

Beitrag zur Anatomie der Discomyceten.

Das Morchellaproblem.

Von Mariana Moser (Wien).

Mit 6 Textfiguren und 3 Tafeln.

I. Einleitung und Fragestellung.

Da sowohl über das Wachstum als auch über die morphologischen Verhältnisse von *Morchella* seit Boudier (1892) verschiedene Meinungen herrschen, wurde mir von Herrn Professor Dr. H. Lohwag dieses Thema zur Klarstellung zugewiesen.

Die grubige Skulptur des „Kopfes“ hat Boudier (1892) zur Annahme veranlasst, die Morchel sei aus zahlreichen Einzelbechern zusammengesetzt. Aus dem ähnlichen Aussehen der Vepel und der Morchel dürfte Rehm 1896 geschlossen haben, die Morchel sei durch Verwachsung des glockenförmigen „Hutes“ der Vepel mit dem Stiel entstanden. Diese Annahme schien dadurch gerechtfertigt, dass Verwachsungen im Pilzreich sich nicht allzu selten vorfinden und dass „*Mitrophora*“ mit teilweise freiem und teilweise verwachsenem „Hut“ als ein Übergangsstadium galt, während Boudier die sterilen Ränder der Gruben als Beweis für seine angeführte Ansicht geltend machte. Corner (1929, 1930) hat als Wachstumszone eines becherförmigen Diskomyceten den sterilen Rand erkannt und versucht, das Wachstum der Morchel so zu klären, dass der Rand zentrifugal Alveolen bilden soll. Gäumann leitet die Morchel von der Lorchel ab, indem er Verwachsung der Falteninnenseiten und so das Zustandekommen der Leisten annimmt. Greis (1943) versucht eine Synthese der verschiedenen Meinungen herbeizuführen, wobei weiter nicht definierte „Hymeniumausdehnungen“ und „Empfindlichwerden“ von grosser Bedeutung sind. Die angeführten Ansichten der genannten Autoren stellen jedoch meist Hypothesen dar, welche von ihnen nicht hinreichend begründet werden konnten. Daher soll es die Aufgabe der vorliegenden Arbeit sein, auf anatomischem Weg die Ergebnisse der einzelnen Autoren zu untersuchen. Es wird die Frage zu beantworten sein, ob, gestützt auf die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit, eine der bisherigen Ansichten zu halten ist, oder ob das Morchelproblem einer anderen Lösung zugeführt werden muß.

Vergleichende Untersuchungen an anderen Diskomyceten waren zur Lösung dieses Problems notwendig. In dieser Arbeit sollen der Anatomie des Margo, der Trama und des Deckgeflechtes besondere Aufmerksamkeit zugewandt werden, während Hymenium und Sporen mit Rücksicht auf die diesbezügliche umfangreiche Literatur stark in den Hintergrund treten.

Vor allem möchte ich Herrn Prof. Dr. H. Lohwag für die Zuweisung des Themas und für das rege Interesse, das er meinen Arbeiten entgegenbrachte, wie für die Überlassung eines eigenen Arbeitsraumes im Botanischen Institut der Universität Wien meinen tiefen Dank aussprechen. Der weitaus grösste Teil des verwendeten Materials, das mir bereitwilligst zur Verfügung gestellt wurde, stammte ebenfalls aus dem Herbar Lohwag. Es soll besonders darauf hingewiesen werden, dass die Ergebnisse dieser Untersuchungen Herrn Prof. Dr. H. Lohwag noch bekannt waren, wenn er auch leider nicht mehr die Fertigstellung der Arbeit erleben konnte. Die Divergenzen, die sich auf Grund meiner Feststellungen mit Lohwag's Handbuch (1941) ergaben, waren dem Autor ausnahmslos bekannt und wurden von ihm auch als begründet zur Kenntnis genommen.

Die Wiedergabe des Bildermaterials wurde ungeachtet der bestehenden grossen Schwierigkeiten durch die Landesbildstelle für Niederösterreich ermöglicht. Das Originalmaterial wurde durch die Kriegshandlungen zum grössten Teil zerstört. Mängel, die sich aus diesem Umstand ergeben, mögen dadurch ihre Entschuldigung finden.

II. Material und Methodik.

Die meisten Pflanzenbeschreibungen beschränken sich, soweit sie mikroskopische Merkmale betreffen, auf Angaben über Form und Grösse der Hymenialelemente (Basidien, Paraphysen, Cystiden usw.) und Sporen, während der anatomische Bau der Fruchtkörper und deren Deckgeflechte in verhältnismässig wenigen Werken berücksichtigt wird. In anderen Fällen wird wohl der anatomische Bau ausführlich berücksichtigt, doch fehlen meist Abbildungen, wodurch eine vergleichende Betrachtung erschwert wird. Es bleibt dem Vorstellungsvermögen jedes einzelnen überlassen, sich ein Bild der Verhältnisse zu machen. Dieses wird dementsprechend verschieden sein.

Der Mangel an Bildern hängt wohl mit der Schwierigkeit der Herstellung geeigneter Schnitte und ihrer Darstellung zusammen.

Um Sporen zu untersuchen genügt es bei den Hymenomyceten meist, einen reifen Pilz auf eine Glasplatte zu legen und zu warten, bis dieser abgespört hat. Bei Ascomyceten, deren Schläuche und

Paraphysen untersucht werden sollen, braucht man nur einen relativ dicken Schnitt durch das Hymenium zu führen, ihn in einen Tropfen Wasser auf den Objektträger zu legen und mit dem Deckglas vorsichtig zerdrücken. Das Hymenium breitet sich dann meist fächerförmig aus, so dass Asci und Paraphysen leicht beobachtet werden können. Bei Basidiomyceten jedoch versagt diese Methode. Um hier die Elemente des Hymeniums kennen zu lernen, greift man meist zum Zupfpräparat: das Hymenium wird in einem Wassertropfen auf dem Objektträger mittels zweier spitzer Präpariernadeln zerteilt.

Bei diesen Arten der Präparation gehen jedoch die natürlichen Lageverhältnisse der Geflechte verloren. Es müssen daher dünne, genügend grosse Schnitte hergestellt werden. Frisch-, Alkohol- oder Formolmaterial zu schneiden, ist sehr schwierig. Besonders in Formol bekommen Pilze eine teigig-glitschige Beschaffenheit.

Wenn man ein Geflecht beschreiben will, muss man den Verlauf der Hyphen, aus denen sich das Geflecht zusammensetzt, verfolgen können. Mikrotomschnitte erfordern nicht nur viel Zeit und Arbeit, sondern können auch nur in seltenen Fällen so genau in der Ebene geführt werden, wie es für die Klarlegung des Hyphenverlaufes notwendig ist. Einen Übersichtsschnitt von etwa 20 μ Dicke kann man schon mit der Hand herstellen. Dies hat auch den Vorteil, dass man die Schnitte viel leichter orientieren kann.

Ich habe daher nur Handschnitte, zum grössten Teil von Trockenmaterial, zum weitaus kleineren Teil auch von Frisch- oder Alkoholmaterial angefertigt.

Die in meiner Arbeit (Moser, 1945) angegebene Methode zur Behandlung von Trockenmaterial konnte auch bei diesen Untersuchungen angewendet werden: die Handschnitte werden in einem Tropfen Anilinblau-Milchsäure-Lösung auf den Objektträger gebracht. Dünne Schnitte breiten sich meist von selbst auf der Oberfläche der Flüssigkeit aus. Dann wird der Objektträger mehrmals vorsichtig der Länge nach mittels einer Cornettpinzette bis zum Sieden der Flüssigkeit durch die nicht zu heisse Flamme des Bunsenbrenners gezogen. Dadurch wird das Springen des Objektträgers fast ausnahmslos vermieden. Die Flüssigkeit wird mit Filtrierpapier abgesaugt und der Schnitt auf dem Objektträger gewässert. Zuletzt wird dieser in Glycerin eingeschlossen. Wenn man Dauerpräparate herstellen will, empfiehlt es sich, dem Glycerin einen kleinen Tropfen von Anilinblau-Milchsäure-Lösung zuzusetzen. Störende Luftblasen können leicht durch vorsichtiges lokales Erhitzen beseitigt werden. Das Präparat kann nun in der üblichen Weise mit einem Einschlusslackrand umgeben werden und hält sich, wagrecht gelagert, sehr lange.

Frischmaterial wurde ebenso behandelt. Bei Alkoholmaterial ist es vorteilhaft, den Schnitt vor dem Färben zu wässern.

Es ist klar, dass dieses Schema nicht immer in der gleichen Weise anwendbar ist. Manche Pilze nehmen den Farbstoff nur sehr langsam auf. Solche muss man ein zweites, ja ein drittes Mal in frischer Anilinblau-Milchsäure kochen. Andere sind wieder gegen das Erhitzen sehr empfindlich. Dies konnte ich bei Pilzen beobachten, deren Hyphen reich an Fett oder Harz waren. Die Hyphen platzten und ihr Inhalt trat aus. Bei diesen kann man die Anilinblau-Milchsäure-Lösung nur kalt einwirken lassen; dadurch wird der Färbungsvorgang sehr verlangsamt. So schöne Erfolge wie durch das Erhitzen bei anderen Pilzen lassen sich auf diese Weise nie erzielen, weil auch die Quellung viel zu wünschen übrig lässt. Bei manchen Schnitten ist es angezeigt, sie zuerst mit Alkohol zu behandeln. Andere legte ich wieder vor dem Färben in reine Milchsäure. Aus diesen wenigen Bemerkungen ist wohl zu sehen, dass man durchaus nicht alle Pilze gleich behandeln darf. Bei einigen wenigen versagte jede Behandlungsweise. Ich konnte das Geflecht nicht mehr zum Quellen bringen. Dies war bei sehr feinfädigen, dünnwandigen, aber auch grosszelligen Geflechten der Fall. Auch zu stark gepresstes und bei zu hoher Temperatur getrocknetes Material erwies sich als unbrauchbar.

Anilinblau ist ein Protoplasmafärbstoff. Es färben sich daher protoplasmareiche Zellen dunkelblau, plasmaärmere Zellen heller; ganz farblos bleiben solche, die der Wasserspeicherung dienen oder andere Funktionen haben und nur spärliches Plasma enthalten. Plasmareich sind immer junge Zellen und Gewebe, die noch teilungsfähig sind.

Während sich einzelne Elemente und kleinere Partien einwandfrei zeichnen lassen, wird dies bei grösseren Übersichtsschnitten sehr schwierig. Daher weisen auch sehr viele Geflechtszeichnungen in den verschiedensten Werken bei genauen, vergleichenden Untersuchungen grosse Unstimmigkeiten auf. Deshalb wurden an Stelle von Zeichnungen Mikrophotographien angefertigt.

Es liegt im Wesen der Mikrophotographie, dass immer nur auf eine Ebene scharf eingestellt werden kann. Alles, was darunter bzw. darüber liegt, erscheint mehr oder weniger verschwommen. Deshalb muss beim Photographieren auf diejenige Ebene eingestellt werden, auf der alle wesentlichen Einzelheiten klar zu sehen sind.

Die Aufnahmen wurden mit der Romeiskamera und Lampe bei monochromatischem, grünem Licht ausgeführt. Ich benützte die Objekte 10 und 42 und das Okular 6 meines Mikroskopes (Winkel-Zeiss-Göttingen). Die Vergrösserung beträgt ein Vielfaches von 10.

Es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass durch die kriegsbedingten Schwierigkeiten des die Reproduktion meiner Mikroaufnahmen durchführenden Institutes (Landesbildstelle für Niederösterreich) — das Plattenmaterial fiel zum grössten Teil den Kriegshandlungen zum Opfer — geringfügige Schwankungen in den Vergrösserungsverhältnissen nicht vermieden werden konnten.

Belichtungszeiten anzugeben, hat wenig Sinn, da diese von der Dichte des Präparates, den verwendeten Objektiven, der Öffnung der Blende, Stellung des Kondensors, Entfernung des Objektivs von der Platte und nicht zuletzt von der Stromstärke abhängig sind. Die Tubuslänge betrug bei allen Aufnahmen 165 mm.

III. Übersicht über den mikroskopischen Aufbau des Discomycetenfruchtkörpers.

Oft verwendete und in der Literatur nicht einheitlich angewendete Fachausdrücke sollen hier genau definiert werden. Die Definitionen sind dem Handbuch für Pflanzenanatomie, Band VI, Anatomie der Asco- und Basidiomyceten 1941 von H. Lohwag entnommen.

Der Hauptteil eines Discomycetenfruchtkörpers wird von der Trama gebildet, welche die Wand des Bechers aufbaut. Die Innenseite des Bechers ist von dem heterogenen Hymenium überzogen, das sich aus den haploiden Paraphysen und den diploiden Asci zusammensetzt. Diese nehmen mit den primären und sekundären ascogenen Hyphen ihren Ursprung aus dem Ascogon (haploid). Der ganze haploide Teil geht aus dem basalen Teil der Anlage hervor. Nach Corner zieht eine Lage fädiger Hyphen, die er Medulla nennt, zum Wachstumsrand. Diese Lage bildet nach innen die Paraphysen, nach aussen die Trama. Der diploide Teil des Fruchtkörpers entspringt dem Ascogon und wird von den primären, den sekundären ascogenen Hyphen und den Asci zusammengesetzt. In vielen Fällen zieht, entsprechend dem Bau der Fruchtkörper, eine diploide Lage von Hyphen vom basalen Ascogon gegen den Margo hin, so dass in diesen Teilen sowohl haploides als auch diploides fädiges Geflecht vorhanden ist (heterogene Trama nach Lohwag). Zwischen dem Hymenium und der heterogenen Trama bzw. Medulla liegt das Hypothecium. Es setzt sich aus den sekundären ascogenen Hyphen (hypotheciale ascogene Hyphen) und dem Verzweigungssystem der Paraphysen zusammen.

Aussen ist der Becher von einem mehr oder weniger gut ausgeprägten Deckgeflecht bekleidet. Eine Überwucherung des Hymeniums durch Paraphysen wird als Epithecium bezeichnet. Beiden Geflechten kommt als Hauptfunktion „Schutz“ zu. Dem Deckgeflecht, das bisher in den Beschreibungen sehr oft vernachlässigt wurde, soll

die grösste Aufmerksamkeit in dieser Arbeit geschenkt werden, auch dem Verhalten der Trama und des Margos, während das Hymenium nur in einigen Fällen behandelt wird.

Nach Lohwag (1941) unterscheidet man:

1. das Derm (p. 102) mit nicht periklinem Verlauf der Hyphen. Zu den Dermen gehört:
 - a) das Hymeniderm; dessen Elemente dicht gedrängt stehen und in gleicher Höhe enden,
 - b) das Palisadoderm (p. 104) ist aus mehr oder weniger schlanken Elementen aufgebaut, die nicht in gleicher Höhe enden; der Verband ist gelockert,
 - c) das Trichoderm (p. 104) entspringt meist einer dichteren Lage und hat „haarige“ Beschaffenheit; es kann in einen Haarfilz übergehen,
 - d) das Paraderm (p. 109) besteht aus pseudoparenchymatischen, isodiametrischen, dünnwandigen Zellen.
2. Die Cutis (p. 112) ist aus periklinen, dicht verflochtenen Hyphen aufgebaut.
3. Der Cortex (p. 114) ist die dichter verflochtene und verfestigte Aussenschicht des Fruchtkörpers. Die verfestigten Hyphen können auch mehr oder weniger modifiziert sein.

Es ist klar, dass bei diesen Definitionen nur Typen herausgegriffen wurden, dass es in der Natur aber alle Übergänge gibt. Eine Zuteilung in diese oder jene Gruppe ist oft schwer möglich. Teilweise wird es nötig sein, neue Bezeichnungen zu prägen. Diese werden im Laufe der Arbeit erläutert und am Schluss in einer knappen Definition wiederholt werden.

Bei der Untersuchung von Trockenmaterial ist nicht zu erwarten, dass man cytologische Einzelheiten wahrnimmt. Ich konnte daher auf solche keine Rücksicht nehmen.

IV. Eigene Untersuchungen.

A. Der mikroskopische Aufbau des Margo, der Trama und der Deckgeflechte.

1. Das untersuchte Pilzmaterial.

a) *Plicaria pustulata* (Hedw.) Fuck.

Dieser Pilz wurde mir vom Botanischen Institut der Universität Wien aus der Sammlung des Praktikum-Materials von Herrn Prof. Geitler für die Untersuchung zur Verfügung gestellt. Das Material war in verdünntem Alkohol aufbewahrt. Die Schnitte wurden nicht gefärbt, sondern gleich in Glycerin übertragen.

Bei schwacher Vergrösserung zeigt sich unter dem Hymenium ein grosszelliges Hypothecium (viele Zellen von 60 μ Länge und 50 μ

Breite), darunter eine perikline Lage fädiger, schwach bräunlich gefärbter Hyphen. Diese stellt die Medulla (bzw. die heterogene Trama, sofern sie ascogene Hyphen führt) dar. Darunter ist die Trama der Becherwand aus einem, dem Hypothecium ähnlichen blassen Pseudoparenchym aufgebaut, das gegen die Peripherie bräunlich getönt ist. Dieser Lage entspringt ein Deckgeflecht mit antiklinem Hyphenverlauf, also ein Derm. Die Zellen der einzelnen Elemente sind kettenförmig angeordnet; schliessen ohne Lücken aneinander, sind daher von wechselnder Form, aber fast immer längsgestreckt. Da die kettenförmige Reihung deutlich erkennbar ist und dieses Derm auch anderwärts von mir beobachtet wurde, wird die Prägung eines besonderen Fachausdruckes für dieses Gewebe vorteilhaft sein. Es soll nach Lohwag (mündliche Mittei-

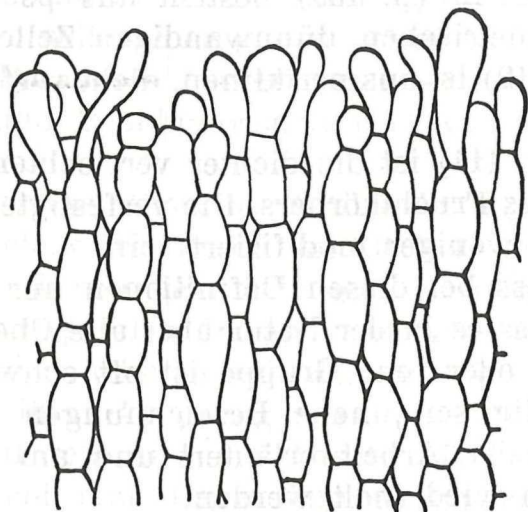


Fig. 1. Siroderm.

lung) „Siroderm“ (seiros, die Reihe, Kette) heissen. (Fig. 1.)¹⁾ Dem Siroderm entspringt ein lockeres bis gebüscheltes Trichoderm. Durch Umlegen dieser Hyphen entstehen flache Warzen oder sogar eine perikline Lage = Trichocutis (K. Lohwag, 1940).

Bei stärkerer Vergrößerung sind, wie fast immer bei den Flechten, die Grenzen zwischen den einzelnen Teilen viel weniger scharf ausgeprägt.

Schliesslich muss noch erwähnt werden, dass im jungen Fruchtkörper die pseudoparenchymatischen Zellen viel kleinere Dimensionen aufweisen.

¹⁾ Die Bezeichnung „Fig.“ bezieht sich auf die Textfiguren, während die Einzelfiguren der beigegeführten Tafeln als „Abb.“ bezeichnet werden.

b) *Plicaria badia* (Pers.) Fuck.

Bei dieser Art ist unter dem Hymenium eine sich dunkelblau anfärbende kleinzellige, paraplektenchymatische, nicht sehr mächtige Schicht vorhanden, die auch von fädigen Hyphen durchzogen wird. Dies ist das Hypothecium. Diese dunkelblaue Schicht geht ohne besonders scharfe Grenze in eine hellere paraplektenchymatische über. Dabei werden die Zellen bedeutend grösser. Nach aussen erhält das Geflecht einen zwar überwiegend antiklinen Hyphenverlauf mit ziemlich breiten und kurzen Zellen, doch sind infolge von Verzweigungen auch genügend schräg verlaufende Hyphen festzustellen. Gemäss dem antiklinen Verlauf ist das Geflecht zu den Dermen zu rechnen, mit Rücksicht auf die Verflechtung kann es nicht als Siroderm bezeichnet werden. Ich will es **Plectoderm**

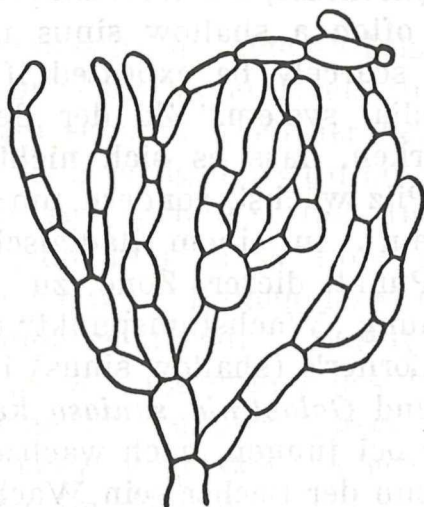


Fig. 2. Verzweigte Hyphe aus einem Plectoderm.

nennen (Fig 2). Es trägt aussen niedrige und kurzzellige Haare, die sich zu Haarbüscheln oder Warzen vereinigen.

Rehm (1896, S. 1011) beschreibt die Aussenseite des Apotheciums als „körnig“. In meinen Dünnschnitten zeigt sich die Warzenzone deutlich braun gefärbt.

Bei *Plicaria badia* wird das Hymenium gegen den Becherrand allmählich schmaler; die Asci werden seltener, so dass in diesem Teil die Paraphysen überwiegen. Diese sind gegen den Rand hin immer reichlicher septiert, ihre basalen Zellen sind blasig.

Die Rundzelligkeit dieses Teiles ergibt einen Übergang zum Plectoderm der Becherwand, was sich am Margo auffällig zeigt. Auch am Margo trägt das Plectoderm aussen kurze Haargebilde, die aber hier nicht in Zotten oder Warzen gebüschelt sind. Diese Endteile lassen uns leichter verstehen, dass es sich beim Plectoderm

mit seiner Haarbekleidung um ein Homologon der Paraphysenlage handelt.

Noch in der Margogegend vollzieht sich der Übergang zum Plektoderm mit der Warzenschicht der Becherunterseite.

Bei einem jüngeren Fruchtkörper konnte ich sehen, dass die Geflechte zwischen Hymenium und Plektoderm plektenchymatisch waren, teilweise mit Neigung paraplektenchymatisch zu werden. Die Sporen dieses Exemplares sind fast durchwegs unreif.

Corner (1929) hat bei seinen Untersuchungen dem Margo besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Nach ihm gibt die Medulla im Margo auf Grund sympodialer Verzweigung nach innen und nach aussen Hyphen ab. Diesen Endteil der Medulla nennt Corner "growing point" und schreibt (p. 266):

"... the hyphae at the growingpoint do not project beyond the general level of the hymenium, the level may even be lower in this part so that there is often a shallow sinus in the outline of the section, which would scarcely be expected if the hyphae formed a continuous monopodial system." Zu der Bezeichnung "growing point" will ich bemerken, dass es sich nicht um einen „Punkt“ handelt, an dem der Pilz wächst, sondern um eine Zone, die rings um den Becher verläuft. In einem Radialschnitt bekommt man natürlich nur einen Punkt dieser Zone zu sehen. Daher dürfte Corner die Bezeichnung „Wachstumspunkt“ eingeführt haben.

Die flache Bucht Corner's (shallow sinus) ist auf seinen Bildern von *Peziza aurantia* und *Galactinia saniosa* kaum zu sehen. Möglicherweise ist sie nur bei jungen, noch wachsenden Fruchtkörpern besser ausgeprägt. Wenn der Becher sein Wachstum eingestellt hat, ist nach meinen Beobachtungen nichts mehr davon zu sehen und der Pilz ist auch hier meist mit Deckgeflecht bekleidet.

c) *Acetabula sulcata* (Pers.) Fuck.

In einem Radialschnitt durch ein reifes Apothecium von *Acetabula sulcata* färbt sich eine dünne Hyphenlage unter dem Hymenium stärker blau. Ihr gehört das Hypothecium und wahrscheinlich auch die heterogene Trama an. Ein Teil der Hyphen hat ausgesprochen periklinen Verlauf. Eine Grenze zwischen Hypothecium und heterogener Trama kann ich nicht feststellen. Die Asci stehen in Büscheln. Es schieben sich auch reichlich junge Asci in das Hymenium ein.

Die Trama ist prosoplektenchymatisch; pseudoparenchymatische Elemente fehlen. Die Hyphenbreite ist in der Trama und in der heterogenen Trama gleich; in einem ungefärbten Schnitt kann man die beiden nur nach dem Hyphenverlauf unterscheiden, da diese doch reichlich perikline Hyphen führt. Wie schon oben erwähnt, färben

sich protoplasmareiche Zellen stärker als plasmaarme Zellen. Daher werden in der heterogenen Trama plasmareiche Hyphen vorhanden sein, was ja mit ihrer Aufgabe, Nährstoffe zu transportieren, übereinstimmt.

Das Deckgeflecht ist ein Derm. Die Hyphen sind etwa doppelt bis mehrfach so breit als die Hyphen der Trama und kurzzellig; an der Basis ist das Derm pseudoparenchymatisch, mit einer deutlichen antiklinalen Längsstreckung nach aussen wird es aber lockerer; die Hyphen bilden durch Zusammenschluss kegelige Warzen oder durch Zerklüften derselben kurze Zotten. Die Endzellen sind keulig. Ich möchte diese Art des Deckgeflechtes „Schizopalisdoderm“ nennen.

Der Pilz wird als „bereift“ (Rehm 1896, p. 982) beschrieben, was aus der warzigen Bekleidung verständlich ist.

Nahe dem Margo eines noch jüngeren Pilzes kann man ein reichliches Einschieben von blau angefärbten jungen Asci bemerken. Die Medulla, bisher ein schmaler Teil der heterogenen Trama, verbreitert sich plötzlich fächerartig. Es wird ein Derm gebildet, dessen Elemente den Paraphysen homolog sind. Dieses ist aus keuligen enggedrängten Zellen, die in gleicher Höhe enden, aufgebaut. Ein solches Derm nennt Lohwag Hymeniderm (p. 102). Er verwendet den Ausdruck Hymeniderm allerdings nur für Basidiomyceten und führt aus (p. 102): „Das Vorkommen des Hymeniderms und der meisten anderen Derme ist entwicklungsgeschichtlich begründet: Ursprünglich war die ganze Fruchtkörperoberfläche mit einer Hymeniumpalisade bekleidet, im phylogenetischen Verlaufe wurden dann einzelne Teile (z. B. Hutoberfläche) steril. Immerhin besitzt eine Palisade Eigenschaften, die für ein Deckgeflecht wichtig sind: Die keulige Form der Elemente gewährleistet eine gewisse Dicke der Schicht und die seitliche Verkittung der Elemente, wie sie uns im Hymenium vieler Basidiomyceten auffällig entgegentritt, ist für die Geschlossenheit der Lage von Vorteil“. Bei meinen Ascomyceten mag es ähnlich gewesen sein. Da das Hymenium aber aus einem haploiden und diploiden Teil, Paraphysen und Asci besteht, erfolgt das „Sterilwerden“ der Palisade anders: Der Sporophyt bleibt weg und der gametophytische Teil baut die Palisade allein auf. Ich betone ausdrücklich, dass gewisse Derme der Ascomyceten nicht dem ganzen Hymenium, sondern nur einem Teil desselben, nämlich dem haploiden (aus gametophytischen Paraphysen zusammengesetzten) entsprechen können. Wenn ich nun trotzdem den Terminus „Hymeniderm“ gebrauche, hängt dies damit zusammen, dass dieses Derm bei vielen Ascomyceten analog dem Hymeniderm der Basidiomyceten gebaut ist. Mit Hymeniderm wird hier in erweitertem Sinne

jedes Derm bezeichnet, das der Definition (die Elemente stehen enggedrängt und enden in gleicher Höhe) entspricht.

Die Aussenseite des jungen Apotheciums wird gleichfalls von einem Hymeniderm bekleidet. Die Hyphen wachsen weiter, gliedern sich und es entsteht ein „septiertes Hymeniderm“. Bei der weiteren Entwicklung lockert sich dieses septierte Hymeniderm im äusseren Teil auf; es bildet sich dann ein Schizopalisadoderm. In besonders günstigen Fällen kann man diese Entwicklung des Derms an einem Exemplar beobachten, wenn man das Deckgeflecht des Apotheciums vom Margo bis zum Stielansatz verfolgt.

Der Stiel ist prosoplektenchymatisch. Das Deckgeflecht ist meist als septiertes Hymeniderm ausgebildet. Ich habe aber auch Stiele mit einem Palisadoderm, ja sogar mit einem trichodermähnlichen Palisadoderm bekleidet gefunden.

d) *Acetabula leucomelas* (Pers.) Boud.

Diese Art zeigt einen ähnlichen Aufbau des Apotheciums wie *A. sulcata*. Das untersuchte Material war in Alkohol konserviert und unreif. Sporen waren nicht vorhanden. Die Asci sind plasmareich und dunkel angefärbt. Die Lage unter dem Hymenium ist etwas dichter und fädig. Die Paraphysen gehen am Rande in ein septiertes Hymeniderm über, das sich an der Unterseite des Apotheciums zu einem Trichoderm auflockert. Auch ein Hypoderm ist zu erkennen. Die dunkle Zone ausserhalb des Hypoderms ist auch im ungefärbten Präparat dunkel (stark pigmentiert). Die Zellen grenzen in diesem Teil des Trichoderms dicht aneinander. Die Trama ist prosoplektenchymatisch.

Der sterile Becherrand ist verhältnismässig breit, auch schon mit einer Lupe deutlich erkennbar. Er stellt aber nicht einen wesentlichen Unterschied zu dem von *A. sulcata* dar, wo ich bei älteren Exemplaren auch wieder einen solchen feststellen konnte.

Bei *A. sulcata* und *A. leucomelas* zeigt sich an der Stelle, wo das Hymenium an den sterilen Margo grenzt, eine sanfte Vertiefung (im Schnitt). Möglicherweise stellt sie jenen „shallow sinus“ dar, den Corner am Margo als Wachstumspunkt bezeichnet. Entsprechend dem breiten, sterilen Rande liegt die Stelle freilich auffallend weit von der Kante des Apotheciums entfernt.

Im Baue des Deckgeflechtes unterscheiden sich aber die beiden Pilze. Vor allem erfolgt (bei meinen Exemplaren) niemals eine Vereinigung der Hyphen zu längeren Kegeln oder Zotten, wie dies bei *A. sulcata* ziemlich häufig ist. Rehm (1896, p. 981) bezeichnet die Aussenseite als „dicht, körnig, rauh“.

Das Deckgeflecht des Stieles ist ein septiertes Hymeniderm; die Trama ist so wie die Bechertrama gebaut.

e) *Otidea auricula* (Schöff.) Rehm.

Dieser Pilz hat eine durchwegs fädige Trama. Das Hymenium geht am Margo in ein Hymeniderm über, das auch den übrigen Fruchtkörper bekleidet. Durand (1900, p. 475) beschreibt *Otidea auricula* wie folgt: "A second type of structure is illustrated by *O. auricula* and *O. micropus*, and consists of the excipulum being entirely parenchymatous, the cells very large and irregularly polygonal." Unter "excipulum" versteht Durand (p. 471) nach De Bary jenen Teil des Apotheciums, der nicht Hymenium und Hypothecium ist, also nach der Bezeichnung von Lohwag die Trama und das Deckgeflecht. Ich konnte deutlich erkennen, dass dieser Teil des Apotheciums bei meinen Exemplaren nicht aus weiten, unregelmässigen, vieleckigen Zellen aufgebaut ist. Das Deckgeflecht besteht aus keuligen enggedrängten Zellen, ist also ein Hymeniderm (vgl. auch Rehm, 1896, p. 1270). Junge Asci werden in dem relativ breiten Hypothecium in verschiedener Höhe gebildet und schieben sich dann zwischen Paraphysen und Asci ein.

f) *Geopyxis carbonaria* (Alb. et Schw.) Sacc.

Die Trama dieser Art ist dünnfädig. Die Medulla wird durch eine schwache Gelbfärbung angedeutet und ist bis in den Margo hinein zu verfolgen. Das Hymenium geht am Rande in eine schmale Schicht aus dünnen Paraphysen über, die anschliessend sehr stark verlängert und kurzellig sind. Diese bilden zusammen mit den ebenfalls dünnen, septierten, langen Medullahyphen den Margo. Am Becher- rand werden die Hyphen wieder kürzer, die Endzellen blasig aufgetrieben. An der Becheraussenseite überwiegen randwärts die Hyphen mit solchen fast kugeligen Endzellen; (vereinzelt konnte ich auch nicht verbreitete Zellen finden, allmählich treten diese ganz zurück). Anschliessend erweitern sich bei den Hyphen des Deckgeflechtes auch die unterhalb der blasigen Endzelle gelegenen Zellen, die sich — offenbar aus Raumangel — gegenseitig abkanten. Es entsteht somit ein wenig-schichtiges Paraderm. Dieses färbt sich tief dunkelblau. Ein deutliches Hypoderm ist nicht ausgebildet.

Was mir bei den bisher besprochenen Pilzen nicht begegnet ist, tritt hier zum erstenmal auf. Im stielnahen Teil des Apotheciums beginnen die Aussenzellen des Paraderms wieder wachstumsfähig zu werden, nachdem sie offensichtlich als Paradermzellen in Erscheinung getreten waren. Es entstehen aber nicht wieder paradermatische Zellen, sondern Hyphen, die sich durch nichts von den Tramahyphen unterscheiden. Es handelt sich aber nicht um Tramahyphen, die zwischen den Paradermzellen nach aussen wachsen,

sondern um ein Aushyphen des Deckgeflechtes. Es wird ein Epitrichoderm gebildet. Die Haare sind nicht allzu langzellig und können sich ihrerseits wieder verzweigen.

Die Trama des Stieles ist aus stark verzweigten, locker verflochtenen Hyphen aufgebaut. Ausser diesen gibt es noch ganz dünne, dunkelblau gefärbte, die sich ganz eng an die anderen anschmiegen.

In der Bechertrama sind sie viel spärlicher vorhanden, so dass sie oben gar nicht erwähnt wurden. Die Bekleidung des Stieles ist auch ein wenigsschichtiges Paraderm. Das Aushyphen, das beim Paraderm des Apotheciums vereinzelt auftritt, wird beim Stielparaderm immer reichlicher. Es entsteht ein Epitrichoderm, das filzige Beschaffenheit annimmt und schliesslich in ein Epiplecototrichoderm übergeht, das bei *Geopyxis carbonaria* aus eng geflochtenen, schmalen, prosenchymatischen Hyphen besteht, die auch reichlich verzweigt sind. Nach aussen wird das Epiplecototrichoderm wieder etwas lockerer. Im dicht verflochtenen, als auch lockeren Teil umschlingen und durchdringen die Hyphen Humus-, Moder- und Erdteilchen.

Gegen die Basis des Stieles werden die Verhältnisse anders.

Was geschieht aber mit dem Paraderm, das ja unter einer so mächtigen Schicht von Epiplecototrichoderm seine Funktion — Schutz des inneren Geflechtes — eigentlich verloren hat? Ungefähr in der Stielmitte ist die Bekleidung des Apotheciums ähnlich. Die äussersten Paradermzellen sind noch immer ziemlich plasmareich, stimmen also der Hauptsache nach mit denen aus der Nähe des Apothecium überein und unterscheiden sich nur durch das Aushyphen. Wo am Stiel das Epiplecototrichoderm vorhanden ist, sieht man

1. dass das Paraderm nicht mehr dunkelblau angefärbt ist,
2. dass die Zellen viel kleiner sind, ja dass sie keinen pseudoparenchymatischen Charakter haben.

Daraus erklärt sich erstens, dass die Zellen teilweise ihren Inhalt zum Aushyphen verwendet haben. Die zweite Erscheinung möchte ich darauf zurückführen, dass das Epiplecototrichoderm zu einem Zeitpunkt gebildet wurde, als das Paraderm noch nicht ausgebildet war: Das Paraderm entsteht, wenn es sich zu bilden beginnt, wohl auch beim jungen Fruchtkörper als Trichoderm. Dies kann ich aus dem, was ich vom Margo gesehen und oben auch ausführlich beschrieben habe, schliessen. Dieses junge Trichoderm kann, wenn mehrere Zellen hintereinander fast gleichzeitig ein wenig anschwellen, in ein Palisadoderm übergehen; der Verband bleibt dabei noch gelockert. In diesem Zustand hat nach meiner Überzeugung das von mir untersuchte Material von *Geopyxis carbonaria* im erdnahen Teil des Stieles bereits ausgehypht und ein sehr dichtes, sich dunkelblau anfärbendes Epiplecototrichoderm gebildet.

Etwas weiter oben am Stiel hat sich das Palisadoderm zur Zeit des Aushyphens schon zu einem kleinzelligen Paraderm entwickelt gehabt. Dort wo der Stiel in das Apothecium übergeht, fand ich ausgebildete Dermzellen, die aber nicht so plasmareich sind. Noch ein Stückchen weiter am Apothecium war schon kein Epiplektotrichoderm zu finden; es ist erst das Epitrichoderm vorhanden. Dann folgt eine Zone des Apotheciums, wo nur einzelne Paradermzellen aushyphen und schliesslich ist ein „reines“ Paraderm ausgebildet, das am Margo noch als Trichoderm vorhanden ist.

Vielleicht ist die Ursache des Aushyphens die grössere Luftfeuchtigkeit, die den Pilz zum Weiterwachsen anregt, oder sind es andere chemische oder physikalische Faktoren? Solche und ähnliche Fragen, die bei der Arbeit zwangsläufig auftreten, lassen sich leider auf Grund von Trockenmaterial nicht lösen.

Lohwag (1941) bemerkte dazu (p. 202): „Bei hoher Luftfeuchtigkeit (die in Bodennähe oft vorhanden ist) tritt nicht nur an den Stielen von Basidiomyceten, sondern auch an den Becherwänden von Discomyceten und den Oberflächen von Trüffeln ein fädiges Aussprossen der Deckschichte ein. Wenn die Hyphen in geeignete Nährböden gelangen, ist es ohne weiters möglich, dass sie der Nahrungsaufnahme und der Befestigung dienen, wie es Woronin (1888) von den Rhizoidenbüscheln von *Sclerotinia urnula* (Weinm.) Rehm vermutet.“ In vielen Fällen stehen diese (ausgesprossenen¹⁾) Hyphen im Dienste der Transpiration bzw. Guttation“

Ohne zu den oben gezeigten Problemen jetzt weiter Stellung zu nehmen, will ich die Tatsache festhalten, dass nicht jede *Geopyxis carbonaria*, die von mir untersucht wurde, ihr Stielchen in einem solchen Epiplektotrichodermmantel stecken hatte. Manche hatten nur ein sehr schwaches Epitrichoderm ausgebildet. Bei anderen reichte dieses bis fast an den Margo und Stiel und der stielnahe Teil des Apotheciums war mit einem dicken Epiplektotrichoderm umgeben.

Rehm (1896, p. 971) beschreibt das Apothecium als: „aussern etwas kleiig bestäubt“ und mit einem „etwas weisslich-zottigen, in den Boden eingesenkten Stiel.“ Die kleiige Beschaffenheit ist offenbar auf das Aushyphen einiger Paradermzellen zurückzuführen.

Die Stielbasis ist von einem eindeutigen Trichoderm bekleidet, das allseits in ein ausserordentlich dichtes Epiplektotrichoderm übergeht. Dieses ist schalig aufgebaut: Die einzelnen Schalen sind ungefähr gleich breit, die äusseren lockerer als die inneren. Die Schalen sind auf unterbrochenes Wachstum zurückzuführen.

Ich sah auf einer Seite 3 dieser Schalen. Die äusserste ist nur noch ein lockeres Trichoderm. Auch da sind die vorhandenen Hu-

¹⁾ Von mir zum besseren Verständnis eingefügt.

mus- und Moderteilchen von Hyphen umgeben. Es ist mir nicht möglich zu entscheiden, ob diese auch dem Mycel angehören oder ob sie nur durch Aushyphen des Fruchtkörperdeckgeflechtes entstanden sind.

g) *Sarcoscypha coccinea* (Jaqu.) Sacc.

Dieser Pilz hat eine durchwegs fädige Trama, deren Hyphen vielfach verschlungen sind. Das Geflecht verdichtet sich nach aussen zu parallelfädigem Cortex (siehe Lohwag 1941, p. 124) mit periklinem Hyphenverlauf, ist also als „Cutis“ zu bezeichnen. Diese trägt ein zerzaustes epicorticales Trichoderm, bzw. besser Epicutistrichoderm (= Trichoderm, das von einer Cutis gebildet wird). Die prosopлектenchymatische Trama zeigt gut erkennbar Hyphenquerschnitte; die Cutis hat etwas weitere Zellen und wird vom Epicutistrichoderm bekleidet. Die Haare sind vielfach gekrümmt.

Das Hypothecium lässt sich nur auf Grund seiner stärkeren Verzweigung von der Trama unterscheiden. An dem Epicutistrichoderm haften Sporen, Humusteilchen und Mineralkörnchen.

An der Bildung des ungewöhnlich grossen Becherrandes sind zu einem erheblichen Teil verlängerte, reichlich septierte Paraphysen beteiligt. Der Anteil von Trama und Cortex (bzw. Cutis) tritt zurück.

Der Stiel ist ebenso wie das Apothecium aufgebaut, nur kann das Epicutistrichoderm mächtiger entwickelt sein. Rehm (1896, p. 1071) beschreibt den Stiel als „... aussen angedrückt, weissfilzig von langen, septierten, zarten, farblosen Haaren...“

h) *Sclerotinia tuberosa* (Hedw.) Fuck.

Der Becherrand wird in erster Linie von der Medulla gebildet. Trama, Deckgeflecht und Paraphysen tragen zum Aufbau des Margo nicht so sehr bei. Die Trama ist sehr locker gebaut. Die Hyphen sind wenig verflochten und langzellig. Teilweise wenden sie sich gegen das Hymenium und bauen ein parapлектenchymatisches, fast pseudoparenchymatisches Hypothecium (und wahrscheinlich auch die heterogene Trama) auf. Nach aussen wird die Trama in einigen Teilen des Apotheciums manchmal etwas dichter und dann auch nahezu parallelfädig. An solchen Stellen ist das Apothecium eingebuchtet. Es entstehen kleine Höckerchen, der Becher ist „bosseliert“.

Das Deckgeflecht ist ein Paraderm (Abb. 1). Ein deutliches Hypoderm ist nicht ausgebildet.

Der Stiel besteht im Innern aus einem lockeren Geflecht langgestreckter Hyphen. Am Stielansatz, in der Nähe des Bechers, fand ich ausserhalb der Hyphen stärker lichtbrechende, bei etwas gehobenen Tubus hell leuchtende, Körperchen. Bei einem Querschnitt,

den ich ober der Stielmitte durchführte, fand ich, dass diese teilweise von kristallographischen Flächen begrenzt waren und sich an der Peripherie des Stielchens häuften. Dass es sich um eine optisch anisotrope Substanz handelt, konnte durch polarisationsmikroskopische Untersuchung festgestellt werden.

Die Kristalle sind verständlicherweise in ihren kristallographischen Richtungen nicht parallel gelagert. Daher zeigen nur relativ wenige das Maximum der Aufhellung. Die meisten sind nur schwach aufgehellt, das heisst, sie gehen bei geringer Drehung des Präparates um die Vertikalachse in positivem oder negativem Sinne in ihre Auslöschungsstellung über.

Die Hyphen sind optisch isotrop und daher bei gekreuzten Nicols nicht zu sehen. Der Cortex ist stark pigmentiert, ist daher ein Atrocortex. (Vgl. Lohwag 1941, p. 118). Eine mikrochemische Reaktion mit Schwefelsäure ergab die äusserst charakteristischen, monoklinen, nadelförmigen Gipskristalle (Ca-Reaktion). Aus dem optischen Verhalten, der kristallographischen Ausbildungsweise und der positiven Ca-Reaktion ist zu erkennen, dass es wahrscheinlich Calciumoxalatkristalle sein werden.

Im unteren Teil des Stieles sind diese Kristalle so zahlreich, dass es fast unmöglich ist, die vorhandenen Hyphen deutlich zu sehen. Der Atrocortex trägt zahlreiche dunkelbraune Zotten (vgl. Rehm 1896, p. 814).

Sclerotinia tuberosa besitzt ein Sclerotium. Dieses ist von einem Atrosklerocortex — Cortex, der aus dickwandigen, dunkel pigmentierten, isodiametrischen Zellen besteht, (Lohwag 1941, p. 118) — umgeben. Die Markhyphen sind unter dem Deckgeflecht eng verflochten, in der Mitte des Sklerotiums locker und täuschen bei Betrachtung mit schwacher Vergrösserung ein Pseudoparenchym vor, weil man die einzelnen Hyphen für Zellwände und die interhyalinen Räume für Zellumina halten kann. Erst durch genaues Untersuchen bei starker Vergrösserung konnte ich den wahren Sachverhalt feststellen (vgl. Lohwag 1941, p. 417, Abb. 271/2).

Das Mark setzt sich aus teilweise sehr dickwandigen, teilweise aber auch dünnwandigen Hyphen zusammen. Bei den Querrändern konnte ich vielfach eine Pore sehen, die mit einem leuchtenden Pfropf verschlossen war. Ferner sind noch, besonders an der Stelle, an welcher der Stiel dem Sklerotium entspringt, reichlich Kristalldrusen eingelagert, die aber im Atroparacortex und im übrigen Mark fehlen. In den Markhyphen ist vielfach ein optisch isotroper, stärker lichtbrechender Inhalt vorhanden (Reservestoffe). Die dickwandigen Zellen scheinen eher in ihrer Membran zu speichern (vgl. Lohwag 1941, S. 310 ff.).

i) *Humaria Oocardi* (Kalchbr.) Rehm.

Das Material stammt aus dem Lunzer See in Niederösterreich, wo es in 15 m Tiefe von K. Lohwag gefunden wurde. Wie bekannt, lebt der Pilz subaquatisch auf Holzresten. Um die getrockneten Apothecien ist meist schon bei makroskopischer Betrachtung ein Kranz von strahlig verlaufenden Hyphen zu sehen, was ich bei dem in schwachprozentigen Alkohol aufbewahrten Material nicht beobachten konnte. Der Kranz ist etwas heller gefärbt, da zwischen den Hyphen Luft vorhanden ist (Totalreflexion).

Aber auch an Stellen, wo in Mycelflecken kein Apothecium sichtbar war, fand ich von einem winzigen Körperchen strahlig auslaufende Fäden. Ein Schnitt, der an einer solchen Stelle durchgeführt wurde, zeigt, dass hier eine Becheranlage aus dem Substrat hervorgebrochen ist. Um an die Oberfläche zu gelangen, muss der Pilz die äusseren Rindenschichten durchbrechen. In einem so jungen Stadium ist noch keine Differenzierung in Hymenium, Trama, Deckgeflecht usw. vorhanden. Die Anlage besteht lediglich aus einem halbkugeligen innen pseudoparenchymatischen Hyphenpolster, der von einer dicken Gallerthyphenschicht umgeben ist.

Sobald sich eine Paraphysenpalisade gebildet hat, schieben sich Asci dazwischen (Abb. 2). Zu beachten ist, dass alle Paraphysen gegen das Zentrum hingeneigt sind und dass die mittelpunktnahen Asci in der Entwicklung den randwärts befindlichen vorausseilen. Die Zellen der Becherwand sind durchwegs kleiner als beim entwickelten Exemplar und enthalten auch mehr Protoplasma, sie lassen sich mit der Anilinblau-Milchsäure-Lösung dunkelblau färben.

Am Margo des jungen Apotheciums ist deutlich zu erkennen, dass sich die Medulla farbenförmig verbreitert und von ihr nach oben Paraphysen und nach unten Deckgeflechtelemente gebildet werden.

Wenn man das Deckgeflecht des jungen Fruchtkörpers bezeichnen wollte, möchte man dieses vermutlich als Cutis und zwar Paracutis, das des entwickelten Apotheciums (Abb. 3) als grosszelliges Paraderm bezeichnen. Nun ist bekanntlich nach Lohwag die Cutis ein Deckgeflecht mit periklinem, das Derm eines mit antiklinem Hyphenverlauf. Wie kann demnach eine perikline Hyphenlage zu einem antiklinen Deckgeflecht werden? Um diese Frage beantworten zu können, muss man sich die Verhältnisse am Margo näher ansehen. Dazu ist natürlich ein Rand, der sein Wachstum bereits eingestellt hat, weniger geeignet: man muss aus dem, was man am jugendlichen Margo sieht, Rückschlüsse ziehen.

Das Deckgeflecht entsteht aus fädigen Hyphen, die sich von der Medulla nach aussen legen und sich teilweise überdecken. Um dieses

Verhalten anschaulicher zu machen, möchte ich die Lage der Haare mit der der Halme eines Strohdaches vergleichen (Fig. 3). Das Deckgeflecht ist daher seiner Entstehung nach als Trichocutis zu bezeichnen. Aus der schem. Zeichnung geht ferner auch hervor, weshalb man die Bekleidung im Jugendstadium für eine „Cutis“ halten wird. Die wagrecht gelagerten Zellen, die wohl aneinandergrenzen, aber nicht der gleichen Hyphe angehören, täuschen eben die „perikline“ Lage vor. Beim Wachstum der Fruchtkörper werden die Zellen in sehr vielen Fällen grösser. Bei *Humaria Oocardii* vergrössern sich auch alle Zellen, besonders die Deckgeflechtzellen, so dass sie nahezu isodiametrisch werden; doch bleibt eine „perikline“ Längsstrek-

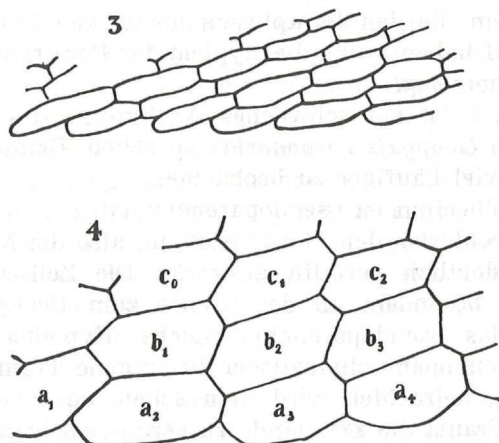


Fig. 3—4. Deckgeflecht von *Humaria Oocardii*.

kung erhalten (Fig. 4). Es gehören jedoch nicht etwa die Zellen a_3, b_2, c_1 einem Hyphenzug an, was für ein „Derm“ Voraussetzung sein müsste, oder die Zellen a_1, a_2, a_3, a_4 , was für eine „Cutis“ Bedingung wäre, nein, die Zellen a_1, b_1, c_1 , liegen in einer Hyphe. Daher ist das Deckgeflecht, das eine Zwischenstellung zwischen Derm und Cutis einnimmt, im Reifezustand als „Paratrachocutis“ zu bezeichnen. „Para“ und „Tricho“ stellen zwar einen Gegensatz dar, doch soll mit dem ersteren der Endzustand, mit letzterem die Entstehungsweise angedeutet werden, während „Cutis“ den ungefähren Hyphenverlauf andeuten möge.

Lohwag (1941, p. 114) verlangt, dass die Einteilung der Deckgeflechte nach dem Hyphenverlauf erfolgen soll und führt diesbezüglich aus: „Da es aber bis heute nur bei einer verhältnismässig kleinen Gruppe gelungen ist, durch entwicklungsgeschichtliche Stu-

dien die Entstehung verschiedener Deckgeflechte zu erforschen, so ist es wohl besser, eine Einteilung rein nach dem Hyphenverlauf aufzubauen, da mit ihm sehr oft die makroskopische Beschaffenheit des Hutes in Einklang steht und es physiologisch oft gleichgültig ist, ob ein Trichoderm einer Cutis oder einem Hypoderm entspringt.“

Es ist manchmal, wie in vorliegendem Falle, fast unmöglich, das Deckgeflecht richtig zu erkennen, wenn nichts über seine Entstehungsweise bekannt ist.

Wie aus dem angeführten Beispiel zu ersehen ist, wird in manchen Fällen ohne Berücksichtigung der Entwicklung wohl schwer eine Klärung der tatsächlichen Verhältnisse möglich sein.

Der Margo des reifen Apotheciums ist von einem Paraderm bekleidet, in dem die den Paraphysen homologen Dermhyphen antiklinen Verlauf haben. Auch die Hyphen der Paratrachocutis sind den Paraphysen homolog.

Auf Abb. 2 ist ein schwaches Aushyphen des Deckgeflechtes (wie z. B. bei *Geopyxis carbonaria*) zu sehen. Beim reifen Apothecium ist das viel häufiger zu beobachten.

Das Hypothecium ist pseudoparenchymatisch. Darunter schliesst sich ein Geflecht, das den Margo aufbaut, also die Medulla, an; die Zellen sind deutlich periklin gestreckt. Die Zellwände sind sehr aufgequollen, besonders an der Grenze zum Deckgeflecht. Wenn man aber das pseudoparenchymatische Hypothecium, bzw. die gleichfalls pseudoparenchymatische heterogene Trama bei stärkerer Vergrösserung betrachtet, wird man sehen, dass besonders in der heterogenen Trama die Zellwände zu verquellen beginnen, was sich weiter aussen in der Medulla steigert. Eine wohl differenzierte Trama ausserhalb der Medulla ist nicht vorhanden. Unmittelbar an die Medullahyphen schliesst sich die Paratrachocutis an, deren Zellwände nicht das geringste Anzeichen einer Verquellung zeigen.

Rehm bemerkt (1896, p. 954): „Gehäuse grosszellig, parenchymatisch an Hölzern im Wasser.“

j) *Macropodia macropus* (Pers.) Fuck.

Dieser Pilz zeigt ebenfalls eine Gliederung in Stiel und Apothecium wie die oben besprochene *Sclerotinia tuberosa*, hat aber kein Sklerotium.

Macropodia macropus hat einen deutlichen Margo: Das Hymenium schliesst aussen mit einer schmalen Paraphysenlage ab. An diese grenzt ein kleinzelliges Siroderm (bis Paraderm); dessen Endzellen am Margo vielfach keulig sind. Das Hypothecium ist paraprosoplektenchymatisch, das heisst, es sind reichlich isodiametrische Zellen vorhanden; eine Verflechtung ist zu erkennen, doch sind auch

prosenchymatische Elemente zu finden, die teilweise die isodiametrischen Zellen verbinden, also selbst in ihrem Verlaufe angeschwollen sind. Sie sind teilweise auf weiten Strecken (bis zum Hypothecium oder zum Deckgeflecht) zu verfolgen, ohne vorher anzuschwellen. Ähnlich verhalten sich Hyphen mit Kugelnzellen, obwohl dies aus verständlichen Gründen schwieriger festzustellen ist. Diesem paraprosoenchymatischen Geflecht gehören wohl ausser dem Hypothecium noch die Medulla und vermutlich auch die heterogene Trama an. Die Richtung der prosenchymatischen Elemente — isodiametrische Hyphenzüge lassen eine Richtung sehr schwer erkennen — ist im hypothecialen Teil gegen das Hymenium hin antiklin, im übrigen Teile (Medulla und heterogene Trama) mehr oder weniger ausgeprägt periklin. Die übrige Trama ist fast prosoplektenchymatisch, mit deutlich antikliner Hyphenrichtung. Die Verflechtung ist sehr gering und locker. Das Deckgeflecht ist, wie schon oben erwähnt, ein Siroderm. Der Übergang der Tramahyphen in die Dermhyphen ist unschwer zu erkennen. Die Tramahyphen können sich unterhalb des Derms auch ein wenig verzweigen, so dass ein schwach ausgeprägtes Hypoderm vorhanden ist. Die Zellen des Siroderms sind am Apothecium etwa doppelt so gross als am Margo. Manchmal kann das Siroderm auch noch lange, dünne Zotten tragen. Rehm (1896, p. 986) schreibt: „... auch durch haarähnliche, aus aneinandergereihten 20—30 μ langen und 10—12 μ breiten, bräunlichen Zellen bestehenden Fasern, ...“

Der Stiel trägt auch ein Siroderm, es nimmt aber fast das Aussehen eines septierten Hymeniderms an. Durch Zusammenbündeln der Haare, die über dem Derm vorhanden sind, bilden sich Kegel, Warzen und Zotten. Das Derm des Stieles ist mächtiger entwickelt, als das des Apotheciums, da am Stielderm mehr Zellschichten (5—7, am Apothecium 3—4) vorhanden sind. Am Stielansatz stossen die beiden Bekleidungen mit relativ scharfer Grenze aneinander. Ich konnte beobachten, dass die Dermhyphen vereinzelt sehr grosse Basalzellen haben. Ich fand solche jedoch nur am Derm des Stielansatzes; im Stiel und im Apothecium sah ich keine.

Die Trama des Stieles ist durchwegs prosoplektenchymatisch mit sehr wirrem Hyphenverlauf. Es gibt perikline, antikline, schrägverlaufende und auch gewundene Hyphen. Bemerkenswert sind die zahlreichen Hyphenquerschnitte. Bei dem von mir untersuchten Exemplar war ein Mark vorhanden. Dieses setzt sich aus Bündeln quer verlaufender Hyphen zusammen, wobei die Richtung der Bündel auffällig wechselt.

Die Stielbasis ist ebenfalls von einem septierten Hymeniderm bekleidet. Um das Stielende ist ein wirres Prosoplektenchym gelagert, das nach aussen in zwei Schalen (Wachstumsunter-

brechung) antiklin verlaufender Hyphen mit ziemlich scharfer Grenze übergeht. Im Gegensatz zu *Geopyxis carbonaria* konnte ich hier nur vereinzelt feststellen, dass Dermzellen ausgehyphht haben. Die Hyphen der innersten Schale lassen sich vielmehr zwischen den Dermelementen verfolgen. Ausserdem kann man deutlich Aushyphungen beobachten. Beiderlei Hyphen sind gleich. Jedenfalls muss an der Bildung des Aussengeflechtes auch der Fruchtkörper beteiligt sein (Aushyphen der äussersten Dermzellen wurde ja beobachtet).

Während ich mich bisher bemühte, an wenigen Vertretern aus den verschiedenen Gattungen der *Pezizinae* *) die Mannigfaltigkeit des anatomischen Aufbaues zu zeigen, wollen wir uns nunmehr vorwiegend mit Vertretern der Gattungen *Helvella*, *Gyromitra*, *Verpa* und *Morchella* beschäftigen. Es wird allerdings notwendig sein, zum Verständnis einiger Fragen Pilze aus anderen Gruppen zum Vergleich heranzuziehen.

k) *Helvella pezizoides* Afzel.

Während man bei *Macropodia macropus* bisher nur becher- oder schüsselförmige Apothecien festgestellt hat, beschreibt *Rehm* (p. 1179), *Helvella pezizoides* wie folgt: „Fruchtkörper aufrecht, mit zuerst halbkugelig schüsselförmigem, dann ausgebreitetem, zuletzt manchmal zweilappig herabgebogenem, ... Hut.“ Auch die übrigen angeführten Beispiele hatten ein schüssel-, becherförmiges oder flaches — *Otidea auricula* ohrenförmiges — Apothecium. Im allgemeinen wird unter Apothecium ein Gebilde verstanden, das am Rand nach aufwärts gekrümmt oder höchstens flach ist. Zum Begriff „Hut“ gehört im Pilzreich etwas nach abwärts Gebogenes, das sich oft auf einem mehr oder weniger ausgeprägten Stiel befindet. *Rehm* verwendet die Bezeichnung „Hut“ für den hymeniumtragenden Teil des Fruchtkörpers bei den Gattungen *Hevella*, *Gyromitra*, *Verpa* und *Morchella*. Ich will den Ausdruck „Hut“ vermeiden und den von *Rehm* als Hut bezeichneten Teil „*Ascophor*“ **) nennen.

Am Margo des *Ascophors* von *Helvella pezizoides* grenzt das Hymenium an ein wohl ausgebildetes, septiertes Hymeniderm. Trama und Hypothecium sind prosoplektenchymatisch. Die haploide Trama lässt sich von der Medulla und heterogenen Trama nur nach dem Hyphenverlauf unterscheiden, weil die Hyphen in ersterer vorwie-

*) Nach *Wettstein*, 1935.

**) Den hierfür auch üblichen Ausdruck Hymenophor möchte ich vermeiden, da *Lohwag* diesen bei Basidiomyceten für die hymeniumtragenden Elemente (Stacheln, Röhren, Blätter) anwendet (vgl. *Lohwag*, 1941, p. 30).

gend antiklin, in der Medulla teilweise deutlich periklin, im Hypothecium und in der heterogenen Trama grösstenteils wirr gelagert sind. Der Stiel ist bei dem von mir untersuchten Pilz mit Mark erfüllt. Die Markhyphen sind zu Bündeln vereinigt, die quer gelagert sind (vgl. *Macropodia macropus*). Auf einem Längsschnitt sieht man diese Balken auch zu mehreren parallel übereinander liegen, oft sind auch zahlreiche Hyphenbündel mehr oder weniger schräg oder quer geschnitten. Es sieht so aus, als ob die Markhyphen radiär gezerzt worden wären. Die Stieltrama ist prosoplektenchymatisch. Die Bekleidung des Stieles und der Basis ist ebenfalls ein septiertes Hymeniderm. Ein Aushyphen habe ich bei diesem Pilz nicht beobachtet, was natürlich nicht ausschliesst, dass ein solches gelegentlich vorkommt.

1) *Helvella lacunosa* Afzel.

Bei dem untersuchten Pilz ist die Medulla sehr deutlich zu verfolgen, da sie viele protoplasmareiche Zellen führt und sich daher intensiv blau färbt; ausserdem sind die Hyphen deutlich periklin.

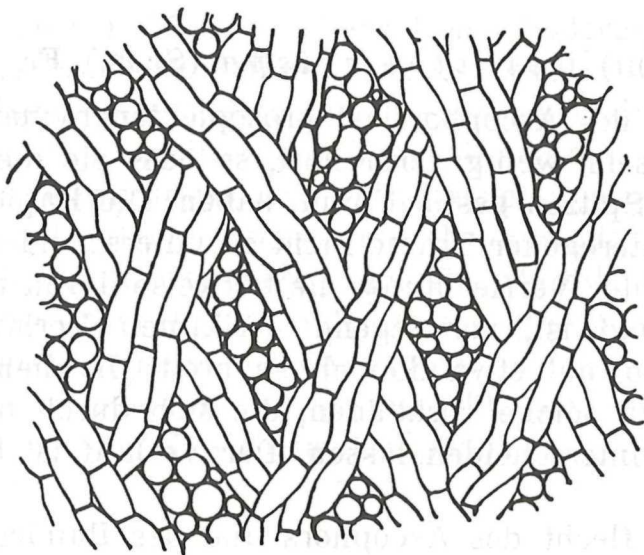


Fig. 5. Euplectenchym.

Man kann sie bis in den Margo verfolgen. Die Medullahyphen schliessen dort mit keuligen Zellen ab. Der Ascophor ist aussen von einem Hymeniderm (Abb. 4) bekleidet. Das Hypothecium besteht aus einem Geflecht kurzzelliger Hyphen.

Im Hypothecium (eventuell in der heterogenen Trama), in der Medulla und wenn auch bedeutend seltener, auch in der Haplotrama sind grosslumige Zellen vorhanden, deren Wand dick und stark lichtbrechend ist.

Die Trama ist aus prosenchymatischen Zellen aufgebaut. Die Hyphen sind nach allen drei Richtungen des Raumes in Bündeln

verflochten, die ungefähr senkrecht aufeinander stehen; es entsteht daher das Bild einer tatsächlichen Verflechtung, wie es uns auch bei einem runden Docht entgegentritt. Für diese Art des Geflechtes schlage ich die Bezeichnung „Euplektenchym“ vor (Fig. 5).

Der Stiel ist hohl und besitzt Leisten nach innen und aussen. Leisten sind nach Lohwag (1939, p. 463) massive Verdickungen eines streifenförmigen Teiles (der Trama) *). Auch der Stiel ist von einem Hymeniderm bekleidet, das sich durch nichts vom Deckgeflecht des Ascophors unterscheidet.

An der Stielbasis ist ein reiches Aushyphen des Derms, das dort allmählich in ein septiertes Hymeniderm übergeht, zu beobachten.

In einem allseits geschlossenen Stielhohlraum, der von einem septierten Hymeniderm ausgekleidet ist, fand ich einen wirren Hyphenfilz, der vom Derm durch Aushyphen erzeugt worden war. Daher ist das Aushyphen nur als eine Reaktion auf bestimmte Aussenfaktoren anzusehen. Die Dermzellen werden wieder wachstumsfähig und hyphen aus. Sekundär können sie, soweit die Möglichkeit vorhanden ist, weitere Funktionen übernehmen.

m) *Helvella crispa* (Scop.) Fr.

Die Trama des Ascophors ist prosoplektenchymatisch, die Zellen sind aber sehr wenig verbreitert, so dass sie die Gestalt einer Spindel, deren Spitzen gestutzt sind, haben. Die Haplotrama ist von Medulla und heterogener Trama nicht zu unterscheiden. Die Hyphen haben trotz dichter Verflechtung, die teilweise durch reichliche Verzweigung bedingt ist, vorwiegend periklinen Verlauf. Im Hypothecium sind sowohl etwa doppelt so breite Hyphen wie in der Trama, als auch solche vorhanden, die sich durch nichts von den Tramahyphen unterscheiden lassen. Der Verlauf ist teilweise deutlich antiklin.

Das Deckgeflecht des Ascophors und des Randes ist ein Siroderm. Da die Tramahyphen vielfach verzweigt sind, ist ein deutliches Hypoderm nicht zu erkennen.

Die Stielwandtrama ist ebenfalls prosoplektenchymatisch. Die Bekleidung ist ein sehr grosszelliges Paraderm, das mit scharfer Grenze an das Siroderm des Ascophors stösst.

n) *Helvella atra* König.

Bei diesem Pilz lässt sich die Haplotrama des Ascophors von Medulla und heterogener Trama kaum unterscheiden; das Hypothecium ist ebenfalls schwer zu erkennen. Das Geflecht ist dicht und prosoplektenchymatisch. Margo und Ascophor sind mit einem

*) Von mir beigelegt.

Hymeniderm bekleidet, das an der Stielaussenseite in ein septiertes Hymeniderm übergeht. Die Stieltrama ist ähnlich der des Ascophors aufgebaut. In der Übergangszone der Stiel-Ascophortrama fand ich nahe am Stielansatz Hyphen mit stark lichtbrechenden, etwas verdicken Wänden. Diese Hyphen sind knorrig verzweigt und mitunter auf längere Strecken hin zu verfolgen.

o) *Helvella elastica* Bull.

Heterogene Trama und Medulla bilden eine perikline Lage unter dem Hypothecium, welches sehr schmal ist. Die Haplotrama ist annähernd euplektenchymatisch gebaut. Der Margo des Ascophors ist von einem Hymeniderm bekleidet, das an seiner Unterseite in ein Siroderm übergeht. Dieses Siroderm bildet auch das Deckgeflecht der Stielaussenseite. Die apikale Zelle kann vielfach keulig gestaltet sein; es sind auch wenigzellige Haare vorhanden. Die Trama des Stieles ist ähnlich wie die Ascophortrama gebaut. Die Zellen des Siroderms haben bei meinem Exemplar an der Stielbasis ausgehüpft (vgl. *Geopyxis carbonaria*) und bilden ein mehrschichtiges Epitrichoderm. An der Basis ist dieses Epitrichoderm 4-schalig. Das Geflecht der äusseren Schicht ist jeweils lockerer gebaut, als das der inneren (Abb. 5). Die Schalenstruktur lässt sich, wie bereits mehrfach erwähnt, vermutlich auf Wachstumsunterbrechungen zurückführen. Das Derm muss erst spät ausgehüpft haben, weil an der ehemaligen Oberfläche Sporen und Humusteilchen kleben, die vom Epitrichoderm überwuchert sind. Die Anzahl der Schichten nimmt nach unten zu. Die innerste ist am grössten. Dort, wo sie nicht von anderen Schichten überwuchert wurde, ist sie ebenso locker gebaut wie die äusserste, die auf Abb. 5 unten zu sehen ist. Dieser Vorgang wiederholt sich in der gleichen Weise auch bei der 2. und 3. Schicht.

p) *Gyromitra esculenta* (Pers.) Fr.

Die Trama des Ascophors ist ein engverflochtenes Plektenchym; das Hypothecium, die heterogene Trama, Medulla und Haplotrama sind nur undeutlich von einander zu unterscheiden. Es sind auch krampfaderartig gewundene Bildungshyphen vorhanden. Das Deckgeflecht ist ein Paraderm.

Die Stieltrama ist ebenfalls plektenchymatisch. Das Deckgeflecht ein sehr kleinzelliges Siroderm.

q) *Verpa fulvocincta* Bres.

Dieser Pilz wurde mir in freundlicher Weise vom Naturhistorischen Museum in Wien durch Herrn Dr. Petrak zur Verfügung gestellt und stammt aus dem Reh m'schen Herbar.

Der Ascophor hat einen verhältnismässig breiten, sterilen Rand. Rehm (1896, p. 1196) beschreibt ihn „mit ... aussen glattem, oder schwach grubig gerunzeltem im Alter netzadrigem ... Hut ...“ Die Trama des Ascophors (= Hutes) ist nicht überall gleich dick; es werden auch kleine Wülste, die fertil sind, gebildet; dadurch kommen die erwähnten „Runzeln“ und „Falten“ (siehe später) zustande.

Die Stieloberfläche ist von einer Schicht parallelfädiger Hyphen umgeben. Rehm beschreibt die Stieloberfläche als „glatt“.

r) *Verpa conica* (Müll.) Sw.

Medulla mit heterogener Trama werden von einem mehr oder weniger periklinen Geflecht aufgebaut. Die Haplotrama ist ein dichtes kurzelliges Plektenchym; sie geht ohne scharfe Grenze in ein noch dichteres Deckgeflecht, also in einen Cortex über, der vereinzelte epicorticale Haare tragen kann. Am Margo des Ascophors kann man erkennen, dass die Medullahyphen etwas kürzer als die angrenzenden Paraphysen, bzw. Cortexhyphen sind.

Anders ist der Scheitel des Pilzes aufgebaut: Die Trama ist sehr locker, wenig verflochten und täuscht ein Pseudoparenchym vor (vgl. *Sclerotinia tuberosa*). Hier lassen sich heterogene Trama, Medulla und Haplotrama von einander fast nicht mehr unterscheiden. Die Hyphen haben vorwiegend antikline Richtung. Das Hypothecium ist dichter verflochten.

Der Stiel ist im Jugendzustand nach Rehm (1896, p. 1196) von Mark erfüllt. Sobald aber das Wachstum vorgeschritten ist, wird er hohl. Die Trama ist so wie die des Ascophors gebaut. Nach innen lockert sich das Geflecht ein wenig auf. Das Deckgeflecht erscheint als ein mächtiges Paraderm, dessen Dicke die Trama um etwa das Doppelte übertrifft. Aussen trägt das Paraderm noch eine Trichocutis. Rehm (1896, p. 1196) schreibt: „Stiel ... glatt, mit einzelnen feinen, queren Flocken ...“ Diese Flocken gehen durch Zerlegung der Stielbekleidung bei der Streckung des Stieles hervor. Die Trichocutis ist im oberen Teil des Stieles bedeutend schwächer entwickelt als im unteren Teil.

Dort, wo der Ascophor mit dem Stiel verbunden ist, kann man im Längsschnitt beobachten, dass die Tramahyphen der Stielwand sich garbenförmig aufteilen: die Hauptmasse baut die Trama des freien Ascophorteiles auf, der Rest beteiligt sich an der Bildung der sehr locker verflochtenen Tramabrücke über dem Stielhohlraum. Räumlich handelt es sich natürlich nicht um eine Brücke, sondern um eine Kuppel. Das Deckgeflecht stösst an den Ascophor, ein Übergang in dessen Cortex ist nicht zu beobachten.

Zu erwähnen wäre noch Folgendes: Zwischen 2 Wülsten, die von der Ascophortrama gebildet werden, fand ich, dass in dem sehr engen „Tal“ der Wülste das Hymenium arg verbogen und wie verquetscht aussah; der Talboden selbst war steril.

s) *Verpa bohémica* (Krombh.) Schroet.

Diese *Verpa* unterscheidet sich von den beiden vorherigen schon makroskopisch dadurch, dass der Ascophor auffallende Wülste (sensu Lohwag) besitzt, die vorwiegend längs verlaufen. Dass die Schläuche fast durchwegs nur 2 sehr grosse Sporen enthalten, ist schon lange bekannt.

Anatomisch unterscheidet sich der Pilz wenig von der vorher beschriebenen *Verpa conica*. Die Trama des Ascophors ist ein eng verflochtenes Plektenchym, das sich nach aussen zu einem Cortex verdichtet. Bemerkenswert ist, dass die Endzellen der Cortexhyphen, die zu äusserst liegen, langellipsoidisch anschwellen, ihre annähernd perikline Lage jedoch beibehalten. Das Anschwellen ist durch Turgor zu erklären, die Form kommt dadurch zustande, dass die Zellen durch keine anderen in der Formausbildung gehemmt werden.

Das Hypothecium lässt sich von der Trama nicht unterscheiden, weil diese ebenso verflochten ist. Nur in der Margogegend kann man gerichtete, etwas langgestreckte, zylindrische Hyphen sehen, die wahrscheinlich der Medulla angehören; sie breiten sich gegen den Margo hin fächerförmig aus, werden septiert und verzweigen sich dann wieder, so dass die Richtung verloren geht.

Es gibt grosse und kleine Wülste bei *Verpa bohémica*. Die kleinen erscheinen im Schnitt als flache Verdickungen der Trama, auf welcher ein dichter Ascushorst sitzt. Die Flanken des Wulstes sind nicht so dicht mit Asci bestanden. Die hohen Wülste tragen ein Hymenium an den Flanken; die Schneide ist fertil und wieder mit einem solchen Ascushorst besetzt. Wulst- und Ascophortrama haben die gleiche Dicke. Aber nicht nur auf der hymeniumtragenden Seite, sondern auch auf der morphologischen Aussenseite der Ascophors habe ich Tramaverdickungen, also Wülste, beobachten können. Diese sind jedoch vom Cortex überzogen.

Die Stielbekleidung erscheint wieder als ein mächtiges Paraderm, das eine Trichocutis trägt. Rehm (1896, p. 1199) schreibt: „Stiel ..., filzig, mit kleiigen Schüppchen manchmal ringförmig besetzt, ... zerbrechlich“. Anatomisch lässt sich die filzige Bekleidung wie bei *Verpa conica* erklären.

Bei dieser wurde der Stiel ebenfalls als „zerbrechlich“ beschrieben. Da der Stiel vorwiegend aus pseudoparenchymatischem Geflecht besteht, ist es erklärlich, dass er im turgeszenten Zustand über wenig Festigkeit verfügt.

Das Mark und die Trama des Stieles sind aus verschiedenen geformten (zylindrischen, bauchigen, spindeligen, tonnenförmigen, auch unregelmässig begrenzten) Zellen aufgebaut. Die Zellen haben sehr verschiedene Dimensionen.

t) *Morchella hybrida* (Sow.) Pers.

Diese *Morchella* ist einer der interessantesten Pilze, die ich im Laufe meiner Arbeit untersuchen konnte.

Während der hohle Stiel der Gattungen *Helvella*, *Gyromitra* und *Verpa* im allgemeinen in der Mitte der Unterseite des Ascophors ansetzt, wobei weitere Komplikationen, wie Verwachsungen, Falten usw. hinzutreten können, lässt sich der Bauplan von *Morchella* in der Hauptsache auf einen hohlen Kegel (Ascophor) und einen hohlen, unten geschlossenen, oben offenen Zylinder (Stiel), der mit dem Hohlkegel an einer Kreislinie verbunden ist, zurückführen. Auch hier ist diese Idealform nie verwirklicht, denn der Stiel kann besonders an der Basis mehrfach eingedellt, ja gefaltet sein und ebenso wie der Ascophor Wülste, bzw. Leisten tragen.

Das Deckgeflecht des Ascophors unterscheidet sich bei *Morchella hybrida* deutlich von dem des Stieles. Bei den von mir untersuchten Ascomyceten, deren Deckgeflecht ein Derm ist, kann man bei den meisten nachweisen, dass die Paraphysen, sei es durch Septierung, Verbreiterung der Hyphen, Abrundung der Zellen oder durch Kombination der möglichen Variationen, in das Derm am Margo übergehen.

Am sterilen Rand — an der Oberseite (hymeniumtragende Seite) des Ascophors — ist anschliessend an die Paraphysen als Bekleidung ein Hymeniderm vorhanden, das in ein septiertes Hymeniderm übergeht, dessen proximale Zellen grösser werden und sich daher gegenseitig abplatten, während die distalen Zellen keulenförmig sind. Das Derm dieser Zone müsste als Siroderm bezeichnet werden. Beim weiteren Verfolgen des Derms kann man feststellen, dass die apikalen, keuligen Zellen auch kugelig werden. Die Dermhyphen, die nun durchwegs aus isodiametrischen Zellen zusammengesetzt sind, vereinigen sich zu flachen lockeren Kegeln und Warzen. Gegen die Mitte der Unterseite des Ascophors gehen die Warzen in ein Plektosiroderm über, dessen Zellen und deren Hyphen deutlich antikline Richtung haben. Das Plektosiroderm geht allmählich wieder in ein Deckgeflecht über, das man als Cortex bezeichnen müsste, weil die Hyphen dicht verflochten sind und eine deutliche, antikline Längsstreckung zeigen. Der Cortex trägt ein spärliches, epicorticales Trichoderm (Lohwag 1941, p. 122 ff.).

Das Deckgeflecht der Stielwand ist an der Aussenseite ein relativ grosszelliges Schizoplektosiroderm. Das Derm ist nahezu bis zum

Hypoderm in Kegel und Warzen zerlegt. Die inneren Warzenhyphen sind etwas verflochten. Die Innenseite der Wand des hohlen Stieles ist mit einem kleinzelligen Derm bekleidet, das ebenfalls flache Warzen bilden kann, im wesentlichen aber als Plektoderm ausgebildet ist.

Im Ascophor liegt unter dem Hypothecium eine dunkelblau anfärbbare Lage vorwiegend perikliner Hyphen, also vermutlich Medulla und heterogene Trama. Die Haplotrama ist ein kurzelliges Plektenchym; die Hyphen schliessen eng aneinander. Ein deutlich ausgebildetes Hypoderm ist nicht vorhanden. Die Trama der Stielwand ist nahezu euplektenchymatisch aus vorwiegend fädigen Hyphen aufgebaut. Der Ascophor trägt Leisten. Die Schneide der Leisten ist steril und von einem sehr gleichmässigen Hymeniderm bekleidet. In der Trama (ev. heterogene Trama) kann man etwas breitere Hyphen, die auch stärker lichtbrechend sind, beobachten. Diese Hyphen haben annähernd periklinen Verlauf, obwohl auch schräg verlaufende Hyphen vorhanden sind. Die Asci haben eine sehr ähnliche Lichtbrechung. Sie lassen sich weit in das Hypothecium verfolgen. Ein Versuch, festzustellen, ob die stärker lichtbrechenden Hyphen und die Asci in direktem Zusammenhang stehen, scheiterte an folgenden Tatsachen:

1. Die Hyphen sind räumlich verflochten. In dünnen Handschnitten werden sie deshalb leicht abgeschnitten. Man kann sie daher nicht weit genug verfolgen. In dickeren Handschnitten überlagern sich die Hyphen, so dass man wieder nichts unterscheiden kann.

2. Stärker lichtbrechende Substanzen kann man von der Umgebung dadurch unterscheiden, dass man abblendet und den Tubus ein wenig hebt. Die stärker lichtbrechenden Substanzen erscheinen heller („Becke'sche Lichtlinien“). Man muss den Tubus so weit heben, dass die obere Begrenzungsfläche des Schnittes bereits unscharf erscheint. Wenn man nun aber die Hyphen in ihrem Verlauf verfolgen will, muss man auch tiefer gelegene Schichten des Schnittes untersuchen. Sobald man aber den Tubus senkt und auf den optischen Schnitt der Hyphen „scharf“ einstellt, verschwindet bekanntlich die Becke'sche Lichtlinie der eben beobachteten Hyphen. Dafür müssten nun die Becke'schen Lichtlinien der tiefer gelegenen Hyphen zu sehen sein. Da jedoch die Schicht von anderen Hyphen überlagert ist, kann man die Becke'sche Lichtlinie nicht mehr beobachten.

3. Um den Zusammenhang der Hyphen verfolgen zu können, muss man gelegentlich mit stärkerer Vergrößerung arbeiten. Bei starker Vergrößerung kann man aber nicht abblenden. Bei geöffneter Blende leuchten stärker lichtbrechende Substanzen nicht.

Der Breitenunterschied dieser Hyphen von den anderen ist so gering, dass man — nur auf diese Tatsache gestützt — keinen Zusammenhang der leuchtenden Hyphen mit den Asci suchen kann. Nur zuweilen kann man sehen, dass die Asci aus Hyphen hervorgehen, die im Hypothecium noch so breit sind, wie die stark lichtbrechenden Hyphen; sie werden aber im Hypothecium, bzw. in der heterogenen Trama so schmal wie die übrigen Tramahyphen, oder, besser ausgedrückt: Hyphen können breiter werden und dann zu den Asci führen. Aus dieser Beobachtung können wir jedoch nichts über die Verteilung der Dikaryophase aussagen.

Greis (1940) hat sich mit den Kernverhältnissen bei einigen *Morchella*-Arten beschäftigt und führt zusammenfassend aus (p. 253):

„2. *Morchella conica* weist Somatogamie auf: Zwei vegetative Hyphen verschmelzen miteinander. Diese sind mehrkernig; doch wird an die Verschmelzungsstelle nur je ein Kern abgegeben. Dieses eine Kopulations-Kernpaar teilt sich, konjugiert in der zur ascogenen Hyphe ausgewachsenen Kopulationszelle. Im Ascus, der ohne Haken gebildet wird, finden die Karyogamie und die Reduktionsteilung statt. Die Sporen sind anfangs zwei-, schliesslich vierkernig. Die Plasmogamie erfolgt im Subhymenium, seltener im Stielgewebe. Sie findet wie bei *Tuber* sehr spät, d. h. nach der Fruchtkörperbildung, statt. Bei den bisher bekannten Ascomyceten tritt sie dagegen bekanntlich vor der Fruchtkörperbildung ein.

3. *Morchella esculenta* zeigt die gleiche Befruchtungsart wie *M. conica*, unterscheidet sich aber geringfügig dadurch, dass die Plasmogamie auch noch im Hymenium stattfinden kann, wodurch alsdann die Dikaryophase bis auf zwei Zelllängen abgekürzt wird. Ascusbildung, Karyogamie, Reduktionsteilung und Sporenbildung erfolgen wie bei *M. conica*.

4. *M. elata* zeigt ausschliesslich Autogamie, indem sich die Kerne innerhalb einer Zelle paaren. Die Dikaryophase ist über das Hut- und Subhymeniumgewebe ausgedehnt. Die übrige Entwicklung verläuft wie bei den beiden anderen Arten. Die in den Geschlechtszellen überzähligen Kerne degenerieren.“

Sofern wir die Untersuchungen von Greis den weiteren Betrachtungen zu Grunde legen, können wir sicher feststellen, dass eine heterogene Trama vorhanden sein muss, wenn die Plasmogamie im „Stielgewebe“ erfolgt.

Leider hat Greis verschiedene von ihm gebrauchte Begriffe nicht definiert. Es wäre sehr vorteilhaft, genau zu wissen, in welchem Teil des „Stielgewebes“ die Plasmogamie stattfindet, da ja die Stielwand in eine breite Trama und das Deckgeflecht, das beiderseits der Trama vorhanden ist, gegliedert ist, wie wir später noch sehen werden. Wir können daher nur vermuten, dass die Plasmogamie in der Trama stattfindet, da es nicht wahrscheinlich ist, dass Deckgeflechtshyphen miteinander kopulieren. Greis teilt uns auch

nicht mit, ob die Kopulationen schon nahe der Stielbasis oder nur im oberen Teil des Stieles, ob in einer bestimmten Zone, ob über den ganzen Querschnitt verteilt, beobachtet wurden. Wenn bereits im Stielgeflecht Hyphen kopulieren, das heisst zu ascogenen Hyphen werden, muss zumindest ein Teil der Trama als heterogene Trama ausgebildet sein, oder die Trama ist in ihrer ganzen Mächtigkeit heterogen, d. h. aus dikaryotischen und haploiden Hyphen, aufgebaut. Eine „homogene“ dikaryotische Schicht kann nicht verwirklicht sein, weil die Stielwand beiderseits mit einem Deckgeflecht bekleidet ist, das den haploiden Paraphysen homolog ist. Daher müssen die dikaryotischen Hyphen mit haploiden verflochten sein und so eine heterogene Trama bilden.

Greis schreibt ferner (p. 246): „Ich habe alle erreichbaren Gewebe des Pilzes vom Stielgrund bis in die Lamellen untersucht.“

Das erste Mal tritt uns hier in einer Beschreibung von *Morchella* der Terminus „Lamelle“ entgegen. Gemeint sind offenbar die massiven Tramawucherungen, die nach Lohwag (1939) als Leisten zu bezeichnen sind. Anatomisch sind zwar Leisten und Lamellen dasselbe, nämlich massive Tramawucherungen. Doch wird „Lamelle“ im allgemeinen nur bei den *Agaricales* unter den *Basidiomyceten* verwendet und man versteht darunter dünne, messerklingenähnliche, langgestreckte Gebilde. Wir werden daher bei *Ascomyceten* besser von Leisten, bzw. Wülsten sprechen müssen.

Ausserdem erfahren wir auf p. 246: „...“, dass sie (die Sexualvorgänge) ¹⁾ aber doch hauptsächlich im Hypothecium zu finden sind, ...“ auf p. 250: „In einzelnen solchen Hyphenzellen kommt es innerhalb des Subhymeniums zur Kernpaarung ...“ Was Greis unter Subhymenium, bzw. Hypothecium versteht, geht aus der Arbeit nicht hervor. Ebenso wissen wir nicht, was nach Greis alles zum Hymenium gehören soll, wenn wir auf p. 253 lesen: „... dass die Plasmogamie auch noch im Hymenium stattfinden kann, ...“ Daher muss Greis zumindest einen Teil des Hypotheciums als zum Hymenium gehörig betrachten.

Eine Divergenz zwischen Beobachtung und Zusammenfassung besteht darin, dass Greis (p. 250) Autogamie bei *M. elata* im „Subhymenium“ beobachtet hat, zusammenfassend jedoch erklärt: „Die Dikaryophase ist über das Hut- und Subhymeniumgewebe ausge dehnt.“ Dass „Hutgewebe“ (ebenso wie „Stielgewebe“) ein unbestimmter Terminus ist, da er Deckgeflecht, Haplotrama, Medulla, heterogene Trama, Hypothecium und Hymenium umfassen kann und dass daher über die Lokalisation der Dikaryophase nichts Eindeutiges gesagt ist, brauche ich nicht näher auszuführen.

1) Von mir zum besseren Verständnis eingefügt.

Wir müssen somit bei der Bezeichnung eines gewissen Teiles des Geflechtes als heterogene Trama sehr vorsichtig sein.

Zwei Sätze seien nochmals zitiert: „Sie (Plasmogamie von *Morchella*)¹⁾ findet also wie bei *Tuber* sehr spät, d. h. n a c h der Fruchtkörperbildung statt. Bei den bisher bekannten Ascomyceten tritt sie bekanntlich v o r der Fruchtkörperbildung ein.“

Dazu können wir bemerken, dass ohne Zweifel bereits seit langem sehr viele Ascomyceten des ersten Typus bekannt sind. Bei einer weitaus geringeren Anzahl von Ascomyceten tritt der Typus von *Pyronema omphalodes* auf, soweit Arten in dieser Richtung untersucht sind.

u) *Morchella rimosipes* DC.

Rehm vergleicht *Morchella hybrida* mit *Morchella rimosipes* und schreibt (1896, p. 1202): „Wesentliche Unterschiede zwischen den beiden scheinen aber durchaus nicht zu bestehen.“ Dazu möchte ich bemerken, dass sie makroskopisch gut zu unterscheiden sind. Anatomisch sind sie sehr gut charakterisiert.

Die Trama besteht nur aus wenigen Hyphenschichten. Am Margo wird die Trama ohne besonderen Übergang dick und bildet so einen massigeren ringförmigen Wulst um den Ascophor. Im Schnitt kann man beobachten, dass anschliessend an das Hymenium eine schmale Paraphysenlage, die in ein Hymeniderm übergeht, vorhanden ist. Dann folgt ein Siroderm mit aufgeblähten proximalen und keuligen apikalen Zellen. Die Unterseite des Ascophors ist mit einem Siroderm, das flache Kegel bilden kann, bekleidet. Noch weiter gegen die Mitte findet man ein niedriges Siroderm mit meist kugeligen Endzellen. Die Tramazellen sind kurz bis tonnenförmig.

Die Trama der Leisten ist auch sehr wenig mächtig und an der sterilen Schneide verbreitert. Diese ist von einem sehr gleichmässigen Hymeniderm bekleidet.

Die Trama der Leisten ist auch sehr wenig mächtig und an der sterilen Schneide verbreitert. Diese ist von einem sehr gleichmässigen Hymeniderm bekleidet. Die Trama der Stielwand ist prosoplektenchymatisch. Das Deckgeflecht ist ein Siroderm, welches eine Epiparatrachocutis trägt. Diese ist besonders an der Innenseite der Stielwand deutlich ausgebildet. Bemerkenswert bei *Morchella rimosipes* ist die eigenartige Färbbarkeit der Dermzellen mit Anilinblau; nur die Querwände werden dunkelblau, die dann, je nach der Lage zur Mikroskopachse, als Striche, Ringe oder Ellipsen erscheinen. Der Durchmesser derselben ist der gleiche.

¹⁾ Von mir beigelegt.

Dass die Hyphenrichtung im Deckgeflecht zunächst eine antikline ist, dass die Zellen kettenförmig aneinandergereiht sind, ist deutlich zu erkennen; daher wurde das Deckgeflecht als Siroderm bezeichnet. An der Innenseite der Stielwand haben die peripheren Deckgeflechtshyphen anschliessend an das Siroderm perikline Richtung, sind aus Haaren hervorgegangen und sind blasig aufgetrieben: daher Epiparatrichocutis.

Das Deckgeflecht der Stielwandinnenseite ist etwa doppelt so mächtig als das der Aussenseite. Der Stiel ist aussen mehr oder weniger deutlich gerippt. Die Rippen sind massive, langgestreckte Verdickungen der Trama, also als Leisten zu bezeichnen, die mit Siroderm bekleidet sind. Die Stieltrama ist sehr locker gebaut. Daher sind unter der Leiste wenig Hyphen vorhanden, wodurch bei der Betrachtung eines Querschnittes ein dreieckiges helles Feld entsteht. Daraus folgt, dass es sich hier um keine Falte handeln kann, weil sonst statt eines Tramafeldes mit dreieckigem Querschnitt nur zwei Dreieckschenkel in Erscheinung treten müssten.

C. J. Imbach (1943, p. 70) schreibt: „... , dagegen ist eine Verquickung von *M. hybrida* (Sow.), Syn. *M. semilibera* (DC) mit *M. rimosipes* (Cand.) fast unbegreiflich. Beide sind, wenn auch mikroskopisch kaum differenziert, doch in ihrem Habitus grundverschieden, ...“. Wir haben jedoch gesehen, dass sich die beiden Arten anatomisch bzw. mikroskopisch hinreichend unterscheiden, denn es ist möglich, die beiden nur auf Grund der Ausbildung des Deckgeflechtes auseinander zu halten. Ein Schizoplektosiroderm (*Morchella hybrida*) kann man nicht mit einem Siroderm mit Epiparatrichocutis (*Morchella rimosipes*) verwechseln. Die Ausbildung der Deckgeflechte ist nicht „kaum“ differenziert, sondern ausreichend verschieden.

v) *Morchella conica*. Pers.

Die Ausbildung des Deckgeflechtes ist deutlich zu verfolgen. Das Hymenium schliesst mit einer schmalen Paraphysenlage ab. Die weitere Bekleidung des Ascophors ist ein Derm, das aus gleich breiten, enggedrängten Hyphen besteht, die aber nicht in gleicher Höhe enden. Daher ist es ein Mittelding zwischen Hymeniderm und Palisadoderm, doch steht es dem Hymeniderm sicher näher als dem Palisadoderm. Die übrige Bekleidung ist ein „Plektosiroderm“. Die Hyphen sind etwas verflacht, haben aber antiklinen Verlauf und sind aus ellipsoidischen Zellen zusammengesetzt, so dass ein kettenförmiges Aussehen zustande kommt. Die Ausbildung der Epiparatrichocutis ist nur angedeutet: ihre Hyphen verlaufen periklin und sind breitzellig. Es sind auch Warzen und mehr oder weniger flache Kegel ausgebildet, die manchmal ein Haarbüschel tragen können.

Die eigenartige Färbbarkeit der Querwände des Derms, die bei *Morchella rimosipes* eingehend geschildert wurde, ist auch bei *Morchella conica*, besonders im Hohlraum zu finden. Ferner ist zu bemerken, dass im Hohlraum die Epiparatrachocutis deutlicher ausgebildet ist als an der Aussenseite.

Wie früher dargelegt wurde, lässt sich über die Ausbildung einer heterogenen Trama wenig sagen. Die Tramazellen des Ascophors sind bei dem untersuchten Exemplar sehr protoplasmareich. Im Hypothecium sind grosse, verschieden gestaltete Zellen mit stark lichtbrechender Zellwand in grösserer Zahl zu finden. Die Trama der Stielwand ist ebenso wie die des Ascophors eupлектenchymatisch. Vereinzelt sind auch krampfaderartig gewundene Saffhyphen vorhanden, die sich dunkelblau anfärben.

Das Hypothecium tritt durch bessere Färbbarkeit deutlich hervor. Anschliessend an das Hymenium ist das Derm ganz ähnlich wie am Margo ausgebildet, geht aber in ein sehr schwach septiertes Hymeniderm über.

w) *Morchella elata*. Pers.

Der Margo des Pilzes ragt kaum über den Stiel vor, ist aber stets deutlich ausgebildet. Dadurch erscheint der Ascophor nach Rehm (1896, p. 1204) „scharfrandig abgesetzt“. Das von mir untersuchte Material war sehr jung, Sporen wurden nicht gefunden. Die Medulla besteht aus protoplasmareichen, langgestreckten Zellen. Die Medulla verbreitert sich am Margo fächerförmig und bildet einerseits die Paraphysen, andererseits Elemente des Deckgeflechtes. Dieses besteht am Rande aus einer schmalen Zone keuliger Zellen und geht rasch in ein mächtiges Siroderm, bzw. Plektosiroderm über. Das Deckgeflecht des Stieles ist aussen mehr sirodermatisch, es kommen aber auch Verflechtungen vor. Abb. 6 zeigt in der unteren Hälfte eine kugelige Zelle des Deckgeflechtes, die mehrfach ausgesprosst hat; in der unteren Bildhälfte ist eine Hyphe zu sehen, die sich reichlich verzweigt. Da solche Verzweigungsvorgänge auch im Innern des Derms vorkommen können, wird man wohl das Zustandekommen eines Plektosiroderms verstehen.

Die Innenseite der Stielwand ist meist mit einem Plektosiroderm ausgekleidet. Das Deckgeflecht kann gegen den Innenraum des Ascophors als Siroderm, aber auch als Plektosiroderm ausgebildet sein. Da die Dermhyphen nicht in gleicher Höhe enden und sich zu lockeren Büscheln vereinigen, erscheint der Stiel „weisslich kleiig bestäubt“ (Rehm, 1896, p. 1205). Auch die Oberfläche der Stielwandinnenseite ist kleiig bestäubt. Dass einzelne Dermhyphen haarartige Aussprossungen zeigen, können wir auf die Jugend des un-

tersuchten Pilzes zurückführen; das Derm ist noch im Wachstum begriffen. Ein deutliches Hypoderm ist nicht vorhanden.

Die Trama des Stieles und des Ascophors ist eupлектenchymatisch. Unter dem Hypothecium, das zahlreiche protoplasmareiche Zellen enthält, liegt eine parallelfädige Hyphenlage mit langgestreckten, protoplasmareichen Zellen, über deren Zugehörigkeit zur heterogenen Trama sich nichts sagen lässt (vgl. die Ausführungen bei *Morchella hybrida*).

Bei *Morchella elata* habe ich fertile, sterile und teilweise sterile Leistenschneiden gefunden. Die Leisten mit fertilen Schneiden sind kleiner und niedriger als die mit sterilen Schneiden. Die sterile Schneide ist mit einem sehr regelmässigen Hymeniderm bekleidet. Wenn die Leisten sehr breit sind, konnte ich häufig beobachten, dass die beiden Kanten der Leiste steril, die schmale von den sterilen Kanten begrenzte Fläche fertil ist und Schläuche mit wohlausgebildeten Sporen trägt (Fig. 6). Die Längsleisten sind meist steril, bzw. teilweise steril und die schwächeren Querleisten sind vorwiegend fertil.

x) *Morchella esculenta* (L.) Pers.

Während wir bei *Morchella elata*, rings um den Stiel herumlaufend, einen deutlichen Margo gesehen haben, finden wir einen solchen bei *Morchella esculenta* nicht und Rehm (p. 1206) beschreibt den Ascophor, als „den Stiel kaum wulstig überragend“. Da wir unser besonderes Augenmerk nicht nur dem anatomischen Aufbau des Deckgeflechtes und dem der Trama, sondern auch dem Aufbau des Margo zuwenden, müssen wir uns hier mit dem Teile beschäftigen, welcher einem Margo entspricht und offenbar „den Stiel kaum wulstig“ überragt. Längsschnitte zeigten, dass man als Begrenzung des Hymeniums eine schmale Paraphysenlage findet. Anschliessend an diese ist als Deckgeflecht des Stieles ein grosszelliges Plektosiroderm ausgebildet; ein solches kleidet auch den Hohlraum aus. Nahe am Ascophor kann man feststellen, dass manche Endzellen des Plektosiroderms der Stielaussenseite keulig oder breithaarig sind.

Ein Medianschnitt durch eine Leiste von *Morchella esculenta* zeigt ein ähnliches Bild, wie ein Marginalschnitt von *Morchella elata* zwischen zwei Leisten. Auch auf der Leiste schliesst das Hymenium mit einer schmalen Paraphysenlage. Das anschliessende Deckgeflecht ist eher sirodermatisch und geht am Stiel in ein Plektosiroderm über. Die Endzellen sind keulig bis breithaarig. Von der Stieltrama entspringt ein Bogen von parallelfädigen Hyphenbündeln (Medulla), der sich am Margo fächerförmig ausbreitet und sowohl die, das Hymenium abschliessende Paraphysenlage, als auch die angrenzenden

Dermhyphen, deren proximale Zellen nicht blasig angeschwollen sind, bildet. An den Stellen, wo der Stiel wulstig überragt wird, konnte eine Medulla in deutlicher Ausbildung nicht gefunden werden. Das Hypothecium lässt sich nicht von der eupлектenchymatischen Ascophortrama unterscheiden.

Morchella esculenta besitzt fertile und sterile Leistenschneiden. Diese sind von einem grosszelligen Siroderm, welches nicht wie das Deckgeflecht des Stieles und des Ascophors Warzen bildet, bekleidet.

Lohwag schreibt (1941, p. 159): „Wenn auch fast alle hohlen Stiele (bei *Mycena*, *Galera*, *Coprinus* usw.) entsprechend feste Wände besitzen, so gibt es auch Stiele, die hohl und sehr gebrechlich sind. Dies ist die Folge des Fehlens eines fädigen oder fest verflochtenen Aufbaues. Die Gebrechlichkeit des Stieles bei *Boletus castaneus* (Bull.) Karst., bei *Morchella* und Verwandten beruht auf dem Aufbau aus einem dünnwandigen Pseudoparenchym.“ Hiezu muss bemerkt werden, dass, was *Morchella* betrifft, immer eine fädige Lage, oft sogar fest verflochten (Eupлектenchym!) vorhanden ist. Bei *Morchella rimosipes* haben wir eine sehr dünne, wenig verflochtene Trama, aber sie ist immer vorhanden. Sie wird allerdings nie die Funktion eines mechanischen Geflechtes besitzen können. Auch die vorhandene Epiparatrachocutis wird nicht die Festigkeit wesentlich erhöhen.

Bei den anderen untersuchten Morcheln ist etwa $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ der Stieldicke „pseudoparenchymatisch“, das Deckgeflecht ist also sehr mächtig. Das Verhältnis von Aussenbekleidung der Trama zur Innenbekleidung schwankt bei den einzelnen Arten, ist aber innerhalb derselben fast konstant.

Bei *Verpa* haben wir ein mächtiges Paraderm und eine Epitrichocutis gefunden. Es wurde schon früher darauf hingewiesen, dass der Stiel sehr gebrechlich ist. Aber auch *Verpa* besitzt eine Trama.

Die Gebrechlichkeit der *Morchella*-Fruchtkörper ist somit nicht auf das Fehlen, wohl aber auf die sehr geringe Mächtigkeit der fädigen Teile gegenüber dem „Pseudoparenchym“ zurückzuführen.

2. Besprechung der Ergebnisse.

Am Margo ist bei den meisten der untersuchten Ascomyceten ein Übergang der das Hymenium abschliessenden Paraphysenlage in das Deckgeflecht des Ascophors zu beobachten. Das Deckgeflecht ist den Paraphysen des Hymeniums homolog. Es ist bei den von mir untersuchten Pilzen fast ausnahmslos als Derm, oder ein davon ableitbares Deckgeflecht ausgekleidet. Oft ist dieses anders ausgebildet als das des Ascophors und die beiden Deckgeflechte grenzen meist am Stielansatz mehr minder scharf aneinander.

Die Trama kann verschieden ausgebildet sein. Eine Zuweisung von bestimmten Geflechtsteilen zur heterogenen Trama scheiterte meist an der Tatsache, dass Hyphen in ihrem Verlauf nicht zu verfolgen waren. Wenn Hyphen auch die gleiche Lichtbrechung wie die Asci hatten, was vermutlich auf ähnliche Inhaltsstoffe zurückführbar sein wird, kann man sie ohne karyologische Untersuchung nicht als askogene Hyphen bezeichnen. In einigen Fällen konnte eindeutig nachgewiesen werden, dass sich solche Hyphen am Aufbau des Deckgeflechtes beteiligen (Abb. 4, *Helvella lacunosa*).

Bei manchen Pilzen ist ein Aushyphen des Deckgeflechtes zu beobachten. Eine Ursache wird vermutlich die grosse Luftfeuchtigkeit der Umgebung sein. Doch müssen auch noch andere Faktoren wirksam sein, da in einem Stielhohlraum Aushyphen beobachtet wurde, während in unmittelbar daneben liegenden ein solches nicht zu finden war. In dem Hohlraum, in dem ich das Aushyphen beobachtet habe, hat auch nur ein kleiner Teil der Deckgeflechtzellen ausgehypht. In einem nur wenige Kubikmillimeter grossen Hohlraum müsste man wohl annehmen, dass die „Aussen“-Faktoren für alle Dermzellen die gleichen sind. Es liegt auch kein Anfangsstadium vor, da in dem betreffenden Teil ein dichter Hyphenfilz vorhanden ist.

B. Das Morchellaproblem.

1. Vergleichende Untersuchungen über Verwachsungserscheinungen, Falten, Wülste und Leisten.

a) Allgemeines.

Da bei G ä u m a n n, R e h m und G r e i s, wie wir später sehen werden, Verwachsungen eine grosse Rolle spielen und die Begriffe Falten, Leisten bzw. Wülste noch immer nicht auseinandergehalten werden, müssen wir uns mit diesen eingehend beschäftigen, obwohl L o h w a g schon wiederholt (1939, 1941) auf die sehr wichtigen Unterschiede ausdrücklich aufmerksam gemacht hat, während bis dahin völlige Unklarheit und Willkür darüber herrschte.

Unter Verwachsung wollen wir die nachträgliche Verbindung zweier Geflechtsteile verstehen, die ohne Verletzung beider nicht getrennt werden kann.

Die Begriffe Leiste bzw. Wulst und Falte hat L o h w a g (1939, p. 463 ff.) eingehend erörtert.

Bei Falten werden wir Faltenschenkel, Antiklinalen (Sättel), bzw. Synklinalen (Mulden) beobachten können. Die Mächtigkeit der Trama bleibt im wesentlichen unverändert (Fig. 7). Die Falten können so wie die Wülste (vgl. die Trüffeln), welche jedoch massive Gebilde sind, aufrecht, schief, liegend und überkippt sein (Fig. 8).

Obwohl Wulst und Leiste Verdickungen der Trama darstellen, werden wir sie morphologisch unterscheiden, indem wir als Leiste zarte, dünne, hohe, nicht verbogene, wandartige Gebilde bezeichnen (Fig. 9).

Nun müssen wir uns fragen, wie solche Bildungen zustande kommen können. Falten entstehen, wenn die Trama nicht an allen Stellen gleichmässig wächst oder wenn die flächenmässige Verbreiterung behindert wird.

Um schwache Faltenbildung zu erklären, genügt es, auf das Streckungswachstum der Zellen, das nach Corner das 7-fache der ursprünglichen Länge betragen kann, hinzuweisen. Die grossen Falten von *Geopora* oder *Gyromitra* sind auf diese Weise aber schwer zu deuten. Wir müssen daher annehmen, dass hier ein aktives

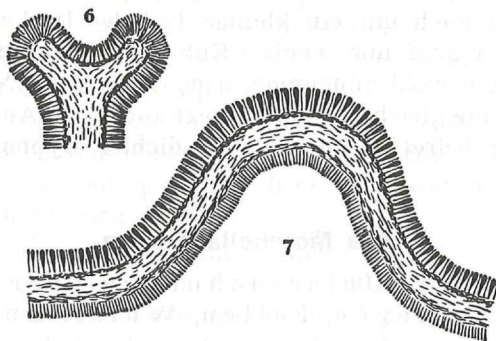


Fig. 6. Teilweise fertile Leistenschneide. — Fig. 7. Falte.

Wachstum der Trama vorliegt, das heisst, dass interkalares Wachstum von Zellen möglich ist. Unter interkalarem Wachstum einer Hyphe verstehen wir, dass Zellen, die nicht apikal liegen, sich teilen können. Es ist durchaus einleuchtend, dass interkalar gelegene Zellen teilungsfähig sind. Letzten Endes ist ja jede Verzweigung von Hyphen als interkalares Wachstum aufzufassen, falls nicht durch Dichotomie zwei in jeder Hinsicht gleichwertige Äste entstehen.

Wenn manche Forscher die Bildung von Falten nur durch Einschieben von Schläuchen in das Hymenium erklären wollen (vgl. Malencon G. 1938, Rev. Myc. III, N. S. s. Lohwag 1939, p. 462), so muss darauf hingewiesen werden, dass ich reichliche Faltenbildung beobachten konnte, bevor Asci im Hymenium in bemerkenswerter Zahl vorhanden waren.

Leisten zeigen noch vielfach eine sterile Zone an der Schneide, die offenbar auf aktives Wachstum zurückzuführen ist. Dass diese in reifem Zustand mit einem Deckgeflecht bekleidet ist, widerlegt

keineswegs die Tatsache, dass hier eine Wachstumszone vorliegt (vgl. Abb. 7); auch ein Margo ist schliesslich mit Deckgeflecht bekleidet. Fertile Leistenschneiden lassen sich ebenfalls leicht erklären: Die Paraphysen, die ja auch im ersten Fall die sterile Schneide umhüllt haben, werden nicht sekundär zum Deckgeflecht umgestaltet, sondern bleiben Hymenialelement; in die Paraphysenschicht schieben sich Asci ein und es entsteht das Bild eines Hymeniums, das einheitlich die Leiste überzieht. Demnach ist eine fertile Leistenschneide als primitiver, also ursprünglicher zu betrachten als eine sterile Leistenschneide, weil die Umbildung einer Paraphysenschicht zu einem Deckgeflecht, gleichgiltig wo es erfolgt, als etwas Abgeleitetes zu betrachten ist.

Vielleicht gibt es noch eine andere Art der Wulstbildung: die Leistentrama beginnt sich unterhalb von Ascushorsten zu entwikk-

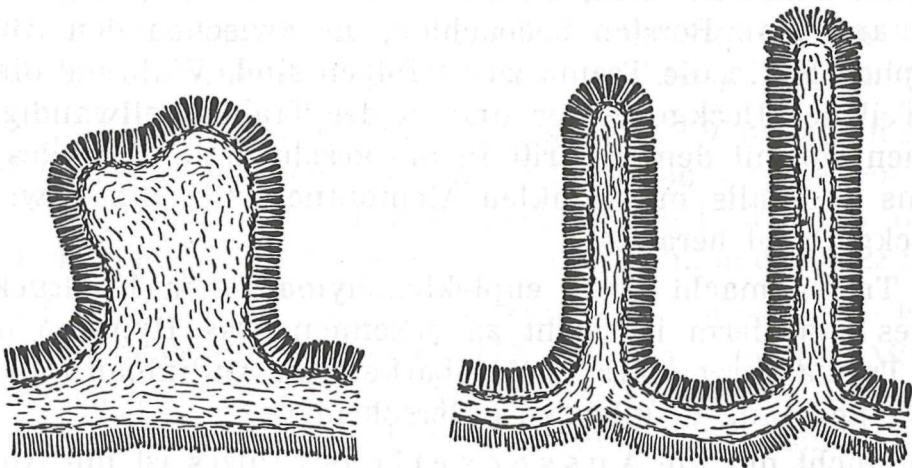


Fig. 8. Wulst. — Fig. 9. Fertile (links) und sterile (rechts) Leiste.

keln. Dann kommen Bilder zustande, die ich schon bei *Verpa bohemica* beschrieben habe: auf einer flachen Verdickung der Trama sitzt ein dichter Ascushorst. Die Flanken dieser niedrigeren Wülste sind nicht oder spärlich mit Schläuchen bestanden. Auch bei grossen Wülsten konnte ich einen solchen Ascushorst (bei spärlicherem Ascusvorkommen an den Flanken) beobachten, doch ist auch bei *Verpa* ein Wachstum vom Rücken des Wulstes mit anfangs sterilen Wulstrücken zu erwarten, da nicht alle Wülste einen solchen Ascushorst tragen. Vor allem ist anzunehmen, dass die Wülste teilweise schon vorhanden sind, bevor Asci in die Paraphysenschicht eingeschoben werden.

Entsprechend der Wulstbildung muss auch eine Verlängerung der ascogenen Hyphen stattfinden. Bei den primären ascogenen Hyphen, die mehrere Kernpaare enthalten, ist eine interkalare Zellteilung durchaus denkbar. Möglicherweise verlaufen in der hetero-

genen Trama primäre ascogene Hyphen, während im Hypothecium sekundäre ascogene Hyphen (mit je einem Kernpaar) vorliegen. Greis (1941, p. 247) hat bei *Morchella* keine „Haken- bzw. Schnallenbildung“ gesehen. Die Kerne sind im Verhältnis zum Hyphenquerschnitt sehr klein. Somit könnten sich auch sekundäre ascogene Hyphen interkalar ohne Hakenbildung teilen.

b) Das untersuchte Pilzmaterial.

Geopora Schakii. Hennings.

Dieser Pilz ist durch seine zahlreichen Falten bei gleichbleibender Mächtigkeit der Trama ausgezeichnet. Die Trama trägt auf einer Seite das Hymenium und auf der gegenüberliegenden ein Deckgeflecht, das aus kettenförmig aneinander gereihten, peripher geschwärzten Zellen besteht, welche zusammengebündelt sein können. Dieses Derm ist somit als „Atrosiroderm“ zu bezeichnen. Ferner kann man Borsten beobachten, die zwischen den Atrosirodermhyphen bis in die Trama zu verfolgen sind. Während diese im hellen Teil des Deckgeflechtes und in der Trama hellwandig sind, erscheinen sie mit dem Eintritt in die geschwärzte Zone des Atrosiroderms ebenfalls mit dunklen Membranen. Sie ragen weit aus dem Deckgeflecht heraus.

Die Trama macht einen euplektenchymatischen Eindruck. Ein deutliches Hypoderm ist nicht zu erkennen. Das Hypothecium ist von der Trama durch stärkere Färbbarkeit mit Anilinblau und durch dichte Verflechtung deutlich zu unterscheiden.

Aber nicht nur die Aussen seite des Pilzes ist mit Atrosiroderm bekleidet. Auch jede im Innern liegende Falte, aus welchem Teil auch immer sie geschnitten wurde, zeigte den gleichen Aufbau. Es sind nicht wesentlich weniger Borsten vorhanden und die Zellen des Deckgeflechtes sind in gleicher Weise wie aussen pigmentiert.

An einer Stelle berührten sich die Deckgeflechte zweier Falten-schenkel. In der Zone nahe der Verwachsungsstelle sind nur die Borsten verbogen. Das Atrosiroderm ist wie an anderen Stellen ausgebildet. Bei immer stärker werdender Berührung der beiden Deckgeflechte können zuerst die apikalen Zellen nicht mehr ihre ellipsoidische Gestalt mit antikliner Längsstreckung einnehmen. Erst werden nur die apikalen Zellen platt gedrückt, das heisst, die längste Achse ist im Verhältnis zur Trama periklin. Die morphologische Längsachse ist jedoch trotzdem antiklin. Bei noch engerer Anordnung sind etliche isodiametrische Zellen vorhanden. An dieser Stelle ist die Trama des einen Schenkels mit der des anderen fest verwachsen. Die Pigmentierung fehlt vollkommen. Die platt gedrückten

Zellen sind auch nur sehr schwach pigmentiert. Sie sind im frischen, ungefärbten Schnitt hell ockergelb.

Wie mag nun diese Verwachsung erfolgt sein? Jedenfalls sind die beiden Schenkel zu einer Zeit verwachsen, da das Deckgeflecht noch nicht oder nur sehr schwach ausgebildet war. Die Zellen, die als Deckgeflechtzellen prädestiniert waren, runden sich auch im Verwachsungsgebiet ab und werden zu pseudoparenchymatischen Zellen.

Wo die Verwachsung der beiden Schenkel nicht stattgefunden hat, wird ein Siroderm gebildet, dessen apikale Zellen infolge Wachstumsdruck und Raummangel abgeplattet werden. Eine Pigmentierung unterbleibt. Wenn die beiden Schenkel so weit voneinander entfernt sind, dass das Deckgeflecht nicht in seiner Ausbildung gestört wird, erscheint es als Atrosiroderm und nur die Borsten sind zusammengeknäuelte. Wir müssen jedenfalls festhalten, dass eine Verwachsung nur stattfinden kann, solange die Geflechte noch nicht differenziert sind. Die Hyphen müssen noch umbildungsfähig sein.

Aber nicht nur in Antiklinalen stossen die Schenkel mit ihren Deckgeflechten zusammen, auch in Synklinalen (Hymenien berühren einander) konnte ich dies beobachten, doch war bei *Geopora Schackii* nirgends eine Verwachsung der Hymenien festzustellen.

Die Tatsache, dass Falten miteinander verwachsen können, scheint ein Beweis für die Ansicht G ä u m a n n's zu sein. Wir können verstehen, was ihn zu dieser Meinung geführt hat. Später werden wir aber noch die Entstehung von Morchelleisten kennen lernen, durch welche die Anschauung von G ä u m a n n widerlegt wird.

Hydnотrya carnea (Corda) Zobel.

Bei der Betrachtung der Abb. 8 werden wir im unteren Drittel ein Hymenium finden, das etwas von der gewohnten Ausbildung abweicht. Die Asci sind nicht parallel und antiklin gelagert. Die Paraphysen bilden ein Epithecium, da sie länger sind als die Asci und fest zusammenschliessen. Einige Asci kommen im Hypothecium, bzw. in der heterogenen Trama zur Ausbildung. Diese werden als subhymeniale Asci bezeichnet und kommen bei den *Tuberaceae* häufig vor.

„Subhymenial“ ist ein Ascus, der unter dem Hymenium liegt, aber nicht im Subhymenium, weil dieses die Verzweigungszone der Basidien und ihrer Homologa (L o h w a g, 1941, p. 361) bei den Basidiomyceten darstellt und nur der Dikaryophase angehört. Subhymeniale Asci konnte ich auch bei *Gyromitra esculenta* feststellen. In der mir zugänglichen Literatur habe ich dergleichen Beobachtun-

gen nirgends verzeichnet gefunden. Einen solchen subhymenialen Ascus zeigt Abb. 9. Auf der rechten Seite der Abbildung ist deutlich die Basis der Hymenialelemente zu erkennen. Dass kein durch das Schneiden aus dem Hymenium verschobener Ascus vorliegt, erkennen wir aus der Betrachtung der Ascuswand, die durch die angrenzenden Hyphen arg verbogen und verquetscht wurde. Dergleichen kann nicht durch Verschieben beim Schneiden mit der Klinge zustande kommen; in diesem Falle wäre der Ascus gerade gestreckt. Dass nur 6 Sporen sichtbar sind, ist darauf zurückzuführen, dass dieser Ascus in seiner Entwicklung durch die übrigen Hyphen erheblich gestört wurde und daher nicht in der gleichen Ebene wachsen konnte. Das fehlende Stück mit den beiden Sporen kann sich leicht in einer darunter, bzw. darüber liegenden Ebene befunden haben und ist beim Schneiden verloren gegangen.

Das Deckgeflecht von *Hydnотrya carnea* ist ein kurzes Siroderm. Ein deutliches Hypoderm ist nicht ausgebildet. Die Trama ist vorwiegend paraplektenchymatisch. Die Haplotrama erscheint durch das Auftreten subhymenialer Asci nur sehr wenig ausgebildet. Auf Abb. 8 sehen wir ferner, dass das Epithecium des unten liegenden Ascophorteiles mit dem Deckgeflecht des darüber liegenden verwachsen ist. Es entsteht so eine feste Brücke. Anatomisch ist das Geflecht dieser Brücke ebenso wie die Trama paraplektenchymatisch gebaut und nach aussen von dem niederen Siroderm bekleidet. Im Bilde rechts sehen wir, dass ein Teil der Paraphysen sirodermatischen Charakter annimmt. Im Bilde erkennen wir, dass dort das Geflecht, welches dem Epithecium entspricht, innen als Trama, aussen als Siroderm entwickelt ist.

Dies beweist, dass Epithecium und Deckgeflecht sehr umbildungsfähig sein müssen. In einer Synklinale (Hymenien zusammenstossend) sieht man, dass die beiden Hymenialschichten so dicht verwachsen sind, dass eine Unterscheidung der beiden Hymenien unmöglich wird: die Schläuche wachsen von einer Schicht in die andere; ein Epithecium ist daher nicht mehr vorhanden. Auch kann man das Verwachsen der Deckgeflechte der beiden Falten-schenkel (Antiklinalen = Deckgeflechte aneinanderstossend) beobachten. Der Grad der Verwachsungen geht bei *Hydnотrya carnea* nach meinen Beobachtungen viel weiter als bei *Geopora Schackii*, weil bei *Hydnотrya* kein Aufblähen einzelner Zellen zu beobachten ist. Die Geflechte verwachsen vermutlich in sehr jungem Stadium. An einer anderen Stelle des Schnittes konnte ich einen allmählichen Übergang des Epitheciums in das Deckgeflecht der Aussen-seite beobachten. Der Übergang erfolgt wie bei anderen Ascomyceten am Margo. In meinem Präparat lag kein Margo vor.

Gyromitra sp. und *G. esculenta*.

Ein anderer Ascomycet, der durch starke Faltenbildung gekennzeichnet ist, ist *Gyromitra*. Es standen mir zwei sehr junge Exemplare zur Verfügung, die noch keine Sporen ausgebildet hatten. Eine Bestimmung derselben war daher nicht möglich. Anatomisch sind die beiden Pilze nur wenig von *Gyromitra esculenta* verschieden, was wohl aber auf den jugendlichen Zustand zurückgeführt werden kann. Sicher zu *Gyromitra gigas* (Krombh.) gehöriges Material in ungefähr gleichem Altersstadium war als Vergleichsobjekt nicht zugänglich. Trotzdem kann aber auf die Beschreibung bemerkenswerter Tatsachen nicht verzichtet werden.

Zunächst erscheint mir erwähnenswert, dass ich bei *Gyromitra esculenta* ausser reichlicher Faltung des Ascophors auch Wulstbildung beobachten konnte. Wir sehen, dass in der Trama der Ascophorlappen eine Differenzierung vorhanden ist. Zwei Drittel der Trama bestehen aus einem grosszelligen Geflecht; die unter den Hymenium liegende ein Drittel einnehmende Lage ist ein sehr kleinzelliges Geflecht. In der Übergangszone der beiden Schichten ist die Aussenzone aufgelockert. Hier tritt sehr leicht eine perikline Spaltung auf. Ich konnte „Wülste“ beobachten, die nur vom oberen Drittel der Trama gebildet wurden, während der untere Teil unverändert blieb. Mit der Aufwölbung tritt eine Spaltung vom unteren Teil ein; diese Kluft verlängert sich mit der Vergrösserung des „Wulstes“ in diesen hinein, wodurch eine innen hohle Falte zur Entwicklung kommt. Schon bei sehr jungen Wülsten lässt sich unterhalb derselben die Kluft im liegenden Teil erkennen.

Es geht daraus hervor, dass zumindest in diesen Fällen das zu der Oberflächenvergrösserung führende Agens im oberen Teil der Trama liegt, welche durch ihre Kleinzelligkeit den weniger differenzierten Teil der Trama darstellt. In der Trennungszone konnte ich viele stark anfärbende Bildungshyphen feststellen. Es wäre denkbar, dass es mit deren Hilfe zu einer Ausfüllung der Spalten und zu einer Verwachsung der beiden Faltenschenkel kommt und so schliesslich massive Wülste gebildet werden. Besonders an älteren derartigen „Falten“ konnte ich im oberen Teil eine Verwachsung der beiden Schenkelinnenseiten feststellen, während im unteren Teil keine zu finden ist. Jedenfalls verdient diese auffällige Erscheinung — Faltung bzw. Wulstung eines Teiles der Ascophorlage — besondere Aufmerksamkeit. Abb. 10 zeigt die Trennung der Ascophortrama und die zahlreichen, schwarz erscheinenden Bildungshyphen. Unten rechts ist das Hymenium erkennbar.

Nicht nur Falten und Wülste, auch Verwachsungen sind bei *Gyromitra* zu finden. Auch der Margo kann so wie zwei Hymeniumpalisaden mit dem Deckgeflecht des übergeschobenen Ascophorlap-

pens verwachsen. Als bemerkenswert möchte ich anführen, dass ich in Schnitten durch das Hymenium ausschliesslich eigenartig verbogene Asci finden konnte, welche stärker lichtbrechend waren als die Paraphysen, sich jedoch weder mit Anilinblau-Milchsäure anfärbten, noch Sporen enthielten. Da nicht anzunehmen ist, dass alle Sporen bereits entleert wurden, was besonders an der Verwachungsstelle nicht möglich ist, bin ich geneigt, diese Tatsache dadurch zu erklären, dass das Plasma in einem bestimmten Altersstadium für Anilinblaufärbung nicht empfänglich ist. Die Schläuche sind in der Verwachungsstelle sehr wenig orientiert. Nur gegen den Rand der Verwachsung hin stehen sie normal. Durch die beiden Hymenialpalisaden können auch Saffthyphen wachsen, während in typisch ausgebildeten Hymenipalisaden im allgemeinen bei den von mir untersuchten Exemplaren von *Gyromitra* dergleichen nicht zu finden war.

Aus diesen Ausführungen geht hervor, dass Verwachsungen nicht gerade selten sind; ich konnte sie aber immer als solche nachweisen.

Um das Wachstum der Morchel und den Aufbau zu erklären, müssen wir uns noch mit dem Hohlraum, dessen Vergrösserung und Auskleidung befassen, was zur Klärung des Morchelbauplanes führen wird.

c) Besprechung der Ergebnisse.

Es wurden sowohl Falten als auch Wülste gefunden. Als neue, bisher noch nirgends beschriebene Erscheinung, ist die Faltung, beziehungsweise Wulstung eines Teiles der Trama zu erwähnen. Ferner gibt es möglicherweise eine weitere Art der Wulstung, indem verstärktes Wachstum der Trama nach Ausbildung des Hymeniums erfolgt.

Verwachsungen konnten überall als solche nachgewiesen werden. Im Jugendstadium können alle Geflechte untereinander verwachsen: zwei Hymenien, Hymenium mit Deckgeflecht oder Margo, dieser mit dem Stiel-Deckgeflecht, zwei Deckgeflechte, zwei Epithecien, usw.

2. Vergleichende Untersuchungen über Hohlraumbildungen in Fruchtkörpern und Bildung des Innendeckgeflechtes.

Hohlräume können verschiedenartig entstehen (vgl. Lohwag 1941, p. 488, 490).

1. Rhexolysen (rhexigen): durch Zerreißen der Geflechtspartien und Hyphen.

2. Schizolysen (schizogen): durch Trennung, Spaltung oder Abgliederung der Geflechtspartien.
3. Histolysen (lysigen): durch Auflösen von Geflechtspartien oder Hyphen.

Soweit meine Beobachtungen reichten, fand ich, dass die Hohlraumbildung bei Ascomycetenstielen vorwiegend rhexigen, bzw. rhe-xolysigen entstehen; ich habe aber auch Schizolysen beobachten können.

Während die hohlen Stiele der Basidiomyceten, soweit dies bekannt ist, nie mit Deckgeflecht ausgekleidet sind, finden wir bei *Helvella*, *Gyromitra* und *Morchella* ein Deckgeflecht auch in dem Hohlraum vor, das in manchen Fällen nicht oder nur schwer von der Aussenbekleidung unterschieden werden kann.

Bei einem Exemplar von *Helvella elastica* konnte ich erstmalig die Bildung des Innendeckgeflechtes verfolgen, weil es in den verschiedenen Abschnitten des Stieles verschieden entwickelt war. Bei der Untersuchung dieses Stieles ging ich vom deutlich entwickelten Deckgeflecht aus und konnte auf diese Weise Anfangs- und Bildungsstadien deutlich erkennen. Hier soll aber der umgekehrte Weg eingeschlagen werden.

Bei einer jungen *Helvella elastica* ist der Stiel voll, d. h. mit Hyphen erfüllt. Dieses innere meist lockere Geflecht wird als Mark bezeichnet. Durch Wachstum der Trama, welche das Mark umgibt, kann es zu Spannungen, radialen Zerrungen und schliesslich zum Zerreißen der einzelnen Markhyphen kommen. An der Basis und am Scheitel des Stieles ist die Spannung nicht so gross, wie etwa in der Mitte des Stieles. An diesen Stellen konnte ich den Beginn einer Deckgeflechtsbildung feststellen: einzelne Zellen schwellen an und verzweigen sich dann sympodial. Das Anschwellen der interkalar gelegenen Zellen konnte ich am deutlichsten am Scheitel der Zellen wahrnehmen, während das Aussprossen an sehr protoplasma-reichen Hyphen des Markes in der Stielbasis zu sehen war. An der Basis habe ich auch Hyphen gefunden, die nicht aussprossen und durch Anilinblau-Milchsäure kaum färbbar sind. Ihre Membran ist stark verquollen, weshalb sie sehr dickwandig erscheinen. Schätzungsweise sind ungefähr zwei Drittel der Hyphen verquollen. — An anderen Stellen des Stieles fand ich weitere Stadien. Die junge Keule gliedert sich im weiteren Verlaufe durch eine Querwand von der Mutterhyphye ab. Wenn mehrere dieser Keulen nebeneinander entstehen, ordnen sie sich annähernd antiklin in eine undeutliche Palisade. Nun tritt Längenwachstum ein und eine Periode der reichlichen Verzweigung innerhalb der Markhyphenreste. Bei der weiteren Entwicklung schwellen die mehr oder weniger fädigen Derm-elemente wieder an und bilden ein geschlossenes, wenn auch noch

etwas zerzaustes Derm. Dieses Stadium scheint nicht von längerem Bestand zu sein, da ich es noch seltener als das vorher beschriebene Trichodermstadium fand. Aus diesem zerzausten Stadium bildet sich sodann ein geordnetes Siroderm.

Die Untersuchungen wurden dadurch erschwert, dass die eben beschriebenen Stadien nicht linear aufeinander folgten, sondern vielfach wechselten. An einigen Stellen war kaum eine Andeutung eines Beginnes der Dermbildung und knapp daneben ein fast fertiges Siroderm wahrzunehmen. Es waren, besonders im oberen und unteren Viertel des Stieles noch Markbrücken vorhanden. Sie hatten eine ähnliche Struktur, wie ich sie bei *Helvella pezizoides* und *Macropodia macropus* geschildert habe. Rehm beschreibt beide Pilze (*Helvella pezizoides* p. 1180, *Macropodia macropus* p. 986) mit hohlem Stiel. Bei der Schilderung der beiden Pilze bin ich auf diese Divergenz zwischen Rehm's und meinen Ergebnissen zunächst nicht eingegangen. Jetzt ist es aber erklärlich geworden, weil die Stiele dieser Pilze eben noch nicht hohl waren. Auf Grund der bei *Helvella elastica* gemachten Erfahrungen könnte man annehmen, dass auch die beiden oben genannten Pilze den Stielhohlraum, sobald ein solcher gebildet wird, mit Deckgeflecht auskleiden.

Bei *Helvella atra*, welche Rehm mit vollem Stiel beschreibt (p. 1182), habe ich auch Exemplare gefunden, die einen durchaus hohlen Stiel hatten und relativ gut entwickelt waren. In diesem Stielhohlraum fand ich gleichfalls ein an einigen Stellen junges Deckgeflecht (Abb. 11). Ähnlich wie bei *Helvella elastica* habe ich bei *Helvella atra* ebenfalls verschiedene Altersstadien beobachtet. Die jüngsten sind als Deckgeflechtselemente kaum, andere bereits sehr deutlich erkennbar. In einem immerhin dichten Geflecht von Markhyphen fand ich eine Palisade von kurzkeiligen Zellen, welche durch sympodiale Verzweigung aus den Markhyphen hervorgegangen sind. Schon in diesem Frühzustand lässt sich erkennen, dass daraus ein septiertes Hymeniderm hervorgehen wird, weil die Elemente in annähernd gleichen Höhen enden. In der Anlage ist von einer Anordnung noch nichts zu finden. Nur die sympodiale Verzweigung ist einwandfrei zu erkennen.

Im Querschnitt durch eine Stielwand von *Helvella atra* mit jungem Innendeckgeflecht fand ich eine horizontal perikline Lage, die ich in homologer Weise unter dem Aussendeckgeflecht nicht feststellte. Ich führe diese perikline Lage auf tangentielle Spannungen und Verzweigungen zurück.

Als Besonderheit muss ich eine *Acetabula sulcata* anführen. Als ich das Herbarexemplar der Länge nach durchschnitt, um Medianschnitte anzufertigen, fand ich, dass der Stiel hohl war, was nach Rehm (p. 982) nicht der Fall sein soll. Ich untersuchte diesen

Pilz am Beginn meiner Arbeiten und konnte mir damals die Divergenz zwischen meinen Beobachtungen und den Angaben Rehm's zunächst nicht erklären. Dass es sich um kein Frassloch eines Insektes handeln konnte, zeigte die anatomische Untersuchung. Sie ergab, dass der Hohlraum mit einem sehr gleichmässigen, septierten Hymeniderm ausgekleidet war. Bei *Helvella elastica* und *Helvella atra* ist der Stielhohlraum im Allgemeinen lang tropfenförmig, das heisst, er wird unten von der Stielbasis halbkugelschalig und an den Seiten von der Stielwand spitzkegelig begrenzt. Die Ascophor-trama beteiligt sich nicht an ihrer Begrenzung. Ein anderes Bild weist der Hohlraum bei *Acetabula sulcata* auf. Es ist zylinderförmig, von der Stielbasis, der Stielwand und vom Zentralteil des Ascophors begrenzt. (Ich ersuche, dies für später festzuhalten, da es bei der Klärung des Morchelproblems von besonderer Bedeutung sein wird.)

Demnach ist der Stielwandansatz von *Acetabula sulcata* mit einer Kreisringfläche, der von *Helvella atra* und *H. elastica* mit einer Kreisfläche vergleichbar.

3. Die bisherigen Ansichten über das Morchelwachstum.

Nach Corner erfolgt das Wachstum eines Discomyceten an einem "growing point", oder wie wir sagen werden, an einer Wachstumszone, die rings um den Becher verläuft. Wie erfolgt nun aber das Wachstum einer *Morchella*, etwa einer *M. esculenta*? Bei dieser fanden wir doch am Rande des Ascophors zwischen den Leisten keinen Margo und nur der Leistenlängsschnitt zeigte ein margo ähnliches Bild. Bei *M. esculenta* ist kein Margo vorhanden, der den Ascophor aufbauen könnte, *M. elata* hingegen hat einen deutlichen Margo. Ist es aber nun denkbar, dass dieser kleine Rand den Ascophor aufbaut? Mit diesen Problemen haben sich schon viele Autoren beschäftigt. Ich will hier die Originaltexte wörtlich zitieren und vermeiden, nur einzelne Sätze wiederzugeben, weil durch allzu kurze Zitate leicht Irrtümer veranlasst werden könnten.

Boudier (1907, p. 25) schreibt: „... Clos ou début, il s'ouvre généralement de bonne heure, s'étale plus ou moins par la croissance et finit même par devenir convexe, sessile ou stipité, il est presque toujours simple, régulier, sinue ou même fortement lobé, mais, quelquefois aussi il est composé, c'est-à-dire que plusieurs hyméniums se trouvent sur le même réceptacle comme cela à lieu chez les Morilles par exemple ou dans le genre exotique *Cyttaria* qui est, chez les Inoperculés, analogue de Morilles parmi les Opercules.“

Section I Composés wird von Boudier (p. 30) auf folgende Weise definiert: „Cette section se trouve bien caractérisée par les réceptacles pédonculés, pourtant un certain nombre d'hyméniums alvéolaires distincts, séparés les uns des autres par des côtes stériles et formant ainsi

des alvéoles réunis en tête et plus ou moins veinées intérieurement. Elle ne renferme qu'une famille, mais bien distincte, celle de Morchellacées.

Famille I Morchellacées. Caractérisée par un réceptacle arondi, ovoïde ou conique, toujours stipité chez les espèces européennes et creus intérieurement, recouvert d'alvéoles distincts hyménofères et séparées par côtes stériles que j'ai nommées Alvéoles primaires et souvent divisée elles-même en alvéoles secondaire séparées alors les unes des autres par des côtes fertiles. Cette famille ne contient que deux genres européens: les *Morchella* et *Mitrophora*.

Sections II Simples. Cette deuxième section renferme la pluralité des Discomycètes operculés. Elle est caractérisée par un réceptacle pédiculé ou sessile, mais ne portant qu'un seul hyménium, plan ou réfléchi, cupulaire ou convexe, lobé ou régulier, souvent ondulé, veiné, et même quelquefois alvéolé, mais dont les côtes sont alors toujours fertiles et ne sont par conséquent que des plissements d'un même hyménium; je divise cette section en trois groupes basés sur leur aspect extérieur: 1^o les Mitrés; 2^o les Cupulés; 3^o les Lenticulés.

Anderwärts führte Boudier aus (Soc. Myc. de Fr. VIII: 1892, p. 142): „le caractère du manque de thèques et de spores sur les arêtes principales chez les Morilles, que j'ai déjà antérieurement établi dans mon essai de classifications de Pezizes, mais que déjà Vittadini avait remarqué, est un caractère important qui fait des Morilles des Pezizes composées et sépare nettement les premières du *Verpa* et des *Helvelles* chez lesquels le chapeau est formé d'un seul hyménium plus moins lisse ou ondulé. Pour le *Morchella bohemica* et ses voisins *bispora* et *gigaspora* qui n'en sont probablement que des formes, si même ils en sont distincts, et aussi pour le *Verpa speciosa* de Vittadini que Quélet y réunit, on trouve ce caractère parfaitement indiqué déjà par Krombholz, Corda et tous les autres, qui tous mentionnent le chapeau comme bordé inférieurement d'un limbe blanchâtre. Or ce limbe ou bordure blanchâtre qui existe toujours est la marge évidente de l'unique hyménium qui forme le chapeau, marge bien caractérisée par l'absence de toute thèque, s'est-à-dire par sa stérilité.“

Daraus geht hervor, dass Boudier eindeutig die Ansicht vertritt, dass der Ascophor einer *Morchella* aus mehreren Bechern, die je einem Fruchtkörper entsprechen, zusammengesetzt ist. Boudier begründet seine Ansicht durch das Vorhandensein von sterilen und fertilen Leistenschneiden. Es bleibt daher zu erörtern, ob eine sterile Leistenschneide zur Begründung dieser Ansicht genügt.

Rehm (p. 1200) schreibt: „Mit vollem Recht hat Boudier (Bull. soc. myc. 1892, T. VIII. pag. 141) erklärt, dass *Morchella bohemica* und *bispora* zur Gattung *Verpa* und nicht zu *Morchella* gehören; für erstere hat er das Subgenus *Ptychoverpa* aufgestellt, betonend, dass die ganze Aussenseite des Hutes nur eine gefaltete Fruchtscheibe darstelle, im Gegensatz zu den Morcheln, bei denen die Aussenfläche aus einer Unzahl einzelner Fruchtscheiben gebildet werde.“ Daraus erkennen wir, dass Rehm diesbezüglich mit Boudier übereinstimmt.

Auf der gleichen Seite schreibt Rehm bei der Charakteristik von *Morchella* Dill.: „Fruchtkörper aufrecht, mit kegel- oder glockenförmigem, unten teilweise freiem oder meist vollständig mit dem Stiel verwachsenem, von diesem scharf abgesetztem, an der Oberfläche von erhabenen Längs- und Querrippen in zahlreiche, tiefe, von der Frucht-

schicht überzogene Felder geteiltem, braunem oder gelbem Hut auf zylindrischem, manchmal etwas grubigem oder längsgefaltetem, feinkleigem, samt dem Hut hohlem, weissem Stiel, fleischig-wachsartig.“

Zu *Mitrophora*¹⁾ (Lév., p. 1201) bemerkt Reh m: „Hut unten mehr weniger frei vom Stiel absteht.“ Zu *Eumorchella* (p. 1203): „Hut ganz mit dem Stiel verwachsen.“

Einerseits stimmt Reh m der Ansicht Boudier's, dass der Ascophor eine Morchel aus vielen einzelnen Discomycetenfruchtkörpern zusammengesetzt sei, völlig bei. Die Feststellung aber, der Hut (also Ascophor) sei mit dem Stiel verwachsen, lässt vermuten, Reh m führe die *Morchella* auf eine *Verpa*, deren Ascophor mit dem Stiel mehr oder weniger verwachsen sei, zurück. In dieser deutlichen Form hat Reh m seine Meinung innerhalb des ganzen Werkes nicht geäußert.

Corner (1929, p. 287) hat sich nicht nur mit dem Wachstum der Discomyceten, sondern auch dem der *Helvellaceae* und *Morchellaceae* beschäftigt. Seine Meinung sei wörtlich zitiert: „The helvelloid form is characterized by the large amount of intercalary hymenial growth which begins so early in development, that the apothecium never passes through a cupular stage. The sides of the apothecium are reflexed against the stem, to which they may be secondarily conjoint, and the lobings of the disc are caused by irregularities in growth: there are commonly two opposed regions of slight growth which gives the saddle-shape to many species of *Helvella*. The convolute bullate apothecia of *Gyromitra* and *Physomitra* are merely examples of excessive intercalary growth coupled with little or no marginal growth, and such an arrangement seems to provide an explantation of the morchelloid form, but the point will be discussed after the examination of the *Geoglossaceae*.“

Ferner führt Corner aus (1929, p. 124 ff.): “Now it seems to me, that the ascocarps of *Gyromitra*, *Physomitra*, *Mitrophora* and *Morchella* in the *Operculeae* can be derived in like manner from the stipitate apothecium. In the extreme forms of the section *Adnatae* of *Morchella* there is no marginal growth and the intercalary growth of the hymenium is regulated by definite lines of excrecent hyphae. The upper palisade layer of the primordium which produces the hymenium must pass in development through a discoid stage, but the cessation of upgrowth must be localised and proceed centrifugally from numerous small areas by which means the disc becomes alveolate: the margins of the alveoli are sterile and of clavate hyphae ends like the margin of a mature apothecium. A morphological series can be traced from the stipitate apothecium in this way: a form with smooth hymenium but strongly reflected apothecium, as the first expression of increased intercalary growth, e. g. *Verpa*; a similar form with slight convolution of the hymenium, e. g. *Ptychoverpa*; a capitale form with bullate “head” and reflexed “limb” as the result of extensive intercalary growth and reduced marginal growth, e. g. *Physomitra*, *Gyromitra*; a similar form with alveolate hymenium, expressing regular intercalary growth; e. g. *Mitrophora*; a similar form with rudimentary reflexed limb, expressing extreme reduction of marginal growth, e. g. the section *Distantes* of *Morchella*, and finally the form of the section *Adnatae* with no marginal growth, and the hymenium and cortex of the stem apparently confluent. Further intercalary growth makes the secondary fertile convolutions in the alveoli in the section *Distantes*. The fertile region in *Morchella* may result from

1) Umfassend *Morchella hybrida* und *M. rimosipes*.

the complication of a terminal apothecium and need not be considered compound and equivalent to several confluent apothecia, as suggested by Boudier."

Zusammenfassend erklärt Corner (1929, p. 133): "Capitale, helvelloid and morcheloid forms of ascocarp are considered variations of the stipitate apothecium produced by reduction of marginal growth, increase of intercalary growth and indirect development."

Corner vertritt daher folgende Ansicht: Aus einem gestielten Apothecium ist die Morchelform durch langsame Reduktion des Marginalwachstums zugunsten eines interkalaren Wachstums hervorgegangen. Ein Bechertypus wird nicht mehr verwirklicht, da sich die Ränder nach abwärts schlagen (*Verpa*). (Die *Helvella*-form kommt durch starkes Wachstum zweier entgegengesetzten Stellen zustande.) Dieses Zurückschlagen eines Apotheciums, bzw. Ascophors, mit glattem Hymenium führt Corner als ersten Ausdruck des interkalaren Wachstums an. *Ptychoverpa* hat ein „gewelltes Hymenium“. Eine weitere Vermehrung des interkalaren Wachstums und Verminderung des Marginalwachstums ist bei *Physomitra* und *Gyromitra* zu finden, wodurch ein aufgetriebener „Kopf“ und ein zurückgeschlagener Rand entsteht. *Mitrophora* ist eine ähnliche Form, die ein Hymenium mit Alveolen besitzt, was auf ein sehr regelmässiges interkalares Wachstum hindeutet. Die Abteilung *Distantes* von *Morchella* zeigt einen rudimentären Margo, was die extreme Reduktion des Marginalwachstums ausdrückt, das bei der Abteilung *Adnatae* endlich ganz verloren geht. Das Hymenium geht in den Cortex des Stieles über.

Das „Aufwärtswachsen“ (upgrowth) aus dem scheibenförmigen Zustand muss lokalisiert sein und erfolgt zentrifugal von zahlreichen kleinen Stellen aus. Dadurch entstehen die Alveolen. Diesbezüglich steht Corner im Widerspruch mit Boudier, der annimmt, die Alveolen seien mit Apothecien zu homologisieren.

Über das Wachstumsgeflecht (motor-tissue) äussert sich Corner wie folgt (1929, p. 282): "The motor-tissue, as must be the case in all helvelloid and morcheloid ascocarps, for they have the same structure, is the cortex and not the medulla, as might be expected. Elongation is due in part to the lateral distention of the cells of the cortical hyphae, which are more or less perpendicular to the surface of the stem, but it must be due in part also to intercalary growth of the cortex after the stem-region has been laid down, because the increase in width of the cells, from 3–5 μ to 10–20 μ , does not account alone for the increase in length of the stem."

Ferner führt Corner aus (1929, p. 118/119): "The ascocarp of the *Clavuleae* thus resembles that of the *Helvellaceae* in general mechanism but differs in detail, for in the *Clavuleae* the motor-tissue of the stem is in the medulla, internal to the cortex, which is disrupted, and in the *Helvellaceae* it is the cortex itself, the medulla being passively stretched." Auf p. 120 schreibt Corner: "The motor-tissue of the stem of *Inoperculeae* is in the medulla in contrast to *Operculeae* where it is in the cortex."

Nach Corner ist die Verlängerung des Fruchtkörpers von *Morchella* und *Helvella* nicht nur auf Streckungswachstum, weil sich auf diese Weise eine etwa 2- bis 7-fache Verlängerung der Stielzellen nicht hinreichend erklären liesse, sondern vor allem auch auf interkalares Wachstum des Cortex, also des Deckgeflechtes, zurückzuführen. Nicht die Medulla wächst, sie wird durch das interkalare Wachstum der antiklin verlaufenden Deckgeflechtselemente passiv gestreckt. Nach Corner müssten

wir daher an einer Wachstumsstelle ein üppig ausgebildetes Deckgeflecht finden.

Über das Wachsen von Hyphen schreibt Corner (1929, p. 271): "Growth of the hyphae. The growth of every hypha in the apothecium is apical in that new cells arise by the formation of septa in the apical cell only; subdivision of intercalary cells has not been seen."

Das Wachstum der Hyphen erfolgt nach Corner apikal, das heisst, nur die letzte Zelle ist teilungsfähig. Eine Teilung interkalar gelegener Zellen wurde nicht beobachtet (has not been seen). Die Fruchtkörperentwicklung und das Wachstum wird jedoch auf interkalares Wachstum zurückgeführt. Nirgends wird von Corner klar ausgedrückt, was er unter interkalarem Wachstum versteht. Er scheint alle Vergrösserungen, die nicht vom Wachstum eines Margos abzuleiten sind, auf interkalares Wachstum, das er selbst als nie beobachtet angibt, zurückzuführen. Eigenartig ist, dass er bei den Hyphen nur das Wachstum an der Spitze gelten lässt, obwohl in den verschiedensten Abteilungen des Pilzreiches interkalare Zellteilungen nachgewiesen wurden.

Gäumann (1926, p. 338): „Von *Helv. infula* führt nur noch ein kleiner Schritt zu zwei anderen Gattungen, *Verpa* und *Gyromitra*. Auch bei *Verpa* (Fig. 233) ist der Hut in unregelmässige Falten gelegt; er bleibt an seinem unteren Ende frei und hängt daher gleich dem Hute eines *Coprinus* vom Scheitel des Stieles hernieder. Sogar bei der Gattung *Gyromitra*, so bei der als Lorchel geschätzten *Gyr. esculenta* [Pers] Fr., ist er an den jungen Exemplaren, die eben erst aus der Erde herausragen, noch frei und völlig glatt. Später verwächst er jedoch, wie bei *Helv. lacunosa*, mit dem Stiel und legt sich dann in die tiefen, gewundenen, sich vielfach überschneidenden und sich verzweigenden Falten, die die Lorchel auszeichnen.

Bei den höchsten Formen dieser Familie, bei den Morcheln, prägen sich diese Falten noch stärker aus; sie legen sich mit ihrer Innenseite allmählich aneinander und entwickeln sich zu messerschneideartigen Graten und Leisten. Die Rücken dieser Grate sind steril, wodurch die fertile Schicht in zahlreiche lakunöse Einzelhymenien zerlegt wird.“

Lohwag hat (1941, p. 81) darauf hingewiesen, dass die Leisten von *Morchella* massive Tramabildungen und nicht Falten sind. Wir werden später untersuchen, was Gäumann zu seiner Ansicht geführt haben mag.

Greis hat in Anlehnung an Gäumann seine Meinung geäussert, verquickt sie aber teilweise mit Gedankengängen von Rehm. Greis schreibt (1943, p. 263): „... Bei *Helvella lacunosa* Afz. und *H. crispa* (Scop.) Fr. ist der Stiel faltig. Zugleich wird durch die stärkere Breitenausdehnung das hutförmige Apothecium gegen Zerreißen sehr empfindlich und so kommt es, dass die Hutlappen sowohl unter sich als auch mit dem Stiele zu verwachsen beginnen. Diese Verwachsung ist bei *Helv. infula* Schaeff. bereits eingeleitet. Die Lappen sind mit dem Stiel verwachsen. Das Hymenium dehnt sich aber noch weiter aus, so dass sich die mit dem Stiel verwachsene Fruchtscheibe in Falten legt. Diese Faltenbildung wird in anderen Gattungen immer kräftiger, so bei *Verpa* (Fig. 159 B), *Gyromitra*. Hier ist der Hut anfangs noch frei und verwächst erst später mit dem Stiel, desgleichen ist das Hymenium anfangs noch glatt. Nach dem Verwachsen des Hutes mit dem Stiel legt sich auch hier die Fruchtscheibe in zahlreiche unregelmässige Falten. Bei *Verpa* sind die Falten noch von oben nach unten orientiert und noch nicht unregelmässig ausgebuchtet. In der Gattung *Morchella* werden schliesslich

die von oben nach unten verlaufenden Falten durch Querfalten verbunden, so dass ein netzförmiges, oft sehr regelmässiges Geflecht entsteht. Zugleich ist der Hut in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Stiel verwachsen, so dass die bekannten rundlichen oder kegelförmigen Hüte entstehen, wie sie uns bei *Morch. esculenta* (L.) Pers. und *M. conica* Pers. (Fig. 159 A) begegnen.“

Dazu nimmt Lohwag (1943, p. 319) wie folgt Stellung: „Auf derselben Seite schreibt er (Greis)¹⁾ ausser anderen unhaltbaren Auffassungen, dass sich das Hymenium bei *Helvella* „noch weiter ausdehnt, so dass sich die mit dem Stiel verwachsene Fruchtscheibe in Falten legt“ und dass diese Faltung bei *Verpa* noch kräftiger wird. Die Ansicht, dass sich durch Ausdehnung des Hymeniums der Fruchtkörper in Falten legt, ist genau so unhaltbar, wie seine Ansicht, dass durch dieselbe Ausdehnung des Hymeniums das hutförmige Apothecium sehr empfindlich wird, „und so kommt es, dass die Hutlappen sowohl unter sich als auch mit dem Stiele zu verwachsen beginnen“ (!). Obendrein sind bei *Verpa* gar keine Falten, sondern Wülste vorhanden. Den sehr wichtigen Unterschied zwischen Falten und Wülsten, bzw. Leisten, auf den ich (Myk. Stud. XVI, Tuber-Stud., Ann. Myc. XXXVII, 1939) eingehend aufmerksam machte, berücksichtigt Greis überhaupt nicht. Daher spricht er bei *Morchella* von Falten, während es Leisten sind. Seine Behauptung, dass bei *Morchella* der Hut in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Stiel verwachsen ist, müsste er erst beweisen. Die tatsächlichen Verhältnisse weisen auf eine andere Entwicklung hin.“

Zu den Bemerkungen Lohwag's will ich einstweilen folgendes ergänzen: Obwohl ich mich ziemlich eingehend mit Leisten („Falten“ nach Greis) der *Morchellaceae* beschäftigt habe, konnte ich nirgends finden, dass sie untereinander verflochten seien, was Greis zu dem Terminus „Geflecht“ veranlasst haben könnte. Diesen Ausdruck habe ich in diesem Zusammenhang in der ganzen Literatur sonst nirgends für die grubige Skulptur der *Morchellaceae* gefunden. Ferner konnte ich niemals etwas Netzförmiges finden. Die Leisten sind untereinander verbunden und sind aus der Trama des Ascophors hervorgegangen. Wenn ich einen Vergleich ziehen müsste, möchte ich sagen, sie seien mehr oder weniger regelmässigen Wabenzellen ähnlich.

In dieser kurzen Zusammenstellung der Ansichten der einzelnen Forscher sehen wir, dass sie voneinander beträchtlich abweichen und sich unvereinbar gegenüberstehen.

4. Das Morchelwachstum.

Im Folgenden sollen die Ergebnisse meiner Beobachtungen in zusammengefasster Form dargelegt und mit den bisherigen Anschauungen anderer Autoren verglichen werden.

Es erscheint notwendig, klarzulegen, wie die Vergrösserung des Ascophors vor sich geht. Bekanntlich ist eine Morchel ein innen hoh-

¹⁾ Von mir eingefügt.

les Gebilde, das bei makroskopischer Betrachtung allseits geschlossen erscheint. Für die Untersuchung der Wachstumserscheinungen muss ein nicht zu altes Exemplar herangezogen werden, dessen Wachstum bei der Konservierung noch nicht abgeschlossen ist. Wo und wie vollzieht sich nun das Wachstum der Morchel?

Das relative Alter lässt sich leicht feststellen, wenn man der Ausbildung der Schläuche und Sporen Beachtung schenkt. Falls alle oder doch die meisten Asci die Sporen entleert haben, ist der Pilz alt und für unsere Untersuchungen nicht verwendbar. Wenn aber die Sporen erst im Entstehen begriffen sind, darf man das Vorhandensein von Geweben erwarten, die ihr Wachstum noch nicht eingestellt haben. Wie schon früher bemerkt, kann man auch an Herbarmaterial Wachstumszonen erkennen. Junge Gewebe haben kurze, kleine, protoplasmareiche Zellen. Diese lassen sich nach Lohwag leicht durch meine bereits erwähnte Methode mit Anilinblau-Milchsäure-Lösung nachweisen, wobei sich jugendliche Gewebe dunkelblau anfärben.

Als ich eine *Morchella conica* makroskopisch einmal genauer betrachtete, fiel mir auf, dass die Scheitelalveole ein anderes Bild bot als die anderen Alveolen. Sie war heller gefärbt; die Längsleisten neigten sich sternförmig zur Mitte. Diese Alveole wurde von mir anatomisch untersucht und zeigte folgenden Bau: während alle übrigen Leisten (ein Margo ist keine Leiste) beiderseits ein Hymenium tragen, ist nur auf der Seite der Scheitelalveole, die der Mitte entgegengesetzt ist, ein gut entwickeltes Hymenium vorhanden. Beachtenswert ist auch die Ausbildung der Tramazellen. Sie sind relativ klein und reich an Protoplasma. Die entgegengesetzte, also die dem Zentrum zugewendete Leistenhälfte ist anders ausgebildet. Als besonders auffällig muss bei der vergleichenden Betrachtung der beiden Leistenseiten hervorgehoben werden, dass die gleiche Leiste auf einer Seite ein wohlausgebildetes Hymenium mit fast reifen Sporen, die andere nur eine Palisade keuliger Zellen trägt. Ohne karyologische Untersuchung bin ich nicht in der Lage, zu entscheiden, ob sich daraus Paraphysen oder Schläuche entwickeln werden. Unter dem schwach entwickelten Hypothecium kann man deutliche Zellreihen, also Hyphen sehen, welche zum Hypothecium aufsteigen. Alle Zellen sind reichlich mit Protoplasma erfüllt. Darunter befindet sich eine perikline Hyphenlage, die der Medulla angehören könnte.

Am Grunde der Leiste bemerkt man die Anlage einer Palisade. Darunter befindet sich ein pseudoparenchymatisches Geflecht, vermutlich das Hypothecium. Eine Verzweigung ist nicht feststellbar. Das darunterliegende Geflecht setzt sich aus periklin gestreckten tonnenförmigen Zellen zusammen. Beachtenswert sind breite, krampfaderartig gewundene dunkelblau gefärbte Hyphen, die in eine

keulige Zelle des Hymeniums enden und aus dem periklin gestreckten Geflecht aufsteigen. Ein Teil der keuligen Zellen zeigt eine verbreiterte Basis. Dies als Haken zu deuten, scheint mir aber zu gewagt, da keine karyologischen Untersuchungen vorliegen.

Im Zentrum der Alveole (Abb. 12) fand ich ein sehr lockeres Geflecht, dessen Zellen verschieden gestaltet, undifferenziert und reich an Protoplasma sind, also einem sehr jugendlichen Gewebe angehören. Ein Hymenium ist kaum erkennbar. Auch ein Deckgeflecht konnte ich an der Innenfläche nicht finden. Diese Stelle gehört zum jüngsten Teil des Pilzes.

Von *Morchella esculenta* standen mir zunächst nur alte Exemplare zur Verfügung, die ihr Wachstum bereits abgeschlossen hatten und daher in allen Alveolen ein ziemlich gleichmässig ausgebildetes Hymenium trugen. An geeignetem Material konnte ich auch das Zusammenneigen der Leisten, durch die mikroskopische Untersuchung ein ähnliches Verhalten des Hymeniums und des Geflechtes einwandfrei feststellen. Das Deckgeflecht entsteht als Derm (Abb. 13).

Lohwag (1941, p. 122 ff.) schreibt: „Bei den Diskomyceten erscheint die Bedeckung in den meisten Fällen als Cortex ausgebildet, indem sich die Zellen der Trama allmählich zu grösseren Blasen erweitern. Gegen aussen kann dann eine Verkleinerung oder Verschmälerung der Elemente eintreten. Da die Trama und der Cortex von der Medulla des Margo als Aussenzweige, die Paraphysen als Innenzweige entstehen, so ist es verständlich, dass man den Cortex oft von einer Palisade keuliger Zellen bekleidet findet (vgl. Abb. 193, *Galactinia saniosa*). Es handelt sich um eine der Paraphysenpalisade homologe Lage, welche als epikortikales Palisaden-, bzw. Trichoderm zu bezeichnen ist. Wir finden sie z. B. bei Morchellaceen als Innenauskleidung der Stielaussen- und Innenseiten. Die Palisade kann durch Vergrösserung der Cortexzellen in Büschel zerlegt werden, wodurch die Oberfläche ein kleiiges Aussehen erhält. Die Palisadenelemente können sich auch zu haarigen Gebilden verlängern.“

Da das Deckgeflecht jedoch als Trichoderm entsteht, in ein Palisadoderm übergeht, durch Aufblähen der einzelnen Zellen und reichliche Verzweigung (vgl. *Morchella elata*) zu einem Plektosiroderm wird, ist das Deckgeflecht als Ganzes den Paraphysen homolog, gleichgültig, ob es noch Warzen und Zotten trägt oder nicht.

Wie entstehen die Leisten der Morcheln? An einer jungen Morchel, die noch keine Sporen gebildet hat, fand ich an der Spitze, nahe beim Wachstumszentrum, sowohl Längs- als auch Querleisten, die an der Schneide noch keinerlei Deckgeflecht ausgebildet hatten. Die Trama entbehrt also eines „Schutzes“ nach aussen. Die Paraphysenpalisade bleibt etwas hinter der Schneide zurück. Die

Leistentrama ist kleinzellig, reich an Protoplasma und Bildungshyphen.

Lässt sich die Tatsache, dass bei einem noch nicht voll entwickelten Exemplar an der Spitze keine Sporen gebildet werden, auch irgendwie makroskopisch nachweisen? Zwei frische Morcheln, die ich bei einer Exkursion fand, schnitt ich der Länge nach entzwei. Da sie sich im frischen Zustand schlecht schneiden liessen, legte ich die vier Teile mit der Schnittfläche nach unten auf eine Glasplatte. Als ich nach etlichen Tagen nachsah, ob die Pilze schon genügend trocken seien, zeigte es sich, dass sie in der Zwischenzeit die Asci entleert hatten. Die Sporenbilder zeigten, dass am Scheitel weniger oder keine Sporen abgeschleudert wurden als an den beiden Flanken. Die folgende mikroskopische Untersuchung bestätigte, dass am Scheitel keine reifen Asci vorhanden waren.

Bei Lupenbetrachtung des noch frischen Pilzes findet man, dass das Geflecht in der nächsten Umgebung der Scheitelalveole lockerer ist. Im Gegensatz zu der sonst wachsartigen Konsistenz des Fruchtkörpers kann man hier eine fast watteartige Struktur feststellen. Ferner verliert die Trama gegen den Scheitel hin allmählich an Mächtigkeit. Dies alles steht im Einklang mit dem Ergebnis, dass die Morchel an der Spitze wächst.

Erwähnt soll nun noch werden, dass ich an geeigneten Exemplaren auch bei *Morchella elata*, *M. hybrida* und *M. rimosipes* am Scheitel eine Wachstumszone fand, bei den beiden letztgenannten Morcheln ist natürlich auch der Margo wesentlich am Aufbau des Ascophors beteiligt.

Ist diese Wachstumszone nur bei den Morcheln entwickelt oder ist sie, wenn vielleicht nur andeutungsweise, auch bei anderen Ascomyceten bereits vorhanden? Bei *Helvella atra* konnte ich eindeutig eine Wachstumszone im Zentrum des Pilzes feststellen. Dass an der Begrenzung des Stielhohlraumes nicht nur die Stielwand, sondern auch ein Teil des Ascophors beteiligt ist, wurde bereits erwähnt. Auf einem Medianschnitt von *Helvella atra* konnte ich deutlich einen gegen das Zentrum vorspringenden Teil der Trama beobachten; räumlich betrachtet handelt es sich um einen massiven Ring, der um den Stielansatz verläuft. Der Mittelteil der Trama besteht aus einem lockeren Hyphengeflecht. Auch dieser Pilz hat also eine Wachstumszone im Zentrum. Der Hohlraum muss erst gebildet worden sein, weil das Deckgeflecht einen noch sehr jugendlichen Eindruck macht und teilweise noch Spuren der Zerreissung des Geflechtes, das ehemals den Stiel erfüllte, zu erkennen sind. Durch die Einschaltung dieser Wachstumszone wird das „Dach“ des Hohlraumes gewährleistet. Dieser kann sich zentrifugal vergrössern, ohne dass oben eine Öffnung entsteht. Es ist zu erwarten, dass sich das „Dach“

in dem Masse irisblendenartig schliesst, in dem sich der Stielhohlraum zentrifugal vergrössert. Und wie verhält sich das Hymenium zu diesem Wachstum? Zunächst werden nur Paraphysen gebildet. In diese Paraphysenschicht schieben sich vom Stielansatz gegen die Mitte fortschreitend Asci ein. Bemerkenswert ist das Zusammenneigen der Paraphysen und Asci gegen das Zentrum hin. Wie zu erwarten, liegt in diesem Falle noch kein ausgebildetes Deckgeflecht vor. Bei bereits ausgewachsenen Exemplaren ist die Trama des „Daches“ so wie die des übrigen Ascophors, der durch Margowachstum entstanden ist, ausgebildet. Der Stielhohlraum ist gleichmässig mit einem Deckgeflecht ausgekleidet. Ein Zusammenneigen der Asci oder ein Überwiegen der Paraphysen ist nicht mehr zu beobachten. Es wird uns nun verständlich erscheinen, dass auch bei anderen Ascomyceten, an deren Stielhohlraumbegrenzung auch ein Teil des Ascophors beteiligt ist, ein aktives Wachstum der Ascophor-trama in ähnlicher Weise stattfinden wird.

Acetabula sulcata soll nach Rehm stets einen vollen Stiel haben. Wie schon früher erwähnt, fand ich ein grosses, sehr üppig entwickeltes Exemplar mit hohlem Stiel. Dieser Hohlraum war nicht nur mit einem sehr regelmässigen, septierten Hymeniderm ausgekleidet, sondern auch von einem Teil des Ascophors begrenzt. Dieser Dachteil, der sogar schwach kuppelförmig aufgewölbt war, wird auch durch aktives, zentripetales Tramawachstum entstanden sein.

5. Der Morchelbauplan.

Wie wir bei *Acetabula sulcata* gesehen haben, kann zu dem normalen marginalen Wachstum eine zentrale Wachstumszone hinzutreten. Es soll besonders festgehalten werden, dass ich dieses Verhalten bei einem Ascomyceten gefunden habe, der im typischen Fall dies nicht zeigt. Die Bildung des Stielhohlraumes mit der zentralen Wachstumszone gehört nicht zum Charakteristikum der Species, sondern kann als Grenzfall einer Variationsbreite — wenn auch sicher selten — auftreten.

Wenn eine zentrale Wachstumszone neben dem Margowachstum besteht, können wir uns den Fall vorstellen, dass das Margowachstum im Laufe der phylogenetischen Entwicklung an Bedeutung verloren haben kann, ja, dass der Margo schliesslich reduziert wird und dass der ganze Ascophor nur durch zentrales Wachstum gebildet wird. Der Margo kann noch als Rudiment vorhanden sein oder auch ganz fehlen. Wir werden natürlich auch Formen erwarten dürfen, bei denen sich Marginal- und Zentralwachstum das Gleichgewicht halten. Man kann sowohl Marginal- als auch Zentralwachstum auf ein Spitzenwachstum der Hyphen zurückführen. Inwiefern aber interkalares Wachstum wesentlich am Aufbau von Frucht-

körpertypen beteiligt ist, lässt sich wohl erst nach einer eingehenden karyologischen Untersuchung, vor allem aber nach der Klarstellung des Verteilungsprinzipes der Haplo- und der Dikaryophase beurteilen.

Während *Verpa* und *Helvella* nur ein sehr untergeordnetes Zentralwachstum aufweisen, tritt dieses bei *Morchella* hervor und baut schliesslich bei *M. esculenta* den gesamten Ascophor, ohne auch nur die geringste Beteiligung des Margo, auf. Bei *M. hybrida* und *M. rimosipes* wird der Ascophor etwa zu gleichen Teilen vom Margo und von der zentralen Wachstumszone gebildet. Bei *M. conica* und *M. elata* erzeugt der Margo nur noch das „Tellerchen“, bzw. den „scharfen Rand“, während der übrige Teil des Ascophors durch Zentralwachstum entsteht.

Durch die vorgelegten Ergebnisse wurde der Bauplan der *Morchellaceae* in einer ausserhalb der bisherigen Anschauung liegenden Weise entwickelt. Es darf darauf verwiesen werden, dass es sich nicht nur darum handelt, eine neue Ansicht zu vertreten, welche bisher vorliegende Forschungsergebnisse erweitert, sondern dass grundlegende Klarstellungen erstrebt wurden, selbst wenn diese nicht im Einklang mit den derzeit geltenden Anschauungen verschiedener Forscher stehen.

Boudier vertritt jedoch infolge des Auftretens steriler Leisten-schneiden, die er für primär hält und sie dem Margo von Apothecien gleichsetzt, die Anschauung (s. o.), dass jede Alveole ein Apothecium ist, dass die Morchel daher aus zahlreichen Einzelfruchtkörpern zusammengesetzt sei.

Wenn eine Morchel aber aus einer grossen Anzahl von becherförmigen Fruchtkörpern, die je einer „*Peziza*“ entsprechen, zusammengesetzt wäre, müssten der Stiel und ein Teil der Ascophor-trama als Stroma aufgefasst werden, da ein Geflecht, in welchem Fruchtkörper eingelagert sind, als Stroma (= Luftmycel) zu benennen ist. Ferner müsste in diesem Stroma für jede Fruchtkörper-Alveole eine getrennte Kernpaarung zu beobachten sein. Greis (1941) hat jedoch festgestellt, dass bei *Morchella* auch in der Stiel-trama Hyphen kopulieren können. Es wird jedoch an der Kopulationsstelle kein Apothecium gebildet.

Leisten, die fertil sind, muss Boudier als sekundär erklären. Ferner erwecken nur solche Alveolen, die von sterilen Leisten-schneiden umsäumt sind, den Eindruck von Apothecien. Es bleibt nun die Frage ungelöst, wie es sich mit den kleinen (am Grunde der grossen auftretenden) Alveolen, deren Leistenschneiden fertil sind, verhält. Diese niedrigeren Leisten bezeichnet Boudier als sekundäre, womit aber keine Erklärung der Erscheinung gegeben wird.

Die Abb. 7 (*Morchella hybrida*) zeigt ein Hymenium und abschliessend ein Hymeniderm. Die sterile Zone dieses Bildes (es handelt sich um Leistenquerschnitte) haben ein margoähnliches Aussehen. Solche Bilder lassen uns nun Boudier's Auffassung verständlich erscheinen. Ein Margo ist ja ein Wachstumsrand. Eine Leiste ist wie der Margo des Apotheciums eine Wachstumszone.

Eine Wachstumszone ist steril, kann aber abschliessend fertil oder steril, bzw. teilweise fertil sein. Boudier hat nun aus dem Vorhandensein von sterilen Leisten geschlossen, dass hier sterile Ränder von Apothecien vorliegen.

Bei einer sehr üppig entwickelten *Morchella elata* habe ich Leisten, die zonenweise steril sind, beschrieben. Es handelt sich um sehr breite Längsleisten, welche an den Kanten der Schneiden steril sind, jedoch an der schmalen Fläche Asci tragen, also fertil sind. Diese Erscheinung lässt sich mit Boudier's Ansicht nicht vereinbaren, weil man fertile Teile als Becher, sterile als Margo aufzufassen hat. Mithin wäre auch die Fläche der Leistenschneide als fertiler Becher mit sterilem Margo anzusehen.

Endlich finden wir nirgends in der Trama die Andeutung einer Verwachsung von Apothecienaussenseiten. Sterile Ränder sind somit möglicherweise eine notwendige, aber nicht hinreichende Bedingung für die Behauptung, eine Morchel sei aus zahlreichen Apothecien zusammengesetzt.

Durch diese kombinierte Hypothese würden die Morcheln von den übrigen, ihnen offenbar nahe verwandten Familien, ganz losgelöst dastehen, während sie durch die vorliegenden neuen Ergebnisse mit den anderen Familien in engsten Zusammenhang gebracht werden.

Rehm stimmt einerseits der Ansicht Boudier's vollkommen bei, andererseits charakterisiert er *Morchella* aber mit den Worten: „Hut ganz mit dem Stiel verwachsen“. Wie Rehm die Synthese dieser beiden, einander offensichtlich widersprechenden Meinungen herbeiführen will, ist nirgends klar zum Ausdruck gebracht. Verwachsungen konnten zwar nachgewiesen, bei *Morchella* aber nie beobachtet werden.

Betrachten wir z. B. eine *Morchella hybrida*. Sie zeigt einen einseitig offenen Hohlzylinder als Stiel und einen Kegelmantel als Ascophor. Wenn eine Verwachsung des Stieles mit dem Ascophor vorhanden wäre, müsste der Teil des Ascophors, der sich oberhalb des Hohlraumes befindet, dicker sein als der frei herabhängende, da zur Mächtigkeit des Ascophors noch die des Stieles hinzukäme. Aber schon eine makroskopische Betrachtung widerlegt diese Auffassung. Der freie Teil ist ebenso mächtig wie der Teil über dem Hohlraum.

Ferner ist der Ascophor mit einem Deckgeflecht bekleidet, das sich wesentlich von dem des Stieles unterscheidet. Man kann an der Verbindungsstelle des Stieles mit dem Ascophor ein Aneinandergrenzen ohne Übergang des einen Dermis in das andere feststellen. Besonders scharf ist dies bei *M. rimosipes* ausgebildet. Aber auch bei anderen Ascomyceten konnte ein ähnliches Verhalten gefunden werden. (*Helvella crispa*, *Sclerotinia tuberosa*, *Verpa*, *Macropodia*). Wir sehen, dass die Ansichten von Rehm und Greis nicht haltbar sind. Es wurde auch noch nie eine *Morchella esculenta* mit freiem Ascophor gefunden. Durch die Verwachsungshypothese lässt sich auch ein Wachstum der Morchel kaum veranschaulichen.

Corner sucht das Morchelproblem wieder auf eine andere Weise zu klären. Er lehnt die kombinierte Hypothese ab und erklärt das Wachstum wie folgt: Es muss lokalisiert sein und erfolgt an zahlreichen kleinen Stellen zentrifugal, wodurch die Alveolen entstehen.

Corner hat, wie bereits erwähnt, beobachtet, dass sich Zellen der Tramahyphen um etwa das 7-fache verlängern können und hält dieses Streckungswachstum für unzureichend, um das Wachstum des Stieles im allgemeinen zu erklären. Ferner will er nur apikale Zellteilung gelten lassen und erklärt das Wachstum (z. B. des Stieles) durch die seitliche Verbreiterung der antiklinal verlaufenden Deckgeflechtshyphen. Er folgt hier offenbar der Ansicht jener Autoren, die auch Vergrößerungen der Hymenialflächen (Faltung und Wulstbildung) auf Einschieben und Verbreiterung von Schläuchen zurückführen. Lohwag (1939, p. 463) hat dagegen eingewendet, dass in diesem Falle eine Trennung des Hymeniums von den anderen Geflechten stattfinden müsste. Das Gleiche wäre hier anzunehmen, also ein Abheben des Deckgeflechtes von der Stieltrama. Dies kann wohl nur so gemeint sein, dass die Verbreiterung des Deckgeflechtes, ausser durch Aufblähen seiner Elemente, auch noch durch Einschieben neuer zustande kommt, welchen Vorgang Corner möglicherweise als interkalar bezeichnet, wobei er aber betont, dass er niemals interkalares Wachstum beobachtet habe.

Corner gibt Verlängerung der Zellen um etwa das 7-fache und apikales Wachstum zu. Damit ist meiner Meinung nach die Verlängerung der Stieltrama verständlich. Er sieht aber (beim Stiel) das Wachstumsgeflecht im Cortex, der aus antiklinalen (perpendicular) Hyphen besteht, und meint, dass durch Verbreiterung der Zellen eine Verlängerung des Stieles stattfindet. Er nimmt auch an, dass beim Hutcortex nach Anlage des Stieles interkalares Wachstum eintritt. Corner sagt nirgends, wie er sich interkalares Wachstum vorstellt und betont, dass er es niemals beobachtet hat.

Einschieben von neuen Elementen in das Deckgeflecht kann wohl stattfinden, doch ist es zweifellos nicht die Ursache, sondern die Folge eines Längenwachstums des Stieles und trägt nur untergeordnet zur Streckung bei. Kurz gesagt: Ein Wachstum der Deckgeflechtselemente in der Querrichtung wird wohl zu einer Verbreiterung, aber niemals zu einer Verlängerung der Stieltrama führen.

Dass das Deckgeflecht nicht das „Wachstumsgeflecht“ sein kann, geht auch aus der Tatsache hervor, dass wir bei den Pilzen häufig ein Zerlegen des Deckgeflechtes in Warzen und Zotten finden. Bei *Morchella hybrida* ist ein Schizoplektosiroderm vorhanden. Das Deckgeflecht ist bis zum Hypoderm in einzelne Warzen zerlegt. Das Auftreten von Warzen lässt sich nur durch aktives Wachstum des darunterliegenden Geflechtes (also Trama mit Hypoderm) erklären. Die einzelnen Deckgeflechtselemente sind untereinander verklebt, so dass ein Auflösen des Derm in einzelne Haare nicht stattfindet.

Zur Beantwortung der Frage: Wie die Morchel wächst, sollen die nachstehenden Ergebnisse festgehalten werden:

1. Zentripetales Wachstum an einer zentralen Wachstumszone (der Margo baut den freien Teil auf und kann auch mehr oder weniger rückgebildet sein).

2. Spitzenwachstum der Hyphen ist wahrscheinlich.

3. An der Stelle stärksten Wachstums ist weder ein Deckgeflecht, noch ein Hymenium ausgebildet. Als Wachstumsgeflecht tritt nur die Trama auf.

4. Die in Bildung begriffenen Leisten von *Morchella* haben während ihres Wachstums eine sterile Schneide, die weder von Hymenium, noch von Deckgeflecht umgeben ist. Auch hier dürfte Spitzenwachstum der Hyphen vorliegen.

Nach meinen Ergebnissen ist die Scheitelalveole die jüngste. Es entspricht auch der in der Natur feststellbaren Tatsache, dass die Alveolengrösse vom Scheitel zum Stiel hin zunimmt.

G ä u m a n n's Ansicht über Leistenbildung bei Morcheln („Falten verwachsen an der Innenseite und werden so zu Leisten“) erscheint durch Punkt 4 der Zusammenstellung widerlegt.

Greis legt besonderen Wert auf Ausdehnungen des Hymeniums, welche jedoch weder bewiesen, doch erklärt werden, und im Zusammenhang damit auf weiter nicht definiertes Empfindlichwerden gegen Zerreißung (vgl. Dittrich, 1902, p. 41). Auf die Unhaltbarkeit dieser Ansichten hat bereits Lohwag hingewiesen. Auch der Hinweis, dass bei *Helvella*-Arten Verwachsungen vorkommen, kann wohl nicht als Beweis für die Behauptung angesehen werden, auch *Morchella*-Formen seien durch Verwachsungen entstanden.

Wie ich bereits bei Punkt 3 nachweisen konnte, ist an der Wachstumsstelle von *Morchella* kein Hymenium vorhanden, das durch Ausdehnung empfindlich werden könnte, sondern das Vergrössern der Hymeniumfläche ist vielmehr die Folge des aktiven Trama Wachstums, ebenso wie die Ausbildung des Deckgeflechtes eine sekundäre Erscheinung darstellt. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass zuerst das Geflecht gebildet werden muss, aus welchem Hymenium und Deckgeflecht hervorgehen, aber nicht erst Hymenium und Deckgeflecht und irgendwie passiv die Trama.

6. Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb Verpa-, Mitrophora- und Morchella-Gruppe.

Zur Anordnung der Ascomyceten — *Helvella*, — *Verpa*, (z. B. *V. conica*) — *Ptychoverpa* (= *V. bohemica*), — *Gyromitra*, — *Mitrophora* (= *M. hybrida*) und *M. rimosipes* — *Distantes* (*M. conica*, *M. elata*), — *Adnatae* (*M. esculenta*) — ist zu bemerken, dass es sich durchaus nicht um eine phylogenetische Entwicklungsreihe handelt, sondern um eine Anordnung nach einem einzigen Gesichtspunkt, — Reduktion des Marginalwachstums zu Gunsten des zentralen Wachstums — die aber auch nicht vollkommen konsequent (*Gyromitra*) eingehalten wird. Jede dieser Arten und Gruppen hat schon eine lange eigene Entwicklung zurückgelegt. Bei jeder solchen Betrachtung ist es von wesentlicher Bedeutung, Ursprüngliches und Abgeleitetes klar herauszustellen, soweit dies überhaupt möglich ist.

Gerade die Ascomyceten bieten uns nach einer Richtung hin wenig Schwierigkeiten: dem Verhalten des Deckgeflechtes. Wenn ich nun auf einige Unstimmigkeiten mit der Reihenfolge hinweisen darf, wolle man sich vor Augen halten, dass es sich um ein zweites Prinzip handelt, dass uns aber die wesentlichen Einteilungsfaktoren, nämlich das Verhalten und die Verteilung der Haplo- und besonders der Dikaryophase noch fehlen. Es liegen zwar Untersuchungen in dieser Richtung von Greis vor, die aber nicht als Grundlage für eine solche Auseinandersetzung dienen können.

Durch die Tatsache, dass ich bei *Gyromitra* eine Faltung, bzw. Wulstung nur eines Teiles der Trama beobachten konnte, hat sich die Erklärung der Wachstumserscheinungen von *Gyromitra* sehr erschwert. Da mir kein zahlreicheres, geeignetes Material zur Verfügung stand, war es mir leider nicht möglich, dieses Problem zu verfolgen.

Was das Deckgeflecht anlangt, sind wir in der Lage, das Ursprüngliche und das Abgeleitete zu unterscheiden. Ich habe am Beginn meiner Arbeit ausgeführt, dass das Deckgeflecht der Ascomyceten den Paraphysen homolog ist. Am Margo kann man unter günstigen Umständen den direkten Übergang von Paraphysen zum Deck-

geflecht verfolgen (vgl. *Morchella hybrida*). Daher stellt das Hymeniderm die einfachste Form dar. Das septierte Hymeniderm kann durch Aufblähen der einzelnen Zellen in ein Siroderm, durch wiederholte Verzweigung und durch Verflechtung in ein Plektosiroderm übergehen. Es kann auch beim Zerlegen des Derms in Warzen und Zotten zu einem Schizoplektosiroderm werden. Das Deckgeflecht kann aber auch als Paraderm entwickelt sein, das ebenfalls im Verhältnis zum Hymeniderm bereits einen abgeleiteten Zustand darstellt. Ein Epitrichoderma geht durch Umlegen der einzelnen Haare in eine Epitrichocutis über. Als primär erscheint mir ferner das Auskleiden des Hohlraumes mit einem Deckgeflecht, indem der Pilz auf einen natürlich gebildeten Hohlraum wie auf die Aussenwelt reagiert. Das Fehlen einer Innenauskleidung sehe ich für sekundär an.

Was ist nun zur Anordnung *Verpa* - *Mitrophora* - *Morchella* zu sagen? Die Reduktion des Margowachstums zugunsten der zentralen Wachstumszone steht unumstritten fest. Aber jeder weitere Versuch eines Ableitens einer Form aus der anderen muss an den anatomischen Eigenheiten scheitern.

Verpa zeigt niemals eine Auskleidung des Stielhohlraumes, die wir bei den Morcheln immer finden. Das Deckgeflecht des Stieles ist bei *Verpa* ein Paraderm mit einer Epitrichocutis. *Morchella rimosipes* zeigt dagegen ein sehr grosslumiges Siroderm mit einer Epiparatrihocutis, während *M. hybrida* von einem Schizoplektosiroderm bekleidet ist. Daraus ergibt sich die Folgerung, dass das Deckgeflecht von *M. hybrida* nicht von *Verpa* abgeleitet werden kann. Die übrigen Morcheln haben ein Plektosiroderm.

Der Ascophor von *Verpa* ist von einem Cortex mit spärlichem epicorticalem Trichoderma bekleidet. Am Margo habe ich keinen allmählichen Übergang der Paraphysen in den Cortex beobachten können. Man könnte aus den bei *Morchella hybrida* gemachten Erfahrungen folgern, dass auch der Cortex von *Verpa* so wie der von *M. hybrida* entstanden ist. Bei dieser Art kann man die Entwicklung vom Hymeniderm bis zum Cortex in der bereits geschilderten Weise verfolgen. *M. rimosipes* zeigt einen Übergang von Paraphysen über das Hymeniderm zu einem Siroderm, welches flache Kegel bilden kann. Während sich bei *M. conica* am Margo ein allmählicher Übergang des Deckgeflechtes, ein Mittelding zwischen Palisadoderma und Hymeniderm, in das Plektosiroderm verfolgen lässt, grenzt am Margo von *Morchella elata* eine schmale Paraphysenlage direkt an das Plektosiroderm. Der Ascophorhohlraum der beiden letztgenannten Morcheln ist ebenso wie der von *M. esculenta* von einem Plektosiroderm ausgekleidet. Auch in dieser Beziehung könnte man *Morchella* nicht von *Verpa* ableiten.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Zur Beantwortung der gestellten Fragen erwies sich die Untersuchung verschiedener Discomycetentypen als notwendig.

Karyologische Untersuchungen konnten mit Trockenmaterial nicht gemacht werden; daher blieb das Verteilungsprinzip der Haplo- und Dikaryophase ungeklärt. Die Trama kann verschieden aufgebaut sein.

Das Deckgeflecht ist den Paraphysen homolog. In der Margo-egend ist der Übergang meist deutlich zu verfolgen. Das Deckgeflecht des Stieles kann anders als das des Ascophors ausgebildet sein.

Falten, Wülste und Leisten wurden beobachtet. Als neues Ergebnis verdient die Erscheinung der Faltung, bzw. Wulstung eines Teiles der Trama erwähnt zu werden.

Verwachsungen konnten immer als solche nachgewiesen werden. In noch umbildungsfähigem Zustand konnten Verwachsungen aller Geflechtsteile einschliesslich Margo und Hymenium beobachtet werden.

An der Begrenzung des Stielhohlraumes kann neben der Stielwand auch der Zentralteil des Ascophors beteiligt sein. Der Hohlraum entsteht meist rhexilytisch. Vielfach wird er nachträglich mit einem Deckgeflecht ausgekleidet, dessen Anfangsstadien nachgewiesen werden.

Über das Morchelwachstum herrschten bisher folgende Meinungen:

1. Die Morchel ist aus zahlreichen Fruchtkörpern, die je einer *Peziza* entsprechen, zusammengesetzt.

2. Der Ascophor ist ganz oder teilweise mit dem Stiel verwachsen. Alveolen durch Querverbindungen der Verpel-Längswülste entstanden. Oberflächenvergrößerung durch Einschieben von Asci in das Hymenium.

3. Das Wachstum des Margo wird zu Gunsten eines interkalaren, zentrifugalen, an zahlreichen Stellen lokalisierten Wachstums rückgebildet. Das Wachstumsgeflecht ist das Deckgeflecht und nicht die Trama.

4. Leisten durch Verwachsung von Falten entstanden und so Morchelhabitus verwirklicht.

Meine Untersuchungen ergaben:

1. Zentripetales Wachstum von einer zentralen Wachstumszone (der Margo baut den freien Teil auf und kann auch mehr oder weniger rückgebildet sein).

2. Spitzenwachstum der Hyphen ist wahrscheinlich.

3. An der Stelle stärksten Wachstums ist weder ein Deckgeflecht noch ein Hymenium ausgebildet. Als Wachstumsgeflecht tritt nur die Trama auf.

4. Die in Bildung begriffenen Leisten von *Morchella* haben während ihres Wachstums eine sterile Schneide, die weder vom Hymenium noch vom Deckgeflecht umgeben ist. Auch hier dürfte Spitzenwachstum der Hyphen vorliegen.

Das Marginalwachstum wird zu Gunsten des Zentralwachstums rückgebildet. Eine Ableitung der Morchel von der Verpel scheitert an den anatomischen Verhältnissen des Deckgeflechtes.

Eine Zusammenstellung der neugeprägten Bezeichnungen und deren kurze Definition soll nun folgen:

Atrosiroderm: Siroderm (s. u.), dessen Hyphenwände mehr oder weniger geschwärzt (pigmentiert) sind.

Epicutistrichoderm: Trichoderm mit einer Cutis als Unterlage.

Epiparatrachocutis: Paratrachocutis (s. u.) mit einem anderen Geflecht als Unterlage.

Epiplectotrichoderm: Trichoderm, verflochten, mit einem anderen Deckgeflecht als Unterlage.

Euplectenchym: Geflecht aus bündelig verflochtenen Hyphen.

Paraprosenchym: Geflecht mit langgestreckten und kugeligen Zellen.

Paratrachocutis: Deckgeflecht aus annähernd periklinen Hyphen mit nahezu isodiametrischen Zellen.

Plectoderm: Deckgeflecht geschlossen, aus verflochtenen, antiklin verlaufenden Hyphen bestehend, die sich von den Trama-hyphen hinreichend unterscheiden.

Plectosiroderm: Deckgeflecht geschlossen, aus vorwiegend antiklinen, verflochtenen Hyphen bestehend, deren Zellen kettenförmig aneinander schliessen.

Schizopallisadoderm: Pallisadoderm, zerklüftet.

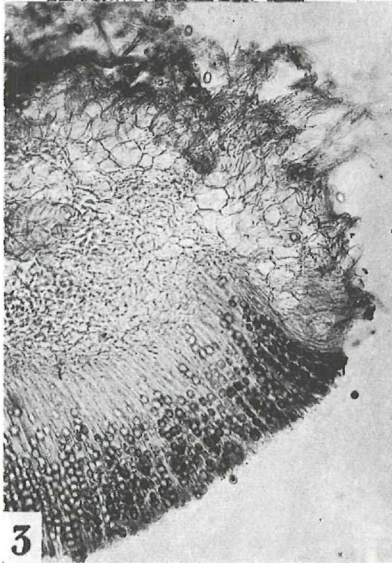
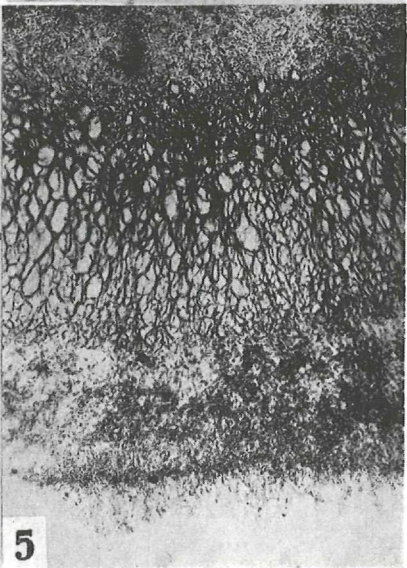
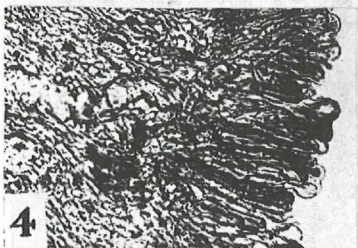
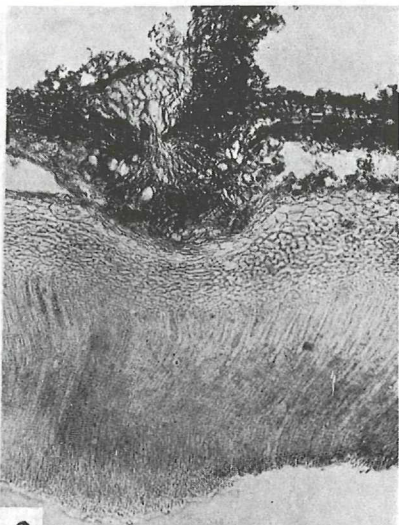
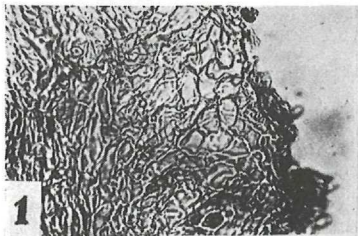
Schizoplectosiroderm: Plectosiroderm, zerklüftet.

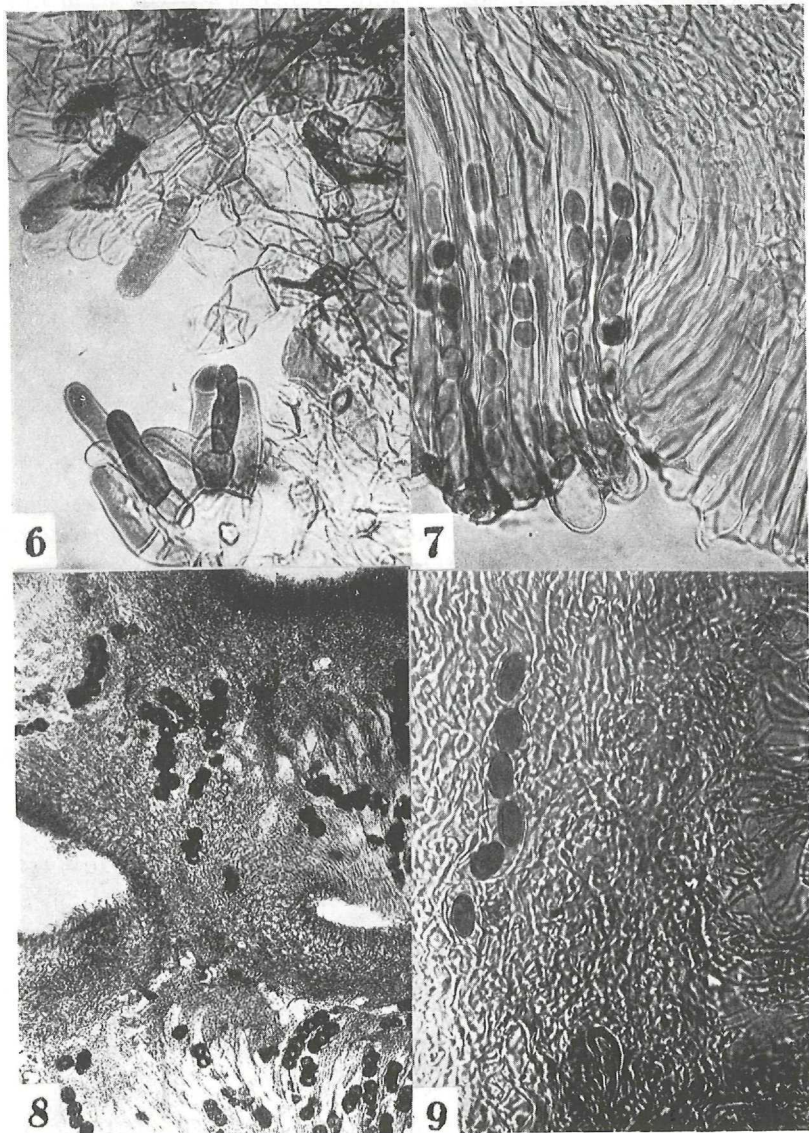
Septiertes Hymeniderm: Hymeniderm, Hyphen durch Querwände geteilt.

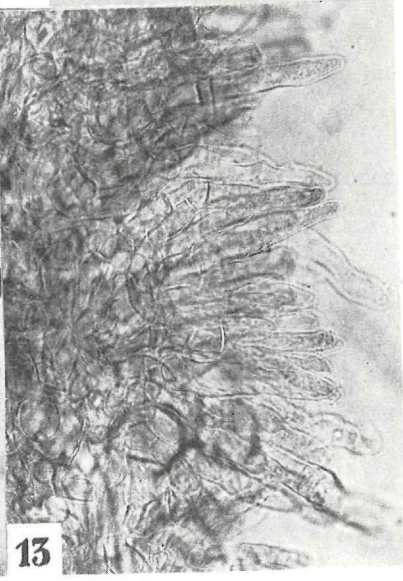
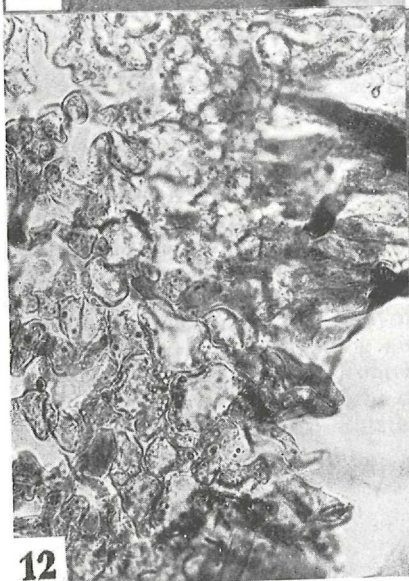
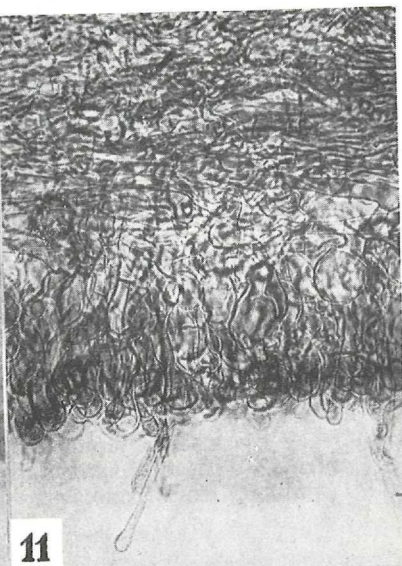
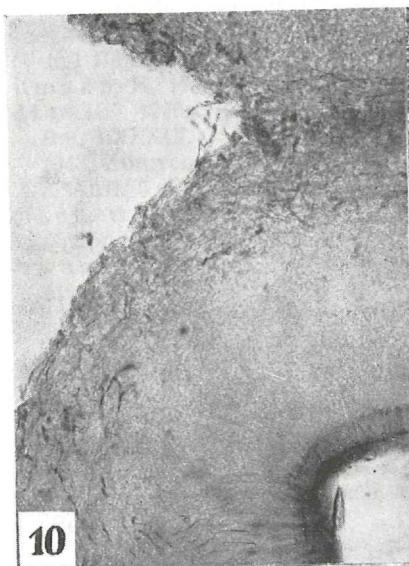
Siroderm: Hyphen des Deckgeflechtes antiklin, die Zellen kettenförmig aneinander schliessend.

VI. Literaturverzeichnis.

- Boudier, E., 1892, Notes sur les *Morchella bohemica* Kromb. et voisins, Bull. Soc. Myc. VIII. p. 141.
— 1907, Histoire et Classification des Discomycetes d'Europe, Klincksieck Paris.







- Corner, E. J. H., 1929, Studies in the morphology of *Discomycetes*:
I. The marginal growth of apothecia. II. The structure and development of the ascocarp. Transact. Brit. Myc. Soc. XIV.
- 1930, Studies in the morphology of *Discomycetes*. III. The Clavuleae. IV. The evolution of the ascocarp. Transact. Brit. Myc. Soc., XV.
- Dittrich, G., 1902, Zur Entwicklungsgeschichte der Helvellineen. Beitrag zur Biologie der Pflanzen, VIII.
- Fischer, Ed., 1897, Rabenhorst's Kryptogamenflora I, 5. Tuberaceen und Hemiasceen, Kummer, Leipzig.
- Gäumann, E., 1926, Vergleichende Morphologie der Pilze. Fischer, Jena.
- Greis, H., 1940, Befruchtungsarten bei *Morchella*. Jahrb. f. wiss. Bot. LXXXIX.
- 1943, Eumycetes, Allgemeiner Teil, in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenf. 2. Aufl. 5a I.
- Imbach, C. J., 1943, *Morchella* Dill. Bemerkungen zur *Mitrophora*-Gruppe. Schweiz. Zeitschrift f. Pilzkunde, V.
- Lohwag, H., 1939, Mykologische Studien XVI. Tuberineenstudien. Ann. Mycol. XXXVI.
- 1941, Anatomie der Asco- und Basidiomyceten, in Linsbauer's Handbuch d. Pflanzenanatomie, Bd. VI. 3. c.
- Lohwag, K., 1940, Zur Anatomie des Deckgeflechtes der Polyporaceen. Ann. Mycol. XXXVIII.
- Moser, M., 1943, Behandlung von Schnitten durch getrocknetes Pilzmaterial. Deutsche Blätter f. Pilzkunde 3/4.
- Rehm, H., 1896, in Rabenhorst's Kryptogamenflora I. 3, Leipzig.
- Wettstein, R., 1935, Handbuch der systematischen Botanik, Wien-Berlin.

Erklärung der Taf. I—III.

- Abb. 1. *Sclerotinia tuberosa*: Paraderm. 300×.
- Abb. 2. *Humaria Oocardii*: junger Pilz (in der oberen Bildhälfte das Substrat). 75×.
- Abb. 3. *Humaria Oocardii*: entwickeltes Apothecium. Margo. 75×.
- Abb. 4. *Helvella lacunosa*: Hymeniderm. 30×.
- Abb. 5. *Helvella elastica*: Stielbasis; als Deckgeflecht ein Siroderm, Schalenstruktur. 75×.
- Abb. 6. *Morchella elata*: Plectosiroderm. 300×.
- Abb. 7. *Morchella hybrida*: Leistenquerschnitt. 300×.
- Abb. 8. *Hydnотrya carnea*: Verwachsungen. 75×.
- Abb. 9. *Gyromitra esculenta*: subhymenialer Ascus. 30×.
- Abb. 10. *Gyromitra* sp.: Wulstung eines Teiles der Ascophorstroma. 75×.
- Abb. 11. *Helvella atra*: Deckgeflechtsbildung im Stielhohlraum. 300×.
- Abb. 12. *Morchella conica*: Geflecht der Scheitelalveole. 300×.
- Abb. 13. *Morchella esculenta*: Entstehung des Deckgeflechtes als Derm. 300×.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Moser-Rohrhofer Mariana

Artikel/Article: [Beitrag zur Anatomie der Discomyceten. Das Morchellaprobem. 56-119](#)