ÖSTERREICHISCHE

BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

LXXIII. Jahrgang, Nr. 7—9. Wien, Juli—September 1924.

Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Secotium agaricoides* (Czern.) Holl.

Von **Heinrich Lohwag** (Wien.)

(Mit Tafel II.)

Anläßlich der von Herrn Dr. Siegfried Stockmayer angeregten naturwissenschaftlichen Durchforschung des Neusiedlerseegebietes wurde mir die Bearbeitung der Hymenomyceten übertragen. Zusammen mit Herrn Thomas Černohorsky wurde das Gebiet wiederholt begangen. Gegen Ende einer dieser Exkursionen (8. September 1923) nahm Herr Černohorsky auf einem Feldweg (nach unseren Begriffen stark befahrener, humusreicher Weideboden) auf der Königsschüssel bei Siegendorf einen Pilz auf, den ich von weitem für einen *Coprinus atramentarius* gehalten hatte. Die Farbe und Gestalt des Hutes, seine feinen Schüppchen und der kurze Volvasaum an der Stielbasis sprachen auch bei näherer Betrachtung nicht dagegen. In die Hand genommen erwies sich der Pilz sofort als etwas anderes. Denn statt sich feucht und prall anzufühlen, war er trocken und lederzäh. Beim Durchschneiden ergab sich sofort, daß *Secotium agaricoides* (Czern.) Holl. vorlag, ein Pilz, der in Deutschmitteleuropa noch nicht gefunden worden ist.

Hollós[1]), der ihn (in Ungarn) für häufig hält, beschreibt ihn folgendermaßen: Langes, wurzelartiges Myzelium, welches den Sand fest zusammenhält. Peridie lichtkaffeebraun, ockerlederfarbig, manchmal braun oder sehr alte Exemplare purpurn, glatt, biegsam, lederartig, oft mit sehr schönen, weißen schuppigen Zeichnungen bzw. sich aufdrehenden Schuppen.

Form und Größe sehr verschieden; es werden auch 1 *cm* breite zwerghafte, reife Exemplare gefunden. Von einer Columella durchzogen, der untere Achsenteil nach unten verjüngt; wo er in die Peridie übergeht, breitet er sich stark aus.

Die Peridie springt an ihrer Basis rings um die Achse auf und spaltet in der Meridianrichtung in mehrere Lappen.

---

[1]) *Gasteromyc.* Hungariae.

Capillitien fehlen, aber anstatt derselben sind im Raume zwischen der Achse und Peridie, in der Gleba, vertikal stehende Lamellen vorhanden, wodurch der Pilz an die Agaricineen erinnert. Er verbindet also die Agaricineen mit den Lycoperdaceen; die zelligen, vertikalen Lamellen, welche sich unregelmäßig an die Peridie und den Strunk anschmiegen, entsprechen den Capillitien der Lycoperdaceen, den Lamellen der Agaricineen.

Glebamasse gelblichbraun bis pistaziengrün. Sporen bräunlich bis bräunlichgelb, eiförmig, zitronenförmig mit einem kleinen, warzenförmigen Stiele und mit einem oder mehreren glänzenden Tropfen. Sporen 8/6, aber auch 7—13/6—8.

Er liebt den Sand und meidet daher natronhältige Weide. Bei Fehértemplom massenhaft auf grasloser, kahler Erde.

Dieser Pilz ist speziell an die Viehtriften gebunden; von Juli bis November. Alle spät gesammelten Exemplare waren sehr empfindlich und erhielten beim Betasten rosenrote, beinahe blutrote Flecke (daher *erythrocephalum* Tul).

Mit Berücksichtigung der Arten, die Hollós für synonym hält, stellt er die Verbreitung des Pilzes folgendermaßen fest:

Europa: Italien (Rom), Rußland (Kiew), Ungarn (Kecskemet, Budapest, Fehértemplom und noch viele andere Fundorte; die westlichsten um Budapest herum). Asien: Turkestan, Sibirien, Mongolei. Afrika: Algier. Amerika: Illinois, Wisconsin u. a. Australien: Neu-Seeland, Halbinsel Banks.

Die auf der Königsschüssel bei Siegendorf im Burgenlande aur mehreren Exkursionen gesammelten Exemplare bestätigen in jeder Hinsicht die Angaben von Hollós mit Ausnahme derjenigen, daß vertikal stehende, zellige Lamellen vorhanden sind, welche sich unregelmäßig an die Peridie und den Strunk anschmiegen. Abgesehen von der Unmöglichkeit der so geschilderten Stellung sind in Wirklichkeit im Quer- und Längsschnitt zahlreiche Kammern in einer Gleba von schwammiger Struktur zu sehen, aber keine Lamellen. Nur an aufgebogenen Hutteilen sind scheinbar lamellige Bildungen zu bemerken, da die nach außen offenen Kammern in radialer Richtung gestreckt und daher die radial verlaufenden Wände lamellenartig verzogen sind. Daß auch sonst die Kammerwände ganz schwach flächig ausgebildet sind, kann bei dem schwammigen Gefüge der Gleba umso weniger veranlassen von Lamellen zu sprechen, als solche Verhältnisse bei Polyporaceen (*Lenzites*, *Daedalea*, *Trametes* u. a.) und Hydnaceen bedeutend auffälliger in Erscheinung treten. Nun werden auch sonst die Secotiaceen öfters in Beziehung gebracht mit den Agaricaceen und *Secotium* (*Elasmomyces*) *Mattirolianum* (Cavara) Ed. Fischer täuscht auf der Hutunterseite

lamellige Bildungen vor, worauf ich später zurückkomme. Um zu entscheiden, ob *Secotium* eine entartete Agaricacee ist, muß man die erste Anlage der Hymenophore in Betracht ziehen, was Conard (The structure and development of *Secotium agaricoides*, Mycologia VII) unternommen hat. Auf Grund der von ihm beobachteten Entwicklungsstadien kommt Conard zu dem Schluß, daß *Secotium ag.* nahe verwandt mit *Agaricus* (*Psalliota*) ist, mithin den Gastromyceten oder Phalloideen nicht nahe steht. Diese gewiß überraschende Schlußfolgerung wird begreiflich, wenn man bedenkt, daß am besten die Entwicklung des Hymenials bei den Phalloideen (durch Ed. Fischer) und bei den Agaricaceen (durch Atkinson und seine Schüler) bekannt ist und daß bei den Phalloideen durch die Ausbildung des Receptaculums die Verhältnisse kompliziert werden. Nach Atkinson lassen sich die Blätterpilze in Bezug auf die Hymenialanlage in zwei Typen ordnen: Bei den einen entsteht in der Fruchtkörperanlage eine Ringhöhle, deren Decke zum Hymenium, deren Boden zur Stieloberfläche wird. Gleichzeitig tritt durch die Anlage der Ringhöhle die Trennung der Fruchtkörperanlage in Stiel und Hut hervor. Diesem Typus gehört nach Atkinson *Psalliota campestris* (Bot. Gaz., Vol. 42, 1906, 2: The development of *Agaricus campestris*), *Lepiota clypeolaria* (Ann. myc., 12., 1914), *Coprinus comatus*, *atramentarius* und *micaceus* (Bot. Gaz., Vol. 61, 1916, 1) und nach Allen (Ann. myc. 4, 1906: The development of some species of *Hypholoma*) *Hypholoma* an. Dazu möchte ich bemerken, daß die meisten Bilder von *Coprinus atramentarius* und *micaceus* eine Ringhöhle nicht überzeugend sehen lassen und daß das einzige Bild von *Lepiota clypeolaria*, das eine Ringhöhle zeigt, nicht zu verwerten gewesen wäre, da die Höhle deutlich nicht organisch sondern durch Zerreißung entstanden ist. Nach Atkinsons Ansicht wölben sich nun die Lamellen bei diesen Typen in den freien Raum der Ringhöhle nach unten als Falten vor. Es ist klar, daß bei solcher Bildungsweise die Kanten der Lamellen von Anfang an frei sein müssen. Wenn später diese Kanten mit der Stieloberfläche verbunden sind, wie es auch seine *Coprini*-Bilder zeigen und wie es schon de Bary (Vergleich. Morphol. und Biol. der Pilze, 1884, Fig. 134) von einem jungen *Coprinus*-Fruchtkörper abbildet, so erklärt dies Atkinson dadurch, daß die herabwachsenden Lamellen mit ihren Kanten endlich den Stiel berühren, daß dann Tramahyphen auswachsen und sich mit dem den Stiel umhüllenden Geflecht verbinden. Dieses Auswachsen der Tramahyphen bei Berührung mit anderen Geweben stellt nichts Ungewöhnliches dar. Ed. Fischer beobachtete es bei den Phalloideen, wo diese Hyphen mit dem Grundgeflecht das Receptaculum bilden (s. auch Lohwag, Der Übergang von *Clathrus* zu *Phallus*, Archiv für Protistenkunde, Jahr-

gang 1924[1]); Rehsteiner (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Gastromyceten, Bot. Zeitung, 1892) stellte dasselbe bei *Hymenogaster decorus* fest.

Bei dem zweiten Typus der Blätterpilze wird keine Ringhöhle gebildet, sondern es differenzieren sich dichtere radiale Geflechtsplatten mit dazwischen liegenden lockeren Partien heraus. Aus ersteren werden die Lamellen, aus letzteren die Zwischenräume zwischen ihnen. Natürlich sind hier die Kanten der Lamellen von Anfang an mit der Stieloberfläche verbunden, also nicht frei. Dieser Gruppe gehören *Amanita* (nach de Bary und Brefeld) und *Amanitopsis* (nach Atkinson, Ann. myc., XII.) an.

Bei den Phalloideen sehen wir nach E. Fischers Untersuchungen bei *Phallus* keine Ringhöhle auftreten, aber die Hymenialwülste sind doch anfänglich allseits von einer Palissade umkleidet. Bei *Mutinus* ist eine Auflockerung des Geflechtes in der bezüglichen Gegend wahrzunehmen, bei *Clathrus* entstehen deutlich „Kammern". Wieso hier mehrere Kammern gebildet werden und warum dies absolut keinen fundamentalen Unterschied gegenüber der Entwicklung von *Phallus* bedeutet, habe ich in der oben zitierten Arbeit klargestellt. Es erscheint mir zur Entscheidung der Sache wichtig, darauf hinzuweisen, daß also auch bei den Phalloideen solche „leere Kammern" (homolog der „Ringhöhle") vorkommen, in welche sich die Hymenophore vorwölben.

Nunmehr soll Conard zu Worte kommen. Er schreibt u. a.: „Das Hymenophor erscheint in den 3 mm großen Exemplaren als ein horizontaler Ring von dunkel färbendem Gewebe nahe der Spitze. In 3·8 mm großen Exemplaren hat dieser Ring eine deutliche Palissade abgerundeter Hyphen gebildet. Ein medianer Längsschnitt zeigt bereits zwei nach unten konkave, dunkelgefärbte, sichelförmige Felder. Im Tangentialschnitt ist von Blättern nichts zu sehen. Unterhalb der Palissade nimmt die erste Bildung der Ringhöhle durch ein Zerreißen der darunterliegenden Hyphen Platz. Die Palissade breitet sich deutlich zentripetal und zentrifugal aus. Das zentripetale Wachstum dringt kurze Zeit am Stiel vor und hört dann auf. Hiedurch erklärt sich das Herablaufen der Lamellen. Gerade wie der Palissadenkranz zur Bildung der Blätter schreitet, zeigt mein Material nicht. In meinem nächsten, 9 mm großen Stadium sind die Blätter schon reich verästelt und anastomosierend zwischen Hut und Columella vorhanden. Ein älteres Exemplar zeigt das Tramagewebe deutlich an vielen Stellen mit der Columella verbunden. Zweifellos ist dies das Resultat einer sekundären Verknüpfung der Hyphen, denn in reifen Exemplaren hängt die Gleba

[1]) Später zitiert als Lohwag, I.

überall der Columella an, während in den 10 mm großen Individuen ein deutlicher Luftraum vorhanden ist. Die reifen Lamellen sind reich verästelt und gefaltet. Cystiden sind nicht vorhanden.

Auf Grund dieser Untersuchung ist es klar, daß der Fruchtkörper von *Secotium agaricoides* in seiner Anlage und Entwicklung eine exakte Kopie eines *Agaricus*-Fruchtkörpers darstellt. Er besitzt anfänglich ein Universalvelum ähnlich dem einiger nicht volvaten Agaricineen[1]).

Es ist ein schlecht differenziertes Velum partiale vorhanden. Die Hymenialanlage stimmt präzis mit den meisten der beschriebenen Agaricaceen überein. Die Columella erscheint genau wie ein Stiel. In der Tat möchte man eher von Stiel und Hut als von Peridie und Columella sprechen. Basidien und Sporen haben die Form, Größe und Anordnung wie bei den Agaricineen. Die reichliche Verzweigung der Blätter übertrifft die bei Agaricaceen beobachtete. Das Auftrocknen der Trama in eine bröcklige Gewebsmasse, die olivbraune Farbe der Sporen und die Eigenschaft des Puffens sind Lycoperdineencharaktere. Fischer (1900) und Lotsy (1907) schließen *Secotium* den Phallaceen an. Der Pilz ist aber nicht ähnlich *Phallus* oder *Mutinus*, noch kann der Stiel und die Columella von *Secotium* mit dem Stiele einer Phalloidee verglichen werden. Der Phalloideenstiel stellt wahrscheinlich eine sterile Gleba dar und ist daher vergleichbar mit der sterilen Basis von Lycoperdaceen. Die Entstehung der Peridie ist ähnlich der des Hutes von *Agaricus campestris*. *Secotium agaricoides* würde am besten in die Nähe von *Agaricus* (*Psalliota*) gestellt werden, gehört deutlich zu den *Agaricaceae* von Maire (1902). Man muß den Pilz als eine primitive oder gehemmte, vielleicht pädogene, d. h. den Reifezustand im Eistadium erreichende Blätterpilzform halten."

Zur Widerlegung dieser Schlußfolgerungen Conards will ich zuerst meine Bilder vorführen und erläutern. Die Pilze wurden in trockenem Zustande Herrn Franz Schütz übergeben, der sie drei Tage wässerte, viele Mikrotomserienschnitte anfertigte und mit Hämatoxylin-Delafield, Safranin und Eosin färbte; für diese großen Opfer an Zeit und Mühe bin ich ihm zu herzlichstem Dank verpflichtet.

Fig. 1 (auf Tafel II) stellt einen 2 mm breiten und 3 mm hohen Fruchtkörper im medianen Längsschnitt dar, der sich in einen langen Myzelstrang verschmälerte. Das Universalvelum ist gut zu erkennen. Rechts und links von der Mitte ist die Anlage des Hymeniums in Form von schräg verlaufenden, dunkler gefärbten Linien sichtbar. Auf der rechten Seite ist die Entwicklung etwas vorgeschritten, indem sich die Hymenialanlage schon etwas zentripetal auf den Stiel ausbreitet,

---

[1]) Z. B. *Psalliota*, *Coprinus micaceus* etc.

wie es auch Conard beobachtete. Unterhalb der Hymenialanlage ist das Gewebe deutlich locker. Dieses Stadium ist ganz gleich mit dem vieler *Agaricus*-Fruchtkörper. Es ist daher zweifellos, daß der gewöhnlich Peridie genannte Teil als Hut und der mit Columella bezeichnete als Stiel zu gelten hat. Es ist ein einhütiger Pilz (s. Lohwag, a. a. O. und „Zur Stellung und Systematik der Gastromyceten", Verhandlungen der Zool.-bot. Gesellschaft, Bd. 74)[1]. Fig. 2—5 zeigen aus einer Serie einige Vertikalschnitte eines gleichgroßen Fruchtkörpers, u. zw. ist Fig. 2 ein Medianschnitt, Fig. 3 liegt schon etwas außerhalb der Stielmitte, wodurch der Stiel verengt erscheint, in Fig. 4 ist der Stiel (oben!) nur ganz oberflächlich getroffen und Fig. 5 schneidet den Stiel überhaupt nicht mehr. Die Hymenialanlage ist durch ihre dunkle Färbung gut zu erkennen. Unterhalb ist noch keine Ringhöhle, wohl aber sehr lockeres Geflecht vorhanden. Fig. 6 ist wieder ein Schnitt parallel zur Achse und Fig. 7 noch weiter peripher. Die Hymenialanlage beginnt breite und ungleich große Faltungen zu bilden, wobei das Gewebe unterhalb stellenweise bereits zerreißt. Diese Falten unterscheiden sich in ihrer Unförmigkeit deutlich von den in diesen Stadien bei Agaricaceen sichtbaren schlanken und in völliger Regelmäßigkeit auftretenden Vorwölbungen; sie ähneln darin sehr den bei Phalloideen durch Fischer festgelegten Erscheinungen. In Fig. 8 ist ein medianer Längsschnitt durch einen 3 mm breiten Fruchtkörper abgebildet. Es fällt sofort auf, daß also auch in radialer Richtung die Hymenialwülste hintereinander stehen, was bei Blätterpilzen nur bei schräger Schnittführung annähernd in Erscheinung treten kann. Unterhalb der Wülste ist ein hyphenleerer Luftraum und längs der Stieloberfläche ist lockeres Geflecht durch die lichte Farbe erkennbar. An manchen Schnitten erscheinen Vorwölbungen von größerer radialer Ausdehnung, was bei der großen Unregelmäßigkeit dieser Formen ganz begreiflich ist. Bei 4 mm breiten Fruchtkörpern (Fig. 9) erscheinen im Radial- und Tangentialschnitt plumpe, keulige Hymenophore, die sich verästeln und miteinander verschmelzen. Fig. 10, 11 und 12 sind Schnitte durch einen zwerghaften Fruchtkörper von 7 mm Breite und 1 cm Länge. Fig. 10 ist ein Medianschnitt aus dem Winkel, wo Hut (oben) und Stiel (links) zusammentreffen, vielmehr ineinander übergehen. Die Hymenophore erscheinen als lange, verzweigte und hin und her geschlängelte Bänder, deren Außenbegrenzung durch die Sporen, deren Mitte durch die dunkel gefärbte Tramalinie gut zu erkennen ist. Die Trama ist auf diese Weise auch gut vom Stiel- und Hutgewebe zu unterscheiden, da sich diese dunkle Linie überall dort zeigt, wo Hymenophore vom Pilzkörper ausgehen. Sie ist in Fig. 10 von rechts oben (Hutunterseite) in einem über den Hutstielwinkel

[1]) Weiterhin kurz zitiert als: Lohwag, II.

ziehenden Bogen bis zu der durch den Pfeil gekennzeichneten Stelle am Stiel zu verfolgen. Weiter abwärts sieht man die Wülste mit ihren Sporen, also Außenseiten, der Stieloberfläche anliegend; es sind dies Hymenophore, die vom Hut her ihren Ursprung nehmen, im Gegensatz zu den auch vom obersten Stielteil entspringenden. Man kann also sagen, daß das Hymenial ein Stück am Stiel herabläuft. Fig. 11 ist ein Vertikalschnitt durch die linke Seite des Fruchtkörpers; er zeigt noch deutlicher die dunkel gefärbte Trama, im Hymenium sind eine große Zahl von Cystiden sichtbar; an dem kleinen Wulste, fast in der Mitte, ragt eine (scharf konturiert) keulenförmig weit über das Hymenium vor. Wenn Conard feststellt, daß bei *Secotium* keine Cystiden vorkommen, so erklärt sich dies vielleicht durch zu alte Stadien; denn wie anderwärts verschwinden die Cystiden bei der Reife. Fig. 11 zeigt ferner die häufig sichtbare, auffällige Erscheinung, daß sich manchenorts die Huttrama bis tief in dicke Hymenophore erstreckt, was in Fig. 11 an dem Verlauf der dunkel gefärbten Hymenialtrama gut zu sehen ist. Bei *Secotium Gueinzii* wird von Corda Ähnliches gezeichnet. Diese Vorwölbungen der Huttrama sind in dieser Form bei keuligen Hymenophoren gut möglich, unmöglich jedoch bei lamelligen. In Fig. 12 ist ein Schnitt wiedergegeben, der schräg tangential vom Hutscheitel zum Hutrand geführt wurde, um zu zeigen, daß sich auch auf diesem Schnitt derselbe Anblick bietet: Die Hymenophore erscheinen auch hier wieder als verzweigte und anastomosierende Bänder. Es muß also die Hymenialmasse körperlich aus einem Gewirr verzweigter und miteinander verwachsener Äste bestehen, also schwammige Struktur haben. Conard hat außer Stadien, die der Fig. 1 entsprechen, weit vorgeschrittene gehabt und abgebildet. Diese erinnern ganz außerordentlich an die von Phalloideen dargestellten und mußten ihm und jedem unbefangenen Beobachter zu denken geben, daß solche Bildungen aus Lamellen nicht hervorgehen können. Conard lehnt eine Beziehung von *Secotium* zu den Phallaceen, wie sie Ed. Fischer annimmt, ab u. a. mit der Begründung, daß der Stiel und die Columella von *Secotium* nicht mit dem Stiel der Phallaceen vergleichbar sei, da dieser eine sterile Glebapartie darstelle. Dies berichtigt E. Fischer selbst (Sammelreferat in Zeitschrift f. Botanik, VIII., 1916) mit dem Hinweise, daß nur die Stielwand der Phallaceen als sterile Glebapartie zu betrachten sei, während das Geflecht der Stielachse mit der Columella von *Secotium* homolog sei. Jedenfalls zeigt die in der Hymenophorform ausgeprägte Beziehung der Secotiaceen zu den Phallaceen, anderseits die aus der ersten Anlage von *Secotium* ersichtliche Homologie von „Peridie“ und Columella mit Hut und Stiel der Agaricaceen, die Richtigkeit meiner Behauptung (s. Lohwag, I.), daß auch bei den Phallaceen und Clathra-

ceen ein echter Stiel und Hut vorhanden ist. Welche anderen Gründe noch haben Conard veranlaßt, *Secotium* an *Agaricus* (*Psalliota*) anzuschließen? Das Vorhandensein eines „Velum universale"? Dies besitzt jedoch *Phallus* auch. Am meisten dürfte ihn das Auftreten der Ringhöhle zu seinem Schluß verleitet haben. Diese fehlt bei *Phallus* tatsächlich. Ist dies aber wirklich so trennend? Fehlt nicht auch bei volvaten Blätterpilzen wie *Amanita* und *Amanitopsis* diese Ringhöhle? Anderseits treten doch diese Ringhöhlen um die einzelnen Hüte des mehrhütigen *Clathrus* auf und auch bei den koralloid aufgebauten Gastromyceten (wie Lycoperdaceen) entstehen zwischen den Fruchkörperästen Lücken, in welche die Basidien hineinwachsen. Da *Secotium* ein einhütiger Pilz ist, kann natürlich nur eine Ringhöhle auftreten. Aber selbst dieses Hauptargument Conards für die Verwandtschaft gerade mit *Psalliota* erhält durch Levines Untersuchungen (Origin and development of lamellae in *Agaricus campestris* and in certain species of *Coprinus*: Amer. Journ. of Bot., 9., 1922) einen schweren Stoß. Nach Levine bildet sich bei *Agaricus campestris* keine Ringhöhle, sondern die Entwicklung erfolgt ähnlich dem oben beschriebenen *Amanita*-Typus. An Freihandschnitten unfixierten Materials sah er keine Ringhöhle; er fixierte gleiche Stadien in allen möglichen gewöhnlichen Fixierlösungen und es zeigten sich innerhalb 20 Minuten große Hohlräume entsprechend Atkinsons Ringhöhle. Wenn deutlich tote Fruchtkörper in Chromessig oder verschiedenen anderen Fixiermitteln fixiert wurden, so zeigten sie keine Ringhöhle und unterschieden sich nicht von den unfixierten lebenden oder unfixierten toten Exemplaren.

Für die Verwandtschaft des vorliegenden Pilzes mit den Phalloideen spricht vor allem die große Ähnlichkeit in der Form der Hymenophore während der Anlage und später. Wenn jemand aber auf die Hymenophorform nichts gibt, der darf auch nicht von Lamellen reden, wenn gar keine da sind. Zweifellos stellt dieser Pilz eine Parallelform zu *Phallus* innerhalb der Gastromyceten dar und verhält sich zu *Phallus* ähnlich wie *Psalliota* zu *Amanita*: Bei *Secotium* und *Psalliota* ist ein vergängliches Velum universale und ein den Hutrand mit dem Stiel verbindendes Velum partiale vorhanden, bei *Phallus* und *Amanita* ist ein dauerhaftes Velum universale, unterhalb dem die Hutoberfläche gallertig oder schleimig wird, und das Velum partiale, bei *Amanita* „Annulus", bei *Phallus* „Hutteil des Receptaculums" genannt, ist seiner Stellung und Entwicklung nach vollständig homolog (s. Lohwag, I.)

Aus diesen Darlegungen folgt, daß Fischers Meinung, *Secotium* schließe sich den Phallaceen an, die richtige ist. Zweifellos ist die Möglichkeit gegeben, daß sich aus solchen *Secotium*-ähnlichen Pilzen Agaricaceen entwickeln können. Im Gegensatz zu Maire, Lotsy u. a.,

die von den Agaricaceen die Gastromyceten ableiten, halte ich letztere für ursprüngliche Formen (s. Lohwag, II.), die z. T. zu den Agaricaceen und Polyporaceen hinaufleiten. Es möge diese Gelegenheit benützt sein, einige in dieser Hinsicht interessante Secotiaceen vorzuführen.

Auffällig erinnern an Agaricaceen die Bilder von *Secotium* (*Elasmomyces*) *Mattirolianum* (Cavara) Ed. Fischer, übernommen in Engler u. Prantl, Fig. 150, *A*. Da in *C* und *D* als Querschnitten und in *F* als medianem Längsschnitt gar nichts von den Lamellenzügen zu bemerken ist, sondern die Hymenophorformen ganz denen bei *Secotium agaricoides* und den Phallaceen gleichen und da es in Bild *B* jedoch scheint, als ob sich die Peridie auch über die Hutunterseite erstrecke und diese Lamellen bilde, während Fischer schreibt, „freies Ende der Tramaplatten lamellenförmig, steril," ging ich auf Cavaras Originalarbeit in Malpighia, XI., „Contributo alla conoscenza delle *Podaxineae*", zurück. Cavara schreibt: „Von unten sieht er aus wie ein *Cantharellus*. Ein dünnes Peridium umhüllt eine Masse von schwammig-lacunöser Struktur. Unter der Lupe löst sich diese Masse in winzig kleine, labyrinthische Hohlräume von verschiedener Form auf. Die Scheidewände dieser Höhlen waren äußerlich bräunlich (von den Sporen), ihr Inneres (die Trama) weißgelblich. Bei einem Längsschnitt erschien kein Lamellenzug, aber in einem normal zu den radialen Leisten geführten Schnitt erschien schon dem bloßen Auge und noch mehr unter der Lupe ein deutlich gewellter Umriß mit Vorsprüngen und Einbuchtungen, wie man sie bei *Cantharellus* beobachten kann. Im Mikroskope zeigt es sich noch deutlicher. Die scheinbaren Lamellen entsprechen in Wirklichkeit äußeren Erhebungen der Unterseite des Fruchtkörpers. Erhebungen von linsenförmigem Querschnitt, die an der Einschnürungsstelle mit der schwammigen Trama verbunden sind. Zwischen einem Vorsprung und dem anderen läuft ein freier Raum, welcher immer schmäler ist als ein Durchmesser dieser Vorsprünge selbst und der bei unbewaffnetem Auge den Riefen entspricht, welche die Pseudolamellen trennen. Die ganze Oberfläche der Vorsprünge wie auch der trennenden Zwischenräume ist dicht mit verschieden gestalteten Hyphen bekleidet, die einen kleiner, zylindrisch, an Paraphysen erinnernd, die anderen länger, zylindrisch-keulig und mit bisweilen verdickter Membran (metamorphisierte Cystiden). Unterhalb des Lagers dieser freien Hyphen befindet sich ein Hyphenchym von winziger Struktur, welches das ganze Innere dieser Leisten bis zur angrenzenden Trama der Gleba erfüllt. An dieser Hutunterseite hat der Pilz keine wahre Peridie, deren Bekleidung an der Hutoberfläche verschieden ist von der jetzt eben an den Pseudolamellen beschriebenen. Es fehlen dort die mit den Paraphysen homologisierten kurzen, gleichförmigen Hyphen, dafür sind hier keulige,

1—2zellige Hyphen, vermischt mit zarten, zylindrischen vorhanden. Unterhalb dieser Bekleidung wird die Peridie von einem Geflecht sehr zarter, dünnwandiger, filzig verwobener Hyphen zusammengesetzt, darauf folgt ein Pseudoparenchym aus dünnwandigen, inhaltslosen Elementen. Zwischen den Maschen des Pseudoparenchyms laufen aderartig dicke Hyphen von verschiedenem Kaliber, am Ende ± angeschwollen und mit dichtem und körnigem Inhalte versehen. Diese erinnern sehr an die glykogenen Hyphen der Tuberaceen und färben sich mit Jodkali bräunlich rötlich[1]). Diese Pseudoparenchymschicht ist in Lagen von verschiedener Dicke durch dünnfädiges Geflecht, ähnlich dem außerhalb des Pseudoparenhyms liegenden, geteilt. So folgen abwechselnd solche Lagen, bis man auf die eigentliche Trama der Hymenialräume kommt, während die Trama an den Anheftungsstellen der Pseudolamellen sofort unter der Pseudolamelle folgt. Die Trama besteht aus ganz ähnlichen, dünnen, verflochtenen, hie und da ästigen Hyphen wie die erwähnten Peridienteile. Das Subhymenium besteht aus isodiametrischen Elementen, das Hymenium aus Basidien, Paraphysen und Cystiden. Sporen rundlich, zart bestachelt, in Makro- (14—15 μ) und Mikrosporen (8—9 μ) unterscheidbar."

Diese Beschreibung und die Bilder Cavaras zeigen, daß diese Leisten auf der Hutunterseite sterile Glebateile sind. Der Überzug entspricht, wie Cavara bemerkt, einem sterilen Hymenium. Das Innengeflecht der Leisten halte ich für mächtig entwickeltes Subhymenium, da nicht nur die Lage, sondern auch die isodiametrische Form seiner Elemente mit dem in Fig. 14 u. 16 von Cavara abgebildeten Subhymenium übereinstimmt; daher folgt auch sofort, wie Cavara ausdrücklich erklärt, auf dieses Gewebe die Trama des Hymenials. Aus allen Abbildungen in „Malpighia" und Engler u. Prantl geht hervor, daß das Hymenial auch hier ästig ist und daher eine schwammige Struktur hat.

Fischers Zeichnung *C* und *D* in Engler u. Prantl, Fig. 150, stimmt nicht ganz mit der Cavaras überein. In *D* sind an den Enden der „Tramaplatten" keine solchen ausgeprägten Pseudolamellen zu sehen, wie Cavara sie beschreibt und abbildet. Fischers Längsschnitt *F* (Fig. 150) läßt solche Radialleisten noch nicht sehen. Wenn man also mit Cavara nur sagen kann, daß hier Pseudolamellen vorliegen, so ist es doch wichtig, daß ein verzweigt-ästiges Hymenial zur Bildung niederer lamellenartiger Gebilde geschritten ist. Noch interessanter wird der Fall,

---

[1]) Nach Bambeke, Bull. Acad. Roy. Belg. (3) 23, 472 (1892) gehören „Saftgefäße" und „Gefäßhyphen" zu den Gewebsbestandteilen des Fruchtkörpers fast aller Agaricaceen. Ihr Inhalt soll aus Farbstoff, Harz, Fett, Eiweiß, Glykogen bestehen; s. Czapek, Biochemie.

wenn man den Aufbau der Peridie (des Hutes) und der Columella (des Stieles) in Betracht zieht. Schon Bucholtz (Zur Morphologie und Systematik der *Fungi hypogaei*, Annales mycologici, 1903) erklärt bei der Beschreibung von *Secotium* (*Elasmomyces*) *krjukowense* Buch. als erwähnenswert, daß der Bau des Columella- und Peridiengeflechtes abwechselnd aus dünnen Hyphen und aus nesterartig angeordnetem Pseudoparenchym besteht. „Ein solcher Bau des Hyphengeflechts," schreibt er, „ist bisher nur bei einigen Pilzen bekannt, u. zw. bei dem ebenfalls fast unterirdischen *Elasmomyces Mattirolianus* Cav. und bei den oberirdischen *Russula*- und *Lactarius*-Arten.

Durch die oben erwähnten aderigen, dicken Hyphen von dichtem Inhalt innerhalb des Pseudoparenchyms wird diese Ähnlichkeit noch größer. Da nach Fischers Untersuchungen (s. Bild *F*) die Anlage des Hymeniums endogen erfolgt, so kann man bei der Annahme, daß sich die *Lactarieae* von den *Secotiaceae* ableiten, die höchst bemerkenswerte Folgerung ziehen, daß vielleicht auch die heute als rein gymnokarp geltenden Lactarien endokarpe Formen enthalten.

Von Setchell (Two new hypogaeous *Secotiaceae*, Journ. of Mycol., 1907) wurden zwei neue Arten beschrieben: 1. *Secotium tenuipes*, nach Setchell einem *Coprinus* oder *Bolbitius* sehr ähnlich. Die Gleba enthält auch hier labyrinthische Hohlräume. Wenn die Gleba gegen den Rand des Hutes lamellig erscheint, so könnte dies, glaube ich, wie auch beim folgenden Pilz darauf zurückzuführen sein, daß bei der vorzüglich meridional erfolgenden Streckung des Hutes die in meridionaler Richtung verlaufenden Labyrinthkammerwände gedehnt und so zum Wachstum angeregt wurden. 2. *Elasmomyces russuloides*, einer roten *Russula* sehr ähnlich. Daß diese Pilze deutlich Hymenogasterformen sind, wie Setchell betont, ist nach meiner Auffassung (s. Lohwag, II.) ganz klar, da *Hymenogaster* ein Endglied der einhütigen Gastromyceten darstellt.

Setchell hält mit Ed. Fischer *Elasmomyces russuloides* für sehr nahe mit *Elasmomyces Mattirolianus* verwandt.

Bucholtz beschreibt in Annales Mycologici, 1903, a. a. O., eine sehr interessante Art: *Secotium* (*Elasmomyces*) *krjukowense* mit einer in der Jugend sichtbaren Columella, die später durch die sich entwickelnde Gleba zusammengedrückt wird. Columella und Stielgeflecht sind im Bau, wie oben erwähnt, Lactarieen-ähnlich. Dieser charakteristische Aufbau des Fruchtkörpers bewog Cavara, seinen Pilz von der Gattung *Secotium* abzutrennen. Ed. Fischer hat die Gattung provisorisch mit *Secotium* vereinigt. Zweifellos ist dieses Gewebe als ein Zeichen engerer Verwandtschaft viel eher anzusehen als viele andere

Eigenschaften und mithin Cavaras und Bucholtzens Meinung, *Elasmomyces* sei eine gute Gattung, sehr berechtigt.

Bucholtz nimmt aus dem in seiner Fig. 9 wiedergegebenen Stadium an, daß anfangs zwischen Peridie und Columella ein ringförmiger Hohlgang mit ± glatten Wandungen vorhanden war. Derselbe mündete nach außen durch einen ringförmigen Spalt. Von den Innenwänden dieses Hohlganges erhoben sich Höcker und Wülste, welche, sich beständig verlängernd und labyrinthisch hin und herbiegend, den einfachen Hohlraum in eine große Zahl Abteilungen zerlegen. Es ist also der Pilz anfangs gymnocarp, das Hymenium entsteht in Vertiefungen an der ursprünglichen Oberfläche und die Gleba wird in den Fruchtkörper erst infolge starker Peridienentwicklung eingeschlossen (hemiangiocarp).

Diese gymnocarpe Entwicklung von *Elasmomyces krjukowense* im Gegensatz zur angiocarpen von *Elasmomyces Mattirolianum* wäre Grund genug, die Gattung *Elasmomyces* in zwei zu zerlegen. Bucholtz vermeidet für die Hymenophore den herkömmlichen Ausdruck „Tramaplatten". Er nennt sie richtig „sich verlängernde Höcker und Wülste" Diese Hymenophorform sehen wir aber tatsächlich bei einer großen Zahl von Gastromyceten.

Bucholtz hebt später hervor, daß sich sein Pilz von *El. Mattirolianus* dadurch unterscheidet, daß er infolge seiner unterirdischen Lebensweise den Charakter von Hypogäen angenommen hat und der schon bei *El. Mattirolianus* sehr kurze Stiel hier fast ganz verschwindet. Daraus ziehe ich den Schluß, daß *Hymenogaster* das Endglied dieser den Stiel reduzierenden Reihe ist, während Bucholtz von *Hymenogaster* alle übrigen Gastromyceten ableitet.

Secotium Gueinzii ist in Corda, Icon., tab. VI, fig. 12 u. 13, einmal mit durchgehender Columella und einmal ohne diese abgebildet, daher läßt sich nichts Sicheres sagen.

Secotium melanosporum (s. Abb. Corda, Icon., VI., 19, 20) erscheint als ein Pilz mit Stiel und Hut. Die von dem die Gleba durchsetzenden Stielteil ausgehenden Äste müßten dann eine Entstehung haben, wie die Adern der Perücke von *Itajahya galericulata* (s. Lohwag, I.). *Cauloglossum* schließt sich eng an *Secotium* an. — Wenn wir uns noch einmal die Entwicklung von *Secotium* vor Augen halten, die deutlich beweist, daß hier wirklich ein Hut und Stiel wie bei den höchsten Blätterpilzen entsteht, so ist damit die schwankende Stellung von *Polyplocium* und *Gyrophragmium* aufgeklärt: Es ist auch hier nicht die „Peridie", von der die Glebakammerwandungen entspringen, sondern es ist, wie es aus der Abbildung (Engler u. Prantl, Fig. 151 u. 152) klar hervorgeht, ein echter Hut und Stiel vorhanden und es ist die

Form der Hymenophore, röhrenähnliche bei *Polyplocium* und verzweigt-lamellenförmige bei *Gyrophragmium*, nicht schwer von der typischen Hymenophorform der Secotiaceen und anderer Gastromyceten — sich verlängernde und verzweigende Höcker, kurz gesagt, koralloïde Formen — abzuleiten. Da diese Verzweigungen schon bei *Secotium* miteinander verschmelzen, so stellen diese Formen nur etwas höhere Grade vor. Und dieser Weg führte sicher zu Blätter- und Röhrenpilzen.

Zusammenfassung.

1. *Secotium agaricoides* (Czern.) Holl.[1]) kommt auch in Österreich vor, u. zw. im Burgenland auf der Königsschüssel bei Siegendorf.

2. Das Hymenium besitzt Cystiden, die bei der Reife verschwinden.

3. Es ist ein echter Stiel und Hut vorhanden.

4. Der Pilz ist nicht nahe verwandt mit *Agaricus* (*Psalliota*), wie Conard meint, sondern ein echter Gastromycet, der in der ästigen Hymenophorform den Phallaceen nahe steht, wie schon Ed. Fischer annahm.

5. Die Gattung *Elasmomyces* ist von *Secotium* wieder abzutrennen. Sie ist gekennzeichnet durch das an Lactarieenfruchtkörper erinnernde Stiel- und Hutgeflecht. Die Gattung *Elasmomyces* wäre in zwei Gattungen zu zerlegen: A) *Elasmomyces* mit angiocarper Entwicklung wie *Elasmomyces Mattirolianus* Cav. B) *Bucholtzia* mit gymnocarper Entwicklung, z. B. *Bucholtzia* (*Elasmomyces*) *krjukowensis*.

6. Aus den Secotiaceen haben sich Lactarieen, Agaricaceen und Polyporaceen entwickelt.

Erklärungen der Tafel II[2]).

Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch einen 2 mm breiten und ca. 3 mm hohen Fruchtkörper mit Universalvelum. Rechts und links von der Mitte ist die Anlage des Hymeniums in Form von 2 schräg verlaufenden, dunkler gefärbten Linien sichtbar Rechts hat die Anlage schon etwas auf den Stiel übergegriffen. Das Gewebe unterhalb der Anlage ist deutlich locker.

Fig. 2—5. Vertikalschnitte aus einer Serie eines gleich großen Fruchtkörpers: 2 median, 5 tangential. Es ist noch keine Ringhöhle zu sehen.

Fig. 6 und 7. Vertikalschnitte (nicht zentral). Die Hymenialanlage faltet sich grob und unregelmäßig, wobei das Gewebe unterhalb stellenweise zerreißt.

---

[1]) Die Sammlung des Botan. Institutes in Wien besitzt ein Exemplar von Simferopol, Krim (leg. E. Wulff, 1906), welcher Standort anscheinend unveröffentlicht blieb.

[2]) Die Herstellung der Tafel wurde nur durch eine große Spende aus dem Burgenlande ermöglicht.

Fig. 8. Medianer Längsschnitt durch einen 4 mm breiten Fruchtkörper: Die Wülste sind gröber geworden, darunter deutlich eine Höhle, die sich längs der Stieloberfläche schräg nach unten und außen in lockeres Gewebe (nach Atkinson Atmungsgewebe) fortsetzt.

Fig. 9. Vertikalschnitt durch einen 4 mm breiten Fruchtkörper: Hymenophore unregelmäßig, plumpkeulig, sich verästelnd und miteinander verschmelzend.

Fig. 10. Medianschnitt durch die rechte Seite eines zwerghaft entwickelten Fruchtkörpers von 7 mm Breite und 1 cm Höhe. Ganz oben das Hutgeflecht, welches sich über die linke obere Bildecke in das Stielgeflecht (links) fortsetzt. Die Hymenophore erscheinen als lange, verzweigte und hin- und hergeschlängelte Bänder, deren Außenbegrenzung durch die Sporen, deren Mitte durch die dunkel gefärbte Tramalinie gut erkennbar ist. Diese Tramalinie ist auch an allen den Stellen des Fruchtkörpers zu sehen, welche Hymenophore erzeugen. Sie ist von rechts oben in einem Bogen bis zu der durch den Pfeil gekennzeichneten Stelle am Stiel zu verfolgen. Weiter abwärts sieht man die Hymenophore mit ihren Sporen, also Außenseiten, auf die Stieloberfläche stoßend. Daraus geht hervor, daß das Hymenium ein Stück am Stiel herabläuft.

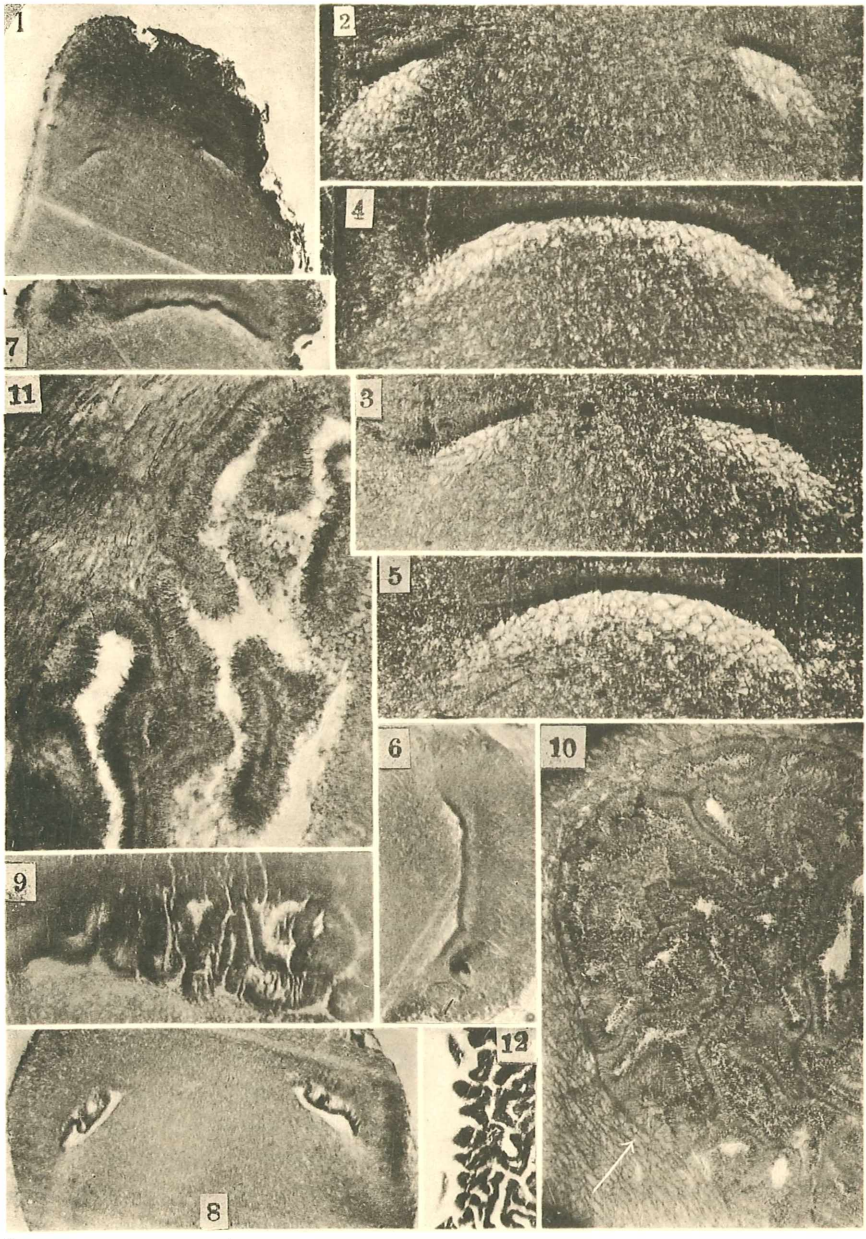
Fig. 11. Medianschnitt durch die linke Huthälfte mit Tramalinie und Cystiden. Letztere sind besonders deutlich an dem kleinen Wulst fast in der Mitte. In diesen Wulst und den gleich daneben folgenden dringt die Hutsubstanz tief und breit ein. Diese Vorwölbungen der Huttrama sind ihrer Stellung nach bei keuligen Hymenophoren gut möglich, unmöglich jedoch bei lamelligen.

Fig. 12. Ein Schrägschnitt vom Hutscheitel zum Hutrand. Er zeigt wieder ästige Hymenophore, so daß die Hymenialmasse aus einem Gewirr verzweigter und miteinander verwachsener Äste bestehen, also schwammige Struktur haben muß.

Geologisches Alter und geographische Verbreitung der wichtigsten Algengruppen.

Von **Julius Pia** (Wien).

In den nachstehenden Ausführungen sollen die Beziehungen zwischen dem geologischen Alter der hauptsächlichsten, fossil nachweisbaren Gruppen von Algen und ihrem gegenwärtigen Verbreitungsgebiete untersucht werden. Hiebei will ich alle nur als kohliger Abdruck erhaltenen Reste unberücksichtigt lassen. Mag es in manchen dieser Fälle sehr wahrscheinlich sein, daß wir es wirklich mit Algen zu tun haben, so scheint mir eine sichere Einreihung in das System doch niemals möglich. Ich beschränke mich deshalb auf jene Gruppen, die kalkige oder kieselige Hartteile in den Gesteinen hinterlassen haben, wobei ich außerdem von ganz unwichtigen, vereinzelten Gattungen aus sonst nicht erhaltungsfähigen Familien (z. B. *Phacotus*) absehe. Es bleiben dann sechs oder sieben Gruppen wichtiger fossiler Algen übrig, deren geologische und geographische Verbreitung wir zunächst kurz überblicken wollen.



Photogr. v. Verfasser.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: 073

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

Artikel/Article: Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Secotium agaricoides (Czern.) Holl. 161-174