

Neue Beobachtungen zur Primordialentwicklung von *Asterophora parasitica* (Tricholomataceae, Agaricales, Agaricomycetes)

HEINZ CLÉMENÇON

CLÉMENÇON, H. (2011): New Observations on the Primordial Development of *Asterophora parasitica*. Z. Mykol. 77/1: 3-18

Key words: Carpogenesis, metablema, cauloblema, chlamydospores, nodule, primordium

Zusammenfassung: Das Mycelium von *Asterophora parasitica* wächst sowohl zwischen als auch in den Hyphen, Basidien, Zystiden und oft sogar den Sporen des befallenen Täublings und bildet auf dessen Oberfläche dünne gelatinöse Flecken. Die Primordien entstehen im Wirtsgewebe knapp unter der Oberfläche oder in den gelatinösen Flecken. Ein Caulometablem und der Hutrand bilden bisweilen eine vorübergehende und unvollständige sekundäre Hymenialhöhle.

Chlamydosporen treten bereits im Mycelium und auch in jungen Primordien auf. Das Gewebe der Primordien ist gelatinös und beherbergt oft große, gelatinöse Kolonien nicht näher bestimmter Bakterien. Neben echten Schnallen begegnet man bisweilen auch Pseudoschnallen. *Asterophora parasitica* gilt in der Literatur als gymnocarp (das ist eine Annäherung), aber es ist einfacher, diesen Pilz exocarp caulometablemat als «gymnocarp mit vorübergehender sekundärer Angiocarpie» zu nennen.

Abstract: The mycelium of *Asterophora parasitica* grows among and within the hyphae, basidia, cystidia and sometimes even within the spores of the *Russula* host and forms gelatinous patches on the latter's surface. The primordia are initiated slightly buried within the host's context or in the gelatinous patches on its surface. A caulometablema and the pileus margin sometimes form a temporary and incomplete secondary hymenial cavity. Chlamydospores occur in the mycelium and also in young primordia. The primordial context is gelatinous and often harbors big, gelatinous colonies of unidentified bacteria. The hyphae bear true clamp connections and sometimes also pseudoclamps. In the literature *Asterophora parasitica* is called gymnocarpous, which is an approximation, but it seems simpler to call it exocarpic caulometablemate than «gymnocarpous with a temporary secondary angiocarpie».

Die späteren Stadien der Fruchtkörperentwicklung von *Asterophora parasitica* (Bull. ex Pers.) Singer (= *Nyctalis parasitica* (Bull.: Fr.) Fr.) wurden bereits fünf mal beschrieben (DE BARY 1859, 1866; BULLER 1924; REIJNDERS 1938; CORNER 1966), wobei die Autoren zum Schluss kamen, dass dieser Pilz keinerlei Velum besitze und sein Hymenium nie von einem schützenden Geflecht bedeckt sei. Deshalb geben REIJNDERS (1963) und SINGER (1986) die Ent-

Anschrift des Autors: Heinz Clémenton, Musée Botanique Cantonal, Avenue de Cour 14bis, CH-1007 Lausanne, Schweiz

wicklung von *Asterophora* als gymnocarp an. Aber alle genannten Veröffentlichungen sagen nichts über die Entstehung und Entwicklung des Nodulus und über das mögliche Auftreten von Metablemen aus. Diese Informationen sind aber nötig, um die Primordialentwicklung mit der Terminologie von CLÉMENÇON (1997, 2004) beschreiben zu können. Ein Fund von *Asterophora parasitica* mit zahlreichen Noduli, jungen Primordien und Basidiomen auf einem toten Fruchtkörper eines Täublings im Oktober 2005 erlaubte, die Primordialentwicklung dieses Pilzes mit modernen Methoden neu zu untersuchen. Gleichzeitig konnten auch Beobachtungen am *Asterophora*-Mycelium in seinem natürlichen Substrat gemacht werden.

In der vorliegenden Mitteilung werden das Mycelium, der Nodulus, das Auftreten eines dünnen und vergänglichen Metablems, das gelatinöse Geflecht der Primordien, das Vorkommen von Pseudoschnallen, die Verankerung der Basidiome im Substrat und das Auftreten von Bakterien in den Primordien beschrieben.

Material und Methoden

Zur Identität des Pilzes: *Asterophora parasitica* (Bull. ex Pers.) Singer, Les Corbessières nördlich von Lausanne VD, Schweiz, 27.10.2005, auf einem toten, schwarzen Basidiom einer nicht näher bestimmten *Russula*-Art. Aufsammlung HC 05/010 im Musée Botanique Cantonal Lausanne (LAU). Dieser Pilz wird oft *Nyctalis parasitica* (Bull.: Fr.) Fr. genannt; aber Angesichts der Tatsache, dass der Name *Asterophora* von REDHEAD & SEIFERT (2001a, b) typifiziert und darauf hin im Internationalen Botanischen Nomenklaturkode von 2006 («Wiener Kode») konserviert wurde, kann der Name *Nyctalis* nicht gebraucht werden. Die Autoren von *Asterophora parasitica* werden verschieden zitiert; ich halte mich an die on-line Version des Index Fungorum.

Methoden: Substrat mit darauf sitzenden Noduli und Primordien wurden mit gepufferten Aldehyden fixiert und über Methylcellosolve, Ethanol, Propanol und Butanol in ein Gemisch von 60% Glycolmethacrylat und 40% Butylmethacrylat eingebettet (CLÉMENÇON 2009). Die 6–10 µm dicken Mikrotomschnitte wurden mit 1% Ferrichlorid oder 0,5% Phosphormolybdänsäure während etwa 1 h gebeizt und mit 0,1% Haematoxylin während 30–40 min gefärbt. Zur Darstellung der gelatinösen Stellen diente die Tannin-Eisenreaktion mit nachfolgender Verstärkung der grauen Farbe durch Haematoxylin (3% Tannin 1 h, 5% Ferrichlorid 10 min, 0,1% Haematoxylin 5 min; zwischen jedem Bad etwa 5 min mit destilliertem Wasser gespült) und die HMH-Färbung (Haematoxylin 0,2% 1 h, Phosphormolybdänsäure 1% 30–60 min, Haematoxylin 0,2% 15–30 min; zwischen jedem Bad etwa 10 min mit destilliertem Wasser gespült). Einzelheiten werden in CLÉMENÇON (2009) beschrieben.

Ausgewählte Präparate wurden mit einer Olympus D11 Digitalkamera auf einem Leitz Orthoplan Mikroskop fotografiert und mit Adobe Photoshop bearbeitet.

Ergebnisse

Die Hyphen des Myceliums von *Asterophora parasitica* wachsen sowohl zwischen den Zellen als auch im Innern der Zellen des toten *Russula*-Basidioms und bilden kleine, gelatinöse Mycel-Flecken auf dessen Oberfläche (Abb. 1-5). Es sind ausschließlich vegetative Hyphen vorhanden; turgeszent erweiterte, deuteroplasmatische oder sklerifizierte Hyphen wurden nicht gesehen. Das Mycelium des Parasiten bildet zahlreiche Chlamydosporen, sowohl in den

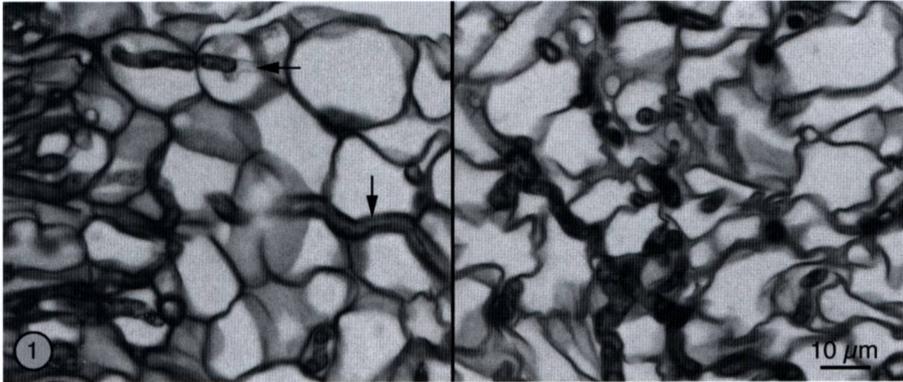


Abb. 1: Mycelium von *Asterophora parasitica* im toten Geflecht eines Täublings. Die Hyphen des Parasiten wachsen sowohl zwischen, als auch in den Zellen des Täublings. Der waagrechte Pfeil weist auf eine beschnallte Hyphe des Parasiten hin, die durch die Wände zweier benachbarter *Russula*-Zellen gewachsen ist; der senkrechte Pfeil zeigt eine zwischen den *Russula*-Zellen liegende Hyphe.

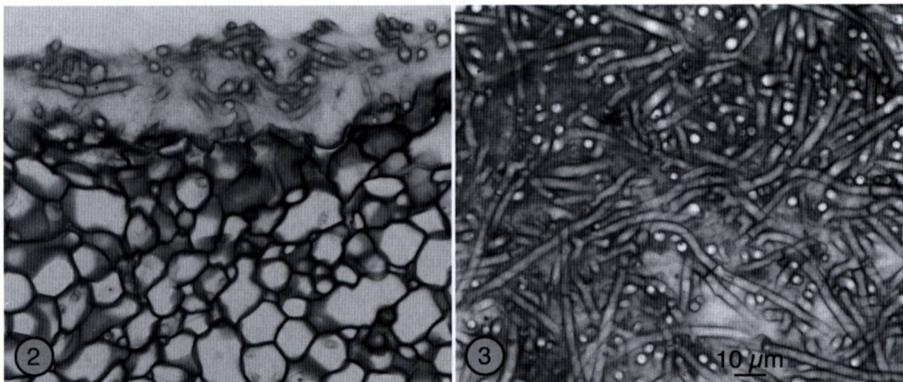


Abb. 2 & 3: Gelatinöses Mycelium von *Aserophora parasitica* auf einem toten *Russula*-Basidiom. 2: Querschnitt; unten das Geflecht des Substrates. 3: Flächenschnitt. – Die Skala gilt für beide Abbildungen.

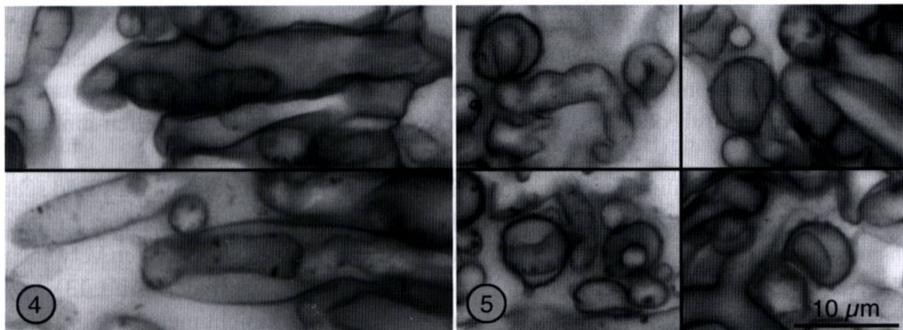


Abb. 4 & 5: Hyphen von *Asterophora parasitica* im Hymenium des befallenen Täublings. 4: Befallene Basidien. 5: Der Parasit dringt sogar in die Sporen ein. – Die Skala gilt für beide Abbildungen.

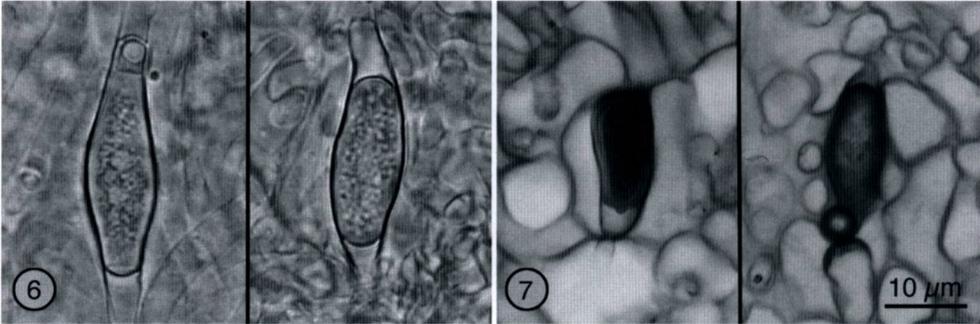


Abb. 6 & 7: Chlamydosporen von *Asterophora parasitica*. **6:** In einem Mycelium auf der Oberfläche des *Russula*-Geflechtes, in einer alkalischen Lösung gequetscht. **7:** Im Innern des *Russula*-Geflechtes. Gefärbter Mikrotom-Schnitt. – Die Skala gilt für beide Abbildungen.

gelatinösen Flecken auf der Oberfläche des toten *Russula*-Basidioms, als auch im Innern des Substrates (Abb. 6, 7).

Einige Noduli entstehen in der *Russula*-Trama knapp unter der Oberfläche (Abb. 8); andere entstehen direkt freistehend auf der Oberfläche des Substrates (Abb. 11, 12). Auch die auf der *Russula*-Trama liegenden gelatinösen Flecken von *Asterophora*-Mycel bilden oft Noduli-Anlagen, entweder in ihrem Innern, oder auf ihrer Oberfläche (Abb. 10, 13). Diese Anlagen entstehen aus den Hyphen dieser Flecken, nicht aus neu vom Substrat herauswachsenden Hyphen. Junge Noduli sind meist nicht kugelig, sondern unregelmäßig kurz zylindrisch (Abb. 9), oder sie wachsen in die Höhe und nehmen eine verkehrt-keulige bis ovale Form an (Abb. 12, 15). In diesem Stadium besteht der Nodulus ausschließlich aus nicht-turgeszenten, zylindrischen, irregulär verwobenen, vegetativen Hyphen und besitzt somit die Struktur eines Primärnodulus (CLÉMENÇON 1997, 2004).

Die Entwicklung vom Nodulus zum Primordium wird durch das Auftreten eines vom Nodulus auswachsenden Schaftes eingeleitet (Abb. 10, 11, 13, 14). Die Wachstumsrichtung des jungen Schaftes wird von der Topographie der unmittelbaren Umgebung bestimmt. Auf der mehr oder weniger waagrechten Hutoberfläche des *Russula*-Basidioms wachsen die Primordien mehr oder weniger senkrecht in die Höhe; aber auf dem Stiel, zwischen den Lamellen oder in tiefen Furchen liegende Primordien wachsen in den freien Raum, wobei eine von der Senkrechten oft stark abweichende Richtung eingeschlagen werden muss. Tief zwischen zwei *Russula*-Lamellen liegende Primordien wachsen mehr oder weniger senkrecht nach unten und bleiben etwa zylindrisch oder abgeflacht bis sie genügend über die Lamellen hinausragen (Abb. 14).

Die ersten, dem Nodulus entspringenden Hyphen des primordialen Schaftes sind sehr locker angeordnet und ein wenig irregulär verwoben, zeigen aber eine klare Tendenz zu Längenzwachstum (Abb. 11, 13). Zwei dicht nebeneinander stehende Noduli können durch Verweben der Hyphen der beiden auswachsenden Schäfte ein einziges Primordium bilden (Abb. 13).

Später wird das Geflecht des Schaftes dichter, so dass dieser nicht mehr so klar vom Nodulus unterschieden werden kann, und der obere Teil des Schaftes weitet sich aus, so dass eine abgerundete Keule oder ein umgekehrter Keil entsteht (Abb. 15). Der obere, erweiterte

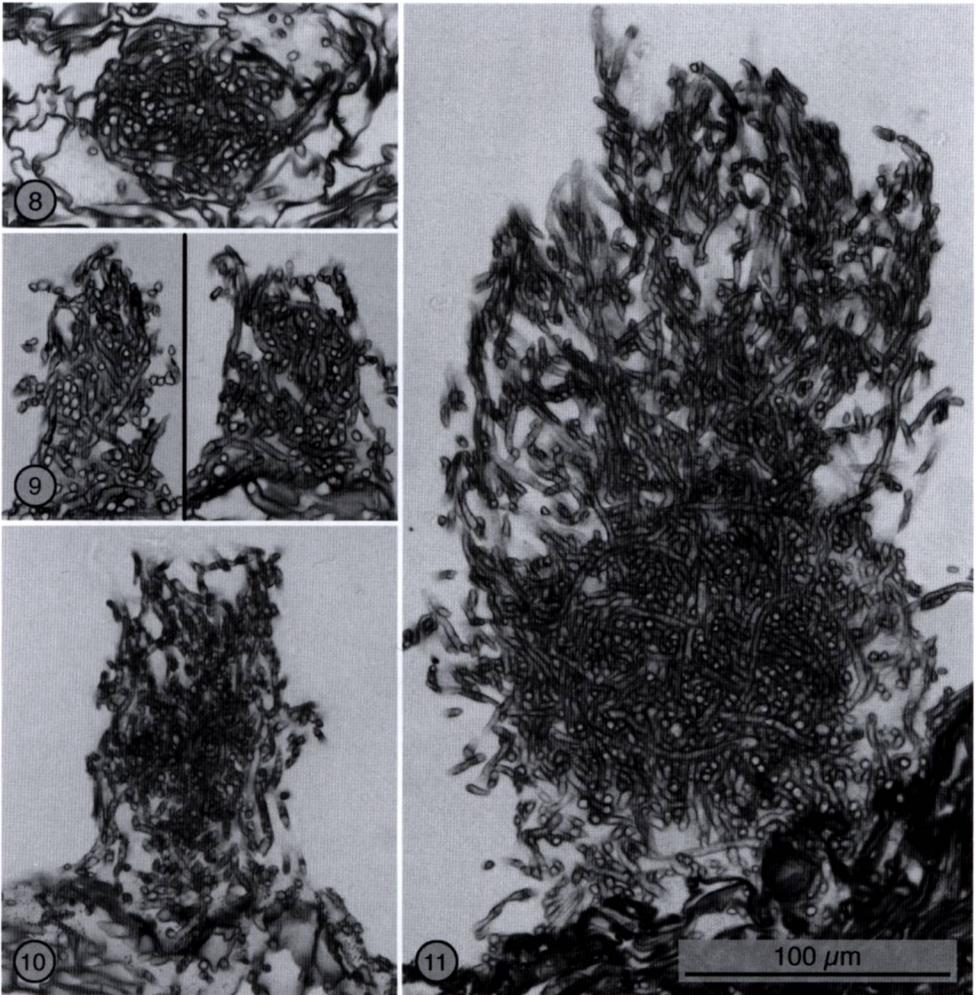


Abb. 8-11: Erste Entwicklungsstadien von *Asterophora parasitica*. **8:** Ein Nodulus im Innern des Geflechtes des befallenen Täublings. **9:** Ein junger, nicht kugeligler Primärnodulus auf einem gelatinösen Mycelfleck auf der Oberfläche des befallenen Täublings. Linkes Bild ein tangentialer Längsschnitt, rechtes Bild ein medianer Längsschnitt durch den gleichen Nodulus. **10:** Ein etwas älterer Primärnodulus auf einem gelatinösen Mycelfleck. Das Zentrum ist dichter geworden und stellt den eigentlichen Nodulus dar. Oben sind einige Hyphen ausgewachsen und zeigen eine allgemeine vertikale Wachstumsrichtung. Das ist das erste Stadium der Primordienbildung. Alle Hyphen sind gleichartig; es hat noch keine Differenzierung in generative Hyphen und Physalohyphen stattgefunden. **11:** Diese Anlage besteht aus einem dichten, etwa kugeligen Nodulus, der direkt auf dem Geflecht des befallenen Täublings entstanden ist, und der oben einen locker geflochtenen Schopf vertikal ausgewachsener Hyphen trägt. Im Nodulus sind bereits einige Hyphen leicht angeschwollen und zeigen die künftige Differenzierung in generative Hyphen und Physalohyphen an. – Die Skala gilt für alle Abbildungen.

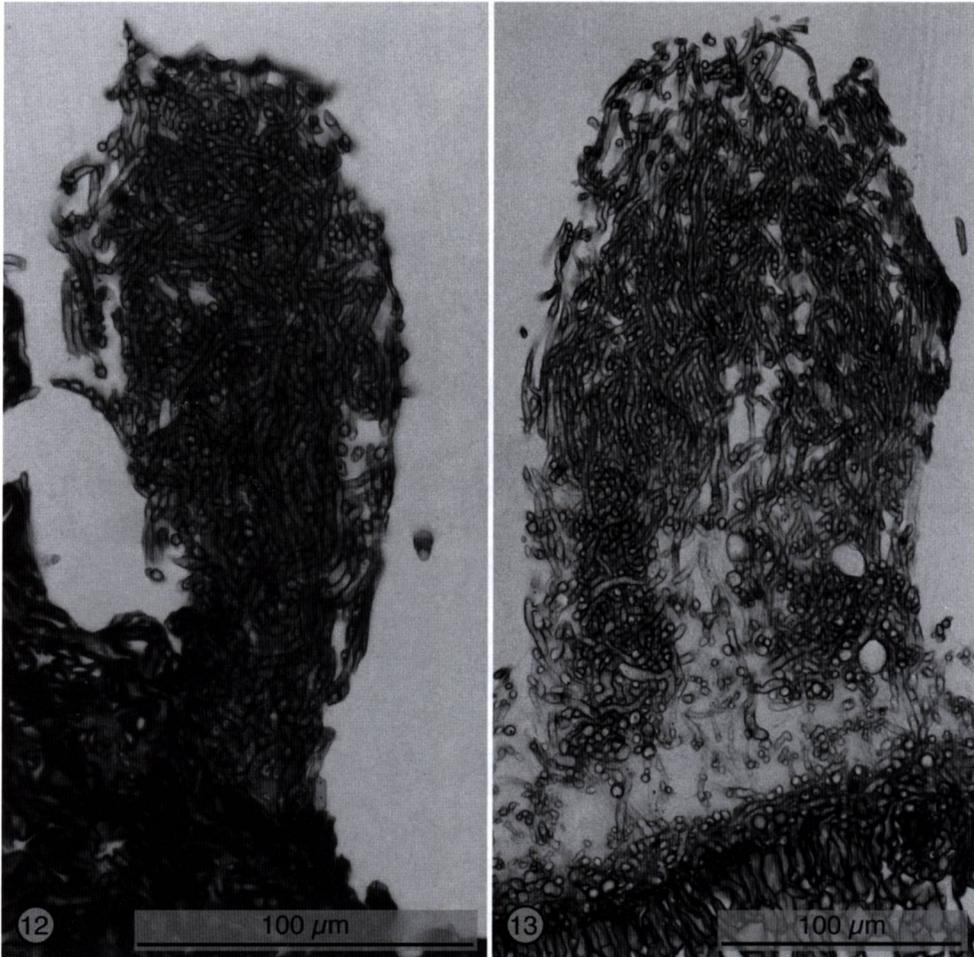


Abb. 12: Ein in die Höhe gewachsener Nodus von *Asterophora parasitica* ohne apikal ausgewachsene Primordialhyphen. Er steht direkt auf dem toten *Russula*-Geflecht. **Abb. 13:** Zwei eng benachbarte Noduli mit sekundärer Struktur bilden ein einziges Primordium. Die Noduli entwickelten sich in der oberen Hälfte eines gelatinösen Myceliums, das sich auf einer Lamelle des parasitierten Täublings bildete.

Teil ist die erste Hutanlage, aber ein Hutrand fehlt noch in diesem Stadium. Aus der Oberfläche des erweiterten Nodus und der Stielanlage wachsen zahlreiche Hyphen nach außen-oben und bilden einen lockeren, flaumigen Belag. Nach seiner Bildungsweise handelt es sich dabei um ein Metablen (CLÉMENÇON 1997, 2004). Plectologische Einzelheiten dieses Primordiums sind in den Abbildungen 16-19 gezeigt. Im Nodus und im darüber liegenden erweiterten Nodus liegen zahlreiche gallertige Bakterienkolonien zwischen den irregulär verwobenen, generativen Hyphen (Abb. 16, 17). Der erweiterte Nodus wuchs aus dem Nodus heraus und gehört damit entwicklungsmäßig zum Schaft, hat aber den Bau eines Nodus, nicht den einer Stielanlage. Dies deckt sich mit der an andern Noduli gemachten Beobachtung, dass das erste Wachstum des Nodus nicht eine Stielanlage, sondern eine Erweiterung des Nodus

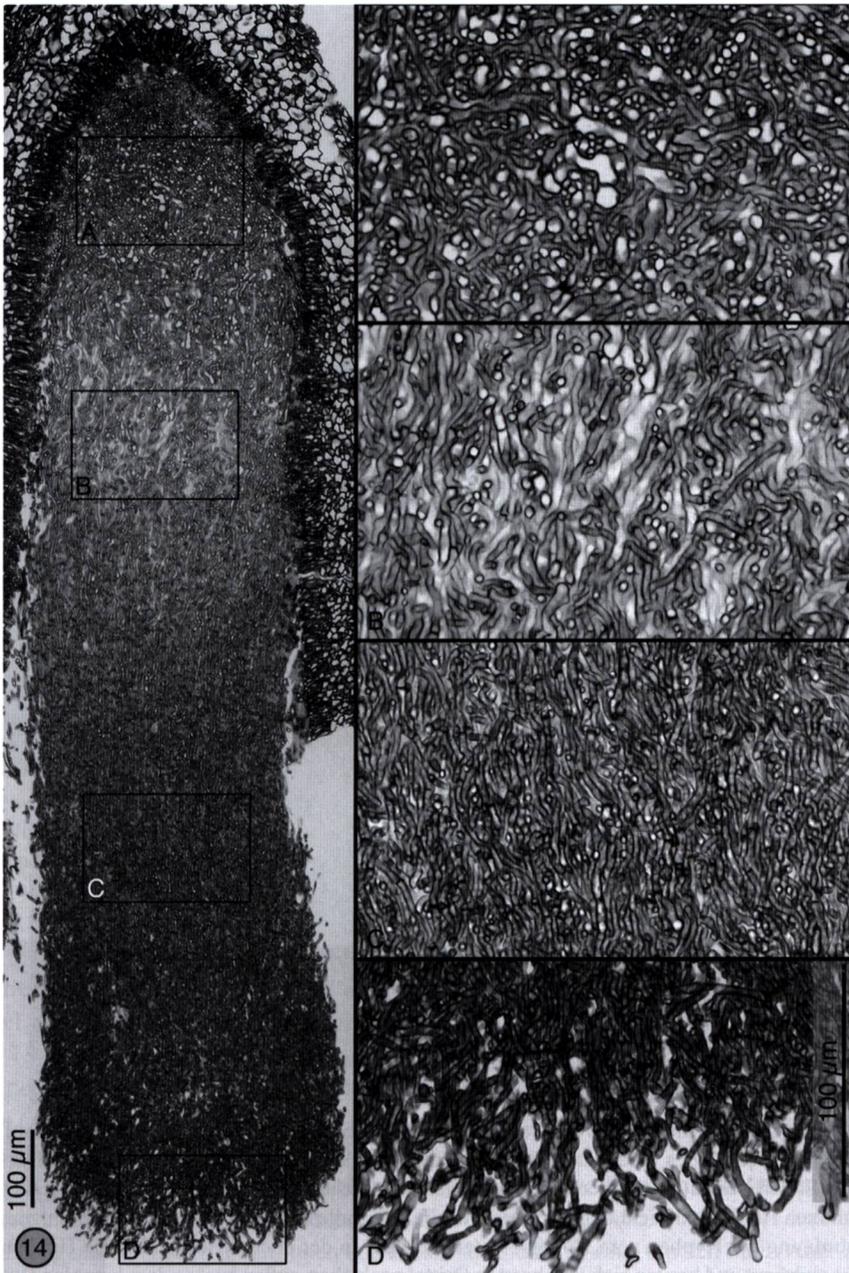


Abb. 14: Ein zwischen zwei Lamellen des Täublings hängendes, zylindrisches Primordium von *Asterophora parasitica* noch ohne klare Differenzierung in eine Stiel- und Hutanlage. **A:** Sekundärstruktur des Nodulus mit Physalohyphen. **B:** Locker geflochtene Überganszone mit einigen leicht turgeszent erweiterten Hyphen. **C:** Dichte Zone mit vorwiegend senkrecht hinabwachsenden, dünnen generativen Hyphen. Diese und die unmittelbar darunter und darüber liegenden Zonen werden später zur Stielanlage indem sich die Hyphen parallel ausrichten und turgeszent erweitern. **D:** Lockere Wachstumsfront.

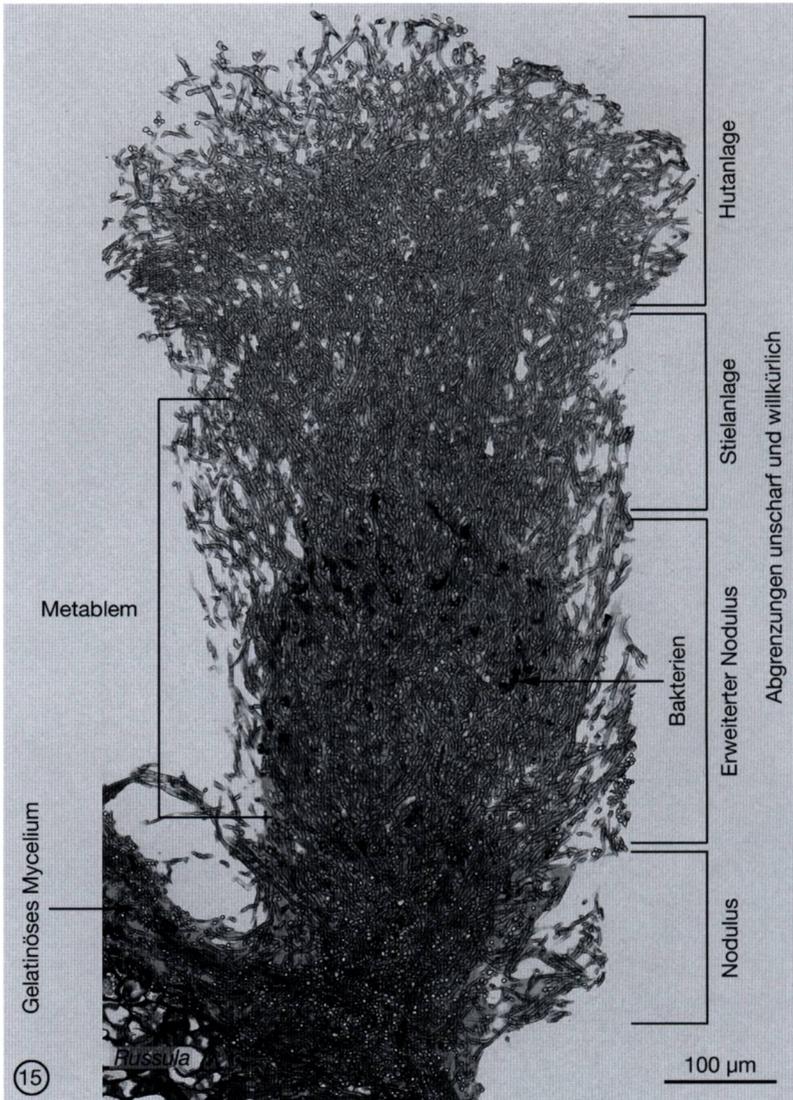


Abb. 15: Ein junges Primordium von *Asterophora parasitica*. Der Nodus entwickelte sich auf einem gelatinösen Mycellium des Parasiten und hat eine dichte, sekundäre Struktur angenommen. Der ausgewachsene Schaft besteht vorwiegend aus aufsteigenden, leicht verwobenen generativen Hyphen. Er ist in der unteren Hälfte sehr dicht und nur durch das Fehlen turgeszenter Hyphen und die weniger irreguläre Anordnung der Hyphen vom Nodus unterschieden. In der oberen Hälfte sind die Hyphen weniger dicht gedrängt und breiten sich im obersten Drittel nach oben-außen aus, so dass hier eine Hutanlage angedeutet wird, die aber noch keinen Hutrand besitzt. Im Zentrum dieser jungen Hutanlage verlaufen die Hyphen subirregulär. Die unteren zwei Drittel des Primordiums mit den subregulären, aufsteigenden Hyphen können als erste Stielanlage gedeutet werden, die auf ihrer Oberfläche schräge nach oben-außen auswachsende Hyphen eines Metablems trägt. Manche Primordien enthalten auffallende, gelatinöse Kolonien nicht identifizierter Bakterien, deren Einfluss auf die Primordialentwicklung unbekannt ist.

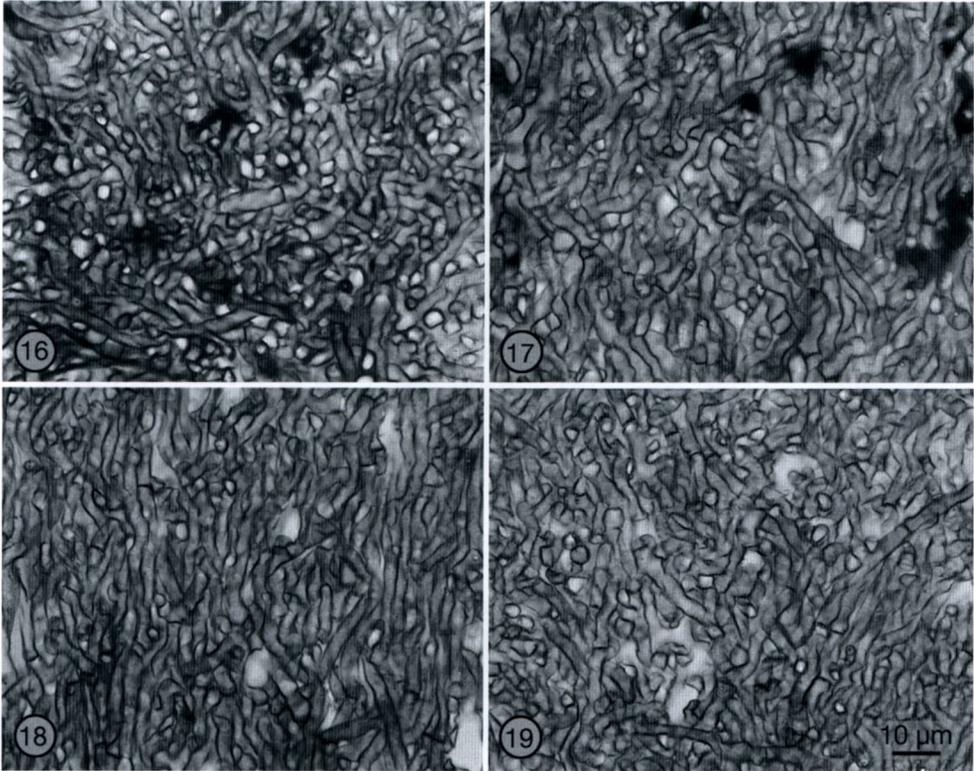


Abb. 16-19: Plectologie des jungen Primordiums der Abbildung 15. **16:** Verwobene Hyphen des Nodulus. Die dunklen Flecken sind Bakterienkolonien. **17:** Über dem Nodulus liegendes Geflecht des erweiterten Nodulus; ebenfalls mit Bakterien. **18:** Stielanlage; viele Hyphen bereits mehr oder weniger parallel aufwärts wachsend. **19:** In der Hutanlage sind die Hyphen wiederum wirr verwoben.

darstellen kann (vgl. Abb. 12). Über dem erweiterten Nodulus befindet sich eine Zone stärker parallel und vertikal ausgerichteter Hyphen, die als die Stielanlage gewertet werden kann (Abb. 18). Die Stielanlage geht fließend in die Hutanlage über; eine klare Abgrenzung zwischen den beiden gibt es nicht. Im Zentrum der Hutanlage verlaufen die Hyphen in allen Richtungen (Abb. 19), gegen oben und zur Peripherie hin werden sie weniger irregulär, verlaufen aber nicht wirklich parallel.

Am Rande der Hutanlage beginnen nun einige generative Hyphen nach außen-unten zu wachsen und bilden so die erste Andeutung eines Hutrandes (Abb. 20). Später wachsen die Hyphen bogenförmig nach unten-innen und bilden so eine Ringhöhle um den Stiel (Abb. 21, 22). Bisweilen wächst der Hutrand nahe zur Stieloberfläche und berührt das Cauloblem (= Stiel-Metablen), so dass eine wenigstens stellenweise geschlossene Ringhöhle entsteht (Abb. 23). Das Cauloblem kann auch dem Hutrand entgegenwachsen und so eine teilweise geschlossene Ringhöhle bilden, aber dieser Verschluss bleibt lose und lückenhaft (Abb. 21).

Ältere Primordien zeigen im Hut seitlich neben der Hutmitte ein bogig nach außen-unten gerichtetes Hyphenwachstum (Abb. 24) und ein mehr oder weniger wirr verwobenes Hut-



Abb. 20: Anlage des Hutrandes durch herablaufende Hyphen. Darüber das lockere Geflecht des jungen Hutes.

zentrum (Abb. 25). Der Nodulus besteht aus stark turgeszent erweiterten Physalohyphen vermischt mit zylindrischen Hyphen und zeigt die irreguläre Hyphenanordnung der Sekundärstruktur (Abb. 26). Im Stiel kommen einige wenige generative Hyphen neben vielen Physalohyphen vor, die fast alle subregulär vertikal angeordnet sind (Abb. 27). Das Geflecht des Hutes und des Stieles ist gelatinös und zeigt bisweilen kleinere Löcher, aber die gelatinöse Masse ist erst nach spezifischer Färbung sichtbar (Abb. 28, 29). Manche Primordien schließen auffallende, strukturierte, gallertige Kolonien nicht identifizierter Bakterien ein (Abb. 30). Die Hyphen tragen neben normalen Schnallen oft auch Pseudoschnallen, die mit der unteren Hyphenzelle nicht verwachsen sind (Abb. 31). In manchen Zellen des Nodulus findet man

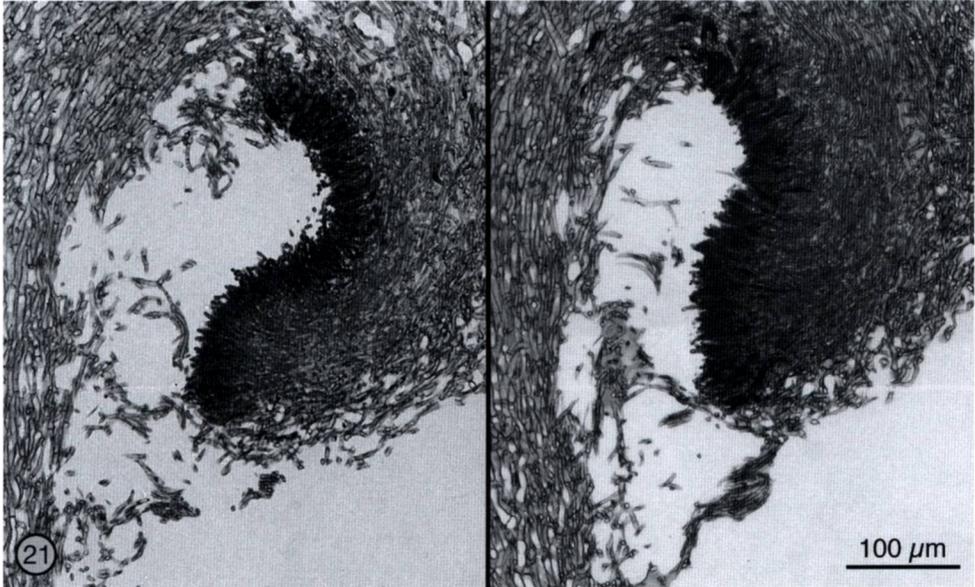


Abb. 21: Junger Hut mit eingebogenem Hutrand, zwei verschiedene Schnitte durch das selbe Primordium. Zwischen der Stitoberfläche und dem Hutrand liegt ein sehr lockeres Metablem. Da dieses von der Stitoberfläche auswächst ist es ein Cauloblem.

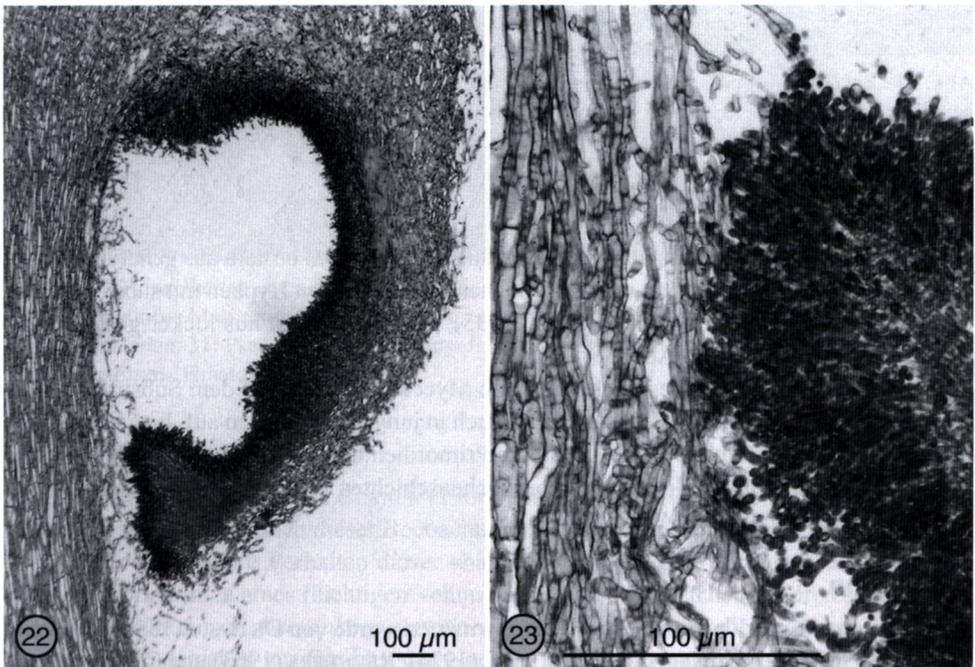


Abb. 22, 23: Der Hutrand eines älteren Primordiums hat sich dem Stiel genähert und schmiegt sich stellenweise sogar an. Zwei verschiedene Schnitte durch das selbe Primordium.

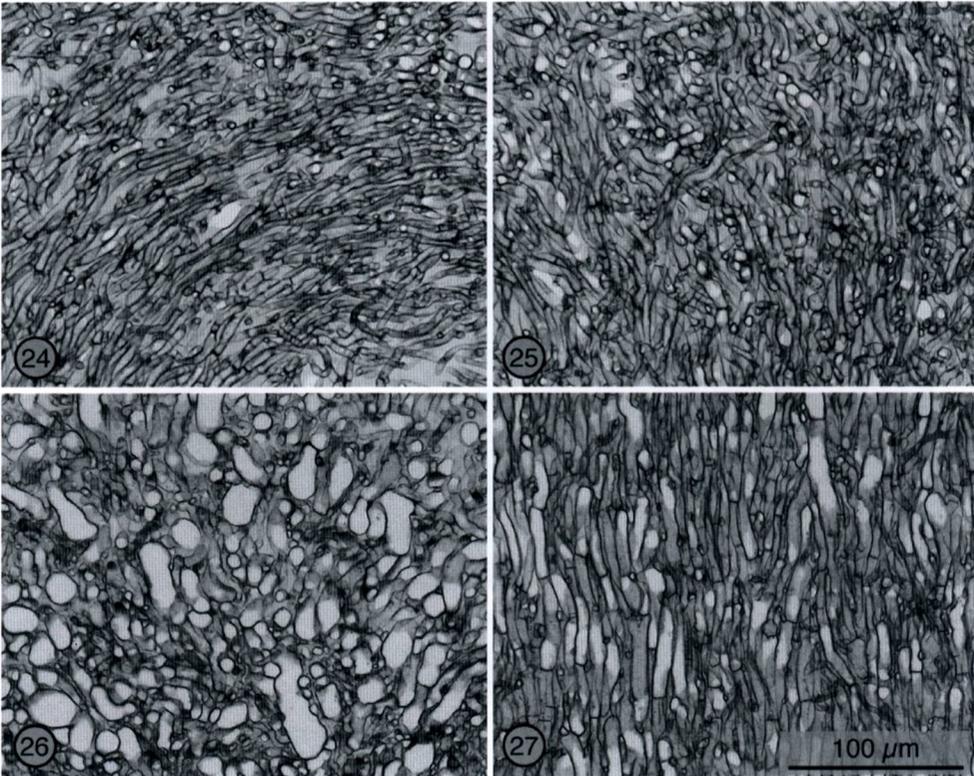


Abb. 24-27: Geflechte eines älteren Primordiums. **24:** Nach außen-unten gerichtetes Hyphenwachstum der Hutanlage. **25:** In der Hutmitte knapp über der Stielanlage sind die Hyphen verwoben. **26:** Sekundärdarmodulus mit vielen turgeszent erweiterten Hyphen (=Physalohyphen). **27:** In der Stielanlage laufen die Hyphen subparallel nach oben und sind oft turgeszent erweitert.

Glykogen (Abb. 32). Die Lamellentrama der jungen Primordien besteht aus generativen, von der Huttrama schräg nach innen-unten zur Schneide verlaufenden Hyphen mit subirregulärem und leicht divergierendem Verlauf (Abb. 33-35). Der Hutrand ist aus locker geflochtenen Hyphen leicht überstehend (Abb. 35).

Zusätzlich zu den oben besprochenen, vom Mycelium im und auf dem Substrat gebildeten Chlamydosporen treten solche vereinzelt auch in jungen Primordien auf, lange bevor sich die Lamellen bilden (Abb. 36, 37). In älteren Primordien und jungen Basidiomen liegen die Chlamydosporen hauptsächlich in den Oberflächenschichten der Lamellen, aber gelegentlich auch in der Lamellentrama (Abb. 38, 39).

Diskussion

Die Basidiomentwicklung von *Asterophora parasitica* wurde von DE BARY (1859, 1899) und REIJNDERS (1938) beschrieben und von BULLER (1924), REIJNDERS (1963) und CORNER (1966) wiederholend zusammengefasst. Diese Autoren richteten ihre ganze Aufmerksamkeit auf die Chlamydosporenbildung und auf die Suche nach irgendwelchen Hüllgeflechten. Zwar stell-

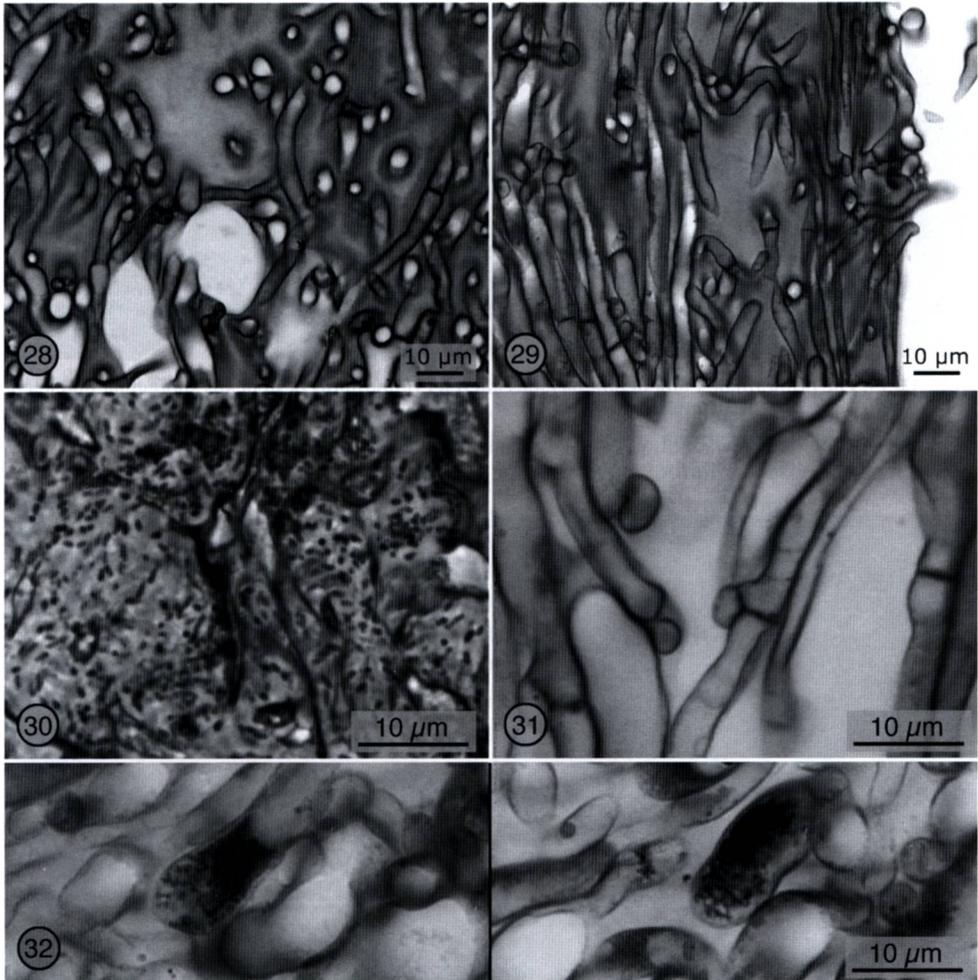


Abb. 28-32: Einzelheiten eines älteren Primordiums. Gelatinöses Hutgeflecht (28) und Stielgeflecht (29), die gelatinöse Masse mit Tannin-Eisen-Hämatoxylin gefärbt. 30: Gelatinöse Kolonie nicht identifizierter Bakterien. 31: Pseudoschnalle im Hutgeflecht. 32: Glykogen in Physalohyphen des Nodulus, mit Tannin-Eisen-Hämatoxylin gefärbt.

ten DE BARY (1859, 1899) und CORNER (1966) eine «haarige» Oberfläche des primordialen Schaftes fest; aber sie maßen dieser Beobachtung keine weitere Bedeutung zu. Nie berichteten sie über das weitere Verhalten dieser «haarigen» Oberfläche; und nie deuteten sie das mögliche Vorkommen eines flüchtigen Velum partiale an. Die gleichen Autoren sagen nichts über das Mycelium von *Asterophora parasitica* im und auf dem natürlichen Substrat aus, und plectologische Angaben zur Struktur des Nodulus und des Primordiums fehlen fast völlig. Einzig einige Angaben über den Hyphenverlauf in der Hutanlage können von den alten schematischen Zeichnungen abgeleitet werden. DE BARY (1829, wiedergegeben von BULLER 1924)

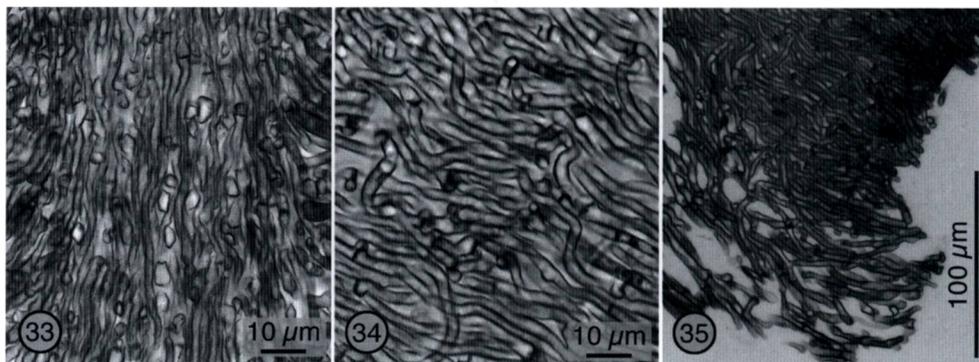


Abb. 33-35: Die primordiale Lamellentrama eines älteren Primordiums besteht aus subregulär und leicht seitlich divergierend angeordneten generativen Hyphen. **33:** Schnitt quer zum Hutradius; **34:** Schnitt parallel zur Lamellenfläche. **35:** Lockerer, leicht überstehender Hutrand.

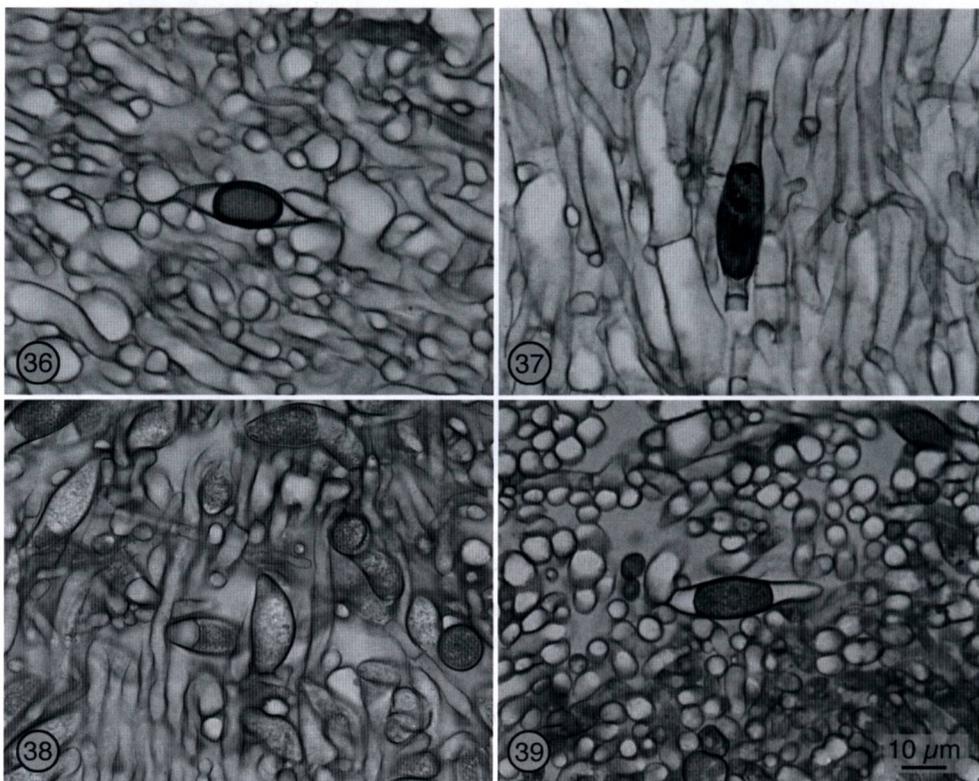


Abb. 36-39: Chlamydosporen in einem jungen Primordium (36, 37) und in einem jungen Basidium (38, 39).

zeichnet parallele, bogenförmig nach außen-unten laufende Hyphen, und CORNER (1966) gibt dazu ein zentrales irreguläres Geflecht an, aus dem die bogenförmig nach unten-außen laufenden Hyphen der Huttrama entspringen.

Es ist wohl kaum überraschend, dass die Hyphen des *Asterophora*-Myceliums sowohl zwischen, als auch in den *Russula*-Zellen vorkommen, aber dass sie sogar in die Sporen des Täublings eindringen ist wohl unerwartet. Auch das Vorkommen gelatinöser Mycel-Flecken auf dem *Russula*-Basidiom wird hier zum erstenmal beschrieben.

Die vorliegenden neuen Beobachtungen zeigen, dass *Asterophora parasitica* wie alle bisher untersuchten Blätterpilze zuerst einen Nodulus aus wirr verwobenen generativen Hyphen bildet. Der junge Nodulus kann sich zu einem konischen, birnförmigen oder zylindrischen, erweiterten Nodulus entwickeln, der immer noch die Primärstruktur aus dicht gepackten, wirren, zylindrischen generativen Hyphen aufweist, oder er kann mit einem locker geflochtenen Schaft subregulärer, mehr oder weniger paralleler Hyphen auswachsen und damit in die erste Phase der Primordialbildung eintreten. Die Wachstumsrichtung der jungen, aus dem Nodulus sprossenden Schäfte wird nicht zunächst geotropisch, sondern vermutlich phototropisch bestimmt, so dass die jungen Primordialanlagen erst einmal aus Falten, Ritzen und Lamellen herauswachsen.

Dass die Primordialentwicklung nicht immer gleichmäßig in einem Zuge erfolgt, wird durch Abb. 15 nahegelegt. Es scheint hier eine zweiphasige Entwicklung vorzuliegen: In einer ersten Phase wurden der Nodulus und der erweiterte Nodulus gebildet. Dieser stellte dann sein Wachstum für eine unbekannte Zeitdauer ein und wurde von Bakterien besiedelt, die in den peripheren Zonen größere Kolonien bildeten. Danach wuchsen in einer zweiten Phase neue Hyphen nach oben aus und ließen die Stielanlage, später auch die Hutanlage entstehen. Der erweiterte Nodulus erscheint im Bild etwas dunkler und sein oberer Teil ist zudem durch die Bakterienkolonien recht gut gekennzeichnet. Die Stielanlage hat unten einen deutlich geringeren Durchmesser als der erweiterte Nodulus, aber die leichte Verengung wird durch das Metablem locker ausgefüllt.

Das gelatinöse Geflecht älterer Primordia scheint den frühen Autoren entgangen zu sein. Jedenfalls machen sie keine Angaben darüber, was kaum erstaunt, da die gelatinöse Masse zwischen den Hyphen erst nach spezieller Anfärbung in Mikrotomschnitten sichtbar wird.

Das Metablem, bestehend aus den locker nach oben-außen wachsenden Hyphen, wird vom erweiterten Nodulus und der Stielanlage gebildet. Dies unterstreicht die Tatsache, dass der Übergang vom Nodulus zur Stielanlage unscharf und willkürlich ist. Dieses Metablem bildet eine flaumige, nicht gelatinöse Oberfläche, die wohl der «flockig-zottigen» Oberfläche der alten Autoren (RICKEN 1915) entsprechen könnte. Neu ist hingegen die Beobachtung, dass dieses Metablem bei einigen Primordien bis zum und sogar bis über den sich einbiegenden Hutrand reicht. Dadurch wird kurzzeitig und wohl auch örtlich begrenzt ein rudimentäres Velum parziale gebildet, das jedoch beim reifen Basidiom weder eine Cortina noch Velumspuren hinterlässt.

Der Hutrand ist trotz seines lockeren Baues ein morphogenetisches Organ, wie dies bei den Blätterpilzen allgemein der Fall ist (REIJNDERS 1963; CLÉMENÇON 1997, 2004). Wie bei sehr vielen Blätterpilzen biegt er sich auch bei *Asterophora parasitica* immer stärker nach unten-innen ein, wie das schon von früheren Autoren (BULLER 1924, BREFELD 1889, CORNER 1966, DE BARY 1859, REIJNDERS 1938) Autoren beschrieben wurde. Neu ist hingegen die Beobachtung, dass er die Stieloberfläche berühren und somit wenigstens stellenweise und kurzzeitig eine «sekundäre Hymenialhöhle» bilden kann.

Das Auftreten eines Velum parziale und einer sekundären Hymenialhöhle würde in der Terminologie von REIJNDERS (1963) dazu führen, *Asterophora parasitica* für einen Pilz mit sekundärer Angiocarpie zu halten. Beide Erscheinungen sind aber so schwach entwickelt, dass kaum je eine über längere Zeit bestehende und allseitig geschlossene Hymenialhöhle gebildet wird, so dass es besser angebracht scheint, diesen Pilz gymnocarp zu nennen. Aber die von REIJNDERS (1963) geforderte «längere Zeit» ist ein unscharfer Begriff und zeigt deutlich, dass die Grenze zwischen Gymnocarpie und sekundärer Angiocarpie bisweilen nur eine Frage des Ermessens ist. In der Terminologie von CLÉMENÇON (1997, 2004) ist *Asterophora parasitica* epinodulär, exocarp und cauloblemat.

Chlamydosporen im Mycelium von *Asterophora parasitica* wurden bereits in Laborkulturen beobachtet (BREFELD 1889, THOMPSON 1936), nicht aber im natürlichen Mycelium. Bei DE BARY (1859, 1899), REIJNDERS (1938, 1963), BULLER (1924) und CORNER (1966) werden nur die im Primordium gebildeten Chlamydosporen besprochen. Besonders die Chlamydosporen im Mediostratum der Lamellentrama wurden bereits von DE BARY (1859) gemeldet, von CORNER (1966) jedoch bestritten («the original trama of medullary hyphae [of the gills] never forms chlamydospores»). Unsere Beobachtungen bestätigen die Angaben von DE BARY (1859), aber es ist nicht ausgeschlossen, dass sich verschiedene Aufsammlungen von *Asterophora parasitica* unterschiedlich verhalten.

Dank

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. R. Agerer meinen Dank für die Durchsicht des Manuskriptes und seine aufbauende Kritik desselben auszusprechen.

Literaturverzeichnis

- BULLER, A.H.R. (1924): *Researches on Fungi*. vol. III. Longmans, Green & Comp. London.
- CLÉMENÇON, H. (1997): *Anatomie der Hymenomyceten*. F. Flück-Wirth, Teufen Switzerland.
- CLÉMENÇON, H. (2004): *Cytology and Plectology of the Hymenomycetes*. – *Bibliotheca Mycologica* vol. 199. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin, Stuttgart.
- CLÉMENÇON, H. (2009): *Methods for working with Macrofungi*. – IHW-Verlag, Eching.
- CORNER, E.J.H. (1966): *A Monograph of Cantharelloid Fungi*. – Oxford University Press.
- DE BARY, A. (1859): Zur Kenntniss einiger Agaricinen. *Bot. Zeitung* XVII: 385-388, 393-398, 401-404.
- DE BARY, A. (1866): *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten*. Leipzig.
- BREFELD, O. (1889): *Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie*. VIII. Leipzig.
- REDHEAD, S. & K.A. SEIFERT (2001a): *Asterophora* Ditmar ex Link 1809 versus *Nyctalis* Fries 1825, and the status of *Ugola* Adanson 1763. – *Taxon* **50**: 243-268.
- REDHEAD, S. & K.A. SEIFERT (2001b): Proposal to conserve the name *Agaricus lycoperdoides* Bull. [= *Asterophora lycoperdoides* (Bull.) Ditmar] (*Basidiomycetes: Tricholomataceae*) against *Asterophora agaricoides* Fr.: Fr. and *Asterophora lycoperdoides* Fr.: Fr. – *Taxon* **50**: 279-280.
- REIJNDERS, A.F.M. (1938): *Nyctalis asterophora* Fries en *Nyctalis parasitica* Bull. ex Fr. – *Fungus* **9**: 33-37.
- REIJNDERS, A.F.M. (1963): Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. – Junk, Den Haag.
- RICKEN, A., (1915): *Die Blätterpilze*. – Verlag von Theodor Oswald Weigl, Leipzig.
- SINGER, R. (1986): *The Agaricales in Modern Taxonomy*. – Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- THOMPSON, G.E. (1936): *Nyctalis parasitica* and *N. asterophora* in culture. – *Mycologia* **28**: 222-227.



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 Hefreihe 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. Freigebiger 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: 2011

Band/Volume: [77_2011](#)

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

Artikel/Article: [Neue Beobachtungen zur Primordialentwicklung von *Asterophora parasitica* \(Tricholomataceae, Agaricales, Agaricomycetes\) 3-18](#)