

Der Nodulus und die Organogenese während der frühen Fruchtkörperentwicklung von *Psilocybe cyanescens*

H. CLEMENÇON

Institut de Botanique Systématique,
Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne

Eingegangen am 7.12.1993

Cléménçon, H.: The nodulus and organogenesis during early fruit body development of *Psilocybe cyanescens*. Z. Mykol. 60 (1): 49–68.

Summary: The initiation of primordia of *Psilocybe cyanescens* and the subsequent development of the fruit body organs have been studied using microtome sections through material obtained in culture. Primordia appeared laterally on rhizomorphs. It was not possible to decide clearly whether this fungus is monovelangiocarpic or bivelangiocarpic, so the older term endogenous englobing both cases is preferred.

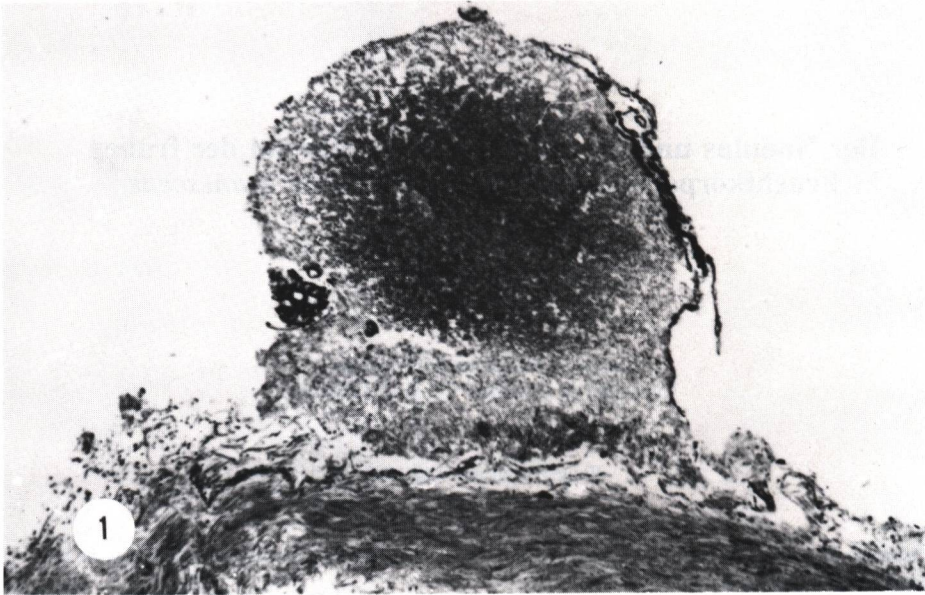
The primordium develops from a nodular organ that also occurs in many other Hymenomycetes including many Aphyllophorales. It is considered an independent and important organ, and a new term, the nodulus, is proposed for it.

Zusammenfassung: Anhand von Mikrotomschnitten wurden die Anlage von Primordien und deren Entwicklung zu jungen Fruchtkörpern von *Psilocybe cyanescens* untersucht. Primordien wuchsen seitlich aus Rhizomorphen aus. Da nicht klar entschieden werden kann, ob die Entwicklung monovelangiocarp oder bivelangiocarp verläuft, wird der ältere und übergeordnete Begriff endogen vorgezogen.

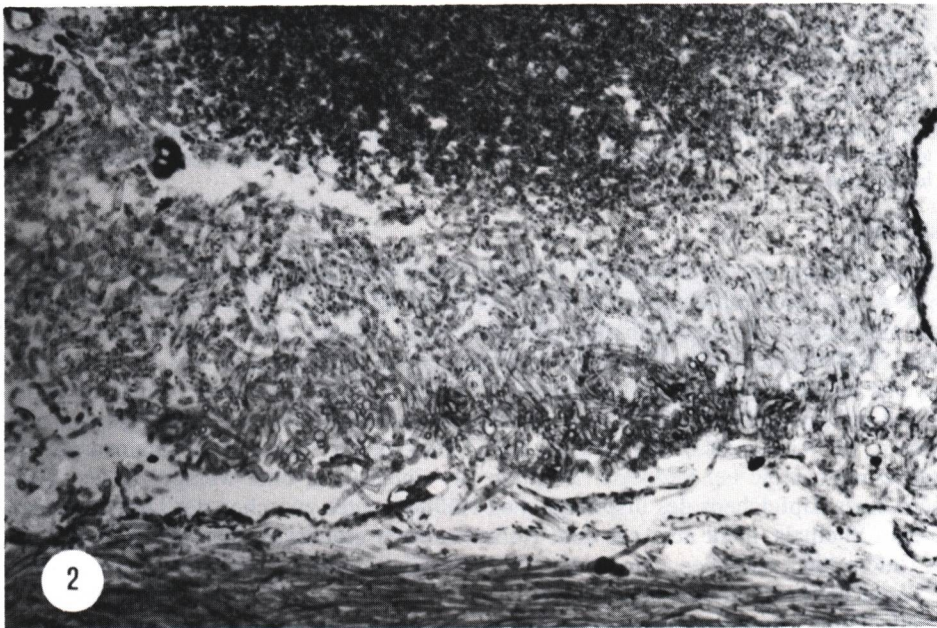
Die Primordialentwicklung geht von einem knopfähnlichen Organ aus, das bei sehr vielen Hymenomyceten, auch bei manchen Aphyllophoralen, auftritt. Es wird als selbständiges Organ angesehen und Nodulus genannt.

Einleitung

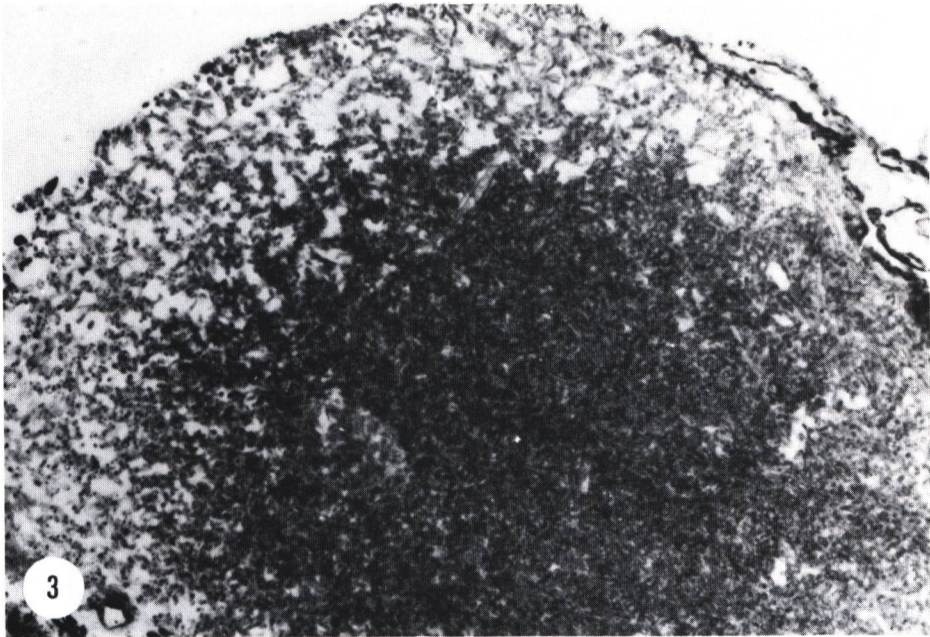
Es wurden bisher nur zwei namhafte Berichte über die Fruchtkörperentwicklung von *Psilocybe*-Arten veröffentlicht (HEIM 1958, REIJNDERS 1963). Alle sieben untersuchten Arten entwickeln sich innerhalb eines Hüllgeflechtes, das ein „velum universale innatum“ bildet (REIJNDERS 1948: 331, 335). Von den sieben Arten werden drei als bivelangiocarp, vier als monovelangiocarp angegeben (Tabelle 1). Dies könnte zur Annahme verleiten, daß innerhalb der Gattung zwei grundlegend verschiedene Entwicklungstypen vorkommen. In Wirklichkeit aber besteht der Unterschied zwischen Bivelangiocarpie und Monovelangiocarpie bei *Psilocybe* lediglich aus einem mehr oder weniger langen Überdauern eines Zipfelchens des ursprünglichen Hüllgeflechtes zwischen der Lamellenanlage und dem Stielhals, nicht aber aus dem Auftreten eines grundsätzlichen neuen Geflechtes. Der Unterschied zwischen den beiden Entwicklungsgängen ist quantitativ und graduell und damit der persönlichen Einschätzung des Beobachters unterworfen. Beim Betrachten der Bilder und beim Lesen der Beschreibungen der sieben untersuchten Arten wird die Willkür der Entscheidung deutlich spürbar.



Figur 1: Seitlich auf einer längs geschnittenen Rhizomorphe sitzender Nodulus von *Psilocybe cyanescens*. Der Nodulus befindet sich außerhalb der als zerklüftete Linie sichtbaren Rinde der Rhizomorphe und ist in einen dichten Kern und eine lockere Hülle gegliedert. Links unten und auf der rechten Seite des Nodulus sind Substrat-Teilchen sichtbar. 80:1.



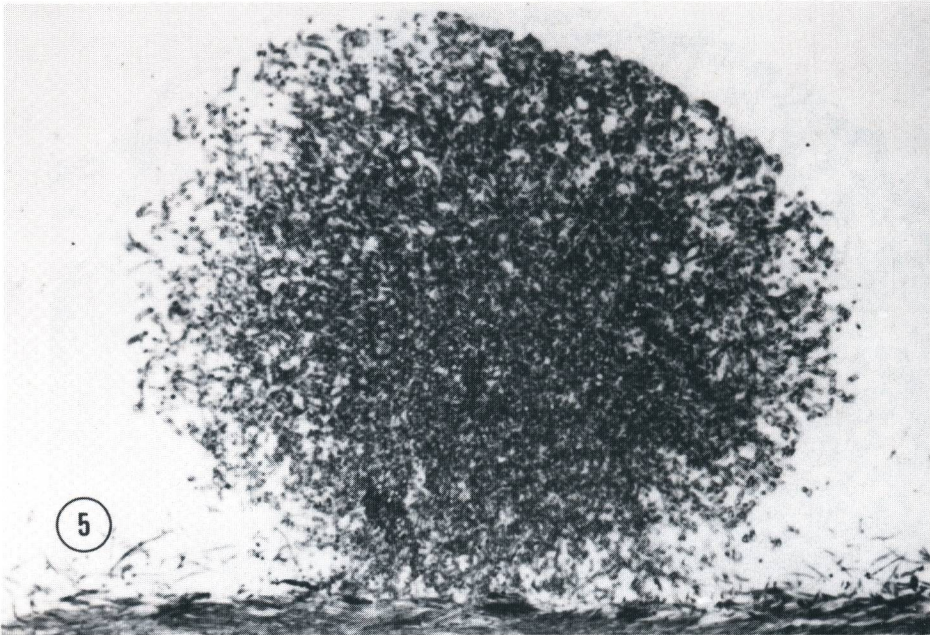
Figur 2: Ausschnitt aus Figur 1: Basaler Teil des Nodulus, auf der Rhizomorphe sitzend. 200:1.



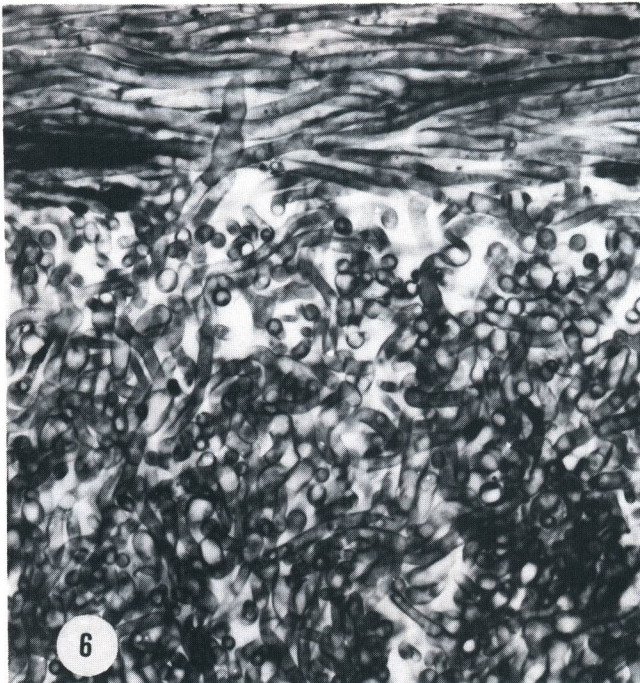
Figur 3: Ausschnitt aus Figur 1: Kern und Scheitel des Nodulus. 200:1.



Figur 4: Ausschnitt aus Figur 1: Verbindung der Basis des Nodulus mit der Rhizomorphe. 500:1.



Figur 5: Ein anderer Nodulus, ebenfalls auf einer längs geschnittenen Rhizomorphe sitzend, etwa gleich groß wie der Nodulus der Figur 1, aber weniger deutlich in Kern und Hülle gegliedert. 125:1.



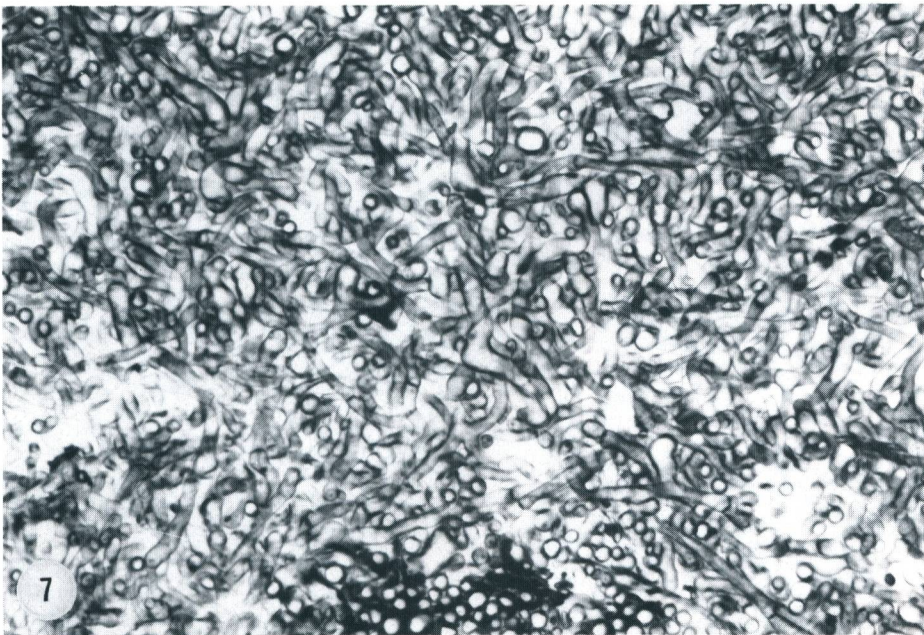
Figur 6: Ausschnitt aus Figur 5: Verbindung des Nodulus mit der Rhizomorphe. 500:1.

Tabelle 1: Bisherige Untersuchungen zur Entwicklung von *Psilocybe*-Arten

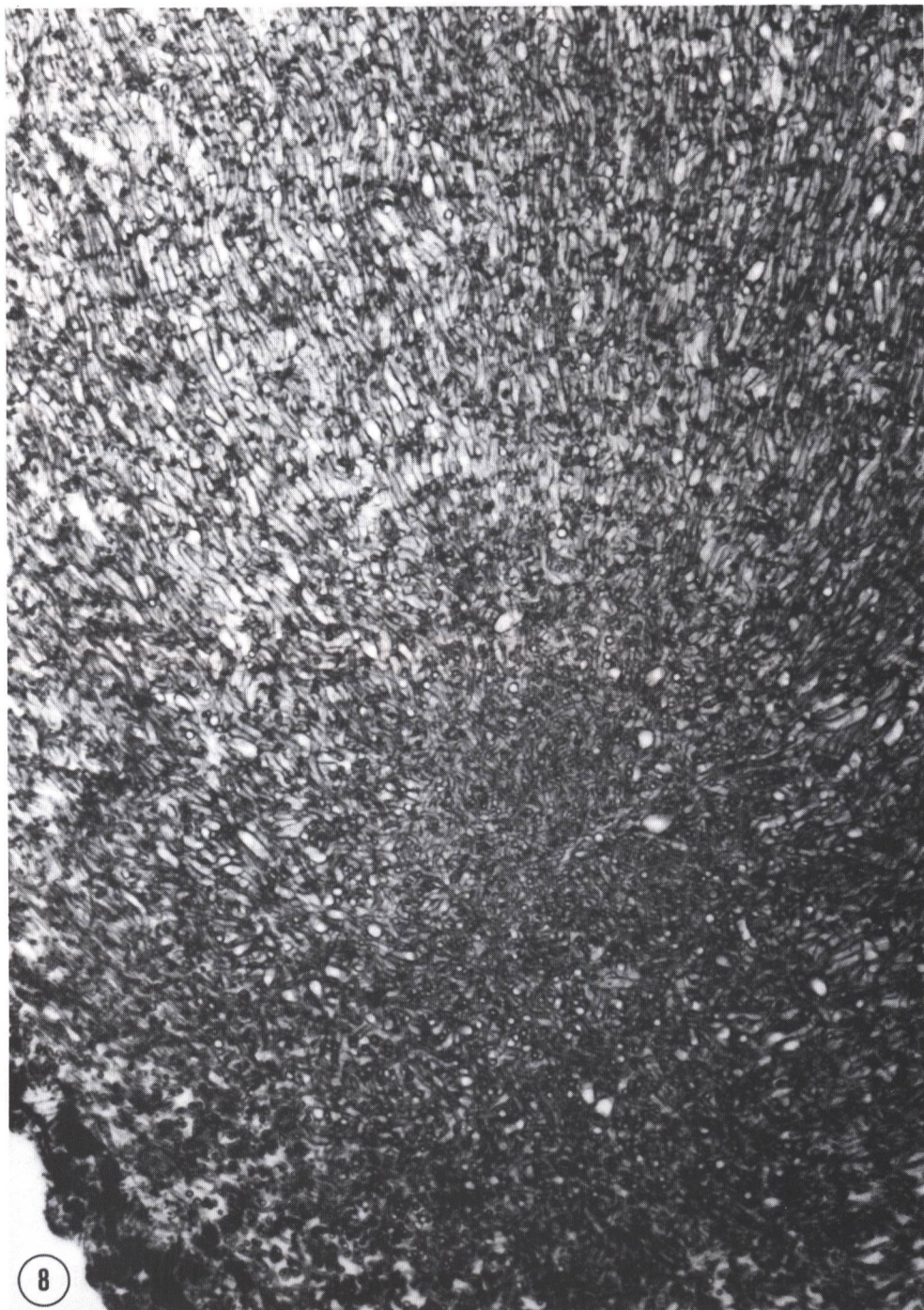
Sektion	Art	monovelangiocarp	bivelangiocarp	Autor
Psilocybe	<i>Ps. crobula</i>		•	Reijnders 1963
Merdariae	<i>Ps. coprophila</i>		•	Reijnders 1963
Caerulescentes	<i>Ps. caerulescens</i>	•		Heim 1958
	<i>Ps. cubensis</i>		•	Heim 1958
	<i>Ps. mexicana</i>	•		Heim 1958
	<i>Ps. semperviva</i>	•		Heim 1958
	<i>Ps. zapotecorum</i>	•		Heim 1958

In dieser Arbeit wird die Organogenese, also die Entstehung des Nodulus, des Stieles, des Hutes, der Huthaut, der Hymenialanlage und der Hymenialhöhle während der Fruchtkörperentwicklung von *Psilocybe cyanescens* aus der Sektion Caerulescentes beschrieben. In diesem Zusammenhang ist es von Bedeutung, daß der Hut dieses Pilzes klebrig ist und daß sich in der frühen Jugend eine flüchtige Cortina vom Hutrand zum Stiel spannt (KRIEGLSTEINER 1984, GUZMANN 1983).

Psilocybe cyanescens zeigt ein „velum universale innatum“ und ein überdauerndes Zipfelchen ursprünglichen Hüllgeflechtes zwischen der Lamellenanlage und dem Stielhals, aber es ist mit einigem Unbehagen verbunden, diesen Pilz klar als monovelangiocarp oder bivelangiocarp zu bezeichnen.



Figur 7: Basaler Teil eines dritten Nodulus und seine Verbindung mit einer Rhizomorphen, die hier quer geschnitten wurde. 500:1.



Figur 8: Untere Hälfte eines jungen Primordiums von *Psilocybe cyanescens*. Aus dem Nodulus (dichter Kern im unteren Drittel des Bildes) wachsen strahlig verlaufende Primordialhyphen nach oben aus. Der Nodulus sitzt auf seiner lockeren Hülle (am unteren Bildrand). Rhizomorphe nicht sichtbar. 200:1.



Figur 9: Junges, ellipsoidisches Primordium von *Psilocybe cyanescens* mit den Anlagen des Hutes und des Stieles auf dem Nodulus. Die Nodularhülle hat sich zum lockeren Velum universale entwickelt. 120:1.

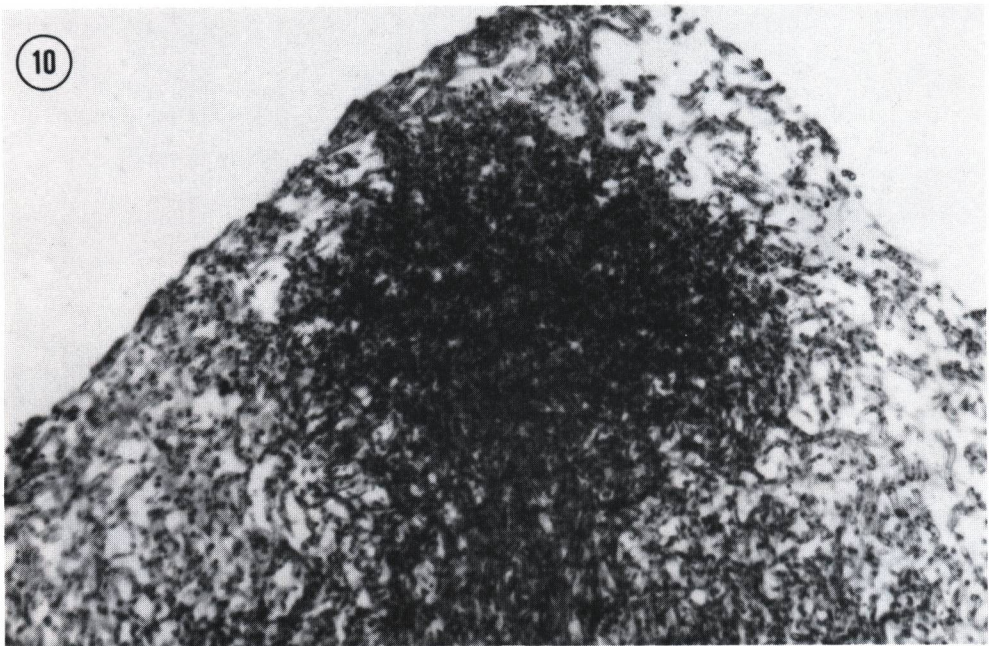
Material und Methoden

Psilocybe cyanescens Wakefield; Mycelkultur im Spätsommer 1990 von Herrn Dr. Jochen GARTZ, Institut für Biotechnologie in Leipzig, erhalten und auf ungefähr 1 kg sterilisierter Reiskörnern vorkultiviert. Der gut vom Mycel durchwachsene Reis wurde dann in etwa 15 Liter einer Reis-Borke-Stroh-Mischung eingerührt und in einem 20 Liter fassenden Plastikbehälter in einem ungeheizten Gewächshaus im Herbst 1990 aufgestellt. Im Frühjahr 1991 erschienen in den unsterilen Kulturen zahlreiche Fruchtkörper. Deren Anlagen wurden mit Glutaraldehyd fixiert, in Methacrylat eingebettet, mit dem Mikrotom geschnitten und die Schnitte mit Eisen-Zirkon-Hämatoxylin gefärbt (CLEMENÇON) 1990.

Die erste Anlage: Der Nodulus

Die Fruchtkörper von *Psilocybe cyanescens* wachsen seitlich aus weißen, fadendicken bis schnurdicken Rhizomorphen aus. Die Rhizomorphe besteht aus verwobenen Bündeln dünnwandiger Hyphen, umgeben von einer membranähnlichen, zerklüfteten Rinde zartwandiger, meist zusammengefallener Hyphen. Generative Hyphen durchbrechen die Rinde der Rhizomorphe und verflechten sich zu einem kugeligen Knöpfchen, für das hier die Bezeichnung Nodulus eingeführt wird.

Der junge Nodulus mißt etwa 0,7 mm im Durchmesser und besteht aus einem ungefähr 0,5 mm großen Kern dichten, wirren Geflechtes dünnwandiger, zylindrischer Hyphen, allseitig umgeben von einer locker geflochtenen, etwa 0,1 mm dicken Hülle (Fig. 1–3, 5). Die



Figur 10: Kugelige Hutanlage im Scheitel eines jungen Primordiums und seine Verbindung mit der Stielanlage, die am unteren Bildrand gerade noch sichtbar ist. Das Velum überzieht die ganze Hutanlage und ist noch nicht gelatinisiert. Es dringt auch zwischen die Hutanlage und die Stielanlage. 200:1.

Hyphenverbindung des Nodulus mit der Rhizomorphe wird in den Figuren 4, 6 und 7 gezeigt. Die Hyphen der Nodularhülle zeigen nach unserer Färbung kleine dunkelgraue Kügelchen unbekannter Funktion im Innern der Zellen (besonders gut sichtbar in der Fig. 4). Diese Kügelchen fehlen den Hyphen des Nodularkerns, sind aber in den äußeren Hüllhyphen älterer Primordien vorhanden und zeigen, daß das „velum universale“ die weiter entwickelte Nodularhülle ist (Fig. 12, 21).

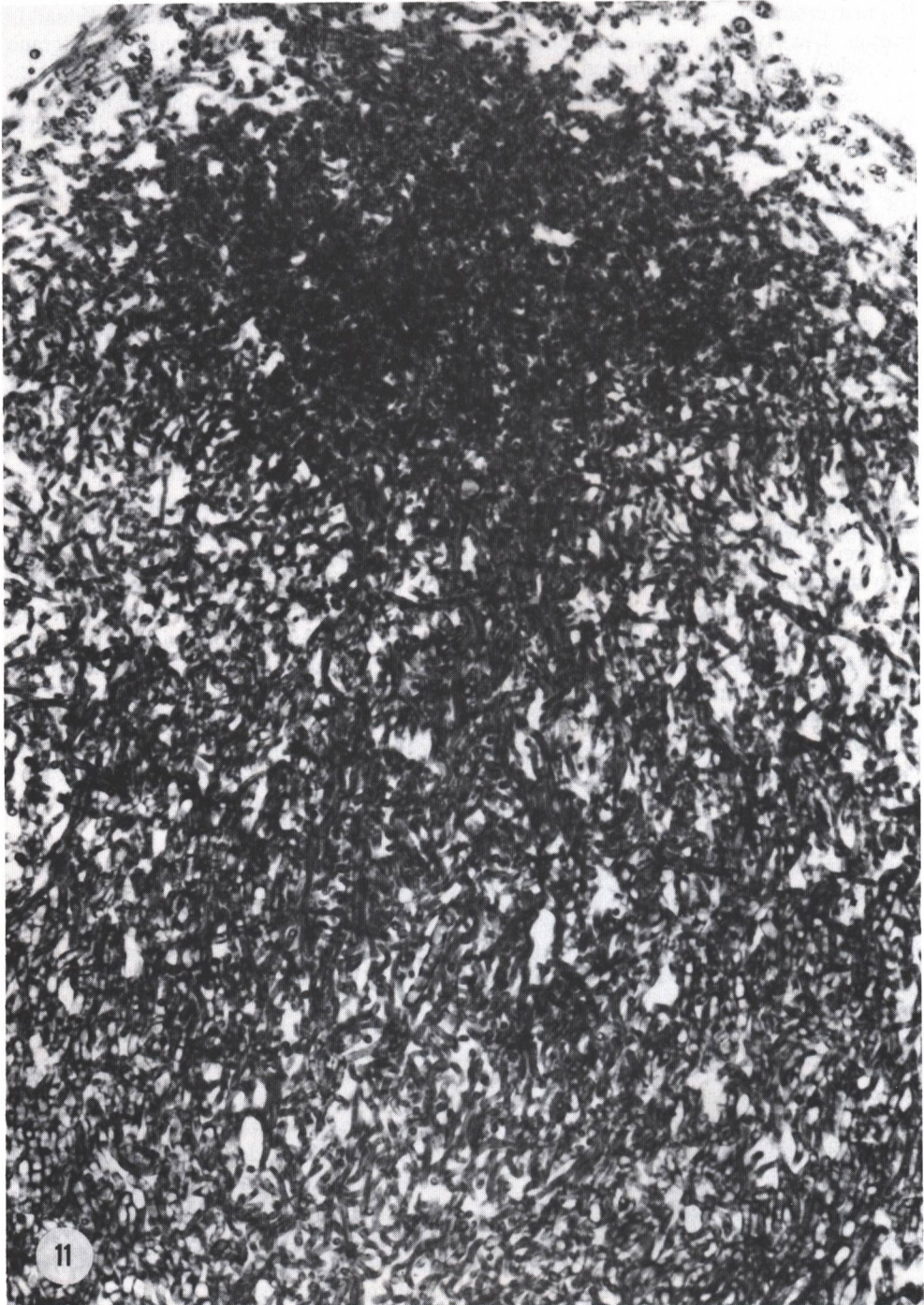
Die Entwicklung des Primordiums aus dem Nodulus

Der Nodulus von *Psilocybe cyanescens* geht ohne feststellbare Wartezeit zur nächsten Phase über, indem aus der oberen Hälfte seines Kernes vegetative Hyphen radial auswachsen (Fig. 8). Für diese Hyphen wird hier die Bezeichnung Primordialhyphen gebraucht. Die ersten Primordialhyphen sind schwach turgeszent gedehnt und verlaufen subregulär periklinal. Dadurch entsteht ein regelmäßig ellipsoidisches Primordium, in dessen Innern sich bereits die Anlagen des Stieles und des Hutes abzeichnen (Fig. 9). Diese zeigen in unseren Präparaten im Gegensatz zum rötlich gefärbten Nodulus einen mehr blauen Ton, was in den Fotografien als dunkleres Grau zum Ausdruck kommt. Die Hutanlage ist besonders dunkel, da hier die Hyphen stark gedrängt sind.

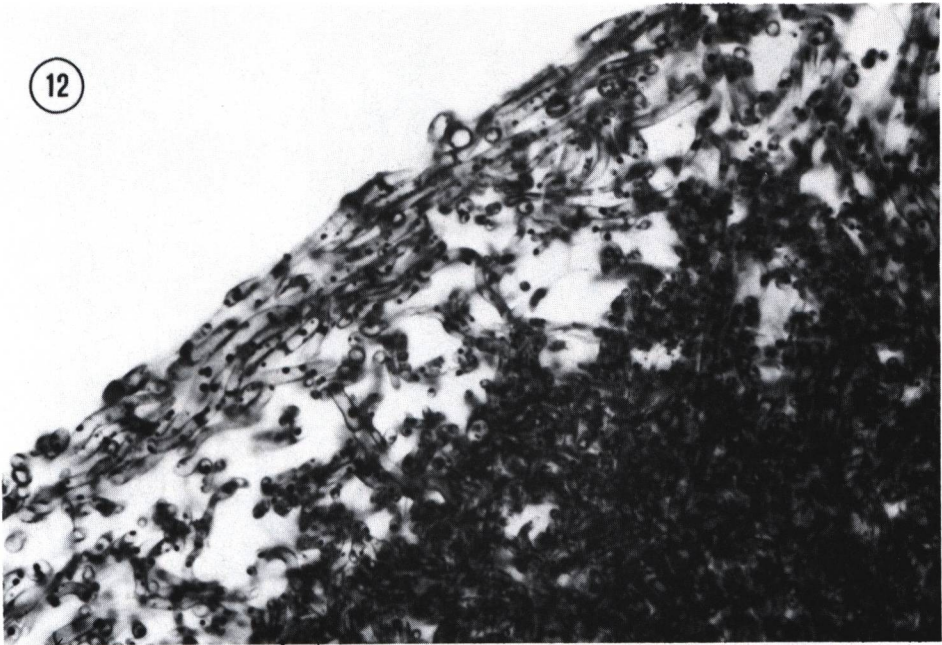
Die Anlage des Hutes ist zuerst etwa kugelig und mit der Stielanlage durch eine schmale Zone dichteren Geflechtes aufsteigender Hyphen verbunden (Fig. 10). Später wachsen seitlich von der Hutanlage radial gerichtete, sehr dünne, plasmareiche Hyphen aus, die bald nach unten umbiegen und zwischen den Hyphen des lockeren Velums nach außen und nach unten vordringen (Fig. 11, 22–24). Dadurch nimmt die Hutanlage an Volumen zu und wird etwas flacher. Der zukünftige Hutrand biegt sich in älteren Primordien nach innen um und wächst auf den Stielhals zu, ohne diesen je zu erreichen. Der Raum zwischen der Unterseite der Hutanlage und der Oberfläche des Stielhalses ist mit den wirren Hyphen der Primordialhülle locker aufgefüllt. Der zukünftige Stiel hat die Form eines breiten Kegels (Fig. 9). Er besteht aus schwach aufgeblähten, periklinen Hyphen mit subregulärem Verlauf. In der Stielachse ist bereits das künftige Mark als hellere Zone erkennbar. Die Markhyphen sind nicht gebläht und wirr angeordnet (Fig. 11, unterer Bildrand in der Mitte; Fig. 13).

Später streckt sich der Stiel, seine Hyphen werden gerade (Fig. 14). Die Hyphen der Stielröhre dehnen sich turgeszent (Fig. 15), strecken sich und dehnen das lockere Mark, dessen nicht aufgeblähte Hyphen im Stielhals längs ausgerichtet werden (Fig. 16), während sie im Basalteil noch wirr geflochten sind (Fig. 17). Im Zentrum des künftigen Hutes sind die auffallend dünnen Hyphen sehr dicht gepackt und wirr verflochten (Fig. 18). Im Nodularkern schwellen einige der Hyphen lokal stark an. Dadurch entsteht die charakteristische, heterogene Struktur (Fig. 19), auf die bereits verschiedene Autoren aufmerksam gemacht haben (z. B. ATKINSON 1914b: 377, REIJNDERS 1977).

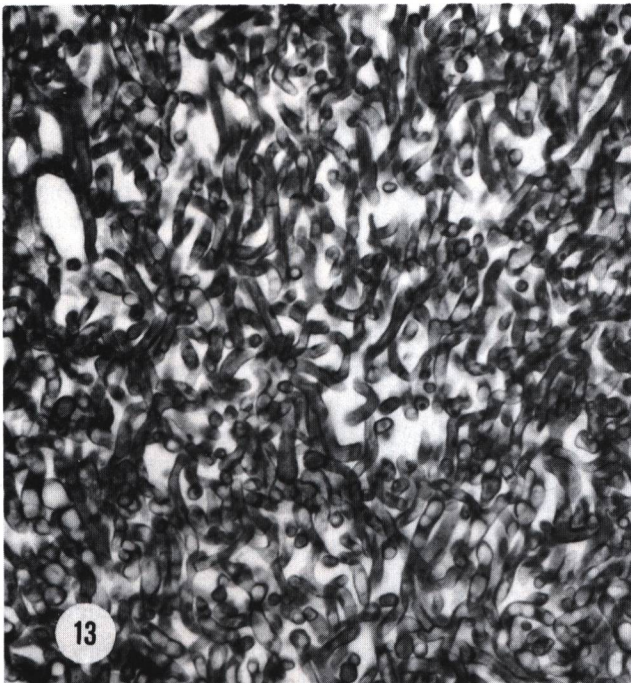
Bei weiter fortgeschrittenen Primordien hat sich der Stiel stark gestreckt. Das Velum universale überzieht das ganze Primordium. Die aus der Hutanlage wachsenden Hyphen verweben sich auf dem Scheitel des Hutes zu einer dichten Zone, der zukünftigen Huthaut (Fig. 20). Diese bleibt von Velum universale bedeckt, dessen Hyphen über dem Hut gelatinisieren (Fig. 20, 21). Die seitlich aus der Hutanlage wachsenden Hyphen biegen nach unten um und streben erst schräge nach außen und unten, was sich im Schnittbild durch eine Orientierung der Huthyphen schräg nach unten äußert (Fig. 22, 23). Diese dünnen Hyphen wachsen zwischen den Hyphen des lockeren Hüllgeflechtes durch das Hüllgeflecht hindurch. Sie färben sich dunkler als die Hüllhyphen und können leicht von diesen unterschieden werden.



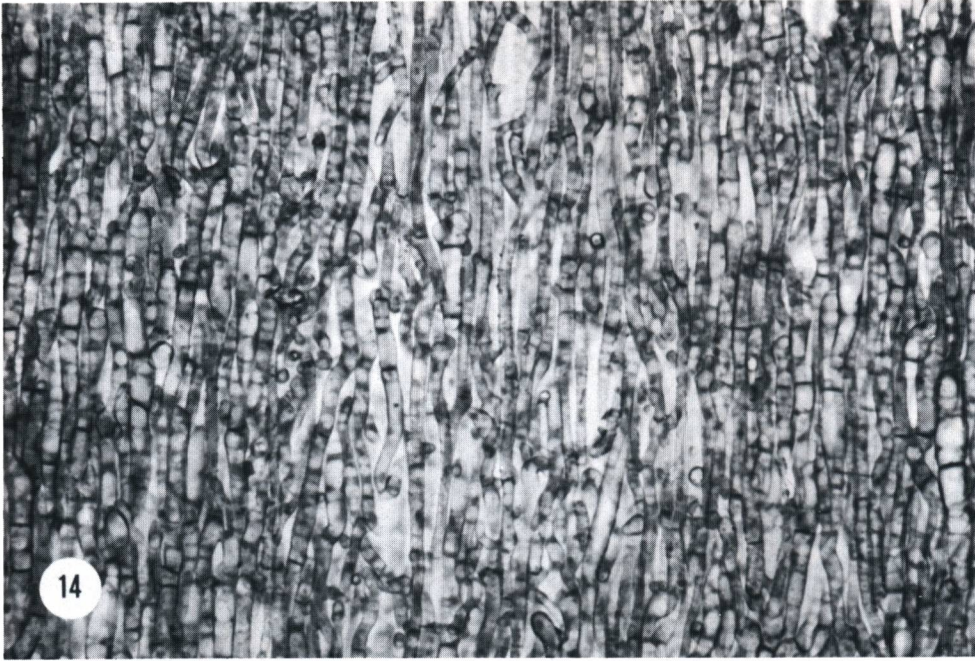
Figur 11: Etwas ältere Hutanlage im Scheitel eines Primordiums, dessen Velum am Scheitel immer noch nicht verschleimt ist. Von der Hutanlage wachsen zahlreiche sehr dünne Hyphen nach unten. Am unteren Bildrand ist in der Mitte das immer noch aus krausen Hyphen locker geflochtene Stielmark sichtbar. 200:1.



Figur 12: Ausschnitt aus dem oberen, linken Teil einer jungen Hutanlage aus sehr dicht gelagerten Hyphen, überdacht vom Velum universale, dessen Hyphen die charakteristischen Kügelchen der Nodularhülle zeigen. Das Velum ist noch nicht verschleimt. 500:1



Figur 13: Stielmark eines jungen Primordiums. Die Hyphen sind noch wirr verflochten. 500:1.



Figur 14: Ausschnitt aus der Stielmitte eines etwas älteren Primordiums dessen Stiel sich zu strecken begonnen hat. Die Hyphen der Stielröhre (rechts und links im Bild) sind bereits turgeszent erweitert und dicht gepackt, während die Hyphen des Markes lockerer liegen und zylindrisch bleiben. 500:1.



Figur 15: Stielröhre eines älteren Primordiums aus dicht gepackten, turgeszent erweiterten Hyphen. 200:1.



Figur 16: Mark im Stielhals desselben Primordiums der Figur 15. Die zylindrischen Hyphen sind auseinandergezogen worden. 200:1.

Mit fortschreitender Entwicklung nimmt das Volumen aller Teile durch Hyphenverzweigungen und Hyphenwachstum zu. Die Hyphen des Hutrandes biegen immer mehr nach innen ein und werden immer zahlreicher. Der Stiel streckt sich und entfernt die Hutanlage immer mehr vom Stielhals. Da das Hüllgeflecht nicht im selben Maß mitwächst, werden dessen Hyphen zwischen Hut und Stielhals auseinandergezogen. Auf diese Weise entsteht unter dem Hutrand eine Ringzone sehr lockeren Geflechtes und schließlich eine Hymenialhöhle (Fig. 24), in die später wohl die Lamellen hinabwachsen (die Beobachtungen wurden abgebrochen, bevor die Primordien dieses Stadium erreicht hatten).

Das Primordium besteht nun aus einem immer noch vom Stiel deutlich verschiedenen Nodulus und einem in Stiel und Hut gegliederten, von einem Hüllgeflecht völlig umgebenen, endogenen Pilz, dessen Hutrand gegen den Stielhals zuwächst. Der Nodulus ist zur Basis des Stieles geworden, die aber nie knollig wird. Der Hut trägt auf seiner Oberseite die Huthaut unter dem dicken, gelatinösen Velum, das auf dem reifen Hut die klebrige Oberschicht bildet. Diese wird in manchen Beschreibungen für die Huthaut gehalten. Auf der Hutunterseite hat sich eine dichte Palisade gebildet, die das Dach und die Außenwand der Primordialhöhle bildet. Das Velum universale seitlich dieser Höhle bildet die Cortina.

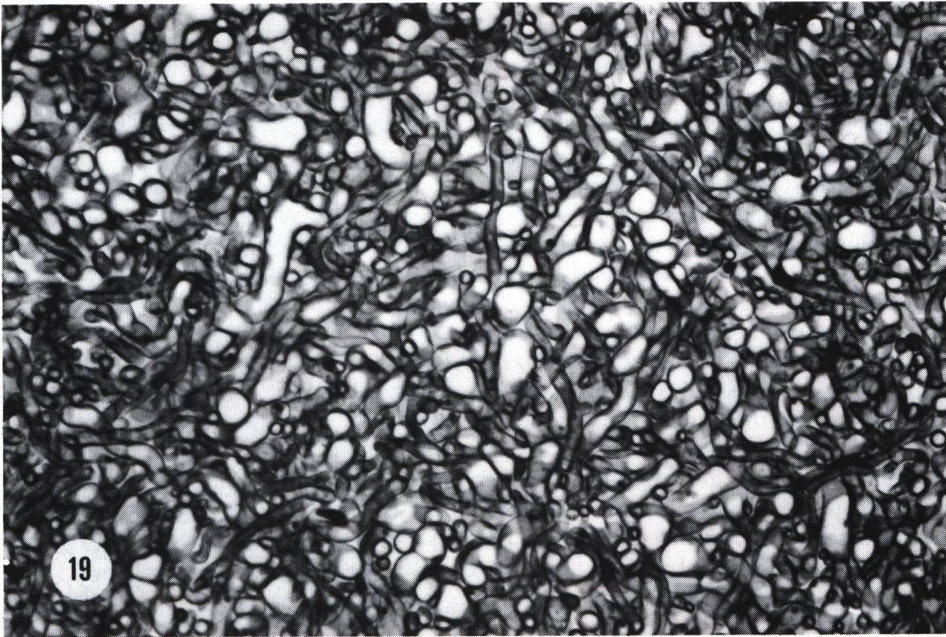
Damit sind die wesentlichen Aspekte der Organogenese erfaßt, und es erübrigt sich im Rahmen der vorliegenden Arbeit, die weitere Entwicklung zu beobachten.



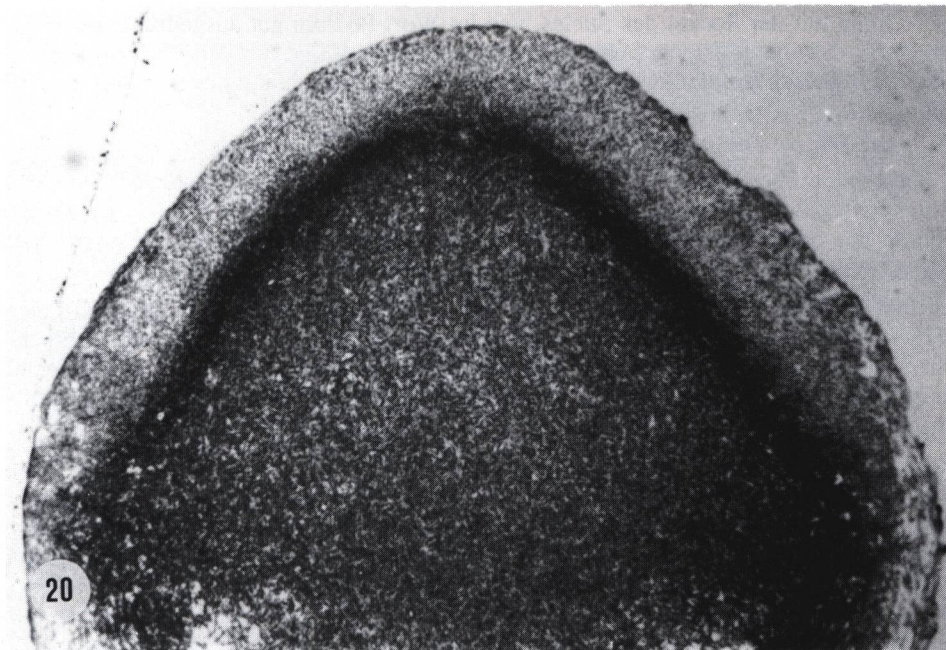
Figur 17: Mark im Stielhals desselben Primordiums der Figuren 15 und 16, knapp über dem Nodulus. Die Hyphen sind noch wirr und liegen dichter gepackt als im Stielhals. 200:1.



Figur 18: Mitte der Hutanlage eines älteren Primordiums, aus dünnen, dicht gepackten Hyphen geflochten. 500:1.



Figur 19: Nodus desselben Primordiums der Figur 18, seine heterogene Struktur zeigend. 500:1.



Figur 20: Hut eines fortgeschrittenen Primordiums mit sehr dichter, fast kompakt schwarz erscheinender Huthaut und darüber liegendem, stark verschleimtem Velum. Der Hutrand hat sich etwas eingerollt. Zwischen dem Hutrand und dem Stiel ist die Hymenialhöhle gerade noch sichtbar. 80:1.

Diskussion

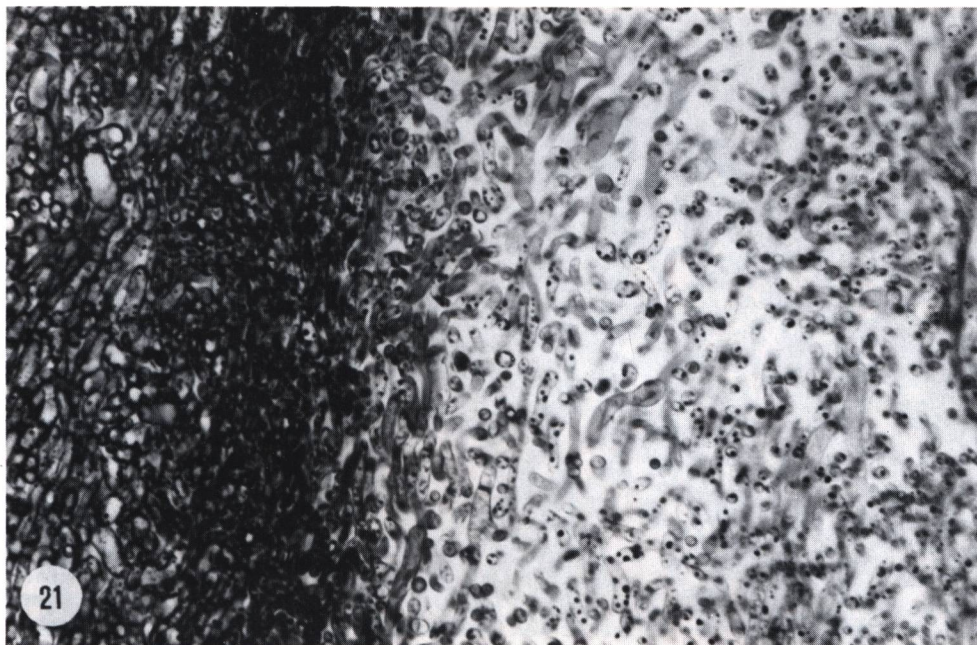
Das primordiale Hüllgeflecht bildet ein Velum universale, das über dem Hut stark verschleimt, sonst jedoch trocken bleibt und eine deutliche, wenn auch flüchtige Cortina bildet. Zwischen dem Stielhals und der Hymenialanlage bleibt eine schwächliche Ringzone des Geflechtes der Primordialhülle einige Zeit lang bestehen, verschwindet aber später und trägt nur wenig zur Cortina bei. Dieses flüchtige „Lipsanenchym“ (s. REIJNDERS 1963) macht es möglich, *Psilocybe cyanescens* als potentiell bivelangiocarp zu betrachten. Dies befriedigt jedoch nicht ganz, da sowohl das Velum universale als auch die Cortina ein und dasselbe Hüllgeflecht sind, und da das Lipsanenchym keine oder nur eine sehr schwache eigene Entwicklung zeigt. Es ist deshalb vielleicht besser, diesen Pilz trotz des Vorkommens einer Cortina als monovelangiocarp zu bezeichnen, aber eine befriedigende Antwort auf diese Frage ist im Rahmen dieser Terminologie kaum zu finden. Dieses Beispiel zeigt, daß die Entscheidung über Monovelangiocarpie und Bivelangiocarpie oft eine Ermessensfrage ist und der Willkür des Autors unterworfen sein kann. Es ist vielleicht in solchen Fällen besser auf eine Unterscheidung zu verzichten und diese Entwicklung (oder diese Pilze) endogen zu nennen. Dies ist ein übergeordneter, von frühen amerikanischen Mykologen geprägter Begriff zur Bezeichnung einer völlig im Innern eines primordialen Hüllgeflechtes ablaufenden Entwicklung (oder eines Pilzes mit solcher Organogenese), ohne auf die tatsächlichen oder vermuteten Velumverhältnisse einzugehen (z. B. ATKINSON 1915, BLIZZARD 1917, DOUGLAS 1918, McDOUGALL 1919).

Besondere Diskussion verlangt der **Nodulus**. Schon ATKINSON (1914b) hat erkannt, daß die knollige Stielbasis von *Amanita* nicht zum Stiel gehört, und er hat dies auch klar und deutlich gesagt. Er ging sogar so weit, für dieses Organ die Bezeichnung „Podium“ in Betracht zu ziehen, ohne jedoch den formellen Vorschlag zu machen. Für ATKINSON war dieses Organ nur der Sockel des Stieles, wie im Wort Podium gut ausgedrückt ist. Heute wissen wir, daß dieses Organ weit größere Bedeutung hat, und deshalb wäre es unglücklich, ATKINSONS Bezeichnung wieder aufzunehmen, besonders da sie nie Anklang gefunden hat.

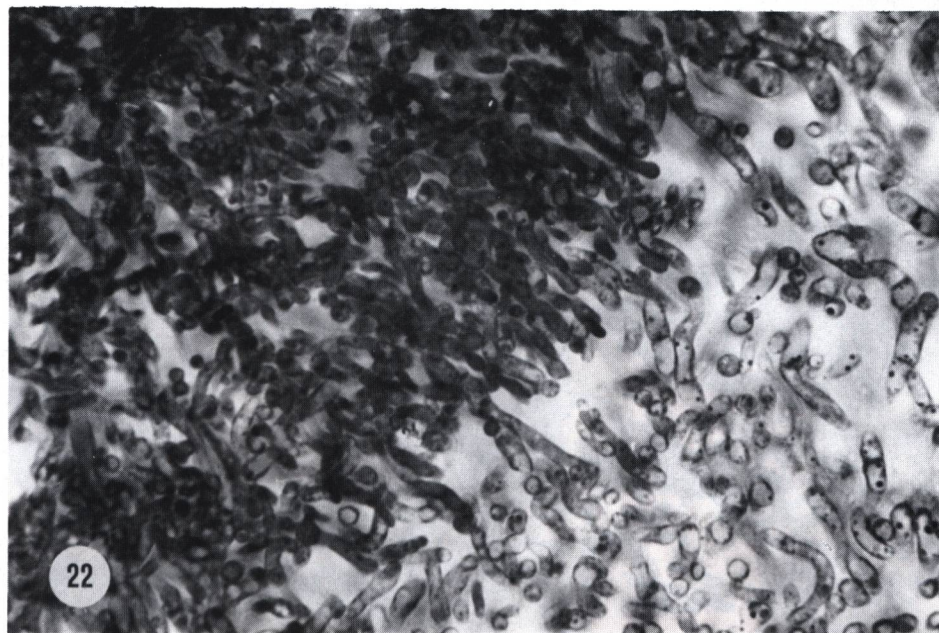
Auch REIJNDERS (1977) schreibt dem Nodulus besondere Bedeutung als Ausgangspunkt der Blätterpilzprimordien zu und unterstreicht seine anatomischen Eigenheiten. Da dieser Autor vorwiegend mit Blätterpilzen gearbeitet hat, versteht auch er den Nodulus als Basalknolle des Stieles, wenn auch als besonders wichtiges Organ. Er hält auch fest, daß entsprechende Stielknollen den Aphyllophoraleen fehle.

MORIMOTO, SUDA & SAGARA (1982) haben experimentell gezeigt, daß sich junge, knollige Organe von *Coprinus stercorearius* je nach Kulturbedingungen einmal zu Fruchtkörpern ein andermal zu Sklerotien entwickeln. Damit wurde zum erstenmal experimentell gezeigt, daß Sklerotien und Primordien homolog sind, daß sich beide aus einem Nodulus entwickeln können.

Der Nodulus ist nicht ein Primordium, sondern ein selbständiges Organ, das bei sehr vielen Hymenomyceten, auch bei Aphyllophoraleen auftritt (unveröffentlichte Beobachtung) und als Ausgangspunkt der weiteren Entwicklung zu betrachten ist. Er kann sich durch Hyphenwachstum und Differenzierung zu einem Primordium entwickeln, durch Sklerifikation zu einem Sklerotium werden oder Basidien tragen (z. B. in Kulturen von *Lyophyllum tylicolor*, unveröffentlichte Beobachtung). In Termitennestern bilden die Arten von *Termitomyces* und *Sinotermitomyces* die Termitosphaeren („mycotêtes“), die nach HEIM (1977) zu Fruchtkörpern auswachsen können und damit ihre Homologie anzeigen. Auch sie sind Noduli.



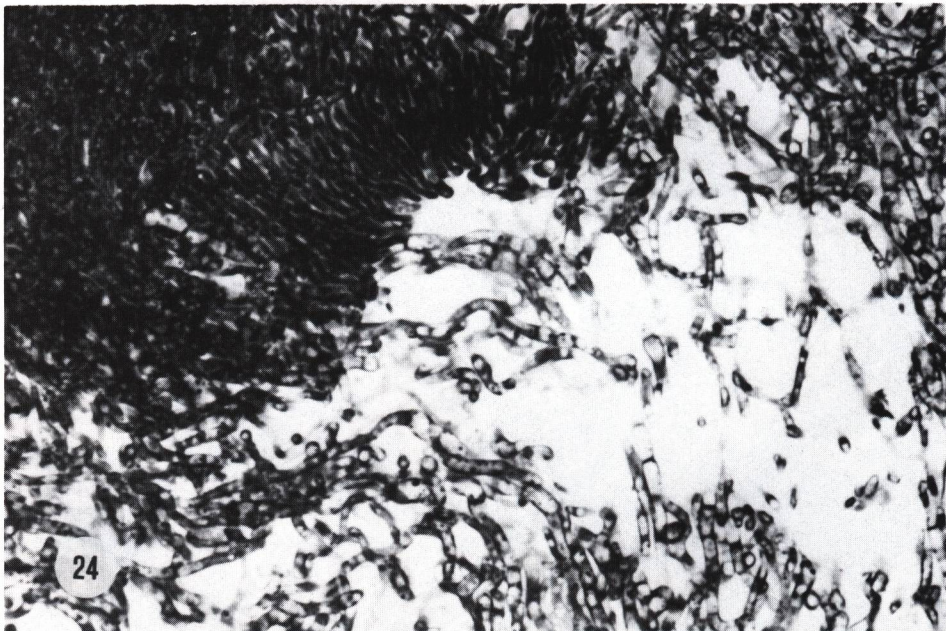
Figur 21: Ausschnitt aus dem Hut des Primordiums der Figur 20 (anderer Schnitt, rechte Hutseite). Die Huttrama ist links im Bild, daneben befindet sich die sehr dichte Huthaut und darüber das gelatinisierte Velum, dessen Hyphen die charakteristischen Tröpfchen der Nodularhülle zeigen. 500:1.



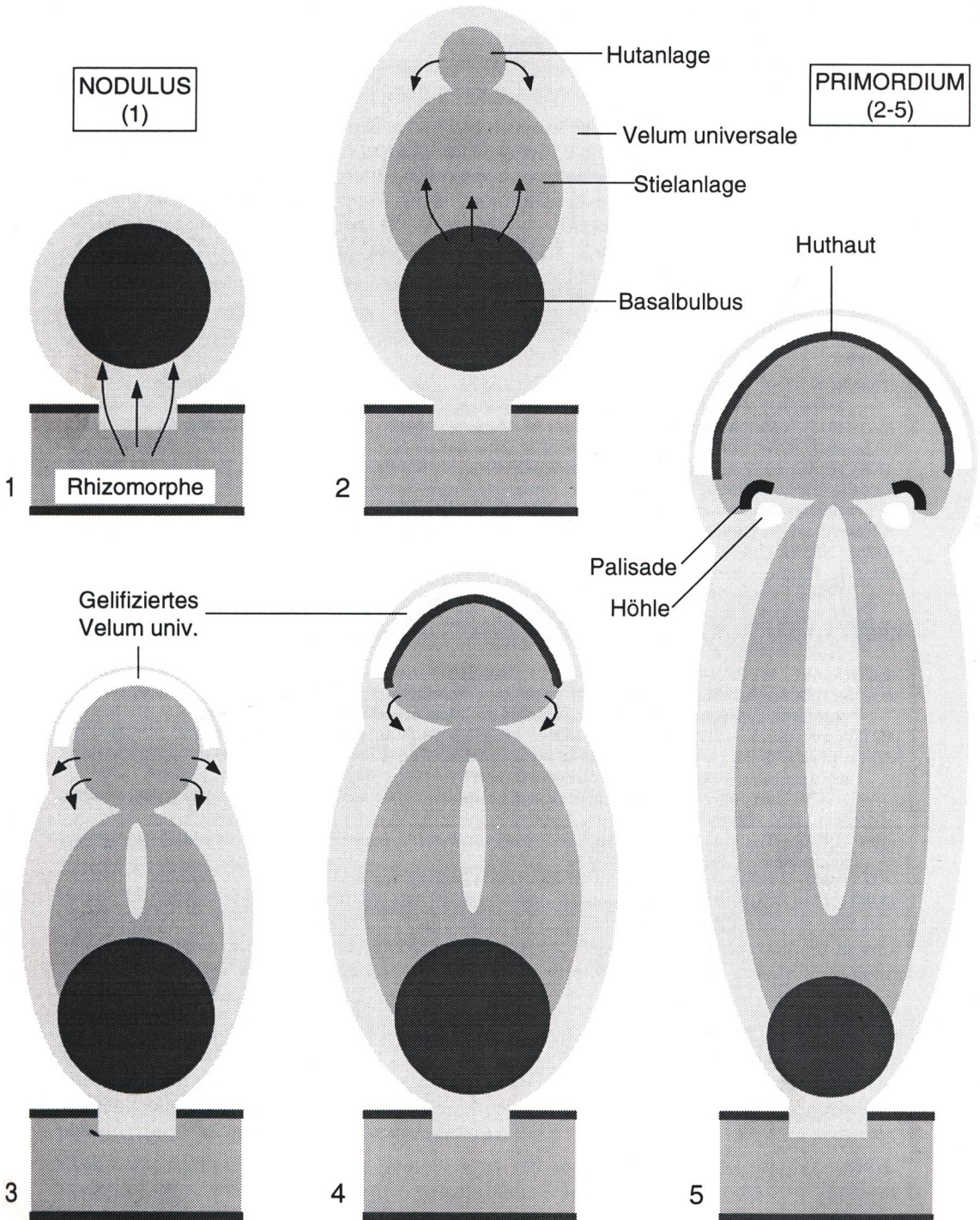
Figur 22: Rechter, unterer Rand der Hutanlage eines jungen Primordiums von *Psilocybe cyanescens* mit schräge herabwachsenden Hyphen. Links oben Trama der Hutanlage, links unten die Hyphen des Velums mit den charakteristischen Kügelchen in den Zellen. 800:1.



Figur 23: Rechter, unterer Rand der Hutanlage eines etwas älteren Primordiums mit zahlreichen senkrecht herabwachsenden Hyphen. Unter dem Hut die ersten Anzeichen der Hymenialhöhle. 500:1.



Figur 24: Linker Hutrand eines älteren Primordiums. Die herabwachsenden Hyphen haben sich zu einer Palisade zusammengeschlossen. Der Hutrand biegt sich in Richtung Stiel ein. Die Hymenialhöhle ist größer geworden. 500:1.



Figur 25: Schema der Organogenese bei *Psilocybe cyanescens*. Seitlich auf einer Rhizomorpe wächst erst ein Nodulus (1), aus dem später das Fruchtkörper-Primordium (2-5) hervorgeht. Die Pfeile im Innern der Figuren zeigen die Wachstumsrichtungen der Hyphen an. Die Nodularhülle wird zum Velum, das über dem Hut verschleimt, sonst aber trocken bleibt. Der Nodularkern wird zum (unauffälligen) Basalbulbus des Stieles.

Es ist wohl an der Zeit, dieses knollige Stadium mit so vielen Potenzen als eine eigene Entwicklungsetappe zu verstehen und seine Eigenständigkeit durch eine eigene Bezeichnung zu unterstreichen. Da ATKINSONs Podium zu eng gedacht ist, wird hier vorgeschlagen, nicht einen funktionellen, sondern einen morphologisch-beschreibenden Begriff zu gebrauchen: der Nodulus.

In verschiedenen Veröffentlichungen über die Fruchtkörperentwicklung der Hymenomyce-ten kann der Nodulus erkannt werden, auch wenn die Autoren ihn nicht speziell beschrieben haben. So finden wir ihn etwa bei *Coprinus curtus*, *Coprinus hexagonosporus* (REIJNDERS 1979), bei *Coprinus tomentosus* (CHOW 1932), bei *Galerina paludosa* (REIJNDERS 1948), *Lepiota clypeolaria* (ATKINSON 1914a) und *Pholiota flammans* (SAWYER 1917), um nur einige wenige zu nennen.

Literatur

- ATKINSON, G. F. (1914a) – The development of *Lepiota clypeolaria*. Ann. Mycol. 12: 346–356.
 – (1914b) – The development of *Amanitopsis vaginata*. Ann. Mycol. 12: 369–392.
 – (1915) – Morphology and Development of *Agaricus rodmani*. – Proc. Amer. Phil. Soc. 54: 309–343.
 BLIZZARD, A. W. (1917) – The development of some species of *Agaricus*. Amer. J. Bot. 4: 221–240.
 CHOW, C. H. (1932) – Le cycle évolutif du *Coprinus tomentosus*, Fries ex Bulliard. Le Botaniste 24: 187–208.
 CLEMENÇON, H. (1990) – Fixierung, Einbettung und Schnittfärbungen für die plectologische Untersuchung von Hymenomyce-ten mit dem Lichtmikroskop. – Mycol. Helv. 3: 451–466.
 DOUGLAS, G. E. (1918) – The development of some exogenous species of *Agaricus*. Amer. J. Bot. 5: 36–54.
 GUZMANN, G. (1983) – The genus *Psilocybe*. Beihefte Nova Hedwigia 74. Cramer, Vaduz.
 HEIM, R. (1977) – Termites et champignons. éd. Boubée, Paris, Collection „Faunes et Flores actuelles“.
 – (1958) – Caractères embryologiques des Géophiles hallucinogènes. In: Les champignons hallucinogènes du Mexique. Ed. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris S. 199–205, 4 Tafeln.
 KRIEGLSTEINER, G. J. (1984) – Studien zum *Psilocybe-cyanescens*-Komplex in Europa. Beiträge zur Kenntnisse der Pilze Mitteleuropas I: 61–94.
 McDOUGALL, W. B. (1919) – Development of *Stropharia epimyces*. Bot. Gazette 67: 258–263.
 MORIMOTO, N., S. SUDA & N. SAGARA (1982) – The effects of urea on the vegetative and reproductive growth of *Coprinus stercorearius* in pure culture. Trans. mycol. soc. Japan 23: 79–83.
 MOSS, E. H. (1923) – Developmental studies in the genus *Collybia*. Trans. Royal Canad. Inst. 14: 321–335.
 REIJNDERS, A. F. M. (1948) – Etudes sur le développement et l'organisation histologique des carpophores dans les Agaricales. Rec. trav. bot. Néerl. 41: 213–396.
 – (1963) – Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. Junk, Den Haag.
 – (1977) – The histogenesis of bulb- and trama tissue of the higher Basidiomycetes and its phylogenetic implications. – Persoonia 9: 329–361.
 – (1979) – Developmental anatomy of *Coprinus*. Persoonia 10: 383–424.
 SAWYER, W. H. (1917) – Development of some species of *Pholiota*. Bot. Gazette 64: 206–228.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

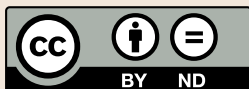
Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
(Name der Heftreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der [Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz](#) (CC BY-ND 4.0).



- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigegebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [60_1994](#)

Autor(en)/Author(s): Clemencon Heinz

Artikel/Article: [Der Nodulus und die Organogenese während der frühen Fruchtkörperentwicklung von Psilocybe cyanescens 49-68](#)