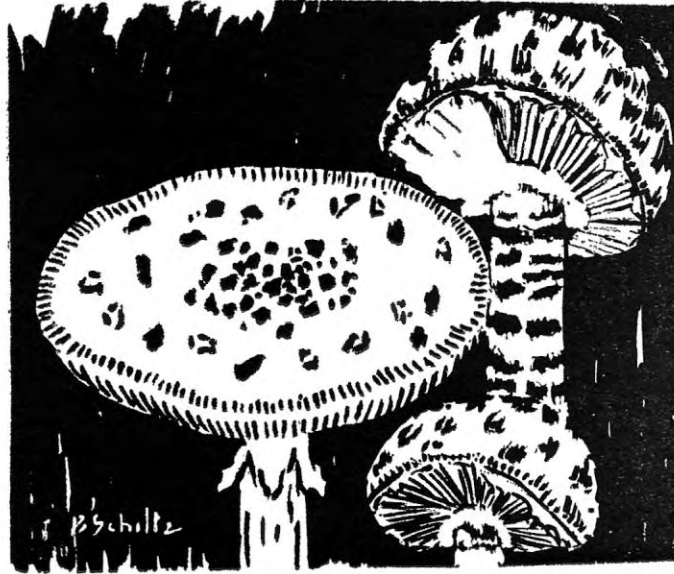


STERBEECKIA



JUBELNUMMER

ANTWERPSE MYCOLOGISCHE KRING

V.Z.W.D.

(1946 - 1971)

Nr 8 - 1971

STERBEECKIA leiding: de Beheerraad

Zetel van de kring: Koninklijke Maatschappij voor
Dierkunde te Antwerpen
Koningin Astridplein 26

Sekretariaat: Marcel Morren
Alfons Schneiderlaan 146
Deurne / Antwerpen
Telefoon: 03/249564

OVER DE ONTWIKKELING EN MORFOGENESE DER PADDESTOELEN

A. F. M. Reijnders

VOORWOORD

Toen enige jaren geleden de heer L. Imler mij vroeg om voor *Sterbeekia* een inleiding te schrijven tot de studie van de ontwikkeling der paddestoelen had ik eerst nogal enige bezwaren. Een verkorte herhaling van de inhoud van mijn werk van 1963 over de ontwikkeling van de vruchtlichamen der Agaricales zou weinig zin hebben en bovendien weinig aantrekkelijk zijn om te bewerken. Toch stelde ik het aanbod van mijn Belgische vrienden op hoge prijs.

Dat ik tenslotte geheel anders ben gaan denken over de wenselijkheid van deze publicatie komt mede omdat ik de gelegenheid kon aangrijpen om te reageren op enige beoordelingen van mijn werk: ik hoop dat ik sommige gedeelten heb kunnen verduidelijken, vooral door de schematische figuurtjes. Tevens was 't mij op deze wijze mogelijk mijn antwoord te geven op een aantal bezwaren, die nogal eens tegenover mij persoonlijk werden geuit. Daardoor heeft dit geschrift hier en daar een licht polemisch karakter gekregen; ik hoop evenwel, dat deze polemiek

zodanig logisch in de stof is verwerkt, dat men er weinig zal van merken.

Nieuw is dan verder de vrij uitvoerige behandeling van de ontwikkeling bij de Gasteromyceten en de summiere vergelijking met die der Ascomyceten. In 't algemeen hebben we locale differentiaties meestal niet behandeld (peridium, hoedhuid, structuur der vela, enz.) om ten slotte de volle aandacht te geven aan enige fundamentele processen, die tijdens de ontwikkeling der vruchtlichamen van allerlei groepen zich doen kennen, zonder dat we weten of deze processen in wezen altijd gelijk zijn.

Ik ondervond het als geen eenvoudige opgave om deze voor velen onbekende stof toegankelijk te maken. Ik hoop dat ik hierin enigermate ben geslaagd. Gaarne spreek ik hier mijn dank uit voor de fraaie uitvoering van deze publicatie en voor het feit dat men haar als jubileumbijdrage heeft willen aanvaarden.

INHOUD

| | |
|---|----|
| 1. Inleiding. Weefseltypen. Overeenkomsten in ontwikkeling met de Cormophyten. Determinatie | 3 |
| 2. Aphylophorales | 10 |
| 3. Agaricales | 12 |
| a. De concentratie der ontwikkeling | |
| b. De ontwikkeling van het velum en de angiocarpieën | |
| c. Gereduceerde vormen | |
| 4. Gasteromyceten | 19 |
| a. De ontwikkelingstypen | |
| b. De reeks Hysterangiaceeën - Phallales | |
| c. Verbindingen tussen Agaricales en Gasteromyceten | |
| d. Fylogenie en ontwikkeling bij de overige Gasteromyceten | |
| 5. Slotbeschouwing, Ascomyceten | 32 |

1. INLEIDING

De Macromyceten spreiden, wat hun vruchtlichamen betreft, een overweldigende vormenrijkdom ten toon en het is niet te veel gezegd, dat deze vormenrijkdom, gecombineerd met de vele kleuren, de oorzaak is, dat velen zich tot deze organismen aangetrokken voelen.

Naast de traditionele parapluie van de Agaricales vinden we trechters, kegelvormige hoeden, omgekeerde kegels, spatels, schelpen, hele of halve schijven, al of niet resupinaat tegen 't substraat aanliggend of een console vormend, koraalachtige en sterk vertakte lichamen, pilaren, knotsen, haardunne draden, al of niet gesteelde bollen en knolletjes, bloem- en netwerkachtige vormsels, schotels en kommen met en zonder voetstuk, onregelmatige in lobben verdeelde of aan 't oppervlak met plooien en groeven toegeruste vruchtlichamen, enz. enz.

Nu moeten we wel bedenken, dat het hier slechts om een deel van de plant gaat, en wel de carpofoor en dat de eigenlijke plant, het mycelium, althans bij min of meer oppervlakkige beschouwing veel eenvormiger is. In dit opzicht kunnen we met groene planten vergelijken: de vruchten van deze laten in 't algemeen ook een grotere vormenrijkdom zien dan de planten zelf.

Twee vragen dringen zich nu dadelijk op: Waarom al deze vormen en hoe ontstaan ze? Het is duidelijk, dat de eerste vraag direct verwijst naar het doel van die producten: het voortbrengen en verbreiden der sporen in verband met de omstandigheden die daarvoor 't meest geschikt zijn. We zullen ons met deze kant van de zaak niet bezighouden; wie daarover iets wil lezen verwijzen we b.v. naar het boekje van INGOLD (1953).

Het probleem over het ontstaan kunnen we onmiddellijk verdelen in twee complexe gebieden: de **carpogenese** en de **morfogenese**. Onderzoek naar de **carpogenese** houdt zich dus bezig met de factoren, die invloed uitoefenen op het feit, dat een schimmel vruchtlichamen gaat maken of gaat fructificeren. Het is duidelijk dat deze studie uiterst belangrijk is voor hen, die zich bemoeien met 't kweken van paddestoelen. Wanneer dan de primordiën (men spreekt bij de gekweekte soorten ook van «Knoppen») aangelegd zijn, moeten deze uitgroeien tot de doelmatige volwassen vormen, die zoals we zagen, zo verschillend kunnen zijn. De studie van deze ontwikkeling nu, ook wel **ontogenie** of, minder juist, **embryologie** genoemd, zal ons in 't volgende bezighouden. Een modern woord, dat men veel gebruikt, vooral als men bedoelt de nadruk te leggen op 't ontstaan der vormen is **morfogenese**. E. W. SINNOTT spreekt van de studie van de causale basis van de vorm en in zijn mooie boek, dat tot titel draagt: *Plant-morphogenesis* (1960) tracht hij duidelijk te maken, dat de studie van dit probleem een knooppunt vormt van allerlei andere richtingen in de biologie: «Each of the major

biological subspecies is intimately related to the others. One cannot study genetics apart from physiology, for example, or physiology from morphology, or taxonomy and evolution from all these. It may well be maintained, however, that morphogenesis, since it is concerned with the most distinctive aspect of life - organization - is the crossroads where all the highways of biological exploration tend to converge.» (l.c.: 4). Zo gezien is 't programma van deze studie nogal omvangrijk.

Hand in hand met 't ontstaan van de vorm gaan de processen der weefeldifferentiatie, die tegenwoordig druk worden bestudeerd. Alvorens zij fysiologisch kunnen worden aangevat, b.v. wat de determinerende factoren betreft (die de verschillende weefsels doen ontstaan), moet men er eerst de anatomie van bestuderen. Om diverse redenen willen wij op de anatomie der weefsels de nadruk leggen: 1^o wat hun determinatie betreft is er bij de paddestoelen nog vrijwel niets bekend, 2^o er moeten zelfs nog veel anatomische onderzoeken gedaan worden, aler men, zoals bij hogere planten, de weefsels voldoende kent. Wel bestaat er een vrij omvangrijke literatuur over de invloed van milieufactoren (licht, zwaartekracht, enz.) op de morfogenese, REIJNDERS (1963) heeft hiervan een overzicht trachten te geven. We laten ook deze kant van de zaak buiten beschouwing.

Zoals bekend is ontstaan de weefsels van schimmelplanten uit draden, hyphen genaamd. De groeirichting van deze hyphen is op zichzelf reeds belangrijk. In cultuurmedia of in 't substraat of in de lucht groeien ze veelal in diverse richtingen, los van elkaar. Maar ook kunnen zij dicht opeenliggen en dan ontstaat een vlechtweefsel, dat vele auteurs **plectenchym** noemen, anderen **prosenchym**. De naam **prosenchym** is tweeslachtig, anderen gebruiken hem in geheel andere zin (**plectenchym** is in 't laatste geval elk weefsel door hyphen gevormd). Wanneer een weefsel uit min of meer isodiametrische cellen bestaat, spreekt men bij paddestoelen van **pseudoparenchym**. Zeer belangrijk, ook in primordiën, is het feit, dat de hyphen vaak in bundels voorkomen. Ze leggen zich netjes tegen elkaar en groeien even snel, dus gecoördineerd, verder. Over de fysiologische oorzaken van dit zo algemene en belangrijke verschijnsel is nog zeer weinig bekend: de studie van de **rhizomorphen** van een paar houtbewonende soorten (JACQUES-FELIX 1967-'68) heeft o.a. enige gezichtspunten opgeleverd over 't ontstaan dezer bundels (zie verder op).

Echt parenchymweefsel komt bij paddestoelen weinig voor. Het ontstaat doordat isodiametrische cellen zich in een bepaalde of in verschillende richtingen delen. Een weefsel, dat ertoe dient op deze wijze nieuwe cellen te vormen heet een **meristeem**. Echte meristemen vindt men dus bij schimmels weinig. Toch zijn er gedeelten, die vergeleken

kunnen worden met de meristemen van de Spermatophyten, we vinden ze bij Agaricales b.v. aan de hoedrand, aan de snede van plaatjes of buisjes en soms boven aan de steel. Deze gedeelten blijven lang jong, ze maken voortdurend cellen en kunnen nieuwe weefsels vormen. Het is aan hyphen zonder meer moeilijk te zien of ze in de primordiale toestand verkeren, maar ze zijn dan altijd dun, vertonen vaak gespen en bevatten veel protoplasma, hetgeen door kleuringen kan worden aangetoond.

Naast door celvorming groeit een plant door celstrekking. Bij Spermatophyten vindt deze strekking veelal plaats achter de groeitop (meristeem), zodat we van een celdelings- en een celstrekkingzone kunnen spreken. Bij schimmelweefsels is dit ook vaak 't geval, behalve dan dat we hier geen echte meristemen vinden. Wanneer de celstrekking achter de groeizone begint en de cellen geleidelijk groter worden naarmate men hier verder vandaan komt, spreekt CORNER van een **directe** ontwikkeling. Dat veel paddestoelen eerst in een ei hun ontwikkeling doormaken om dan plotseling hieruit te breken en omhoog te groeien heeft al vroeg de aandacht getrokken. Dit verschijnsel wordt bewerkstelligd door een snel verlopende celvergroting, die - volgens CORNER - van onder in de steel zich naar boven zou verplaatsen en die zich vervolgens zou voortplanten in de hoed (de z.g. grote periode). Waar zulk een uitgestelde celstrekking plaats vindt spreekt CORNER van een **indirecte** ontwikkeling. Nu is bij Agaricales de zaak wel wat ingewikkelder. In een jong primordium vinden we bepaalde groepen van reeds vergrote cellen, b.v. in de trama van de hoed. Deze eerste celstrekking heeft vermoedelijk te maken met de aanvankelijke vorm van het primordium. Het is n.l. een opvallend feit, dat de afzonderlijke delen precies dat volume innemen, waardoor een zeer harmonisch geheel ontstaat. Geen der delen is te groot of te klein, de hoedrand ligt onder tegen de steel, de jonge lamellen nemen precies die plaats in, die er over is tussen hoed en steel, enz., en 't gehele primordium is een glad bolletje of een ellipsoïede. Later bij 't zich ontplooiën van de steel en het uitspreiden van de hoed strekken zich de cellen onder wateropname snel, maar het is waarschijnlijk, dat deze celvergroting in de hoed niet altijd wacht tot deze activiteit zich door de steel van beneden naar boven heeft voortgeplant. De celstrekking is eigenlijk reeds een onderdeel van de cel-differentiatie, die afhankelijk is van de plaats waar zich de cellen bevinden. Voorlopig onderscheiden we dus twee typen van processen, waardoor de ontwikkeling plaats vindt: 1° het vormen van nieuwe cellen meestal door gebundelde hyphen, maar vaak ook in vervlochten weefsels, waarbij voortdurende vertakking der hyphen optreedt, 2° celdifferentiatie.

Veel onderzoekers hebben, door merktekens op de groeiende paddestoel aan te brengen, nagegaan, waar de verlenging van de cellen tijdens de grote groeiperiode het sterkst is (zie REIJNDERS l.c. p. 267-268). We zouden nog willen wijzen op de enorme rol, die de celstrekking ook speelt bij 't zich ontplooiën van het receptaculum der Clathraceae en der Phallaceae (zie: Gasteromyceten).

Vertonen dus de weefsels der paddestoelen naast het fundamentele verschil, dat ze door hyphen zijn gevormd, ook veel overeenkomsten met die der zaadplanten, er zijn nog meer van dergelijke frappante gelijkheden in de ontwikkeling aan te wijzen, die erop duiden dat de natuur, naast een oneindige hoeveelheid variaties, die zij weet te scheppen, zich toch ook weer bij zeer verschillende organismen van dezelfde fundamentele processen bedient. Biochemie en moleculaire biologie hebben dit in de laatste decennia op de meest verrassende wijze aangetoond. In 't volgende willen we enkele van deze overeenkomsten noemen:

a. Het is een bekend feit dat licht in vele opzichten een sterke morfogenetische invloed heeft op planten. Uit het volgende moge blijken, dat deze invloed bij groene planten en bij paddestoelen in hoge mate parallel loopt. (Voor de invloed van licht op hogere planten zie men b.v. FUNKE 1944, SINNOTT l.c. : 308-323 of WASSINK en STOLWIJK 1956, voor die bij paddestoelen REIJNDERS l.c. : 319-324). Wanneer we planten in donker laten groeien of in zwak licht zullen ze in 't algemeen etioleren, d.w.z. de stengels worden lang, dun, zwak. Ditzelfde verschijnsel doet zich voor bij vele paddestoelsoorten, bij andere weer niet. Zo kan de gewone cultuurchampignon in het absolute donker volkomen normale vruchtlichamen voortbrengen. Het verschijnsel van etiolement treft men echter bij veel soorten van **Coprinus** aan. Nu kan ditzelfde verschijnsel te voorschijn geroepen worden door rood licht, dus licht van lange golflengte, terwijl blauw licht b.v. het etiolement remt en ook hierin bestaat weer overeenkomst tussen een aantal groene planten en paddestoelen. Verder heeft men opgemerkt, dat prikkels uit de omgeving niet onafhankelijk van elkaar op de ontwikkeling van planten inwerken, maar dat ze elkaar tot zekere hoogte kunnen vervangen. Zo kan de lichtwerking in sommige gevallen vervangen worden door mechanische prikkels. Dit is 't eerst ontdekt bij paddestoelen en wel door BORRISS (1934). Hij constateerde dat vruchtlichamen van **Coprinus lagopus**, als zij in 't donker groeiden, de typische verschijnselen van het etiolement vertoonden, maar dit minder deden, wanneer ze b.v. in aanraking kwamen met elkaar of met de wand van de cultuurkolven. Wrijving met een strotje was voldoende om het verschijnsel van de overmatige verlenging op te heffen. Men kan de mechanische prikkeling ook aanbrengen door de cultures te doen schudden, b.v. met regelmatige tussenpozen, door een machine. STIEFEL (1951) heeft nu primordiën van **Coprinus lagopus** doen schudden en daarbij opgemerkt, dat wanneer hij 50 maal geschud had, om daarna na een interval van 20 min. de cultures 3 min. aan 't licht bloot te stellen, de primordiën tot belangrijk minder ge-etioleerde paddestoelen uitgroeiden dan wanneer hij de cultures 50 maal deed schudden en ze daarna direct 3 min. aan 't licht blootstelde. De proef werd gedurende 5 achtereenvolgende dagen herhaald. Het licht had dus in 't tweede geval geen uitwerking gehad. Dit duidt op de aanwezigheid van een refractaire of ongevoelige periode na de schuddingen. Welnu precies ditzelfde verschijnsel doet zich voor bij sommige zaadplanten, zoals door BÜNNING en zijn medewerkers werd aangetoond. «Both stimuli (mechanical

stimulation and light) are more effective if repeated at intervals than if applied continuously, a fact which may due to a refractive stage following the stimulus» (SINNOTT l.c. : 346).

b. **Polariteit.** Wanneer men een stukje van een wilgentak neemt en men brengt dit in een omgeving, waar de lucht voldoende vochtig is, dan zullen aan 't oorspronkelijke ondereinde zich wortels en aan 't bovenste zich spruiten ontwikkelen. Hangt men een dergelijk stukje omgekeerd op, dan zullen de spruiten ontstaan aan 't einde, dat nu naar beneden is gekeerd. Verdeelt men 't takje in kleinere stukjes, dan geldt voor elk fragment hetzelfde. Hieruit volgt dat de wilgentak gepolariseerd is, de uiteinden gedragen zich verschillend. SINNOTT (l.c. : 116, 117) geeft enige definities van dit verschijnsel: «This characteristic orientation of organisms, which is typical bipolar and axiate, is termed **polarity**», en «**Polarity** is simply the specific orientation of activity in space».

Men kan de aanwezigheid van dergelijke gepolariseerde structuren op verschillende wijzen aantonen, b.v. door regeneratie of bij planten speciaal door entingen. Een voorbeeld van regeneratie kwamen we boven reeds tegen bij wilgentakken. Snijdt men een stuk uit de steel van een paddestoel, dan groeien de hyphen, in een daarvoor geschikte omgeving, aan de naar de hoed gekeerde sneevlakte veel gemakkelijker uit dan die aan de naar de basis gekeerde zijde. Dergelijke proeven zijn b.v. gedaan door MAGNUS (1906) en door WEIR (1911).

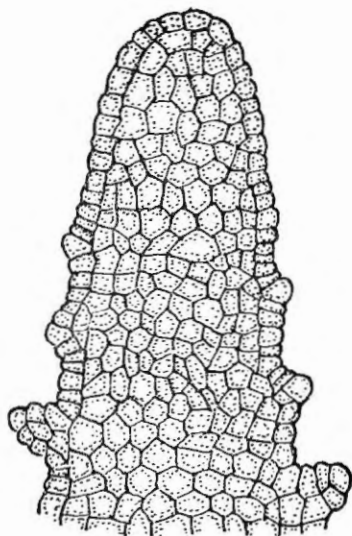
Wanneer men een stuk steel isoleert door dwarse sneden kan men dit stuk weer laten vergroeien met een andere steel, mits deze dwars doorgesneden is en men de naar de basis gekeerde zijde van het eerste fragment plaatst op de naar de hoed gekeerde sneevlakte van het tweede deel. Doet men het omgekeerd dan treedt geen vergroeiing op. Op dezelfde wijze kan men volgens WEIR een stuk uit de hoed nemen van b.v. *Polyporus brumalis* en dit stuk laten versmelten met een doorgesneden hoed, mits men maar zorgt, dat de van de hoedrand afgekeerde zijde geplaatst wordt op een sneevlakte, die naar de hoedrand was gekeerd. Volgens LOHWAG (1939) echter zou ook een smelting kunnen voorkomen in 't geval men twee naar de hoedrand gekeerde zijden op elkaar plaatst.

Polariteit is een zeer algemeen principe in de ontwikkeling van organismen (ook bij dieren). Uitwendige factoren hebben er invloed op of kunnen haar te voorschijn roepen (licht, zwaartekracht), maar er moet in het protoplasma een tendens aanwezig zijn om dit verschijnsel op te kunnen leveren.

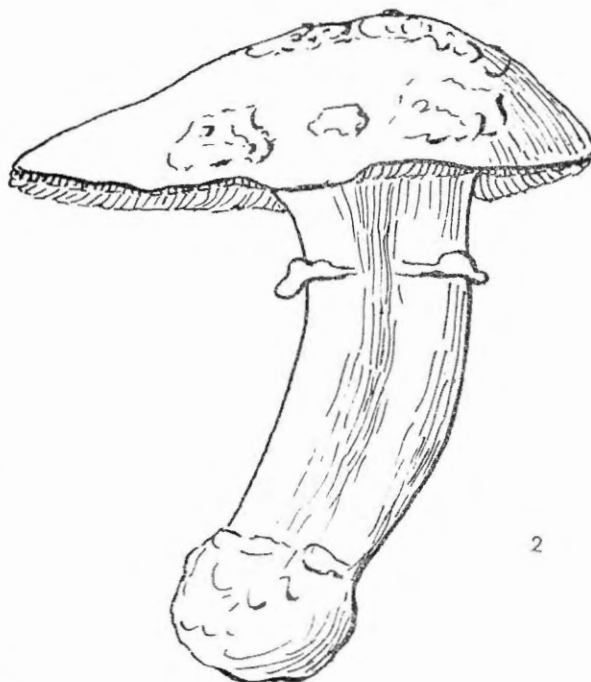
c. **Bladstanden.** Een morfogenetisch verband tussen de regelmatige afstanden der bladeren bij groene planten en de vorming van bepaalde organen der paddestoelen lijkt ver gezocht, aangezien de laatste toch helemaal geen bladeren hebben. Het is dan ook met enig voorbehoud dat

op dit mogelijk verband gewezen wordt, maar het ontstaan van de lamellen bij de plaatszwammen heeft MAGNUS (1906) ertoe gebracht hierover een hypothese te ontwerpen, die veel doet denken aan de zienswijze van sommige auteurs over de oorzaak der regelmatige bladstanden. We willen hier niet uitvoeriger op dit laatste verschijnsel ingaan; voor het begrip van de vergelijking, waar het hier om gaat, zijn enige opmerkingen voldoende. Zoals bekend is staan de bladeren of daarmee homologe organen vrijwel altijd op een zeer regelmatige manier langs de stengel: voor zover we niet te doen hebben met enige bijzondere standen is deze regelmaat het best waar te nemen door 't optreden van spiraallijnen langs de stengel, waarin de bladeren zijn gerangschikt (dennen- of sparrenkegel). Er is meestal een z.g. genetische spiraal te onderscheiden, die loopt langs de bladeren die achtereenvolgens ontstaan aan de vegetatiekegel, dus van 't iets lagere naar het iets hogere blad. Bijzondere modificaties van deze spiraalstanden zijn dan de kranstanden, de kruisgewijze stand en de afwisselende stand. Zoals gezegd, willen we hierop verder niet ingaan, aangezien dit buiten ons onderwerp ligt; waar het op aankomt is dat men gezocht heeft naar een oorzaak voor deze regelmaat en gemeend heeft deze althans gedeeltelijk te vinden door aan te nemen dat de lagere bladeren oorzakelijk de stand van de hogere bladen bepalen. Is eenmaal de afstand tussen de eerste bladeren gegeven, dan volgt daaruit vanzelf hoe de volgende moeten staan. SCHOUTE (1913) nam aan dat «de inductie van een blad in een zeer begrensde gebied plaats vindt, bijna in een punt» ... «Voorts moeten we aannemen, dat een der eerste processen van de bladvorming bestaat in het optreden van een stof of het uitoefenen van een invloed, die zich rondom gelijkmatig verspreidt en die de vorming van verdere bladcentra belet.» Hij noemde het gebied, waar deze stof zich verspreiden zou, de **verspreidingscirkel**. Volgens SCHOUTE zouden nu nieuwe centra voor de vorming van een blad komen te liggen op de snijpunten van verspreidingscirkels van lagere bladen, omdat daar de eerstvolgende plaats is, waar de remmingstof niet aanwezig is (zie fig. 1).

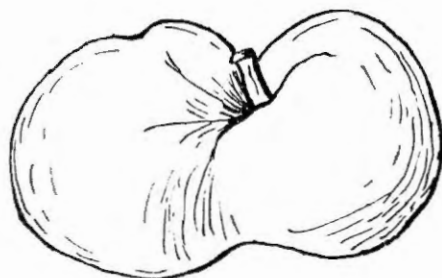
Volgens een andere mening, door HOFMEISTER (1868) uitgedrukt, die niet zoveel afwijkt van bovengenoemde theorie van SCHOUTE, zouden de nieuwe bladeren ontstaan eenvoudig daar, waar de meeste ruimte voor de bladprimordien aanwezig is en dat is tussen twee lager staande bladeren in. Meer behoeven we hiervan niet te weten om de overeenkomst aan te voelen met MAGNUS' ideeën over 't ontstaan van de lamellen. De regelmatige rangschikking van deze aan de onderzijde van de hoed is opvallend en we zien dat de secundaire lamellen beginnen tussen twee primaire lam. in, waar de ruimte tussen de laatste (die uitstralen naar de hoedrand) groot genoeg wordt. Zo gaat 't ook met de tertiaire en quataire lam., als die er zijn. MAGNUS verwijderde bij zeer jonge champignons een deel van de aanleg der lamellen en zag regeneratievormen ontstaan. Hij deed nu de merkwaardige ontdekking, dat er zich tandjes of aderen ontwikkelden, en geen gerichte lamellen, in de buurt van de niet verwijderde hymenophoor. (Deze was blijkbaar nodig voor de inductie van de rege-



1



2



3



4



5



6



7

- fig. 1. Vegetatiekegel van *Elodea canadensis*, Waterpest.
 fig. 2. Fasciatie van *Amanita rubescens*.
 fig. 3. Fasciatie van appel.
 fig. 4. Bifurcatie of vorksgewijze vertakking (naar ULBRICHT).
 fig. 5. Van een mediane schijf van een vruchtlichaam van *Agaricus bisporus* die verkregen werd door twee flanken van de jonge paddestoel weg te snijden, werden aan één kant de lamellen verwijderd : negatieve kromming (naar HAGIMOTO en KONISHI).

- fig. 6. Van een dergelijke schijf werden de lamellen aan beide zijden verwijderd. Daarna werd aan één kant een plaatje agar op de wondvlakte bevestigd, aan de andere zijde (links) een plaatje agar, waarin stoffen uit de lamellen konden diffunderen : Negatieve kromming naar de zijde met 't plaatje zuivere agar (naar id.).
 fig. 7. Een dergelijke schijf waarvan aan één zijde de lamellen werden verwijderd kan ook een positieve kromming vertonen als het stadium wat ouder is (naar id.).

neratievormen). Zo kwam MAGNUS tot de voorstelling dat van een eenmaal gevormd plaatje een invloed uitgaat, die daar vlakbij de aanleg van lamellen onderdrukt. Is er echter ruimte genoeg tussen twee uitwijkende lamellen, dan kan daar een nieuwe aanleg ontstaan. De gerichte lamellen ontstaan door de werking van de hoedrand, die inderdaad tegen het eenmaal begonnen plaatje steeds nieuwe delen aanzet. Onvolkomen onderdrukking van nieuwe aanleggingen in de tussenruimte zou voeren tot de vorming van de aderen en plooiën, die de lamellen aan de onderkant van de hoed wel verbinden. Het is jammer dat deze regeneratieproeven van MAGNUS nog nooit herhaald zijn: de conclusies tot welke zij aanleiding gaven zijn belangrijk genoeg. Als curiositeit zij hier vermeld, dat de verdeling der primaire, secundaire, enz. lamellen aanleiding gegeven heeft tot een poging om haar te gebruiken als voornaamste kenmerk bij de classificatie der «Agaricorum» (J.G. OTTO, 1819).

d. Monstruositeiten. Er bestaan een paar misvormingen die zaadplanten en paddestoelen gemeen schijnen te hebben. Het zijn de fasciaties of bandvormingen en de bifurcaties of vorksgewijze vertakkingen (waar deze niet behoren voor te komen). Soms ontmoet men paddestoelen die een sterk afgeplatte steel hebben, terwijl de hoed niet rond is, maar in één richting ('t vlak van de platte steel) verbreed (fig. 2). Zoals bekend is treft men nogal eens verbrede in plaats van ronde stengels aan bij de groene planten. Deze kunnen blijkbaar op een verschillende manier ontstaan. SCHOUTE (1936) heeft een hypothese opgesteld ter verklaring van de bandvormingen bij bebladerde stengels. Enigszins verkort komt deze hierop neer dat aan de groei-kegel (fig. 1) bovenop de stengel wel eens meer bladeren kunnen worden aangelegd, dan op een normale kegel het geval is. Bij het verdere uitgroeien van deze bladprimordiën (de differentiatie dus) zouden ze elkaar kunnen gaan hinderen, doordat ze meer plaats nodig hebben, waardoor spanningen ontstaan die de strekking hebben de stengel in één richting te verbreden. Boven op de verbrede zijde van de vegetatiekegel worden dan weer meer bladeren aangelegd, wat de verbreding van de stengel doet toenemen. Inderdaad ziet men vaak dat een aanvankelijk ronde stengel naar boven steeds platter wordt. Het is duidelijk dat deze misvormingen, die SCHOUTE alléén fasciaties wil noemen, niets met paddestoelen te maken hebben, aangezien bij de laatsten geen bladeren worden aangelegd. Wanneer we twee min of meer gelijkwaardige delen van stengels zien, die samengegroeid lijken, hebben we met een andere oorzaak te doen: deze stengels worden naar boven toe ook niet steeds breder. Ook twee vruchten b.v. kunnen wel eens samengegroeid lijken (fig. 3). Hoe moeten we ons deze samengroeiing voorstellen? Bij paddestoelen kunnen twee primordiën blijkbaar alleen in 't allereerste stadium van aanleg samensmelten. Al zeer spoedig is hiervan tijdens de ontwikkeling geen sprake meer: men ziet vaak b.v. bij de cultuurchampignon de knoppen in dichte groepen op een staan zonder dat er enige vergroeiing optreedt. Mischien moet men zich ook voorstellen dat er geen versmelting van twee allereerste aanleggingen plaatsvindt,

maar dat er twee vormingscentra in één primordium liggen en wel zo dicht bij elkaar dat 't middelste weefsel door beide wordt beïnvloed. Hoe dit ook zij, het is gemakkelijk in te zien, dat deze oorzaak van de verbreding ook een vorksgewijze vertakking (fig. 4) kan opleveren bij paddestoelen: als n.l. de hoeden zich toch nog afzonderlijk kunnen differentiëren, terwijl de stelen gedeeltelijk samengesmolten zijn. Het is waarschijnlijk, dat een primordium zoals REIJNDERS (1952, Pl. 18 fig. 6) afbeeldde een dergelijke bifurcatie zou opleveren. Deze oorzaak is dan weer anders dan die van de vorksgewijze vertakking bij groene planten, waar de groeipunt zich in tweeën deelt. Dit kan dan wel weer 't geval zijn bij Clavariaceeën, want hier wordt een vegetatiepunt nagebootst door de in een bundel gecoördineerd groeiende hyphen, maar bij de meeste Agaricaceeën bestaat een dergelijke groeipunt, die zich in twee kan delen, helemaal niet. Resumerende kunnen we dus zeggen, dat alleen de verbredingen, die het gevolg zijn van een samengroeiing in een uiterst vroeg stadium of van 't ontstaan van twee vormingscentra vlak in elkaars buurt, een gemeenschappelijke oorzaak kunnen hebben bij zaadplanten en fungi.

e. Hormonen. Een van de bekendste proeven van deze eeuw op botanisch gebied is die geweest, waardoor F.W. WENT definitief 't bestaan van een groeibevorderende stof aantoonde (1927). Wanneer men 't topje van het Coleoptiel van een haverkiemplant wegneemt (laten we terwille van de begrijpelijkheid maar zeggen: «van de kiemstengel»), houdt de lengtegroei van deze op. Zet men 't topje weer op dit «onthoofde» deel dan begint de groei weer. Nu kan men in plaats van 't topje ook een agarblokje bezigen, wanneer men eerst een aantal stengeltopjes op een agarplaatje heeft geplaatst en van dit plaatje een stukje neemt. Deze proef, tezamen met een aantal waarnemingen over groeikrommingen, heeft tot gevolg gehad dat men naarstig naar groeistoffen is gaan zoeken en deze ook heeft gevonden. We zullen van deze stoffen alleen het in de plant zeer werkzame indol - 3 - azylnzuur noemen (I A A), dat ook meestal wordt bedoeld als men de naam auxine bezigt. De werking van dit I A A in de groene plant is echter allermint specifiek: het is betrokken bij de lengtegroei, doordat het de celstrekking bevordert, maar heeft tevens een werking op de celdeling, de activiteit van het cambium, splitsing, tumorvorming, wortelproductie, krommingen van stengel en wortel, enz. Omgekeerd wordt 't effect van de hervatting van de strekkingsgroei bij «onthoofde» haverkiemstengels door meerdere stoffen te voorschijn geroepen.

Reeds in 1934 deed H. BORRISS enige waarnemingen bij *Coprinus lagopus*, die aan hormonale werking deden denken. Wanneer hij de hoeden afsneed, nadat in de steel reeds de grote strekkingsperiode was aangevangen, bleef deze nog even doorgroeien, maar de groei stopte spoedig. Het was echter voldoende dat een stukje hoed bleef zitten om de lengtegroei zich te laten voltooien, terwijl, wanneer een groot gedeelte van de hoed was verwijderd een lichte kromming optrad van de kant waar de lamellen nog aan-

wezig waren af (negatieve kromming). Vooral dit laatste is belangrijk (fig. 5).

Het verschijnsel werd ook waargenomen door HAWKER bij *Collybia velutipes* (1950) en door URAYAMA bij *Agaricus bisporus* (1956). Naderhand werd dit verschijnsel dan meer systematisch bestudeerd bij de cultuurchampignon door H. HAGIMOTO en M. KONISHI (1959, 1960, 1963) en H.E. GRUEN (1963). Het is wel gebleken dat I A A hier niet in het spel is: het heeft onder zekere omstandigheden wel een effect op de groei van het mycelium (FRASER 1953). HAGIMOTO en KONISHI hebben door allerlei chemische analyses wel getracht de werking van het hormoon te preciseren. Men kan n.l. hier ook met een agarblokje werken. Neemt men b.v. de lamellen weg en vervangt men deze aan één kant door tegen de wondvlakte een agarblokje te leggen, waar men eerst stoffen in heeft laten diffunderen, die van de lamellen afkomstig waren, dan treedt in 't algemeen een kromming op in de steel, van de kant waar het agarblokje zit, afgekeerd (fig. 6). Men kan nu in de agarblokjes verschillende stoffen laten diffunderen, die men uit de lamellen heeft verkregen. Niet minder dan 11 verschillende aminozuren (men had 13 uit de lam. verkregen) bleken hier werkzaam te zijn in zeer kleine hoeveelheden, terwijl de «negatieve kromming» ook met ammoniumsulfaat en ammoniumchloride te voorschijn geroepen werd. Door hun chemische aard konden deze stoffen moeilijk als hormonen worden beschouwd. De auteurs zien er dan ook liever voorlopers («precursors or activators») van een hormoon in. Men kan de negatieve kromming ook krijgen door een micaplaatje zodanig aan te brengen, dat aan één kant geen stoffen van de lamellen in de steel konden komen. GRUEN bewees tevens dat de strekkingsgroei in de hoedtrama ook beïnvloed wordt door dergelijke stoffen uit de lamellen afkomstig. Nog ingewikkelder wordt de zaak, wanneer bewezen is (volgens HAGIMOTO en KONISHI 1963) dat ook positieve krommingen, dus naar de kant toe waar de lamellen zijn blijven zitten of waar 't agarblokje zich bevindt, kunnen optreden (fig. 7). Deze zouden in 't algemeen meer in iets ouder stadium voorkomen (steel 3 cm. lang: hoofdzakelijk negatieve krommingen; 4 cm. lang: vaker positieve krommingen). Men kan de laatste echter ook in 't 3 cm. stadium te voorschijn roepen door een grotere hoeveelheid van deze stoffen in de agarblokjes aan te bieden. Doordat volgens de auteurs grotere concentraties eerder een remmend effect op de groei hebben treedt dan juist de kromming op naar de kant, waar zich 't agarblokje onder de hoed op de wondvlakte van de afgesneden plaatjes bevindt, doordat de groei aan de andere kant van de steel geen remming ondervindt.

Ook voor de studie der krommingen, die plantendelen uitvoeren onder invloed van de zwaartekracht en het licht zijn de hormonen van grote betekenis. Wanneer wij ons tot de zwaartekracht beperken vinden we voor groene planten de theorie van CHOLODNY-WENT (die trouwens ook voor de fototropie geldt), volgens welke de krommingen 't gevolg zouden zijn van een ongelijke verdeling van de groeistof in de plant, welke laatste zou ontstaan door een lateraal

transport (d.i. een transport loodrecht op de lengterichting van de kiemstengel) van de groeistof. (Legt men een haverkiemstengel horizontaal dan zal de top van het coleoptiel omhoog krommen als gevolg van het feit dat de meeste groeistof terecht komt aan de onderkant van de kiemstengel. (Vgl. de negatieve geotropische kromming van b.v. lupinestengels). Op details kunnen we hier verder niet ingaan, we willen alleen op de proeven van HAGIMOTO en KONISHI (1963 II) wijzen, die, door het horizontaal plaatsen van gehele en gehalveerde jonge exemplaren van *Agaricus bisporus* en van schijven, die verkregen waren, doordat men aan twee kanten evenwijdig aan de as van de paddestoel een stuk had weggesneden, allerlei krommingen verkregen. Deze krommingen waren deels te danken aan de reacties ten opzichte van de zwaartekracht, deels aan het feit, dat hier ook weer gedeelten van de lamellen waren weggesneden, of een agarplaatje met diffusaat tegen de wondvlakte werd geplaatst. De aard van de krommingen nu, zou ook hier een reden zijn om aan te nemen, dat onder de invloed van de zwaartekracht in de steel van de paddestoel een ongelijke verdeling optreedt van het groeihormoon. En evenals bij hogere planten zou een te grote hoeveelheid van het hormoon op een bepaalde plaats een remming van de strekkingsgroei ten gevolge hebben.

Er is dus hier ook weer vermoedelijk een verregaande overeenkomst wat de regeling van de strekkingsgroei betreft (althans in een bepaalde periode) tussen groene planten en paddestoelen, evenals dat voor de invloed van het licht het geval was, alleen kent men bij groene planten de hormonen, die in 't spel zijn, beter.

Het ligt geheel in de lijn van de ontwikkeling dat de morfogenese meer en meer zal worden bestudeerd op biochemisch en moleculair-biologisch niveau. Men is tegenwoordig in staat de celdifferentiatie te bestuderen door de interacties van milieu, protoplasma en genoom chemisch te onderzoeken. In de celkern is de hoeveelheid erfelijke informatie opgestapeld in de chromosomen. Een begin is gemaakt met de studie hoe dit erfelijk materiaal zich doet gelden in de successieve stadiën der ontwikkeling, waardoor de celdifferentiaties tot stand komen. Met behulp van veranderingen in het milieu kan men bepaalde factoren in het protoplasma van de cel aanbrengen, op welke specifiek plasmatische eigenschappen de kern dan reageert door bepaalde genen in werking te stellen. Deze hebben dan weer zodanige invloed op het protoplasma dat de processen, die leiden tot bepaalde differentiaties van het weefsel, op gang worden gebracht. Bij deze vrij vage aanduidingen moeten we het laten. Trouwens wie zich voor dit fascinerende gebied van de biologie interesseert kan gemakkelijk een inleiding tot de moleculaire biologie vinden. In de toekomst zal vermoedelijk de biologie geheel door de biochemie op moleculair niveau worden beheerst. Tot dusver werden plantenweefsels hoofdzakelijk beschreven volgens de eigenschappen der celwanden, die toch eigenlijk slechts een uitscheidingsproduct van het cytoplasma zijn. Nu is men doorgestoten naar de fundamentele kennis van het

laatste, waardoor men de kern der levensprocessen veel dichter benadert.

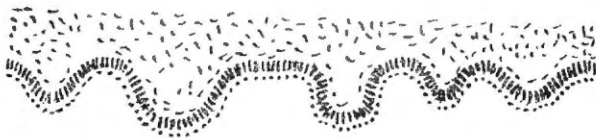
De studie van bacteriën en virussen heeft de fundamentele grondslagen geleverd van de kennis der processen die hier in 't spel zijn. Wat de morfogenese betreft is ook bij «lagere schimmels» reeds vrij veel werk verricht, terwijl er nog maar een paar studies bestaan, die de differentiaties van structuren bij «hogere zwammen» biochemisch behandelen. In de eerste plaats zouden we willen wijzen op 't belangrijke werk van J.G.H. WESSELS (1965) bij *Schizophyllum commune*. De vruchtlichamen bij deze zwam ontwikkelen zich als kommetjes of een kommetje op een steeltje, zoals meer voorkomt bij Aphyllophorales (Cyphellaceae) of Pleurotaceae. Het hymenium ontstaat in het kommetje, dus aan de van het substraat afgekeerde zijde (fig. 8). Eerst wordt een stroma gevormd (een soort myceliumverdichting) aan de oppervlakte van het substraat. Hierop ontstaan onder bepaalde voorwaarden (van voeding e.d.), die in de studie uitvoerig worden nagegaan, de primordiën.

Nu groeit dit primordium eenzijdig uit tot een hoedje doordat de rand aan één kant nieuw weefsel vormt en nieuw hymenium tegen 't oude afzet (fig. 9). Alleen strikt naar beneden gekeerde primordiën met verticale steel blijven komvormig. Het hymenium is eerst vlak of gebogen, maar wordt spoedig in sectoren verdeeld door de zich ontwikkelende

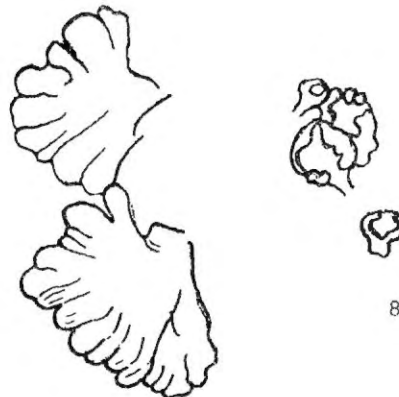
lamellen, die zoals men weet, de merkwaardige splijting vertongen in hun middenvlak, waarna de twee randen van de lamel zich veelal omkrullen in tegengestelde richting.

Het is nu gebieken dat bij 't uitgroeien van de hoedjes als koolhydraatbron stoffen worden gebruikt, verkregen door afbraak van een bepaalde component (R-glucaan) van de wanden van cellen van het stroma en van primordiën die niet verder groeien (maar vergaan). Deze afbraakcomponenten, aanwezig in een vooridurende lage concentratie, zouden essentieel zijn voor 't proces van de hoedvorming en de regulatie te voorschijn roepen die de schimmel tot deze verdere groei in staat stelt.

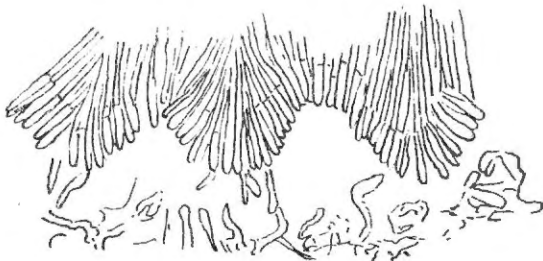
Een tweede studie betreffende dergelijke regulaties der differentiatie is die van JACQUES-FELIX (1967-'68) over myceliumaggregaten, speciaal rhizomorfen. We zullen hier de indeling van alle manieren, waarop het mycelium van «hogere zwammen» lichamen kan vormen door verdichting, door de schrijfster «synnemas» genoemd, niet behandelen (er worden 9 onderscheiden), evenmin haar studie over de «paardehaarachtige en vaak vertakte stelen» van *Marasmius* («crins»). Daarentegen kunnen we het niet nalaten een en ander te zeggen over de factoren, die volgens het onderzoek van bovengenoemde auteur leiden tot de vorming van rhizomorfen bij *Armillaria mellea* en *Clitocybe tabescens*. De laatste soort is meer warmtelievend dan de eerste en komt dan ook zuidelijker voor. De beruchte rhizomorfen tasten allerlei bomen aan en groeien meestal in het cam-



11



9



10

fig. 8. Primordiën van *Schizophyllum commune*.

fig. 9. Zidelings uitgegroeide hoeden van *Sch. commune*.

fig. 10. Begin van de vorming der lamellen aan de onderzijde van de hoed. Trama divergerend.

fig. 11. Vorming van de plooiën aan de onderzijde van de hoed van *Cantharelius* (naar CORNER).

bium tussen bast en hout. Dit is een vrij zuur en zuurstof-arm milieu. Met behulp van een grote hoeveelheid cultuurproeven heeft de auteur vastgesteld, dat de rhizomorfen ontstaan, wanneer aan de schimmel een zuurstofarm, reducerend en vrij zuur milieu wordt aangeboden, b.v. een vrij stevige agar met sinaasappelsap ($\text{pH} \pm 4.5$). Het in sinaasappel voorkomende ascorbinezuur, dat gemakkelijk geoxydeerd wordt is zeer gunstig voor 't ontstaan van rhizomorfen. Wanneer men een reageerbuis heeft, waarin een flinke hoeveelheid voedingsbodem is aangebracht, waarboven zich lucht bevindt, ontstaan de rhizomorfen in het cultuurmedium, terwijl hierboven een wit, wollig luchtmycelium groeit. Op de grens van beide ontstaat een myceliumverdichting, een plectenchym en 't is vanuit dit weefsel, dat de rhizomorfen naar beneden groeien. Volgens de auteur wordt nu de groei bepaald door de oxyderende of reducerende eigenschappen van het milieu. De rhizomorfen worden geïnduceerd door een milieu, dat reducerend is en een pH van $\pm 4,5$ heeft. Het vlokke mycelium ontstaat in de lucht, waar 't milieu een oxyderend karakter heeft. 't is echter niet zo, dat de rhizomorfen buiten O_2 kunnen. Zij hebben deze nodig voor hun ademhaling. In 't centrum van de strengen bevindt zich een luchtig, wit weefsel, een soort merg dus, dat voor de aanvoer van O_2 zou zorgen. De donkerbruine compacte buitenkant van de rhizomorfen met evenwijdige hyphen is in contact met 't milieu. De auteur maakt duidelijk dat in 't reducerende milieu een phenoloxydase moet worden gevormd, in het oxyderende een phenolreductase. Het zou nu de oxydatie der phenolen zijn, die de produkten oplevert (chinonen), die verantwoordelijk zijn voor de bundeling der hyphen en voor 't ontstaan van het plectenchym. Hoewel er nog vele vragen zijn, is deze uitvoerige studie in vele opzichten interessant, vooral omdat hierin voor 't eerst de inductie van myceliumaggregaten behandeld wordt, die in de weefselvorming van paddestoelen zo'n grote rol speelt. Zij die er meer van willen weten verwijzen we naar de studies van WESSELS en JACQUES-FELIX.

Nog een kwestie zouden we in deze inleiding kort willen aanstippen: dit is de vraag in hoeverre de ontogenetische eigenschappen der vruchtlichamen van hogere fungi bruikbaar zijn voor de systematiek. Hierover zijn de meningen nogal verdeeld. Er zijn systematici, die er niet veel in zien, omdat de carpoforen van verwante soorten sterk in vorm kunnen verschillen (dit is bij de Aphylophorales soms 't geval) en omdat sommige structurele kenmerken, zoals die van de hymenofoor (buisjes of plaatjes), sinds FRIES sterk aan waarde hebben ingeboet. Anderen daarentegen achten bepaalde structuren in de ontwikkeling wel degelijk van veel waarde voor de indeling en hebben de neiging er speciale betekenis aan te hechten voor ons fylogenetisch inzicht, d.w.z. hoe de verschillende groepen van zwammen zich in de loop der evolutie uit elkaar of uit «lagere vormen» hebben ontwikkeld. De auteur van deze regels rangschikt zich onder de laatste groep, zonder nochtans de waarde van de ontogenetische kenmerken te willen overdrijven. Het zou

zeker te ver voeren hier nader in te gaan op de evolutietheorie in 't algemeen of de toepassing van deze bij schimmels, maar niettegenstaande het vrijwel volledig gemis aan fossielen acht schrijver dezes het niet hopeloos, enig inzicht te verkrijgen, hoe zich de hedendaagse schimmels ten aanzien van primitieve vormen, die er geweest moeten zijn, verhouden. Hypothetisch blijven deze inzichten zeker en we geven gaarne toe, dat allerlei vrij wilde schema's over afstamming van groepen in 't verleden de systematicus kopschuw kunnen maken, maar zouden hier toch aan willen toevoegen dat de door de systematici geschapen taxa niet minder hypothetisch zijn en niet minder aan veranderingen onderhevig: vgl. maar eens 't systeem van onze dagen met dat van FRIES. Bovendien komt het begrip «natuurlijk systeem», waar geen systematicus afstand van zal willen doen, zonder 't aannemen van een echte genetische verwantschap in de lucht te hangen. In 't verderò komen we hier en daar nog op deze systematische kwesties terug.

We moeten ons bij 't behandelen van de aspecten der ontwikkeling beperken. We dachten dat 't zinvol was in de inleiding zo ruim mogelijk te stellen, waar het hierom gaat. Wanneer we iets zeggen willen over alle vier groepen: de Aphylophorales, de Agaricales, de Gasteromyceten en de Ascomyceten kunnen we niet anders doen dan enige onderwerpen uitkiezen. Een volledig overzicht zou vele bladzijden meer vergen. Voor de Agaricales willen we de concentratie behandelen, het velum en de hieruit voortvloeiende angiocarpieën, die vooral door A.F.M. REIJNDERS zijn onderzocht. Voor de Gasteromyceten de afleiding van de ingewikkelde structuren der Clathraceën (receptaculum), vooral het werk van E. FISCHER.

2. APHYLLOPHORALES

Geleidelijk beginnen de structuur van de hymenofoor (plaatjes, buisjes, steekeltjes) en de uitwendige vorm, die tot in 't begin van deze eeuw zo belangrijk waren voor de systematiek van de paddestoelen, aan waarde voor deze in te boeten. Daarvoor in de plaats komen microscopische kenmerken van de weefselopbouw, terwijl op den duur de chemische eigenschappen steeds belangrijker zullen worden. Over de structuur en ook de ontwikkeling van de Aphylophorales heeft de Engelse mycoloog E.J.H. CORNER veel waarnemingen verricht. Hij onderscheidt bij deze groep **monomitische**, **dimitische** en **trimitische** weefsels naar de aard der hyphen. Hieruit blijkt al dat de weefseldifferentiatie bij de Aphylophorales volstrekt niet eenvoudig is; in werkelijkheid vormen zij dan ook een zeer heterogeen geheel met soms zeer gespecialiseerde groepen. Toch hebben ze een **ontwikkeling** die beduidend minder gecompliceerd is dan die der Agaricales en die in 't algemeen ten aanzien van al die uiteenlopende zwammen wel onder één noemer te brengen is. Wij noemden deze ontwikkeling het **diffuse type**. De hoedrand, of de rand van de resupinate schijf of de top van de vertakte of onvertakte stelen (*Flammaria*, *Clavaria*) speelt hier een belangrijke rol bij. Soms zien we een overgang tussen een schijf en platte lepel- of waaier-

vormige onderdelen (*Telephora terrestris*), soms zijn ook de vertakkingen van *Ramaria* of *Clavulina* plat. Soms wordt er een knots gevormd (*Clavariadelphus pistillaris*) of een trechter, waarvan de holte in de steel doorloopt (*Geopetalum*, *Lentinus*), of een schelpvormig vruchtlichaam, doordat de trechter aan één zijde ingesneden is en de ronde vorm plat uitgevouwen is. Soms ook ontstaan er massieve vormen: dikke schijven, die aan één kant vastzitten (*Ganoderma*, *Inonotus*) of gesteelde knotsen of omgekeerde kegels (*Sarcodon*, *Phellodon*, *Hydnellum*). Al deze vormen, waar men bijna steeds tussenvormen van kent, ontstaan dank zij min of meer evenwijdige, gebundelde of waaivormig verlopende hyphen, die aan de top, of in de rand van de schijf of omgekeerde kegel liggen. Vaak is deze rand, die dus een grote morfogenetische betekenis heeft, dikker (*Ganoderma*, *Polyporus*). Hier in deze protoplasmarijke uiteinden der dunne hyphen vinden de processen van groei en vertakking plaats, en wordt de celdifferentiatie, die vaak even beneden dit groeipunt of binnen deze groeirand reeds te zien is, waarschijnlijk geregeld. De celstrekking volgt de groei van het uiteinde of de omtrek op zekere afstand en vordert gelijk hiermee. Er is dus geen sterke celstrekking, die langere tijd na de celvorming optreedt (grote periode der strekking), zoals dat bij Agariceeën voorkomt en die maakt dat deze paddestoelen zich plotseling ontplooiën (indirecte ontwikkeling, zie 1).

Wij hebben in het bovenstaande reeds gezinspeeld op de grote vormvariabiliteit bij verwante soorten der Aphylophorales en wij zijn van mening dat deze manier van ontwikkeling haar mogelijk maakt, m.a.w. aanpassingen aan diverse milieufactoren kunnen met behoud van dezelfde ontwikkeling de vormen snel doen veranderen. Met snel bedoelen we een naar verhouding korte tijd in de evolutie der planten. Want de vorm is bij een bepaalde soort wel erfelijk vastgelegd en niet variabel. Een paar mooie voorbeelden van deze verwante vormverscheidenheid vinden we bij de door MAAS GEESTERANUS opgestelde familie der Auriscalpiaceeën (1963), en b.v. in het clavarioïede geslacht *Pterulicium* met een soort, die tegelijkertijd een resupinate korst vormt en *Clavaria*-achtige takken, die zich daarop verheffen; microscopisch heeft de korst dan ook nog een andere structuur dan de vertakte of onvertakte zuiltjes.

Het is duidelijk dat men bij zo variabele vormen binnen enge groepen hier niet te veel waarde aan kan hechten voor de systematiek, evenmin voor de kennis van de evolutie der soorten. Wanneer we hier een vorm kunnen verdelen in «steel» en «hoed» is dit alleen mogelijk wat de uitwendige gedaante betreft: de steel is niet door weefsel-differentiatie van de hoed te onderscheiden, zoals dat bij veel Agaricales 't geval is. Bovendien bevindt zich op steelachtige delen vaak hymenium, wat ook nog wel 't geval is bij vormen, die meer tot de Agaricales naderen en ertoe gerekend worden: boleten en *Pleurotus*.

Ook de lamellentrama is, indien er zoiets als lamellen en plooiën, die al of niet anastomoserend, zijn, anders dan bij

de Agariceeën. CORNER beschouwt zelfs dit als het belangrijkste kenmerk om de geslachten in zijn monografie over de «Cantharelloïde Fungi» te scheiden van de Ag. Bij de laatsten wordt de lamellentrama gevormd (althans in 't begin) door evenwijdig naar beneden groeiende hyphen langs een bepaalde aan de onderkant van de hoed straalsgewijze verlopende lijn. Snijden we de lamel dwars door dan zien we daarin in 't midden evenwijdig naar beneden gerichte hyphen, die aan de zijden en onderaan de plooi min of meer waaivormig uitwijken (fig. 10). We noemen zo'n trama divergent. Bij plooiën der cantharelloïde zwammen, waarvan FRIES reeds opmerkte, dat ze een scherpe snede missen, is dit anders. Hier wordt de trama gevormd door meest losse hyphen die in alle richtingen verlopen (evenals aan de onderkant van de hoed) en die een beetje uit elkaar getrokken zijn door de expansie van de hymeniumlaag die er overheen ligt (eig. er onderlangs), zodat er gaten tussen vallen (fig. 11). Is dit weefsel toch compact, dan komt dit doordat er nieuwe hyphen tussen groeien, maar het weefsel blijft dooreengevlochten. Welnu deze structuur van de lamellentrama is te beschouwen als de meest primitieve vorm. Wij troffen haar b.v. aan bij *Cantharellus cibarius* en *tubaeformis* en bij *Geopetalum carbonarium* (REIJNDERS 1963).

Wanneer wij ons nu afvragen of 't mogelijk is dat de Agaricales zich uit vormen ontwikkeld hebben, die grote overeenkomst vertoonden met deze cantharelloïede zwammen (maar die natuurlijk veel vroeger geleefd hebben) moeten we op bovengenoemde gronden (vorm, lamellentrama, enz.) besluiten tot deze waarschijnlijkheid. Er is echter een verschijnsel dat de eenvoud van deze conclusie vertroebelt. Het is het feit dat er ook vaak reductie van vormen en inwendige structuren kan optreden: evolutie in tegengestelde zin dus. Zo neemt CORNER aan, dat de onvertakte steelvormige *Clavaria*'s veelal uit vertakte vormen zijn ontstaan en dat 't net zo goed mogelijk is dat een vorm met hoed (pileate vorm) ontstaan is uit een knots als omgekeerd (fig. 12). In 't bijzonder meent hij dat meervoudige vormen (dus een aantal schelpvormige, zijdelings gesteelde lobben op een gemeenschappelijke as) primitief zijn en dat de unipileate vormen (eerst zijdelings, later centraal gesteel) hieruit zijn ontstaan. Er is een geslacht *Trogia*, waartoe in 't bijzonder tropische soorten behoren, die gemeenschappelijk hebben, dat de trama van de paddestoel ('t vlees) heel bijzonder is geconstrueerd met zeer lange (tot 3 mm) opgezwollen, vrij dikwandige en spoelvormige cellen, die blijkbaar als de trossen ronde cellen bij *Lactarius* en *Russula* dienst doen om 't volume van de zwam te vergroten. Door de aanwezigheid van deze bijzondere cellen naast gewone hyphen noemt CORNER de trama: «sarcodimitisch». Aangezien deze structuur elders niet voorkomt (uitgezonderd 1 soort: *Rimbachia*) is het mogelijk dat de soorten van *Trogia* wel bijeen horen. Er zijn echter allerlei vormen bij: die precies op een Agaricacee als b.v. *Omphalina* lijken met dunne lamellen met scherpe snede, maar ook sterk gereduceerde vormen als zijdelings aangehechte schelpjes met glad hymenium of slechts aders

of plooiën. En het is niet te verwonderen dat CORNER zich afvraagt, of niet alle cantharelloïede fungi eigenlijk gereduceerde vormen zijn, hetgeen hij (vooral ten aanzien van de meer vlezige soorten) ook weer niet gelooft.

Niettegenstaande we 't bestaan van deze gereduceerde vormen aannemen, waarover we ook bij de Agaricaceëen nog moeten spreken, achten wij een progressieve evolutie met vormen, die een diffuse ontwikkeling hebben als uitgangspunt, om velerlei redenen waarschijnlijk. We willen er hier drie van noemen :

1. Ook bij de Agaricaceëen komt 't type met diffuse ontwikkeling voor, en we zien dat de meest geconcentreerde vormen (die weefselkundig tevens de meest gedifferentieerde zijn) door zeer geleidelijke overgangen hiermee verbonden zijn.

2. Ook bij de geconcentreerde Agaricaceëen-ontwikkeling zijn resten van diffuse ontwikkeling aanwezig.

3. De vorm lijkt bij de meer ingewikkeld gebouwde Ag. toch wel veel meer gefixeerd te zijn.

3. AGARICALES

a. De concentratie der ontwikkeling

1. Het is een bekend verschijnsel dat veel soorten van deze groep, het zijn de meest gespecialiseerde, het vermogen bezitten zich uit een eivormig jong stadium snel te ontplooiën (*Amanita*, *Coprinus*). Bij de Gasteromyceet *Phallus impudicus* is dit proces vaak gefilmd. We weten nu dat dit vermogen te danken is aan een snelle strekking van lang van tevoren gevormde cellen. We schreven hier reeds een en ander over in 1. Het is echter weinig waarschijnlijk, dat dit verschijnsel zich bij alle Agaricales in even sterke mate voordoet, veeleer moeten we aannemen dat een

Clitocybe, een *Tricholoma* of een *Pleurotus* meer een directe ontwikkeling vertonen. Eigenlijk is de celstrekking in al zijn aspecten nog onvoldoende onderzocht.

2. Nog in enige andere bijzonderheden manifesteert zich de geconcentreerde ontwikkeling. Bij geslachten als *Hygrophorus*, *Clitocybe*, *Omphalina*, *Collybia*, *Rhodophyllus*, ook veelal bij *Mycena* (niet altijd), ja zelfs bij compacte, vlezige boleten en *Russula's* zien we dat het jonge primordium (voordat zich hoed en hymenofoor vormen) zeer slank is, en meestal uit een zultje bestaat. Gespecialiseerde geslachten van Ag. hebben nu een bolvormig of eivormig primordium, waarvan de breedte zelfs soms de lengte overtreft, terwijl dit lang zo blijft (*Coprinus*, *Psathyrella*, *Conocybe*, *Amanita*, *Volvaria*, *Pluteus*, enz.).

3. Een van de merkwaardigste verschijnselen gedurende de ontwikkeling is de geleidelijke omkering der volgorde. Het ligt voor de hand dat zich eerst de steel, daarna de hoed door verbreding van deze, en tenslotte de hymenofoor aan de onderzijde van de laatste zullen vormen (fig. 14).

Daarbij lopen de hyphen in de steel evenwijdig, op een gegeven moment gaan ze zich naar buiten buigen (hoedrand) en waaivormig uitspreiden, terwijl aan de onderzijde van de aldus ontstaande hoed de hyphen zich naar beneden buigen langs bepaalde lijnen om de lamellen te vormen. Soms ontstaat in het centrum van het gedeelte dat de hoed zal vormen een vlechtweefsel, maar de steelbundel is er dan al. Een wijziging treedt op als de evenwijdige hyphen van de steel slechts het onderste deel van een jong primordium beslaan, terwijl in het bovenste deel vrijwel van 't begin af een vlechtweefsel aanwezig is.

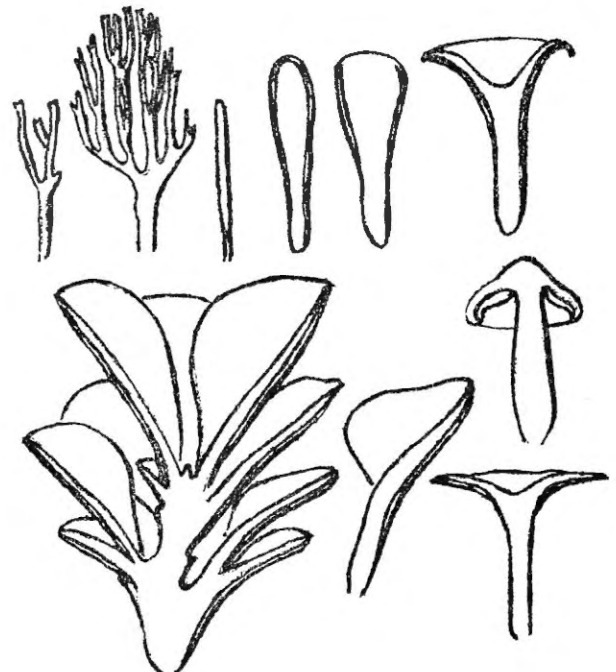


fig. 12. Vertakte en simpele vormen van Clavariaceëen. Overgang naar pileate vorm (naar CORNER).

fig. 13. Veelhoedige en eenhoedige vormen en veronderstelde overgangsvorm (naar CORNER).

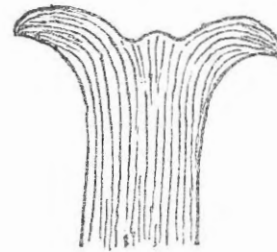
Bij *Amanita* en *Volvaria* treedt een verdere modificatie op. Hier wordt eerst de omtrek van de hoed in de primodiale knol, die uit een vlechtweefsel bestaat, zichtbaar. Iets boven 't midden van deze vormt zich een dicht, sterk kleurbaar weefsel (fig. 15 en foto 1); van de steel, die 't eerst te zien is aan de in de lengte verloopende, evenwijdige hyphen, is dan nog geen spoor te bekennen.

Bij veel soorten van *Coprinus*, *Psathyrella*, *Conocybe*, *Boibitius* daarentegen tekent zich 't eerst de hymenofoor in 't primordium af (fig. 16). We verstaan onder hymenofoor de plaatjes, buisjes of stekeltjes en 't primordiale weefsel vlak hierboven, dat deze doet ontstaan (ook in geval van glad hymenium). Van deze hymenofoor zijn nu 't eerst te zien palissadencellen, dit zijn de oorspronkelijke elementen van het hymenium, waarvan de uiteinden zich in een (gebogen) vlak rangschikken en die door voortdurende vorming van nieuwe tussen de reeds bestaande (intercalatie) meestal aanleiding geven tot 't ontstaan van een ringvormige lamellenholte door de weefselspanning.

We vinden nu weer allerlei overgangen naar deze uitersten van omkering der volgorde. Veelal komt 't voor (*Marasmius*-soorten), dat een vlechtweefsel boven de steel van 't begin af aanwezig is, m.a.w. dat de hoed, of de plaats waar de hoed zal ontstaan, zich aftekent vóór de steel (kenbaar aan de evenwijdige hyphen) zichtbaar wordt (fig. 17). En ook treffen we 't geval aan, dat wanneer de palissadenhyphen zich aftekenen ongeveer tegelijkertijd de evenwijdige hyphen van de steel zichtbaar worden, terwijl de hoedrand of 't vlechtweefsel van de hoedtrama zich ook duidelijk vertonen (fig. 18). In een dergelijk, meest rondachtig, primordium start dus de vorming van de drie hoofdstructuren van de paddestoel tegelijkertijd.

4. Wij hadden 't over het ontstaan van de hymenofoor: ook kan deze zelf bij de meest gespecialiseerde Ag. een eigen vorm van ontstaan vertonen. Meestal worden dus eerst de palissadenhyphen aangelegd, die de uiteinden zijn van naar beneden groeiende vertakkingen in dat gedeelte van het primordium dat naderhand de onderzijde van de hoed zal vormen. De palissadenhyphen groeien geëördineerd, d.w.z. hun uiteinden vormen een ringvormig vlak dat zich naar buiten uitbreidt doordat de hoedrand steeds nieuwe palissadenhyphen tegen de oude afzet. Dan ontstaan de plaatjes als plooien, die zich ook van binnen naar buiten ontwikkelen, doordat, zoals we reeds in 2. zagen, naar beneden groeiende hyphen, of gebogen uiteinden van hyphen, langs radiale lijnen de trama van de lamel gaan vormen (fig. 10 en fig. 19).

Bij *Coprinus*, *Psathyrella*, *Panaeolus*, *Conocybe* en *Boibitius* nu komt het voor dat we in tangentiële doorsnede (dit is een lengtedoorsnee enigszins bezijden 't midden of de as) geen plooien zien met over de snede een doorlopende palissadenlaag (fig. 19), maar een onderbroken laag van groepjes palissadenhyphen, die vaak aan 't benedenuiteinde wat convergeren, waartussen gewoon steriele



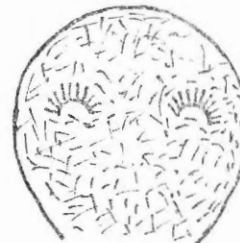
14



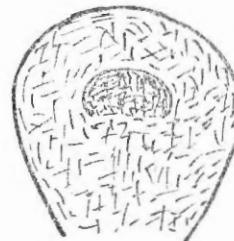
17



18



16



15

fig. 14. Stipitocarp primordium met diffuse ontwikkeling. Schematisch.

fig. 15. Pileocarp primordium. Schematisch.

fig. 16. Hymenocarp primordium. Schematisch.

fig. 17. Pileostipitocarp primordium. Schematisch.

fig. 18. Isocarp primordium. Schematisch.

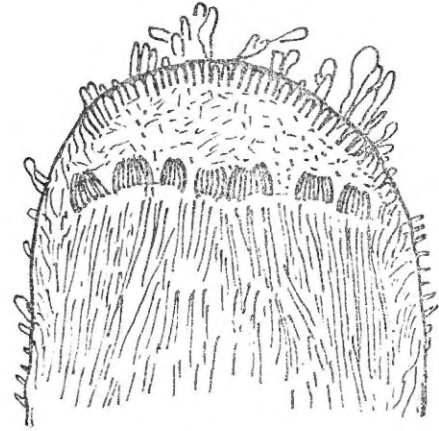
gedeelten voorkomen van primordiale hyphen (protenchym, fig. 20). In deze gedeelten zal de trama van de lamel ontstaan, ook weer door van boven naar beneden groeiende, evenwijdige hyphen, die gaan divergeren (rupthymeniale ontwikkeling).

Alleen in 't geslacht *Amanita* komt nog een meer bijzondere wijze van lamellenontwikkeling voor, die elders nog niet gevonden werd, en waarvan ook geen overgangen naar de normale ontwikkeling (zoals bij de rupthymeniale ontwikkeling wel 't geval is) bekend zijn. In 't weefsel tussen het hoedgedeelte en dat waar later de steel zal ontstaan, het zgn. lipsanenchym, waarin de hyphen vrijwel evenwijdig van boven naar beneden lopen, ontstaan nu, eerst zeer korte, palissadenachtige elementen die met hun lengterichting vrijwel loodrecht op de hyphen zijn georiënteerd (natuurlijk vormen ze wel 't uiteinde van een vermoedelijk korte zijtak). Eerst drukken de uiteinden van deze elementen tegen elkaar, maar later ontstaat er een spleet tussen, waarin soms wat degenererend weefsel is te zien (fig. 21 : schizohymeniale ontwikkeling). De lamellen vormen hier dus vanaf 't begin balkjes, waarvan de middenzuil aan de boven- én aan de onderkant is verbonden met het protenchym.

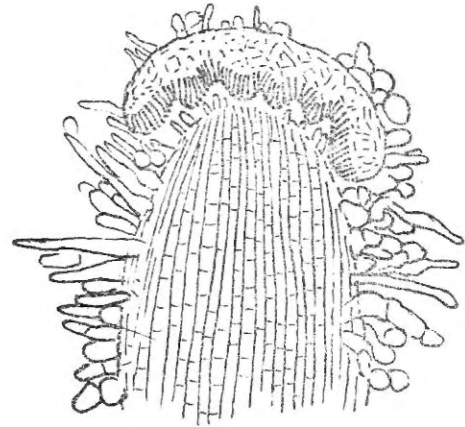
5. We hebben het in het bovenstaande al vaak gehad over de lamellentrama, die als hij jong is bij de cantharelloïede zwammen nauwelijks enige differentiatie vertoont (fig. 11), maar bij de Agaricales bijna altijd divergent is (fig. 22). Door wijzigingen tijdens de verdere ontwikkeling kunnen nu uit deze divergente trama, die overigens ook vaak zo blijft en dan aan de snede steeds verder groeit, de regelmatige («regular») en de vervlochten («intermixed, emmêlée») trama ontstaan. Bij de eerste lopen in een soms zeer brede middenlaag de hyphen vrijwel evenwijdig, alleen aan de kant naar het subhymenium hebben we wat uitwijkende hyphen (fig. 23). Bij de tweede vervlechten de hyphen zich, ze verlopen in verschillende richting, zoals bij de bovengenoemde meest primitieve vorm 't geval is (maar daar zijn ze nooit divergent geweest).

Bij *Amanita* hebben we echter naast alle andere specialisaties nu ook een bijzondere lamellentrama, doordat zich opgezwollen uiteinden van vertakkingen der hyphen (die dus min of meer knotsvormig zijn) dringen tussen de uitwijkende hyphen van de zijdelingse laag van de trama (lateraalstratus). Ze ontspringen meest in de middenlaag (mediostratus) en richten zich naar buiten (fig. 24). Bij *Volvaria* en *Pluteus* treffen we iets dergelijks aan, maar dan richten deze opzwellende, aparte cellen zich naar 't midden, zodat de brede elementen in deze trama zich van boven - rechts en links - naar beneden en de snede keren (fig. 25). De lamellentrama van *Amanita* noemen we bilateraal en die van *Volvaria* en *Pluteus* invers.

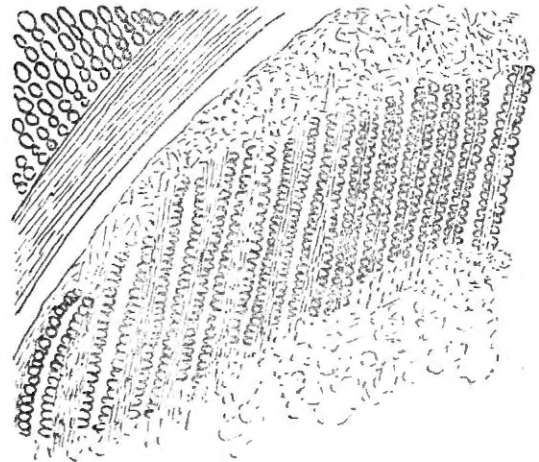
Zoals men ziet wordt de ontwikkeling binnen de echte Agaricales wel ingewikkelder dan bij de Aphylophorales het geval was (hoewel dus de laatste op zichzelf ingewikkeld gebouwde weefsels kunnen hebben. Dit wordt nu nog versterkt door de vela die bij de Ag. kunnen optreden



20



19



21

fig. 19. *Mycena osmundicola*, tangentiale doorsnee. Lamellenvorming door plooiing.

fig. 20. *Coprinus ephemerus*, tangentiale doorsnee, Rupthymeniale lamellenvorming.

fig. 21. *Amanita spec.*, tangentiale doorsnee. Schizohymeniale lamellenvorming.

en een hele ontwikkeling doormaken, terwijl ze bij de Aphyllophorales wel eens voorkomen, maar daar een uitzondering en weinig gecompliceerd zijn. Door deze vliezen of hulsels ontstaan de **angiocarpieën**, die bij de Ag. in sterke mate correlatief zijn met andere kenmerken der concentratie en dus wel zó belangrijk zijn, dat we er een aparte beschouwing aan moeten wijden.

b. De ontwikkeling van het velum en de angiocarpieën

In de tijd van PATOUILLARD en FAYOD, dus nu een kleine eeuw geleden, meende men, dat alle Agaricales vruchtlichamen hadden, die tijdens hun jongste stadiën in een vlies waren gehuld. Vooral de laatste heeft veel tot dit misverstand bijgedragen. Men sprak dan van de Ag. als hemiangiocarpen, de Aphyllophorales werden dan gymnocarp genoemd (onbedekte vrucht) en de Gasteromyceten angiocarp of later ook endocarp (inwendige vrucht). Men dacht dus werkelijk, dat de vela een enorme systematische betekenis hadden: de angiocarpen bleven altijd ingehuld (en de sporen verbreedden zich door verval van het vruchtlater uit het hulsel bevrijden om de sporen de gelegenheid te geven aan de buitenkant van het vruchtlichaam te ont- (lichaam of gaten erin), de hemiangiocarpen zouden zich staan. Nu zelfs worden de Ag. nog vaak hemiangiocarpen genoemd in allerlei systematische werken, hoewel dit volmaakt zinloos is: een groot aantal zwammen, tot deze klasse behorende, zijn gymnocarp (fig. 26); niet alleen meer primitieve vormen, zoals **Hygrophorus** of **Clitocybe**, maar ook gespecialiseerde als bepaalde soorten van **Pluteus**. Omgekeerd komt bij de Aphyllophorales bij uitzondering een angiocarpe soort voor (**Cryptoporus volvatus**), terwijl men eigenlijk de Phallaceae en Clathraceae onder de Gasteromyceten hemiangiocarp zou moeten noemen.

Sinds lang heeft het de aandacht getrokken dat in sommige groepen van Ag. een **velum universale** of **volva** en/of een **velum partiale**, meestal als ring om de steel te zien, tot de vaste attributen behoren, terwijl in andere geringde soorten naast ongeringde voorkomen (vgl. **Suillus luteus** b.v. met **S. bovinus** en **Coprinus sterquilinus** met **C. plicatilis**). Het was dus vaak zonder meer niet duidelijk welke systematische waarde men aan het velum moet toekennen. Na een uitvoerige analyse van de vela is REIJNDERS (1963) tot de conclusie gekomen dat de waarde voor de systematiek van het **secundaire velum**, dat secundaire angiocarpieën doet ontstaan, niet groot is; maar dat de **primaire angiocarpie**, hoewel deze ook op verschillende plaatsen gedurende de evolutie blijkt te zijn ontstaan, veel meer systematische betekenis bezit, nog afgezien van alle metamorfosen, die de vela ondergaan hebben, en die tot verslijming of ingewikkelde structuren met ronde cellen (spherocysten) gevoerd hebben.

Van een **secundair velum** spreken we, wanneer een gedeelte van het primordium uitgroeit **in een later stadium**; een **primaair velum** is ongeveer gelijktijdig met het primordium ontstaan. Zodra de eerste hyphen een vlechtwerk gaan vormen, een verdichting dus van het mycelium, die

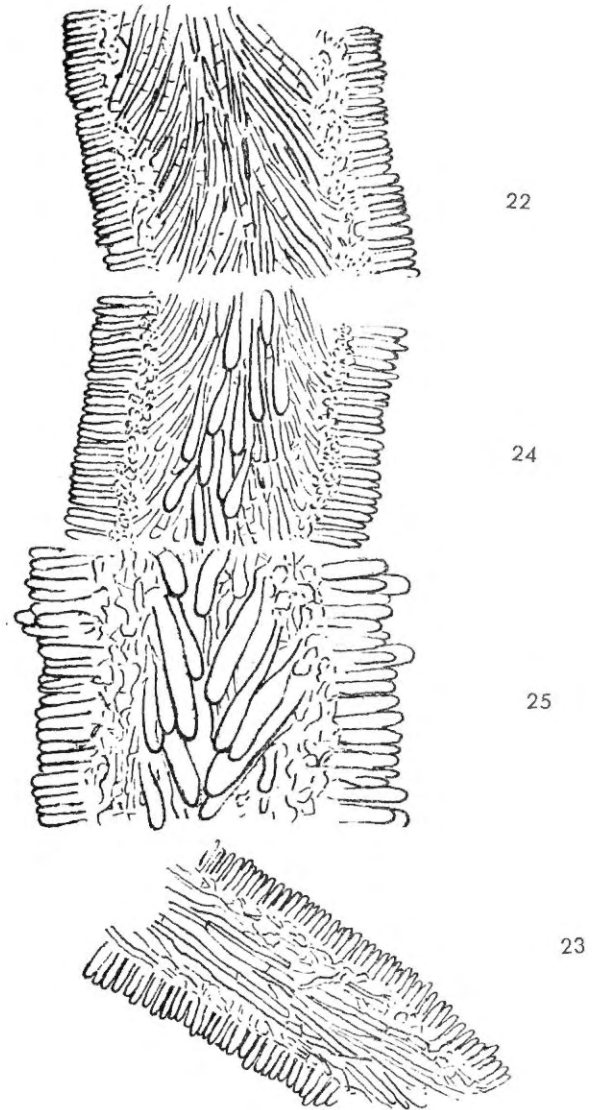


fig. 22. Divergente lamellentrama.

fig. 23. Regulaire (regelmatige) lamellentrama.

fig. 24. Bi-laterale lamellentrama.

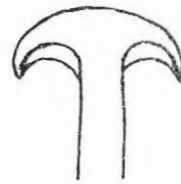
fig. 25. Inverse lamellentrama.

we protenchym noemen, differentieert het zich aan de oppervlakte. We spreken dan van een inherent velum (v. innatum), omdat het tot het primordium behoort. Stellen we ons voor dat het primordium bestaat uit een bundel evenwijdige hyphen in de steel, die op gegeven moment naar buiten gaan omkrullen, zodat een hoedrand ontstaat. Groeit die hoedrand nu door, of een deel ervan, en legt dit uitgroeiSEL zich tegen de steel dan hebben we te doen met een **secundaire angiocarpie** genaamd **pilangiocarpie** (fig. 27). Vaak groeien dan echter ook hyphen uit 't bovenste deel van het steeloppervlak, zodat de ring, die aan de steel achterblijft, stevig hieraan is bevestigd, wanneer de hoed zich uitspreidt (fig. 28a). In dat geval spreken we van **mixangiocarpie**; ook wanneer over vrijwel 't gehele hoeden steeloppervlak hyphen naar buiten groeien: een uitgroeiend velum universele vormend (zie fig. 28b). Tenslotte kan 't uitgroeiSEL ook alleen aan de steel ontstaan, zoals b.v. 't geval is met de rand van het basale schijfje van de groep der Basipedes van het geslacht **Mycena** (**M. stylobates**), we spreken dan van **stipitangiocarpie** (fig. 29).

Tot zover de angiocarpieën ontstaan door secundaire uitgroeiing van delen van het primordium. De primaire angiocarpieën ontstaan dus doordat de buitenste laag van het protenchym een apart gedeelte wordt, een omhulsel dat allerlei verdere structuurwijzigingen kan ondergaan (metamorfose van het velum), maar dat ook in ongedifferentieerde toestand kan blijven en dan meestal spoedig scheurt.

Hoogstens ziet men dan aan wat vlakjes of draden op de hoed van de jonge paddestoel dat er een velum is geweest. Voor 't bepalen of er een velum is, is onderzoek van het jonge primordium noodzakelijk, vaak geven slechts doorsneden verkregen met de microtoomtechniek een bevredigend resultaat. Bij een uitgroeiend velum staan de hyphen uiteraard meest van het primordium af, bij een inherent velum lopen ze ook vaak evenwijdig aan het oppervlak van het primordium (periklien).

Is er om het gehele primordium een velum met overal dezelfde structuur dan spreken we van een **monovelangiocarpe** soort (fig. 30). Vaak echter blijft in de hoek tussen hoed en steel protenchym of primordiaal weefsel liggen, terwijl het universele velum zich verder differentieert. Dit protenchym heet dan **lipsanenchym** (of hoekweefsel): het bouwt vaak dus een groot deel van het latere velum partiale (ring, enz.) op. Een soort die een velum universele en lipsanenchym bezit heet **bivelangiocarp** (fig. 31). Merkwaardig genoeg is er vaak alleen maar een lipsanenchym en geen universeel velum. De steelonttrek ontstaat iets dieper dan aan het oppervlak van het primordium: een rest protenchym blijft er dus tussen de plaatjes en 't steeloppervlak. We spreken dan van een **paravelangiocarpe** ontwikkeling (fig. 32). Ook kan 't hymenium heel diep endogeen ontstaan, dus diep ingezonken in het primordium, terwijl er geen spoor van enig velum valt te bekennen. Dit eigenaardige geval doet zich voor als extreme vorm van de **paravelangiocarpie**. Het lipsanenchym is tot nul gereduceerd omdat het steeloppervlak zich daàr vormt, waar de hoedrand los-



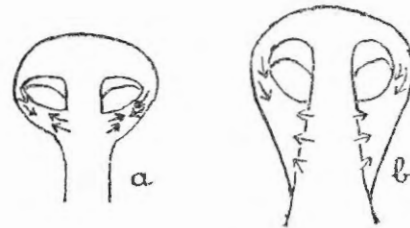
26



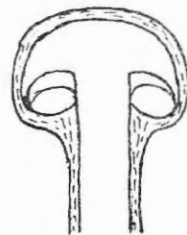
27



29



28



30

fig. 26. Gymnocarp primordium.

fig. 27. Pilangiocarp primordium.

fig. 28a. Mixangiocarp primordium.

fig. 28b. Mixangiocarp primordium.

fig. 29. Stipitangiocarp primordium.

fig. 30. Mono-velangiocarp primordium.

scheurt. We noemen deze vorm **gymnangiocarp** (fig. 33). Een bijzondere uitwerking van de **monovelangiocarpie** is tenslotte de **bulbangiocarpie**, wanneer het jonge primordium even onder de oppervlakte van een primordiale knol ontstaat, zodat de buitenste laag van de laatste een tijdlang over de hoed blijft liggen (**Velvaria**, fig. 34).

Het komt ook nogal eens voor dat primaire en secundaire angiocarpieën optreden bij dezelfde soort. Het is daarom niet erg wenselijk om de laatste pseudoangiocarpie te noemen, zoals KÜHNER, die 't eerst de secundaire angiocarpie bij boleten ontdekte, deed. Een soort kan moeilijk angiocarp en pseudoangiocarp tegelijk zijn. We hebben een dergelijk geval van gelijktijdige primaire en secundaire angiocarpie voorgesteld in fig. 35. Er is aanvankelijk een inherent velum universale, waaronder dan de hoedrand en het steeloppervlak uitgroeiende hyphen vertonen die elkaar ontmoeten en nog eens een ferme afsluiting van de hymenofoor erbij vormen. Een dergelijk geval noemden we **metavelangiocarp**. Eigenlijk zijn de meeste primaire angiocarpieën tegelijkertijd secundair angiocarp. Want het oppervlak van hoed en steel neemt tijdens de primordiale groei en ook daarna enorm in omvang toe. Nu zijn er velen die niet meegroeien en die later niet meer of als nietige resten terug te vinden zijn. Wanneer, zoals in veel gevallen, het velum echter meegroeit, zullen tijdens de gehele periode van oppervlaktevergroting primordiale hyphen naar buiten in het velum groeien om dit te versterken. Zodra ze in het velum treden gaan ze de cellen vormen waaruit dit velum geconstrueerd is (b.v. spherocysten, ketens van ovale cellen, celwandverdichtingen, enz.). De differentiatie is dus lokaal bepaald. Dit is wat ook bij de groei van inwendige delen gebeurt: de evenwijdige hyphenbundel van de hoedrand zet naar beneden en binnen steeds palissadencellen (voor het hymenium) af tegen de oude aan: de plaats bepaalt, wat uit een bepaalde hyphe zal worden. Zoals we reeds zeiden: vermeerdering van hyphen of verlenging van deze én differentiatie bepalen de groei van het primordium.

Vooraf het bestaan van de secundaire velen maakt 't wel duidelijk, dat we in de eerste plaats in deze structuren een bescherming moeten zien van de jonge hymenofoor, waarschijnlijk vnl. tegen uitdroging.

C. Gereduceerde vormen

Nog steeds maakt men in de systematiek van de Agaricales veel gebruik van de uitwendige vorm. R. SINGER (1962) begint bij de beschrijving van genera in zijn vermaard samenvattend werk altijd met een aanduiding van de habitus: «mycenoïd, omphalioïd, pluteoïd, pleurotoïd». Kenmerken als op de steel aflopende of vrije lamellen, een vlezige of een kraakbenig-pijpachtige steel, enz. hebben sinds FRIES een belangrijke rol gespeeld. In het tweede hoofdstuk vermeldden wij echter dat ten aanzien van de Aphylophorales de waardering van de vorm bepaald aan inflatie onderhevig is. Een systematicus ging zelfs zover, dat hij eens tegen mij zei: «De kenmerken van het hyme-



31



32



33



35



34

fig. 31. Bi-velangiocarp primordium.

fig. 32. Para-velangiocarp primordium.

fig. 33. Gymnangiocarp primordium.

fig. 34. Bulbangiocarp primordium.

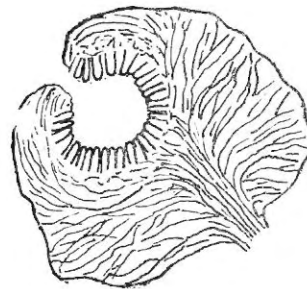
fig. 35. Meta-velangiocarp primordium.

nium en de sporen zijn hoofdzakelijk van belang, waar deze op zitten of op gevormd worden doet er zoveel niet toe voor de systematiek». (In de praktijk worden toch bij de classificatie van de Agaricales nog steeds meer kenmerken ontleend aan de carpofoor en ook bij de Aphyllorales zijn die stellig niet te verwaarlozen). Men wijst dan op 't eigenaardige verband dat er b.v. bestaat tussen cyphelloïede vormen en allerlei geslachten der Agaricales. Oorspronkelijk heeft men in de familie der Cyphellaceën basidiomyceten ondergebracht, die de vorm hebben van een al of niet gesteeld kommetje of schijfje, dus zoals b.v. een kleine *Peziza*. Meestal is het hymenium in dit napje glad, maar er kunnen zich aderen of plooiën in bevinden. Nu is het merkwaardig dat deze vorm zich ook vertoont bij primordiën van een aantal zwammen, die wel tot de Agaricales worden gerekend, al behoren ze tot families, die eigenlijk geen echte Ag. zijn (schrijver dezes sprak wel van Hemi-Agaricales). We kwamen in 1. al in aanraking met de primordiën van *Schizophyllum commune*, een kommetje op een vrij lang steeltje; een paar andere primordiën naar microtoomcoupes van de schrijver worden afgebeeld in fig. 36 en fig. 37 (*Resupinatus applicatus* en *Phyllotopsis nidulans*). Evenals bij *Schizophyllum* groeien deze primordiën naderhand uit tot vlakke, schelp- of spatelvormige vruchtlichamen: een prachtig voorbeeld van een dergelijke metamorfose van het vruchtlichaam heeft ook *Pleurocybella porrigens*. Als deze kommetjes gesteeld zijn, spreekt SINGER van een «pseudostipe», wat o.i. niet juist is: het is een echte steel, al bevindt hij zich aan de van het hymenium afgekeerde zijde. Deze komvormige primordiën en ook de volwassen Cyphellaceën behoren, wat hun ontwikkeling betreft, tot het diffuse type (zie de figuren), dat bij de Aphyllorales zoveel voorkomt, maar ook bij de Hemi-Agaricales en in geslachten als *Clitocybe*, *Mycena*, *Collybia*, enz. nog gewoon is.

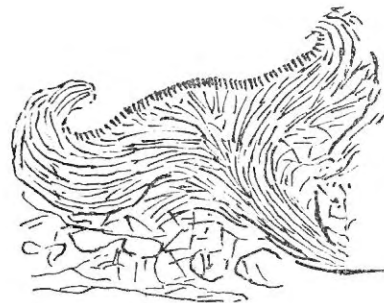
Nauwkeurige hedendaagse studies van deze Cyphellaceën, waarbij de bouw van sporen, basidiën en weefsels werden onderzocht, bracht nu de meer dan waarschijnlijke verwantschap van een aantal geslachten dezer komvormige producten met diverse groepen Agaricales aan 't licht. Vooral SINGER (1949), ROMAGNESI (1950) en DONK (1959-1965) hebben hierop gewezen. De eerste auteur lijft dan ook een aantal van deze genera bij zijn orde der Agaricales in. Hij beschouwt ze als gereduceerde vormen van verwante paddestoelen, die een normaal agaricoïed uiterlijk hebben: een hoed met centrale steel. Stellig staat de cyphelloïede vorm meestal in verband met het substraat: takjes, strotjes, mosstengels. Het zijn bijna altijd kleine vruchtlichamen. Nu kan men zich ook wel voorstellen, dat de hier bedoelde *Cyphella*-achtige vormen onder de Ag. helemaal geen vervormde vruchtlichamen van de laatste zijn. Het komt bij Aphyllorales vrij vaak en bij Ag. wel eens voor dat in cultures sporenvormende basidiën en ook cystiden worden gevormd op het mycelium. Het blijkt dus dat de genen, die verantwoordelijk zijn voor de vorming dezer voortplantingscellen onder zeer verschillende omstandigheden operatief kunnen worden of gedeblokkeerd, zoals men dit wel uitdrukt: meestal tijdens een bepaalde

phase van de ontwikkeling van het vruchtlichaam maar ook wel daarbuiten. Als men zich nu voorstelt dat de vruchtlichamen met diffuse ontwikkeling zich onder bepaalde omstandigheden nóg vormen kunnen of wéér vormen kunnen bij soorten, die overigens reeds tot agaricoïede vormen zijn geëvolueerd, dan zouden dus de komvormige carpoforen naast de agaricoïede optreden, maar de laatste zouden zijn verdwenen in verband met de eisen van het substraat. Het is of de schimmel zich zijn afstamming van diffuse typen nog zou «herinneren» en of de erfactoren die de diffuse ontwikkeling bepalen door blokkering van de meer geconcentreerde ontwikkeling weer actief kunnen worden. In een zeer recente publicatie beschrijft R. WATLING het voorkomen van cyphelloïede vruchtlichamen (en ook van een beetje gasteroïede) in cultures van *Psilocybe merdaria*, die ook normale kondens voortbrengen, en wel gelijktijdig met de laatste.

Maar dit zijn maar theoretische beschouwingen; 't is natuurlijk ook heel goed mogelijk dat vruchtlichamen met steel, hoed en lamellen op den duur wel omgevormd zijn tot de hoogstens gaderde kommetjes. Als dit nu mogelijk zou zijn gedurende niet al te lange tijd in de ontwikkeling der planten bij zo geconcentreerde vormen als een *Amanita* of een *Coprinus* zou men werkelijk kunnen zeggen: de erfelijke plasticiteit van alle carpoforen is zó groot, dat de systematiek inderdaad zeer weinig waarde kan hechten aan de uitwendige vorm. We ontmoeten hier dus een belangrijk morfogenetisch probleem, dat we daarom wat uitvoeriger bespreken. Van belang is het nu te weten bij welke



36



37

fig. 36. *Resupinatus applicatus*: cyphelloïed primordium.

fig. 37. *Phyllotopsis nidulans*: cyphelloïed primordium.

Agaricales deze cyphelloïede vormen voorkomen. In het samenvattende werk van SINGER (1962) vinden we ze hoofdzakelijk in de families der Tricholomataceae (tribus Resupinateae, Clitocybeae, Collybieae en Marasmieae), ook worden ze veel aangetroffen bij de Crepidotaceae, waartoe merkwaardigerwijze geslachten met gekleurde sporen behoren (*Phaeosolenia*, *Chromocyphella*; de Naucoriaceae worden door SINGER verdeeld over de Cortinariaceae en Crepidotaceae). ROMAGNESI wijst op de grote verwantschap tussen de sporen van deze geel-bruin-sporige geslachten met *Galerina*.

Ook moeten we letten op pleurotoïede, dus zijdelings gesteelde of aangehechte vruchtlichamen, waarvan we reeds aantoonde, dat ze morfogenetisch nauw met de komvormige verwant zijn, en die onder de Agaricales ook lang niet zeldzaam zijn. Ze kunnen ontstaan uit een komvormig (dus omgekeerd prim. met hymenium van het substraat afgekeerd: *Schizophyllum*, fig. 9), maar ook uit een oorspronkelijk veel meer normaal agaricoïed, radiaal symmetrisch primordium, waarvan later één kant sterk gaat uitgroeien, terwijl de tegenovergestelde rand klein blijft. Deze primordiën zijn aangeleend bij *Pleurotus dryinus* en *ostreatus*, *Panellus serotinus* en *Melanotus*.

Het is nu wel opvallend dat de families met een sterk geconcentreerde ontwikkeling onder de Agaricales: de Amanitaceae (met *Pluteus* en *Volvaria*), de Agaricaceae, de Coprinaceae, de Bolbitiaceae en ook de Strophariaceae (op *Melanotus* en nu dus ook *Psilocybe* na) van cyphelloïede of pleurotoïede vormen verstoken zijn; d.w.z. men heeft tot dusverre dergelijke vormen niet aangetroffen, die op grond van andere kenmerken tot een dezer families moeten worden gerekend. Indien daar ook in de toekomst dergelijke vormen met diffuse ontwikkeling niet gevonden worden, geeft dit wel enig reliëf aan de systematische waarde van de processen die samen de geconcentreerde ontwikkeling uitmaken.

Het wil zoveel zeggen als: vruchtlichamen, die nog niet zoveel veranderd zijn, kunnen, indien wenselijk met het oog op het substraat weer een diffuse ontwikkeling verkrijgen; sterk geconcentreerde Agaricales kunnen dit niet. Inderdaad kennen wij geen vertegenwoordigers van de geslachten: *Oudemansiella*, *Pholiota*, *Hypholoma*, *Psathyrella*, *Coprinus*, *Pluteus*, enz., die (weer) op hout leven en die ook maar een zijdelingse steel hebben. *Melanotus* onder de Strophariaceeën is vermoedelijk de meest geconcentreerde vorm waarbij dit tot op heden bekend is. En onder de Naucoriaceae en Tricholomataceae komen zeer veel soorten voor met een ontwikkeling, die nog dicht bij de diffuse ontwikkeling der Aphyllophorales staat. Al is de vervormbaarheid van de vruchtlichamen der Agaricales groot onder invloed van het milieu (zie vooral ook de Gasteromyceten), ook deze heeft zijn beperkingen. In dit verband is 't overigens wel merkwaardig dat PATOILLARD (1900: 179) de vervormbaarheid al uitdrukte: «La plasticité des éléments est un des principaux facteurs de la variété

du réceptacle. Le parasitisme peut amener une atrophie plus ou moins complète des caractères fournis par ce réceptacle» (réceptacle = carpofoor). Wij zijn 't eens met A.H. SMITH, die op 't internationaal congres over de fylogenie der hogere Basidiomyceten (1968) te Knoxville, ervoor pleitte: «to make a judicious use of all the characters available when speculating on the phylogeny of the group».

4. GASTEROMYCETEN

a. De ontwikkelingstypen

Tot deze merkwaardige afdeling van hogere Basidiomyceten behoren zwammen met een zeer verschillend uiterlijk. Dit is niet zozeer 't geval bij de echte hypogeeën, die meestal bolvormig zijn, maar vooral bij de bovengrondse Gasteromyceten, waar we de fantastische vormen der Clathraceeën en Phallaceeën aantreffen (bloemzwammen) naast de bolven der *Scieroderma's*, de kommetjes der neszwammen, aardsterren en de op plaatzwammen gelijkende vruchtlichamen van b.v. de Secotiaceeën en *Podaxon*, enz.

Hoe komt men erbij al deze vormen in dezelfde groep te rangschikken? Deze vraag staat natuurlijk in verband met de bepaling die men voor de Gasteromyceten meent te moeten laten gelden. Vroeger gold 't blijvend opgesloten zijn van de sporenmassa (gleba) in het binnenste van het vruchtlichaam als een belangrijk kenmerk. Men raakte dus niet weinig in de war met de definitie toen bleek, dat tot de vormen, die men tot de Gasteromyceten had gerekend, soorten behoorden, die vanaf 't begin een gymnocarpe ontwikkeling hebben: het gedeelte waar het hymenium zich vormt blijft onbedekt. Men kan natuurlijk deze gymnocarpe vormen uit de Gasteromyceten verwijderen, maar dan moet men het met een aantal verwante angiocarpe vormen ook doen. Hoewel men weet dat men een aantal gasteroïede vormen beter met bepaalde groepen der Agaricales kan verenigen, heeft men tot dusver de afdelingen die men vroeger tot de Gasteromyceten rekende maar bij elkaar gelaten omdat de grenzen nog zo onduidelijk zijn. Maar men kan de Gasteromyceten nauwelijks meer anders definiëren dan dat ze paddestoelen bevatten die holobasidiën voortbrengen, welke niet als gewoonlijk hun sporen afwerpen.

Ook wat de inwendige bouw betreft is er een grote verscheidenheid bij de Gasteromyceten. Het omhulsel, dat bij de Gasteromyceten gewoonlijk met de naam peridium wordt aangeduid, vertoont anatomisch, en wat zijn ontstaan betreft grote verschillen. Wij willen er hier echter niet nader op ingaan. Geheel binnenin vindt men dan in de volwassen vruchtlichamen de sporenmassa of gleba. Deze bevat naast de sporen ook vele weefselfragmenten, want het basidiëndragende weefsel valt na de sporenvorming uiteen of het verslijmt. In dit weefsel wordt in vele gevallen een soort netwerk van stevige hyphen gevormd, dat men capillitium noemt, waarvan men de overblijfselen ook tussen de sporen kan vinden. De gleba doet zich dus voor als een poe-

dervormige of verslijmende massa. Vindt men in de jonge gleba een centrale zuil, die tot de top van het vruchtlichaam doorloopt, dan spreekt men van een columella. Soms zet deze zich naar beneden voort in de steel. Verder is de gleba meestal doortrokken met vele aderen, een wit steunweefsel. Vooral de familie der Nidulariaceeën en zulke geslachten als *Sphaerobolus*, *Gastrum*, enz. hebben ingewikkeld gebouwde vruchtlichamen, die uit vele weefsel-lagen bestaan. We willen ons met de ontwikkeling dezer structuren niet bezighouden, maar in 't bijzonder die van de gleba 't oog vatten. Wil dit artikel niet te uitvoerig worden dan moeten we ons beperken tot enige hoofdlijnen : het is niet doenlijk om alles wat bekend is van deze ontwikkeling tot in details te bespreken.

Het is lang gebruikelijk geweest om vier ontwikkelingstypen, die door H. LOHWAG zijn opgesteld en overgenomen door E. FISCHER (zie b.v. ENGLER en PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2e druk, deel 7a : 4) als basis te gebruiken : het lacunaire, het coralloïede, het meerhoedige en het eenhoedige type (fig. 38). Bij het eerste ontstaan in het weefsel van een oorspronkelijk meestal ongeveer bolvormig vruchtlichaam een groot aantal holten of kamertjes (door uiteenwijken der hyphen, dus schizogeen). Deze worden dan aan de wand omgeven door zich tot een hymenium rangschikkende basidiën (fig. 38a). In plaats van door een hymenium geplaveide holten kunnen ook groepen of nesten van basidiën aanwezig zijn, die de kamertjes dus opvullen, zoals we dat bij de Sclerodermataceae b.v.

vinden. Het coralloïede type ontstaat anders : uit een oppervlak, dat geplaveid is met jonge basidiën (beter is het van hymeniumpalissaden te spreken) groeien armpjes, die samensmelten of waarvan de vertakkingen ineenvloeien, zodat er een sponsachtige massa wordt gevormd. Ook hier dus kamertjes of alveolen, maar deze ontstaan niet in een reeds aanwezig weefsel : ze worden omsloten door zich steeds uitbreidende hyphenbundels. Meestal bevindt het uitgroeiende oppervlak zich onder een omhulsel, dat de voortzetting is van de schors van de myceliumstreng, aan welks einde 't primordium wordt gevormd (fig. 38b). 't Kan echter ook voorkomen, dat het oppervlak met de hymeniumpalissaden midden in 't primordium ligt en dat de armpjes (de zgn. tramaplaten) naar beneden groeien. In dit geval onderscheidt PILAT in de grote tsjechische Gasteromycetenflora (1958) 't omgekeerd-coralloïede type (fig. 39). Dit is dus aan de 4 typen van LOHWAG toegevoegd. 't Derde type van de laatste auteur : 't meerhoedige, heeft een centrale weefselstreng, waaruit zijtakken of vleugels te voorschijn komen. Deze breiden zich tegen 't exoperidium, dat alles omhult, uit, en zo ontstaan onder dit hulsel schilden, die ongeveer met de randen aan elkaar grenzen (een dun strengetje van het peridium blijft hier tussen). Wegens de stelen en hun verbredingen aan de top is dit type 't meerhoedige genoemd. In de hoeken tussen de stelen tegen de as en aan de zijanten van de stelen ontstaan woekeringen, die de trama-platen opleveren en zo de gleba vormen (fig. 38c). 't Weefsel van de schilden verslijmt meestal en vormt 't endoperidium of de volvagelei, zoals

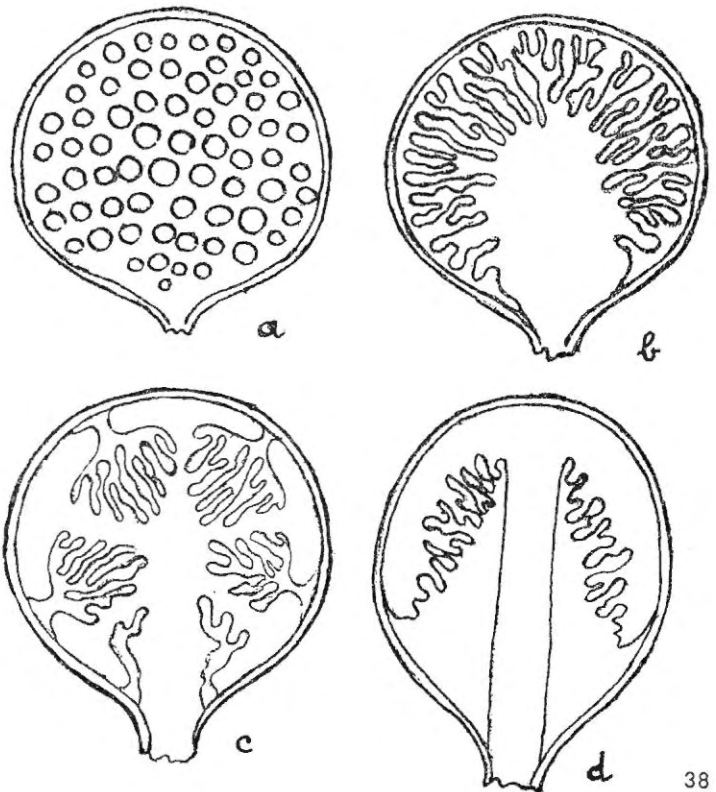


fig. 38a. Lacunair type van gleba-ontwikkeling.

fig. 38b. Coralloïed type van gleba-ontwikkeling.

fig. 38c. Meerhoedig type van Gasteromyceten ontwikkeling.

fig. 38d. Eenhoedig type van Gasteromyceten ontwikkeling.

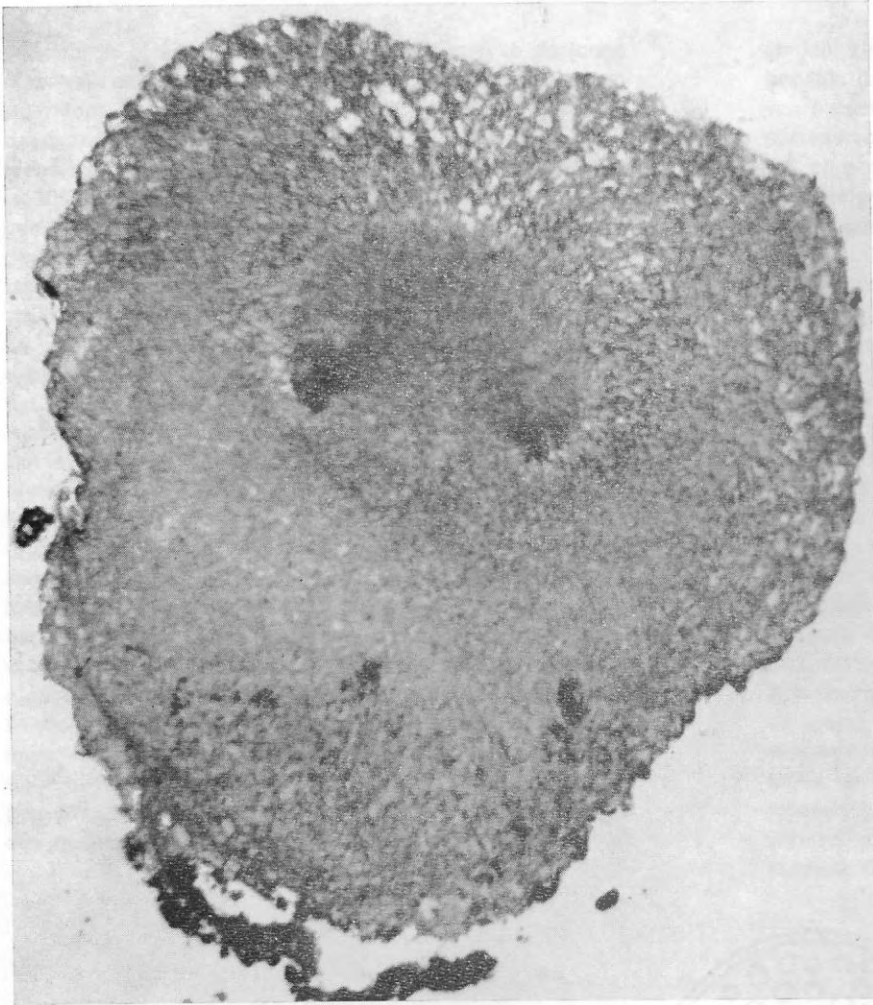
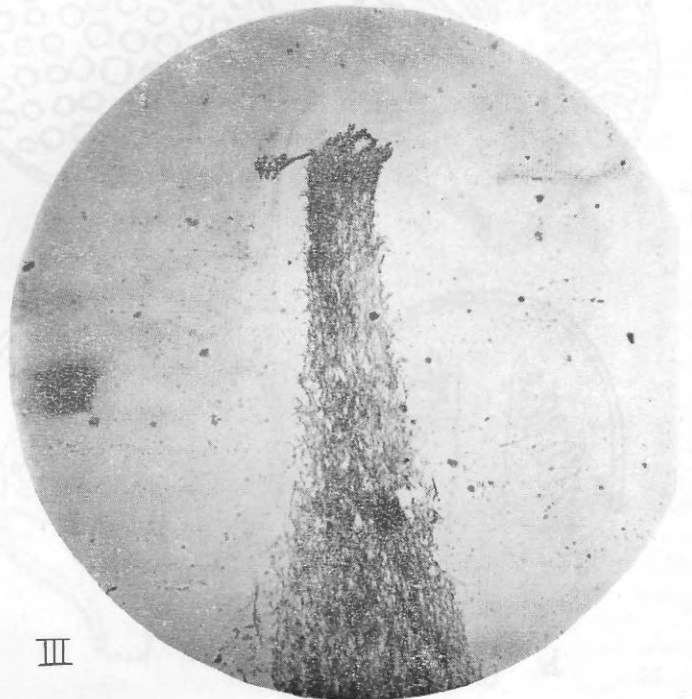


Foto I : Bij *Volvaria gloiocephala* wordt eerst de hoed gevormd in 't inwendige van een bolletje (bulbus). Nog geen steel. Aan de zijkanten hyphen, die het hymenium gaan vormen. Werkelijke lengte \pm 2 mm. Geconcentreerde ontwikkeling. Mediane doorsnee.



III

Foto III. Een jong primordium van *Suillus (Boletus) bovinus* bestaat uit een steeltje van omhoogstrevende hyphen, die in grote trekken evenwijdig verlopen. Stipitocarp primordium. Lengte 1.5 mm.



Foto II : **Volvaria gloiocephala** vlak vóór de paddestoel uit het bolletje breekt. De steel is nu ook gevormd. De hoed is gescheiden van het velum universale. Een dunne streep weefsel langs de steel : lipsanenchym (of velum partiale). Lengte 7 mm. Het velum universale bestaat uit perifeer weefsel van de bulbus. Mediane doorsnee.

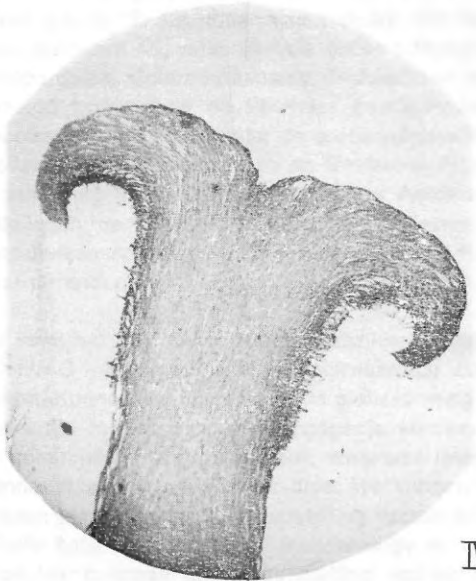


Foto IV. **Geopetalum carbonarium** vertoont hetzelfde ontwikkelingstype. «Hoed» en steel zijn één geheel en de eerste ontstaat door uitbuiging van de evenwijdige hyphen. Het hymenium loopt langs de steel en de onderzijde van de uitbuigende «hoed». Bij veel diffuse typen wordt de trechter opgevuld door een vlechtweefsel. Breedte 1.8 mm. Mediane doorsnee.

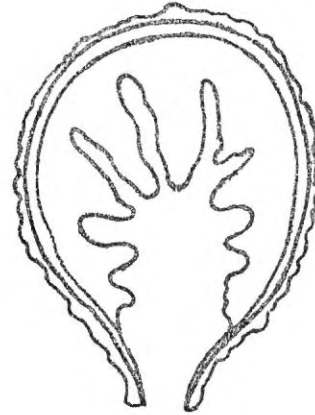
IV

we die bij *Clathrus* en *Phallus* aantreffen. Bij het **eenhoedige type** ontstaan binnen het peridium één steel en één hoed (aan de top), welke laatste weer tot een slijm massa kan worden en de volvagelei kan opleveren, maar dit is niet altijd 't geval. De gleba ontstaat door uitgroeiingen aan de onderzijde van de hoed, waarover weer een hymeniumpalissade is gevormd (fig. 38d). GREIS (1937) heeft naar aanleiding van een onderzoek bij *Tulostoma mammosum* aan deze vijf typen nog een zesde toegevoegd (maar PILAT's toevoeging kwam later): het **gelijkmatige type**. Hierbij ontstaan de basidiën gelijkmatig verspreid door een vlechtweefsel heen binnen 't peridium. Dit type verschilt van het plectobasidiale weefsel van *Scleroderma* (gekamerd of lacunaire type) doordat de basidiën niet in nesten op bepaalde plaatsen worden gevormd, welke nesten omgeven zijn door steriel weefsel. We hebben de vijf eerste typen afgebeeld (figuren ontleend aan LOHWAG, FISCHER en PILAT), maar meenden dat dit met 't zesde type niet noodzakelijk was, daar men zich dit gemakkelijk kan voorstellen.

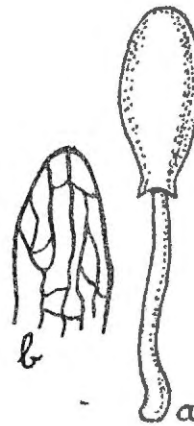
E. FISCHER nu, eertijds de belangrijkste specialist der Gasteromyceten en tevens een hardnekkig onderzoeker der ontwikkeling, kende aan deze typen veel waarde toe en trachtte ze aan zijn systeem ten grondslag te leggen, zodat hij een schema opstelde hoe men zich de fylogenie der Gasteromyceten kon denken. GREIS volgde hem daarbij. We komen op deze voorstellingen van FISCHER nog in het laatste deel van dit hoofdstuk (d) terug. CUNNINGHAM (1944) daarentegen meende, dat de typen der ontwikkeling vrijwel geen waarde hebben voor de systematiek. Hij grondde deze mening op de conclusie, dat ver uiteenlopende genera hetzelfde type van ontwikkeling vertonen kunnen, of dat verwante genera onder een verschillend type thuis horen (l.c. p. 12, 13). Inderdaad zien we, dat het lacunaire type voorkomt in verschillende orden: Hymenogastrales, Lycoperdales, Sclerodermatales, Nidulariales en het eenhoedige type b.v. in de Phallales en de Podaxales (fam. Secotiaceae; we citeren hier de orden volgens E. FISCHER; omdat in de systematiek van de Gasteromyceten nog alles in beweging is, houdt iedere auteur er haast weer andere indelingen op na, ook wat de hoofdgroepen betreft, en verschuiven sommige taxa gemakkelijk van de ene orde naar de andere).

Nu komt het ons voor dat deze ontwikkelingstypen volgens LOHWAG - FISCHER zeer ongelijkwaardige elementen bevatten. Kunnen we de coralloïede glebavorming en de lacunaire als tegenstelling zien (mogelijk komen overgangen of combinaties van beide voor, waarover later) en ook 't eenhoedige en meerhoedige type; we kunnen ons wel afvragen wat eigenlijk de tegenstelling tussen b.v. het coralloïede type en het één- of meerhoedige is. In wezen bestaat hier helemaal geen tegenstelling, wat wel hieruit blijkt, dat bij de Clathraceeën (meerhoedig) en bij de Phallaceeën en Secotiaceeën (eenhoedig) de vorming der gleba zuiver op coralloïede basis plaats vindt: er zijn tramaplaten, die verder groeien en versmelten, zodat er alveolen worden gevormd. In plaats van één- of meerhoedig alléén moet

men dus spreken van één- of meerhoedig + coralloïed. In wezen zijn de steeds geciteerde typen geenszins geschikt voor een principiële systematische onderscheiding en dit zou één van de redenen kunnen zijn van het meningsverschil tussen FISCHER en CUNNINGHAM. Een andere oorzaak is gelegen in het feit dat b.v. 't eenhoedige type bij de Phallaceeën vermoedelijk op een totaal andere wijze is tot stand gekomen als bij de Secotiaceeën en dat hier dus geen sprake is van homologie.



39



49

fig. 39. Omgekeerd coralloïed type van gleba-ontwikkeling (naar PILAT).

fig. 49. *Galeropsis besseyi*.

- a. de carpophoor met een zich niet uitspreidende hoed
- b. tangentiale doorsnee door de hoed met de alveolen in plaats van lamellen.

Deze onevenredigheid betreffende de ontwikkelingstypen der Gasteromyceten is ook opgevallen aan F. MOREAU die op het botanisch congres in Parijs, 1954 (Rapports et communications, section 19 : 61) een vijftal typen voorstelde **meer in 't bijzonder gebaseerd op de gleba-vorming** en die dus in veel sterkere mate een tegenstelling vormen.

Hij onderscheidt :

1. Het **netvormige type**, waarbij de oppervlakten met hymeniumpalissaden («les surfaces basidifères») een netwerk gaan vormen door 't uitgroeien van de tramaplaten die anastomoseran. Hierbij worden twee modificaties onderscheiden : a. aulévormig («auleum, rideau de théâtre»), waar de woekeringen het plafond van een holte bekleden, als bij de plaatjes of buisjes der Agaricales en b. coralloïed, waar de uitgroeingen zich verheffen van het oppervlak, dat het primordium omringt als de takken van een koraal, alleen omgeven door de peridiumwand (komt overeen met 't coralloïede type van LOHWAG).

2. Bij 't tweede type ontstaan **schizogene holten** in het weefsel van het primordium; de wand dezer kamertjes wordt bekleed door een hymenium, waarvan de cellen de holten nog verwijden.

3. Ook kunnen dergelijke kamertjes **lysogeen** ontstaan, d.w.z. door oplossen of verslijmen van weefselfragmenten. Dit komt echter alleen voor in de kleine familie der Leucogastraceeën (door anderen Melanogastraceeën genoemd).

4. Dan is er het **insulaire type** (dat FISCHER waarschijnlijk ten onrechte met het lacunaire verenigde). Hier ontstaan verspreid in het primordiale weefsel eilandjes van basidiën-vormende hyphen, die gescheiden worden door steriele aderen. Vooral bij de Sclerodermatales vindt men dit type.

5. Het **gelijkmatige type** van GREIS, waarbij de basidiën regelmatig verspreid in het primordiale weefsel worden gevormd : **Tulostoma**.

Het komt ons voor dat de classificatie van MOREAU een veel zuiverder uitgangspunt vormt voor beschouwingen over de verwantschap der groepen binnen de Gasteromyceten. Wanneer we nu in het volgende wat meer van deze verwantschap behandelen en daarbij de rol van de ontwikkeling, voor zover bekend, nagaan, doen we vermoedelijk het beste dit het eerst te doen met de serie Hysterangiaceeën-Phallales. Immers hier springt op ondubbelzinnige wijze het bestaansrecht van de fylogenetische beschouwingwijze in het oog, vooral door de zeer geleidelijke uitbouw van het receptaculum. Natuurlijk moeten dan ook ter sprake komen de talrijke relaties tussen Agaricales en Gasteromyceten, ook hier speelt de fylogenie weer een belangrijke rol. Voor 't overige zullen we ons sterk moeten beperken en alleen enige hoofdlijnen naar voren kunnen brengen betreffende deze overigens zo boeiende en vormenrijke groep.

b. De reeks Hysterangiaceeën-Phallales

Wanneer we fig. 40 bekijken, die een jong stadium voorstelt van een **Hysterangium**, zien we dat dit overeenkomt met de schematische figuur 38b, die het type van de coralloïede ontwikkeling voorstelt. Er is een omhulsel dat we bij de Gasteromyceten in 't algemeen peridium noemen, wat het dan in wezen ook zijn moge; onder dit omhulsel zien we een centraal weefsel, dat aan de omtrek allerlei uitstulpingen gaat vormen, waarvan de langste 't omhulsel naar buiten duwen, zodat er tussen de armpjes ruimten ontstaan. 't Oppervlak, waarvan de armpjes uitgroeien is omgeven door een laag hymeniumpalissaden. De meest forse uitgroeisels openen zich aan de top, d.w.z. de palissaden worden opzij geschoven en de hyphen vervlechten zich met de hyphen van het peridium; ook wordt een laag onder 't peridium gevormd van uitgroeende hyphen die zich in tangentiële richting onder het peridium uitbreiden. Bij 't geslacht **Gautieria** wordt 't peridium niet versterkt door uitgroeende hyphen, 't blijft daarom zwak en wanneer de paddestoel zich vergroot scheurt het uiteen tot losse vezeltjes, die uiteindelijk vrijwel verdwijnen.

Een volgende stap naar de ingewikkelder vormen der Phallales levert 't geslacht **Phallogaster**. De rijpe vruchtlichamen van een soort die in N. Amerika voorkomt, en die de grootte heeft van een gemiddelde **Lycoperdon**, zijn bovengronds en hebben de vorm van een peer met het brede eind naar boven. Wanneer de zwam rijp is zien we dat het stevige peridium openingen gaat vertonen en op bepaalde plaatsen scheurt, waarbinnen dan hoofdzakelijk de gleba zichtbaar is als een groene brei. Ook het andere weefsel wordt geleidelijk.

In jonge stadiën (fig. 41) zien we een centrale streng, die we eenvoudigheidshalve als zullen noemen, waarvan zijtakken afgaan, die zich onder 't peridium zijdelings uitbreiden. Dit zijn nu de vormingen, die LOHWAG hoeden noemt en zo komt hij ertoe een dergelijke vorm meerhoedig te noemen. Deze astakken zijn te vergelijken met de iets grotere armpjes van de coralloïede structuur bij **Hysterangium**. De gleba ontstaat iets later in de hoeken tussen de astakken als uitgroeingen, die met hymenophoorpalissaden zijn overdekt. De laterale verbredingen van de astakken helpen mee 't peridium te vormen en verslijmen, evenals dus later de andere inwendige weefsels. De astakken zijn dus in hun ontwikkeling ten opzichte van de gleba vervroegd.

Bij 't geslacht **Protubera**, waarvan een soort in Brazilië voorkomt, vinden we 't vervolg in de richting van de Clathraceeën. We zijn n.l. nog altijd bij vormen die men tot de Hysterangiaceeën rekent. Bij de primordiën van dit geslacht, waarop de fig. 42 en 43 betrekking hebben, ontstaan tussen de astakken van de zich coralloïed uitbreidende centrale streng geen holten maar worden deze ruimten opgevuld door achtergebleven schorsweefsel, waarmee hyphen uit de takken, die lateraal uitgroeien, zich vervlechten. Men noemt het aldus ontstane weefsel, waarin bij **Protubera** geen verdere ontwikkeling plaats vindt, tussenliggend weefsel.

Deze verdere ontwikkeling wordt nu wél bij de bekende *Clathrus ruber* (= *Cl. cancellatus*) aangetroffen, waarvan de jeugdstadiën herhaaldelijk goed zijn onderzocht. Deze paddestoel is in 't nederlands wel eens traliestinkzwam genoemd (Fungus 13 : 19) wegens het opvallende, aan de buitenkant rode receptaculum, dat de vorm van een traliwerk heeft. Door strekking komt dit receptaculum te voorschijn uit een ei, waarvan het omhulsel als een aan de binnenkant slijmige volva (als bij de stinkzwam) overblijft. De gleba bevindt zich in de vorm van groene slijmdruppels aan de binnenkant van het netwerk. Fig. 44 stelt een ongeveer overlangse doorsnee door een jong stadium voor. Evenals bij de stinkzwam ontstaan de primordiën hier in de vorm van bolletjes aan het eind van de strengen. Dit primordium was volgens de onderzoeker FISCHER 3 mm breed. We vinden er weer een centrale streng in, die een aantal vertakkingen, die wij astakken noemden, afgeeft. Aan 't einde van deze zijtakken zien we weer de schilden, waarvan het weefsel verslijmt tot de volvagelei, en die LOHWAG als hoeden opvat. Ook hier blijven de ruimten tussen de astakken, evenals bij *Protubera*, gevuld met primordiaal weefsel, maar aan de binnenzijde waar tussen de «stelen» meer ruimte is, ontstaan nu kluwens van dooreengestregelde hyphen, die het begin zijn van de vorming van het receptaculum. Langs de stelen van de astakken en de bochten tussen deze «stelen» in, dus langs de centrale streng, ontstaat een hymeniumpalissade, die zich plooit doordat eronder tramaplaten beginnen uit te groeien: de coralloïede vorming van de gleba. In verdere stadiën zullen deze tramaplooien steeds hoger worden, ze gaan zijdelings versmelten tot een onregelmatige sponsmassa en ze duwen de aanleg van het receptaculum naar buiten. Deze aanleg schrijdt voort, doordat om de weefselkluwens en -strengen heen een pseudoparenchym ontstaat, dat de wanden van de kamers of holten van het receptaculum gaat vormen en dat de functie krijgt (door de plotselinge strekking = vergroting der cellen) de gleba uit het ei te tillen. Zowel FISCHER als LOHWAG zijn van mening, dat de trampa-platen (dus de zijdelingse coralloïede uitgroeisels) meehelpen aan 't ontstaan van dit pseudoparenchym, dat eigenlijk niets anders is dan een veranderde hymeniumpalissade, die zich dus op de plaatsen, waar het receptaculum wordt gevormd, anders differentieert. Zo moet volgens deze auteurs (en de waarnemingen van FISCHER pleiten voor deze zienswijze) het pseudoparenchym van het receptaculum homoloog zijn met een hymenium. Fig. 45 is een enigszins geschematiseerde dwarsdoorsnede door een ei met een jong vruchtlichaam van een brasiliaanse var. Naar verhouding neemt de gelei van de volva (dus de schilden aan 't eind van de astakken) nog veel ruimte in, hierbinnen zien we de centrale streng met op drie plaatsen de vorming van de coralloïede uitgroeisels van de gleba. Buiten deze ligt de aanleg van het receptaculum, dat hier dus een traliwerk gaat vormen, doordat de verticale spijlen door dwarsverbindingen samenhangen; bij de geslachten *Blumenavia* en *Laterna* b.v. zijn er alleen verticale spijlen, die aan de top zijn verbonden.

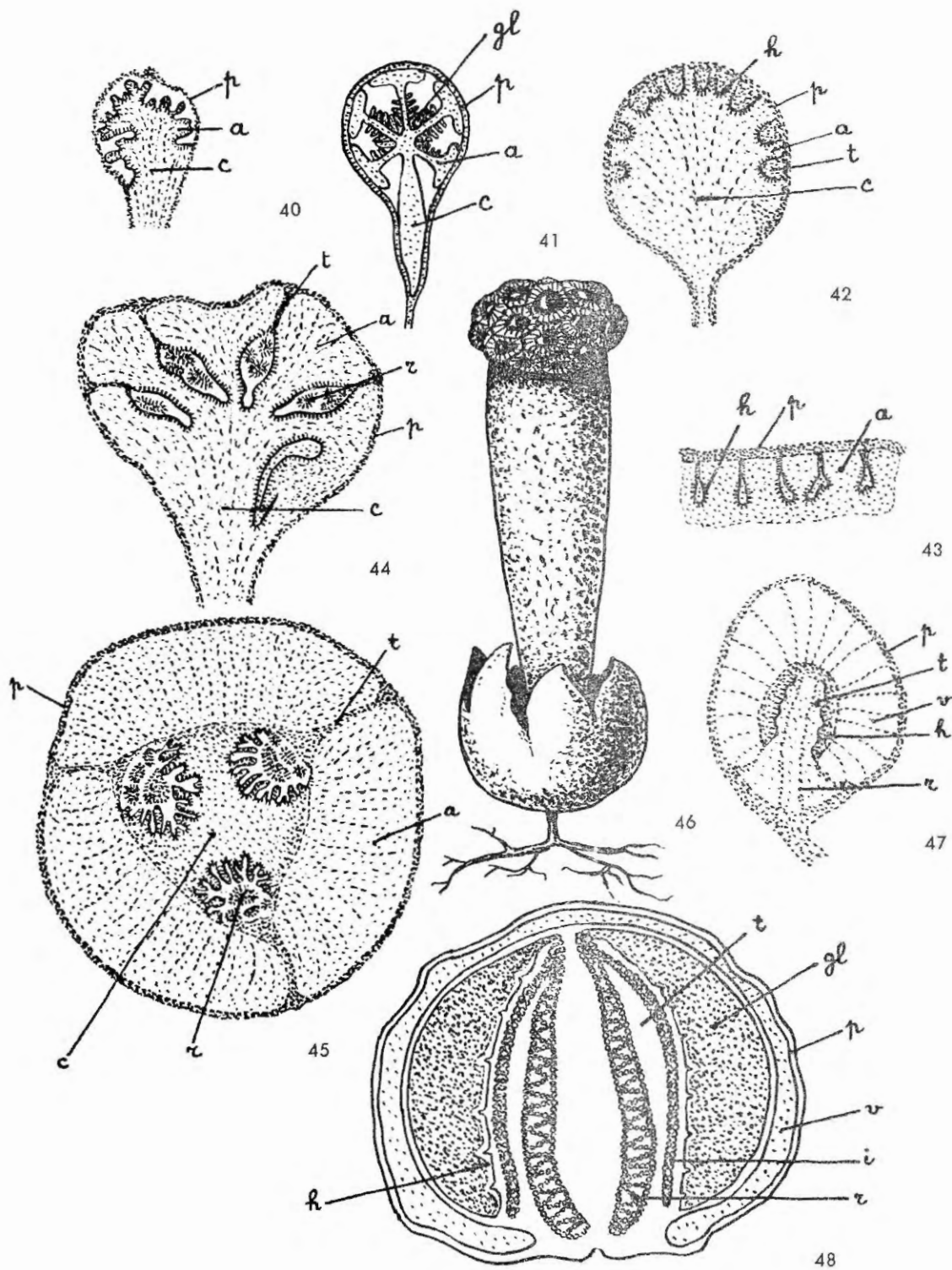
Zonder dat zich essentieel andere ontwikkelingen voor-

doen bij de Clathraceeën bestaat er een grote variatie van vormen van het receptaculum en ligt de gleba soms buiten tegen het receptaculum aan, zoals dit ook bij *Phallus* 't geval is. Een interessante variant is 't optreden van een steel, die zich door de gekamerede bouw van het receptaculum dan voordoet als een fijne schuimstructuur met een centrale holte binnenin. We zagen boven, dat tussen de zich ontwikkelende astakken primordiaal weefsel bleef liggen, waarin zich dan de kluwens van vlechtwerk ontwikkelden, waaruit het receptaculum wordt gevormd. Dergelijk primordiaal weefsel bevindt zich ook zijdelings van de centrale streng in het onderste gedeelte. Indien hier geen zijtakken of vleugels naar buiten stralen kan er een buisvormig deel van het receptaculum om de centrale streng groeien en dit wordt de steel, die bij strekking er dan uitziet als de steel van een stinkzwam. Fig. 46 stelt de Clathracee: *Simblum sphaerocephalum* Schlecht. voor en hier ziet men de combinatie van een traliwerk in het bovenste deel en een holle steel in het onderste. De astakken gingen dus door de mazen van het net, maar na de verslijming bleef het verbrede einde ervan tegen de volva zitten.

Indien we de ontwikkeling van het vruchtlichaam van een Clathracee hebben onderzocht kan die van een Phallacee gemakkelijk daarmee in verband worden gebracht. We hebben ons dan slechts voor te stellen dat de zijdelingse vertakkingen van de asstreng er niet zijn, maar dat er alleen een hoed ontstaat aan zijn top. Ook deze «hoed» verslijmt grotendeels, maar aan de binnenkant van de slijmkap bevindt zich een dichtere zone, waarbij aan de naar binnen gekeerde zijde een hymeniumpalissade ontstaat. Verder ligt dus om de asstreng een tussenweefsel (zie fig. 47 voorstellende een jong stadium van *Mutinus caninus*, breedte \pm 1,3 mm). De slijmkap strekt zich tot bijna onderaan het peridium uit en wordt natuurlijk de volvagelei. De gleba wordt gevormd door coralloïede uitgroeisels (trama-platen) van het weefsel dat tegen de hymeniumpalissade ligt. In het tussenweefsel om de asstreng differentieert zich een receptaculum, dat hier bestaat uit een holle steel, die zich strekt en de gleba uit 't ei tilt. De gleba ligt aan de top onmiddellijk op deze steel.

Bij *Phallus*, waartoe onze gewone stinkzwam behoort, ontstaat nu ook nog een ongeveer kegelvormig hoedje vlak onder de gleba. Dit vingerhoedvormige orgaantje (niet te verwarren met «primordiale hoed» van LOHWAG) ontstaat vnl. door hyphen, die uit de trama-platen groeien, 't zich ontwikkelende hymenium passeren en aanleiding geven tot de vorming van een pseudoparenchym.

Trouwens volgens LOHWAG kunnen deze uit de trama van de gleba groeiende hyphen nog verder in het tussenweefsel doordringen: dit zou volgens hem bewijzen dat 't tussenweefsel homoloog is met de ring van *Amanita*, die hij ook opgebouwd denkt uit hyphen, die uit de lamellentrama groeien. Hoewel het bij Agaricaceeën wel eens voorkomt, dat de hyphen van de lamellentrama in een secundair velum groeien, is dit bij *Amanita* niet waargenomen; bovendien bestaat daar 't grootste deel van het lipsanenchym stellig



- fig. 40. **Hysterangium clathroides**. Mediane doorsnee door jong primordium (naar E. FISCHER).
c = centrale streng; a = astakken; p = peridium.
- fig. 41. **Phallo-gaster saccatus**. Mediane doorsnee door jong stadium (geschematiseerd) c, a, p, zie boven; gl = gleba.
- fig. 42. **Protuberata maracuja**. Mediane doorsnee door jong stadium (naar A. MÖLLER). c, a, p, zie boven; h = hymeniumpalissade; t = tussenweefsel.
- fig. 43. **Protuberata maracuja**. Dwarse doorsnee aan de rand jong stadium (naar E. FISCHER). Letters als 44.
- fig. 44. **Ciathrus cancellatus**. Ongeveer overlangse doorsnee door een jong stadium (naar E. FISCHER). c = centrale streng; a = astak; p = peridium; t = tussenweefsel; r = receptaculum.
- fig. 45. **Ciathrus cancellatus**. Dwarse doorsnee door een jong stadium (naar E. FISCHER).
- fig. 46. **Simblum sphaerocephalum**. Volwassen exemplaar (uit E. GÄUMANN 1926).
- fig. 47. **Munitus caninus**. Overlangse doorsnee door een jong stadium (naar E.A. BURT). v = volvagelei (astak); p = peridium; h = hymeniumpalissade; t = tussenweefsel; r = receptaculum.
- fig. 48. **Dictyophora phalloidea**. Mediane doorsnee door een rijp ei (naar E. FISCHER). p = peridium; v = volvagelei; gl = gleba; h = hoed; r = receptaculum; t = tussenweefsel; i = indusium.

uit reeds aanwezig primordiaal weefsel, zodat deze these van LOHWAG niet opgaat.

Bij **Phalium**-soorten, maar vooral bij **Dictyophora**, gaat de ontwikkeling nog verder, doordat in het tussenweefsel (tussen gleba en receptaculum) nog weer een orgaan ontstaat : 't **indusium**. Het is ook opgebouwd uit pseudoparenchym, dat evenals bij 't receptaculum de wanden van kamertjes vormt. Het kan zich evenals dat van 't receptaculum door celvergroting sterk uitbreiden, waardoor bij **Dictyophora**-soorten de naar beneden hangende sluier ontstaat. Fig. 43 stelt een lengtedoorsnede door een rijp ei van dit geslacht voor. Van buiten naar binnen treft men nu de volgende delen aan : 1) 't peridium, de oorspronkelijke voortzetting van de schors van de myceliumstreng waaraan het primordium is ontstaan; 2) de volvagelei; 3) de rest van 't weefsel binnen deze, waaruit de coralloïede uitgroeisels van de gleba ontstonden; 4) de gleba, die aan de binnenkant een pseudoparenchymatisch hoedje vormt (hier aangeduid als een licht lijntje); 5) tussenweefsel; 6) indusium; 7) nog eens tussenweefsel; 8) receptaculum en tenslotte 9) 't binnenste weefsel van de astreng, dat in dit stadium reeds grotendeels verdwenen is. Dit indusium of de sluier wordt bij de gewone stinkzwam ook wel eens aangelegd in het tussenweefsel, het blijft dan zo klein, dat het bij de volwassen paddestoel verborgen blijft onder 't vingerhoedvormige hoedje; bij wijze van uitzondering kan het wel eens er onder uit komen als een witte rand, maar een duidelijk afhangende sluier wordt het dan toch niet.

c. Verbindingen tussen Agaricales en Gasteromyceten

Over de vormen die krachtens het feit dat de sporen niet worden afgeworpen en dat zij een gleba hebben tot de Gasteromyceten worden gerekend, maar die overigens sprekend op een Agaricacee lijken, is reeds een omvangrijke literatuur ontstaan. BUCHOLTZ heeft in 1902 't eerst op dit verschijnsel gewezen, speciaal wat **Lactarius** en **Russula** aan de ene kant betreft en zekere geslachten van gedeeltelijk onder de grond groeiende Gasteromyceten anderzijds (**Arcangeliella**, **Martellia**, **Elasmomyces**). In 1931 verscheen een belangrijk artikel van MALENÇON : La série des Astérosporés, waarin hij een merkwaardig gezichtspunt uitwerkte : uitgaande van **Lactarius** en **Russula** kan men bij de Gasteromyceten zoeken naar soorten, die een overeenkomstige sporenornamentatie hebben (uitsteeksels, kammen, netwerk met een amyloïede substantie eroverheen) en

men vindt dan vertegenwoordigers van vele geslachten, die aan dit specifieke kenmerk beantwoorden. Deze geslachten werden gerekend tot de merkwaardige familie der Secotiaceeën en tot de Hymenogastraceeën; vooral de soorten van de eerste familie vertonen grotendeels een agaricoïede vorm. De definitie, die E. FISCHER in 1933 van deze familie geeft doet dit b.v. duidelijk uitkomen : «Vruchtlichamen meest boven de aarde, gesteed, in de jeugd met een hoed, aanleg gymnocarp of angiocarp (eenhoedig). Gleba met kamers, buisjes of lamellen, meest met een astandige columella, die tot bovenaan doorloopt en die de voortzetting van de steel is. De hoed vormt naderhand een peridium dat de gleba omgeeft, aan de benedenrand is hij vrij of met de steel verbonden en dan bij rijpheid van de steel losscheurend. Gleba soms met cystiden, bij rijpheid niet in een poedervormige sporenmassa uiteenvallend (dit is wel het geval bij soorten van het geslacht **Podaxon**, dat verder ongeveer aan dezelfde definitie beantwoordt). Meest geen capillitium».

Dat er zelfs lamellen of buisjes kunnen voorkomen doet wel heel erg aan de Agaricaceeën denken, maar de sporen worden niet afgesnoerd. HEIM sloot zich bij de conceptie van MALENÇON aan (nl. dat deze vormen der Gasteromyceten en nog vele andere van de plaatszwammen moeten worden afgeleid) en ontdekte een aantal nieuwe tussen Agaricaceeën en Gasteromyceten staande voorbeelden en later zijn het vooral R. SINGER en A.H. SMITH geweest die vele nieuwe Secotiaceeën hebben ontdekt en ook de «serie der Asterosporales» uitvoerig hebben onderzocht. De veronderstelde verbanden tussen de plaatszwammen en gasteromyceet-achtige typen werden talrijker en nu kent men reeds meer dan een dozijn zgn. «bruggen» tussen deze twee grote orden (klassen) uit het rijk der fungi en het is wel opvallend, dat deze bruggen voorkomen over het gehele systeem der Agaricales, m.a.w. dat allerlei verschillende families deze bruggen vertonen. We willen nu eerst een schema van deze geven, waarbij we dus enerzijds de geslachten of families der Agaricaceeën noemen, anderzijds die der Gasteromyceten en waarbij we allerminst aanspraak maken op volledigheid. Het is nl. onze bedoeling niet dit verschijnsel in al zijn aspecten te behandelen (dit zou een afzonderlijke verhandeling worden), maar slechts in hoofdzaak duidelijk te maken wat de studie van de ontwikkeling hiermee heeft te maken.

Agaricales

1. Russulaceae (**Russula**, **Lactarius**)
2. **Panus (Lentinus) tigrinus**
3. **Gomphidius**
4. Strobilomycetaceae
5. Boletaceae
6. **Rhodophyllus**
7. **Cortinarius**
8. **Pholiota**
9. **Conocybe, Agrocybe**
10. **Psilocybe**
11. **Coprinus**
12. Agaricaceae
13. Amanitaceae

Ziehier een heel rijtje namen, waar men op zichzelf niet zoveel aan heeft. Wanneer men echter de desbetreffende literatuur, die nogal verspreid is, behalve wat de Astero-sporales betreft, ter hand neemt, is men steeds weer ver-rast door de overeenkomst die bepaalde gasteromyceet-achtige vormen vertonen met bepaalde groepen van plaat-zwammen. In het bijzonder is dit het geval met vertegen-woordigers van bovengenoemde Secotiaceeën, een familie die overigens niet natuurlijk is en evenals de Cyphellaceeën bezig is geheel uiteen te vallen. Bezie men exemplaren van b.v. **Galeropsis besseyi** dan zou men op 't eerste gezicht geneigd zijn deze voor een **Conocybe** te houden (fig. 49), waarbij dan de hoed aan de onderzijde zich nauwelijks opent. In plaats van lamellen is er echter een samenstel van kamertjes en alveolen onder de hoed en de sporen worden niet weggeslingerd (gleba). Zo zijn er veel vormen, die vlak bij de Agaricales staan. In dit verband denkt men onmiddellijk aan gewijzigde plaatzwammen in verband met 't voorkomen in droge streken: steppen en woestijnen, waar blijkbaar door vochtgebrek de regelmatige afsnoering der sporen (gepaard gaande met een verhoogde turgor-druk) niet kan plaatsvinden. Maar zo eenvoudig is de kwes-tie niet: MALENÇON (1931) liet al zien dat **echte hypo-geeën, die de vorm hebben van bolletjes, zonder hoed en steel**, al of niet door een peridium omgeven en met een gekamerde gleba, al of niet met steriele aderen doortrok-ken, door een gehele reeks overgangsvormen met de Rus-sulaceeën verbonden zijn. Nadere detaillering door HEIM en SINGER heeft reeds een **Russula**-tak en een **Lactarius**-tak van al deze vormen doen onderscheiden. Uitgaande van deze geslachten zien we de agaricoïede vorm (hoed en steel) meer en meer verdwijnen, er blijven hoogstens aders in de gleba over, de columella kan vertakt zijn, de sporenornamentatie is tenslotte niet meer amyloïed (al-hoewel er uitsteeksels blijven), de spherocystengroepen in het vlees verdwijnen, maar ze zijn eerst in sommige geslachten nog aanwezig als verspreide cellen, de cystiden in het hymenium verdwijnen, de basidiën verliezen hun normale vorm en 't aantal gevormde sporen begint af

Gasteromyceten

Asterosporales : een hele reeks genera, behorende tot Se-cotiaceeën, Hydnangiaceeën en Hymenogastraceeën

Lentodium squamulosum
Brauniellula
Gastroboletus (Chamonixia)
Truncocolumella (= Dodgea), Rhizopogon, Le Raila
Richoniella
Thaxterogaster
Nivatogastrium
Galeropsis, Cyttarophyllum, Cyttarophyllopsis, Gastrocybe, Setchelliogaster
Weraroa
Montagnea, Gasterellopsis, Podaxon, Gyrophragmium
Endoptychum, Neosecotium, Secotium
Brauniella

te wijken van het normale aantal 2 of 4. Ook de stand der sporen verandert in verband met het verloren gaan van het afsnoeringsproces. Ook zien we de melksapvaten van **Lactarius** geleidelijk verdwijnen. In het bovenstaande zijn we van de tot de Agaricales gerekende geslachten uitge-gaan en hebben we kort aangegeven hoe door een reeks tussenvormen deze verbonden kunnen worden met echte hypogeeën. Het zou ons veel te ver voeren de daarbij be-trokken geslachten uitvoeriger te behandelen; we moeten in dit verband verwijzen naar de publicaties van MALEN-ÇON, HEIM, SINGER (zie ook HOLM).

Men kan echter ook een omgekeerde werkwijze toepassen en aannemen dat al deze organen en structuren geleidelijk vanuit de Gasteromyceten zich hebben ontwikkeld en dat de Agaricaceeën in kwestie dus eindleden, a.h.w. de top van deze reeks, vormen. Deze zienswijze vertegenwoordigen R. SINGER en A.H. SMITH. We krijgen hier een belangrijke en interessante controverse in de beschouwing der fyloge-nie, die twee scholen heeft doen ontstaan: die der degra-dationalisten met vertegenwoordigers als DE BARY, FAYOD, HEIM, MALENÇON en NEUHOFF en die der ascendentialisten, die aannemen dat de Agaricaceeën zich uit de Gasteromyceten hebben ontwikkeld, waarvan BREFELD, BUCHOLTZ, LOHWAG en SINGER aanhangers zijn.

Op grond van hieronder te behandelen gegevens van de ontwikkeling is schrijver dezes eerder geneigd zich bij de degradationalisten aan te sluiten, hoewel hem ook een derde mogelijkheid voor ogen staat, die aan beide groe-pen recht doet wedervaren, en waaraan we ook nog een paar woorden willen wijden, hoewel we dit probleem hier niet in zijn volle omvang kunnen behandelen en mogelijk elders verder zullen uitwerken.

De gedachtengang is eenvoudig de volgende: We hebben boven reeds duidelijk gemaakt, dat een aantal van de Gasteromyceetachtige vormen verschrikkelijk veel op de

verwante Agaricaceeën lijken. A.H. SMITH heeft in de Verenigde Staten een aantal *Russula*-vormen verzameld, die geen sporenfiguur meer afgaven. Beschouwt men hierbij het vóórkomen van veel van deze zgn. degradatievormen, die meestal een onregelmatiger uiterlijk hebben dan de Agaricaceeën, in woestijn- of steppeachtige gebieden, een voor zwammen **niet zeer gunstig milieu**, dan ligt het voor de hand aan te nemen dat deze vormen gemodificeerde plaatszwammen zijn. De basidiën slingeren hun sporen niet meer af en worden ook onregelmatiger. Nemen we echter aan dat de verwante Agaricaceeën uit Gasteromyceten zijn ontstaan dan moet het perfecte mechanisme van de wegslingering der sporen herhaaldelijk opnieuw ontstaan zijn (langs al deze «bruggen») en SINGER zelf (en ook HOLM, enz.) beschouwen dit als 't ernstigste bezwaar tegen deze ascendentie. Immers 't is veel gemakkelijker aan te nemen dat zo'n gecompliceerd mechanisme zich ééns in de evolutie heeft geperfectioneerd.

Waar SINGER en SMITH echter m.i. terecht bezwaar tegen maken, is, dat al die andere kenmerken met het Gasteromyceteet- worden niet veel te maken hebben. Dit is nog wel 't geval met de uitwendige vorm, maar we zagen bij de Aphyllophorales reeds, dat men deze tegenwoordig veel veranderlijker acht (gedurende een korte tijd in de evolutie) en daardoor van minder waarde voor de systematiek van grote groepen, dan vroeger. Maar waarom zijn de spherocysten bij de Asterosporales verdwenen en de melksapvaten en de cystiden en vooral de amyloïede substantie over de sporenornamentatie? Waarom komen er bij de typische gasteroïede vormen gespen aan de hyphen voor? Van de spherocysten zou men 't zich nog kunnen indenken, 't vruchtlichaam is minder uitgebreid geworden, maar wat de overige kenmerken betreft kan men beter een opstijgende lijn van de ontwikkeling aannemen. SINGER en SMITH onderscheiden dan ook verschillende niveaus ten aanzien van de geslachten die bij dit proces betrokken zijn, waarbij er op elk hoger gedifferentieerd niveau weer een kenmerk bijkomt (1960 II : 94 e.v.).

Ons bezwaar tegen veel van deze afstamings-theoriën in de praktijk is, dat men bij gebrek aan kennis omtrent de vroeger bestaande schimmels er toe komt hedendaagse vormen van andere hedendaagse taxa af te leiden (REIJNDERS '63 : 4.92 en 368). Nemen we echter in de beschouwing op, dat de vroeger aanwezige soorten **niet gelijk** waren aan de tegenwoordige, dan kan 't heel goed zijn, dat de progressieve evolutie hier met de **degradatie in bepaalde sectoren** gepaard ging : m.a.w. dat beide processen op de vormenreeks der Asterosporales b.v. invloed uitoefenden. Immers de specifiek gasteroïede veranderingen kunnen zich ten allen tijde voltrokken hebben : er zijn altijd wel woestijnen en steppen geweest. Dus verlies van sporenafwerping, verandering van de normale vorm, gepaard gaande met reductie van de steel vooral, traden herhaaldelijk op, op verschillende niveaus van de overigens opstijgende stroom naar de hedendaagse **Russula's en Lactarii**. Dat deze gasteroïede vormen eerder bewaard bleven dan de agaricoïede intermediaire groepen kan aan hun

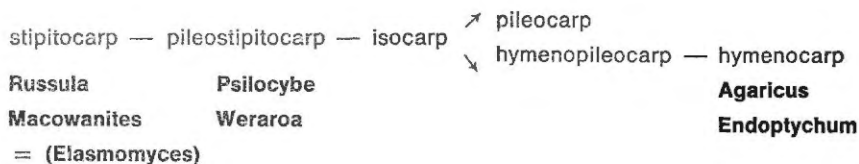
levenskansen liggen : in deze uitzonderlijke milieu's konden ze zich handhaven, terwijl deze lagere normale vormen door meer geëvolueerde zijn verdrongen.

Volgens deze redenering zou deze groep van Gasteromyceten (Asterosporales) dus heel goed kunnen afstammen van b.v. Aphyllophorales. Ook voor andere gasteroïede groepen heeft men veelal aan een dergelijke afleiding gedacht, waarbij men b.v. speciaal de Corticiaceae op het oog had (LOHWAG, NEUHOFF, E.A. BESSEY, SINGER, enz.). De Russulaceeën zouden dus toch een eindlid van een reeks kunnen voorstellen (ascendentie, maar niet uit Gasteromyceten), terwijl degradatie van kenmerken in verband met een bijzonder milieu toch zou kunnen optreden. Zo zijn **Rhizopogon**-soorten echte hypogeeën, die uiterlijk niets met de boleten gemeen hebben, terwijl ze er toch verwant mee worden geacht, evenals 't knolletje **Richoniella** met **Rhodophyllus**, enz. De vraag is dus wel : hoever de verwantschap met de Agaricales zich bij de Gasteromyceten uitstrekt. Dat deze verwantschap zich manifesteren kan bij soorten, die uiterlijk niets met een plaatszwam gemeen hebben, is wel duidelijk.

't Is dus met de Agaricales een merkwaardige zaak. Deze klasse of orde wordt geflankeerd door twee families, beter series van zwammen, die veel soorten bevatten die nauw verwant blijken te zijn met bepaalde Agaricales-geslachten. Het zijn de Cyphellaceeën, waarvan we reeds in 't hoofdstuk Aphyllophorales spraken en de Secotiaceeën. De ene groep vertoont de ontwikkeling der vruchtlichamen van de Aphyllophorales van welke velen de Agaricales willen afleiden. En hoe staat het nu met de ontwikkeling van de paddestoelen die tot de Secotiaceeën behoren? Vertonen deze een duidelijk gasteromycetoïed beeld? Voor zover bekend is, is deze ontwikkeling volkomen agaricoïed. Het is wel betreurenswaardig dat nog zo weinig soorten onderzocht zijn : waren er meer goed bekend dan zou men allicht beter weten of de degradationalisten of hun opposanten gelijk hebben. Goed materiaal is echter moeilijk te krijgen en sedert E. FISCHER is ook de belangstelling voor de studie der ontwikkeling ten onrechte verminderd. Wat men ervan weet steunt bepaald de degradatietheorie. We hebben in ons boek van 1963 een paar voorbeelden gegeven : de ontwikkeling van **Macowanites** die met die van **Russula** overeenkomt, die van **Weraroa** die dezelfde is als van **Psilocybe** (waarmee **Weraroa** op andere gronden verwant wordt geacht) en die van **Endoptychum agaricoïdes**, gelijk zijnde aan de ontwikkeling bij **Agaricus**, waarmee deze Secotiacee in verband wordt gebracht. Er is dus een frappante overeenstemming tussen de ontwikkeling van deze Secotiaceeën en die van de verwante Agaricaceeën. Nu vertoont de ontwikkeling bij de laatste een geleidelijke verschuiving, wat de concentratie betreft : zo merkt men aan 't jonge primordium van **Russula** direct de steel (en hoed) op, en bij **Agaricus (Psalliota)** worden de hymeniumpalissaden 't eerst zichtbaar, terwijl **Psilocybe** en **Weraroa** een ontwikkeling hebben, waarbij de beginselen van hoed en steel zich zodanig gelijktijdig vertonen, dat men niet zeggen kan welke 't eerst is. Bij de Agaricales

zijn deze ontwikkelingstypen door allerlei tussenliggende vormen verbonden (zie ook aldaar: a) en dit doet wel vermoeden dat de betreffende Secotiaceeën zijtakken zijn

aan deze machtige stam, m.a.w. gewijzigde Agaricales (resp. Aphylophorales) zijn.



d. **Fylogenie en ontwikkeling bij de overige Gasteromyceten**

E. FISCHER verdeelt de Gasteromyceten in zijn eerder genoemd werk in ENGLER en PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien (1933) in de volgende onderorden: Hymenogastrineae, Sclerodermatineae, Nidulariineae, Lycoperdineae, Phallineae en Podaxineae (tot welke laatste groep ook de Secotiaceeën worden gerekend). PILAT (1958), in de grote monografie van de tsjechische Gasteromyceten, wijkt van deze indeling in zoverre af, dat een aantal groepen behorende tot de Hymenogastrineae tot gelijkwaardige taxa aan de andere onderorden worden verheven, een procédé dat bij verder bekend worden van indelingscriteria in de systematiek algemeen voorkomt. En in 't bijzonder is in de systematiek van deze veelvormige afdeling nog alles in beweging en wordt het systeem in hoofdtrekken steeds weer veranderd. Beschouwden wij in b en c de laatste twee onderorden, er blijven nog belangrijke afdelingen over, waarin het verband minder doorzichtig is. In 't algemeen hebben deze een **coralloïede** of een **lacunaire ontwikkeling**. Soms komen deze gecombineerd voor, terwijl bij **Tulostoma** (Sclerodermatineae) de **gelijkmatige ontwikkeling** optreedt en bij de rest van deze onderorde hoofdzakelijk het **insulaire type** (MOREAU).

Het verband tussen deze typen, vooral het coralloïede en het lacunaire, is voor beschouwingen over de verwantschap dezer groepen van veel belang. Op grond o.a. van het feit, dat bij sommige **Lycoperdon**-soorten in 't onderste deel van het primordium 't lacunaire optreedt en in 't bovenste, bij 't verder groeien het coralloïede, denkt E. FISCHER dat het lacunaire type oorspronkelijker is. Het gelijkmatige type zou dan 't meest elementair zijn, maar deze zienswijze voert tot de moeilijkheid dat dit type juist bij **Tulostoma** voorkomt, een geslacht met gecompliceerde, hoog ontwikkelde vruchtlichamen. LOHWAG (1926 : 319) beschouwt het coralloïede type als het meest primitieve. Hij meent, dat de coralloïede hymenophoor ten grondslag ligt aan de lamellaire of poroïede van de Agaricales. Dit is volkomen juist. Ook bij de laatste ontstaat de hymenophoor door uitgroeien, zij het dan dat de plaatsen waar de hyphen uitgroeien veel meer bepaald zijn. In zoverre is de hymenophoor der Agaricales af te leiden van een meer onregelmatige of netwerkachtige of bij verder groeien coralloïede. Maar laten we niet vergeten dat ook bij Aphylophorales dergelijke onregelmatige netwerkachtige hymenoforen veel voor-

komen. Soms komen bij misvormingen dergelijke onregelmatige hymenophoren bij plaatszwammen voor, en het kan zijn dat deze dan een gleba-achtige structuur aannemen. SINGER heeft dit verschijnsel als een terugslag of atavisme geduid en gebruikt om de afstamming van de Agaricales uit de Gasteromyceten te bepleiten. Op dezelfde wijze zou men echter de netwerkachtige structuren kunnen aanvoeren om de verwantschap van de hymenophoor der plaatszwammen met die der Aphylophorales te bewijzen.

Dat de coralloïede gleba-ontwikkeling primitief zou zijn is evenwel een aantrekkelijke gedachte. We hebben hier weer te doen met gebundelde en zich waaivormig uitspreidende hyphen, welke structuur bij zoveel vormen dezer carpoforen een rol speelt, b.v. in de lamellentrama (divergente trama) of bij de vorming van de Aphylophoralesvruchtlichamen. Nu moeten we echter toegeven, dat het gemakkelijker is zich voor te stellen, dat uit de wanden van reeds gevormde holten onregelmatige uitgroeisels ontstaan, die naderhand gedeeltelijk met elkaar versmelten, dan dat holten die door uiteenwijken der hyphen (schizogeen) ontstaan 't gevolg zouden zijn van een oorspronkelijk coralloïede structuur. Toch lijkt 't ons niet onmogelijk dat de laatsten in de loop der tijden een erfelijke fixatie geworden zijn van holten, die oorspronkelijk door een uitgroeiend en anastomoserend weefsel werden gevormd. Het coralloïede type en het lacunaire (met als bijzondere varianten, het gelijkmatige en het insulaire) zouden dus niet zo sterk gescheiden zijn en uit elkaar kunnen zijn ontstaan. Argument, zoals gezegd: overgangsvormen, waar beide vormen te gelykertijd voorkomen (sommige **Lycoperdons**, **Geastrum**: daarom spreekt FISCHER van «ein gleitender Übergang» tussen Sclerodermatineae en Lycoperdineae.

Wel principieel gescheiden zijn het coralloïede type enerzijds en 't lacunaire, gelijkmatige en insulaire anderzijds volgens de zienswijze van MALENÇON, die de Gasteromyceten naar aanleiding van dit criterium in twee groepen doet uiteenvallen: de Exogastrineae (Hymenophorineae) met oorspronkelijk samenhangende hymenophoorvorming en de Endogastrineae (Plectohymenineae) met verspreide basidiën of groepen van deze. Tot de laatste afdeling behoren dus de vormen die men vanouds tot de Plectobasidiales rekent. Deze zienswijze is in ieder geval van belang en natuurlijk ontstaan onder indruk van de samenhang tus-

sen Gasteromyceten en Agaricales. PILAT past in de bovengenoemde geciteerde monografie deze indeling toe, waarbij de Phallales verenigd worden met een deel van de Hymenogastrales (dit is zeer begrijpelijk zie b), maar verder met de aan de Agaricales verwante Podaxineae. Nu was een verbinding tussen *Phallus* en *Amanita* al eerder verondersteld (LOHWAG), omdat deze onderzoeker dacht, dat de ring van *Amanita* en 't weefsel tussen hymenophoor en steel van *Phallus* beide door uitgroeiing van hyphen van de hymenophoor ontstaan waren. Deze vergelijking is echter niet juist. Later zinspeelde SINGER ook op een structuurgelijkenis tussen deze geslachten, maar verwantschap lijkt ons hier toch schijnbaar, waar we via de Clathraceeën een veilige aansluiting hebben van de Phallaceeën met de Hysterangiaceeën.

Men kan dus naar aanleiding van de verhouding van het coralloïede tot de andere genoemde typen drie mogelijkheden veronderstellen :

1° Het lacunaire type is oorspronkelijk, het coralloïede is als een hulpmiddel voor verdere glebavorming daaruit ontstaan.

2° Het coralloïede type is primitief en we kunnen de andere typen als een secundaire wijziging daarvan opvatten.

3° Het lacunaire en coralloïede type zijn afzonderlijk ontstaan en hebben niets met elkaar te maken.

Hoewel de tweede mogelijkheid dus voor schrijver dezen aantrekkelijke gedachte is kan het natuurlijk heel best zijn dat onafhankelijk van de coralloïede gleba-ontwikkeling een lichaam is ontstaan, waarbij verspreid in het inwendige basidiën werden gevormd. We komen hierop in 't volgende hoofdstuk (5) nog nader terug, maar wijzen er nogmaals op, dat het geringe aantal soorten, waarvan de ontwikkeling bekend is, een nauwkeuriger beeld in de weg staat.

Een zeer pikant vraagstuk in dit verband is of men gerechtigd is vormen als *Queletia*, *Pheilorina*, *Battarraea* en *Torrendia* in verband te brengen met de Agaricales. De vormgelijkheid van deze geslachten met bepaalde Pleurzwammen valt onmiddellijk op : steel, hoed en volva, die veelal als een zak onder aan de steel blijft zitten. MALENÇON (1955) beschrijft *Torrendia* als: «un minuscule *Amanitopsis* blanc pur». Maar de gleba ontstaat in deze gevallen zuiver lacunair; er is oorspronkelijk geen samenhangende coralloïede structuur. Men plaatst deze vormen daarom niet in de Secotiaceeën, maar rangschikt de eerste drie onder de Tulostomataceae, terwijl *Torrendia* dan meestal tot de Melanogastraceae wordt gebracht (zie verderop *Nia vibrissa*).

Tulostoma heeft wel is waar een gleba-ontwikkeling die volgens het gelijkmatige type verloopt, maar eveneens een bolvormige hoed op een steel met een soort velum resten. MALENÇON is genoodzaakt deze vormen te rekenen tot de Endogastrineae hoewel hij eerst ook deze scherpe schei-

ding niet maakte. Toen hij zijn «série des Asterosporés» schreef was hij nog van oordeel dat : «la barrière dressée entre Plectobasidiés et Hyménobasidiés, dans certains cas, pouvait être conventionnelle.»

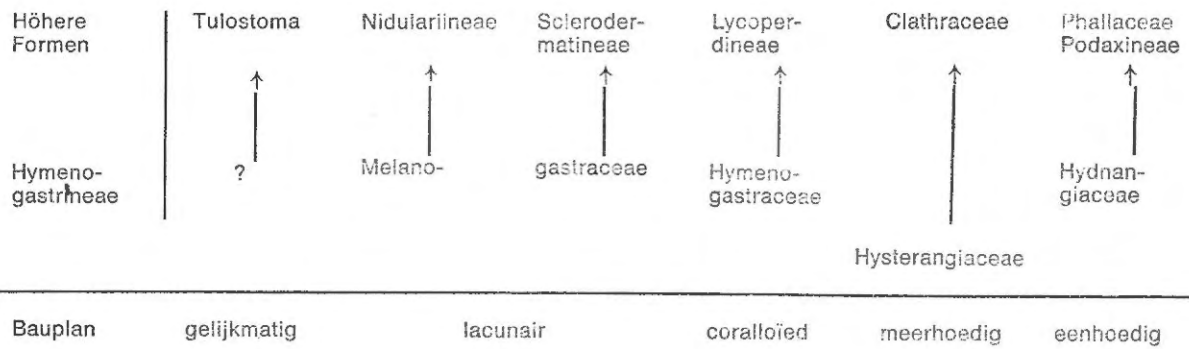
Na SINGER (1958) heeft BAS (1969) in een stelling nog eens gewezen op de grote gelijkenis die *Torrendia* vertoont met *Amanita*, niet alleen wat het uiterlijk betreft, maar ook in weefselopbouw. De trama vertoont namelijk precies dezelfde opgeblazen cellen aan 't eind van korte vertakkingen (bij *Torrendia* protocysten genoemd) die we ook in 't vlees van *Amanita* kunnen vinden. Ook wordt de hoed eerder dan de steel gevormd bij *Battarraea* wat ook een opvallend kenmerk in de ontwikkeling van *Amanita* is. Het schizogeen ontstaan van holten in de trama is bij Agaricaceeën vrijwel onbekend behoudens juist bij *Amanita*, waar de spleten tussen de lamellen op deze wijze worden gevormd en niet als open spleten, tussen de zich coralloïed ontwikkelende hymenophoor ! Moeten we nu al deze overeenkomsten als gelijkgerichte ontwikkeling (convergentie) opvatten en niet als verwantschap ? Slechts indien we de lacunaire ontwikkeling van de gleba zouden mogen opvatten als een wijziging van de coralloïede zou de verbinding van deze vormen met de Agaricales begrijpelijker worden.

Intussen blijken de protocysten ook voor te komen bij een merkwaardige mariene Gasteromyceet : *Nia vibrissa* (MOORE et MEYERS), die voorkomt op beschoeiingen onder de vloedlijn. DOGUET ('69, Bull. Soc. Mycol. Fr. 85 : 93-104) heeft de ontwikkeling van deze tot 3 mm breed wordende bolletjes bestudeerd : ze maken een ongedifferentieerd primordiaal stadium, een protocysten-stadium en een basidiën-stadium door. Naderhand schrompelen als bij *Torrendia* de protocysten ineen, waardoor ruimten ontstaan; maar in tegenstelling tot *Torrendia* rangschikken de basidiën zich hier niet om de kamertjes heen tot kogelvormige hymeniën, maar liggen ze ordeloos tussen de ruimten in. Op grond van deze ontwikkeling plaatst DOGUET *Nia* bij de Melanogastraceeën. Nu is er nog een Gasteromyceet in Amerika : *Alpova* (C.W. DODGE), die structuren vertoont, die aan protocysten doen denken, aangezien de gleba-kamers hier eerst gevuld zijn met grote ronde cellen, die naderhand verslijmen. De basidiën worden dan in deze kamers gevormd. Ondanks de verschillen in de ontwikkeling mag men toch wel deze vormen met elkaar in verband brengen. CHADEFAUD (1960) wilde reeds *Torrendia* afleiden van een Lycoperdonachtige vorm zonder kamertjes, steel of columella en volva en DOGUET vraagt zich af of (de wel kamertjes bezittende) *Nia* deze grondvorm zou kunnen zijn.

Aan fylogenetische hypothesen is er bij de Gasteromyceten geen gebrek, we bespraken er enige, omdat de studie van de ontwikkeling hier aanleiding toe geeft; SINGER meent zelfs een verbinding te kunnen aanbrengen (op grond van de structuur van de sporenmembranen) tussen Lycoperdaceeën en Pleurzwammen (*Macrolepiota*) via het geslacht *Neosecotium* !

We willen dit overzicht besluiten met het kopiëren van een schema, dat E. FISCHER in 1933 van de afstamming der onderorden van de Gasteromyceten gaf en dat door GREIS (1937) een weinig werd veranderd. In sommige opzichten is dit schema achterhaald, in andere onvoldoende

gemotiveerd, maar het geeft een beeld van de waarde die deze onderzoekers aan de ontwikkelingstypen, die men horizontaal uitgezet vindt, toekenden. Vertikaal zijn daarboven gerangschikt de groepen, die volgens genoemde onderzoekers deze typen vertonen.



5. SLOTBESCHOUWING, ASCOMYCETEN

Wanneer we nu nog eens trachten te overzien wat voorgaande pagina's ons aan kennis omtrent de ontwikkeling van vruchtlichamen der Basidiomyceten hebben opgeleverd lijkt het gewettigd ook nog eens naar de Ascomyceten te kijken. Ook hier samengestelde vruchtlichamen, maar de stam der Ascomyceten moet zich geheel onafhankelijk van die der Basidiomyceten hebben ontwikkeld, al neemt men aan dat de basidiën uit ascusachtige cellen zijn ontstaan. Toen deze ontwikkeling eenmaal geschied was zijn beide grote stammen van het schimmelijk blijkbaar hun eigen weg gegaan. Zijn er punten van overeenkomst in de vormgeving en de ontwikkeling van de vruchtlichamen in beide grote afdelingen? Alvorens ons hiermede bezig te houden, waarbij we er uiteraard niet aan kunnen denken wat bekend is over de ontwikkeling bij de Ascomyceten ook nog uitvoerig te behandelen, stippen we nog enige hoofdzaken uit 't voorgaande aan.

We zagen dat een uiterst belangrijk mechanisme der ontwikkeling van alle tot dusver behandelde groepen, bestaat uit de bundeling van evenwijdig groeiende of zich waaier-vormig vertakkende hyphen. Door dit principe is 't ook te verklaren dat, meest bij de Aphylophorales, zo verschillende uitwendige vormen naast elkaar kunnen bestaan, men denke bv. aan *Thelephora*. Het is dus zo dat dit vormingsprincipe een sterke modificeerbaarheid mogelijk maakt, waardoor de uiterlijke vorm blijkbaar in korte tijd (gedurende de evolutie) kan veranderen.

Wanneer dit vormingsmechanisme dat uiteraard uitgroeiing en uitbreiding verzorgt, en overal aanwezig is, waar oppervlaktevergroting gewenst is, ook aangetroffen wordt bij de Gasteromyceten, die als hypogeeën geconcentreerde vruchtlichamen hebben, geeft dit te denken. We kunnen nog begrijpen dat de reeks die voert naar de Clathraceën en de Phallaceën, met hun bovengrondse show-apparaten, dit principe der ontwikkeling nodig hebben (hoewel het door wateropname zich strekkende receptaculum eigenlijk zorgt voor de uitbreiding), maar wanneer we ook zien dat de jonge vruchtlichamen van b.v. *Gautieria*, *Phallogaster* en *Hysterangium*, kleine knolvormige hypogeeën (met uitzondering van de middelste), aanvankelijk de waaier-vormige hyphen vertonen, aarzelen we niet dit als een primitief kenmerk te beschouwen. En in hoeverre bij Gasteromyceten het belang van dit vormingsprincipe zich opdringt werd ook duidelijk toen we de verhouding tussen de coralloïede ontstane gleba vergeleken met die, welke in een lacunaire structuur haar oorsprong neemt. Moeten we nu de conclusie trekken dat alle Gasteromyceten uit zich diffuus ontwikkelde typen zijn ontstaan, m.a.w. dat alle structuren die van 't begin af aan een dooreengevlochten weefsel waren, secundair zijn? Dit zou dan tevens ongeveer impliceren dat alle Gasteromyceten een bovengrondse oorsprong hebben.

Het is heel goed mogelijk, zelfs waarschijnlijk, dat er ook

Gasteromyceten zijn, die onder de grond zijn ontstaan in de loop der evolutie waarbij de hyphen dus van het begin af niet waren gebundeld, behalve mogelijk in de strengen waaraan de primordiën ontstonden. Deze waarschijnlijkheid leiden we o.a. af uit het feit dat Aphylophorales vaak verspreide basidiën en soms zelfs wel cystiden voortbrengen op het vegetatieve mycelium. Waarom zouden, indien het in het substraat verborgen mycelium in staat is basidiën te vormen, deze niet samengevoegd zijn tot een soort ondergrondse vruchtlichamen? Alleen blijft het de vraag of het wel nodig zou zijn in dit geval vruchtlichamen te vormen: de sporen vermengen zich toch met de bodem. Dat er ondergrondse vruchtlichamen zijn, die we Gasteromyceten noemen, met dunne of bijna ontbrekende hulsels (waarbij 't peridium vaak in een weinig ontwikkelde vorm aanwezig is - reductie?) is op zichzelf mogelijk al een pleidooi voor hun bovengrondse afkomst (Vgl. ook Tuberaceën).

Volgens de andere hypothese zouden de Plectobasidiales helemaal niet behoeven af te stammen van vormen met een coralloïede hymenofoor, maar zouden deze vormen inderdaad een eigen afstamming hebben als hypogeeën sensu stricto. Alleen er bestaat (nog) geen duidelijke evidentie dat dit ook inderdaad zo gegaan is, de tussenvormen of eventueel primitieve vormen ontbreken (zie verder: Ascomyceten). Wel heeft men getracht de Gasteromyceten af te leiden uit de Auriculariacee: *Phleogena*. Afgezien van 't verschil in basidiënvorm (Auricularia-basidiën) vertoont dit geslacht inderdaad overeenkomsten met de angiocarpe Gasteromyceten: de basidiën liggen ongeveer binnen in 't vruchtlichaam dat naar buiten bestaat uit radiaal uitstralende hyphen die zich vervlechten. Eigenlijk heeft dit gehele vruchtlichaam een diffuse ontwikkeling evenals waarschijnlijk de eenvoudige vormen van *Tomentella* onder de Corticiaceën, waarmee men de Gasteromyceten ook wel in verband wil brengen. In de tijd dat aan alle Gasteromyceten angiocarpie werd toegeschreven, en waarin aan deze eigenschap zoveel waarde werd toegekend, leek natuurlijk een vergelijking met *Phleogena* zeer aantrekkelijk (V. TAVEL, 1892).

Wanneer we ons dan nu tot de machtige stam der Ascomyceten wenden om ons af te vragen of er punten van overeenkomst bestaan in de ontwikkeling van zijn vruchtlichamen en die van de groepen, die we op voorgaande pagina's behandelden, moeten we in de eerste plaats opmerken, dat het overduidelijk is, dat de vorm van de carpofoor weer in hoge mate bepaald wordt door zijn functie. Want al krijgen de basidiosporen een zetje mee, ze zijn toch in hoge mate aangewezen op vallen al eer de wind er vat op krijgt, terwijl de sporen der Ascomyceten meestal weggeschoten worden. Vandaar dat de vruchtlichamen der Ascomyceten de hymeniën meestal naar boven keren: al die schijfjes der Discomyceten en andere groepen leveren er naast de gesteeide vruchtlichamen (b.v. de morieljes en *Helvella's*) het bewijs voor. Maar overigens vinden we reeds in de uitwendige vorm: «the gross morphology», zoals de Amerikaan zegt, opvallende overeenkomsten, waarvan we een paar willen noemen:

1) Hoeveel lijkt niet de carpofoor van de *Scierotinia's* en veel *Helotiums*, 't gesteelde schotelkje, dat door CORNER discopodium wordt genoemd, op 't vruchtlichaam van de Cyphellaceeën. Deze gelijkenis is zo sterk, dat men in 't verleden, zonder voldoende microscopische studie, herhaaldelijk deze groepen door elkaar haalde.

2) We spraken boven reeds over *Morchella's*, *Helvella's*, *Gyromitra's*, *Mitruia's*, *Leotia's*, enz. Bij Agaricaceeën komt de morchelloïede anomalie voor, waarbij de hoedopervlakte een morchelloïed uiterlijk heeft door allerlei anastomoserende plooien die eroverheen lopen; er wordt dan vaak een hymenium over dit onregelmatige oppervlak gevormd.

3) Een prachtige parallelverschijning treedt op bij *Tuber* enerzijds en bepaalde groepen van Gasteromyceten anderzijds: *Melanogaster*, *Gautieria*, enz. Hier is de convergentie van de algemene vorm wel heel frappant. Afgezien van de verschillende samenstelling der hymeniën moet zelfs overeenkomst gesignaleerd worden in de ontwikkeling, zie vervolg van dit hoofdstuk.

De ontwikkeling van Ascomyceten-vruchtlichamen, ten dele vaak ascomata genaamd, is reeds onderwerp geweest (1929-1931), die ook verscheidene Operculatae behandelt, en die van BELLEMERE (1967), die zich uitsluitend met van talrijke studiën, waarvan we alleen die van CORNER inoperculatae bezighoudt, als samenvattende werken willen noemen, terwijl onze landgenoot VAN BRUMMELEN (1967) een aantal waarnemingen publiceerde, speciaal over gymnocarpie en angiocarpie, in zijn monografie van de geslachten *Ascobolus* en *Saccobolus*.

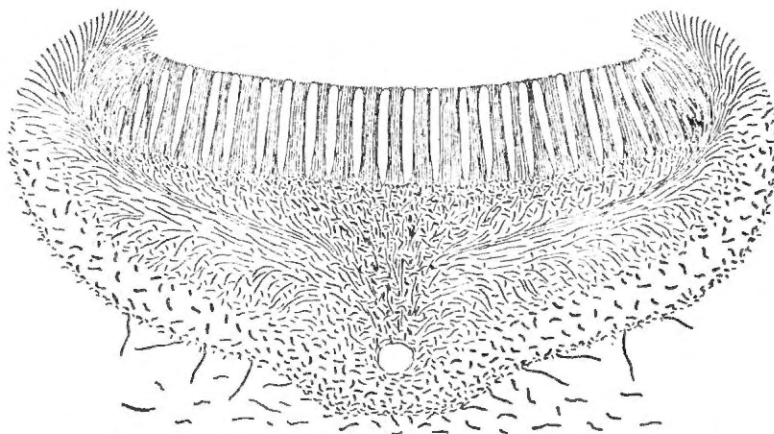
Er is één principieel verschil tussen de ascomata en de carpoforen der Basidiomyceten: de eersten worden vrijwel

steeds gevormd door de gametofyt of haploïede generatie, terwijl de laatsten gevormd worden door een diploïed of een haploïed mycelium. Het somatische gedeelte van een ascoma, gevormd door het mycelium vóór de bevruchting, **sluit de sporofyt in**, doordat de laatste zich ontwikkelt uit het bevruchte ascogonium, waaruit de ascogene hyphen ontstaan, die de asci vormen. Zo'n ascoma bestaat dus eigenlijk uit twee planten, althans twee generaties, maar het somatische gedeelte wordt geheel gevormd door het mycelium. En nu de fameuze overeenkomsten in groei van deze carpoforen en die der Basidiomyceten:

1) Wij beginnen met een gelijkenis van minder grote betekenis, een convergentie van beperkte allure. Het kan zijn dat de steel van een vruchtlichaam dezelfde microscopische bouw heeft als die van een plaatszwam. Dit is met name 't geval met de steel, zoals die door CORNER (1930: 109, 110) beschreven wordt voor *Mitruia pusilla* met een cylinder van sterk aanzwellende cellen («motor tissue») binnen de oppervlakte, terwijl het merg bestaat uit de hyphen in 't midden die niet aanzwellen en lossen worden, waardoor een holte in de steel ontstaat.

2) Ook bij de ascomata vindt men angiocarpe en gymnocarpe vormen. Ook hier is deze angiocarpie vaak een primaire, d.w.z. van het begin af aanwezig, terwijl zich de eerste differentiaties in het vruchtlichaam voltrekken niet aan doch onder de oppervlakte van het primordium. Ook hier werd de betekenis van deze angiocarpie aanvankelijk overdreven in die zin dat men aannam dat binnen bepaalde taxa geen gymnocarpe en angiocarpe vormen naast elkaar konden voorkomen.

3) Van meer belang echter achten wij de gebundelde en zich vertakkende hyphen, die ook hier de uitbreiding van het vruchtlichaam verzorgen. Zowel CORNER als BELLE-



Text-fig. 1. Diagram of the construction of a sessile apothecium.

50

fig. 50. Schematische figuur van de bouw van een ongesteeld apothecium (naar CORNER).

MERE onderscheiden bij de meeste door hen onderzochte kom- of schijfvormige ascomata een primair en een secundair gedeelte: het eerste komt tot stand door opgroeiende hyphen en omvat aanvankelijk de sporophyt, het vormt met deze een centraal gedeelte. Naderhand ontstaat nu een groeirand (fig. 50), waarvan de hyphen naar binnen (aan de bovenzijde) paraphysen vormen en naar buiten elementen van de cortex. In werkelijkheid is de successieve opbouw van veel ascomata nogal ingewikkeld, zodat BELLEMERE een vrij uitgebreide terminologie nodig heeft om alle onderdelen van de ascomata aan te duiden. Maar een vergelijking in principe met de vorming van *Cyphella*-achtige carpoforen der Basidiomyceten of met de zgn. omgekeerde primordiën (zie Hfdst. 3 c) dringt zich vanzelf op, ook als de vormen gesteeld zijn (discopodium, zie boven). Ook bij Agaricaceëen kan een groeirand later ontstaan: dit is 't geval, wanneer 't primordium eerst uit ongedifferentieerd grondweefsel (protenchym) bestaat en er dan te midden van deze dooreengevlochten hyphen een ringvormige hyphenbundel (die loodrecht op de as van het primordium staat) gevormd wordt: het begin van de hymenofloor.

Bij Agaricaceëen kwamen we tot de slotsom, dat de vormen met geconcentreerde primordiën naar alle waarschijnlijkheid gewijzigde vormen zijn: ingewikkelder gebouwd en met gecompliceerder mechanismen tijdens de ontwikkeling dan de diffuse vormen. Ook de op de grond groeiende en humusbewonende Aphyllophorales hebben deze diffuse ontwikkeling: *Cantharellus*, *Craterellus*, *Hydrellium*, *Phellodon*, *Ramaria*, *Thelephora*, *Polystictus*, enz. Door de uitgebreide scala van vormen die tussen het geheel diffuse type en dat met sterk geconcentreerde ontwikkeling in liggen, dringt zich de veronderstelling op dat het eerste primitief is.

Een dergelijke theorie bestaat er bij de Ascomyceten. CORNER (1930, 1931) wil de ascomata waarbij de groeirand niet optreedt en die dus geen sterke radiaire uitbreiding hebben, waarbij dus uitsluitend het primaire carpocentrum aanwezig is, afleiden uit de sterk diffuse vormen van het geslacht *Wynnea*, met grote, vertakte, op de bosbodem groeiende ascomata, die wel wat lijken op een *Grifola* (*Polypilus*) *frondosa*, maar dan natuurlijk met de hymeniën aan de bovenzijde der hoeden. Vormen met vrijwel uitsluitend een carpocentrum komen zowel bij *Inoperculatae* (BELLEMERE) als bij *Operculatae* voor. CORNER spreekt in dit verband van «juvencence», wat we hier mogelijk het best zouden kunnen aanduiden met «vroegrijpheid»; hij bedoelt hiermee een proces, waarbij onder verkleining van het vruchtlichaam («reduction, degradation») de sporenvorming eerder begint. Zo zouden vele van die hoogst gespecialiseerde schijf- of komvormige apotheciën uit oorspronkelijk wijd uitgespreide, grote, maar structureel primitiever vormen zijn ontstaan. Het komt ons voor, dat de term «reduction» hier niet erg op zijn plaats is; dat jongere stadia reeds komen tot de vorming van rijpe asci kan men als «juvencence» aanduiden, maar naast deze

verlegging van de sporenrijpheid naar eerdere stadiën zou er mogelijk ook iets voor zijn te spreken van concentratie der vruchtlichamen en hierin zou een parallel kunnen worden gezien met de Agaricales.

BELLEMERE is er, in overeenstemming met vele andere Ascomycetenspecialisten, echter eerder toe geneigd de apotheciën, waarbij alleen primaire groei voorkomt, als primitief te beschouwen. Men wijst dan op vormen als *Ascodesmis*, waarbij de asci, gevormd aan de sporophyt, slechts door wat omhullende hyphen omgeven worden of op *Pyronema*, met evenzeer eenvoudige vruchtlichamen. Dergelijke vindt men ook bij een groot aantal *Plectascales* (b.v. fam. *Gymnoascaceae*): bij deze worden de ascogene hyphen, ontstaan uit het ascogonium, vaak door een aantal steriele hyphen omsponnen, waar tenslotte de asci vrij losjes inliggen. Van hier naar vormen met iets verder georganiseerde ascomata, waarbij de asci zich in een vlak rangschikken, is slechts een graduële en door allerlei bestaande voorbeelden gemotiveerde overgang. Veel gemakkelijker dan bij de Gasteromyceten komt men er dus bij de Ascomyceten toe de sprong van losjes samengevoegde cellen (basidiën of asci) naar hoger georganiseerde vruchtlichamen te maken. Het is evenwel frappant, dat geheel onafhankelijk van elkaar, zowel bij Basidiomyceten als bij Ascomyceten, fylogenetische hypothesen ontstonden, die zoveel gelijkenis vertonen; te weten hypothesen, die veronderstellen een **inkrimping** van oorspronkelijk uitgebreide vruchtlichamen, én die welke een **steeds samengestelder worden** van deze uit oorspronkelijk verspreide sporogene cellen met enige hyphen eromheen tot uitgangspunt hebben.

4) Werkelijk een hoogtepunt bereiken de convergentieverschijnselen bij de hypogeeën onder de Asco- en Basidiomyceten. Zoals we veronderstelden dat veel knolvormige Gasteromyceten uit Aphyllophorales en eventueel uit Agaricales zijn ontstaan, zo leidt men de Tubercaceëen af van de uitgebreide schotel- en komvormen der Pezizaceëen. Zowel GÄUMANN (1926) als MALENÇON (1938) wijden b.v. uitvoerige beschouwingen aan deze zeer interessante afleiding, die door tal van overgangsvormen vrijwel volmaakt is; beide auteurs doen het echter niet geheel op dezelfde wijze, aangezien GÄUMANN meer de werkelijke fylogenetische lijnen tracht te vinden, terwijl MALENÇON zich althans ten dele daarvan losmaakt om een zuivere vergelijking van vormen (ook uit verschillende geslachten) mogelijk te maken. Ook MALENÇON komt tot de veronderstelling dat bij de wording van **Tuber**-vruchtlichamen «juvencence» een rol speelt: stopzetting van de ontwikkeling in een bepaalde richting (uitbreiding), om ingewikkelder vormen in een andere richting mogelijk te maken. Het uitgroeien van de trama-platen, waaroverheen het ascofore hymenium ontstaat, geeft dan weer een prachtige gelegenheid tot een vergelijking met de coralloïede glebavorming bij de Gasteromyceten. Als ergens blijkt dat de natuur in veel gevallen gebruik maakt van dezelfde structuren om dezelfde doeleinden te bereiken is het wel hier.

5) Wij komen er dus toe om zowel bij Basidiomyceten als bij Ascomyceten bij vergelijking van de ontwikkelingsstructuren series op te stellen, waarbij uitersten door allerlei overgangsvormen zijn verbonden: bij Agaricales diffuse tot geconcentreerde primordiën (REIJNDERS 1963), bij Gasteromyceten de geleidelijke ontwikkeling van de Clathraceeën- en Phallaceeën-vruchtlichamen met het receptaculum (FISCHER 1933), bij Ascomyceten de geleidelijke afleiding van de Tuberaceeën-knollen met het harde vlees uit schotelvormige apotheciën of de schier eindeloze serie meer of minder uitgebreide ascomata der Inoperculatae volgens BELLEMERE, enz. enz. Wat deze laatste reeks betreft: BELLEMERE komt tot de conclusie dat hoewel er een geleidelijke reeks overgangsvormen bestaat tussen de eenvoudigste en de meest samengestelde vorm, het niet zó is dat hiermee parallel loopt één duidelijke rij van opklimmende systematische taxa; immers er is niet altijd duidelijke correlatie tussen de ontwikkelingsstructuren en b.v. de meer of minder geëvolueerde bouw van de asci. M.a.w. kenmerkfylogenese behoeven niet duidelijk parallel te lopen aan de fylogenie van de taxa. Een bepaald geslacht of zelfs een bepaalde soort die een eindpunt vormt in een bepaalde fylogenetische richting behoeft dit niet te weerspiegelen in het geheel van zijn ontogenetische structuren, waarvan 't samenstel der processen meer of minder varieert van groep tot groep. Dit is nu precies 't zelfde wat we opmerken bij de geleidelijke concentratie der primordiën bij de Agaricales: eindpunten van een bepaalde fylogenetische reeks behoeven niet de sterkste concentratie in de primordiën te vertonen, maar omgekeerd kan deze concentratie meehelpen om meer geëvolueerde vormen te doen onderscheiden in zeer verschillende taxa. Alles met elkaar zien we dus dat er tussen Ascomyceten en Hymenomyceten zowel wat de feitelijke gegevens der ontwikkeling als de daaruit voortvloeiende beschouwingen betreft, frappante overeenkomsten bestaan.

We hebben in 't voorgaande zeer veel waarde gehecht aan de bundeling van gelijk opgroeiende hyphen, die al of niet met vertakking en waaiervormige uitspreiding gepaard kan gaan. Inderdaad ontmoeten we tijdens de ontwikkeling steeds weer deze structuur, waar het de vorming van gehele carpoforen betreft of onderdelen ervan. Daarnaast speelt het plectenchym met dooreengevlochten hyphen een rol. Wij hebben, afgaande op de toestand bij Agaricales, waar 't primordium van de meest geconcentreerde vormen eerst uit een plectenchym bestaat, deze bundeling en waaiervormige uitspreiding van \pm evenwijdige hyphen nogal eens als een primitieve structuur beschouwd, b.v. bij de primordiën van *Gautieria* en *Hysterangium*, 't ontstaan der lamellen bij de Agaricales, of de coralloïede uitgroeiing, die aanleiding geeft tot de glebavorming. Maar dat wil niet zeggen, dat overal waar dit vormingsprincipe zich voordoet, het een fylogenetisch overgeërfde structuur moet zijn. Mogelijk vormt de plant tijdens de groei hier een plectenchym en daar bundels hyphen, waar deze nodig zijn, maar dit verklaart dan niet, waarom kleine knolvormige hypogeeën in 't ene geval uit een plectenchymatisch primordium en in 't andere uit evenwijdige hyphen ontstaan. Het kan ook heel goed zijn dat dezelfde structuren, die we door het microscoop waarnemen, in wezen niet gelijk zijn; dat de fysiologische wetmatigheden, de chemische grondslagen, bij nader onderzoek nog heel veel blijken te verschillen. Men zou dus meer moeten weten over de oorzaken van deze doelmatige structuren, men zou hun determinatie door erfelijke oorzaken moeten kennen. Zoals men weet is dit onderzoek in bepaalde sectoren van de biologie al een heel eind gevorderd; in de mycologie kunnen we slechts wijzen op het werk van JACQUES-FELIX (1968), dat een begin maakt met 't onderzoek naar dergelijke determinaties. Ter zake van de kennis der factoren die onder invloed van het milieu in wisselwerking met het milieu het vruchtlichaam doen ontstaan verkeren we slechts in een beginstadium.

LITERATUUR

Om dit literatuuroverzicht niet te lang te maken, beperken wij ons tot enige meer algemene werken en artikelen; voorts noemen we slechts die titels welke niet in de literatuurlijst van REIJNDERS 1963 te vinden zijn.

Na het ter perse gaan van deze publicatie verscheen : Petersen, R.H. 1971. Evolution in the higher Basidiomycetes. Knoxville : X + 562, met bijdragen van een twintigtal mycologen.

Belangrijk is dit boek vooral door de vele moderne methoden van onderzoek, die in verband met het vraagstuk worden toegepast. Roger Heim besteedde in zijn beschouwing over de relaties Agaricales - Gasteromyceten ook ruimschoots aandacht aan de ontwikkeling der carpoforen, maar overigens komt de ontogenie nauwelijks ter sprake.

Meer algemene werken :

- Bellemère, A. 1967. Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes Inoperculés. Bull. Soc. Mycol. Fr. **83** : 393 - 640, 753 - 928.
- Corner, E.J.H. 1929/30. Studies in the morphology of the Discomycetes. Trans. Brit. Mycol. Soc. **14** : 263 - 275, 275 - 291; **15** : 107 - 120, 121 - 134, 332 - 350.
- Cunningham, G.H. 1944. The Gasteromycetes of Australia and New Zealand. Dunedin : 12 - 25.
- Fischer, E. 1933. Unterklasse Eubasidii. Reihe Gastromyceteae. Engler u. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2e Aufl. **7a** : 1 - 122.
- Gäumann, E. 1926. Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena : X + 626.
- Jacques-Félix, M. 1967/68. Recherches morphologiques etc. sur des rhizomorphes de champignons supérieurs et sur le déterminisme de leur formation. Bull. Soc. Mycol. Fr. **83** : 5 - 103; **84** : 161 - 307.
- Malençon, G. 1938. Les Truffes européennes. Revue de Mycol, Mém. hors-série n° 1 : 1 - 92.
- Reijnders, A.F.M. 1963. Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. Den Haag : XV + 412.
- Singer, R. 1962. The Agaricales in modern Taxonomy, 2nd edition. Weinheim : VII + 915.
- Sinnott, E.W. 1960. Plant Morphogenesis. New York, Toronto, London : X + 550.
- Voous, K.H. et al. 1970. Biosystematiek (symposium op 14 en 15 Apr. 1969 te Amsterdam). Wageningen : 259.
- Wessels, J.G.H. 1965. Morphogenesis and biochemical processes in *Schizophyllum commune* Fr. Wentia **13** : 1 - 113.
- Aanvullende titels :
- Bas, C. 1969. Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph on its section *Lepidella*. Persoonia **5**, Part 4 : 285 - 579.
- Brummelen, J. van. 1967. A world-monograph of the genera *Ascobolus* and *Saccobolus*. Persoonia, Suppl. Vol. I. Leiden : 260.
- Corner, E.J.H. 1966. A monograph of cantharelloïd Fungi. Ann. of Bot. Mem. n° 2 : VII + 255.
- Doguet, G. 1969. *Nia vibrissa* Moore et Meyers, Gastéromycète marin. II. Développement des carpophores et des basides. Bull. Soc. Mycol. Fr. **85** : 93 - 104.
- Donk, M.A. 1959/62. Notes on «Cyphellaceae». I. Persoonia **1** : 25 - 110; 2. Persoonia **3** : 331 - 348.
- id. 1966. A reassessment of the Cyphellaceae. Acta Botanica Neerlandica **15** : 95-101.
- Funke, G.L. 1944. De formatieve invloed van het licht op planten. Noorduy'n's Wetensch. Reeks. Gorinchem : 171.
- Gruen, H.E. 1963. Endogenous Growth Regulation in Carpophores of *Agaricus bisporus*. Plant Phys. **38** : 652 - 666.
- Hagimoto, H. and M. Konishi. 1959/60. Studies on the growth of fruit body of fungi. 1. Bot. Mag. Tokyo **72** : 359 - 366, 2. Bot. Mag. Tokyo **73** : 283 - 287.
- Hagimoto, H. 1963. Studies on the growth of fruit body of fungi. 3. Bot. Mag. Tokyo **76** : 256 - 263.
- id. 1963. The mushroom growth hormone and the geotropic response of fruit body in *Agaricus bisporus*. Bot. Mag. Tokyo **76** : 363 - 365.
- Konishi, M. and H. Hagimoto. 1962. Growth-promoting effects of amino-acids in the *Agaricus*-fruit body. Plant Physiol, suppl. **37** : IX - X.
- Kreisel, H. 1967. Die Fruchtkörpertypen der Basidiomycetes und ihre Evolution. Feddes Rep. **74** : 209-218.
- Lohwag, K. 1939. Verwachsungsversuche an Fruchtkörpern von Polyporaceen. Ann. Mycol. **37** : 169 - 180.
- Pilat, A. et al. 1958. Gasteromycetes. In Flora C.S.R. Praag : 863.
- Savile, D.B.O. 1963. Possible interrelationships between fungal groups. In : The Fungi, vol. III. London : 649-675.
- Schoute, J.C. 1936. Fasciation and Dichotomy. Rec. des travaux bot. néerl. **33** : 649 - 669.
- id. 1943. Phyllotaxis. In Leerboek der Alg. Plantk. onder Red. van V.J. Koningsberger, deel **1** : 53 - 59 (afwerking door B.H. Danser).
- Urayama, T. 1956. Das Wuchshormon des Fruchtkörpers von *Agaricus campestris*. Bot. Mag. Tokyo **69** : 298 - 299.
- Wassink, E.C. and J.A.J. Stolwijk. 1956. Effects of light quality on plant growth. Ann. Rev. Plant Physiol. **7** : 373 - 400.
- Watling, R. 1971. Polymorphism in *Psilocybe merdaria*. New Phytol. **70** : 307 - 326.

SUMMARY

This study deals chiefly with some general aspects of what nowadays is often called «developmental morphology» of the carpophores (sporocarps) of higher fungi. This term may be used principally when the anatomical side of the problem is envisaged in contrast to the physiological causes of developmental processes. Nevertheless the demarcation between these view-points is necessarily vague, so that it might be desirable to refer occasionally to the still scanty data of «morphogenesis» in a more general sense.

After a short treatise of the growth of carpophores by cell-division and -inflation (see also REIJNDERS 1963) the author points out that there are some striking conformities between the ontogeny of carpophores and the development of Cormophytes. **1.** The morphogenetic action of light appears to be the same in some cases since darkness and light of long wave-lengths provoke etiolement, which can be checked by mechanical stimuli, as has been shown by BORRIS and STIEFEL for *Coprinus lagopus* and by BÜNING and his collaborators for several Spermatophyta. **2. Polarity** is a phenomenon which occurs as much in fruiting bodies of fungi as in stems of Cormophytes. **3.** Another similarity can be noticed when we consider some theories of phyllotaxis and MAGNUS' **conception of the origin of the regular, radial arrangement of the gills**: the secondary and tertiary gills arise in the spaces between two older gills, where presumably the influence of the latter, which come into being, is inactive. **4.** There are some **teratological deviations** in fungi and higher plants which might have a common origin, e.g. fasciation and dichotomy. Of course fasciated stems which might have grown so by tensions at the shoot-apex, tensions caused by the excessive development of leaf-primordia at one side of the apical dome (theory of SCHOUTE 1936), have nothing to do with fungi. On the other hand we will probably meet with the same phenomenon when the fasciation has originated through the fusion of two primordia in a very early stage of development or by the activity of two centres of embryonic activity which are situated side by side in the same primordium (possibly after fusion: Siamese twins). **5.** The study of the **hormones** concerned with growth of carpophores is only in an incipient stage; nevertheless it has been shown that an agent coming from the (meristematic) growth-edge of the gills (and possibly also from the pileus-margin) affects the inflation of the cells in the stem (BORRIS, URAYAMA, HAGIMOTO and KONISHI, GRUEN etc.). Some details concerning this hormonal activity which are manifest in fungi as well as in Spermatophyta, are discussed.

There is still little known about determination of organs and tissues in fungi, the author cites only two studies: the one by WESSELS (1965) dealing with initiation, development and especially pileus-formation in *Schizophyllum commune* and the detailed investigation by Jacques-Felix (1967-'68) concerning mycelium-conglomerations in general

called «synnémas» and concerning the determination of rhizomorphs in *Armillaria mellea* and *Citocybe tabescens*.

The Aphyllophorales belong to the so-called **diffuse-type of carpophore-development**: Cell-division and ramification of the hyphae proceed mainly in the pileus-margin (which in young stages often is thickened) or at the top of the fruitbody, these parts therefore having a great morphogenetic phogenetic value. The general form of the carpophores is less fixed than in Agaricales: the variability of the shape of closely related species is often striking; sometimes we observe this peculiarity even within the same species (*Pterulicium xylogenum*).

The author further discusses what he calls: **the concentration of the development** in Agaricales. Several genera of the latter group (they are mostly specialised also in other respects) are characterised by a concentrated development which can be recognised by the following properties: **1. The indirect development in CORNER'S sense**: i. e. the period of most important inflation of the cells does not immediately follow the process of cell-division (the direct development presents itself when the inflation begins at a little distance from the parts where cell-division takes place and when the cells gradually enlarge the more remote they are from those parts). **2. The shape of the youngest primordia** varies much in Agaricales: whilst the most concentrated primordia are globular, ellipsoidal or sometimes broader than long, the primordia of less concentrated forms are longer, having the shape of a column, a pole or even a thread. **3.** One of the most curious phenomena concerned with the concentration is **the inversion of the initial development of the most important parts** of the carpophore. It is evident that the most obvious order is, that the stem is first outlined, followed by the pileus which arises at the top of the column by recurvation of the hyphae and that afterwards the hymenophore is differentiated at the underside of the pileus (SCHMITZ 1842). This succession is altered in highly concentrated primordia: the pileus can be observed first in *Amanita* and *Volvaria* for example and the hyphae which form the beginning of the hymenophore first appear in genera like *Coprinus*, *Conocybe*, etc. **4.** In Agaricales **the young gills usually arise as folds with a free edge**; in concentrated primordia the edges of the developing gills are sometimes connected with the underlying tissue: we distinguish the schizophymenial mode (*Amanita*) and the ruphyymenial mode of gill-formation (*Coprinus*, *Conocybe*, etc.). **5. The trama of the gills** is also specialised in some concentrated forms: In Agaricales the young gills have mostly a divergent trama which can be modified afterwards (intermixed, regular trama, etc.) but in genera like *Volvaria* and *Amanita* with their inverse and bilateral trama's the latter is never truly divergent. **6. The presence of primary veils and the restriction of the earliest differentiations to the centre of the primordium** are also correlative to a certain degree with the con-

centration, giving rise to several modes of angiocarpy, well known in Agaricales. The secondary angiocarpies are characterised by a postponed outgrowth of hyphae at the exterior of the primordium; the rather numerous variations which can be observed in the angiocarpic development have been summarised more than once by the author (l.c. 1963).

Reduced, cyphelloïd forms are often observed in Agaricales. It is interesting that a great number of species which are considered to be Agaricales have **primordia** which show a cyphelloïd character (**Phyllotopsis**, **Resupinatus**, etc.). Cyphelloïd forms present themselves sometimes in cultures of normal agaricoïd species, which have in other respects no relation to Cyphellaceae (**Watling 1971: Psilocybe merdaria**). However hitherto the cyphelloïd fruitbodies have not been observed in genera of Agaricales with a very concentrated development (**Amanita**, **Volvaria**, **Pluteus**, **Coprinus**, **Psathyrella**, **Conocybe**, **Bolbitius**, **Panaeolus**, etc.). It is not clear whether such cyphelloïd and reduced forms have been derived from normal umbrella-shaped fruitbodies or whether they present themselves to a certain degree independently of the latter, as a kind of atavistic structure which again has arisen favoured by certain environmental factors (see also WATLING'S paper). As to the Gasteromycetes, H. LOHWAG distinguished 4 types of development within this vast heterogeneous group, which can perhaps only be defined as toadstools with holobasidia which do not reject their spores. The 4 types are: the lacunar, coralloïd, unipileate and multipileate. GREIS (1937) added to these four the homogeneous type and PILAT (1950) distinguished the inverse coralloïd type. It is a well known fact that mycologists like LOHWAG, FISCHER and GREIS greatly appreciated this scheme and used it to outline their orders and families. CUNNINGHAM on the other hand contested the value of developmental structures for systematic purposes, on account of the presence of different types in the same taxon, or on the contrary on account of the fact that sometimes very little related groups contain the same developmental structures. In our opinion the latter (as outlined by LOHWAG) comprise elements which are not equal in value (gleba-formation and extending parts which LOHWAG inaccurately calls «pileus» in some cases). Therefore we prefer MOREAU's scheme (1954), which is based exclusively on gleba-formation: **1**, the reticular type, **2**, the type presenting schizogenous holes, **3**, the type presenting lysigenous holes, **4**, the insular type (Plectobasidiales; this type has been wrongly combined by FISCHER with the lacunar) and **5**, the homogeneous type of GREIS (**Tulostoma**).

The evolution of the receptacle and the derivation of the Phallales and the Clathrales from simple forms with a coralloïd development (**Gautieria**, **Hysterangium**) via forms like **Phallogaster**, **Protuberata**, **Clathrus**, etc. are discussed. We owe these phylogenetic conclusions to the excellent studies of E. FISCHER (see also GÄUMANN-DODGE, New York 1928). In the opinion of the author the

fan-like spreading of the hyphae in primordia like those of **Gautieria** and **Hysterangium** and the coralloïd branches of the gleba are primitive structures.

When we come across species with basidia which do not cast of their spores, but which show the agaricoïd habit (**Russula** spec., **Galeropsis**, **Secotium** etc.) it may be evident that we are dealing with true Agarics, which have lost the faculty of the liberation of the spores. In assuming this we are released from having to explain the thesis that the complicated liberation-mechanism would have arisen repeatedly during the ascending evolution of the Agaricales (HOLM 1954 and others). The author is inclined to range himself with those who admit the descent of certain Gasteromycetes from Agaricales. However he endorses the opinion of SINGER and SMITH (1969 II) that the advanced reduction of several structures, for example in the Astero-gastrales, can hardly be the result of the acquisition of the gasteroïd habit. These authors distinguish different levels of organisation within the Astero-gastrales in an accumulative sense (At every step another characteristic is added). It is not strictly necessary to take sides either with degradationists or with ascensionalists as to the controversy which has arisen concerning the evolution of Gasteromycetes. In the opinion of the author they are both right to a certain extent. It has often been suggested that at least a part of the Gasteromycetes might have descended from certain groups of Aphyllophorales (Cf. SAVILE 1968). We would prefer translating this supposition as a descent from some (ancient) forms with a diffuse development (which has been observed in some Gasteromycetes like **Gautieria**, **Hysterangium**, etc. FITZ-PATRICK 1913). According to this view the agaricoïd forms of the Astero-gastrales as well as the gastraceous ones may have common roots (diffuse types) and during the ascending evolution subterranean forms may repeatedly have come into being by adapting themselves to particular conditions (draught). In this manner progressive evolution and reduction of certain structures would have presented themselves in the same groups of the evolutionary trend and **Lactarius** and **Russula** are terminal branches of the phylogenetic tree as well as certain much reduced forms like **Hydnangium**, **Martellia**, etc. That the intermediate agaricoïd forms appear to be rarer than the intermediate gastraceous ones might be explained by the peculiar habitat of the latter: they were able to survive while the less adapted forms of the agaricoïd branch have become extinct by the evolution of higher developed species.

What has happened during the evolution of the phylum of the Astero-gastrales may likewise have taken place in other tribes of the Agaricales and Gasteromycetes, which in the opinion of the author have also arisen from diffuse types. We think that the presence of the diverse aberrant forms in cultures of **Psilocybe** (WATLING 1971) viz atavistic cyphelloïd specimens as well as gasteroïd-looking ones and moreover the **Melanotus**-form is greatly in favour of this view. All these considerations point to the thesis that

neither the Gasteromycetes nor the Agaricales or even the Aphyllophorales are natural groups, whose sections have common roots in the not so distant past. So it is to foresee that the systematic importance of this classification will lessen in future.

The development of **Macowanites** is much the same as that of **Russula** (BUCHOLTZ 1903); the pileostipitocarpic primordium of **Weraroa** and that of **Psilocybe** are similar (CUNNINGHAM 1924) and **Endoptychum** has a development which is the same as that of **Agaricus** (CONARD 1915; see REIJNDERS 1963: 210, 365). As for the Secotiaceae such ontogenetic conformities support the view of the degradationalists.

Nor there is unanimity with regard to the relation of the lacunar and the coralloïd development. FISCHER thinks that the former is primitive, but LOHWAG expresses the opposite view, whilst KREISEL (1967) looks at the insular type as the starting-point. Regarding the fact that we find the same coördinated and fan-like growth of the hyphae in the diffuse type of development and in the divergent trama of the gills as well as in the coralloïd protuberances of the gleba LOHWAG'S idea seems to be attractive. In some cases the lacunar and coralloïd mode are considered to be present in the same primordia. The problem is important for the affinity of several groups of Gasteromycetes; MALENÇON divides the latter in two great phyla: The Plectohymenineae and the Hymenophorineae and it is evident that in his eyes the two developmental structures are quite distinct (He even uses different terms to designate the holes which arise by the two ways of gleba-formation). Further investigations are needed to solve this problem, which is also important for the systematic position of such forms as **Queletia**, **Battarraea**, **Phellorina**, **Torrendia** and also of the recently described marine Gasteromycete: **Nia vibrissa** (MOORE et MEYERS; DOGUET '69).

We have observed some striking conformities while we compared the development of the ascomata with that of the carpophores of Basidiomycetae. This already concerns the «gross morphology», e.g. the cup-shaped fruitbodies

and ditto primordia and cyphelioïd forms, the subterranean bulbs of the Tuberaceae and multitudes of Gasteromycetes, etc. In the cup-shaped ascomata a growth-limb is constructed at the margin of the disk which calls to mind that of the pileus-edge in Agaricales. The phylogenetic hypotheses which have been set up in connection with the phenomena of development in both groups have also much in common. CORNER (1930) thinks that the small and often highly specialised cup-shaped ascomata derive from multipileate and largely spread out fruitbodies like those of **Wynnea** and he considers the latter as the most primitive form of the ascocarps. He thinks that the «reduction» of these broad forms is accompanied by what he calls «juvenescence» viz the early appearance of spore-formation. Most specialists in this field however are inclined to look upon such forms as **Ascodesmis**, etc. as primitive ascomata with few scattered asci surrounded by some loosely arranged hyphae.

So we come upon the same conceptions as for the phylogeny in Ascomycetes and in Gasteromycetes: whether the students in this field adhere to the thesis that the more concentrated forms have originated from diffuse ones, or on the contrary it is admitted that small subterranean forms are the ancestors of larger epigeous fruitbodies. But in Gasteromycetes convincing intermediate forms which might plead in favour of the latter view are (still?) lacking. The descent of the globular, subterranean fruitbodies of the Tuberaceae from extending pezizoïd types is rather evident, likewise the origin of many Secotiaceae from agaricoïd ancestors.

The author has greatly emphasised the importance of an ontogenetic structure which is present where-ever extension is needed and which consists of a sheaf of branching hyphae which grow in a coördinated way. This structure might be considered as primitive in several cases. But it is not known whether all these structures with the same appearance under the light-microscope are really equivalent in a morphogenetic way. Everything points to the fact that more ontogenetic investigations (either anatomical or morphogenetic) are needed in order to make phylogeny less speculative.

ERRATA

blz. 3 regel 19 : myceluim - moet - mycelium zijn ;

blz. 15 regel 22 : lichaam of gaten... moet volgen op regel 19 - vrucht-

blz. 33 regel 25 : en die van BELLEMERE... moet volgen op regel 22 geweest.