

Über die Bedingungen der Schnallenbildung bei den Basidiomyzeten.

Von Hans Kniep.

Es ist bekannt, daß die Schnallen bei den höheren Basidiomyzeten zwar sehr weit aber doch nicht allgemein verbreitet sind. Aus den Angaben in der Literatur, die sich allerdings nicht auf sehr viele Formen erstrecken, und aus eigenen Beobachtungen, die mehrere Hundert Arten von Hymenomyzeten und Gasteromyzeten umfassen, geht hervor, daß weitaus die Mehrzahl an den Querwänden ihrer Hyphen Schnallen haben. Soweit sich nach den bisherigen Untersuchungen urteilen läßt, entstehen in den meisten Fällen die Schnallen gewöhnlich einige Tage nach der Keimung der Basidiosporen und erhalten sich dann in allen folgenden Entwicklungsstadien als regelmäßige Erscheinung. Sie finden sich daher auch in allen Teilen des Fruchtkörpers, in dem Hyphengeflecht des Stiels sowohl wie in dem des Hutes. Daß sie auch im Hymenium, und zwar als weitverbreitete Erscheinung auftreten, darauf habe ich schon früher hingewiesen¹⁾. Die Schnallen sind also keineswegs, wie man früher wohl vielfach angenommen hat, Bildungen, die für die Myzelien charakteristisch sind. Um sich von ihrem Vorhandensein zu überzeugen, genügt daher meist die Untersuchung eines Stückes des gewöhnlich leichter zugänglichen Fruchtkörpers. Das negative Ergebnis der Fruchtkörperuntersuchung läßt allerdings nicht den Schluß zu, daß bei dem betreffenden Pilz Schnallen überhaupt nicht vorkommen. So findet man z. B. im Gewebe des Fruchtkörperstiels und Hutes von *Clitocybe expallens* keinerlei Schnallenbildungen. Dagegen sind solche vorhanden in dem Hyphenfilz, auf dem sich die Fruchtkörper entwickeln und der die Stiele der letzteren an der Basis umkleidet. Dabei ist allerdings zu bemerken, daß hier die Schnallen

1) Vgl. Beiträge zur Kenntnis d. Hymenomyzeten, III. Zeitschr. f. Bot. 1915, Bd. VII, pag. 390 und IV. Ebenda 1916, Bd. VIII, pag. 353. Übrigens bildet auch Falck, wie hier nachträglich bemerkt sei, bei *Merulius* Basidien mit Schnallen ab (vgl. Hausschwamm-Forschungen herausgegeben v. Möller, Heft 6; Die *Merulius*-fäule des Bauholzes von Falck. Jena 1912, Fig. 7 auf pag. 16).

durchaus nicht an allen Querwänden vorkommen. Es gibt auch hier Hyphen, die keine Schnallen haben und solche, bei denen sie sehr reichlich auftreten, und man kann oft finden, daß in ein und derselben Hyphe Querwände mit und ohne Schnallen mehr oder weniger regelmäßig miteinander abwechseln. Das gleiche Verhalten habe ich noch bei verschiedenen anderen Basidiomyzeten gefunden, worauf unten zurückzukommen sein wird. Danach lassen sich hinsichtlich der Schnallenbildung drei Typen unterscheiden:

1. Typus: Die Schnallen erhalten sich, einmal entstanden, als regelmäßige Erscheinung in allen folgenden Entwicklungsstadien; sie finden sich an jeder Querwand.

2. Typus: Die Schnallen fehlen völlig¹⁾.

3. Typus: Die Schnallen treten mehr oder weniger unregelmäßig auf; sie können unter natürlichen Bedingungen bei gewissen Entwicklungsstadien ganz fehlen, bei anderen reichlich vorhanden sein.

Es bedarf wohl keines besonderen Hinweises, daß der dritte Typus als ein Übergang zwischen dem ersten und zweiten aufzufassen ist. Vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus dürfen wir den ersten Typus als den primären ansehen²⁾. Sonach wären also Typus 2 und 3 auch im phylogenetischen Sinn als abgeleitete anzusehen. Es mag dabei dahingestellt bleiben, ob Typus 2 sich immer auf dem Umwege über Typus 3

1) Hierher gehören nach eigenen Beobachtungen z. B. *Calocera viscosa* und *Armillaria mellea*, nach Rumbold (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. 1908, Bd. VI, pag. 121), *Polyporus annosus*, *P. igniarius* und *P. fulvus*, nach Möller (Hedwigia 1903, Bd. XLII, pag. 13), *Trametes pini*, nach Brefeld (s. die Zusammenstellung bei Rumbold, a. a. O. pag. 121/22), Arten der Gattungen *Polyporus*, *Hypochnus*, *Tomentella*, *Stereum*, *Auricularia* usw. Die Angaben stimmen jedoch nicht immer überein (so z. B. nicht für *Stereum purpureum*, *Collybia velutipes*, *Polyporus igniarius*), so daß erst genauere Untersuchungen werden feststellen müssen, welche Formen streng schnallenfrei sind und welche nicht. — Bei der Aufstellung der Typen mußte ich mich zunächst an das bekannte Tatsachenmaterial halten. Es ist möglich, daß spätere Untersuchungen zu einer Verschiebung in der Zugehörigkeit zu den einzelnen Typen führen werden.

2) Die nähere Begründung hierfür liegt außerhalb des Rahmens dieser kurzen Darstellung. Ich verweise nur darauf, daß auf Grund der früher von mir nachgewiesenen Homologie von Schnallenhyphen der Basidiomyzeten und ascogenen Hyphen der Ascomyzeten (Beitr. z. Kenntnis d. Hymenomyzeten, III. Zeitschr. f. Bot. 1915, Bd. VII), die Annahme einer Verwandtschaft beider Gruppen außer Zweifel steht. Die bis ins einzelne übereinstimmenden zytologischen Vorgänge in beiden Arten von Hyphen lassen es mir kaum zweifelhaft erscheinen, daß die sogenannten höheren Basidiomyzeten von den Ascomyzeten abzuleiten sind und daß beide Gruppen nicht, wie das meist angenommen wird, zwei auf einen gemeinsamen Ursprung zurückgehende Parallelreihen darstellen.

aus Typus 1 entwickelt hat oder vielleicht gelegentlich direkt aus dem letzteren entstanden ist. Sicher ist jedenfalls, daß der Entwicklungsprozeß sich im Laufe der Stammesgeschichte mehrfach vollzogen hat und höchstwahrscheinlich noch jetzt im Begriff ist sich zu vollziehen, da für die drei Typen in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen der höheren Basidiomyzeten Vertreter zu finden sind.

Versuche, die Schnallenbildung durch Veränderung der Außenbedingungen zu beeinflussen liegen bereits von Rumbold vor¹⁾. Die Verf. hat mehrere Basidiomyzeten auf Nährböden kultiviert, die nach chemischer Zusammensetzung, Aggregatzustand und Konzentration in verschiedener Richtung variiert wurden, mit dem Ergebnis, daß die Schnallenbildung nicht beeinflußt werden kann. Das mag, wie aus meinen Beobachtungen hervorgeht, für eine größere Anzahl von Basidiomyzeten tatsächlich zutreffen, sicher aber nicht für alle. Die Wahrnehmung, daß Myzelien von *Coniophora cerebella*, *Clitocybe expallens*, *Lepiota rhacodes* u. a. in Agarkulturen ihre Schnallen oft völlig verlieren und die Vermutung, daß namentlich die dem Typus 3 zuzurechnenden Formen im phylogenetischen und physiologischen Sinne als besonders labile anzusehen sein könnten, legten es nahe, zu untersuchen, ob vielleicht bei ihnen die Schnallenbildung durch Veränderung der Außenbedingungen willkürlich hervorgerufen und unterdrückt werden kann. Ich versuchte zunächst, diesen Zweck durch verschiedene chemische Zusammensetzung des Nährbodens zu erreichen, doch zeigte sich bald, daß die Schnallenbildung hiervon anscheinend völlig unabhängig ist. Dagegen ergab sich aus einer getrennten Untersuchung des auf der Agaroberfläche sich entwickelten Luftmyzels und der in den Agar hineingewachsenen Hyphen, daß ersteres bei mehreren dem Typus 3 angehörenden Formen reich an Schnallen war, während sie bei letzteren vollkommen fehlten. Die Schnallenbildung hängt also offenbar davon ab, ob die Hyphen von Luft oder von Nährboden umgeben sind.

Danach war zu erwarten, daß bei Myzelien, die sich in flüssigem Nährboden untergetaucht entwickeln, die Schnallenbildung verloren geht, während sie wieder erzeugt wird, wenn den Hyphen Gelegenheit gegeben ist, in die Luft zu sprossen. Das hat sich, wie aus dem Folgenden hervorgeht, für eine Reihe von Formen bestätigt. Zum Beweis hierfür lasse ich einige Versuchsergebnisse folgen.

1) Rumbold, C., Beiträge zur Kenntnis der Biologie holzerstörender Pilze Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch. 1908, 6. Jahrg., pag. 123.

1. *Corticium bisporum* (Schroet.) v. Hoehn. et Litsch.

Der Pilz wurde im November als weißer Überzug auf zum Teil abgestorbenen Blättern von *Plantago* in den Zeller Anlagen bei Würzburg gefunden. Die Untersuchung des frischen Myzels ergab das Vorhandensein zahlreicher Schnallen, doch waren dieselben keineswegs an allen Querwänden vorhanden. Es handelt sich also um Typus 3. Die Sporen keimten auf Malzextrakt-Fleischextraktgelatine (schwach sauer) nicht, ich schlug daher zur Gewinnung von Reinkulturen ein anderes Verfahren ein. In sterile Petrischalen wurde die Gelatine so ausgegossen, daß sie den Boden derselben nicht ganz, sondern nur etwa halb ledeckte. In die Nähe des freien Gelatinerandes wurden nun auf den nicht mit Gelatine bedeckten Teil des Plattenbodens Myzelflocken des Pilzes ausgelegt und das Ganze in einen dampfgesättigten Raum gestellt. Unter diesen Bedingungen sprossen aus den Myzelstücken nach allen Seiten Hyphen aus. Einige davon erreichen alsbald den Gelatinerand, dringen in die Gelatine ein und wachsen infolge der guten Ernährung in derselben schnell fort, so daß man dann auf sterile Röhrchen abimpfen kann und Reinkulturen besitzt. Um dieses Isolierverfahren, das ich auch bei anderen Pilzen, deren Sporen nicht zum Keimen gebracht wurden, mit Erfolg angewandt habe, nicht immer umschreiben zu müssen, will ich es die „Halbplattenmethode“ nennen. — Das in den Agarröhrchen sich entwickelnde Luftmyzel des Pilzes stimmt in seiner Beschaffenheit überein mit dem frischen Naturmyzel, hat also Schnallen.

Einige dieser schnallenhaltigen Lufthyphen des Agar-Luftmyzels wurden nun am 12. Sept. in Kölbchen mit Pflaumendekokt übertragen. Am 19. Sept. hatte sich hier dichtflockiges untergetauchtes Myzel entwickelt, dessen Hyphen durchgehends schnallenlos waren. Beim weiteren Wachstum bildete sich an der Oberfläche der Flüssigkeit und an den Wänden des Kölbchens wieder etwas Luftmyzel, dessen Querwände zum großen Teil Schnallen aufwiesen. Ich bemerke noch, daß die in den Malzextrakt-Fleischextrakt-Agar der Reagenzröhrchen eingedrunge-
nen Hyphen ebenso wie die des in Flüssigkeit untergetauchten Myzels schnallenlos waren.

2. *Corticium byssinum* Karst.

Isolierung ebenfalls mit der Halbplattenmethode. Das auf morschen Zweigen in der Natur vorkommende Myzel hat teilweise Schnallen, teilweise schnallenlose Querwände, ebenso das Luftmyzel der Agarkulturen. Am 20. Sept. wurde Myzel aus einer Agarkultur in Pflaumen-

dekokt übertragen. Die dort aussprossenden Hyphen waren gänzlich schnallenlos.

3. *Corticium spec.*

Es handelt sich um eine auf Zweigrinden weißliche *Hymenia* überzüge bildende, im Steigerwald und Spessart vorkommende Art der Gattung *Corticium* (im Sinne von v. Hoehnel und Litschauer), die nicht identifiziert werden konnte und vielleicht noch nicht beschrieben ist. Legt man Zweigstücke, auf denen die Hymenien sitzen, auf feuchte Sand in eine Glasschale, so sproßt allseitig Myzel aus, dessen Hyphe ziemlich weitlumig sind und sich durch den Besitz von Schnallenwirteln (meist 2—4 Schnallen an einer Querwand; daneben kommen auch einfache Schnallen vor) auszeichnen. In letzterer Hinsicht stimmt das Myzel also mit dem von *Coniophora cerebella* überein, bei der ja die Schnallenwirtel schon seit längerer Zeit bekannt sind. Auch darin zeigt sich Übereinstimmung, daß die Schnallenwirtel nicht an allen Querwänden vorkommen, es gibt auch solche ohne Schnallen. Ferner sind die Zellen — was hier nur nebenbei bemerkt sei — wie bei *Coniophora* und anderen Formen mit Schnallenwirteln (*Stereum hirsutum* und *Stereum rameale*; s. unten) mehrkernig¹⁾. Man könnte daher vermuten, daß das Myzel mit den weißen Hymenien nichts zu tun hat und mit *Coniophora* identisch ist. Doch trifft das nicht zu. Schon die Verschiedenheiten in der Verzweigungsart, Wachstumsgeschwindigkeit, Farbe (die für *Coniophora* charakteristische gelbliche Färbung war nicht vorhanden usw. weisen darauf hin, daß keine Identität bestehen kann. Es ließe sich ferner aus den farblosen Basidiosporen des weißen Hymeniums in Reinkultur Myzelien gewinnen, die mit den aus den Zweigen aussprossenden mit der Halbplattenmethode isolierten völlig übereinstimmen.

Die Untersuchung dieser Reinkulturen (Agarröhrchen) ließ schon erkennen, daß der Pilz sich ganz ähnlich verhält wie die beiden anderen oben beschriebenen *Corticien*. Junge Myzelien, deren Hyphen sich ausschließlich im Agar entwickelt haben, sind schnallenlos. In älteren Kulturen, die meist auf der Agaroberfläche etwas Luftmyzel bilden, läßt sich an letzteren das Vorhandensein der charakteristischen Schnallen

1) Auf die Zytologie dieser und sich ähnlich verhaltender Pilzmyzelien kann erst an anderer Stelle eingegangen werden. Es liegt natürlich nahe, einen Zusammenhang zwischen Vermehrung der Kernzahl und der Schnallenzahl zu vermuten, nachdem bei den Formen mit einfachen Schnallen so nahe Beziehungen zwischen Kernteilung und Schnallenbildung nachgewiesen wurden (vgl. Beitr. z. Kenntn. d. Hymenomyz. III. Zeitschr. f. Bot. 1915, Bd. VII.)

wirtel nachweisen. Um Luftmyzel in größerer Ausdehnung zu erhalten, wurde aus einer Agarkultur schnallenfreies Myzel auf sterile, mit Wasser durchtränkte morsche Buchenäste übergeimpft, die sich, in sterilen Sand gesteckt, in Erlenmeyerkolben befanden. Es entwickelte sich dort im Laufe von wenigen Tagen (vom 31. August bis 6. Sept.) reiches Luftmyzel mit Schnallenwirteln. Umgekehrt wurde am 12. Sept. Luftmyzel in Pflaumendekokt übertragen. Die hier entstehenden untergetauchten Hyphen erwiesen sich bei der Untersuchung am 19. Sept. als völlig schnallenlos.

4. *Coniophora cerebella* (Pers.) Alb. u. Schw.

Isoliert aus Sporen, die auf 5%iger Malzextraktgelatine in etwa 5 Tagen keimen¹⁾ und durch Ausstechen steriler Myzelstücke aus dem subhymenialen Pseudoparenchym. Die in den Agar eindringenden Hyphen haben keine oder nur ganz vereinzelte Schnallen bzw. Schnallenwirtel. Ein Agarstück, das von solchem schnallenfreien Myzel durchwuchert war, wurde auf sterilisierte, morsche Buchenzweige in der soeben (bei Nr. 3: *Corticium spec.*) beschriebenen Weise übertragen und bildete hier im Laufe weniger Tage reiches Luftmyzel, das die typischen Schnallenwirtel in großer Menge besaß, daneben aber auch schnallenlose Querwände hatte. Das Myzel von *Coniophora* ist also ebenso wie die der zuvor besprochenen Pilze dem Typus 3 zuzuzählen. Auch hier kann die Schnallenbildung völlig unterdrückt werden, wenn man das Myzel untergetaucht in Flüssigkeit kultiviert. Am 12. Sept. wurde schnallenhaltiges Luftmyzel aus einer älteren Agarkultur in Pflaumendekokt übertragen. Das dichte Watten bildende Myzel, das sich hier entwickelte, erwies sich bei der Untersuchung am 19. Sept. als völlig schnallenlos. Es wich von dem Luftmyzel noch insofern ab, als die weitlumigen Hyphen, die im Luftmyzel ziemlich gleichmäßig zylindrisch gebaut sind, teilweise schwach angeschwollen und unregelmäßig gebogen waren.

5. *Clitocybe expallens* Pers.

Isoliert durch Ausstechen von Fruchtkörpergewebe. Das so gewonnene Myzel wächst gut auf Malzextrakt-Fleischextrakt-Agar, dringt in denselben ein und bildet nach einiger Zeit auch an der Oberfläche Luftmyzel. Die Hyphen des letzteren erhalten an zahlreichen, wenn auch bei weitem nicht an allen Querwänden Schnallen (Typus 3). Die in den Agar eingedrungenen Hyphen sind dagegen durchgehends

1) Vgl. auch Rumbold, a. a. O. pag. 103.

schnallenfrei. Auch hier verhindert also das Untergetauchtsein die Schnallenbildung, was auch daraus hervorgeht, daß Myzelien, die sich in Malzextraktlösung entwickeln, stets schnallenlos sind. Wie schon oben erwähnt, fehlen die Schnallen auch im Fruchtkörpergewebe des Pilzes; da der Pilz an feuchten, grasigen Plätzen im Spätherbst wächst und hygrophan ist, ist letzteres meist mit Wasser durchtränkt. In den lockeren Hyphen, die an der Basis des Fruchtkörperstiels vorkommen, sind dagegen, da sie in die Luft ragen, Schnallen vorhanden.

6. *Lepiota rhacodes* Vitt.

Isoliert durch Ausstechen von Fruchtkörpergewebe. Das Myzel bildete bei Zimmertemperatur in Malzextrakt-Fleischextrakt-Agarröhrchen dichtwolliges Luftmyzel, dessen Hyphen größtenteils schnallenlose Querwände hatten. Daneben fanden sich nicht selten, namentlich an weitelumigen Myzelfäden, Schnallen. Die in den Agar eingedrungenen Hyphen sind durchgehends schnallenlos. Der Pilz gehört also auch zu Typus 3. Am 6. Nov. wurde etwas Luftmyzel in Pflaumendekok übergeimpft. Das daraus entstandene untergetauchte Myzel war völlig schnallenfrei (Untersuchung am 17. Nov.).

7. *Lepiota excoriata* Schaeff.

Isoliert wie Nr. 6. In einem am 5. Sept. geimpften Agarröhrchen bildete sich nach längerer Zeit oberflächliches Luftmyzel, dessen Hyphen vereinzelt Schnallen aufwiesen (Untersuchung am 16. Jan.). Die in den Agar eingedrungenen Hyphen waren schnallenlos. Flüssigkeitskulturen wurden von dem Pilz nicht angesetzt; es ist aber wohl kein Zweifel, daß es sich darin ebenso wie *Lepiota rhacodes* verhält.

8. *Pholiota squarrosa* Fl. Dan.

Isoliert durch Sporenaussaat auf Malzextrakt-Fleischextrakt-Gelatine. Am 23. Okt. wurde aus einem Agarröhrchen Myzel in Pflaumendekok übertragen. Die Untersuchung am 2. Nov. ergab, daß das dicht wattenbildende untergetauchte Myzel größtenteils schnallenlos war. Besonders die dickeren Hyphen waren schnallenfrei, dagegen fanden sich an dünnen Seitenhyphen vielfach Schnallen. Die Hyphenenden sind häufig zu dicken ovalen Körpern (Konidien) angeschwollen¹⁾. — In älteren Pflaumendekokkulturen bilden sich oberflächliche Rasen von

1) Ähnliche Konidien hat Rumbold (a. a. O. pag. 86 ff) für *Pholiota adiposa* (Fr.) beschrieben.

Luftmyzel. Hier sind Schnallen allgemein verbreitet, Querwände ohne Schnallen zum mindesten sehr selten.

9. *Pholiota spectabilis* Fr.

Der Pilz wurde durch Ausstechen von Fruchtkörpergewebe isoliert und verhielt sich hinsichtlich der Schnallenbildung ganz ähnlich wie *Pholiota squarrosa*. In in Pflaumendekokt untergetauchten Hyphen fanden sich zahlreiche schnallenlose Querwände, vorwiegend an den dickeren Hyphen. Die dünnen Hyphen haben meist Schnallen. An den Hyphenenden oder in den Hyphen bildeten sich vielfach eigentümliche Anschwellungen, die, verglichen mit denen von *Pholiota squarrosa*, mehr kugelige Gestalt haben.

10. *Boletus luteus* L.

Isoliert aus Fruchtkörpergewebe. Der Pilz stellt auf Agar sein Wachstum ein und ist nur auf Gelatine gut zu züchten. Die Hyphen des Fruchtkörpergewebes sind schnallenfrei. Auch in der Gelatinekultur (Röhrchen mit Malzextrakt-Fleischextrakt-Gelatine) ließen sich keine Schnallen nachweisen. Sie bildete eine dichte Decke, die wenig zur Luftmyzelbildung neigte. Um letzteres zu erzeugen, wurden kleine Myzelstücke aus der Gelatinekultur auf sterile Objektträger übertragen, die mit einer dünnen Gelatineschicht überzogen waren und im feuchten Raum in sterilisierten Petrischalen aufbewahrt wurden. Unter diesen Bedingungen sproßte innerhalb weniger Tage reiches Luftmyzel aus, dessen Hyphen häufig, aber keineswegs immer Schnallen hatten. Der Pilz gehört also auch zum Typus 3. In flüssigem Malzextrakt war der Pilz nicht zum Wachstum zu bringen.

11. *Lycoperdon piriforme* Schaeff.

Isoliert aus Fruchtkörpergewebe. Der Pilz zeigt wenig Neigung zur Schnallenbildung. Das in den Agar eindringende Myzel ist ganz schnallenfrei, auch im Luftmyzel sind selten Schnallen vorhanden, doch habe ich im Luftmyzel einer Agarkultur vereinzelte Schnallen aufgefunden. Somit gehört der Pilz ebenfalls zum 3. Typus. Nebenbei sei bemerkt, daß die Zellen des aus Fruchtkörpern gewonnenen Myzels typisch je ein Kernpaar enthalten.

12. *Lycoperdon caelatum* Bull.

Isoliert aus Fruchtkörpergewebe. Zum Unterschied von *Lycoperdon piriforme* wurden bei diesem Pilz trotz mehrfacher eingehender

Untersuchung von Luftmyzel keine Schnallen angetroffen. Ich will nicht behaupten, daß sie nicht gelegentlich doch auftreten könnten und lasse daher die Frage offen, ob der Pilz dem Typus 2 oder 3 zuzuzählen ist. Die Zellen des Myzels sind jedenfalls wie bei *Lycoperdon piriforme* (und auch bei *L. gemmatum*) paarkernig.

Wie wir sahen, kann also bei den unter 1—11 genannten Arten die alle dem 3. Typus angehören, die Schnallenbildung völlig oder wenigstens zum Teil (*Pholiota squarrosa* und *spectabilis*) unterdrückt werden, wenn man die Myzelien untergetaucht kultiviert. Umgekehrt lassen sich Schnallen wieder hervorrufen, wenn man dafür sorgt, daß sich Luftmyzel entwickeln kann. Ich sagte schon oben, daß es sich hier offenbar um Formen handelt, die — phylogenetisch gesprochen — im Begriff sind, die Schnallenbildung ganz einzubüßen. Bei einigen wie z. B. *Lycoperdon piriforme*, ist dieser Vorgang schon weit vorgeschritten, denn die Schnallen sind hier im Luftmyzel sehr selten, bei dem nahe verwandten *Lycoperdon caelatum* ist vielleicht das Endstadium der völlige Schnallenverlust, schon erreicht, andere wieder, wie die beiden *Pholiota*-Arten, befinden sich vermutlich noch im Anfangsstadium des Übergangs, denn hier bilden sich auch im untergetauchten Myzel noch Schnallen. Ich darf hier hinzufügen, daß die der *Pholiota squarrosa* und *Pholiota spectabilis* sehr nahe stehende *Pholiota aurivella*, die sich z. B. auch durch die Bildung eigentümlicher keulenförmiger Konidien im Myzel auszeichnet, beim Wachstum im untergetauchten Zustand keine Veränderung der Schnallenbildung aufweist. Das Myzel hat durchgehends Schnallen, nur an den die Konidien abtrennenden Querwänden und an den Oidien, in die die Hyphen auf Agarkulturen oft zerfallen, scheinen sie regelmäßig zu fehlen. *Pholiota praecox*, die den drei genannten Arten weniger nahe stehen dürfte, als diese unter sich, gehört, soweit ich nach meinen bisherigen Untersuchungen urteilen kann, streng dem Typus 1 an. Die regelmäßige Schnallenbildung gelte bei ihr auch bei submersen Wachstum nicht verloren. Auch in den anderen Verwandtschaftskreisen, z. B. bei den Gattungen *Corticium*, *Clitocybe*, *Boletus*, ließen sich Fälle anführen, die beweisen, daß nahe verwandte Arten derselben Gattung hinsichtlich der Schnallenbildung ein verschiedenes Verhalten zeigen. Somit ist, wie oben schon bemerkt wurde, der Schluß berechtigt, daß Typus 3 (und auch Typus 1) im Laufe der Stammesgeschichte mehrfach aus Typus 1 entstanden ist bzw. noch entsteht.

Für letzteres spricht besonders sein labiler Charakter. Bei allen 11 erwähnten Formen gelang es ja, die Schnallenbildung durch Veränderung der Außenbedingungen zu beeinflussen. Gibt es nun auch Formen des gleichen Typus, bei denen bei submersen Wachstum die Schnallenbildung nicht unterdrückt und auch nicht merklich herabgemindert wird? Bis jetzt sind mir erst drei solcher Arten bekannt geworden: *Stereum hirsutum* (Willd.) Fr., *St. rameale* Schw. und *St. purpureum* (Pers.). Die beiden ersteren haben wie *Coniphora cerebella* und das oben sub 3) besprochene *Corticium* Schnallenwirtel. Für *Stereum hirsutum* wird das schon von Cool¹⁾ angegeben, für *St. rameale* ist mir eine diesbezügliche Literaturangabe nicht bekannt.

13. *Stereum hirsutum* (Willd.) Fr.

Wurde aus Sporen isoliert. Die Sporen keimen auf den verschiedensten Substraten (z. B. Malzextrakt-Gelatine) gut und die Keimlinge wachsen rasch zu ansehnlichen Myzelien heran. In Agarröhrchen treten nach wenigen Tagen Schnallenwirtel auf, die jedoch nie, auch bei älteren Myzelien nicht, an allen Querwänden beobachtet wurden. Sie bevorzugen die weitleumigen Hyphen. Wurde nun von solchen Agarkulturen in flüssiges Malzextrakt übergeimpft, so entwickelte sich hier alsbald (bei Zimmertemperatur schon nach 3—6 Tagen) ein reiches Myzel, das sich von dem im oder über dem Agar gebildeten nicht unterschied. Auch hier also häufig Schnallenwirtel.

14. *Stereum rameale* Schw.

Ich bezog eine Myzelkultur des Pilzes aus Amsterdam (Zentralstelle für Pilzkulturen). Die Untersuchung ergab im wesentlichen dieselbe Myzelbeschaffenheit wie bei *Stereum hirsutum*. Neben Schnallenwirteln wurden auch einfache Schnallen und schnallenlose Querwände gefunden. Nach Übertragung aus Agar in Malzextrakt entwickelte sich schnell untergetauchtes Myzel von gleichem Charakter.

15. *Stereum purpureum* (Pers.).

Aus Sporen isoliert. Das Myzel geht nach einigen Tagen in der Agarkultur zur Bildung einfacher Schnallen über, die aber nicht an allen Querwänden auftreten. Namentlich englumige Hyphen sind oft schnallenlos. Opponierte Schnallen, also zweigliedrige Schnallenwirtel,

1) Cool, C., Beitr. z. Kenntn. d. Sporenkeimung u. Reinkultur der höheren Pilze. Mededelingen uit het Phytopathologisch Laboratorium „Willie Commelin Scholten“ Amsterdam, III, 1912, pag. 26.

wie Cool¹⁾ (pag. 25) sie für *Stereum purpureum* angibt, habe ich bei dem Pilz nicht beobachtet. Am 22. Februar wurde Myzel aus einer Agarkultur in Malzextrakt übertragen. Es entwickelten sich dort als bald dichte Flocken, deren Hyphen bei der Untersuchung am 7. März genau so beschaffen waren wie die des Agarmyzels. Von den untersuchten Pilzen des Typus 3 mit einfachen Schnallen ist dies der einzige, bei dem dieselben bei submersen Wachstum nicht unterdrückt wurden.

Betrachten wir nun einige derjenigen Formen, die — in der Natur wenigstens — abgesehen von den jüngsten, der Keimung direkt folgenden Entwicklungsstadien, regelmäßig an allen Querwänden Schnallen besitzen (Typus 1). Ich besitze eine ganze Anzahl Reinkulturen von Myzelien solcher Arten, teils aus Sporen, teils aus steril ausgestochenen Fruchtkörpergewebe gezüchtet, und habe, nachdem die Schnallen einmal entstanden waren, in den Agarröhrchen niemals Querwände ohne Schnallen gefunden. Das schließt natürlich nicht aus, daß eine Beeinflussung bei submersen Wachstum in flüssigen Nährmedien nicht doch eintreten könnte. Um das zu prüfen, wurden Myzelstücke aus der Agarkultur in Pflaumendekokt oder Malzextrakt übertragen. Es zeigt sich nun, daß bei keinem der untersuchten Pilze im untergetauchten Myzel Schnallenverlust eintrat. Folgende 30 Arten wurden in der beschriebenen Weise untersucht:

Corticium confluens Fr. (Sp.²⁾, *Peniophora corticalis* (Bull.) Bres. (Sp.), *Hydnum cirrhatum* Pers. (Frk.²⁾, *Hydnum aurisalpium* L. (Z.²) *Marasmius confluens* (Pers.) (Sp.), *Stropharia aeruginosa* (Curt.) (Frk.), *Hypholoma hydrophilum* (Bull.) (Sp.), *Hypholoma fasciculare* (Huds.) (Sp.), *Pholiota praecox* (Pers.) (Sp.), *Armillaria mucida* (Schrad.) (Sp.), *Tricholoma molybdinum* (Bull.) (Frk.), *Omphalia oniscus* (Fr.) (Sp.), *Clitocybe clavipes* (Pers.) (Sp.), *Clitocybe gyrans* (Paul.) (?)³⁾ (Sp.), *Clitocybe in*

1) Vgl. Anm. 1 pag. 389.

2) Sp. bedeutet: aus Sporen isoliert; Frk.: durch steriles Ausstechen von Fruchtkörpergewebe gewonnen; Z.: der Pilz (Myzelkultur in Agarröhrchen) wurde von der Zentralstelle Amsterdam bezogen; Isolierweise unbekannt.

3) Es handelt sich um eine im trocknen Zustand weiße, hygrophane *Clitocybe*, die der *Cl. gyrans* sicher nahe steht, jedoch nicht mit ihr identisch zu sein scheint. In Ricken, Die Blätterpilze (Leipzig 1915) ist der Pilz nicht aufgeführt. Herrn Pfarrer Ricken, dem ich ein Exemplar schickte, war der Pilz neu, er vermutete, daß *Clitocybe gyrans* vorliegen könnte. Ich werde den Pilz vorläufig unter dieser Bezeichnung führen. — Bei dieser Gelegenheit möchte ich bemerken, daß Herr Pfarrer Ricken mehrfach die große Freundlichkeit hatte, meine Pilzbestim-

fundibuliformis (Schaeff.) (Sp.), Clitocybe nebularis (Batsch) (Sp.), Collybia butyracea (Bull.) (Sp.), Collybia conigena (Pers.) (Sp.), Collybia dryophila (Bull.) (Sp.), Mycena polygramma (Bull.) (Sp.), Nyctalis asterophora (Fr.) (Z.), Pleurotus ostreatus (Jacq.) (Z.), Schizophyllum commune (Fr.) (Sp.), Daedalea quercina (L.) (Sp.), Polyporus betulinus (Bull.) (Sp.), Fomes fomentarius (L.) (Z.), Trametes gibbosa (Pers.) (Sp.), Trametes robiniophila (Murr.) (Z.), Cyathus striatus (Huds.) (Frk.), Phallus impudicus (L.) (Frk.).

In allen diesen Fällen trägt also die Schnallenbildung nicht den labilen Charakter, den wir oben kennen lernten. Ob sie völlig stabil ist oder ob es andere Außenbedingungen gibt, die sie ganz oder teilweise zum Schwinden bringen, muß zunächst dahingestellt bleiben. Ich bemerke noch, daß ich von verschiedenen der eben genannten Formen die untergetauchten Myzelien mehrfach in neue Kölbchen mit Malzextrakt übergeimpft habe, ohne daß sie (auch nach monatelanger submerger Kultur) ihre Eigenschaften änderten.

Eine andere Frage ist nun die, ob die dem Typus 1 zu zuzählenden Pilze auch dann zur regelmäßigen Schnallenbildung schreiten, wenn man die Sporen direkt in ein flüssiges Nährmedium aussät oder die jungen Myzelien dahin überträgt, noch ehe sie zur Schnallenbildung übergegangen sind. Es wurde ja schon mehrfach hervorgehoben, daß die Schnallenbildung (bei Kultur auf Agar oder Gelatine) erst einige Zeit nach der Keimung einsetzt. Dem paarkernigen Schnallenzustand geht (wenigstens da, wo es sich um einfache Schnallen handelt) der Zustand mit einkernigen, schnallenlosen Zellen voraus. Entstehen nun bei submersem Wachstum die Schnallen zur gleichen Zeit wie in einer gleichalterigen Agar- oder Gelatinekultur oder bleibt da die Schnallenbildung vielleicht völlig aus? Diese Frage hat mit Rücksicht auf die angenommene Homologie der Schnallenhyphen und ascogenen Hyphen ein gewisses Interesse. Es ist ja bekannt, daß die große Mehrzahl der Ascomyzeten im untergetauchten Zustand keine Fruchtkörper, also auch keine ascogenen Hyphen bilden. Sät man z. B. Pyronemasporen in Malzextrakt oder Pflaumendekokt aus, so bilden sich zwar in kürzester Frist üppige Myzelien, dieselben bleiben aber, sofern man dafür sorgt, daß sie nicht über die Flüssigkeitsoberfläche wachsen, völlig steril. Es bilden sich also weder Ascogone und Antheridien, noch ascogene Hyphen, noch Asci. Da die höheren Basidiomyzeten keine spe-

mungen zu kontrollieren, wofür ich ihm auch an dieser Stelle herzlichsten Dank sagen möchte.

zifischen Geschlechtsorgane haben, so wäre es in Anbetracht der Homologie möglich, daß im submersen Zustand wenigstens die Schnallenbildung unterdrückt oder gehemmt wird¹⁾ und die Entstehung von Fruchtkörpern ausbleibt. Letzteres ist auch sicher der Fall. Wie steht es aber mit dem Auftreten des der Fruchtkörperbildung vorausgehenden Schnallenmyzels?

Zur Beantwortung dieser Frage habe ich Versuche mit *Armillaria mucida*, *Collybia butyracea* und *Schizophyllum commune* gemacht. Die Sporen wurden entweder auf Malzextrakt-Gelatineplatten in der früher²⁾ von mir beschriebenen Weise ausgesät und von dort kurz nach der Aussaat — auf alle Fälle, bevor die jungen Keimmyzelien zur Schnallenbildung übergegangen waren — in (flüssiges) Malzextrakt übertragen, oder sie wurden direkt in Erlenmeyerkölbchen mit Malzextrakt gesät. Letzteres geschah in der Weise, daß an der Unterseite des Wattepfropfs, der den mit sterilem Malzextrakt zu etwa ein Drittel gefüllten Erlenmeyerkolben verschließt, mit einer Nadel ein Stück eines sauberen, Sporen ausstreuenden Fruchtkörpers für kurze Zeit befestigt wurde. Geht man hierbei mit der nötigen Vorsicht zu Werke, so tritt keine Infektion ein, da die Basidiosporen steril ausgestreut werden. Zur Kontrolle wurden gleichzeitig Sporen in Röhrchen mit schräg erstarrtem Malzextrakt-Agar übertragen. Die einzelnen Versuche verliefen nun folgendermaßen:

1. *Armillaria mucida* (Schrad.).

Beginn des Versuchs am 6. Nov. Am 24. Nov. haben sich auf beiden Substraten reiche Myzelien entwickelt. Die Myzelien in der Flüssigkeitskultur sind schnallenlos, die der Agarkultur haben bereits zahlreiche Schnallenhyphen. Am 1. Dez. ist das untergetauchte Myzel der Flüssigkeitskultur ebenfalls schnallenlos, in der Agarkultur hat sich ein reiches Schnallenmyzel entwickelt. Dasselbe geht später (anfangs Januar) zur Fruchtkörperbildung über. 12. Dez. Auch in der Flüssigkeitskultur sind jetzt untergetauchte Schnallenhyphen aufgetreten. —

1) Wie ich früher (Beitr. z. Kenntnis d. Hymenomyzeten, V, Zeitschr. f. Bot. 1917) gezeigt habe, trifft bei den einfachschnalligen Formen *Collybia conigea* und *Corticium varians* die Entstehung des Schnallenmyzels mit der Entstehung der Paarkernigkeit zusammen. Bei den Formen, die Schnallenwirtel haben, liegt die Sache etwas anders. Darauf soll erst später an anderer Stelle eingegangen werden.

2) Beitr. z. Kenntn. d. Hymenomyzeten I. Zeitschr. f. Bot. 1913, Bd. V, pag. 595.

Die zytologische Untersuchung der untergetauchten Myzelien ergab, daß ihre Zellen, sofern Schnallen nicht vorhanden waren, stets nur einen Kern enthielten; die Schnallenhyphen bestanden aus typisch zweikernigen Zellen. Es erlangt also das schnallenlose Einkernstadium bei submersem Wachstum des Pilzes eine größere Ausdehnung als in der Agarkultur, das Auftreten des Schnallenmyzels wird erheblich verzögert.

2. *Collybia butyracea* (Bull.).

Der Pilz verhält sich ähnlich wie *Armillaria mucida*. Beginn des Versuchs am 4. Dez. Das Wachstum schreitet in beiden Substraten anfangs ziemlich langsam fort. Am 24. Dez. haben sich in der Flüssigkeit am Boden des Erlenmeyerkölbchens kleine Myzelflocken von 1—2 mm Durchmesser aus den Sporen entwickelt. In der Agarkultur ist ebenfalls deutliches Wachstum zu konstatieren; die Hyphen sind größtenteils in den Agar eingedrungen. Beide Kulturen sind schnallenfrei. 6. Jan.: Die Flüssigkeitskulturen, die erheblich herangewachsen sind, sind schnallenlos. Auf der Agarkultur hat sich etwas Luftmyzel gebildet, das aus Schnallenhyphen besteht. 21. Jan.: Ein Teil der Myzelflocken der Flüssigkeitskultur ist ebenfalls noch schnallenfrei; bei einigen wenigen (den größten) sind einzelne (submerse) Schnallenhyphen aufgetreten. Das Schnallenmyzel der Agarkultur hat sich beträchtlich weiter entwickelt.

3. *Schizophyllum commune* (Fr.).

Beginn des Versuchs am 7. Jan. Am 21. Jan. ist im Agar-röhrchen reiches Schnallenmyzel vorhanden. Die Flüssigkeitskulturen, die aus dichten Myzelmasten bestehen, sind völlig schnallenfrei. Am 24. Jan. sind in den Flüssigkeitskulturen vereinzelte submerse Schnallenhyphen aufgetreten.

Die Versuche zeigen, daß das submerse Wachstum auf die Schnallenentstehung einen hemmenden Einfluß ausübt. Die schnallenlosen Keimlingsmyzelien nehmen bei *Armillaria mucida*, *Collybia butyracea* und *Schizophyllum commune* im untergetauchten Zustand eine größere Ausdehnung an, als wenn ihnen Gelegenheit geboten wird, in die Luft zu sprossen. Hervorgehoben muß werden, daß die schnallenlosen Keimlingsmyzelien den schnallenlosen Myzelien, die aus schnallenhaltigen Hyphen bei untergetauchtem Wachstum (Nr. 1—11, pag. 383 ff.) hervorgehen, nicht gleichgesetzt werden dürfen. Die ersteren bestehen aus einkernigen Zellen, es handelt sich also um eine durch die Kultur-

bedingungen hervorgerufene Verlängerung der haploiden Phase, die letzteren dagegen sind (sofern es sich um Formen mit einfachen Schnallen handelt) aus typisch zweikernigen Zellen zusammengesetzt. Bei ihnen kann also von einem Rückschlag zu einem früheren Entwicklungszustand nicht gesprochen werden.

Betrachten wir die Hemmung der Entstehung des paarkernigen Schnallenmyzels vom phylogenetischen Standpunkt aus, so darf darin vielleicht die bis zu einem gewissen Grade erfolgte Erhaltung einer Vorfahreneigenschaft der Basidiomyzeten erblickt werden. Die Ascomyzeten bilden untergetaucht überhaupt keine ascogenen Hyphen. Die Entstehung der homologen Schnallenhyphen wird wenigstens eine Zeitlang aufgehalten. Daß es im allgemeinen nicht zur völligen Unterdrückung derselben in Flüssigkeitskultur zu kommen scheint, mag damit zusammenhängen, daß die engen Beziehungen, die bei den Ascomyzeten zwischen ascogenen Hyphen und Fruchtkörperbildung vorhanden sind (die ersteren finden sich in den Fruchtkörperanlagen und gehen schon nach kurzer Zeit zur Ascusbildung über), bei den höheren Basidiomyzeten verloren gegangen sind. Hier entwickeln sich die Schnallenhyphen zunächst ganz unabhängig von der Fruchtkörperbildung zu mehr oder weniger ausgedehnten Myzelien, deren Mächtigkeit ganz von den jeweiligen Außenbedingungen abhängt; auf ihnen entstehen dann erst die Fruchtkörperanlagen. Darüber nun, daß Asci und Basidien daran angepaßt sind, ihre Sporen in die Luft auszustreuen, wird wohl niemand im Zweifel sein. Es ist daher ökologisch durchaus verständlich, daß bei den Ascomyzeten, wo die Paarkernphase und die Asci auf einen engen Raum zusammengedrängt sind, eine Entstehung aller Fruchtkörperstadien in Nährlösungen unterbleibt, während bei den höheren Basidiomyzeten unter den gleichen Bedingungen nur die Fruchtkörperbildung ausgeschaltet ist. Daß Fruchtkörper bei Asco- und Basidiomyzeten nicht streng homolog sind, braucht nach dem Gesagten wohl nicht besonders betont zu werden.

Schließlich ist noch die Frage zu beantworten, welcher Außenfaktor es denn eigentlich ist, der bei submersem Wachstum die Schnallenbildung unterdrückt. Daß dieser Faktor nicht eindeutig bestimmt ist, wenn wir sagen, das Untergetauchtsein ruft schnallenloses Myzel hervor, ist klar. Man könnte daran denken, daß mangelnde Sauerstoffversorgung, mit der ja bei Kultur in Flüssigkeiten gerechnet werden muß, den Ausschlag gibt. Ich glaube jedoch nicht, daß das der Fall ist. Kultiviert man z. B. *Clitocybe expallens* auf ganz dünnen Agarhäutchen, die sich auf Objektträgern befinden, so sind die im Agar wachsenden Hyphen,

auch wenn sie nur einen geringen Bruchteil eines Millimeters von der Oberfläche entfernt sind, stets schnallenfrei. Hier wird man kaum von Sauerstoffmangel sprechen können. Ob die Änderung der Feuchtigkeitsverhältnisse der eigentliche Grund ist, muß ich dahingestellt sein lassen. Tatsache ist jedenfalls, daß Luftmyzelien auch im völlig dampfgesättigten Raum zur Schnallenbildung übergehen. Aber Wachstum im dampfgesättigten Raum und Untergetauchtsein sind ja nicht das gleiche. Es ist auch gut möglich, daß der bestimmende Faktor die verschiedene Nahrungsaufnahme ist. Untergetauchte Hyphen können ja allseitig Nährstoffe aufnehmen, während Lufthyphen dieselben zugeleitet erhalten müssen. Daß die Schnallenbildung an letzteren bevorzugt ist, könnte man biologisch dahin deuten, daß durch die Schnallen die Querwände, die der Stoffleitung doch immer einen gewissen Widerstand entgegensetzen, vergrößert werden, die Stoffwanderung in der Längsrichtung also erleichtert wird. Dem steht natürlich nicht im Wege, daß die Schnallen noch die andere Bedeutung haben, bei der Teilung des Kernpaares das Zusammenkommen von Schwesterkernen in einer Zelle zu verhindern.

Würzburg, Botanisches Institut.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [111-112](#)

Autor(en)/Author(s): Kniep Hans

Artikel/Article: [Über die Bedingungen der Schnallenbildung bei den Basidiomyzeten 380-395](#)