weise vonstatten wie bei den Hymenomyceten im allgemeinen. Die 4 Sporen eines jeden Basidiums werden heftig mehr oder weniger senkrecht von dem Hymenium vorgestoßen in den benachbarten Raum zwischen den Lamellen. Die 4 Sporen verlassen ihre Sterigmata nacheinander und werden nicht alle zusammen abgestoßen. Die Abtrennung kann leicht beobachtet werden, wenn man eine Lamelle, wie sie auf Fig. 6, Taf. II abgebildet ist, in eine geschlossene Glaskammer oder unter ein großes Becherglas legt, wo sie vor zu großem Wasserverlust geschützt ist, und von oben auf sie herabschaut. Man kann dann sehen, wie die Sporen ihre Basidien in der Zone der Sporenabstoßung verlassen. Man wird Basidien finden, die 4, einige, die 3 oder 2, andere, die eine oder gar keine Sporen mehr haben. Die Abstoßung aller 4 Sporen von einem Basidium braucht, wenn einmal der Prozeß begonnen hat, 1—1½ Minuten. Mit Hilfe eines Horizontalmikroskops, das ich 1909 beschrieben habe<sup>1)</sup>, fand ich, daß die Sporen von dem Hymenium ungefähr 0,2 mm weit in den Raum zwischen den Lamellen geschleudert werden. Dann machen sie eine kurze Wendung, nach der sie bei ruhiger Luft senkrecht abwärts fallen. Die Flugbahn, die von den Sporen der Hymenomyceten beschrieben wird, habe ich eine Sporabola genannt<sup>2)</sup>. Für *Coprinus sterquilinus* sind 2 Sporabolen auf Fig. 14, Taf. II dargestellt und sechs weitere in Fig. 15, Taf. II.

Aus Messungen der Fallgeschwindigkeit von Sporen verschiedener Größe, die an anderer Stelle gemacht wurden<sup>3)</sup>, kann geschätzt werden, daß die Geschwindigkeit des Sporenfalles bei *Coprinus sterquilinus* in ruhiger Luft ungefähr 4 mm/sec beträgt, wenn die Luft mit Wasserdampf gesättigt ist, und 2,5 mm/sec, wenn sie trocken ist. Die Verringerung der Fallgeschwindigkeit bei trockener Luft kommt daher, daß die Sporen durch Verlust an Feuchtigkeit rasch kollabieren. In der freien Natur hat eine sehr schwache Luftbewegung zur Folge, daß die Sporen weite Strecken

1) A. H. R. Buller, *Researches on Fungi*, loc. cit., p. 142.

2) A. H. R. Buller, *Researches on Fungi*, p. 185.

3) *Ibid.* p. 175.

fortgetragen werden. Die Art, in der die Sporen die Unterseite des Hutes bei einem leichten Luftzug verlassen, ist dargestellt auf Fig. 6, 7 u. 8, Taf. II. Wenn ein Fruchtkörper in einem Becherglas in aufrechter Stellung gehalten und nun die Luft unter dem Hut durch ein konzentriertes Lichtbündel eines elektrischen Bogens beleuchtet wird, so kann man den Fall der einzelnen Sporen mit bloßem Auge direkt beobachten<sup>1)</sup>. Wieviel Sporen im ganzen an einem großen Fruchtkörper entwickelt werden, wurde nach der Zahl der Sporen berechnet, die auf einem kleinen Bezirk des Hymeniums produziert werden, und aus der Größe der Gesamtoberfläche der Lamellen. Bei einem Fruchtkörper mit einem 4 cm hohen Hut war die Anzahl der Sporen pro qmm der Hymeniumoberfläche 2900, und die Gesamtoberfläche des Hymeniums ungefähr 34500 mm<sup>2</sup>. Daraus ergibt sich, daß die Gesamtzahl der von dem Hut gebildeten Sporen ungefähr 100 000 000 war.

Nun ist noch ein Punkt bei dem Vorgang der Sporenbefreiung der Hymenomyceten zu erwähnen, den ich bis vor 3 Jahren übersehen und bis jetzt noch nicht beschrieben habe. Ungefähr 5—15 Sekunden, bevor eine Spore abgestoßen werden soll, wird immer ein winziger Wassertropfen an der Basis jeder Spore ausgeschieden und zwar an der Seite, die der Achse der Basidien am nächsten ist, und an dem Punkt, wo die Spore mit dem Sterigma verbunden ist (vgl. Fig. 18, Zone 6). Fayod<sup>2)</sup> beobachtete die Ausscheidung dieser Tropfen bei *Galera tenera*, aber er gab keine Abbildung davon. Meine eigenen Beobachtungen wurden gemacht, bevor ich mit Fayods Resultaten bekannt wurde. Kürzlich hat Dietel<sup>3)</sup> entsprechende Tropfenausscheidungen für die Sporidien der Rostpilze beschrieben, bei denen die Teleutosporen ohne Ruheperiode keimen. Ich habe gefunden, daß bei allen Hymenomyceten (ca. 50 Spezies, die die Hauptgruppen repräsentieren) die Ausscheidung eines Flüssigkeitstropfens vor der Sporenanstoßung die Regel ist. Ich habe auch Dietels Beobachtungen auf einen Rostpilz ausgedehnt, bei dem die Teleutosporen eine Ruheperiode vor ihrer Keimung

1) Meine Lichtbündelmethode für das Studium des Sporenfalls von den Fruchtkörpern der Hymenomyceten ist genau beschrieben in meinen *Researches on Fungi* S. 94—101. Sie kann mit gutem Erfolg bei Klassendemonstrationen angewendet werden.

2) M. V. Fayod, *Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinés*. *Ann. de sc. nat.*, T. 9, 1889, p. 272.

3) P. Dietel, *Über die Abschleuderung der Sporidien bei den Uredineen*. *Mycologisches Centralbl.*, Bd. 1, 1912, S. 355—359.



brauchen, nämlich *Puccinia graminis*. So scheint es sehr wahrscheinlich, daß der Prozeß der Sporenabstoßung bei Hymenomyceten und Uredineen derselbe ist. In dieser Hinsicht kann die Annahme der Homologie der Basidien der beiden Gruppen als wesentlich bestätigt gelten. Der am Nabel der Spore ausgeschiedene Wassertropfen hat bei *Coprinus sterquilinus* einen Maximaldurchmesser, der so groß ist wie ein Drittel des Sporendurchmessers. Die Tropfen sind in verschiedenen Stadien ihrer Bildung in der Zone der Sporenabstoßung auf Fig. 17 u. 18, Taf. III abgebildet. Wenn eine Spore fortgeschleudert wird, so wird der Tropfen mitgenommen. Weitere Bemerkungen und Abbildungen über die Tropfenausscheidung bei der Sporenabstoßung der Hymenomyceten im allgemeinen bleibt einer Veröffentlichung an anderer Stelle vorbehalten.

c) Die Zone der sporenfreien Oberfläche. Hier kann man beobachten, daß keine Sporen mehr vorhanden sind. Die Zone ist ungefähr 0,08 mm breit. Die langen und die kurzen Basidien und die Paraphysen kann man leicht voneinander unterscheiden. Keines der Elemente ist kollabiert. Die Sterigmata haben noch ihre ursprüngliche Form bewahrt. Rechts von der Zone in Fig. 17, Taf. III sieht man eine Basidie, die zu kleine Sporen trägt und diese daher nicht abgestoßen hat. Diese 4 Sporen würden nach dem Abfall zu den vergedeten Sporen an der Lamellenkante hinzukommen.

d) Die Zone der Selbstverdauung. Auf dieser schmalen Zone, die ca. 0,05 mm breit ist, kann man die Zerstörung der Zelle beobachten. Die Wände verlieren allmählich ihre scharfen Konturen, sie werden körnig und verschwinden als bestimmte Strukturen. Die am besten standhaltenden Teile des Hymeniums sind die äußersten Teile der Basidien, besonders der langen Basidien; aber schließlich verschwinden sie ebenfalls.

e) Die Zone der Selbstverdauungsprodukte. Diese Zone, die sich an der Lamellenkante befindet, wechselt etwas in ihrer Breite. In dem auf Fig. 17 u. 18, Taf. III dargestellten Fall ist sie ca. 0,06 mm breit. Oben geht sie in die Zone der Selbstverdauung über. Längs ihrer oberen Kante enthält sie die körnigen Überreste der Basidien, aber weiter unten verschwinden alle Spuren bestimmter Elemente. Längs ihrer unteren Kante befindet sich gewöhnlich eine ansehnliche Zahl von Sporen, die das Unglück hatten, nicht auf normale Weise abgestoßen zu werden. Wir können sie vergedete Sporen nennen. Sie sind nicht fähig aus dem flüssigen Streifen zu entkommen, der sie umschließt, und fallen zu

Boden, wenn der Fruchtkörper im ganzen kollabiert. Die Zone der Selbstverdauungsprodukte dehnt sich allmählich immer weiter nach oben aus. Sie folgt der Sporenabstoßungszone in einer Entfernung von ca.  $\frac{1}{2}$  mm. Die Flüssigkeit, aus der sie hauptsächlich besteht, verschwindet zum größten Teil zweifellos durch Verdunstung. Es ist ebenso möglich und in der Tat wahrscheinlich, daß ein Teil durch Kapillarattraktion längs der subhymenialen Schicht aufgesogen wird. Jedenfalls sammelt sie sich nicht so an, daß sie den Fall der ins Freie abgestoßenen Sporen hemmt. Die vergeudeteten Sporen bilden möglicherweise nur 5% der Gesamtzahl, es sind immer relativ wenig im Vergleich mit denen, die frei in die Luft geschleudert werden.

Die Zone der Selbstverdauungsprodukte hüllt, sobald sie kontinuierlich fortschreitet, langsam alle Sporen ein, die aus irgend einem Grunde nicht von ihren Sterigmaten abgestoßen wurden, als sie sich in der Zone der Sporenbefreiung befanden. Das Einschließen zweier Sporen ist in Fig. 17, Taf. III bei *m* und *n* gezeigt.

Wenn ein Fruchtkörper seine Sporen in eine sehr feuchte Atmosphäre abstößt, sammeln sich am Rand des Hutes, wo die Abstoßung der Sporen aufhört, Tropfen einer dunklen tintenähnlichen Flüssigkeit, die Selbstverdauungsprodukte, an (Fig. 7, Taf. II). Diese Tropfen, welche in Intervallen vom Hutrand herabtropfen, enthalten relativ wenig Sporen an ihrem untersten Ende. Die schwarze Farbe kommt nicht von den Sporen, sondern von einem braunen Farbstoff, der in den Tropfen gelöst ist. Durch eine Reihe eigens zu diesem Zweck angestellter Versuche fand ich, daß das Schwarzwerden der Flüssigkeit von der Gegenwart einer Oxydase herrührt, die wie eine Laccase oder Tyrosinase wirkt.

Es ist nun genug gesagt worden, um zu zeigen, wie bewundernswert die Fruchtkörper von *Coprinus sterquilinus* eingerichtet sind zum Zweck der Bildung und Befreiung der Sporen. Es ist augenscheinlich, daß die Anpassung der Struktur an die Funktion zusammen mit der Reproduktion genau so vollkommen ist bei *Coprinus* wie bei den Phanerogamen.

### III. Untersuchungen über den Bau der Fruchtkörper bei Agaricineen.

Bei den Agaricineen finden wir zwei Typen von Fruchtkörpern, welche sich in bezug auf die Einrichtungen für die Bildung und

das Abwerfen von Sporen unterscheiden: der *Psalliota*-Typus, welcher alle Arten von *Psalliota*, *Stropharia*, *Panaeolus*, *Pholiota* und wahrscheinlich die meisten Agaricineen einschließt, und der *Coprinus*-Typus, welcher ungefähr 200 Arten von *Coprinus* umfaßt.

Bei dem *Psalliota*-Typus ist das Hymenium während der Abstoßung der Sporen so gerichtet, daß jeder seiner Teile mehr oder weniger nach unten schaut (vgl. *B* und *C* in Textfig. 1). Diese Orientierung des Hymeniums wird durch die Kombination zweier Dinge bewirkt: 1. Die

Lamellen sind im Querschnitt keilförmig, 2. die Lamellen sind positiv geotropisch. Mit der Tatsache, daß jeder Teil des Hymeniums während der Abstoßung der Sporen nach unten schaut, verknüpft sich die andere Tatsache, daß jeder kleinste Teil der Oberfläche der Lamellen (jedes Quadratmillimeter) Sporen hervorbringt und sie abstoßt während der ganzen Trennungsperiode. Sobald das Hymenium in

der für die Abstoßungsperiode charakteristischen Art orientiert worden ist, beginnt das Abwerfen der Sporen. Der Fruchtkörper ist so organisiert, daß er als Ganzes bestehen bleibt, bis alle Sporen abgestoßen worden sind. Damit eine gegebene kleine Fläche des Hymeniums eine sehr große Menge Sporen hervorbringen und sie sicher abwerfen kann, treten die Basidien hervor und bringen ihre Sporen in Serien von aufeinander folgenden Generationen zur Reife. Der Fruchtkörper bleibt erhalten, bis alle Basidien ihre Funktion der Erzeugung und Abstoßung ihrer Sporen vollständig erfüllt haben.

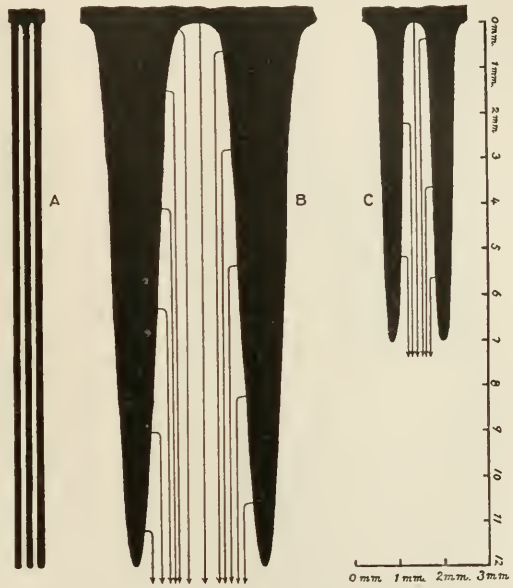


Fig. 1. Querschnitt durch eine Lamelle.

*A* = *Coprinus atramentarius*; *B* = *Collybia platyphylla*; *C* = *Psalliota campestris*. Die Pfeile in *B* und *C* zeigen die Wurfbahnen einiger Sporen, welche vom Hymenium in ruhige Luft geschleudert werden.

Bei dem *Coprinus*-Typus der Fruchtkörper muß man hauptsächlich berücksichtigen, daß während der Abstoßung der Sporen das Hymenium nicht so orientiert ist, daß jeder Teil nach unten gerichtet ist. Das hat einen doppelten Grund: 1. die Lamellen sind im Querschnitt nicht keilförmig, 2. sie sind nicht positiv geotropisch. Bei *Coprinus sterquilinus* und *C. comatus* sind die Lamellen, abgesehen von ihrem verdickten Rand, fast parallelseitig, während sie bei vielen anderen Spezies von *Coprinus*, z. B. bei *C. atramentarius* ganz parallelseitig sind (*A* in Textfig. 1, S. 318). Der Bequemlichkeit halber bezeichnen wir von nun an die Lamellen des *Coprinus*-Typus als parallelseitige und diejenigen des *Psalliota*-Typus als keilförmige.

Da die Lamellen von *Coprinus* parallelseitig und nicht geotropisch sind, können nicht alle Teile des Hymeniums nach unten schauen. Im günstigsten Falle können bei einer einzelnen Lamelle beide Seiten in vertikaler Ebene liegen, was aber selten vorkommt. Gewöhnlich ist die eine Seite der Lamelle ein wenig nach oben, die andere etwas nach unten gerichtet. Infolgedessen würde es für jede kleine Fläche des Hymeniums (jedes Quadratmillimeter) an der oberen Seite jeder Lamelle unmöglich sein, zu derselben Zeit Sporen erfolgreich während der Abstoßungsperiode abzuwerfen. Sporen, welche von den Basidien abgestoßen werden, würden wieder auf das Hymenium fallen. Daher ist die Art der Sporentrennung, welche wir bei dem *Psalliota*-Typus gefunden haben, für die Fruchtkörper vom *Coprinus*-Typus ungeeignet.

Das erfolgreiche Freiwerden der Sporen bei den nicht geotropischen, parallelseitigen Lamellen des *Coprinus*-Typus wird durch folgende Einrichtung erreicht: 1. die Sporen reifen in einer Zone, die auf jeder Lamelle von unten nach oben fortschreitet, 2. die Sporen werden auch in der Reihenfolge von unten nach oben frei, 3. die sporenfreien Teile der Lamellen werden, sobald sie in Erscheinung getreten sind, durch Selbstverdauung zerstört. Infolge dieser Selbstverdauung der sporenfreien Teile von unten nach oben ist die Zone der Abstoßung immer nahe und parallel der Lamellenkante gelegen, und die Sporen, welche von der oberen Seite der Lamelle losgelöst werden, können vom Fruchtkörper frei abfallen. Dies wird für *Coprinus atramentarius* in der beigefügten Textfig. 2 dargestellt.

Hier steht die Lamelle um einen Winkel von  $20^{\circ}$  geneigt, und nun können alle Sporen unter dem Fruchtkörper in die Luft fallen

und vom Wind fortgetragen werden. Drei Stadien der Sporenabstoßung *A*, *B* und *C* sind abgebildet; aber in jedem ist die Abstoßungszone gerade oberhalb der Lamellenkante. Es ist klar, daß die Selbstverdauung ein notwendiger Faktor für das erfolgreiche Arbeiten des Fruchtkörpers vom *Coprinus*-Typus ist; sie dient dazu, die sporenfreien Teile der Lamellen zu entfernen, die nicht nur nutzlos für den Fruchtkörper sind, sondern ein mechanisches Hindernis für das Abfallen der zurückbleibenden Sporen sein würden, besonders für diejenigen, die von den oberen Seiten der Lamellen abgestoßen werden.

Mit diesen hauptsächlichlichen Einrichtungen bei dem Fruchtkörper des *Coprinus*-Typus sind noch andere verbunden, die feiner und weniger auffallend sind. Wir haben gesehen, daß die Sporen bei jeder Lamelle in der Reihenfolge von unten nach oben abgestoßen werden. Die Zone der Abstoßung ist schmal (ungefähr 1 mm). Nun bildet diese Zone, wenn man sie in einem gegebenen Moment an der Lamelle betrachtet, ein enges Band von bestimmtem Flächenraum. Die Sporen auf dieser Fläche werden alle im Laufe von wenigen Minuten abgestoßen. Daraus folgt, daß bei den zunächstliegenden Basidien die Sporen annähernd zur gleichen Zeit reif und bereit zur Abtrennung sein müssen. Hierin liegt ein deutlicher Unterschied zwischen dem *Coprinus*- und *Psalliota*-Typus. Bei dem ersteren müssen alle Basidien auf einem schmalen Streifen des Hymeniums (0,1 qmm) annähernd zur gleichen Zeit ihre Sporen ausgebildet und zur Abstoßung bereit haben, während das beim letzteren nicht so not-

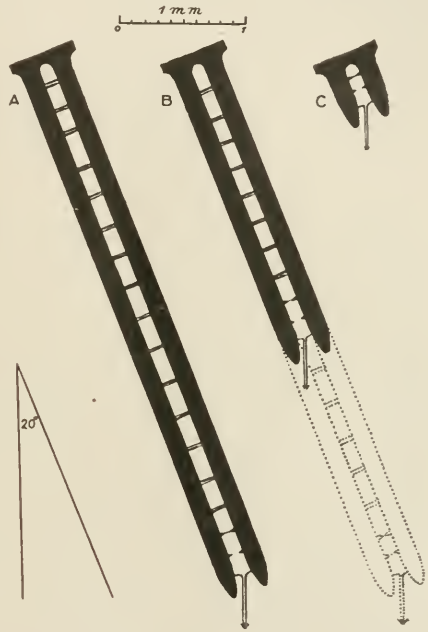


Fig. 2. *Coprinus atramentarius*.

Zwei Lamellen in einem Winkel von 20°, Sporen abstoßend. Die Wurfbahnen der Sporen, die die Zone der Sporenabtrennung bei ruhiger Luft verlassen, werden durch die Pfeile angezeigt. Infolge der Selbstverdauung ist die Zone der Sporenabtrennung immer gerade über der freien Lamellenkante.

wendig ist. Bei dem *Psalliota*-Typus kommt es häufig vor, daß der Zeitraum zwischen dem Reifwerden und der Abtrennung der Sporen auf den angrenzenden Basidien nicht einige Minuten, sondern bis zu mehreren Tagen betragen kann.

Mit der Tatsache, daß auf jedem schmalen Streifen des Hymeniums von *Coprinus* alle Sporen fast zur gleichen Zeit zur Abstoßung bereit sein müssen, verbindet sich eine besondere Einrichtung der Bestandteile des Hymeniums. Damit nebeneinander liegende Basidien zur selben Zeit fertige Sporen tragen können, ohne daß diese sich verdrängen, sind große Paraphysen nötig, um den nötigen Raum zu schaffen (spacial agents). Durch ihre Gegenwart halten sie benachbarte Basidien in möglichst angemessenen Entfernungen auseinander.

Da alle Sporen, welche auf irgend einer kleinen Fläche des Hymeniums abgestoßen werden, nahezu im selben Augenblick reif sein sollen, muß die Gesamtzahl der Basidien auf solch einer Fläche notwendigerweise sehr reduziert sein im Vergleich mit der Zahl der Basidien auf einer ähnlichen Lamellenfläche eines Fruchtkörpers, der nach dem *Psalliota*-Typus gebaut ist. Diese Reduktion wird indessen infolge des Dimorphismus der Basidien vermindert. Der Dimorphismus erlaubt ein engeres Zusammenstehen der Basidien auf dem Hymenium, als es auf andere Weise möglich wäre. Auf diese Weise ist der Raum des Hymeniums für die Sporenbildung gut ausgenutzt. Damit alle Sporen auf der Abstoßungszone sicher von dem Hymenium abfallen können, werden die Sporen der langen Basidien einige Minuten früher abgestoßen als die der kürzeren, von denen sie umgeben sind.

Aus diesen Untersuchungen können wir schließen, daß die große Menge der Paraphysen und der Dimorphismus der Basidien besondere Anpassungsformen sind, die eine zweckentsprechende und zuverlässige Sporenbildung auf denjenigen Lamellen sichern, welche ihre Sporen in der Abstoßungszone von unten nach oben abwerfen; weiter stellt die Einrichtung, daß die langen Basidien ihre Sporen früher abwerfen als die kurzen Basidien, eine andere Anpassung dar, welche den Sporen, die von dichtbesetzten dimorphen Basidien erzeugt werden, die Möglichkeit gibt, sicher von den Lamellen abzufallen.

Wir haben bis jetzt gesehen, daß die Anordnung, die Struktur und die Art der Funktion der Elemente des Hymeniums das Ziel haben, eine ökonomische und erfolgreiche Bildung und Abstoßung

der Sporen von parallelseitigen und nicht geotropischen Lamellen zu sichern. Wir müssen nun die Frage stellen: Ist es von irgend einem Vorteil, daß die Lamellen parallelseitig und nicht keilförmig im Querschnitt sind?

Bei dem Fruchtkörper des *Psalliota*-Typus sind die Lamellen keilförmig im Querschnitt. Daher sind sie am oberen Teil dicker als an ihrer freien Kante. Je höher solch eine Lamelle ist, um so größer muß ihre durchschnittliche Dicke sein. Da bei dem *Coprinus*-Typus die Lamellen parallelseitig sind, besteht hier keine proportionale Beziehung zwischen der Höhe und der Dicke der Lamellen. Daraus folgt, daß, wenn wir zwei Fruchtkörper, einen vom *Coprinus*-Typus, den anderen vom *Psalliota*-Typus mit Lamellen von gleicher Oberfläche nehmen, die Menge der Lamellensubstanz bei dem ersteren geringer sein wird als bei dem letzteren. Gleich große Lamellen von *Coprinus atramentarius* und von *Collybia platyphylla* wurden verglichen (Textfig. 1 A und B). Es ergab sich, daß das Volumen von *Collybia* 7mal größer war als das von *Coprinus*. Bei einer Höhe von 7 mm (Textfig. 1, C) hatten die Lamellen von *Psalliota campestris* ein 3—4fach größeres Volumen als diejenigen von *Coprinus atramentarius*. Da nun das Hymenium die Oberfläche der Lamellen überzieht, folgt, daß bei der gleichen Menge Lamellensubstanz die Fläche des Hymeniums bei *C. atramentarius* ungefähr 7mal größer ist als bei *Collybia platyphylla* und 3—4mal größer als bei *Psalliota campestris*. So kommen wir zu dem Schluß, daß die Parallelität der Lamellenseiten eine größere Oberfläche des Hymeniums pro Volumeneinheit der Lamelle herbeiführt als die Keilform. Bei dem *Coprinus*-Typus wird die Lamellensubstanz also auf ein Minimum reduziert.

Wenn man den *Coprinus*- und *Psalliota*-Typus nach der relativen Größe der Oberfläche des Hymeniums, welche sie bei gleicher Lamellensubstanz hervorbringen, beurteilen will, so muß man zugeben, daß der erste Typus dem letzteren überlegen ist. Aber es sind noch andere Dinge zu beachten. Die Parallelität der Lamellenseiten, welche eine besondere Art der Sporenbefreiung erfordert, schließt zugleich eine Verminderung der Basidienzahl ein, welche auf der Flächeneinheit des Hymeniums hervorgebracht werden kann. Es wurde ein Vergleich der Sporenmengen von *Stropharia semiglobata* und von *Coprinus comatus*, Spezies mit Sporen von annähernd gleichem Durchmesser, angestellt, indem wir von beiden gleich große Hymeniumflächen nahmen und die

Gesamtzahl der Basidien auf ihnen feststellen. Die erhaltenen Zahlen wurden mit 4 multipliziert. Die Rechnung zeigte, daß *Stropharia*, welche den *Psalliota*-Typus repräsentiert, dreimal so viel Sporen erzeugt wie *Coprinus*. So sehen wir, daß, obgleich die Parallelität der Lamellenseiten eine Vergrößerung der Hymeniumoberfläche bei Volumeneinheit erlaubt, sie zu gleicher Zeit eine ganz beträchtliche Reduktion der Sporenzahl mit sich bringt, welche auf der Flächeneinheit des Hymeniums erzeugt werden kann. Es ist daher unzweifelhaft, daß die parallele Anordnung sowohl Vorteile wie Nachteile bietet im Vergleich mit der keilförmigen.

Vergleicht man Fruchtkörper des *Psalliota*-Typus mit gleich großen vom *Coprinus*-Typus, so bemerkt man außer den schon erwähnten Verschiedenheiten noch einen auffallenden Unterschied in bezug auf den Pilzhut. Vergleichen wir den Längsschnitt der Fruchtkörper von *Coprinus comatus* und *Psalliota campestris*, so können wir sofort sehen, daß die fleischige Masse des Hutes beim ersteren viel geringer ist als beim letzteren (A. H. R. Buller, *Researches on Fungi*, loc. cit. Plate I Figs. 1 and 2). Bei *Coprinus comatus* können die Lamellen infolge der besonderen Art der Sporenabstoßung ihre Sporen fallen lassen, wenn sie noch fast senkrecht stehen. Nur dadurch, daß die Lamellen kürzer und kürzer werden infolge ihrer Reduktion durch Selbstverdauung und daher immer leichter, werden sie allmählich nach oben gedreht, so daß ihre Überreste zusammen mit dem Hauptteil des fleischigen Pilzhutes eine Art von Schirm bilden. Wäre für irgend einen Teil des Hymeniums jeder Lamelle eine solche Lage notwendig, daß er seine Sporen zu gleicher Zeit wie jeder andere Teil fallen lassen könnte, so müßte die fleischige Masse des Hutes unbedingt sehr groß sein. Die sehr langen Lamellen müßten mehr oder weniger horizontal ausgestreckt sein wie bei *Agaricus campestris*. Bei diesem spannt sich der Hut vor der Abtrennung der Sporen so aus, daß die Längsachsen der Lamellen tatsächlich horizontal stehen. In dieser Stellung bleiben sie während der ganzen Abtrennungsperiode, die mehrere Tage dauert. Die Streckung der Längsachsen der Lamellen in horizontaler und die feste Lage ihrer Ebenen in vertikaler Richtung erfordert eine große Masse des Pilzhutes. Vergleichen wir daher den ganzen Hut eines großen Exemplars von *Coprinus comatus* mit demjenigen eines großen Exemplars von *Psalliota campestris*, so müssen wir sagen, daß bei dem ersteren



die Hymeniumfläche bei gleichem Volumen des Hutes (Fleisch und Lamellen eingeschlossen) sehr viel größer ist als bei dem letzteren. Es steht fest, daß die Zahl der Sporen, welche auf der Flächeneinheit des Hymeniums erzeugt werden kann, bei dem *Coprinus*-Typus — die Gleichheit der übrigen Elemente vorausgesetzt — um  $\frac{1}{3}$  reduziert ist. Trotz dieser Betrachtung ist es wahrscheinlich, daß, wenn man zwei Pilzhüte, einen von *Coprinus comatus*, den andern von einer Spezies des *Psalliota*-Typus, die beide gleich große Sporen und gleiches Gewicht haben, beim Beginn der Sporenabstoßung betrachten würde, der erstere eine sehr viel größere Menge Sporen hervorbringen würde als der letztere. *Coprinus comatus* ist eine der häufigsten Arten der Hymenomyceten. Das Vorwiegen und die große Zahl, in welcher *Coprinus comatus* oft vorkommt, sind ein Beweis für seinen Erfolg im Kampfe ums Dasein. Zweifellos ist dieser Erfolg einer Anzahl von Faktoren zuzuschreiben, wie der Übermacht des Myceliums über Konkurrenten usw. Aber auf jeden Fall scheint er Zeugnis abzulegen für die große Leistungsfähigkeit der Fruchtkörper in bezug auf Bildung und Befreiung der Sporen.

Der Bau der Fruchtkörper des *Coprinus*- wie des *Psalliota*-Typus ist bei beiden in hohem Grade wirksam. Ich möchte daher nicht den einen höher als den andern stellen. Wir werden indessen mit Recht den *Coprinus*-Typus für den spezialisierteren betrachten, denn wir haben eine Menge Anhaltspunkte, daß er im Laufe der Entwicklung aus dem *Psalliota*-Typus entstanden ist. Vielleicht können wir auch beide Typen als nahezu gleich glückliche Variationen desselben Themas betrachten. Die Natur hat gewissermaßen zwei Wege für dieselbe Aufgabe gefunden: nämlich für die Bildung und Befreiung der Sporen bei den Fruchtkörpern der Agaricineen. Die Tatsache, daß unter gewissen Bedingungen beide Arten der Fruchtkörper gleich erfolgreich sind, wird dadurch bestätigt, daß Fruchtkörper des *Coprinus*- wie des *Psalliota*-Typus oft nebeneinander vorkommen. Es ist nicht wahrscheinlich, daß Spezies vom *Coprinus*-Typus jemals zu einem vollständigen Verschwinden der Spezies vom *Psalliota*-Typus führen werden und umgekehrt. Es scheint eher wahrscheinlich, daß beide Typen fortfahren werden, nebeneinander zu existieren, wie wir es beobachten bei Bäumen mit verschiedener Anordnung der Blätter, oder bei Kräutern mit verschiedenen Einrichtungen, um Nährstoffe für den Winter aufzuspeichern, mit verschiedenen Arten der Bestäubung

ihrer Blüten und mit verschiedenen Mitteln ihre Samen in der Natur zu zerstreuen.

#### IV. Zusammenfassung der Hauptresultate.

*Coprinus sterquilinus* besitzt Fruchtkörper, welche in ihren Einrichtungen für Bildung und Befreiung der Sporen denjenigen von *Coprinus comatus* gleich sind. Beide Spezies haben keine Zystiden an den Seiten der Lamellen, wohl aber verdickte Stellen an den Lamellenrändern. Diese Verdickungen leisten einen wichtigen Dienst, indem sie gegenüberliegende Hymeniumflächen auf benachbarten Lamellen während der Entwicklung der Sporen auseinander halten.

Die Basidien der meisten *Coprinus*-Arten sind dimorph. Sie bestehen aus zwei verschiedenen Sorten, aus langen und kurzen Basidien. Der Dimorphismus erlaubt eine Anhäufung der Basidien und ermöglicht eine zweckentsprechende Sporenbildung. Die langen Basidien lassen in der Zone der Abstoßung ihre Sporen früher fallen als die kurzen.

Große sterile Paraphysen sind wesentliche Bestandteile des Hymeniums der *Coprinus*-Arten. Sie dienen dazu, aneinander grenzende Basidien zu trennen und ermöglichen dadurch diesen, ihre Sporen ohne gegenseitige Störung zu entwickeln.

Einige Sekunden bevor eine Spore von dem Basidium der Hymenomyceten — *Coprinus* eingeschlossen — abfällt, wird ein kleiner Tropfen, dessen Durchmesser gewöhnlich halb so groß ist wie der der Sporen, am Nabel der Spore und dem Anheftungspunkt an das Sterigma ausgeschieden. Der Tropfen wird mit der Spore fortgetragen. Eine gleiche Ausscheidung findet nach Dietel auch bei den Uredineen vor der Abstoßung der Sporen statt. Ich habe diese Ausscheidung bei *Puccinia graminis* beobachtet. Die Art der Sporenbefreiung scheint demnach bei den Hymenomyceten und Uredineen die gleiche zu sein.

Bei dem *Psalliota*-Typus sind die Lamellen des Fruchtkörpers keilförmig im Querschnitt und positiv geotropisch. Daher schaut das Hymenium auf beiden Seiten jeder normal gerichteten Lamelle mehr oder weniger nach unten. Mit dieser Orientierung des Hymeniums ist die Tatsache verbunden, daß jeder schmale Streifen des Hymeniums (jedes Quadratmillimeter) auf jeder Lamelle gleichzeitig die Sporen während der ganzen Abstoßungsperiode erzeugt und abgibt. Auf jeder kleinen Fläche des Hymeniums kommen

die Basidien zur Reife und stoßen ihre Sporen nacheinander ab, so daß die Bildung und Befreiung der Sporen häufig mehrere Tage lang fort dauert.

Bei dem Fruchtkörper vom *Coprinus*-Typus ist die Substanz, bestehend aus Stiel, Pilzhut und Lamellen, auf ein Minimum reduziert. Die Reduktion der Lamellensubstanz ist auf die Parallelität der Lamellenseiten zurückzuführen. Die Lamellen sind nicht geotropisch. In der Natur schaut die eine Seite der Lamellen etwas nach oben, die andere ein wenig nach unten. Eine erfolgreiche Abstoßung der Sporen von den nicht geotropischen parallelseitigen Lamellen von *Coprinus* wird durch folgende Einrichtungen erreicht: 1. Die Sporen reifen und fallen ab in der Reihenfolge von unten nach oben. 2. Die sporenfreien Teile werden nacheinander von unten nach oben durch die Selbstverdauung zerstört. Infolge dieser Zerstörung ist die Zone der Sporenabstoßung auf jeder Lamelle ein Bruchteil eines Millimeters der freien Lamellenhaut. Die Sporen werden mehr oder weniger geradeaus von ihren Sterigmaten in den Raum zwischen den Lamellen bis zu einer Entfernung von ca. 0,1—0,2 mm geschleudert, bevor sie anfangen, senkrecht zu fallen. Daher haben die Sporen an der oberen Seite der Lamelle, welche schief geneigt ist, wie an der unteren Seite keine Schwierigkeit, unter dem Pilzhut in die Luft zu gelangen, von wo sie dann durch den Wind fortgetragen werden.

The University of Manitoba, Winnipeg.

## Figuren-Erklärung.

### Tafel II. *Coprinus sterquilinus*.

Fig. 1. Junger Fruchtkörper auf Pferdedung sich entwickelnd. Die Sporenbildung hat noch nicht begonnen. Myceliumstränge sind auf der Oberfläche des Substrats zu sehen. Nat. Gr.

Fig. 2. Ein älterer Fruchtkörper auf einem Pferdeapfel. Der Stiel beginnt gerade sich zu strecken. Der Annulus bleibt an der geschwellenen Basis nach Art einer Volva zurück. Der ganze Fruchtkörper ist schneeweiß. Sporen sind auf den Lamellen entstanden, sie sind aber noch ungefärbt. Flockige Lagen und weiße Myceliumstränge sieht man auf der Oberfläche des Substrats. Nat. Gr.

Fig. 3. Ein Fruchtkörper, dessen Stiel schon die volle Größe erreicht hat. In diesem Falle hat sich ein Ring und keine Volva gebildet. Der Pilzhut und der obere Teil des Stieles sind im Längsschnitt abgebildet. Infolge des Reifwerdens der Sporen werden die Lamellen von unten nach oben schwarz. Nat. Gr.

Fig. 4. Längsschnitt durch einen älteren Pilzhut. Da die Sporen alle reif, sind die Lamellen ganz schwarz. Die Abstoßung der Sporen beginnt gerade. Nat. Gr.

Fig. 5. Längsschnitt durch einen Pilzhut, ungefähr  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach der Abstoßung der Sporen. Sporen sind abgefallen, und die Selbstverdauung beginnt längs der Lamellenkante bei *a*. Die punktierten Linien zeigen den Umriß und die Ausdehnung der Lamellen in dem Moment, als die Selbstverdauung begann. *s*, die untere Kante der Lamelle, wo die Abstoßung und die Selbstverdauung zuerst anfing. Ungefähr ein  $\frac{1}{5}$  jeder Lamelle ist bis jetzt zerstört. Nat. Gr.

Fig. 6. Längsschnitt durch einen noch älteren Fruchtkörper ungefähr  $3\frac{1}{2}$  Stunden nach Beginn der Sporenabstoßung. Der Hut ist jetzt helmförmig infolge der Ausdehnung. Die Lamellen sind durch die Selbstverdauung bis auf die Hälfte der ursprünglichen Größe reduziert. Die Sporen sind nach Art eines Diagramms gezeichnet, wie sie von den unteren Seiten der Lamellen abfallen und durch einen seitlichen Luftzug fortgetragen werden. Die Linie *ap* zeigt die Richtung, in welcher der Schnitt, dargestellt in Fig. 15, herausgenommen wurde. Nat. Gr.

Fig. 7. Längsschnitt durch einen noch älteren Fruchtkörper ungefähr 5 Stunden nach Beginn der Sporenabstoßung. Der Hut ist an der oberen Spitze fast flach geworden. Die Lamellen sind auf  $\frac{1}{4}$  ihrer ursprünglichen Größe reduziert durch Selbstverdauung. Die erschöpften Teile der Lamellen sind nach oben gebogen. An der rechten Lamelle sieht man einen braunen Tropfen, welcher bei der Selbstverdauung entstanden ist. Die Sporen sind nach Art eines Diagramms gezeichnet, wie sie von den unteren Kanten der Lamelle abfallen. Nat. Gr.

Fig. 8. Längsschnitt durch einen Hut im letzten Stadium der Entwicklung, ungefähr  $7\frac{1}{2}$  Stunden nach Beginn der Sporenabstoßung und ungefähr 8 Stunden nach dem Stadium in Fig. 4. Die Lamellen sind durch die Selbstverdauung fast ganz verschwunden. Das Abwerfen der Sporen hört auf. Die erschöpften Teile der Lamelle sind nach oben gedreht. Die wenigen Sporen, die noch abfallen, sind nach Art eines Diagramms gezeichnet. Nat. Gr.

Fig. 9. Teil eines Querschnittes durch einen Hut in einem etwas früheren Stadium als in Fig. 2, den hohlen Stiel und sieben Lamellen zeigend. Zwischen jedem Paar aneinanderliegender Lamellen befindet sich ein freier Raum. Jede Lamelle hat eine verdickte Kante nahe am Stiel.  $\frac{10}{1}$  vergr.

Fig. 10. Eine der Lamellen von Fig. 9, welche die Verdickung infolge der Anschwellung der Lamellenkante zeigt.  $\frac{20}{1}$  vergr.

Fig. 11. Teile von drei Lamellen im Querschnitt wie in Fig. 9, ausführlicher die Struktur der verdickten Lamellenkanten zeigend, die verhindern sollen, daß sich die gegenüberliegenden Hymeniumflächen aneinander reiben. Die dimorphen Basidien ragen in den freien Raum zwischen den Lamellen. Jedes Basidium ist nach Art eines Diagramms dargestellt mit nur zwei anstatt vier Sporen. Zystiden fehlen. Die äußeren Zellen der verdickten Lamellenkante sind groß und steril.  $\frac{64}{1}$  vergr.

Fig. 12. Eine Camera lucida Zeichnung einiger Sporen in Oberflächenansicht des Hymeniums. Die Sporen der langen Basidien sind dunkel, die der kurzen hell. Die Sporen der langen Basidien stehen teilweise senkrecht über den Sporen der kurzen Basidien.  $\frac{440}{1}$  vergr.

Fig. 13. Camera lucida Zeichnung der Basidien und Paraphysen auf einem kleinen Teil des Hymeniums in Oberflächenansicht. Die Sporen wurden vor dem Zeichnen durch Waschen entfernt. Die langen Basidien sind dunkel, die kurzen hell. Die Basidien sind durch sterile Paraphysen getrennt.  $\frac{440}{1}$  vergr.

Fig. 14. Ein kleiner Teil des Hymeniums aus Fig. 18b, Taf. III genommen, um die Wurfbahn der Sporen zu zeigen. Das lange Basidium *d* hat alle Sporen abgestoßen. Das lange Basidium *l* ist im Begriff, seine letzte Spore abzugeben. Ein Tropfen Flüssigkeit wird an der Spitze des Sterigma ausgeschieden. Die Wurfbahn, welche die Sporen bei ruhiger Luft hätten, wenn sie senkrecht vom Hymenium abgestoßen würden, ist durch die Linie mit Pfeil angegeben. Die maximale horizontale Weite deswurfes beträgt ungefähr 0,2 mm. Die besondere Form der Wurfbahn, welche der Verf. eine Sporabola genannt hat, ist begründet durch sorgfältige Messungen und Berechnungen, die er in seinen „Researches on Fungi“ dargelegt hat. Es ist auch die Wurflinie des kurzen Basidiums *o* gezeichnet. Zwischen den Basidien befinden sich die Paraphysen *p*.  $\frac{440}{1}$  vergr.

Fig. 15. Längsschnitt durch drei Lamellen eines ausgespannten Hutes, welcher Sporen abstößt. Der Schnitt ist ausgeführt in der Richtung, welche durch die Linie *o p* in Fig. 6 angedeutet ist. Die Lamellen sind in bestimmtem Abstand von oben nach unten durch ihre Medianebene gespalten. Die Wurfbahn einiger Sporen, welche in der Abtrennungszone abgestoßen werden, sind durch Pfeile angedeutet.  $\frac{18}{1}$  vergr.

Fig. 16. Ein Teil einer Lamelle von Fig. 15 (oder Fig. 6 in der Gegend um die Linie *a p*) in Oberflächenansicht. Die Sporen werden von der Trennungszone gerade oberhalb der Lamellenkante abgestoßen. An dem äußersten Teil der Lamellenkante deutet eine schwarze Linie die vergeudeteten Sporen an (Fig. 17, Zone *e*, Tafel III). Die helle Zone darüber umschließt die sporenfreie Zone und die Zone der Selbstverdauung. Die Basen der Pfeile zeigen die Lage der Abstoßungszone, die Pfeile selbst die Richtung, in welcher die Sporen bei ruhiger Luft fallen. Oberhalb der Pfeile ist die Lamelle mit Basidien bedeckt, die ihre Sporen noch nicht abgestoßen haben.  $\frac{15}{1}$  vergr.

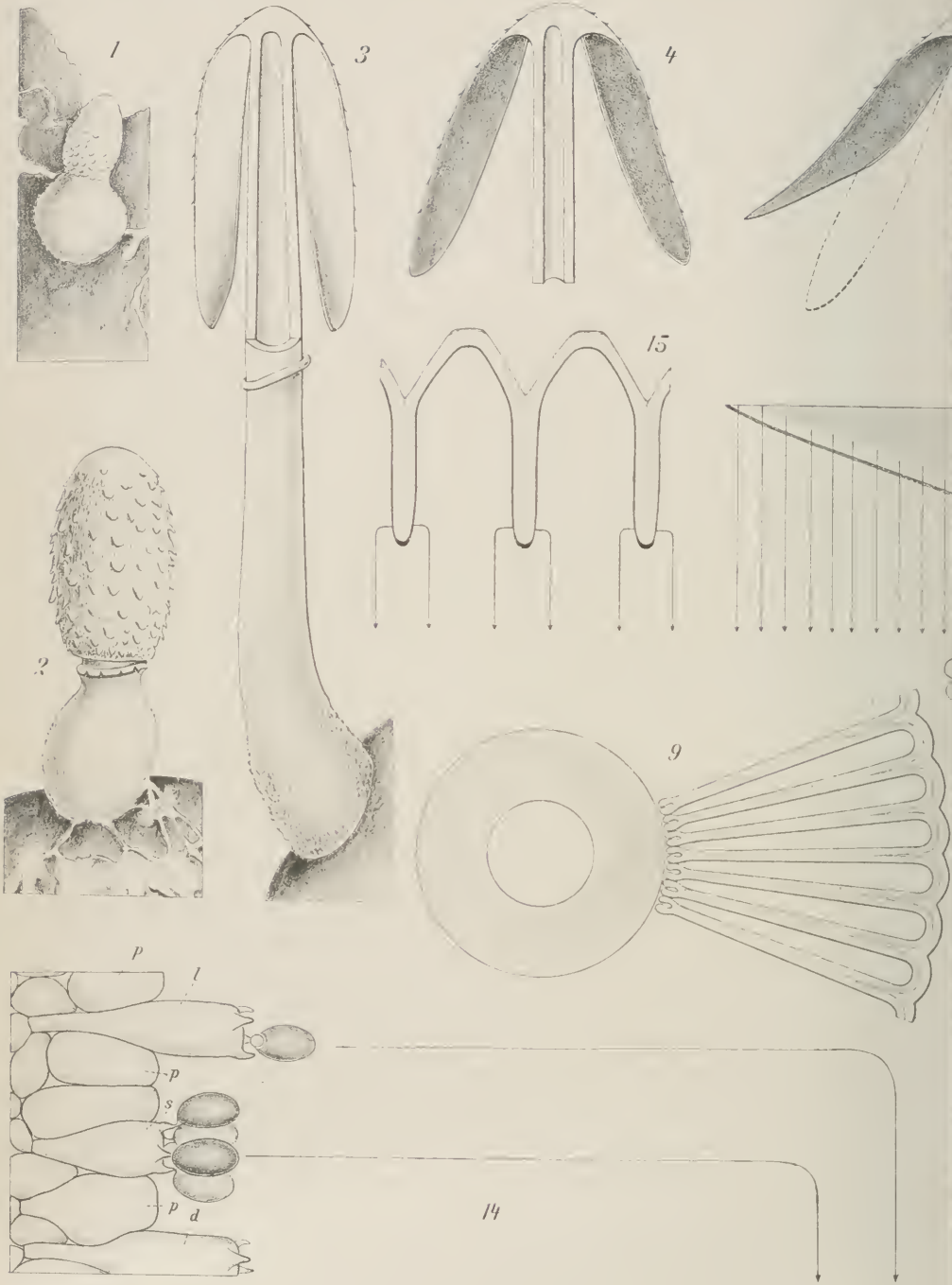
### Tafel III. *Coprinus sterquilinus*.

Fig. 17. Diese Zeichnung entspricht dem Schnitt in Fig. 18. Sie zeigt das Aussehen eines Teiles der Oberfläche einer Lamelle, einschließlich die Lamellenkante, nachdem die Sporenabstoßung und die Selbstverdauung begonnen haben (Fig. 5, Taf. II eine Flächenansicht irgend eines Stückes oberhalb der Lamellenkante bei *a* würde dieses Aussehen von Fig. 17 haben). Man unterscheidet fünf Zonen, parallel zur schrägen Lamellenkante: 1. *a—a* Zone der Basidien mit reifen Sporen. Die Basidien sind dimorph, lang und kurz. Die Sporen der langen Basidien, welche dunkler schattiert sind, stehen zum Teil oft über den Sporen der kurzen Basidien. Die Paraphysen sind immer steril und verhindern ein gegenseitiges Verdrängen benachbarter Lamellen. 2. *b<sub>1</sub>—b<sub>1</sub>* und *b<sub>2</sub>—b<sub>2</sub>* Zone der Sporenabstoßung, wo die Basidien ihre Sporen in den Raum zwischen den Lamellen abgeben. Wir unterscheiden zwei Unterzonen, *b<sub>1</sub>—b<sub>1</sub>* Zone der Sporenabstoßung für die langen Basidien, *b<sub>2</sub>—b<sub>2</sub>* Zone für die kurzen Basidien. In der Unterzone *b<sub>1</sub>—b<sub>1</sub>* werden die vier Sporen jedes langen Basidiums von ihren Sterigmata nacheinander abgestoßen, so daß an einigen noch drei, an anderen zwei oder eine Spore sitzt. Einige Sekunden bevor eine Spore abgestoßen wird, scheidet sich ein kleiner Tropfen Wasser aus an der Spitze des Sterigma. Dieser Tropfen ist dargestellt, als springe er unter einigen Sporen z. B. beim Basidium *w* gegen die Achse des Basidiums vor. In der Unterzone *b<sub>1</sub>—b<sub>1</sub>*, haben die kurzen Basidien noch keine Sporen abgestoßen. In der Unterzone der Abstoßung der kurzen Basidien *b<sub>2</sub>—b<sub>2</sub>* tragen die langen Basidien *l* keine Sporen mehr. Man kann sie erkennen an der dunkleren Schattierung und an den leeren Sterigmata. Nur die kurzen Basidien *s* stoßen ihre Sporen

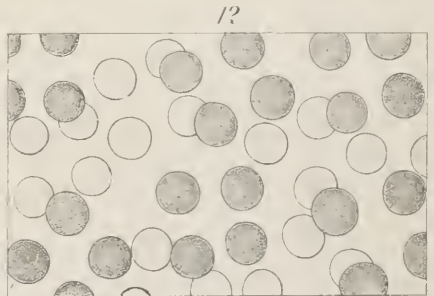
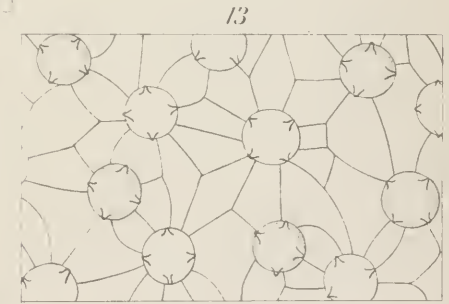
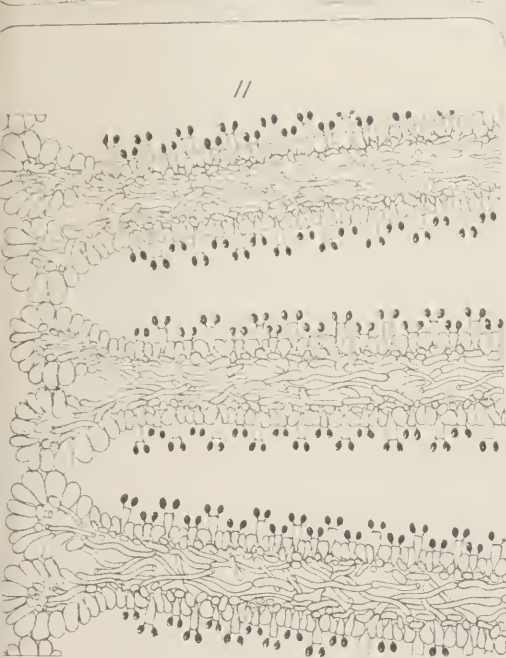
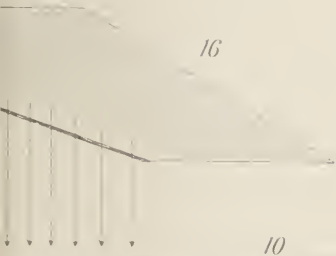
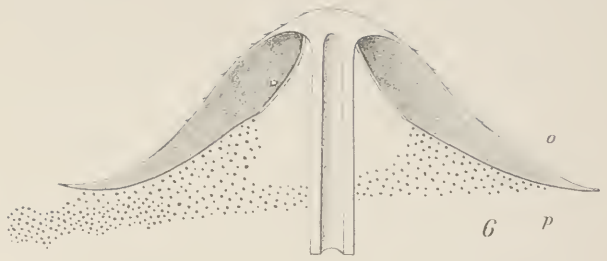
ab. Einige von ihnen besitzen noch drei, andere zwei oder eine Spore. Gerade vor der Abtrennung jeder Spore wird ähnlich wie bei den Basidien der Unterzone  $b_1-b_1$  ein Tropfen Wasser an der Spitze jedes Sterigma ausgeschieden, siehe S. 314  $c-c$  Zone der Basidien, welche alle Sporen abgestoßen haben. Beide Arten, die langen wie die kurzen Basidien haben ihre Sporen normal abgestoßen. Ein Basidium  $i$  hat noch seine vier Sporen. Die Sporen sind unreif und vereinigen sich eventuell mit den vergeudeteten Sporen an der Lamellenkante.  $l$  langes Basidium,  $s$  kurzes Basidium,  $pp$  Paraphysen. 4.  $d-d$  Zone der Selbstverdauung. Die Paraphysen und Basidien sind undeutlich geworden. Die Zellwände sind in feine Körnchen zerfallen. Die Sporen  $m$  und  $n$  sind nicht mehr zur rechten Zeit abgestoßen worden und werden vergeudet wie die Sporen an der Lamellenkante.  $l$  langes Basidium,  $s$  kurzes Basidium,  $pp$  Paraphysen. 5.  $e-e$  Der flüssige Streifen an der Lamellenkante, der die Produkte der Selbstverdauung und die Sporen enthält, welche aus irgend einem Grunde nicht in normaler Weise abgestoßen wurden. Am oberen Ende dieser Zone sind die zusammengefallenen Basidien undeutlich durch Reihen kleiner Körner skizziert. In der Zone weiter unten sind die Produkte der Selbstverdauung homogener. An der Lamellenkante befindet sich eine Anzahl nicht abgestoßener oder vergeudeter Sporen. Einige haben ein normales Aussehen, während andere über oder unter normaler Größe, farblos oder unvollständig gefärbt sind. Sie bilden aber nur einen geringen Prozentsatz der Gesamtzahl der Sporen. Da die Zone nach oben fortschreitet, wird sie auch die Sporen  $m$  und  $n$  einschließen. Der Maßstab an der rechten Seite der Figur zeigt die Dimensionen jedes Teiles.

Fig. 18. Diese Zeichnung entspricht der Oberflächenansicht von Fig. 17 und ist in gleicher Größe hergestellt, was einen genauen Vergleich ermöglicht. Sie zeigt das Aussehen eines Schnittes durch den unteren Teil einer Lamelle, einschließlich Lamellenkante, nachdem die Sporenabstoßung und die Selbstverdauung begonnen haben.  $hym$  = Hymenium,  $sub$  = Subhymenium,  $tr$  = Trama (Mittelschicht). Wie in Fig. 17 unterscheiden wir fünf Zonen. 1.  $a$  Zone der Basidien mit reifen Sporen. Der Dimorphismus der Basidien ist sehr deutlich. An der rechten Seite der Figur wechseln immer lange Basidien mit kurzen ab. Obgleich eine Spore des langen Basidiums  $l$  teilweise über einer Spore des kurzen Basidiums  $s$  steht, ist eine Berührung unmöglich infolge des weiteren Hervorragens des langen Basidiums.  $pp$  = Paraphysen. 2.  $b$  Zone der Sporenabstoßung, in welcher die Basidien ihre Sporen in den Raum zwischen den Lamellen abwerfen. Sie besteht aus zwei Unterzonen:  $b_1$  Trennungszone der langen Basidien,  $b_2$  Trennungszone der kurzen Basidien. In der ersten hat das lange Basidium  $w$  zwei seiner Sporen schon abgestoßen, während es eben im Begriff ist, die beiden andern abzuwerfen. An der Basis dieser beiden letzten bildet sich ein Wassertropfen, der unterste Tropfen hat tatsächlich seine volle Größe erreicht, auf der gegenüberliegenden Seite der Figur ist ein langes Basidium im Begriff, die letzte Spore abzustoßen. Die Pfeile zeigen die Richtung an, in welcher die Spore geschleudert wird. Eine vollständige Wurfbahn ist auf Fig. 14 u. 15, Taf. II dargestellt. Die kurzen Basidien in der Unterzone  $b_1$  haben noch keine Sporen abgegeben. In der Unterzone  $b_2$  stoßen nur die kurzen Basidien ihre Sporen ab, die langen haben leere Sterigmata. Auf der linken Seite der Figur bei  $r$  hat das kurze Basidium eine Spore schon abgeworfen und ist eben dabei, die oberste abzustoßen. An der Basis der Spore wird gerade ein Wassertropfen ausgeschieden. Auf der gegenüberliegenden Seite der Figur hat ein kurzes Basidium zwei seiner Sporen abgestoßen, die beiden andern fallen bald ab, da der Wassertropfen schon hervorgetreten ist. Die Pfeile zeigen wieder die Richtung, in der die Sporen geschleudert werden. Die Pfeile zeigen auch die

Sporen an, die zunächst abfallen. Die Sporen des langen Basidiums *w* auf der linken Seite werden abgestoßen vor denjenigen des kurzen Basidiums *r*. Das kurze Basidium *v* kann nun seine Sporen ohne Hindernis abstoßen, da die Sporen an benachbarten langen Basidien verschwunden sind. Die Reihenfolge, in welcher 8 Basidien auf der rechten Seite der Figur ihre Sporen abstoßen, ist durch die Nummern 1 bis 8 angezeigt, die den Basidien innerhalb der Klammer gegenüber stehen. 3. *c*, Zone der Basidien, die alle Sporen abgestoßen haben. *l* = langes Basidium, *s* = kurzes Basidium, *p* = Paraphysen. Die einzelnen Teile sind noch nicht zusammengefallen. 4. *d*, Zone der Selbstverdauung. Hier sind die Zellen undeutlich und verflüssigt. Die Zellwände werden körnig und verschwinden. Das vorspringende Ende des langen Basidiums *l* ist wenig oder fast gar nicht verändert, während das kurze Basidium *s* stark zusammengeschrumpft ist. *p* = eine verschwindende Paraphyse. 5. *e*, der flüssige Streifen der Lamellenkante, welche die Produkte der Selbstverdauung und diejenigen Sporen enthält, welche aus irgend einem Grunde nicht normal abgestoßen wurden. An der oberen Seite dieser Zone sind die Umriss der verschwindenden Basidien noch undeutlich durch Reihen kleiner Körner angedeutet. Einige von den vergeudeten Sporen, in der Flüssigkeit festgehalten, sehen normal aus, während andere zu klein, farblos oder nur teilweise gefärbt sind. Die vergeudeten Sporen bilden nur einen Bruchteil des Ganzen. Der Maßstab an der rechten Seite der Figur zeigt die Dimension jedes Teiles.

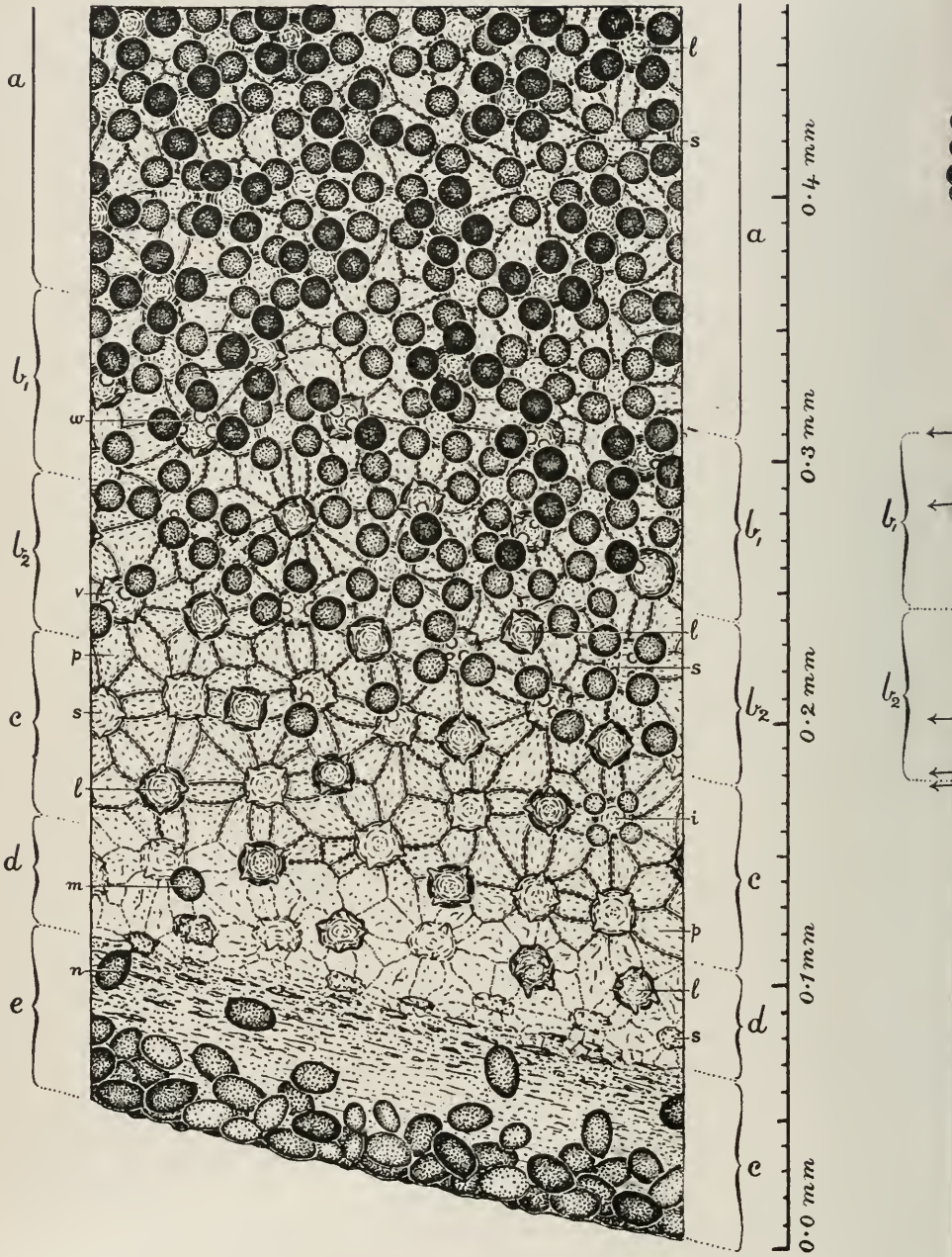




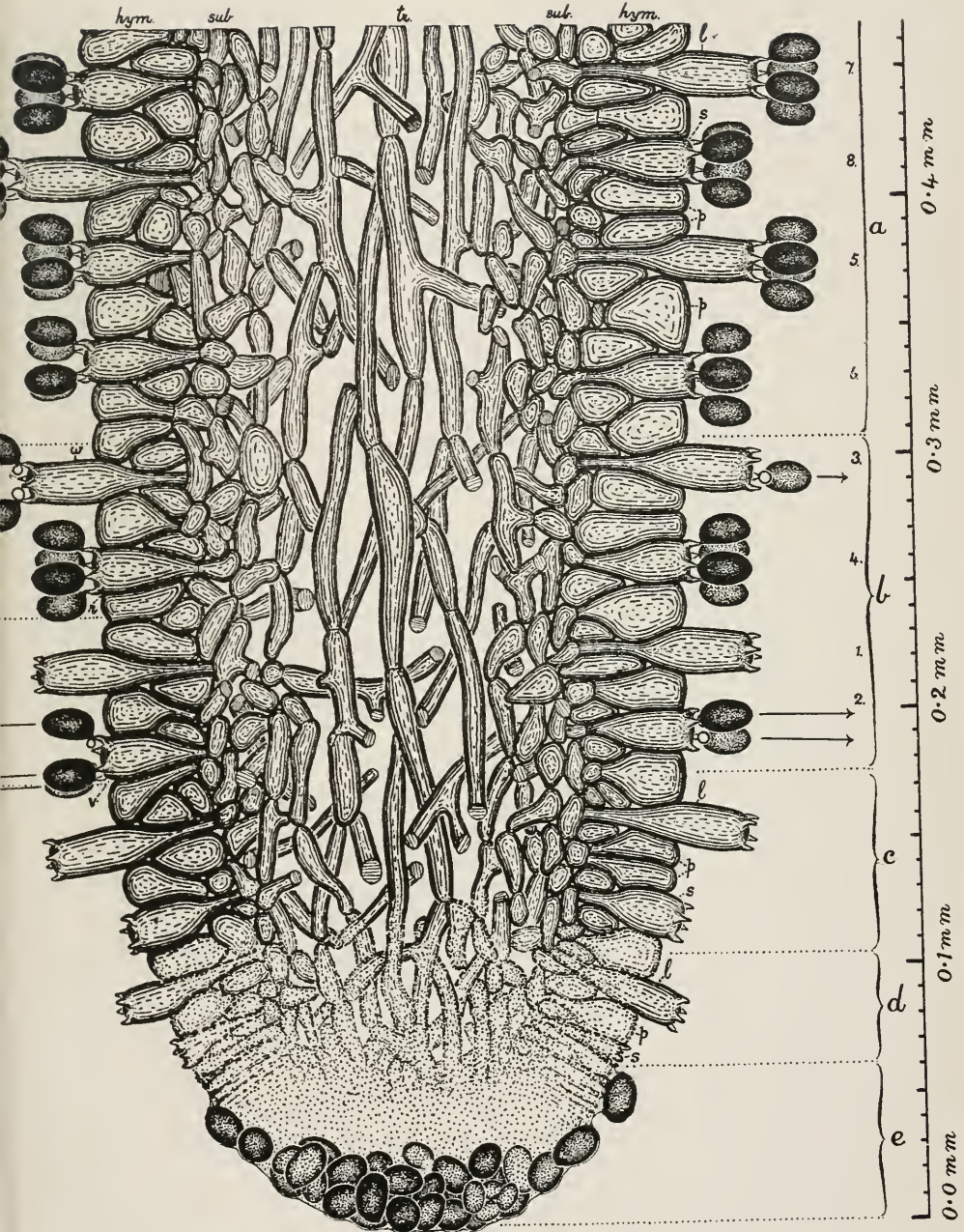








18



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Buller A. H. Reginald

Artikel/Article: [Die Erzeugung und Befreiung der Sporen bei Coprinus sterquilinus 299-329](#)