

Die Rhizomorphen der Stinkmorchel und verwandter Arten (*Phallaceae*)

HEINZ CLÉMENÇON

CLÉMENÇON H (2018) Rhizomorph anatomy of *Phallus impudicus* and related species (*Phallaceae*). Zeitschrift für Mykologie **84**/1:43-67.

Abstract: After a short historical introduction, the rhizomorphs of *Phallus impudicus*, *Mutinus caninus*, *Mutinus boninensis*, *Staheliomyces cinctus* and *Xylophallus xylogenus* are described and the observations briefly discussed. The staining of the microtome sections with tannic acid-ferric chloride, tannic acid-toluidine blue, tannic acid-azure, tannic acid-Bismarck brown and acid fuchsin-tannic acid-toluidine blue are described.

Key words: *Phallus*, *Mutinus*, *Staheliomyces*, *Xylophallus*, rhizomorphs, crystal coating, crystallophysalides, microtomy, staining.

Zusammenfassung: Nach einer kurzen historischen Einführung werden in der vorliegenden Arbeit die Rhizomorphen von *Phallus impudicus*, *Mutinus caninus*, *Mutinus boninensis*, *Staheliomyces cinctus* und *Xylophallus xylogenus* anhand von Mikrotomschnitten anatomisch untersucht und die Ergebnisse kurz diskutiert. Die Färbungen der Mikrotomschnitte mit Tannin-Eisenchlorid, Tannin-Toluidinblau, Tannin-Azur, Tannin-Bismarckbraun und Säurefuchsin-Tannin-Toluidinblau werden beschrieben.

Suchwörter: *Phallus*, *Mutinus*, *Staheliomyces*, *Xylophallus*, Rhizomorphen, Kristallmantel, Kristallphysaliden, Mikrotomie, Färbungen.

Einführung

Die erste ausführliche Beschreibung der Anatomie von *Phallales*-Rhizomorphen stammt von DE BARY (1864; *Mutinus* und *Phallus*). Allerdings nennt er die Rhizomorphen noch «Mycelium», die Hyphenwand wird «Membran» genannt, statt Geflecht steht noch «Gewebe», und *Mutinus caninus* hieß damals noch *Phallus caninus*; aber das mindert die gute Qualität seines Berichtes nicht. Da dieser Text dem Verständnis meiner Arbeit förderlich ist, werden dessen wesentliche Teile hier wiedergegeben (in der ursprünglichen Orthographie; man beachte auch das Fehlen des heute verbreiteten «ß»):

“Die [sic!] Mycelium von *Phallus caninus* findet sich in Wäldern, theils in humusreicher Erde, theils in faulem Holze. ... Es stellt wurzelähnliche cylindrische Stränge dar, welche über fusslang werden und in zahlreiche oft netzartig anastomosirende Zweige getheilt sind, von denen die stärkeren über 1 Mm. dick, die feineren haardünn sind. Letztere spalten sich an ihren Enden oft in zahlreiche mikroskopisch-feine Fasern oder Fäden, welche sich in dem Holze und dem Boden ausbreiten oder, in letzterem, Holz- und Rindenstückchen, Früchte u.s.w.

Anschrift des Autoren: Heinz Clémenton, Musée botanique cantonal, Avenue de Cour 14bis, CH-1007 Lausanne, Schweiz

umspinnen. Die Stränge bestehen aus sehr zahlreichen dünnen septirten Pilzhypphen, welche sämmtlich der Länge des Stranges nach verlaufen, und in der Mitte des Stranges ziemlich gerade und fest aneinander gedrängt, ohne luftführende Interstitien, in den oberflächlichsten Lagen unregelmässig geschlängelt, locker verflochten und vielfach durch lufthaltige Interstitien von einander getrennt sind. Auf dem Querschnitte ist der Strang für das blosser Auge grösstentheils gelblich, etwas durchscheinend, aussen von einer nur dünnen weissen Schicht wie von einer Rinde überzogen. Der gelbliche Theil entspricht dem luftfreien, der weisse dem lufthaltigen Gewebe. Letzteres verdankt seine Farbe wohl zum Theil dem Luftgehalt, hauptsächlich aber einer reichlichen Ablagerung von oxalsaurem Kalk. Dieser findet sich vorzugsweise zwischen den Hypphen und auf der Aussenseite der oberflächlichsten, in Form von unregelmässigen eckigen kleinen Krystaldrusen [sic!], welche den Hypphen anhaften und dieselben oft dicht incrustiren. Selten kommen zwischen den Drusen regelmässige Octaeder vor. Ferner sind an den oberflächlichen Fäden oft einzelne Zellen in ihrer Mitte zu kugeligen bis 1/20 Mm. grossen Blasen angeschwollen, deren jede von einer aus oxalsaurem Kalke bestehende Kugel zum grössten Theile ausgefüllt wird. Die Kugeln sind solide oder mit einer engen centralen Höhlung versehen und von strahlig-faseriger Textur. Als oxalsauren Kalk bezeichne ich die genannten Krystalle und krystallinischen Kugeln auf Grund folgender Reactionen. Sie sind unlöslich in Essigsäure, lösen sich ohne Gasbildung in Salzsäure und Schwefelsäure, in letzterer unter gleichzeitigem Anschliessen von Gypsadeln. Durch Glühen werden sie ohne ihre Form zu verändern gebräunt, nach dem Glühen lösen sie sich leicht und unter lebhafter Gasentwicklung in Essigsäure und den genannten Mineralsäuren.

Das Mycelium von *Phallus impudicus* besitzt die nämliche Form und Verzweigung wie bei *Phallus caninus* ... Seine Stränge werden viel grösser und dicker als die des *Ph. caninus*. An den stärkeren derselben unterscheidet man auf Durchschnitten einen dicken cylindrischen, wässrig-bräunlichen Mitteltheil, den ich Mark nennen will, und eine das Mark umschliessende dünne weisse Rindenschicht. Das Mark besteht aus zahlreichen longitudinal verlaufenden Hypphen, von denen die einen weit und dünnwandig, andere dünn und mit stark verdickter Membran versehen sind. Beiderlei Formen stehen anscheinend ordnungslos durcheinander, alle sind ziemlich dicht zusammengedrängt, die engen Lücken zwischen ihnen vollkommen ausgefüllt von einer zähen homogenen Gallerte, welche in Wasser weich wird, ohne jedoch zu zerfliessen, in Alkohol stark schrumpft. Das ganze Gewebe ist durchaus luftfrei. Die Rinde besteht aus mehreren Lagen von Hypphen und zwar finden sich von letzteren die nämlichen beiden Formen wie in dem Marke in den inneren Rindenlagen, während die äusseren nur aus weiten und dünnwandigen bestehen. Die Hypphen der Rinde verlaufen aber nicht longitudinal, sondern quer um den Mycelstrang, oder richtiger, sie sind in sehr engen Windungen spiralig um den Markcylinder gewickelt, etwa wie der Metalldraht einer umsponnenen Claviersaite. Sie entspringen als Zweige von den Markhypphen, laufen von diesen aus erst eine kurze Strecke weit schräg nach aussen, um sich dann in der beschriebenen Weise aufzuwickeln. Von den äussersten Rindenhypphen entspringen zerstreute kurze Zweige, welche als feine Haare von der Oberfläche abstehen. Letztere sammt den Haaren, ist dicht incrustirt von stabförmigen Krystallen oxalsauren Kalks. Zellen, welche dieses Salz in ihrem Innern enthalten, sah ich an dem Mycelium nicht."

Laut diesem Bericht nahm DE BARY (1864) als erwiesen an, dass alle Kristalle dieser Rhizomorphen aus Kalziumoxalat bestehen. Dies mag für die inkrustierenden Kristalle wahr sein, denn sie lösen sich in 4% Kalilauge nicht auf; die im Innern der kugeligen Zellen liegenden Kristalle jedoch sind anderer chemischer Natur, denn sie lösen sich in Ammoniak, Kalilauge und Natronlauge innerhalb einiger Minuten auf (CLÉMENÇON 2017). Dabei bleibt die "strahlig-faserige Textur" im Innern der kugeligen Zellen erhalten. Diese Textur ist nicht kristallin; sie kann mit Toluidinblau und mit der Tannin-Eisen-Reaktion gefärbt werden.

DE BARY (1864) schrieb nichts über die gelegentlich auftretenden blasenförmigen bis kugeligen Zellen, die zwar Kristalle, jedoch keine strahlig-faserige Textur enthalten. Auch diese Kristalle sind in Laugen löslich, und die Zellen erscheinen dann ohne strahlig-faserige Textur (CLÉMENÇON 2017).

Die kugeligen Zellen mit strahlig-faseriger Textur werden «radiate Kristallphysaliden», die blasenförmigen bis kugeligen Zellen mit wahllos gehäuftten Kristallen ohne strahlig-faserige Struktur «konglomerate Kristallphysaliden» genannt (CLÉMENÇON 2017).

Material und Methoden

Die Pilze

Phallus impudicus L. - Les Saugéalles, Petites Côtes, Lausanne, Schweiz, leg. H. Clémenton 27.11.2011, Kollektion HC 11/092 (LAU). Frischmaterial. - Zimmerwald (Bern), leg. K. Schumacher 08.08.2016; - Moossee (Bern), leg. E. Herzig 10.08.2016; - Neuendorf (Solothurn), leg. P. Vanelli 07.08.2016; - Ziebach (Bern), leg. P. Vanelli 05.08.2016; - Lostorf (Solothurn), leg. F. Buss 20.08.2016. Die 5 letzten Aufsammlungen waren zugebrachte, trockene Rhizomorphen, die in LAU ohne Nummer aufbewahrt werden.

Mutinus caninus (Huds.) Fr. - Les Liaises nördlich von Lausanne, Schweiz. leg. H. Clémenton 27.06.2004, Kollektion 04/003 (LAU); Trockenmaterial. - Les Croisettes, Epalinges VD, Schweiz, leg. H. Clémenton 25.05.2016. Kollektion 16/10 (LAU); Frischmaterial.

Mutinus boninensis Llyod - Oh-Ishi Tomikawa, Otsu, Shiga Pref. Japan, leg. H. Clémenton 15.08.1988, det. T. Hongo. Kollektion HC 88/93 (LAU, als *Jansia boninensis* Llyod); Trockenmaterial. *Jansia* ist molekulantaxonomisch nicht von *Mutinus* trennbar (TRIERVEILER-PEREIRA & al. 2014).

Staheliomyces cinctus E. Fischer - Massif de Mirande, Matoury, Französisch-Guyana, leg. L. Beenken 15.07.2009/11 (LAU).

Xylophallus xylogenus (Mont.) E. Fischer - Sentier du Mont Bourda, Cayenne, Französisch-Guyana, leg. L. Beenken 14.07.09/6 (= HC 16/16, LAU).

Verarbeitung

Frischmaterial, Quetschpräparate. Kleine Proben lebender Rhizomorphen wurden in SDS-Kongorot, Glycerin-Ammoniak, Natronlauge oder Chloralhydratlösung 50%

gequetscht und untersucht. Die Kristalle der radiaten Kristallphysaliden werden in alkalischen Lösungen in einigen Minuten aufgelöst (CLÉMENÇON 2017), sind aber in der Chloralhydratlösung beständig. Diese Lösung hat einen günstigen Brechungsindex, trocknet unter dem Deckglas nur langsam, und das Material kann leicht gequetscht werden.

Frischmaterial, Mikrotomie. Proben lebender Rhizomorphen wurden in gepufferter Formaldehyd-Glutaraldehyd Lösung mindestens 12 Stunden lang fixiert, mit der Sequenz Methylcellosolve-Ethanol-Propanol-Butanol entwässert und in ein Gemisch von Glykolmethacrylat und Butylmethacrylat (65:35) eingebettet (CLÉMENÇON 2013). Die 5-8 µm dicken, auf Objektträger aufgezogenen Mikrotomschnitte wurden mit einer der unten beschriebenen Methoden bei Raumtemperatur gefärbt.

Trockenmaterial wurde über Nacht in destilliertem Wasser, Ammoniak 4-5% oder Chloralhydratlösung 50% bei Raumtemperatur oder bei 45° C aufgeweicht und anschließend wie Frischmaterial weiter bearbeitet. Nach dem Gebrauch der Chloralhydratlösung wurde mit destilliertem Wasser 30-60 Minuten lang ausgewaschen.

Zytologische Einzelheiten blieben schlecht erhalten, nur selten konnten Reste der Kerne gesehen werden; Thrombopleren und Proteinkristalle konnten jedoch oft gut erkannt werden. Auch die Architektur der Rhizomorphen blieb überraschend gut erhalten.

Die Tannin-Eisen-Reaktion (TER)

Die Färbung von Mucopolysacchariden mit Tannin - Eisenchlorid wurde von MAYER (1896) eingeführt und ist seither als Tannin-Eisen-Reaktion (TER) oder tannic acid-ferric chloride sequence (TA-F) in die Literatur eingegangen (ROMEIS 1989; SANNES & al. 1978). Die TER färbt Polysaccharide (Glykogen, Hyphenwände, Septen, Schleime und Gallerten) sehr vieler Pilze grau und lässt das Zytoplasma und die Kerne farblos.

Durchführung: Tannin 3% in Borsäure 2%, 15-20 Minuten – Spülen mit destilliertem Wasser – Eisenchlorid 5%, 3-10 Minuten (überwachen! Die Schnitte müssen grau werden).

Um die graue Farbe zu verstärken kann mit 0,2% Hämatoxylin in 2% Borsäure während 2-5 Minuten nachgefärbt werden. Um diese Färbung haltbarer zu machen, kann sie mit 1% Kupfersulfat oder Kupferazetat gebeizt werden. Alternativ kann die graue Färbung mit Toluidinblau O oder Azur A, je 0,01% in 2% Borsäure, verstärkt werden, wobei die Farbe in blau umschlägt. Die Haltbarkeit ist gut.

Ein Nachteil der TER: Eisenchlorid und Kupfersulfat lösen die Kristalle im Innern mancher Kristallphysaliden auf (aber weder die auf den kristalliferen Hyphen sitzenden Kristalle, noch die Proteinkristalle).

Tannin-Toluidinblau; Tannin-Azur A; Tannin-Bismarckbraun

Um das Auflösen der Kristalle in den Physaliden zu verhindern müssen das Eisenchlorid und das Kupfersulfat vermieden werden. Es hat sich gezeigt, dass in

den mit Tannin gebeizten und mit Toluidinblau, Azur oder Bismarckbraun gefärbten Schnitte nur die Wände, Septen, Schleime, Gallerten und Glykogen angefärbt werden, während Zytoplasma und Kerne farblos bleiben. Dies ist dem Resultat nach der TER gleichwertig, lässt aber die empfindlichen Kristalle der Physaliden unverändert.

Durchführung: Tannin 3% in Borsäure 2%, 15-20 Minuten – Spülen mit destilliertem Wasser – Toluidinblau O oder Azur A, je 0,01% in 2% Borsäure.

Anstelle von Toluidinblau und Azur A kann auch mit einer 0,1%igen Lösung von Bismarckbraun R in 5% Ethanol gefärbt werden, wonach die Wände und Gallerten braun erscheinen. Diese Färbung stellt oft auch einen dünnen Belag auf den Kristallen dar, der mit Toluidinblau nur schwach sichtbar gemacht werden kann.

Säurefuchsin - Tannin - Toluidinblau (Azur A)

Säurefuchsin 0,2% in Borsäure 2%, 10-20 Minuten, färbt Kerne, Proteinkristalle, Thrombopleren und Hyphenwände rot. Wird anschließend mit Tannin-Toluidinblau (oder Tannin-Azur A) gefärbt, so verlieren die Wände und Gallerten ihre rote Färbung und werden blau angefärbt. Die blassen Thrombopleren, die Proteinkristalle und die Kerne mit ihren Nukleolen werden stark rot angefärbt (braune Thrombopleren und melanierte Wände bleiben braun). Da kein Eisenchlorid verwendet wird, bleiben die Kristalle der Physaliden erhalten.

Die Sequenz Säurefuchsin-Tannin-Eisenchlorid gibt ähnliche Resultate (Wände und Gallerten grau statt blau), aber die die Kristalle der Physaliden werden weitgehend aufgelöst.

Eindecken. Nach dem Färben und Spülen mit Wasser wurden die Schnitte bei 80-90° C getrocknet und nach Abkühlen mit Entellan eingedeckt. Da Entellan einen ähnlichen Brechungsindex wie das zur Einbettung verwendete Methacrylatgemisch hat, werden schwache, beim Schneiden entstandene Artefakte (seichte Striemen) optisch beinahe ausgelöscht.

Doppelbrechung der Kristalle. Bei vollständig (90°) gekreuzten Polarisationsfiltern ("vollausgelöschtes polarisiertes Licht"), erscheint der Hintergrund im Mikroskop fast schwarz und die Kristalle leuchten hell auf, aber die Hyphen bleiben unsichtbar. Um diese sichtbar zu machen und fotografieren zu können verwendet man besser "**teilausgelöschtes polarisiertes Licht**", wobei die Filter um etwa 70-80° zueinander verdreht werden. Dazu braucht der Drehwinkel nicht gemessen zu werden; eine Einstellung der Helligkeit im Mikroskop "von Auge" ist völlig genügend.

Fotografie. Die Präparate wurden mit einem Leitz Orthoplan Mikroskop mit Plan-Apochromaten oder Fluotaren untersucht und ausgewählte Stellen mit einer ProgRes C3 Digitalkamera von Jenoptik fotografiert. Die Aufnahmen wurden mit Photoshop CC 2015 von Adobe mit einem Macintosh Computer weiter bearbeitet (Farbkorrektur [die C3 ist auf dem Macintosh nur annähernd farbgetreu], Kontrastanpassung und Hintergrundreinigung).

Ergebnisse und Diskussion

Phallus impudicus, Abb. 1-5

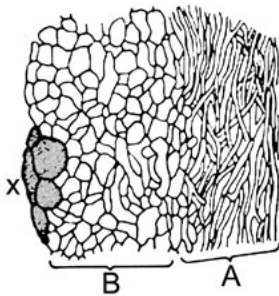
Die Rhizomorphen sind von einem weißen, recht dicken, über der Rinde gelegenen **Kristallmantel** umgeben, der aus locker angeordneten kristalliferen Hyphen besteht. Im und unter dem Kristallmantel liegen vereinzelte radiate und konglomerate **Kristallphysaliden**. Diese sind recht selten und schwer erkennbar, da sie meist von den Kristallen des Mantels überdeckt sind. Unter dem Kristallmantel liegt eine dünne, gelatinöse, zweischichtige **Rinde**. Die äußere Schicht besteht aus quer zur Längsachse der Rhizomorphe laufenden, eng gewundenen Hyphen. Unter diesen queren Hyphen befindet sich die aus wirr verwobenen Hyphen bestehende, dünne, untere Schicht der Rinde. Diese hebt sich durch die irreguläre Anordnung ihrer Hyphen klar von der äußeren, querhyphigen und dem darunter liegenden, längshyphigen Mark ab. In den tieferen Lagen der Rinde erkennt man einige kleine, unregelmäßig gestaltete Inseln einer stark färbbaren Gallerte mit eingeschlossenen Hyphen. **Das Mark** besteht aus subregulär längs laufenden Hyphen. Die meisten Hyphenwände sind kaum färbbar und verquollen, und die so entstandene Gallerte ist stark TER-positiv. Einige Hyphenwände sind weniger verquollen, gut erkennbar und auch gut färbbar. Röhrenhyphen und Thrombopleren sind selten. Das Mark enthält viele generative, paarkernige Hyphen mit verquollenen Wänden. Proteinkristalle sind ziemlich gleichmäßig im Mark verteilt. Keulenförmig angeschwollene Hyphenenden sind häufig. Oft enthalten sie einen oder wenige Kristalle.

Sehr dünne Rhizomorphen haben keine quer zur Längsachse der Rhizomorphe laufende, eng gewundene Hyphen und meist auch keinen Kristallmantel.

Diskussion – Die quer zur Längsachse der Rhizomorphe laufenden, eng gewundenen Hyphen wurden von DE BARY (1864) recht gut mit dem *“Metalldraht einer umspannenen Klaviersaite”* verglichen, was aber den Eindruck erwecken könnte, die Schicht der *“Klaviersaiten-Hyphen”* sei nur eine einzige Hyphenlage dick. In Wirklichkeit können die *“Klaviersaiten-Hyphen”* mehrere Lagen dicht gedrängter Hyphen bilden, wobei ihr Querschnitt meist unregelmäßig rundlich-vieleckig verformt ist (Abb. 3A). In medianen Längsschnitten (wo die *“Klaviersaiten-Hyphen”* quer getroffen sind) entsteht somit ein Bild, das mit einem *“Pseudoparenchym”* verwechselt werden kann, wie das TOWNSEND (1954) tat (*“... in Phallus they fuse and by division in more than one plane give rise to a compact pseudoparenchyma”*). Ihre Figur 3e (hier wiedergegeben als Textfigur 1) zeigt eine mächtige solche Schicht als äußerste Schicht der Rhizomorphe, sogar mit anhaftenden Erdteilchen. Querschnitte (Abb. 1B rechts oben und links, unter dem Kristallmantel) und tangentielle Längsschnitte (Abb. 4A) zeigen aber, dass es sich um fadenförmige, dicht gedrängte Hyphen handelt, die kein Pseudoparenchym bilden. Es ist erstaunlich, dass TOWNSEND (1954) den so auffallenden Kristallmantel (Abb. 1A, 1B) weder beschreibt noch zeichnet. Auch die Schicht wirr verlaufender Hyphen zwischen dem gelatinösen Mark und den *“Klaviersaiten-Hyphen”* (Abb. 4B) wird weder im Text erwähnt, noch in der Textfigur 3e gezeigt.

Die Kristallphysaliden des *Phallus impudicus* liegen meist in oder gar unter dem Kristallmantel und sind schwer sichtbar. Sie sind deshalb der Aufmerksamkeit von DE BARY (1864) entgangen, der wohl so große und schön sichtbare radiate Kristallphysaliden erwartete, wie er sie zuvor bei *Mutinus caninus* entdeckte. Auch TOWNSEND (1954) erwähnt die Kristallphysaliden nicht.

Die blasenförmig erweiterten Septen und Hyphenenden (Abb. 5H), die durchbrochenen Septen der Röhrenhyphen (Abb. 5C), die Thrombopleren (Abb. 5D, 5E) und die Proteinkristalle (Abb. 5G) werden weder von DE BARY (1864), noch von TOWNSEND (1954) erwähnt.



Textfigur 1 nach TOWNSEND (1954, ihre fig. 3e): Längsschnitt einer Rhizomorphe von *Phallus impudicus* mit Mark (A) und falsch verstandener, "pseudoparenchymatischer" Rinde (B), die in Wirklichkeit von mehreren Schichten quer geschnittener "Klaviersaiten-Hyphen" gebildet wird. Zudem fehlt der Kristallmantel. X = Erdteilchen. Man vergleiche die Abb. 3A

Mutinus caninus, Abb. 6-8

Die Rhizomorphen sind von einem weißen **Kristallmantel** umgeben, der aus locker angeordneten kristalliferen Hyphen besteht. Im und über dem Kristallmantel liegen stellenweise zahlreiche radiate **Kristallphysaliden**. Neben diesen, bereits von DE BARY (1864) beschriebenen und abgebildeten Kristallphysaliden kommen auch konglomerate Kristallphysaliden vor. Die dünne, stellenweise gelatinöse **Rinde** ist schwach entwickelt und besteht aus unregelmäßig locker angeordneten, längs bis quer laufenden Hyphen mit dünnen Wänden. Das **Mark** ist aus wellenförmig längs laufenden generativen Hyphen, Röhrenhyphen und Thrombopleren geflochten. Manche dieser Hyphen laufen parallel geschlängelt, so dass verwobene Hyphenbündel entstehen, die allerdings schlecht abgegrenzt sind. Die Hyphen sind in einer gut färbbaren gelatinösen Masse eingebettet. Thrombopleren, H-Verbindungen, Proteinkristalle, Kernpaare, Doliporus-Schwellungen und durchbrochene Septen sind häufig. Im Mark enden viele Hyphen mit einer schlank keulenförmigen Blase, und manche Septen sind asymmetrisch blasenförmig erweitert.

Diskussion – Die in der Einführung wiedergegebene, von DE BARY (1864) verfasste Beschreibung der Rhizomorphe ist richtig, mit Ausnahme der Annahme, die Kristalle der radiaten Kristallphysaliden bestünden aus Kalziumoxalat; und der Autor hat die ebenfalls vorhandenen konglomeraten Kristallphysaliden übersehen. Da die Kristalle der radiaten Kristallphysaliden in Laugen löslich sind, bestehen sie aus einem andern Salz. Zudem sind sie in einer organischen Matrix eingebettet, die der Lauge widersteht und das radiate Erscheinungsbild auch nach dem Verschwinden der Kristalle beibehält (CLÉMENÇON 2017).

TOWNSEND (1954) gibt eine sehr kurze und zudem falsche Beschreibung der Rhizomorphe von *Mutinus caninus* (Original in englisch): "Die Rhizomorphen sind aus irregulär angeordneten, spärlich septierten, uniform 4-5 µm dicken Hyphen gebaut. Diese sind im Zentrum der Rhizomorphe sehr locker angeordnet und lassen große Lufträume frei; aber gegen den Rand zu werden sie dichter verwoben und zeigen keine bevorzugte Orientierung." Meine Abbildungen 7A, 7B und 8B widersprechen diesen Aussagen in flagranter Weise. Auch CAIRNEY, JENNINGS & VELTKAMP (1989) widersprechen dieser Aussage, sind aber in guter Übereinstimmung mit meinen Befunden.

Weder TOWNSEND (1954) noch CAIRNEY & al. (1989) erwähnen Kristallphysaliden; und Röhrenhyphen, Thrombopleren, H-Verbindungen, blasenförmig erweiterte Zellen und durchbrochene Septen werden weder von diesen Autoren, noch von DE BARY (1864) angegeben.

***Mutinus boninensis*, Abb. 9-10**

Der **Kristallmantel** der Rhizomorphen dieses kleinen Pilzchens ist auffallend dünn und stellenweise fehlend. Die locker verflochtenen kristalliferen Hyphen sind dicht mit stäbchenförmigen Kristallen besetzt. Die radiaten **Kristallphysaliden** sind überraschend groß und liegen stellenweise sehr häufig auf dem Kristallmantel. Weniger häufig aber auch sehr groß sind die konglomeraten Kristallphysaliden. Eine **Rinde** fehlt. Das **Mark** besteht aus subregulär längs orientierten generativen Hyphen, Röhrenhyphen mit durchbrochenen Septen, und Thrombopleren. Die Röhrenhyphen und auch die Thrombopleren enden oft mit einer schlank blasenförmigen Verdickung. Proteinkristalle sind in den Röhrenhyphen bisweilen vorhanden.

Diskussion –Die Rhizomorphen des *Mutinus boninensis* unterscheidet sich von denen des *M. caninus* vor allem durch das Fehlen einer Rinde. Mir sind keine anderen Publikationen zu dieser Rhizomorphe bekannt.

***Staheliomyces cinctus*, Abb. 11-12**

Die Rhizomorphen sind von einem dünnen **Kristallmantel** mit glatter Oberfläche ohne abstehende kristallifere Hyphen umgeben. Er wird von dicken, mit polymorphen Kristallen besetzten, locker geflochtenen Hyphen gebildet. Auf der Oberfläche des Kristallmantels liegen viele braune, amorphe Massen, die vermutlich vom Substrat stammen. Die **Rinde** unter dem Kristallmantel besteht aus sehr dicken aber dünnwandigen, längs ausgerichteten Hyphen und ist nicht gelatinös. Das **Mark** ist stark gelatinös und aus weiten, dicht gepackten, in der Längsrichtung der Rhizomorphe subregulär verwobenen Hyphen geflochten. Röhrenhyphen sind häufig und enden oft mit schlanken, blasenförmigen Zellen. Thrombopleren Hyphen sind selten und auffallend dünn; aber dicke, prall mit Kristallen gefüllte Hyphen oder Blasen sind häufig; aber die Frage ob diese Blasen Kristallphysaliden sind, konnte nicht beantwortet werden. Die für *Phallus* und *Mutinus* charakteristischen radiaten Kristallphysaliden fehlen dem *Staheliomyces*. Proteinkristalle und H-Verbindungen kommen vor.

Diskussion – Im Gegensatz zu *Phallus* und *Mutinus* sind die Kristalle der kristallinen Hyphen der Oberfläche nicht stabförmig, sondern polymorph (Abb. 11D). Mir sind keine anderen Publikationen zu dieser Rhizomorphenform bekannt. Die molekulartaxonomische Position dieser Gattung ist noch nicht bekannt (TRIERVEILER-PEREIRA 2014).

Xylophallus xylogenus, Abb. 13-15

Diese winzigen Pilzchen besitzen meist nur eine einzige, nicht oder nur wenig verzweigte Rhizomorphenform; nur gelegentlich findet man mehrere Rhizomorphen. **Kristallmantel** und **Kristallphysaliden** fehlen. Die **Rinde** ist zweischichtig. Die Außenschicht ("Physalohyphenschicht") besteht aus auffallend breiten Hyphen mit blasenförmig erweiterten Endzellen. Sie ist 25-50 µm dick und stellenweise schwach gelatinös. In der Physalohyphenschicht sind sekundäre Septen und intrahyphale Hyphen häufig. Unter der Physalohyphenschicht liegt eine dünne, aus schmalen, längs laufenden Hyphen dicht geflochtene, stark gelatinöse Schicht, die in medianen Längsschnitten kaum erkennbar, in tangentialen Längsschnitten hingegen gut sichtbar ist. Das **Mark** ist ebenfalls gelatinös und enthält zahlreiche Röhrenhyphen, die oft durchbrochene Septen zeigen. An den Septen sind die Röhrenhyphen oft angeschwollen. Glykogen konnte nur ein einziges Mal gesehen werden, denn das Auftreten von Glykogen ist wohl vom physiologischen Zustand des Pilzes abhängig und deshalb nicht konstant. Die wenigen Thrombopleren sind farblos; ihr Inhalt ist homogen und kann mit Baumwollblau oder Tannin-Eisenchlorid gefärbt werden. H-Verbindungen sind häufig. – Mit Ausnahme der Thrombopleren erschienen alle Hyphen leer. Es wurden keine Proteinkristalle gesehen. Der Erhaltungszustand des Zytoplasmas war schlecht. Kleine Doliporus-Knöpfe und geschrumpfte Kerne sind bisweilen erkennbar.

Diskussion – AGERER & IOSIFIDOU (2004: 282) schreiben über die Phallales (ihre Gruppe E mit 11 Gattungen, aber ohne *Xylophallus*): "All investigated species form globular cells with spheres of radially aggregated crystals. ... Until now, all species ... studied possess this unique feature." Daraus könnte hervorgehen, dass Kristallphysaliden bei den Phallales allgemein verbreitet sind und als Merkmal dieser Ordnung gebraucht werden könnten. Dies ist aber nur beschränkt anwendbar, denn bei *Xylophallus* fehlen sie (oder sie sind so selten, dass sie übersehen worden sind). Auch der Kristallmantel ist bei den Phallales weit verbreitet, aber kein zuverlässiges Merkmal für diese Ordnung. Das Fehlen dieser beiden Merkmale bei *Xylophallus* ist vielleicht auf die geringen Dimensionen dieses Pilzes zurückzuführen und kann nicht dazu dienen, diese Gattung aus den Phallales auszuschließen. Die molekulartaxonomische Stellung von *Xylophallus* liegt nahe bei *Mutinus* und bestätigt die Zugehörigkeit dieser Gattung zu den Phallales (TRIERVEILER-PEREIRA 2014). Mir sind keine anderen Publikationen zu dieser Rhizomorphenform bekannt.

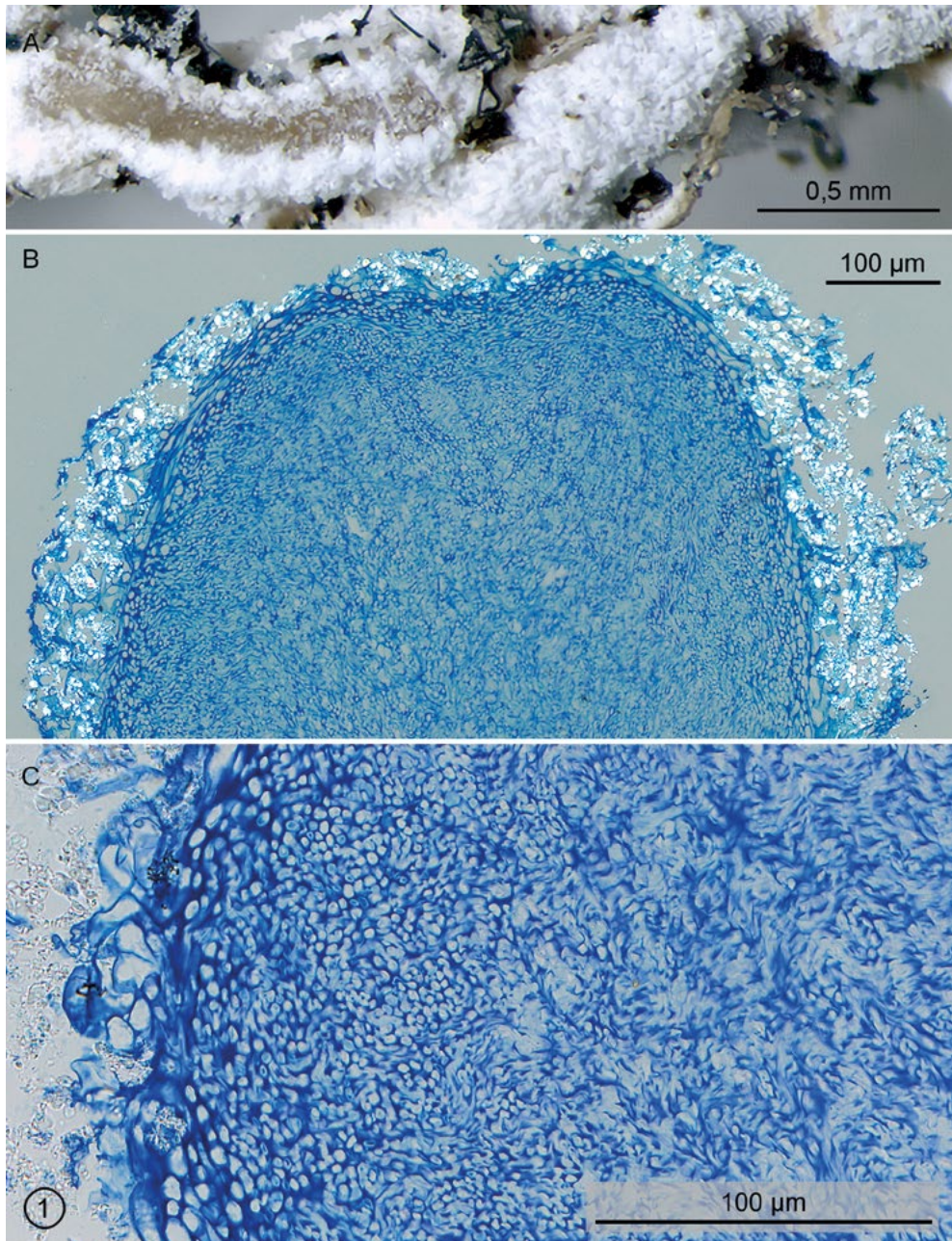


Abb. 1: *Phallus impudicus*, Rhizomorphe. **A:** Kristallmantel, teilweise fehlend. **B:** Querschnitt, Übersicht. Unter dem hell leuchtenden Kristallmantel erkennt man eine dünne, unscharf begrenzte, aus dickeren Hyphen bestehende Rindenschicht, die das dichte Mark einfasst. Teilausgelöschtes polarisiertes Licht. **C:** Querschnitt, die Struktur der Rinde und des Markes zeigend. Hellfeld. – B,C: Tannin-Azur A.

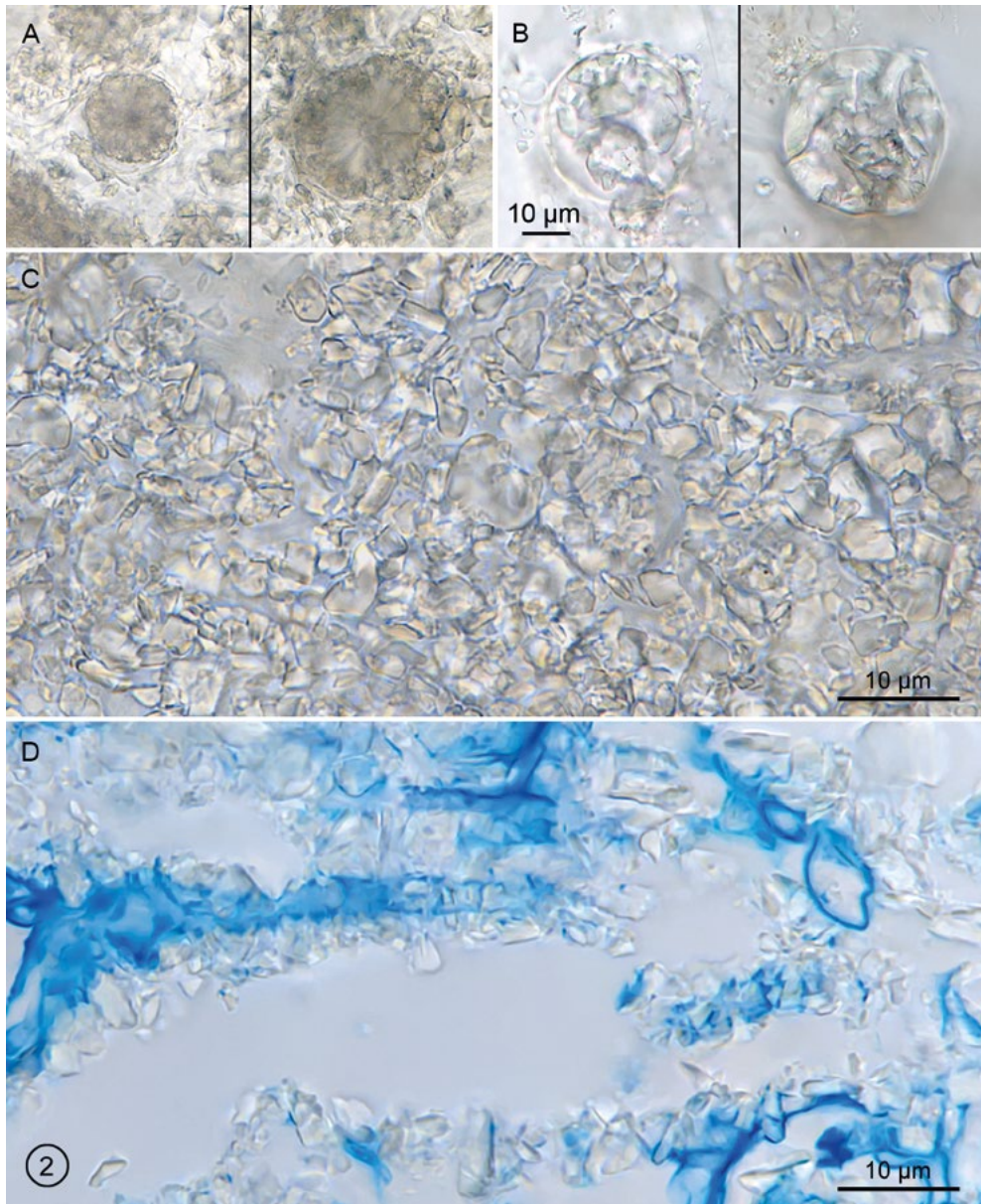


Abb. 2: *Phallus impudicus*, Kristallmantel. **A:** Zwei radiate, im Kristallmantel eingebettete und deshalb nur unklar sichtbare Kristallphysaliden; Chloralhydrat 50%. **B:** Zwei konglomerate Kristallphysaliden; Hoyers Medium. **C:** Kristallmantel Oberfläche; NaOH 10% mit 20% Glycerin. **D:** Kristallifere Hyphen der Oberfläche; Tannin-Azur A. – Der Maßstab in B gilt auch für A

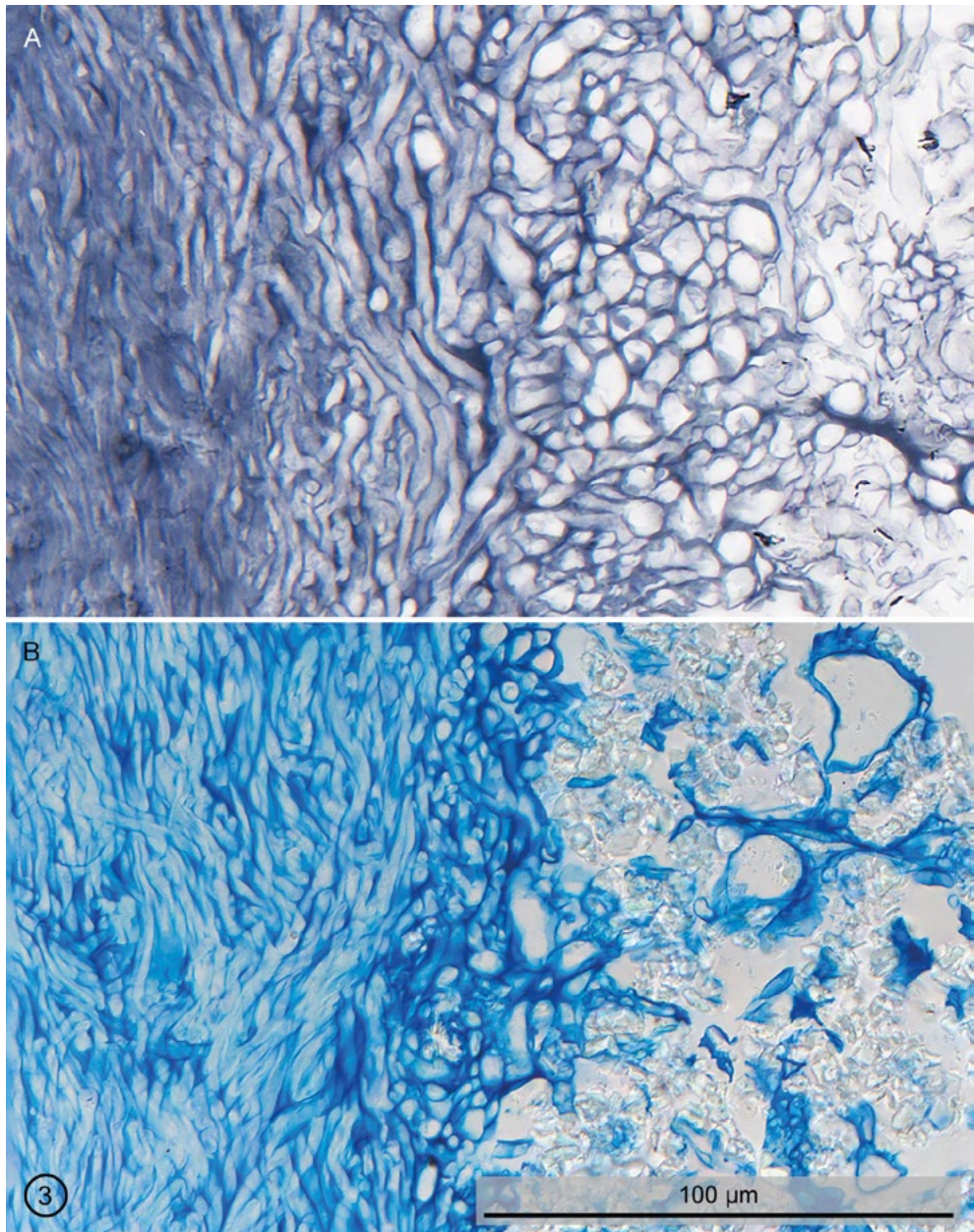


Abb. 3: *Phallus impudicus*, Rhizomorphe, medianer Längsschnitt, Rinde und Kristallmantel. **A:** Links das stark gelatinöse Mark; in der Mitte weite, längs laufende bis wirr angeordnete Hyphen; rechts die quer zur Rhizomorphen-Achse liegenden, hier quer geschnittenen Hyphen, welche die Rhizomorphe umspinnen (“wie der Metalldraht einer umspannenen Claviersaite”). Am rechten Bildrand die unterste Zone des Kristallmantels. Tannin-Eisenchlorid. **B:** Die Schicht der quer umspinnenden Hyphen ist hier dünn. Rechts davon die Hyphen und Kristalle des Kristallmantels. Tannin-Eisenchlorid-Azur A.

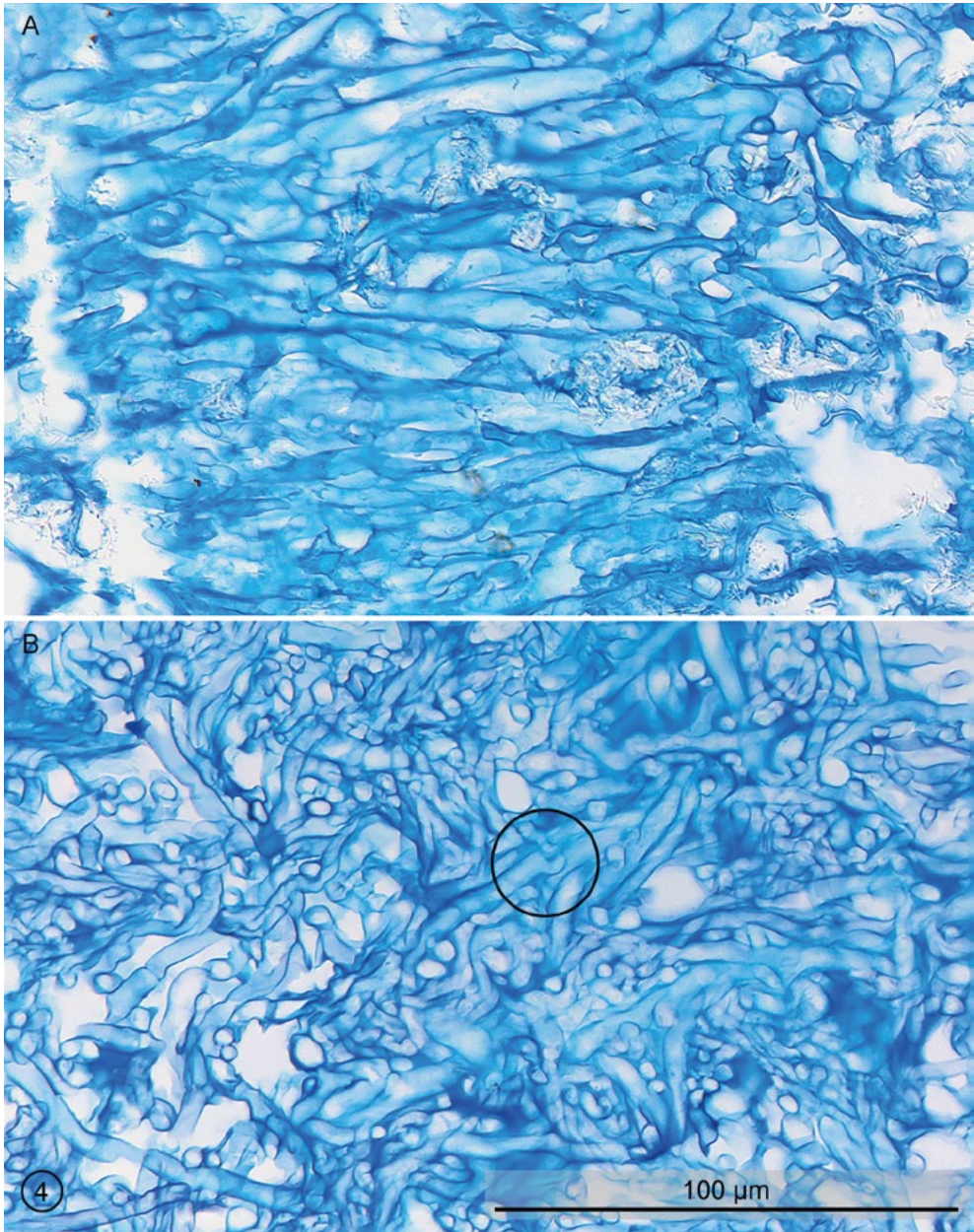


Abb. 4: *Phallus impudicus*, Rhizomorphe, tangentielle Längsschnitte. Die Achse der Rhizomorphe verläuft vertikal im Bild. **A:** Quer liegende, die Rhizomorphe umspinnende Hyphen ("Klaviersaiten-Hyphen"). Dazwischen einige Kristalle des Mantels. **B:** Wirr verwobene Hyphen der Rinde; stellenweise stark gelatinös (dunkler blau gefärbte Stellen). Im Kreis eine Schnalle. – Azur A in 2% Borsäure.

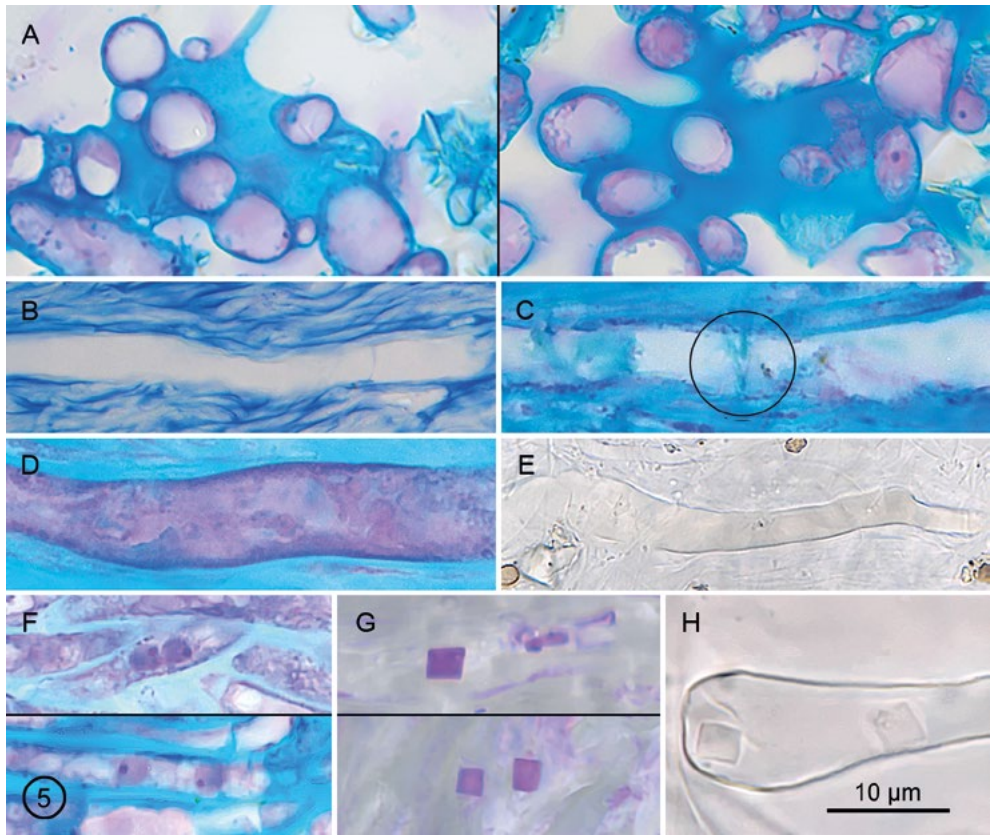


Abb. 5: *Phallus impudicus*, Tangentialschnitte. A: Unter der Oberfläche liegende, unregelmäßig gestaltete Inseln einer stark färbaren Gallerte mit eingeschlossenen Hyphen. **B:** Röhrenhyphe mit sehr feiner, ganze Querwand. **C:** Röhrenhyphe mit durchbrochener Querwand. **D:** Thromboplere mit unregelmäßig gestaltetem Deutoplasm. **E:** Farblose Thromboplere mit homogenem Inhalt. **F:** Zwei Kernpaare, jeder Kern mit homogenem Chromatin und stark färbarem Nukleolus. **G:** Proteinkristalle **H:** Blasenförmige Endzelle einer Röhrenhyphe mit zwei Kristallen; ungefärbt. – A,B,C,D,F: Säurefuchsin-Tannin-Azur A; G: Säurefuchsin-Tannin-Eisenchlorid.

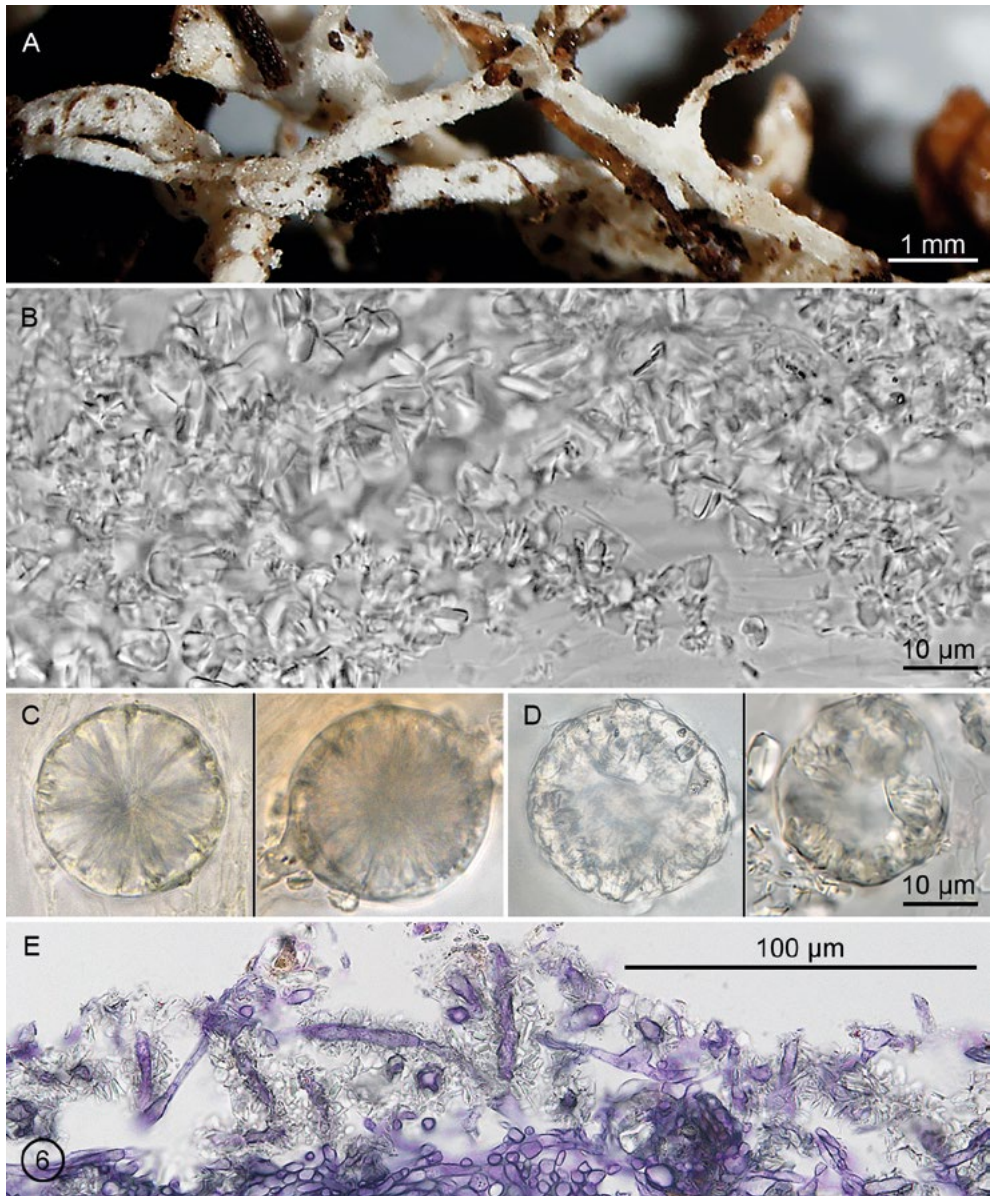


Abb. 6: *Mutinus caninus*. **A:** Lebende Rhizomorphen mit Kristallmantel. **B:** Aufsicht auf den Kristallmantel. **C:** Zwei radiate Kristallphysaliden. **D:** Zwei konglomerate Kristallphysaliden. **E:** Längsschnitt, Kristallifere Hyphen des Mantels. – B,C,D ungefärbt in Hoyer's Medium; E: Säurefuchsin-Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin.

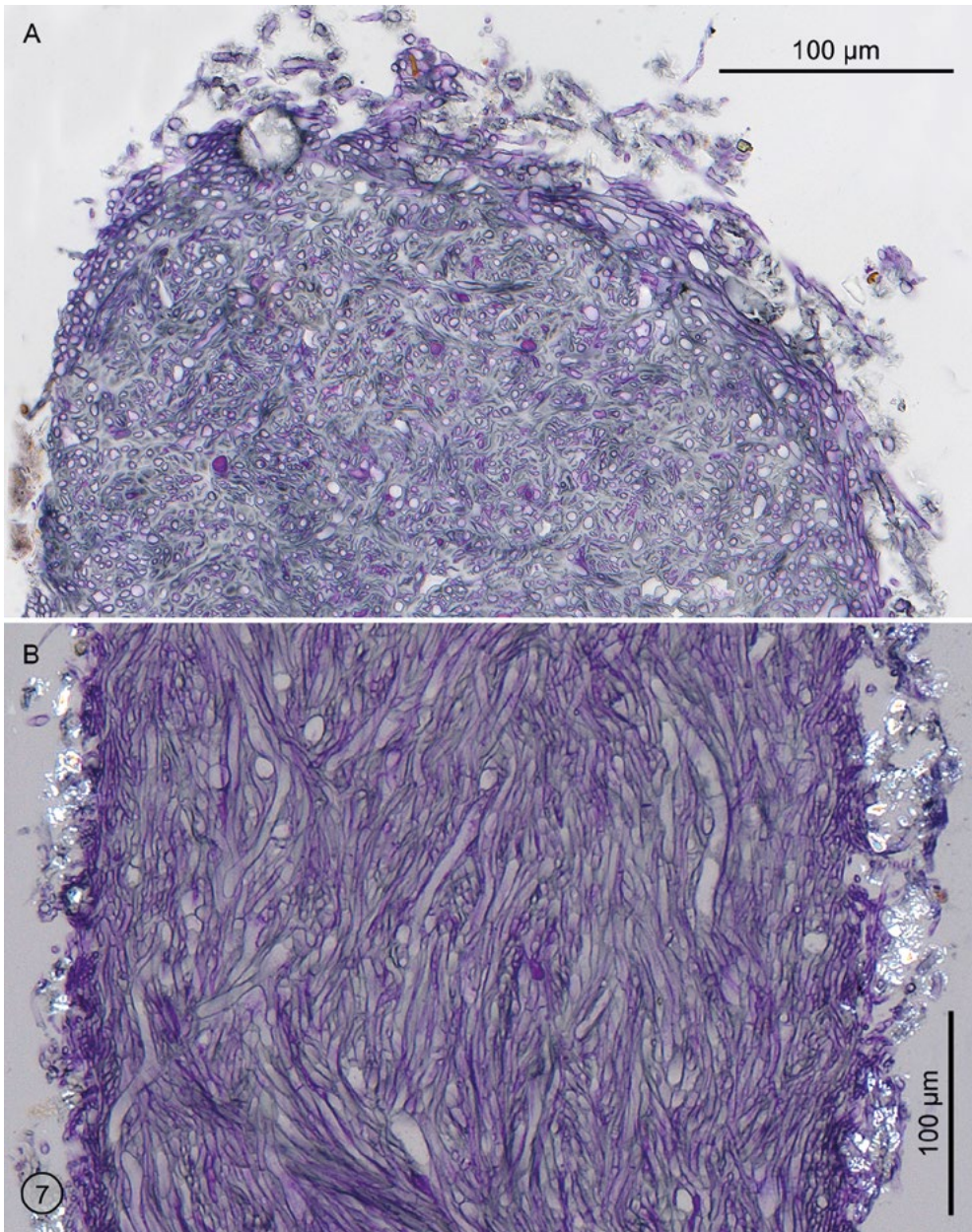


Abb. 7: *Mutinus caninus*. **A:** Querschnitt, Hellfeld. Im Mark sind weite Röhrenhyphen und rot angefärbte Thromboporen sichtbar. Das gelatinöse Grundgeflecht besteht aus wirren generativen Hyphen. Über der deutlich erkennbaren Rinde liegt der lockere Mantel aus kristalliferen Hyphen. **B:** Längsschnitt, teilausgelöschtes polarisiertes Licht. Alle Hyphen laufen unregelmäßig wellenförmig in der Längsrichtung der Rhizomorphe. Die Kristalle des Mantels leuchten hell. – Säurefuchsin-Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin.

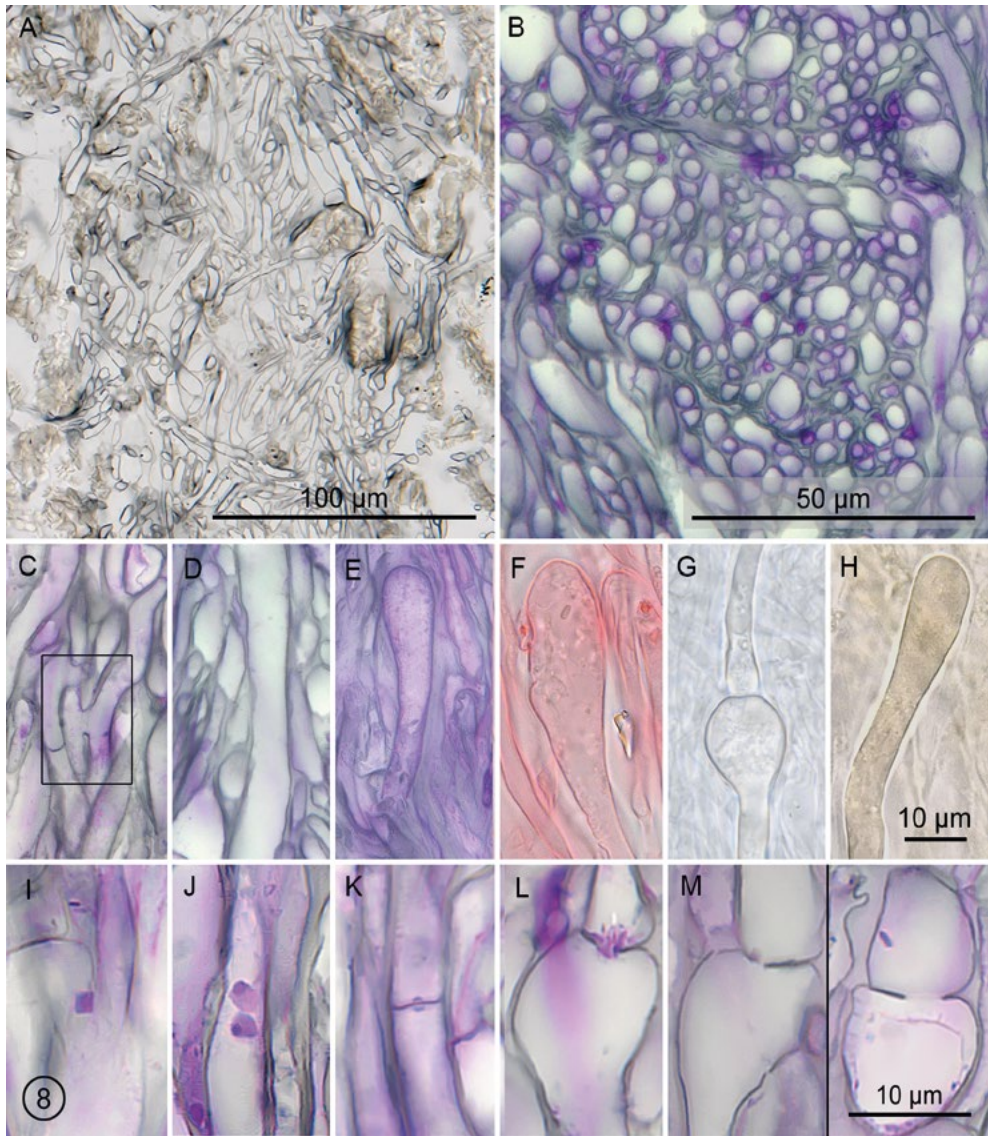


Abb. 8: *Mutinus caninus*, Rhizomorphe. **A:** Rinde im tangentialen Längsschnitt. Links und rechts einige kristallifere Hyphen des Kristallmantels. Achse der Rhizomorphe vertikal. Tannin - Eisenacetat - Hämatoxylin. **B:** Zentraler Teil des Markes im Querschnitt. Die gelatinöse Masse zwischen den Hyphen ist grau angefärbt. Wie schon in der Abbildung 7B andeutungsweise erkennbar ist, sind die Hyphen zu kleinen Bündeln zusammengefasst. **C:** H-Verbindung. **D:** Röhrenhyphe. **E,F:** Blasenförmige Endzellen. **G,H:** Thrombopleren. **I:** Proteinkristall. **J:** Ein Kernpaar, beide Kerne mit je einem Nukleolus. **K:** Doliporus-Schwellung. **L:** Röhrenhyphe mit durchbrochener Septe, in der sich noch Reste des Doliporus befinden. **M:** Durchbrochene Septen zweier Röhrenhyphen. – F Kongorot, G ungefärbt, H in Melzers Jodlösung. Alle ändern mit Säurefuchsin-Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin gefärbt.

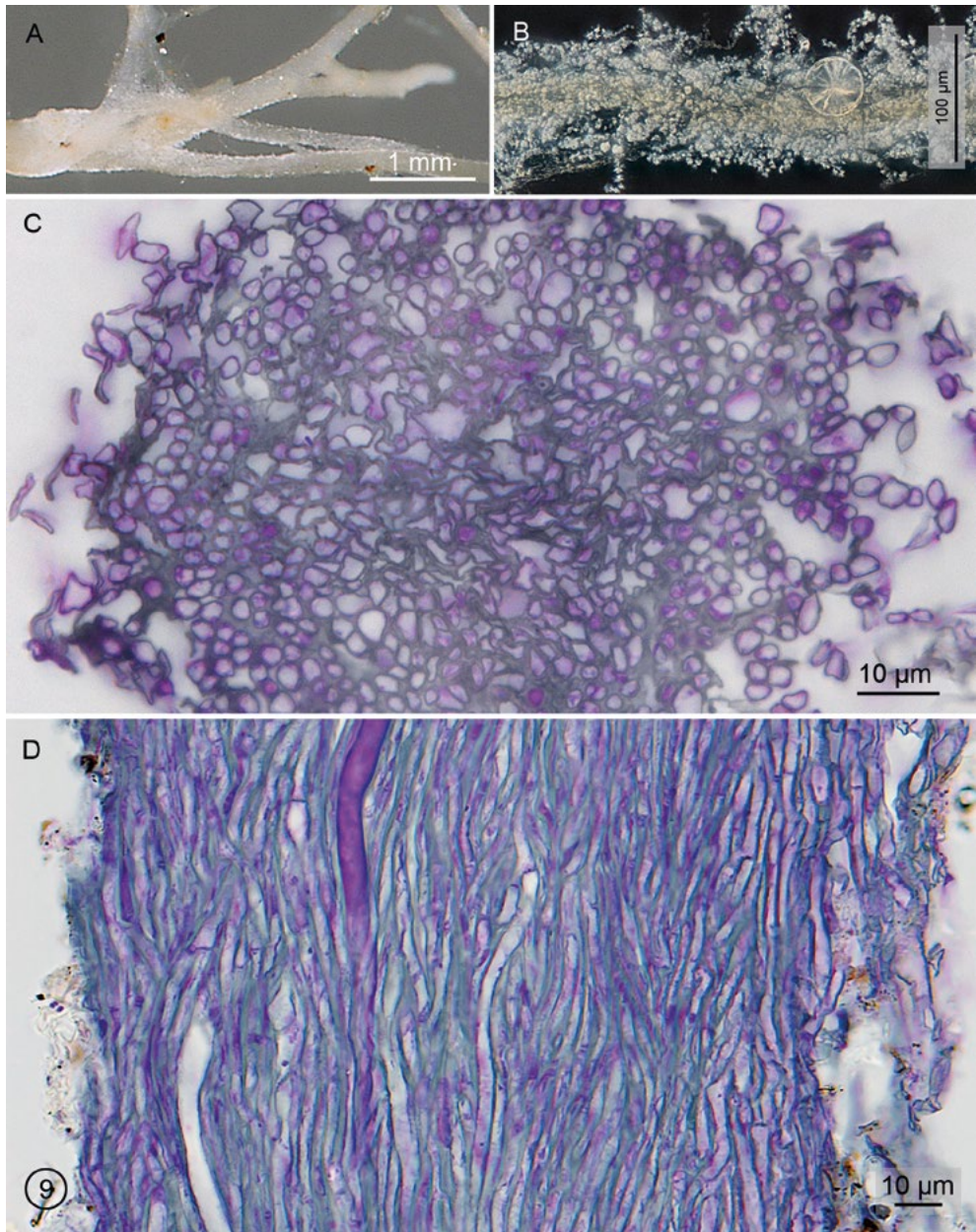


Abb. 9: *Mutinus boninensis*, Rhizomorpe. **A:** In Wasser fotografiert, Kristallmantel spärlich, weiß erscheinend. **B:** Kristallmantel und eine Physalide im polarisierten Licht. **C:** Querschnitt. Die gelatinöse Masse zwischen den Hyphen des Markes ist grau angefärbt. **D:** Längsschnitt mit dicker, rot angefärbter Thromboplere und weitleumigen, leeren Röhrenhyphen. Links einige wenige kristallifere Hyphen. – Säurefuchsin-Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin.

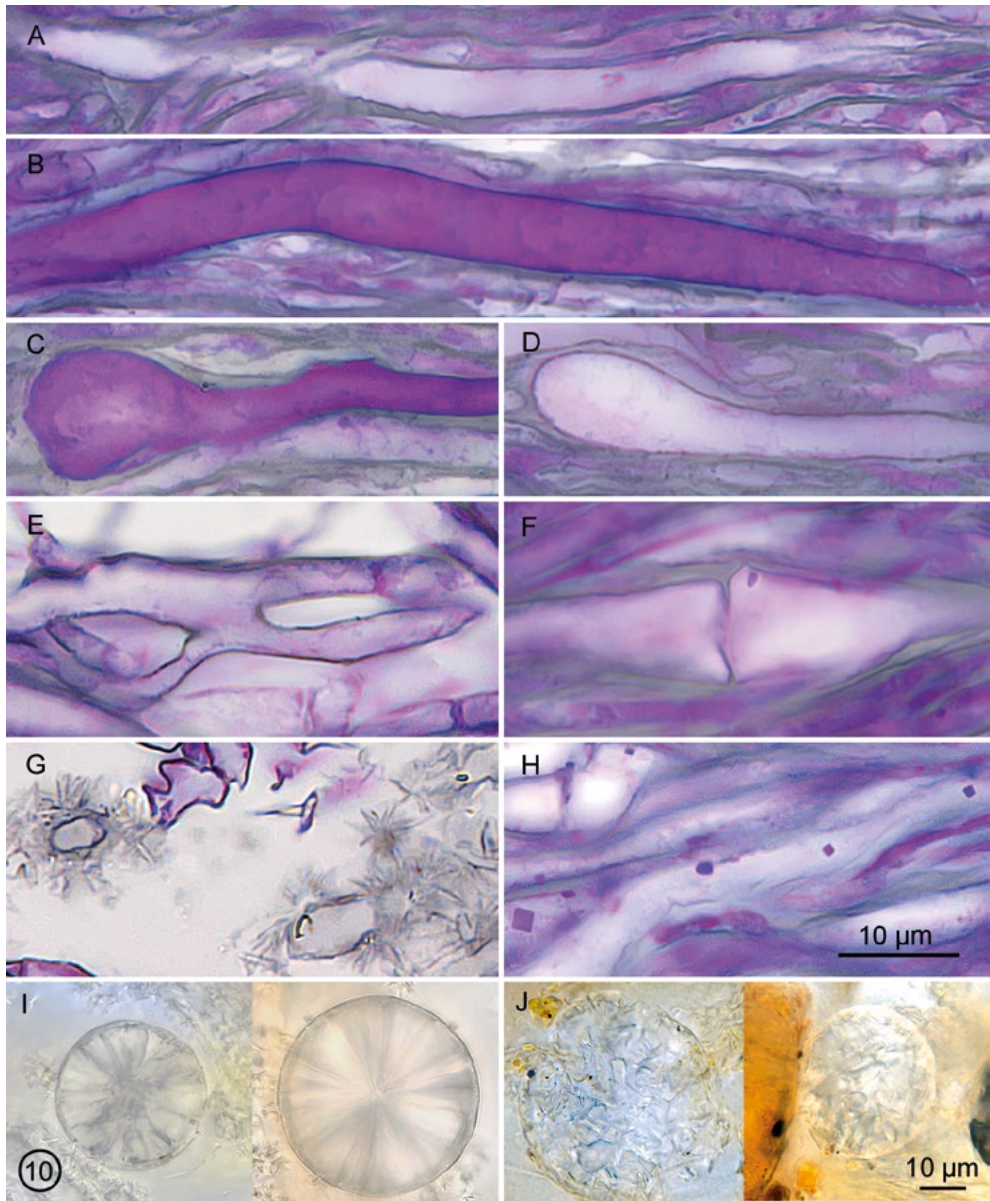


Abb. 10: *Mutinus boninensis*, Rhizomorphe. **A:** Röhrenhyphe. **B:** Thromboplere. **C:** Blasenförmige Endzelle einer Thromboplere. **D:** Blasenförmige Endzelle einer Röhrenhyphe. **E:** H-Verbindung. **F:** Durchbrochene Septe einer Röhrenhyphe. **G:** Kristallifere Hyphen des Mantels. **H:** Proteinkristalle. **I:** Zwei radiate Kristallphysaliden. **J:** Zwei konglomerate Kristallphysaliden. – A-H Säurefuchsin-Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin. I, J ungefärbt

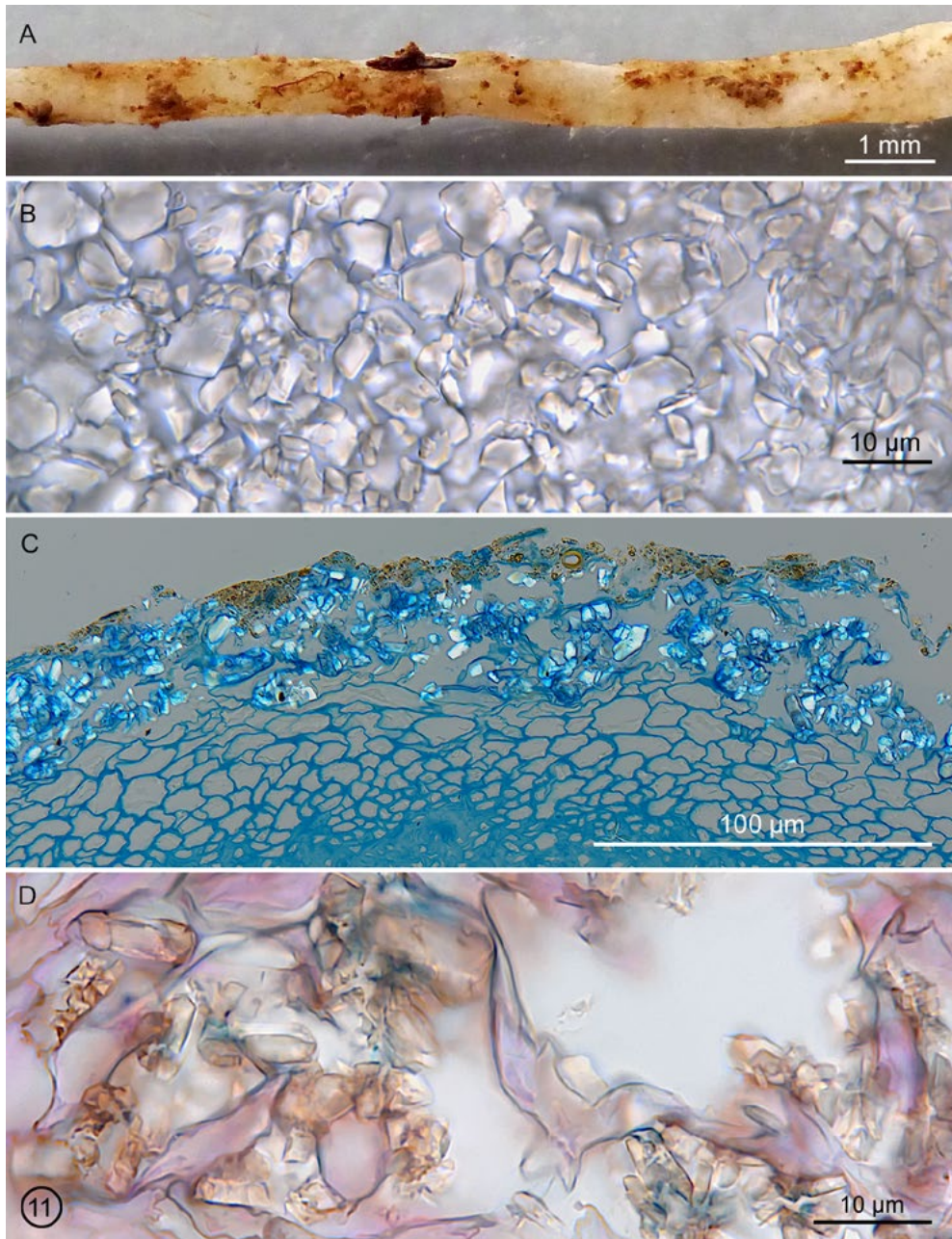


Abb. 11: *Staheliomyces cinctus*, Rhizomorpe. **A:** In Wasser fotografiert. Kristallmantel kaum erkennbar, braune Ablagerungen häufig. **B:** Kristallmantel in 50% Chloralhydratlösung. **C:** Querschnitt durch die weitlumige Rinde und den Kristallmantel. Auf der Oberfläche einige braune Ablagerungen. Teilausgelöstes polarisiertes Licht. Tannin-Toluidinblau. **D:** Unregelmäßig geformte kristallifere Hyphen mit Kristallen, deren Oberflächen braun angefärbt sind. Säurefuchsin-Tannin-Toluidinblau-Bismarckbraun.

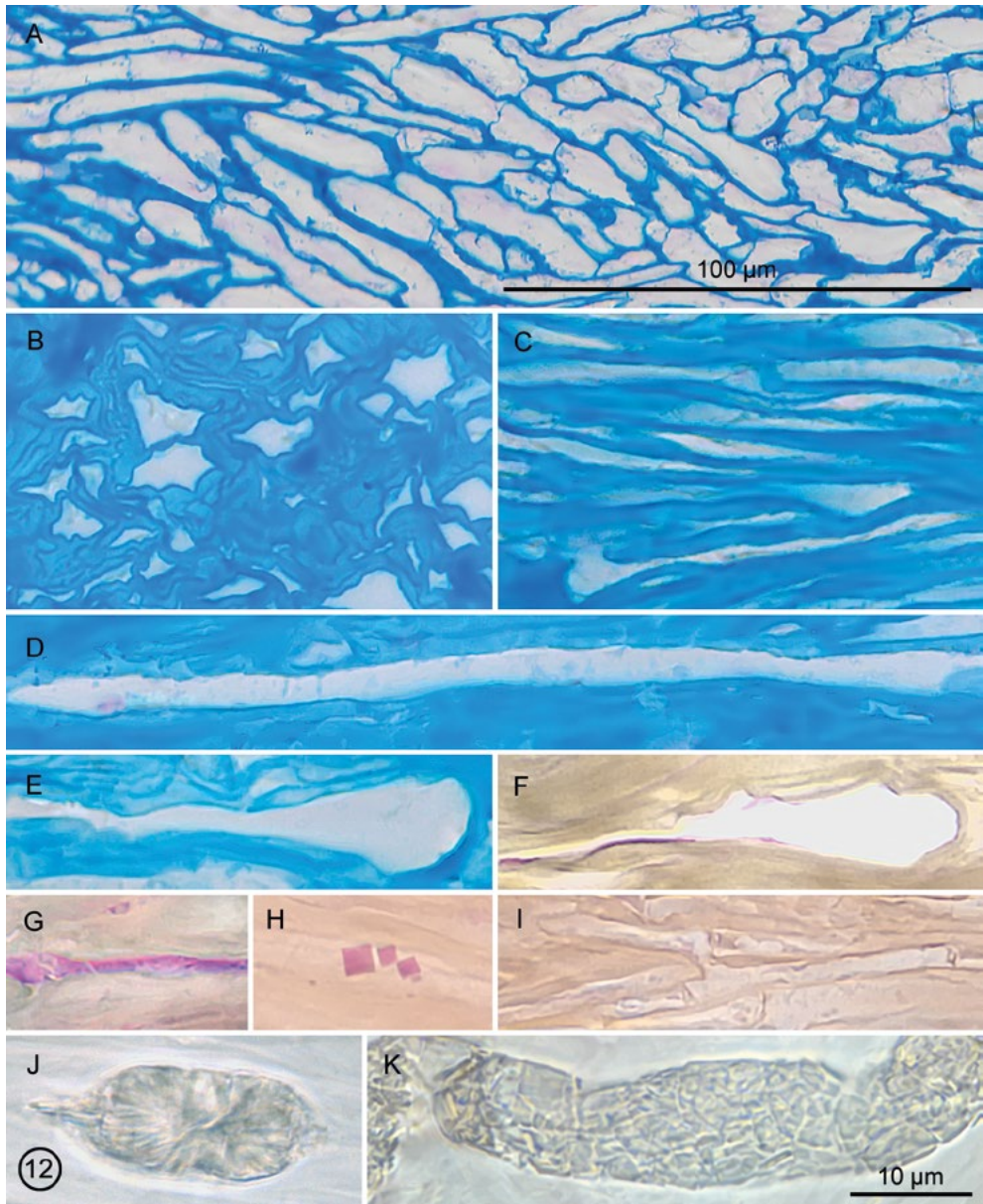


Abb. 12: *Staheliomyces cinctus*, Rhizomorphe, Mark **A:** Längsschnitt mit dicken Physalohyphen in einer blau angefärbten gelatinösen Masse. **B:** Querschnitt durch den zentralen Teil des Markes. Die Röhrenhyphen haben einen unregelmäßigen Querschnitt. **C:** Stark gelatinöse Rinde, Längsschnitt. **D:** Röhrenhyphe. **E,F:** Blasenförmige Enden zweier Röhrenhyphen. **G:** Dünne Thromboplere. **H:** Proteinkristalle. **I:** H-Verbindung. **J:** Eine mit Kristallen gefüllte Blase im Mark. **K:** Eine mit Kristallen gefüllte Hyphe im Mark. – A-E: Tannin-Toluidinblau; F-I: Säurefuchsin-Bismarckbraun; J,K ungefärbt.

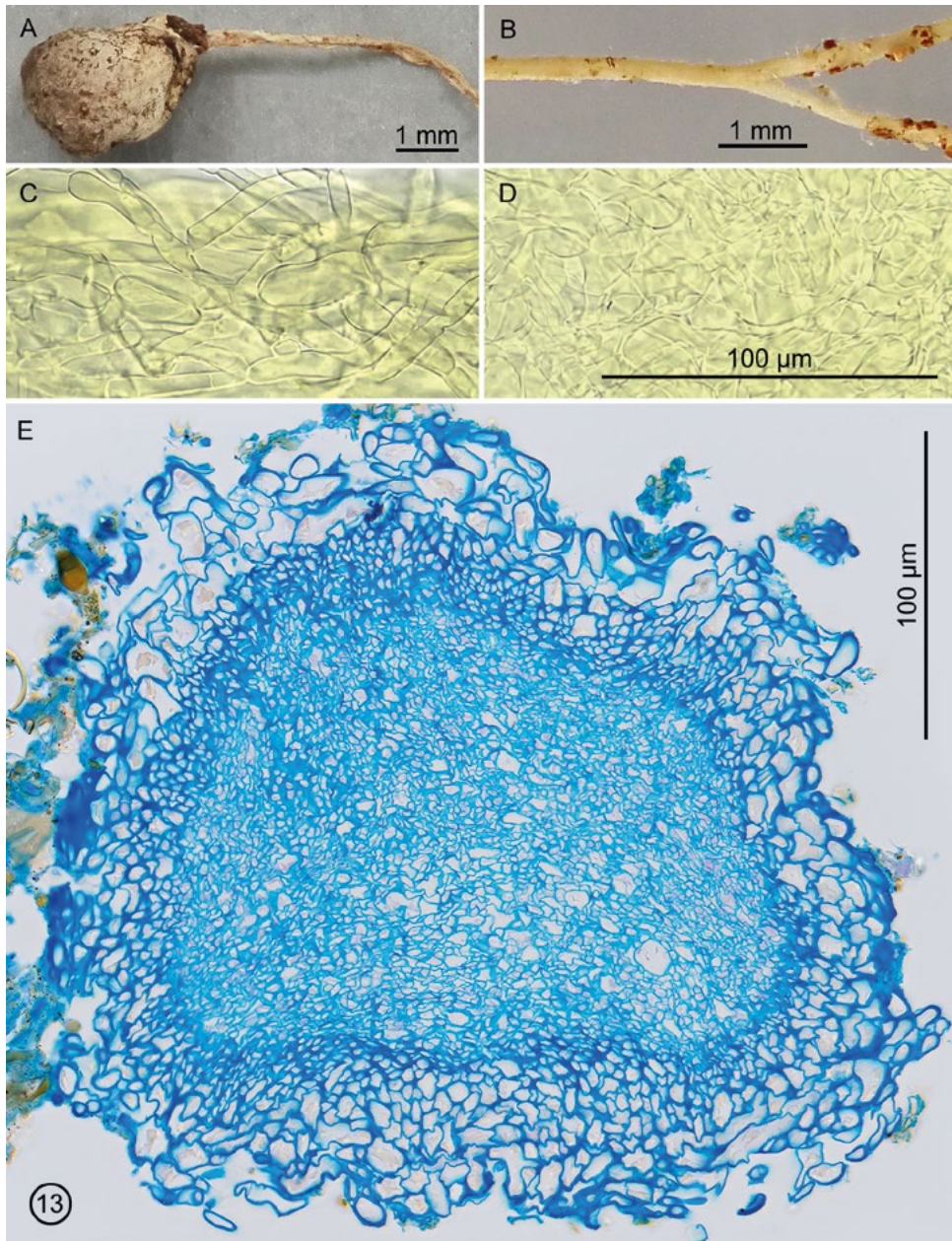


Abb. 13: *Xylophallus xylogenus*. **A:** Ein Basidiom im Eistadium mit seiner Rhizomorphe; Trockenmaterial. **B:** In Wasser aufgequollene, fixierte und entwässerte Rhizomorphe, in Butanol fotografiert. **C,D:** Oberfläche einer dünnen (C) und einer dickeren Rhizomorphe. Keine Kristalle vorhanden. Ungefärbt in Chloralhydrat 50% fotografiert. **E:** Querschnitt. Das dichte Mark zeigt zahlreiche Querschnitte durch Röhrenhyphen. Es ist von einer gelatinösen, dunkler angefärbter Rinde umgeben, die außen eine mächtige Schicht weiltumiger Hyphen trägt. Tannin - Toluidinblau.

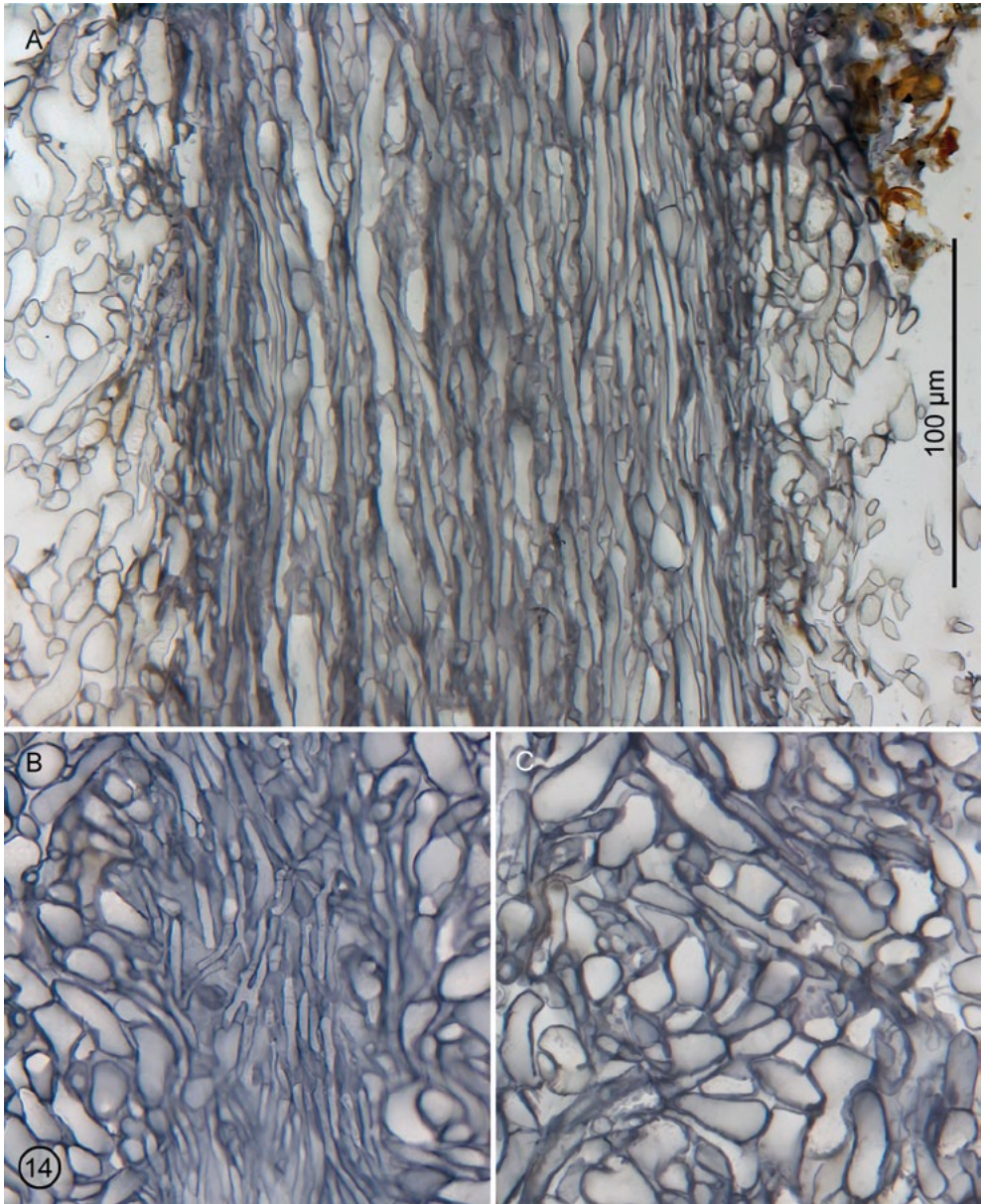


Abb. 14: *Xylophallus xylogenus*, Rhizomorphe. **A:** Medianer Längsschnitt mit Mark, gelatinöser Rinde und Außenschicht aus Physalohyphen. **B:** Tangentialer Längsschnitt der gelatinösen Rinde, links und rechts Physalohyphen der Außenschicht. **C:** Tangentialer Längsschnitt wirt angeordneter Physalohyphen der Außenschicht. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.

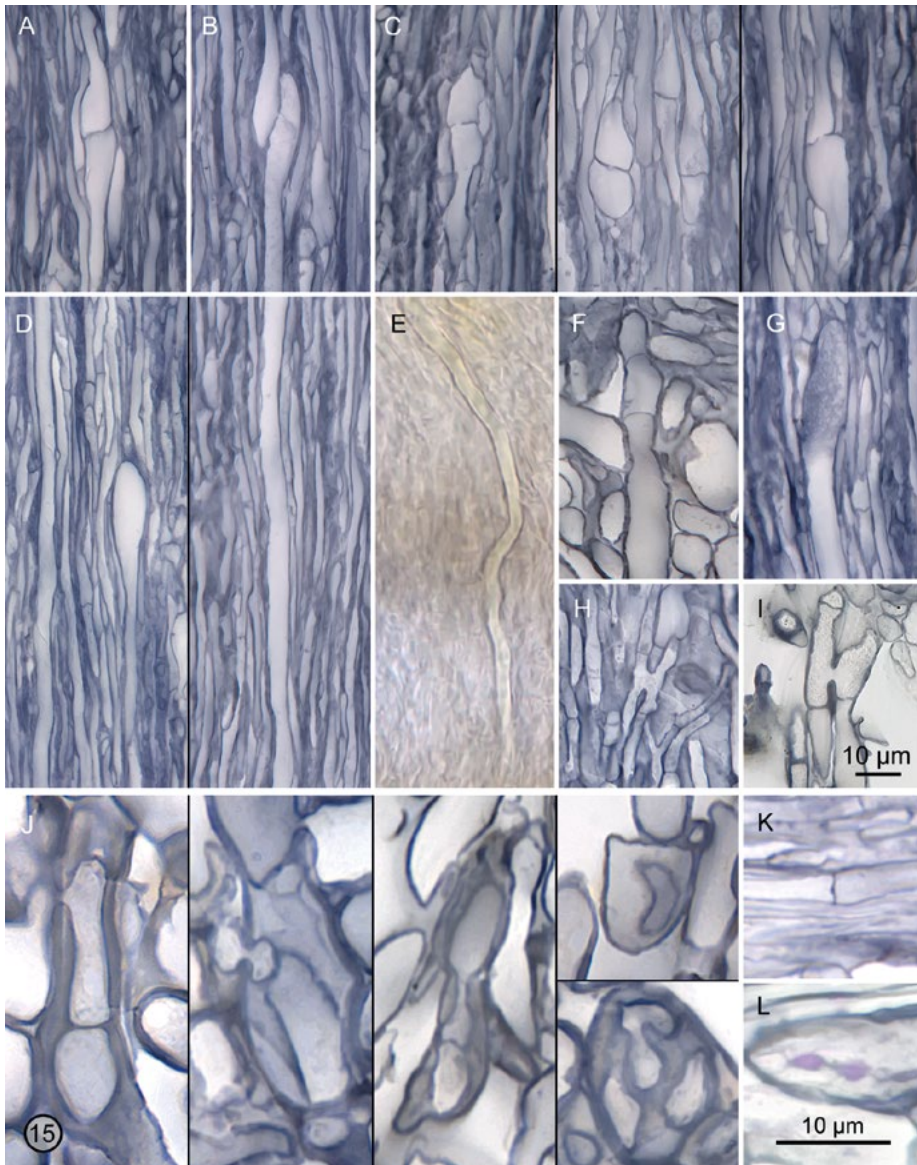


Abb. 15: *Xylophallus xylogenus*, **Rhizomorphe.** **A,B:** An den Septen sind die Hyphen oft angeschwollen, wobei sich die blasenförmig erweiterten Zellen seitlich überlagern (B). **C:** Durchbrochene Septen einiger Röhrenhyphen. **D:** Röhrenhyphen und eine blasenförmige Endzelle einer Hyphe. **E:** Thromboplere, ungefärbt, in Chloralhydrat 50% gequetscht. **F:** Sekundäre Septen in einer Physalohyphe der Außenschicht. **G:** Glykogen (oder ein ähnliches Kohlenhydrat) in der Endzelle einer Röhrenhyphe. **H,I:** H-Verbindungen in der dünnen, gelatinösen Rindenschicht (Ausschnitt aus der Abb. 14B) und in der Physalohyphenschicht. **J:** Intrahyphale Hyphen aus der Physalohyphenschicht. **K:** Ein knopfförmiger Rest eines Doliporus, der Porus ist nicht sichtbar. **L:** Ein schlecht erhaltenes Kernpaar. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin; L mit vorangehender Säurefuchsin-Färbung.

Dank

Ich danke Frau B. Danuser für ihren Hinweis auf ein Massenvorkommen von *Mutinus caninus* und den Herren L. Beenken (*Staheliomyces*, *Xylophallus*), F. Buss, E. Herzig, K. Schumacher und P. Vanelli für das Überlassen ihrer Aufsammlungen von *Phallus*.

Literatur

- AGERER R, IOSIFIDOU P (2004) Rhizomorph structures of *Hymenomyces*: A possibility to test DNA-based phylogenetic hypotheses? - In: AGERER R, PIEPENBRING M, BLANZ P (Hrsg.), *Frontiers in Basidiomycota Mycology*. IHW-Verlag and Verlagsbuchhandlung, Eching. Seiten 249-302.
- CAIRNEY JWG, JENNINGS DH, VELTKAMP CJ (1989) A scanning electron microscope study of the internal structure of mature linear mycelial organs of four basidiomycete species. *Canadian Journal of Botany* **67**:2266-2271.
- CLÉMENÇON H (2013) Rhizomorphen-Anatomie einiger clitocyboider *Agaricales*. - *Zeitschrift für Mykologie* **79**(1):43-77.
- CLÉMENÇON H (2017) Die Kristallphysaliden der Hundsruete und verwandter Arten (*Phallales*). *Zeitschrift für Mykologie* **83**(2):293-303.
- DA SILVA BDB, CABRAL TS, MARTÍN MP, MARINHO P, CALONGE FD, BASEIA IG (2015) *Mutinus albotruncatus* (Phallales, Agaricomycetes), a new phalloid from the Brazilian semiarid, and a key to the world species. *Phytotaxa* **236**(3):237-248.
- DE BARY A (1864) Zur Morphologie der Phalloideen. In *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze*. Erste Reihe. S. 55-74. Heinrich Ludwig Brönnner's Verlag, Frankfurt a.M.
- MAYER P (1896) Über Schleimfärbung. *Mitteilungen der Zoologischen Station Neapel* **12**:303-330.
- ROMEIS B (1989) *Mikroskopische Technik*. 17. Auflage, herausgegeben von P. Böck. Urban & Schwarzenberg, München.
- SANNES PL, KATSUYAMA T, SPICER SS (1978) Tannic acid-metal salt sequences for light and electron microscopic localization of complex carbohydrates. *The Journal of Histochemistry and Cytochemistry* **26**(1):55-61.
- TOWNSEND BB (1954) Morphology and development of fungal rhizomorphs. *Transactions of the British Mycological Society* **37**:222-233.
- TRIERVEILER-PEREIRA L, DA SILVEIRA RMB, HOSAKA K (2014) Multigene phylogeny of the *Phallales* (*Phallomycetidae*, *Agaricomycetes*) focusing on some previously unrepresented genera. *Mycologia*, **106**(5):904-911.

Heinz Clémençon

Besondere Interessen: Cytologie, Anatomie, Entwicklungsbiologie und Taxonomie der Agaricomyceten; Technische Weiterentwicklung der Mikrotomie und Mikroskopie der Pilze, speziell der Methoden zur Untersuchung der Fruchtkörperentwicklung und der Anatomie der Rhizomorphen





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: 2018

Band/Volume: [84_2018](#)

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

Artikel/Article: [Die Rhizomorphen der Stinkmorchel und verwandter Arten \(Phallaceae\) 43-67](#)