Nova Hedwigia 68 3—4 441—468 Stuttgart, Mai 1999

Die Fruchtkörperentwicklung von *Amanita muscaria* (Basidiomycetes)

von

Z.L. Yang[1,2] und F. Oberwinkler[1]

[1]Botanisches Institut/Spezielle Botanik und Mykologie, Auf der Morgenstelle 1
D-72076 Tübingen, Germany

[2]Kunming Institute of Botany, Academia Sinica, Heilongtan
Kunming 650204, People's Republic of China

Mit 54 Abbildungen

Yang, Z.L. & F. Oberwinkler (1999): Die Fruchtkörperentwicklung von *Amanita muscaria* (Basidiomycetes). - Hova Hedwigia 68: 441-468.

Abstract: Basidiome development of *Amanita muscaria* was examined with light microscopy and illustrated in line-drawings. The youngest primordium of a fruitbody of *A. muscaria* examined measures ca. 2 × 2 mm. At this stage, the primordial universal veil and the primordial bulb are already outlined. At the top of the bulb primordium, the hyphae are in an actively growing state and differentiate into stipe primordium and pileus primordium. With further development of the primordial pileus, the primordium of the hymenophore appears, then the gills develop. At first, thin vertical plates appear radially in regular distances in the hymenophore primordium. These plates consist of yellow to brownish, more or less irregularly arranged, degenerating hyphae. These hyphae are separated from vital hyphal segments by septa and disappear during the further development. Thereby the primordial gills are separated from each other. The vital terminal hyphal segments branch subterminally and regularly, thus forming the young hymenium. The gill differentiation proceeds radially away from the stipe or towards the stipe or in both directions. Hyphae at the gill edge are interwoven with those of the stipe volva during the early fruitbody development, so that they appear to be connected to each other. The primordial universal veil surrounding the upper part of the fruitbody primordium ruptures and disappears early during the development. Thus there are no remains of the primordial universal veil on the mature pileus. The white, yellowish warts on the pileus are derived from the pileal volva. The annulus originates from the stipe volva, which corresponds to the so-called lipsanenchyma between the stipe and the hymenophor. Schematic illustrations of basidiome development in *A. muscaria* and *A. phalloides* are provided.

Zusammenfassung: Die Fruchtkörperentwicklung von *Amanita muscaria* wurde lichtmikroskopisch untersucht und dokumentiert. Das jüngste Primordium eines Fruchtkörpers von *A. muscaria*, das beobachtet wurde, ist ca. 2 × 2 mm groß. Das primordiale Velum universale und der Primordialbulbus sind in diesem Stadium bereits ausdifferenziert. Am Scheitel des Primordialbulbus sind die Hyphen in einem aktiven Wachstumszustand und differenzieren sich allmählich zum Hut- und Stielprimordium. Mit der weiteren Entwicklung des Hutprimordiums erscheint das Hymenophoralprimordium, in dem sich die Lamellen ausbilden. Dafür entstehen im Hymenophoralprimordium in regelmäßigen Abständen radial angeordnete, senkrechte, dünne Platten, die aus

0029-5035/99/0068-0441 $ 7.00
©1999 J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger
Verlagsbuchhandlung, D-14129 Berlin · D-70176 Stuttgart

gelben bis bräunlichen, mehr oder weniger unregelmäßig angeordneten, degenerierenden Hyphen bestehen. Diese Hyphen werden durch Septen von den vitalen Hyphensegmenten getrennt und verschwinden während der weiteren Entwicklung des Hymenophoralprimordiums. Dadurch werden primäre Lamellen voneinander getrennt. Die von degenerierenden Hyphenstücken abgegrenzten, vitalen terminalen Hyphensegmente verzweigen sich und bilden aus regelmäßigen, subterminalen bzw. subbasidialen Verzweigungen das junge Hymenium aus. Die Ausbildung der Lamellen schreitet zur Lamellenschneide hin oder zur Huttrama hin oder in beide Richtungen fort. Hyphen der Lamellenschneide verflechten sich während der Entwicklung des Fruchtkörpers mit Hyphen der Stielvolva, so daß die Lamellenschneide und die Stielvolva miteinander verbunden erscheinen. Das primordiale Velum universale auf dem oberen Teil des Fruchtkörperprimordiums zerreißt schon in frühen Stadien der Fruchtkörperentwicklung, so daß von diesem keine Reste auf dem ausgereiften Hut zu finden sind. Die weißen bis gelblichen Warzen auf dem Hut werden von der Hutvolva gebildet, während die Manschette aus der Stielvolva hervorgeht, die den Hauptanteil des sogenannten Lipsanenchyms zwischen dem Hymenophor und dem Stiel ausmacht. Die Entwicklung der Fruchtkörper von *A. muscaria* und *A. phalloides* wird schematisch illustriert.

Key words: Basidiome development, gill formation, hyphal degeneration, morphology, anatomy, *Amanita muscaria*, *Amanita umbrinolutea*, *Amanita phalloides*, *Amanita excelsa*.

Einleitung

Die Fruchtkörperentwicklung von *Amanita*-Arten wird seit dem vergangenen Jahrhundert untersucht. Bedeutsam sind u. a. die Arbeiten von de Bary (1866, 1884), Brefeld (1877), Fayod (1889), Atkinson (1914), Reijnders (1963), Gorovoj (1984, 1985, 1989) und Corner (1994). Zudem wird fast in jedem Pilzlehrbuch versucht, die Ontogenie der *Amanita*-Arten zu erklären. In der speziellen Literatur finden sich jedoch widersprüchliche Erklärungen zur Entwicklung der Volva, des Hymenophors und der Manschette. Nach manchen Autoren ist die Entwicklung der Lamellen von *Amanita*-Arten anders als die von anderen Blätterpilzen, da sie aus dem ursprünglichen Grundgewebe herausmodelliert werden (de Bary 1866, 1884; Atkinson 1914). „Jeder einzelne Hohlraum zwischen den Lamellen wird also hier einzeln schizogen angelegt" (Gäumann 1926: 522). Reijnders (1963) nennt diesen Entwicklungstyp schizohymenial. Wie sich die Lamellen dabei auf zellulärem Niveau bilden, ist bisher noch nicht überzeugend erklärt worden. Nach Corner (1994) entwickeln sich jedoch die Lamellen von *A. rubescens* (Pers.: Fr.) S. F. Gray als zentrifugale Kämme aus nach unten wachsenden Hyphenenden, wie sonst bei Blätterpilzen üblich. Auch die zelluläre Grundlage der Vielfalt der Volvaformen ausgereifter Fruchtkörper konnte bisher nicht gut erläutert werden, obwohl es wiederholt versucht wurde (z. B. Bas 1969; Dörfelt & Görner 1989; Mao 1991). Die genaue Kenntnis der Ontogenie der Fruchtkörper ist notwendig, um die Vielfältigkeit der Volva zu verstehen und damit das Gattungskonzept und infragenerische Taxa zu erfassen (Bas 1969; Yang 1997).

Bei der Untersuchung der Fruchtkörperentwicklung von *Xerula radicata* (Relhan: Fr.) Dörfelt und *X. pudens* (Pers.) Singer stellte Dörfelt (1982, 1984) fest, daß die primären Palisaden der Hutunterseite keine Hymenophoral-Initialen sind. Neuerlich wurde beobachtet, daß bei der Hymenophoralbildung von *Ganoderma lucidum* (Fr.) Karst. (Mims & Seabury 1989), *Coprinus cinereus* (Schaeff.: Fr.) S. F. Gray (Lu

1991) und *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach zahlreiche Hyphenzellen degenerieren und absterben (Umar & van Griensven 1997). Das könnte auch bei *Amanita*-Arten der Fall sein, wurde aber von Corner (1994) nicht beobachtet. Um die Ontogenie von *Amanita*-Arten besser zu verstehen, wurden für die vorliegende Arbeit möglichst viele verschiedene Stadien anhand von Frischmaterial ausführlich untersucht.

Material und Methoden

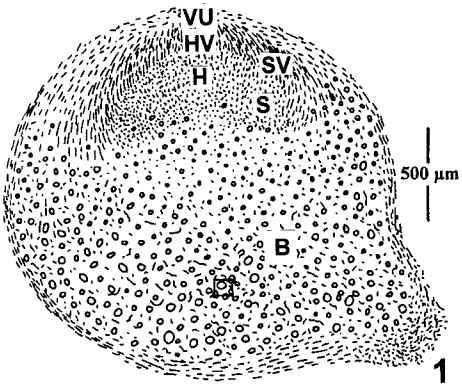
Die Fruchtkörperentwicklung wurde an in Deutschland gesammeltem Frischmaterial von *Amanita muscaria* (L.: Fr.) Persoon, der Typusart der Gattung *Amanita*, untersucht. Unterschiedlich weit entwickelte Fruchtkörper wurden im Gelände unter *Picea abies* (L.) Karst. in Oberjoch, Bayern und in Tübingen, Baden-Württemberg, gesammelt und kurz danach im Labor bearbeitet. Mit einer fettfreien Rasierklinge unter Zuhilfenahme eines Stereomikroskops wurden 20-50 µm dicke Handschnitte angefertigt. Diese wurden in Wasser oder in 2-5prozentigem KOH mit einem Lichtmikroskop mit Phasenkontrast oder einfachem Durchlicht bei 2000facher Vergrößerung untersucht und illustriert. Zur Beobachtung von Details wurden die Schnitte leicht gequetscht, wobei die Lauge das Auseinanderweichen und Entflechten der Hyphen erleichtete. Zur Ergänzung wurden einige Stadien von *A. umbrinolutea* (Secr. ex Gill.) Bataille, *A. phalloides* (Fr.) Link und *A. excelsa* (Fr.) Bertillon anhand von Frischmaterial aus der Umgebung von Tübingen, Baden-Württemberg, untersucht.

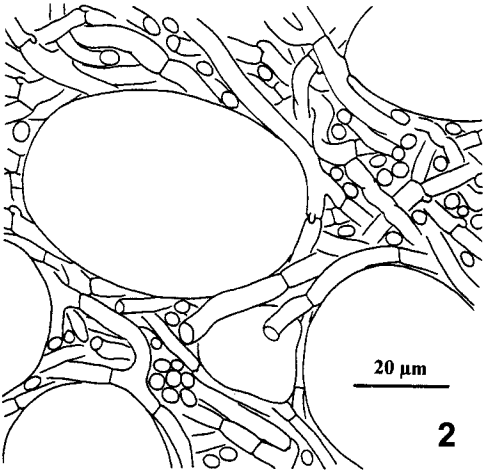
Ergebnisse

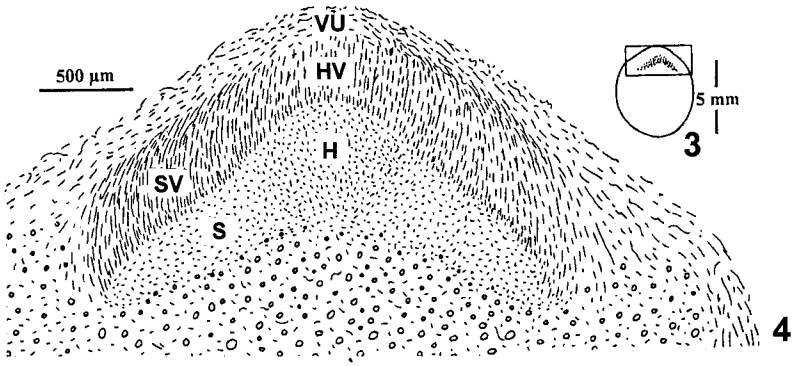
Die Fruchtkörperentwicklung von *A. muscaria*

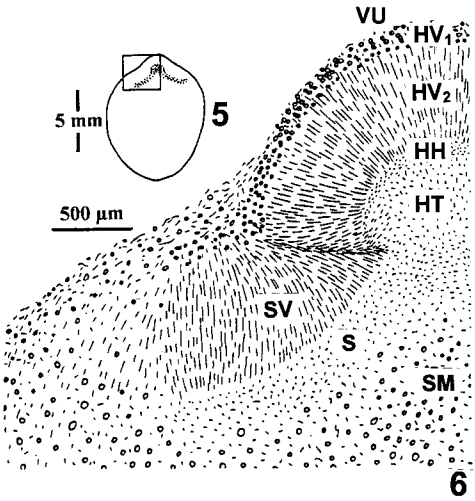
Das junge Primordium des Fruchtkörpers mit primordialer Hut- und Stielvolva

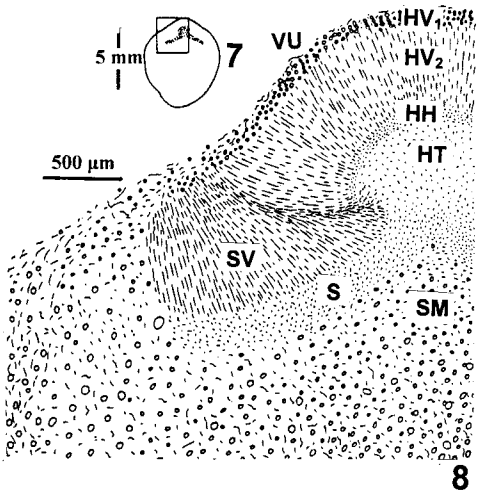
Das jüngste Primordium eines Fruchtkörpers von *A. muscaria*, das beobachtet wurde, ist ca. 2 × 2 mm groß (Abb. 1). Das primordiale Velum universale (VU; „Primordialvolva" nach Lohwag 1934; „innate veil" nach Reijnders 1963, 1986; „true volva" nach Bas 1969) und der Primordialbulbus (B) sind bereits ausdifferenziert. Das primordiale Velum universale umschließt das gesamte Primordium und besteht aus peripher verlaufenden, 2-7(-9) µm breiten, mit Schnallen versehenen, zylindrischen Hyphen, deren Oberfläche oft von gelblicher granulärer Substanz bedeckt ist. Der Primordialbulbus besteht aus 2-5(-7) µm breiten, häufig verzweigten, verflochtenen, zylindrischen Hyphen und subglobosen bis ovoiden, 20-60(-85) × 18-40(-80) µm großen, angeschwollenen Terminalzellen (Abb. 2). Unter dem Velum universale und über der Anlage des Hutes und des Stiels (H und S) entsteht die primordiale Volva des Hutes und des Stiels (HV und SV; vgl. Lohwag 1926; „Volva" nach Brefeld 1877; innere Schicht des „Teleoblem" nach Atkinson 1914; „emanated veil" nach Reijnders 1963, 1986). Diese Volva ist hutförmig, gerade eben erkennbar und besteht aus fast parallel nach oben ausgerichteten, 2-5 µm breiten, häufig verzweigten und septierten, etwas verflochtenen, Schnallen tragenden, zylindrischen Hyphen. Darunter befindet sich der im radialen Längsschnitt gebuchtet halbkreisförmige Initialbereich von Hut und Stiel (H und S), dessen Hyphen stark gedrängt, häufig verzweigt, kurz gegliedert, 2-5 µm breit, protoplasmareich und mit Schnallen versehen sind.


VU
HV
H
SV
S
500 µm
B
1


20 µm
2


VU
HV
500 µm
5 mm
3
H
SV
S
4


VU
HV1
HV2
5 mm
5
HH
HT
500 µm
SV
S
SM
6


5 mm
7
VU
HV1
HV2
HH
HT
500 µm
SV
S
SM
8

Die Entwicklung des Primordiums von Hut und Stiel

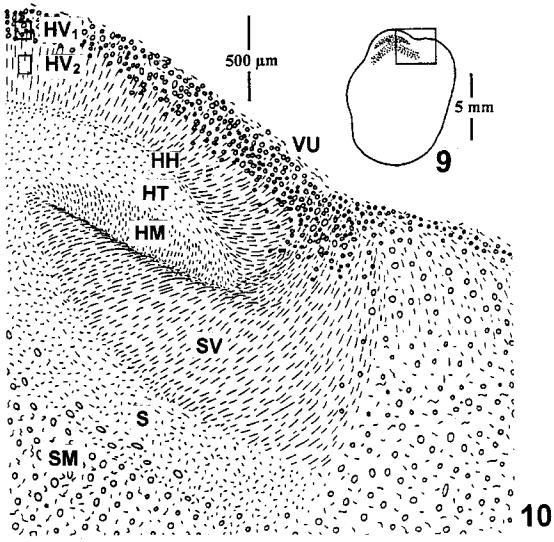
In einem etwas weiter entwickelten Stadium (Abb. 3-4) ist das Primordium von Hut und Stiel (H und S) etwas kuppelförmig bis linsenförmig. Am Übergang vom Stiel zum Hut befindet sich eine schwache Einschnürung. Die Anlage des Hutes (H) entspricht einer Aufwölbung, die mit der Stielanlage (S) durch dichte, eher ungerichtet verlaufende Hyphen verbunden ist. Eine strukturelle Abgrenzung der primordialen Hutvolva (HV) von der Stielvolva (SV) ist noch nicht möglich. Die primordiale Volva des Hutes und des Stiels besteht aus zylindrischen Hyphen vermischt mit einzelnen kleinen, elliptischen bis keuligen, ca. 25 × 10 µm großen Zellen. In der weiteren Entwicklung wachsen Hyphen des Scheitels des kuppelförmigen Bogens meist negativ geotrop nach oben, manchmal auch horizontal. Dadurch bildet sich das Hutprimordium. Das primordiale Velum universale (VU) auf dem Scheitel besteht aus locker angeordneten, zylindrischen Hyphen.

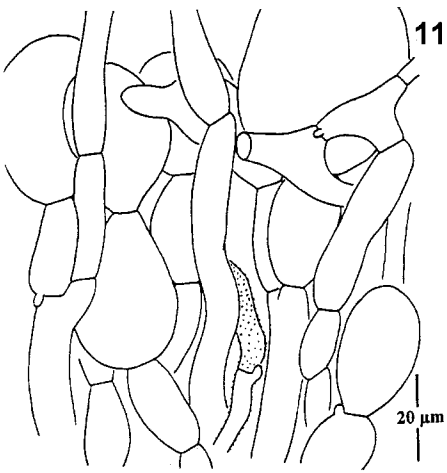
In späteren Entwicklungsstadien (Abb. 5-8) lassen sich die Anlagen des Hutes (HT mit seiner Huthaut HH) und des Stiels (S) sowie die Primordialvolva des Hutes (HV_1 und HV_2) und die Primordialvolva des Stiels (SV) voneinander abgrenzen. Der zukünftige Stiel hat die Form eines breiten Kegels. Da das primordiale Velum universale (VU) auf dem anschwellenden Fruchtkörperprimordium nicht oder nicht ausreichend schnell mitwächst, wird sein Hyphengeflecht zerrissen. In älteren Stadien gibt es auf der Hutvolva somit nur noch sehr wenige Reste des Velum universale. Die Hyphenelemente im peripheren Bereich der Hutvolva beginnen anzuschwellen (HV_1). Die zukünftige Huthaut (HH) ist noch nicht gut erkennbar. Unter dem zukünftigen Hymenophor entsteht keine Ringhöhle (siehe auch Atkinson 1914; Reijnders 1963; Bas 1969; Corner 1994). Der primordiale Stiel besteht aus dicht angeordneten, verflochtenen, zylindrischen Hyphen. Das primordiale Stielmark (SM) ist bereits erkennbar und besteht aus zahlreichen, subglobosen bis eiförmigen, 15-40 × 15-35 µm großen, angeschwollenen Zellen, vermischt mit zahlreichen, unregelmäßig angeordneten, 2-5(-8) µm breiten, zylindrischen Hyphen.

Die Entwicklung des Hymenophoralprimordiums

Während der weiteren Entwicklung (Abb. 9-10) biegt sich der junge Hut nach unten, wobei die Hyphen der zukünftigen Stielvolva (SV) nach unten gedrückt werden. Das Hymenophoralprimordium (HM) bildet sich an der Hutunterseite (Atkinson

Abb. 1-8: Junge Fruchtkörperprimordien von *A. muscaria* im radialen Längsschnitt, schematisch mit Ausnahme von Abb. 2. - Abb. 1: Junges Primordium. - Abb. 2: Ausschnitt aus dem Primordialbulbus in Abb. 1. Angeschwollene Zellen liegen meist terminal an ihren Trägerhyphen. - Abb. 3: Ein etwas weiter entwickeltes Fruchtkörperprimordium. - Abb. 4: Ausschnitt aus dem Fruchtkörperprimordium in Abb. 3. - Abb. 5: Ein noch etwas weiter entwickeltes Fruchtkörperprimordium. - Abb. 6: Ausschnitt aus dem Fruchtkörperprimordium in Abb. 5. - Abb. 7: Fruchtkörperprimordium, wenig älter als das der Abb. 5. - Abb. 8: Ausschnitt aus dem Fruchtkörperprimordium in Abb. 7. — B = Primordialbulbus, H = Initialbereich des Hutes (noch nicht vom dem des Stiels abgrenzbar), HH = primordiale Huthaut, HT = primordiale Huttrama, HV = primordiale Hutvolva, zweischichtig: HV_1 und HV_2, S = Initialbereich des Stiels, SM = primordiales Stielmark, SV = primordiale Stielvolva, VU = primordiales Velum universale.





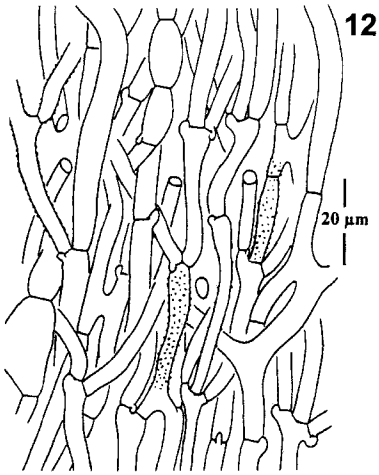
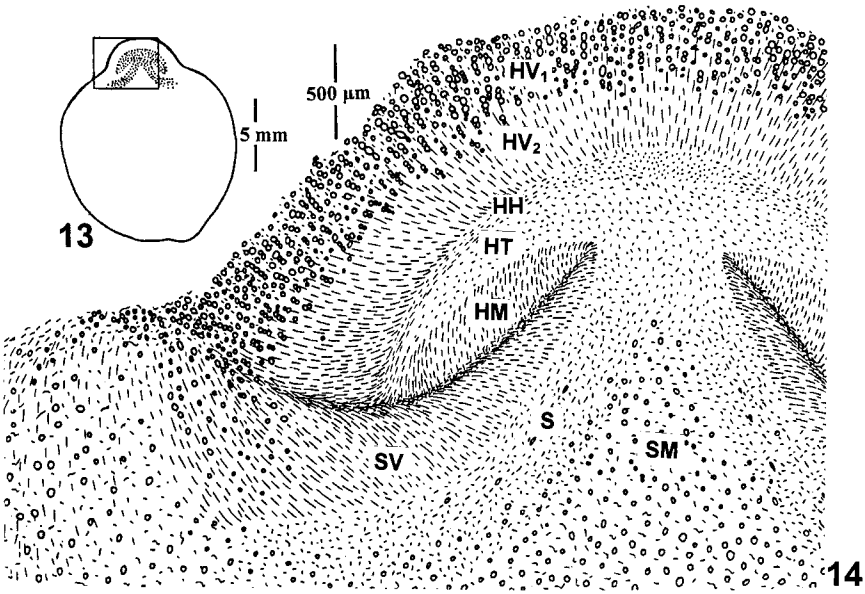
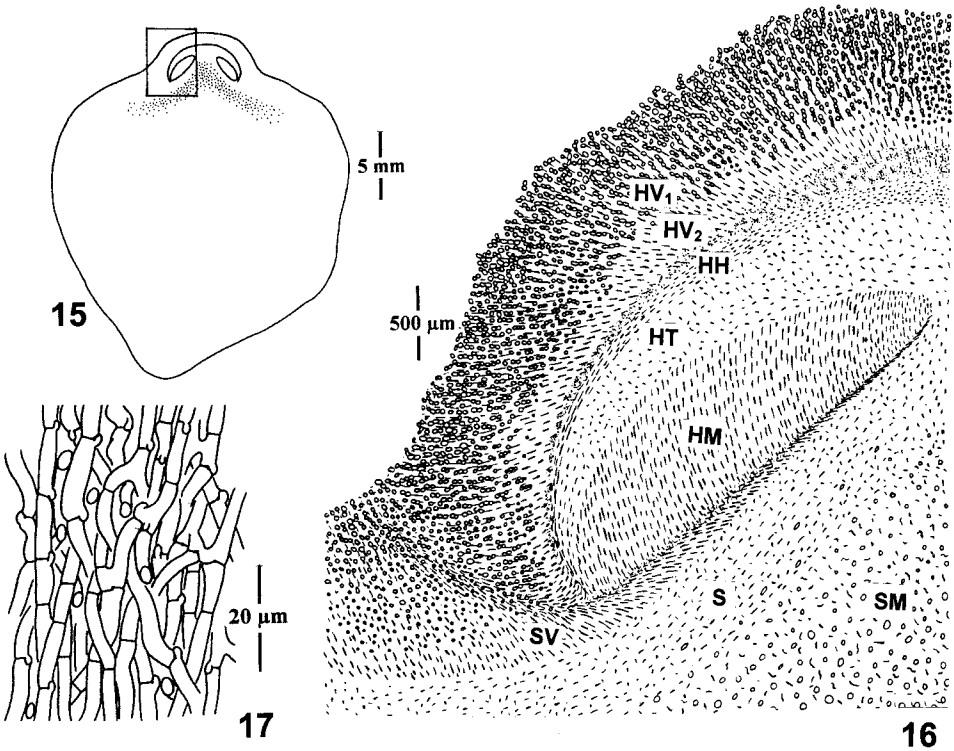


Abb. 9-12: Ein weiter entwickeltes Fruchtkörperprimordium von *A. muscaria*, Abb. 9-10 schematisch. - Abb. 9: Radialer Längsschnitt. - Abb. 10: Ausschnitt aus dem Fruchtkörperprimordium in Abb. 9. - Abb. 11-12: Ausschnitte aus der primordialen Volva des Hutes in Abb. 10; Abb. 11: aus der oberen Hälfte der Volva, Abb. 12: aus der unteren Hälfte der Volva. — HH = primordiale Huthaut, HM = Anlage des Hymenophors, HT = primordiale Huttrama, HV_1 und HV_2 = primordiale Hutvolva, S = Anlage des Stiels, SM = primordiales Stielmark, SV = primordiale Stielvolva, VU = primordiales Velum universale.

Abb. 13-17: Ältere Fruchtkörperprimordien von *A. muscaria* im radialen Längsschnitt, schematisch mit Ausnahme von Abb. 17. - Abb. 13: Ein etwas älteres Stadium als das in Abb. 9. - Abb. 14: Ausschnitt aus dem Fruchtkörperprimordium in Abb. 13 - Abb. 15: Ein älteres Fruchtkörperprimordium. - Abb. 16: Ausschnitt aus dem Fruchtkörperprimordium in Abb. 15. - Abb. 17: Ausschnitt aus dem Hymenophoralprimordium in Abb. 16. — HH = primordiale Huthaut, HM = Hymenophoralprimordium, HT = primordiale Huttrama, HV_1 und HV_2 = primordiale Hutvolva, S = Anlage des Stiels, SM = primordiales Stielmark, SV = primordiale Stielvolva.


13
5 mm
500 µm
HV1
HV2
HH
HT
HM
S
SM
SV
14


15
5 mm
HV1
HV2
HH
500 µm
HT
HM
S
SM
SV
20 µm
17
16

1914; Gorovoj 1984). In diesem Stadium ist die primordiale Huthaut (HH) identifizierbar, aber der Hyphenverlauf des primordialen Stiels (S) ist noch ungerichtet. Die Hyphenreste des primordialen Velum universale (VU) an der Peripherie der primordialen Hutvolva (HV_1 und HV_2) sind noch zu sehen. Die obere Hälfte der Hutvolva (HV_1) besteht jetzt aus zahlreichen, zur primordialen Huthaut vertikal angeordneten, ovoiden, subovoiden bis elliptischen, 20-40(-50) × (15-)20-35 µm großen, angeschwollenen Zellen vermischt mit 3-7 µm breiten, zylindrischen Hyphen (Abb. 11), während die untere Hälfte (HV_2) überwiegend aus 2.5-7 µm breiten, zylindrischen Hyphen besteht (Abb.12).

In einem etwas älteren Entwicklungsstadium (Abb. 13-14) blasen sich die Hyphenelemente der zukünftigen Hutvolva (HV_1 und HV_2) weiter von außen nach innen auf. Die primordiale Stielvolva (SV) wird von den Primordien des Hutes (HH und HT) und des Hymenophores (HM) weiter nach unten gedrückt. Auch periphere Hyphenelemente der zukünftigen Stielvolva, die nicht von Hut und Hymenophor zusammengedrückt werden, sind teilweise angeschwollen. Der primordiale Stiel (S) hat begonnen, sich durch terminal anschwellende Zellen und selektive Degeneration zylindrischer Hyphen zu strecken. Das primordiale Stielmark (SM) ist deutlich sichtbar.

In einem älteren Fruchtkörper-Primordium (Abb. 15-16) ist die primordiale Huthaut (HH) deutlich erkennbar, der innere Bereich der Hutvolva (HV_2) beginnt zu verschleimen, und das Hymenophoralprimordium (HM) ist fast fertig ausgebildet. Es besteht aus etwas parallel bis unregelmäßig angeordneten, etwas verflochtenen, häufig septierten, schmal zylindrischen Hyphen (Abb. 17). Die zukünftige Manschette (SV) wird von Hut und Hymenophor stark nach unten gepreßt. Der primordiale Stiel (S) streckt sich.

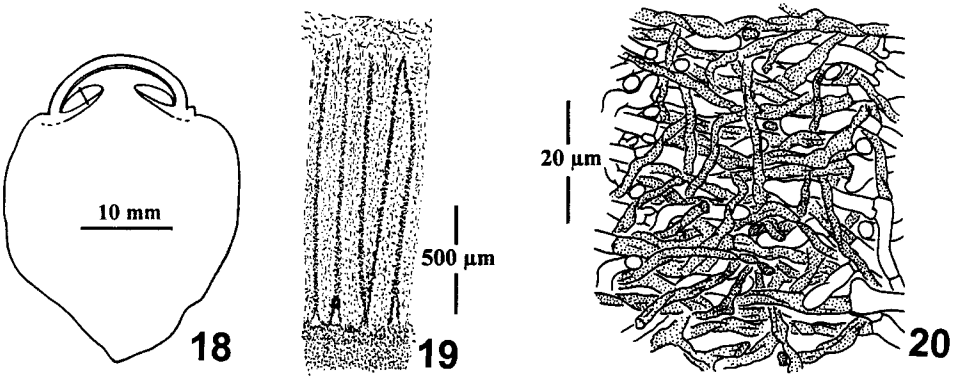


Abb. 18-20: Anlage der Hymenien bei *A. muscaria*, Abb. 18-19 schematisch. - Abb. 18: Radialer Längsschnitt durch einen jungen Fruchtkörper, dessen Hymenium gerade beginnt sich auszubilden. - Abb. 19: Längsschnitt durch das primordiale Hymenophor in Abb. 18. - Abb. 20: Ausschnitt aus zwei einander gegenüber liegenden jungen Hymenien in Abb. 19. Die gelben bis bräunlichen Hyphen (punktiert) degenerieren.

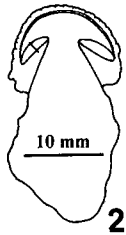
Die Ausbildung der Lamellen

Im Anschluß an die Entwicklung des Hymenophoralprimordiums beginnt die Ausbildung der Lamellen (Abb. 18-20). Im Hymenophoralprimordium entstehen gelbe bis bräunliche, radial angeordnete, senkrechte, dünne Platten in regelmäßigen Abständen von ca. 50-100 µm. Mit der Zeit werden diese Abstände 100-200 µm breit.

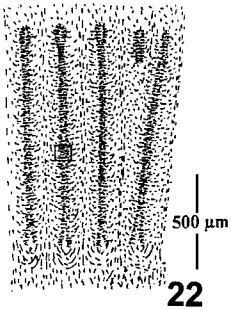
In diesem Stadium ist der zentrale Bereich der Lamellentrama, das primäre Mediostratum (Lohwag & Peringer 1937) der zukünftigen Lamellen, 15-25 µm breit und besteht aus 2.5-5 µm breiten, häufig verzweigten, dünnwandigen, farblos hyalinen, von der Huttrama zur Stieloberfläche verlaufenden, zylindrischen Hyphen. Zwischen den zylindrischen Hyphen liegen einzelne bis stellenweise ziemlich zahlreiche, gelbliche, degenerierende Hyphen. Im Vergleich mit dem primären Mediostratum ist das primäre Lateralstratum (Lohwag & Peringer 1937) relativ breit (ca. 25-30 µm). Dieses besteht aus dünnwandigen, farblos hyalinen, häufig verzweigten, eher unregelmäßig angeordneten, zylindrischen Hyphen. Die Trama der primären Lamelle ist nicht bilateral.

Die einander gegenüberliegenden, palisadenförmigen Hyphenenden in den jungen Hymenien benachbarter Lamellen sind zu Beginn ihrer Entwicklung nicht frei (Abb. 20), sondern mit gelben bis bräunlichen, unregelmäßig oder zum Mediostratum vertikal angeordneten Hyphen in den 40-60 µm breiten Bändern zwischen den beiden zukünftigen Lamellen verbunden, die später degenerieren. Die gelben Hyphen werden durch Septen von vitalen Hyphensegmenten des Hymenophoralprimordiums getrennt. Diese vitalen Hyphensegmente verzweigen sich später stark und bilden aus regelmäßigen, subterminalen bzw. subbasidialen Verzweigungen (Proliferationen) auf beiden Seiten der Lamellen junges Hymenium mit Basidien aus. Durch weiteres Wachsen des Hymeniums werden die degenerierenden Hyphen teilweise auseinander gezogen und zur zukünftigen Oberfläche des Hymeniums mehr oder weniger vertikal angeordnet (Abb. 23). Vermutlich halten die noch nicht vollständig degenerierten, gelben Hyphen einander gegenüber liegende junge Hymenien zusammen, so daß die jungen Basidien unregelmäßig geformt sind (Abb. 23). In weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadien (Abb. 24, 32) können nur noch gelegentlich Reste der degenerierten Hyphen beobachtet werden (Abb. 29-31, 34), später degenerieren sie vollständig. Dadurch trennen sich die primären Lamellen voneinander, das Hymenium wird frei (Abb. 34) und die jungen Basidien können sich ungehindert entwickeln. Erst während der fortgeschrittenen Ausbildung des Hymeniums werden die Lamellen mit zunehmender Größe bilateral (Abb. 25-26, 33-34). Am Ansatz der Lamellen am Hut ist der Raum zwischen den einzelnen Lamellen oft breiter, so daß die Lamellen dort entsprechend schmaler sind (Abb. 22, 25-28, 33).

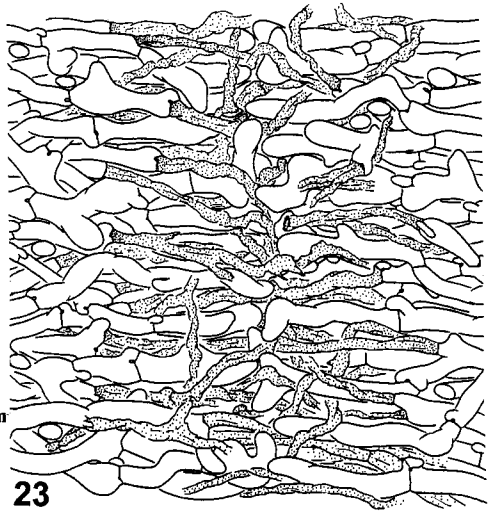
Innerhalb einer Lamelle ist das Hymenium vom Bereich an der Spitze des Stiels bis zum Hutrand und von der Lamellenschneide bis zum Lamellenansatz unterschiedlich weit entwickelt (Abb. 25-28). Am Hutrand ist die Lamellenbildung bereits abgeschlossen und die Lamellentrama schon bilateral, während sich in der Nähe der Stielspitze die Lamellen noch bilden und die Lamellentrama noch nicht bilateral ist. Während der Ausbildung der Lamellen schreitet die Entwicklung zur Lamellenschneide hin oder zur Huttrama hin oder in beide Richtungen fort (Abb. 22, 26-28).



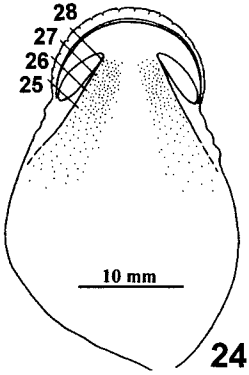
21



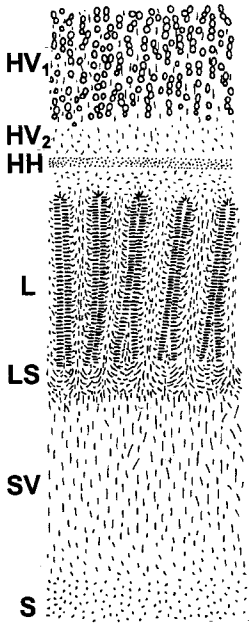
22



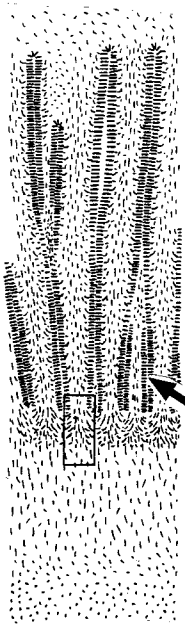
23



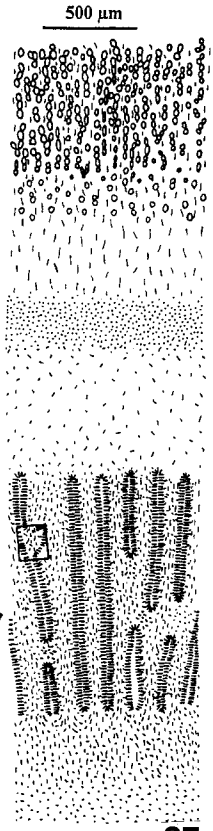
24



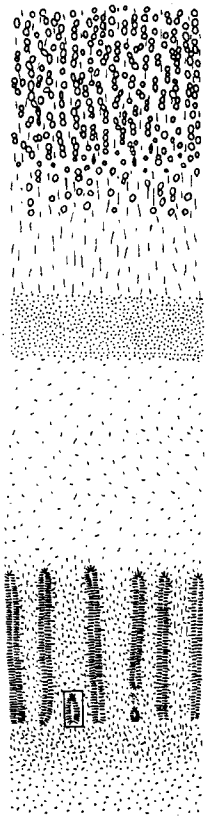
25



26



27



28

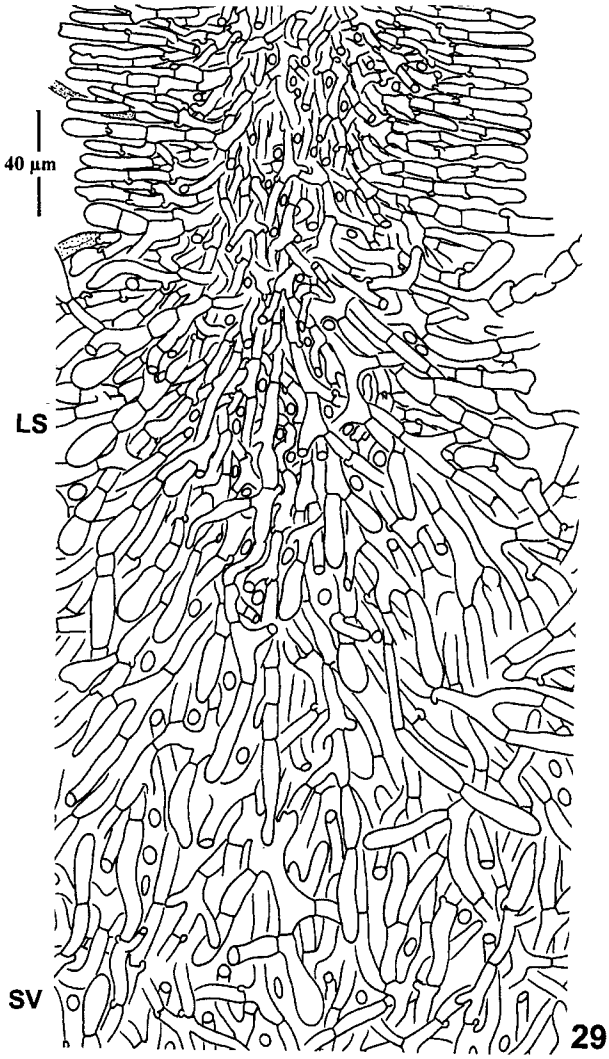


Abb. 29: Ausschnitt aus der Lamellenschneide (LS) in Abb. 26 mit anliegender Stielvolva (SV, i. e. der Manschette). Die punktierten Hyphensegmente (gelb gefärbt) degenerieren.

Abb. 21-28: Differenzierung der Lamellen bei *A. muscaria*, schematisch mit Ausnahme von Abb. 23. - Abb. 21: Radialer Längsschnitt durch einen jungen Fruchtkörper mit heranwachsenden Lamellen. - Abb. 22: Längsschnitt durch das primordiale Hymenophor in Abb. 21. - Abb. 23: Ausschnitt aus zwei einander gegenüber liegenden jungen Hymenien in Abb. 22. Die punktierten (gelb bis bräunlich gefärbten) Hyphen degenerieren. - Abb. 24: Radialer Längsschnitt durch ein bald ausgewachsenes Exemplar. - Abb. 25-28: Verschiedene Entwicklungsstadien der Lamellen eines jungen Hutes im Längsschnitt in der Richtung der Linien in Abb. 24, mit Hutvolva (HV_1 und HV_2) (in Abb. 26 nicht gezeichnet), Huthaut (HH), Lamellen (L), Lamellenschneiden (LS), Stielvolva (SV) und äußerem Teil des Stiels (S).

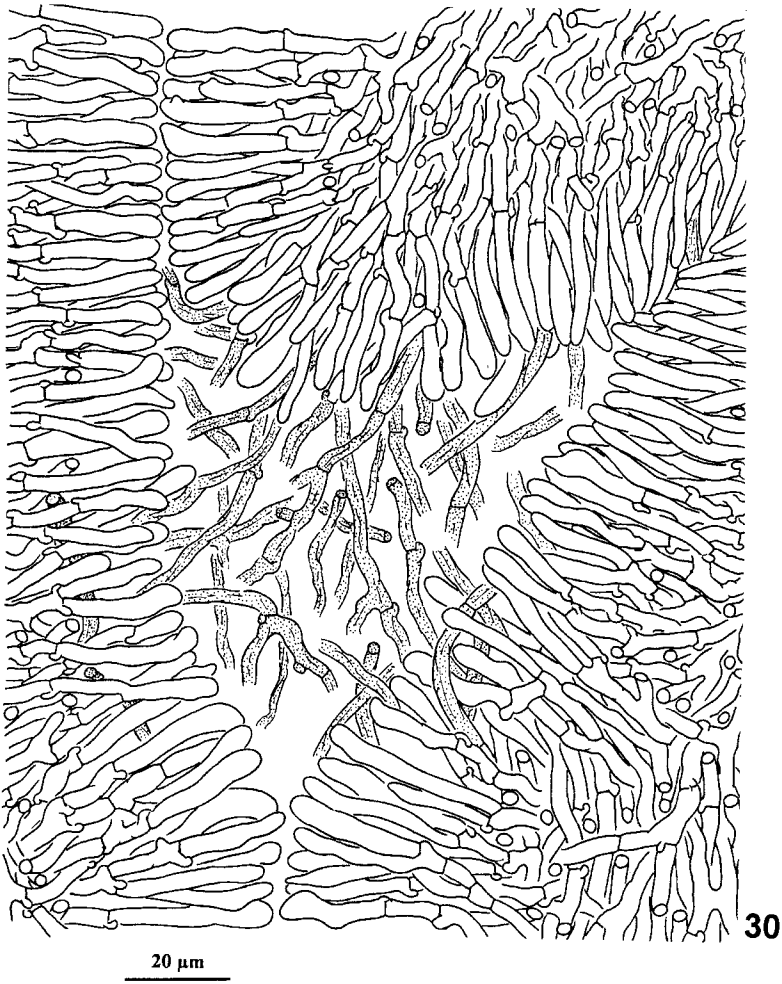


Abb. 30: Ausschnitt aus dem Hymenophoralprimordium aus Abb. 27 mit sich verzweigenden Lamellen. Oben rechts liegt der Initialbereich einer zusätzlichen Lamelle. Die punktierten Hyphen degenerieren.

Schließlich ist die ganze Lamelle ausgebildet. Anastomosierte Lamellen entstehen durch eine lokal frühzeitig abgebrochene Trennung der entsprechenden Bereiche der Lamellen.

Die Hyphen der Manschette (Stielvolva) sind verflochten mit den Hyphen der Lamellenschneide, die oft etwas angeschwollen sind. Daher ist die Schneide der Lamellen von der zukünftigen Manschette nicht abgegrenzt, wenn sie im Querschnitt des Hutes untersucht wird (Abb. 29). Im radialen Längsschnitt des Hutes ist diese

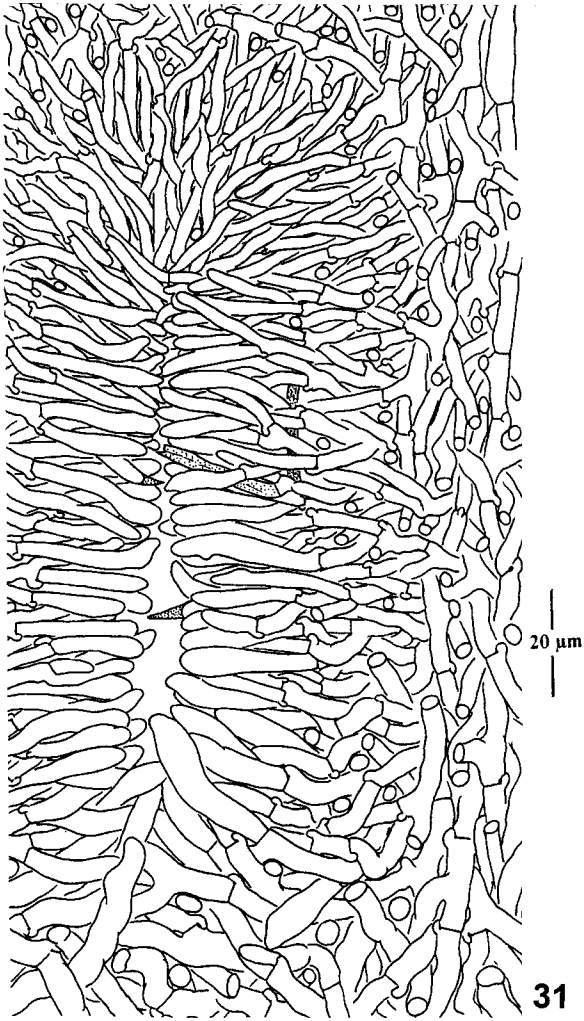
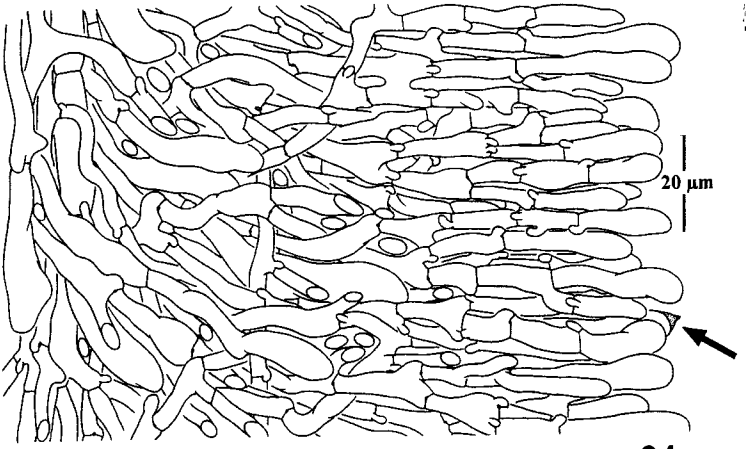


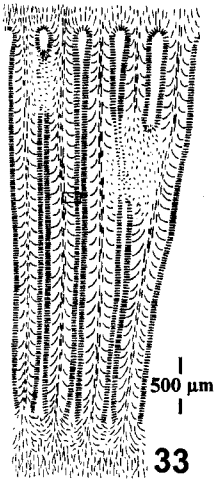
Abb. 31: Ausschnitt aus dem Hymenophoralprimordium aus Abb. 28 in der Nähe der Lamellenschneide mit dem Initialbereich eines Hymeniums. Die punktierten Hyphensegmente (gelb gefärbt) degenerieren.

Begrenzung jedoch deutlich erkennbar, weil die Hyphen der Lamellen und der Manschette dort in zwei unterschiedlichen Richtungen verlaufen (Abb. 36-37). Die Hyphen der Manschette in der Nähe des Hutrandes sind mit denen des Hutrandes und der Hutvolva verflochten (Abb. 38).

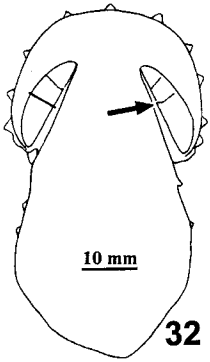
Manchmal können bei *A. muscaria* im Lamellenlängsschnitt zwischen Lamellen in der Nähe der Lamellenschneiden nicht mit der Huttrama verbundene Lamellenstücke beobachtet werden (Abb. 26, Pfeil). Diese „freien" Lamellenstücke sind mit den kurzen Lamellen verbunden (Abb. 32, Pfeil).



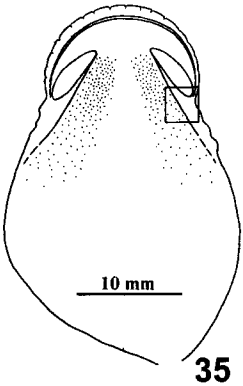
34



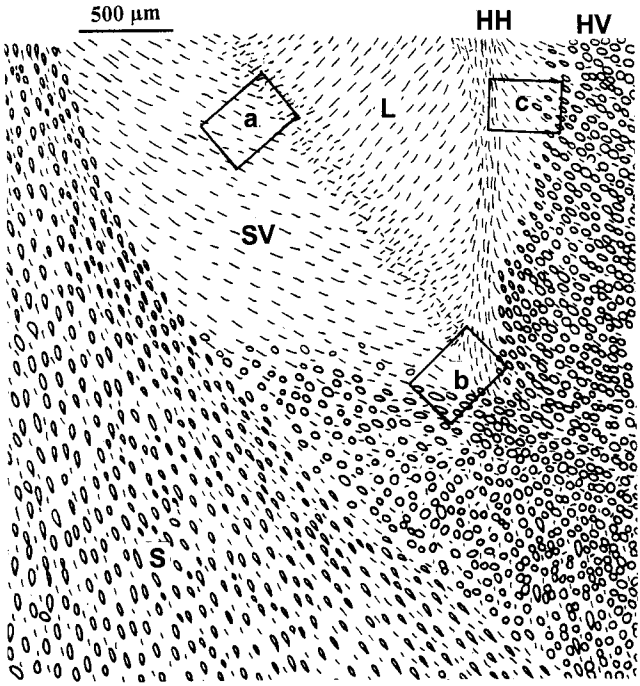
33



32



35



36

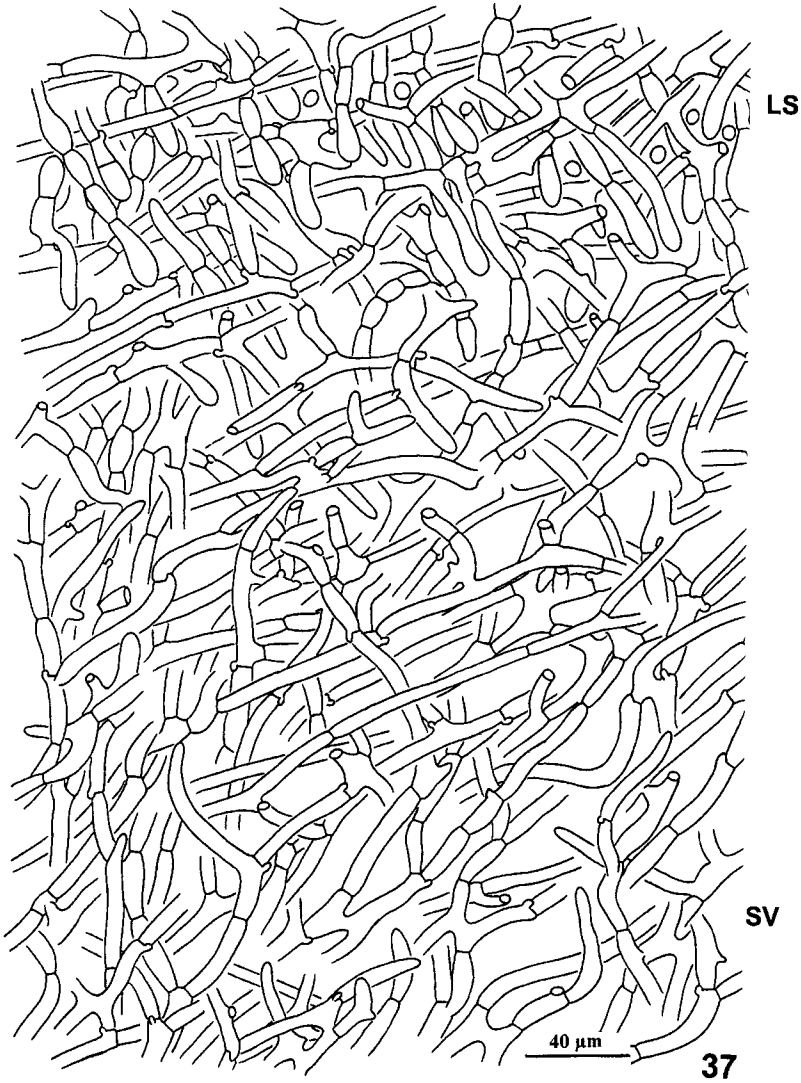


Abb. 37: Ausschnitt aus der Lamellenschneide (LS) mit anliegenden Hyphen der Stielvolva (SV) in Abb. 36/a.

Abb. 32-34: Junge Lamellen von *A. muscaria*, schematisch mit Ausnahme von Abb. 34. - Abb. 32: Radialer Längsschnitt durch einen fast ausgewachsenen Fruchtkörper. Schneide der Zwischenlamellen manchmal proximal mit einem kleinen Anhängsel auslaufend (Pfeil). - Abb. 33: Längsschnitt durch junge Lamellen in Abb. 32. - Abb. 34: Ausschnitt aus einer Lamelle in Abb. 33. An der Oberfläche des Hymeniums sind nur wenige Reste der degenerierten Hyphen zu sehen (Pfeil). - Abb. 35-36: Verschiedene Hyphengeflechte am Hutrand eines fast völlig ausdifferenzierten Fruchtkörpers von *A. muscaria*, schematisch. - Abb. 35: Radialer Längsschnitt des Fruchtkörpers. - Abb. 36: Ausschnitt aus dem Fruchtkörper in Abb. 35 mit Hutvolva (HV), Huthaut (HH), Lamellen (L), Stielvolva (SV) und Stiel (S). Für die Ausschnitte a-c siehe Abb. 37-39.

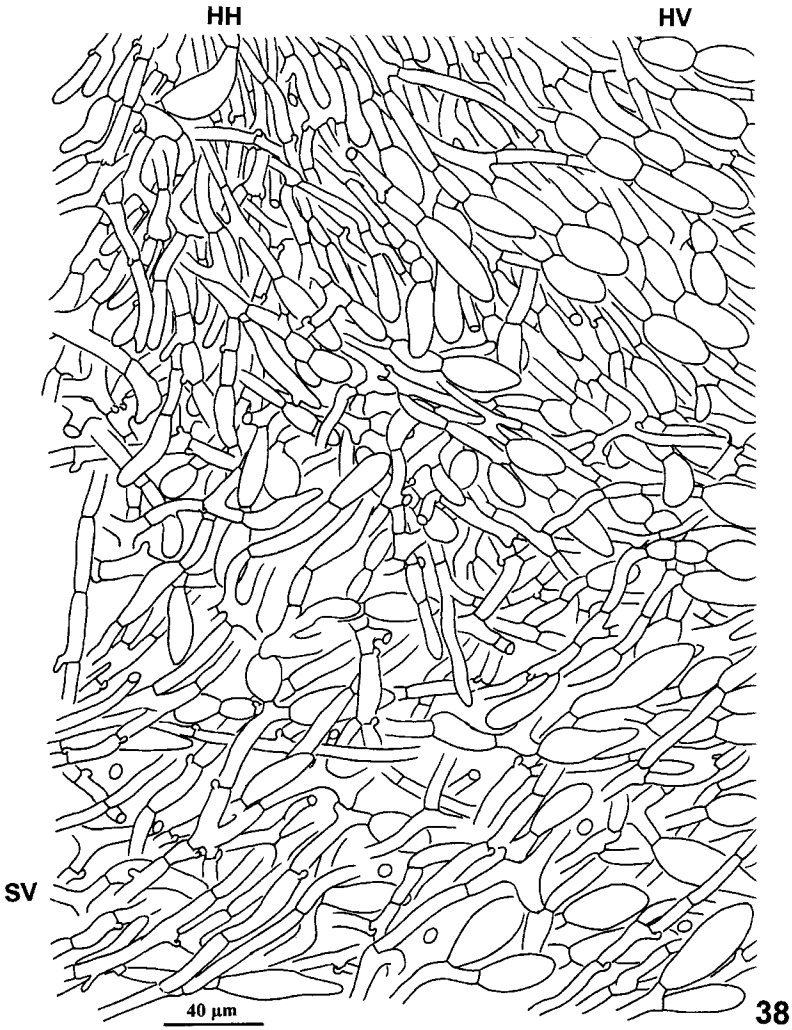
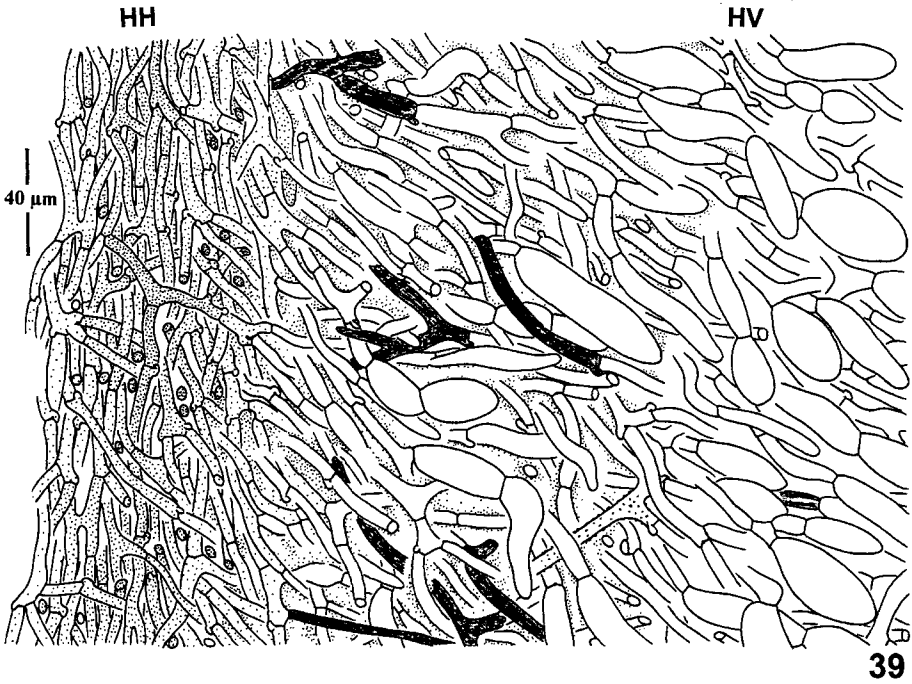


Abb. 38: Ausschnitt aus dem Hutrand mit Huthaut (HH), Hutvolva (HV) und Stielvolva (SV) in Abb. 36/b.

Das Wachstum des jungen Fruchtkörpers

Mit fortschreitender Entwicklung nimmt das Volumen aller Teile des jungen Fruchtkörpers zu. Die Elemente der Volva auf dem ausgereiften Hut sind im Vergleich zu denjenigen auf dem jungen Hut stark aufgeblasen (vgl. Abb. 11-12 und 39-41). In der Nähe des Hutrandes sind auch einige Elemente der Stielvolva angeschwollen (Abb. 36, 38). Die Lamellen wachsen in älteren Stadien hauptsächlich durch Zellstreckung und -anschwellung (vgl. Abb. 34 und Abb. 48).



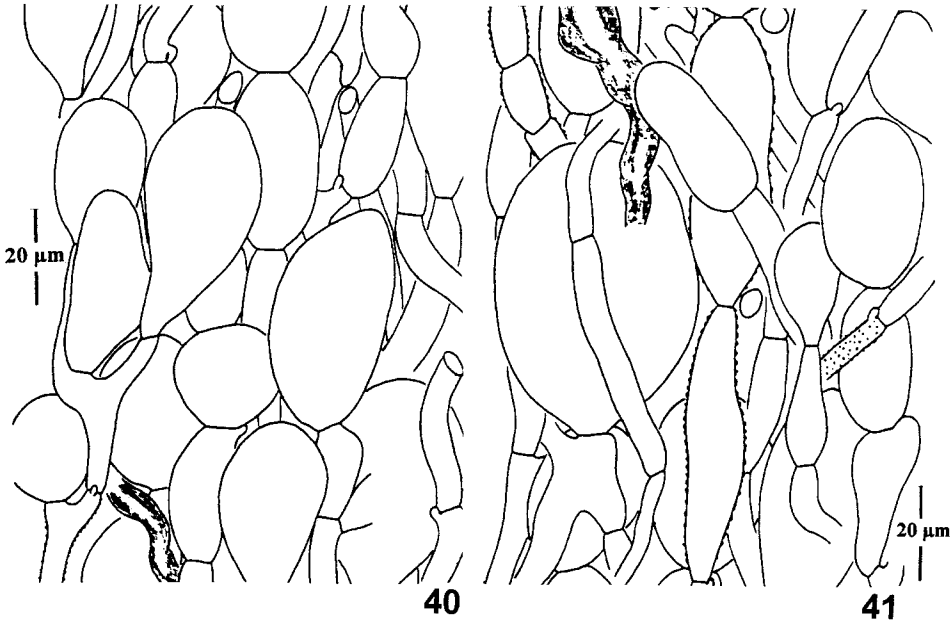
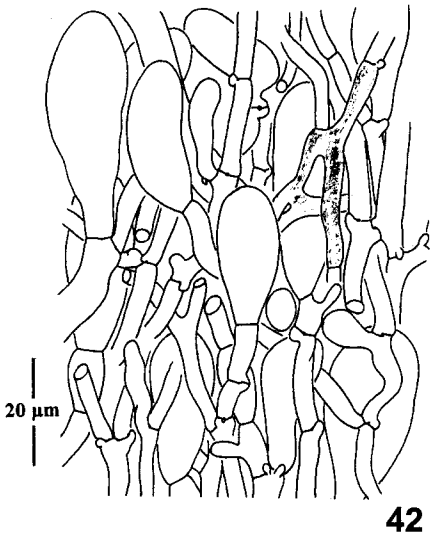
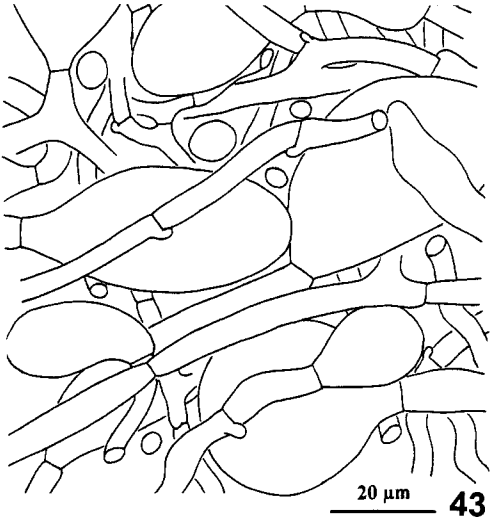
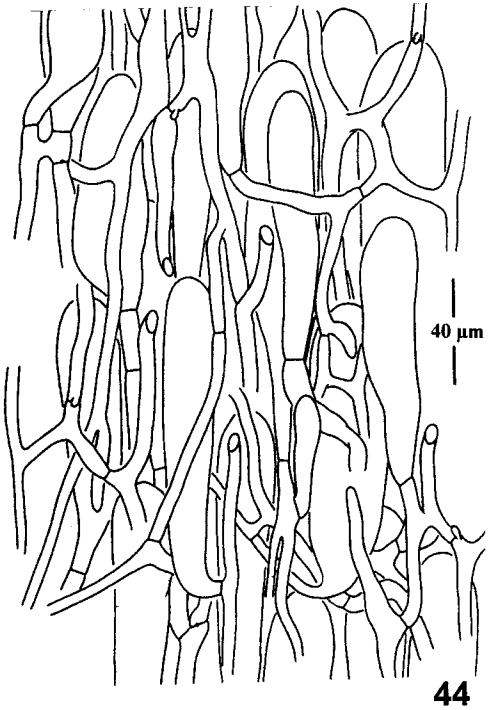


Abb. 39: Ausschnitt aus der Basis der Hutvolva (HV) in der Nähe des Hutrandes mit Huthaut (HH) in Abb. 36/c. Die Hyphen der Volvabasis sind etwas verschleimt, einige besitzen lichtbrechenden Inhalt (schattiert). - Abb. 40-41: Ausschnitte des Längsschnitts eines Volvarestes von der Hutmitte eines ausgereiften Fruchtkörpers von *A. muscaria*; Abb. 40: aus der oberen Hälfte, Abb. 41: aus der Basis.







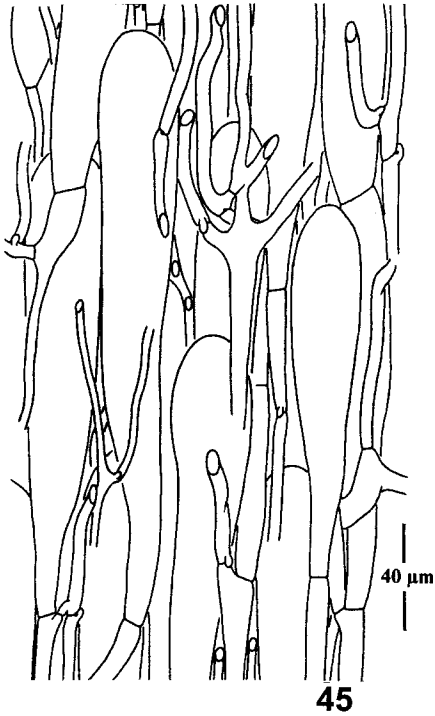
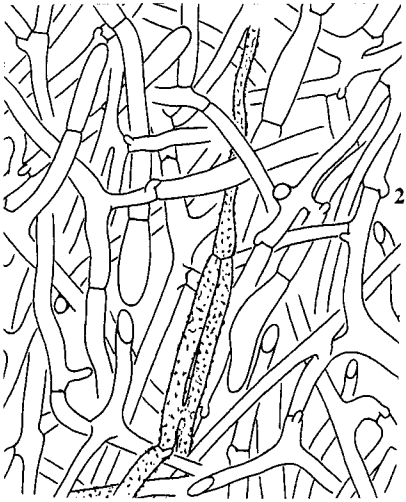
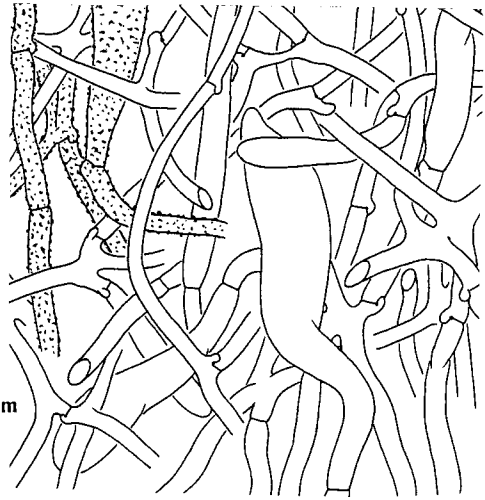


Abb. 42-45: Ausschnitte aus der Trama und dem Mark des Stiels von *A. muscaria*. - Abb. 42: Ausschnitt aus der Stieltrama in der Nähe der Stieloberfläche eines fast ausgewachsenen Fruchtkörpers in Abb. 24. - Abb. 43: Ausschnitt aus dem Stielmark in Abb. 24. - Abb. 44: Ausschnitt aus der Stieltrama in Abb. 32. - Abb. 45: Ausschnitt aus der Stieltrama in der Mitte zwischen der Stielspitze und dem Bulbus eines ausgereiften Fruchtkörpers.





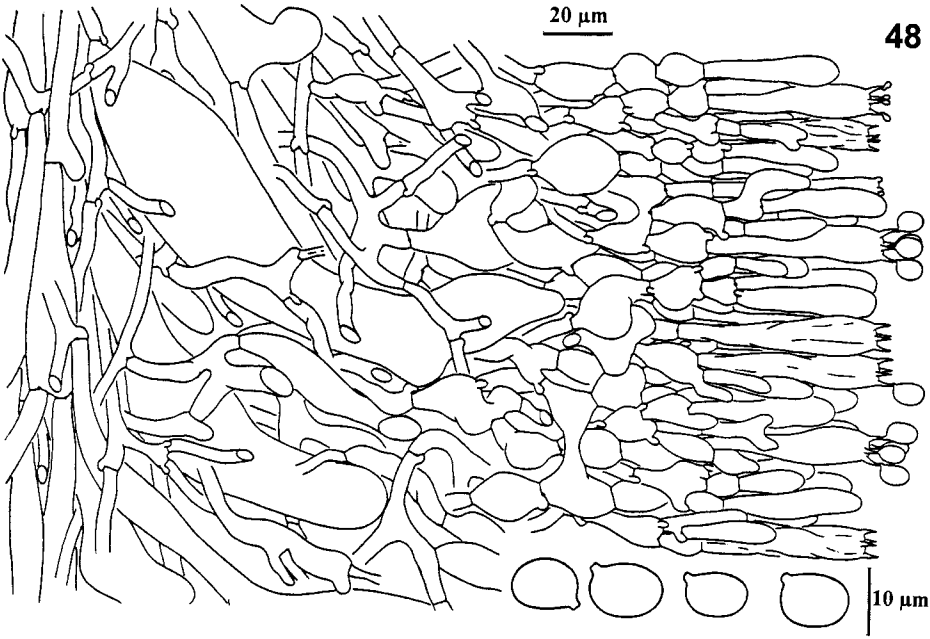
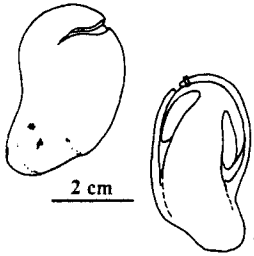
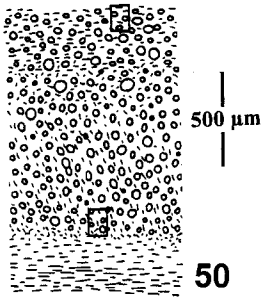
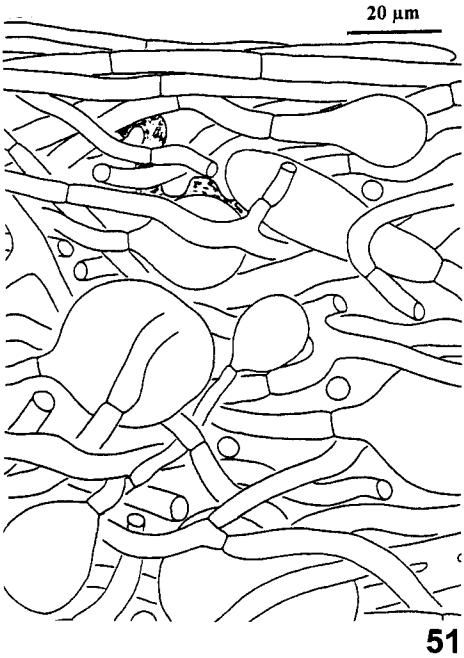


Abb. 46-47: Details der Manschette eines reifen Fruchtkörpers von *A. muscaria* im radialen Längsschnitt. - Abb. 46: Ausschnitt aus der Trama. - Abb. 47: Ausschnitt aus der Unterseite. - Abb. 48: Ausschnitt aus einem Längsschnitt einer Lamelle mit Mediostratum, Lateralstratum, Subhymenium und Hymenium sowie Basidiosporen eines reifen Fruchtkörpers.







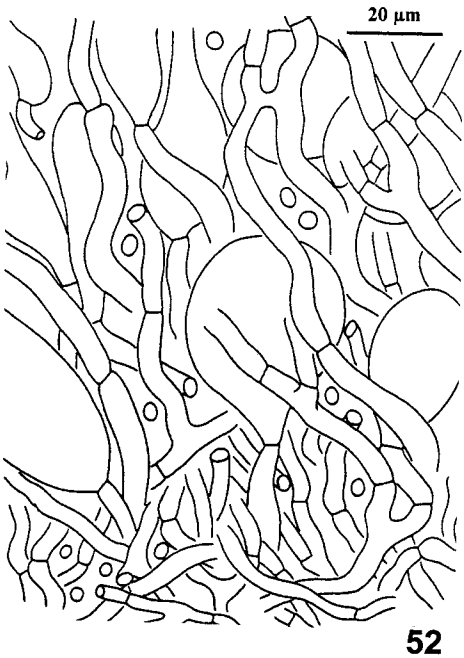


Abb. 49-52: Das „Velum universale" von *A. umbrinolutea*. - Abb. 49: Habitus und Längsschnitt eines jungen Fruchtkörpers. - Abb. 50: Ausschnitt aus dem „Velum universale" bzw. der zukünftigen Volva des Fruchtkörpers in Ab. 49. - Abb. 51: Ausschnitt aus der Oberfläche des „Velum universale" in Abb. 50. - Abb. 52: Ausschnitt aus der inneren Seite des „Velum universale" in Abb. 50.

In einem fast ausgewachsenen Exemplar, wie es in Abb. 35 dargestellt ist, sind zahlreiche Terminalzellen in der Stieltrama ausgebildet, die als „pressure cells" (Bas 1969) oder „acrophysalides" (Bas 1975) bezeichnet werden. Diese Terminalzellen treten zuerst im Stiel auf, später bilden sie sich auch in der Hut- und Lamellentrama (siehe auch Bas 1975). Sie sind in der Stieltrama mehr oder weniger vertikal, im Stielmark eher unregelmäßig angeordnet (Abb. 42-43).

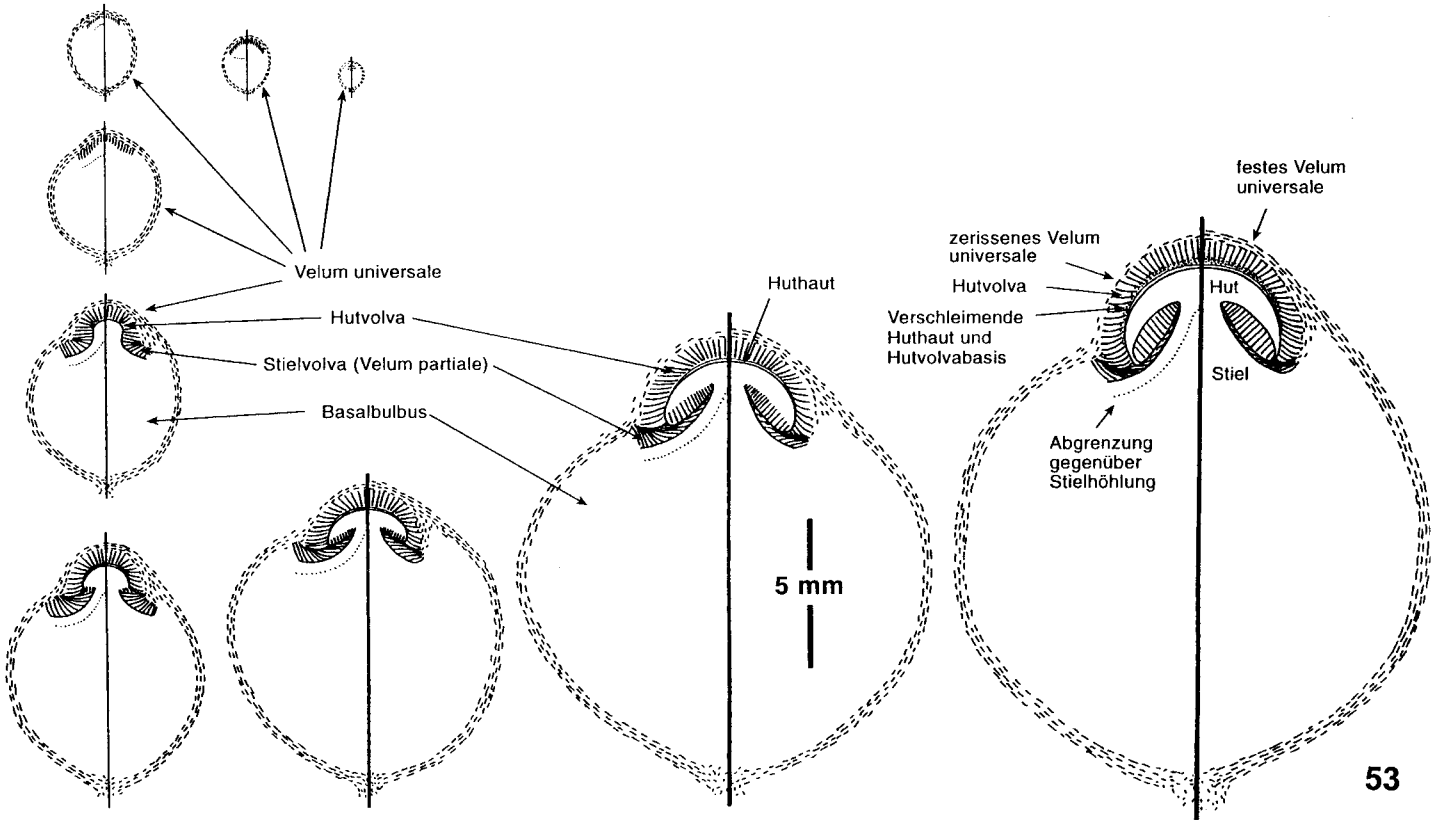


Abb. 53: Schematische Darstellung junger bis weiter entwickelter Fruchtkörperprimordien von *A. muscaria* (links in jedem Stadium) und *A. phalloides* (rechts). Die Striche zeigen die Wuchsrichtung der Hyphen. Fortsetzung siehe Abb. 54.

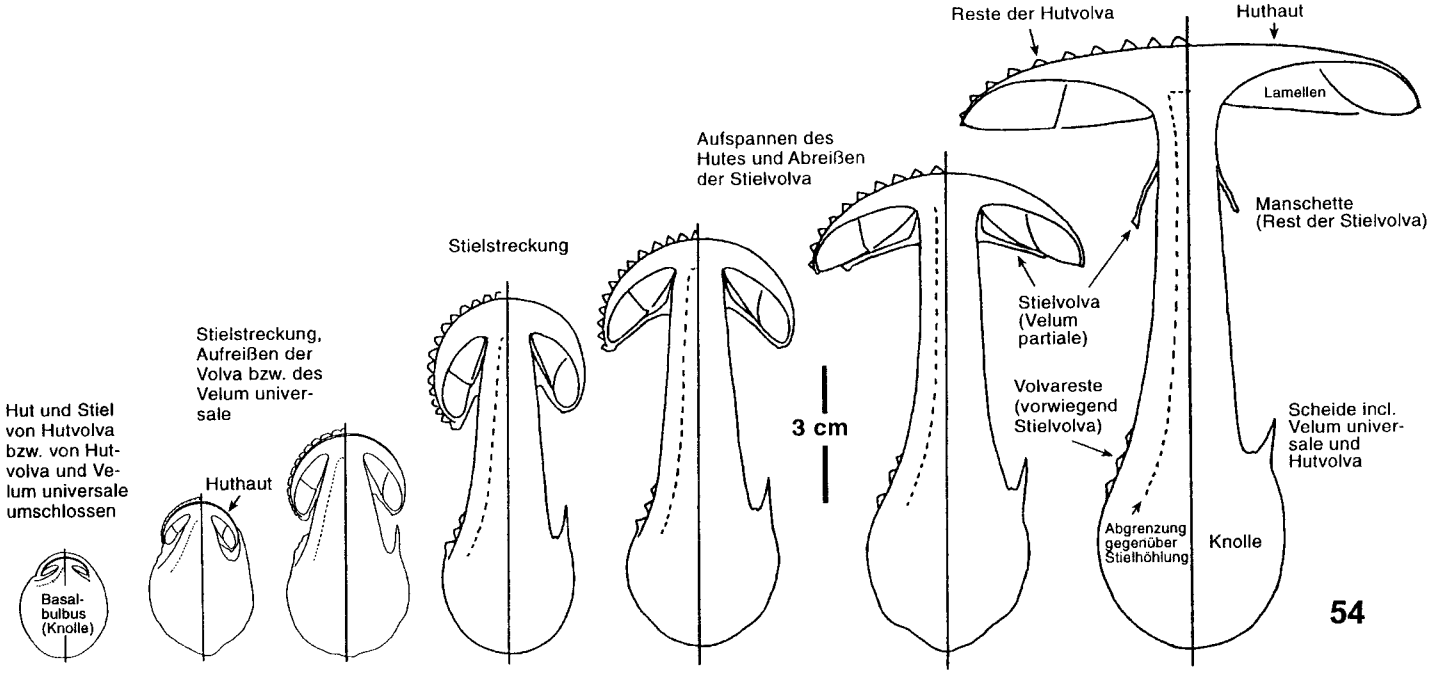


Abb. 54: Schematische Darstellung der Entwicklungsstadien junger bis ausgewachsener Fruchtkörper von *A. muscaria* (links in jedem Stadium) und *A. phalloides* (rechts).

Die Streckung des Stiels und das Aufspannen des Hutes

Durch Anschwellung und Streckung der Terminalzellen im Hyphengeflecht des Stiels (vgl. Abb. 42, 44, 45) und wahrscheinlich auch durch Zellteilungen streckt und verdickt sich der Stiel. So entfernt sich der Hut immer mehr von der Knolle an der Stielbasis (siehe auch Bas 1969: 300-301). Während der akropetal fortschreitenden Streckung des Stiels und dem etwas später erfolgenden hyponastischen Aufspannen des Hutes wird die Stielvolva durch ihre Hyphenverflechtung mit den Lamellenschneiden und dem Hutrand nach oben gezogen und löst sich von der Stieloberfläche größtenteils ab. Beim Aufspannen des Hutes wird die Stielvolva zuerst vom mittleren Bereich der Lamellenschneiden, dann bis zum Hutrand abgetrennt. Zum Schluß reißt die Stielvolva vollständig von den Lamellenschneiden ab und hängt als Manschette im oberen Bereich des Stiels. Die reife Manschette besteht überwiegend aus mehr oder weniger radial angeordneten, zylindrischen Hyphen vermischt mit meist kaum angeschwollenen Terminalzellen, die aber an der unteren Oberfläche aufgeblasen und keulig bis spindelförmig sind (Abb. 46-47; vgl. auch Bas 1969: 317). Die Oberseite der Manschette ist stark verschleimt und zeigt keine angeschwollenen Zellen.

Während der Streckung des Stiels nimmt das Hutvolumen zu. Durch die zunehmende Oberfläche des Hutes wird die Hutvolva in warzige bis kegelige Stücke zerrissen und sitzt als weiße, cremefarbene bis gelbliche Warzen dem Hut lose auf. Kleine Teile der Stielvolva bleiben auf der knolligen Stielbasis als Warzen zurück. Das echte Velum universale, das aus dem primordialen Velum universale hervorgegangen ist, trägt, wenn überhaupt, nur einen kleinen Teil des Hyphengeflechts der Warzen an der Stielbasis bei.

Bald nach dem Aufspannen des Hutes und der Ablösung der Manschette sporulieren die Basidien. Die reifen Sporen sind farblos hyalin, nicht amyloid, elliptisch bis breit elliptisch und (9-)9.5-12.5(-13.5) × (6-)7-8.5(-9) µm groß (Abb. 48).

Das „Velum universale" von *Amanita umbrinolutea*

Bei *A. umbrinolutea* besteht die Scheide, die meist mit dem „Velum universale" gleichgesetzt wird, aus zwei Schichten (Abb. 49-50). Die obere Schicht aus peripher verlaufenden Hyphen und angeschwollenen Zellen (Abb. 51) entwickelt sich sehr wahrscheinlich aus dem eigentlichen, dem primordialen Velum universale, während die untere Schicht mit zur Hutoberfläche fast vertikal angeordneten Elementen (Abb. 52) der primordialen Hutvolva entsprechen dürfte.

Diskussion

Die teilweise widersprüchlichen Angaben zur Fruchtkörperentwicklung von *Amanita*-Arten, die in der umfangreichen Literatur zu diesem Thema zu finden sind, werden im folgenden anhand der vorgestellten Ergebnisse diskutiert.

Im primordialen Bulbus gibt es neben zylindrischen Hyphen bereits zahlreiche angeschwollene Zellen. Diese dimorphe Struktur des Bulbus ist charakteristisch für *Amanita*-Arten und wurde bereits von verschiedenen Autoren bemerkt (z. B. de Bary 1866, 1884; Brefeld 1877; Reijnders 1963; Bas 1975). Atkinson (1914: 374) hat lufthaltiges „Gewebe" im Primordium bei *A. vaginata* beobachtet. Vermutlich entspricht dieses „Gewebe" der oben erwähnten Struktur.

Brefeld (1877: 123) beobachtete, daß die Bildung des Hutes bereits bei sehr jungen Anlagen bemerkbar ist als eine lokal eng begrenzte, äußerst lebhafte Entwicklung neuer feiner Hyphenelemente, die aus dem Primordium des Stiels herauswachsen. Atkinson (1914: 375) ist der Meinung, daß der primordiale Stiel in einem jungen Stadium (i.e. seine Abb. 2) nicht mit dem primordialen Hut verbunden sei. Die Verbindung erfolgt seiner Meinung nach erst später durch Differenzierung eines vorher nicht differenzierten Hyphengeflechts. Die vorliegende Untersuchung zeigt jedoch, daß der primordiale Hut von Anfang an mit dem primordialen Stiel verbunden ist. Die Autoren der vorliegenden Arbeit vermuten, daß die Abb. 2 von Atkinson (1914) keinen medianen Längsschnitt zeigt, sondern daß ein sagittaler Längsschnitt photographiert wurde.

Nach Lohwag (1941: 97) wird das sogenannte Velum universale („Teleoblem" von Atkinson 1914) nur vom Hut ausgebildet und ist an der Stielknolle festgewachsen. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß das primordiale Velum universale das gesamte Primordium überzieht (Abb. 1) und sein oberer Teil bei *A. muscaria* während der Entwicklung des Fruchtkörperprimordiums zerreißt. Die Volvareste auf dem Hut und an der Stielbasis stammen hauptsächlich jeweils von der Hutvolva und der Stielvolva. Das Vorhandensein einer sogenannten Bulbusvolva (Lohwag 1926: 161) konnten die Autoren nicht bestätigen. Das primordiale Velum universale der Arten mit Scheide, wie z. B. *A. umbrinolutea*, wird wahrscheinlich zu einem Teil der Scheide. Die Zweischichtigkeit der Volva, hier gezeigt für *A. umbrinolutea*, wurde bei *Amanita*-Arten häufig beobachtet (Atkinson 1914; Corner & Bas 1962; Yang 1997). Das primordiale Velum universale und die Hutvolva verflechten sich dicht während der Entwicklung. Zum Schluß werden sie von dem Hut durchbrochen und bleiben als Scheide an der Stielbasis zurück. Es ist sehr schwer oder oft sogar unmöglich, ohne Untersuchung der Fruchtkörperentwicklung das echte Velum universale von der Hut- und Stielvolva zu unterscheiden.

Lohwag (1926, 1933, 1934, 1941) nimmt an, daß die Manschette von *Amanita* im wesentlichen von der Lamellentrama gebildet wird. Reijnders (1986) weist jedoch darauf hin, daß bei den von ihm untersuchten *Amanita*-Arten keine Hyphen von dem Hymenophor in die Manschette hinein wachsen. Nach den hier vorgelegten Untersuchungen geht die Manschette des ausgereiften Fruchtkörpers von *A. muscaria* zum großen Teil aus der Stielvolva hervor. Das sogenannte Lipsanenchym (Reijnders, 1963) oder Grundgewebe („fundamental tissue" nach Atkinson 1914; „ground tissue" nach Corner 1994) zwischen dem jungen Hymenophor und dem jungen Stiel wird hauptsächlich von Stielvolvahyphen gebildet und besteht nur teilweise aus Hyphen der Lamellenschneide. Bei *A. muscaria* ist die Oberseite der Manschette des ausgereiften Fruchtkörpers stark verschleimt und weist, wenn überhaupt, nur wenige Re-

ste der Lamellenschneide auf. Am reifen Fruchtkörper sind auf der Oberfläche des unteren Teils des Stiels einzelne Reste der Unterseite der Manschette zu sehen.

Bas (1969: figs. 8-9) hat für *A. muscaria* und andere *Amanita*-Arten einen zwischen der zukünftigen Manschette und dem Stiel liegenden „inner volval limb" (*limbus internus volvae*) schematisch dargestellt. In den verschiedenen Stadien der Fruchtkörperentwicklung von *A. muscaria* konnten die Autoren jedoch neben der Stielvolva kein weiteres Hyphengeflecht zwischen den Lamellen und der Oberfläche des Stiels abgrenzen. Offensichtlich geht der oft aus zahlreichen angeschwollenen Zellen bestehende Manschettenrand von *A. muscaria* im wesentlichen wie die Manschette aus der Stielvolva hervor (vgl. Abb. 36-38). Manchmal sind Warzen an der Unter- oder Oberseite des Manschettenrandes zu sehen. Die der Unterseite gehören ursprünglich zur Stielvolva, die der Oberseite können teilweise aus der Hutvolva stammen.

Nach Corner (1994) entwickeln sich die Lamellen von *Amanita*-Arten unter der Huttrama zur Stieloberfläche hin aus nach unten wachsenden Hyphenenden, wie sonst bei Blätterpilzen üblich. Die vorliegende Untersuchung zeigt jedoch, daß sich die Lamellen bzw. das Hymenophor innerhalb des vorher angelegten Hymenophoralprimordiums bilden. Vor der Ausbildung der Lamellen entstehen gelbe bis bräunliche Hyphen im Hymenophoralprimordium, die in frischem Material ohne Färbung deutlich gesehen werden können. Wenn das Präparat jedoch zur Kontrastierung gefärbt ist, wird es schwer, sie von den normalen Hyphen lichtmikroskopisch zu unterscheiden. Brefeld (1877) hat keine degenerienden Hyphen im primordialen Hymenophor von *A. muscaria* beobachtet. De Bary (1866, 1884) fand bei *A. rubescens* zwischen je zwei jungen Lamellenplatten schmale, lufthaltige Gewebebänder, welche nicht mitwachsen, sondern verschwinden und hierdurch die Lamellenflächen voneinander trennen. Atkinson (1914), Reijnders (1963) und Reijnders & Stalpers (1992) haben ebenfalls degenerierende Hyphen im primordialen Hymenophor und zwischen den Lamellen beobachtet. Die selektive Degeneration der Hyphen im Hymenophoralprimordium spielt bei der Ausbildung der Lamellen vermutlich eine wichtige Rolle (siehe auch Lu 1991; Umar & van Griensven 1997).

Nach Gorovoj (1985, 1989) differenzieren sich akropetale und interkalare Hyphenzellen zu Basidien. Seine sogenannte Interobasidienbildung haben die Autoren an *A. muscaria* und anderen untersuchten Arten jedoch nicht beobachtet.

De Bary (1866, 1884), Brefeld (1877) und Corner (1994) sind der Meinung, daß sich der Hutrand durch Randwachstum zentrifugal ausbreitet und die Lamellen an der Hutunterseite zentrifugal (d. h. zur Stieloberfläche hin) ausgebildet werden. Das würde bedeuten, daß der Hutrand und die Lamellenschneide zuletzt gebildet werden. Dieses kann durch die hier vorgestellten Beobachtungen nicht bestätigt werden. Der Hut wird der Ansicht der Autoren nach durch interkalares Wachstum ausgebildet, so daß Lamellenbereiche am Hutrand oft früher entstanden sind als solche in der Nähe der Stielspitze (vgl. Abb. 25-28). Interessanterweise befindet sich auch die im radialen Längsschnitt sichtbare, höchste Ausdehnung reifer Lamellen bei *Amanita*-Arten gewöhnlich in der Nähe des Hutrandes und nicht in der Nähe der Stielspitze (siehe z. B. Phillips 1990: 15). Diese Tatsache könnte mit der längeren Zeitspanne, während der sich die randlichen Bereiche der Lamellen entwickeln können, erklärt

werden. Das Hymenium von *A. muscaria* kann sich zur Stieloberfläche hin oder zur Huttrama hin oder in beide Richtungen bilden. Später wachsen die Lamellen akropetal, deshalb sehen die Lamellenschneiden jünger aus. Diese sind jedoch keine Initialbereiche der Lamellen (vgl. Dörfelt 1982, 1984 für *Xerula*-Arten; Moore 1987 und Lu 1991 für *Coprinus cinereus*; Chiu & Moore 1990 für *Volvariella bombycina*).

Ob die Lamellenschneide vom Anfang ihrer Bildung an frei ist oder nicht, ist stark umstritten. De Bary (1866, 1884), Brefeld (1877), Atkinson (1914), Reijnders (1963, 1986), Bas (1969; 1975), Gorovoj (1984), Reijnders & Stalpers (1992) u.a. sind der Meinung, daß die Lamellen zu Beginn ihrer Entwicklung mit der Huttrama auf der einen Seite und mit der primordialen Stielvolva (dem Lipsanenchym von Reijnders) auf der anderen Seite verbunden sind. Lohwag (1933, 1934) und Corner (1994) widersprechen dem. Sie zeigen, daß die Hyphen der Lamellenschneide und die des „Grundgewebes" (der primären Stielvolva) ineinander wachsen, so daß die Lamellenschneide mit der Stielvolva verwachsen erscheint. Die vorliegenden Untersuchungen können Corners (l. c.) Beobachtung zwar bestätigen, die schmalen, jungen Hyphensegmente an der Schneide (siehe unterer Teil der Abb. 4 von Corner 1994) wurden bei *A. muscaria* jedoch nicht gesehen.

Basierend auf den hier dargestellten Untersuchungen unterschiedlicher Entwicklungsstadien von *A. muscaria* und mehreren hier nicht im Detail dokumentierten Entwicklungsstadien von *A. excelsa*, *A. phalloides* und *A. umbrinolutea* wird der Entwicklungsprozeß anhand der zwei Beispiele *A. muscaria* und *A. phalloides*, Repräsentanten der zwei Hauptgruppen der Gattung, in Abb. 53 und 54 schematisch zusammengefaßt.

Danksagung

Unser herzlicher Dank für interessante Diskussionen und Korrekturlesen gilt Frau Dr. M. Piepenbring. Bei Frau L. Kisimova-Horovitz bedanken wir uns für die Übersetzung der russischen Literatur. Der erste Autor dankt der Friedrich Naumann-Stiftung für die finanzielle Unterstützung.

Literatur

ATKINSON, G. F. (1914): The development of *Amanitopsis vaginata*. - Ann. Mycol. **12**: 369-392.

BARY, A. DE (1866): Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. - Wilhelm Engelmann Verlag, Leipzig.

BARY, A. DE (1884): Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien. - Wilhelm Engelmann Verlag, Leipzig.

BAS, C. (1969): Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella*. - Persoonia **5**: 285-579.

BAS, C. (1975): A comparison of *Torrendia* (Gasteromycetes) with *Amanita* (Agaricales). - In: BIGELOW, H. E. & H. D. THIERS (eds.): Studies on higher fungi. - Beih. Nova Hedwigia **51:** 53-60.

BREFELD, O. (1877): Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. III Heft: Basidiomyceten I. - Arthur Felix Verlag, Leipzig.

CHIU, S. W. & D. MOORE (1990): Development of the basidiome of *Volvariella bombycina*. - Mycol. Res. **94**: 327-337.

CORNER, E. J. H. (1994): The development of the gills in *Amanita rubescens* (Fr.) S. F. Gray. - Nova Hedwigia **58**: 145-152.

CORNER, E. J. H. & C. BAS (1962): The genus *Amanita* in Singapore and Malaya. - Persoonia **2:** 241-304.

DÖRFELT, H. (1982): Die Fruchtkörperentwicklung von *Xerula radicata* (Basidiomycetes/ Agaricales). - Flora **172:** 533-561.

DÖRFELT, H. (1984): Untersuchungen zur Fruchtkörperentwicklung und zur submikroskopischen Struktur von *Xerula pudens*. - Nova Hedwigia **40:** 207-240.

DÖRFELT, H. & H. GÖRNER (1989): Die Welt der Pilze. - Verlag Harri, Frankfurt am Main.

FAYOD, V. (1889): Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinés. - Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 7, **9:** 181-411.

GÄUMANN, E. (1926): Vergleichende Morphologie der Pilze. - Gustav Fischer Verlag, Jena.

GOROVOJ, L. F. (1984): Particularity of fruit body ontogenesis of *Amanita* (Pers.: Fr.) Hook. - Mikol. Fitopatol. **18** (5): 366-371. (auf russisch)

GOROVOJ, L. F. (1985): Development of hymenophore in *Amanita* (Pers.: Fr.) Hook. - Mikol. Fitopatol. **19** (5): 369-375. (auf russisch)

GOROVOJ, L. F. (1989): Ontogenetic features of the *Amanita* species. - In: KALAMEES, K. (ed.): Abstracts of the tenth congress of European mycologists: 38, Institute of Zoology and Botany of the Estonian Academy of Sciences, Tallinn.

LOHWAG, H. (1926): Die Homologien im Fruchtkörperbau der Höheren Pilze. - Biol. Gen. **2:** 148-182.

LOHWAG, H. (1933): Zur Kenntnis der Manschette von *Amanita*. - Ann. Mycol. **31:** 126-133.

LOHWAG, H. (1934): Mykologische Studien. IX. Über die Fruchtkörperentwicklung der Geastraceae. - Beih. Bot. Centralbl. **52**: 269-289.

LOHWAG, H. (1941): Anatomie der Asco- und Basidiomyceten. - In: LINSBAUER, K., G.

TISCHLER & A. PASCHER (Hrsg.): Handbuch der Pflanzenanatomie. Band VI, Abt. II, Teilbd. 3, c. - Verlag der Gebrüder Borntraeger, Berlin.

LOHWAG, H. & M. PERINGER (1937): Zur Anatomie der Boletaceae. - Ann. Mycol. **35:** 295-331.

LU, B. C. (1991): Cell degeneration and gill remodelling during basidiocarp development in the fungus *Coprinus cinereus*. - Canad. J. Bot. **69:** 1161-1169.

MAO, X. L. (1991): Distribution patterns of *Amanita* in Xizang (Tibet). - Acta Mycol. Sinica **10:** 288-295.

MIMS, C. W. & F. SEABURY (1989): Ultrastructure of tube formation and basidiospore development in *Ganoderma lucidum*. - Mycologia **81:** 754-764.

MOORE, D. (1987): The formation of agaric gills. - Trans. Brit. Mycol. Soc. **89:** 105-108.

PHILLIPS, R. (1990): Der Kosmos-Pilzatlas. - 2. Aufl. - Franckh-Kosmos Verlag, Stuttgart.

REIJNDERS, A. F. M. (1963): Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. - Junk, Den Haag.

REIJNDERS, A. F. M. (1986): Development of the primordium of the carpophore and the veil. In: SINGER, R.: The Agaricales in modern taxonomy: 20-32. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.

REIJNDERS, A. F. M. & J. A. STALPERS (1992): The development of the hymenophoral trama in the Aphyllophorales and the Agaricales. - Stud. Mycol. **34:** 1-109.

UMAR, M. H. & L. J. L. D. VAN GRIENSVEN (1997): Morphogenetic cell death in developing primordia of *Agaricus bisporus*. - Mycologia **89:** 274-277.

YANG, Z. L. (1997): Die *Amanita*-Arten von Südwestchina. - Bibl. Mycol. **170:** 1-240.

Received 17 December 1997, accepted in revised form 8 August 1998.