

ENKELE OPMERKINGEN
OVER OMGEKEERDE HOEDEN OP AGARICACEAE
EN CANTHARELLACEAE

L. S. WILDERVANCK
(Groningen)

(ingekomen 11 februari 1958)

Bij talrijke *Agaricaceae* wordt het verschijnsel beschreven van het voorkomen van één of meer omgekeerde hoedjes op de hoed der „moederpaddestoel”. Deze kunnen zeer verschillend van vorm zijn en solitair voorkomen of in groter aantal, waarbij men, meestal dicht bij elkaar, verschillende van zulke paddestoelen met secundaire hoedjes bezet, aantreft. Over de ontstaanswijze is zeer veel gediscussieerd; het is wel duidelijk geworden dat zeker niet voor alle gevallen eenzelfde verklaring voor deze abnormaliteit gegeven kan worden. In de loop der jaren vond ik veel van deze curiositeiten; een beschrijving van sommige hiervan kan wellicht bijdragen tot een beter begrip van de ontstaanswijze van sommige vormen.

In de eerste plaats wil ik noemen een *normaal gevormd secundair hoedje, voorzien van een kleine rudimentaire steel* (Fig. 1, *Russula ochroleuca*, Olterterp, 30/9/53). Men kan hiervan o.a. beschrijvingen vinden bij ULBRICH, PENZOLD, WORSDELL, van OOSTSTROOM. Nu is het een zeer

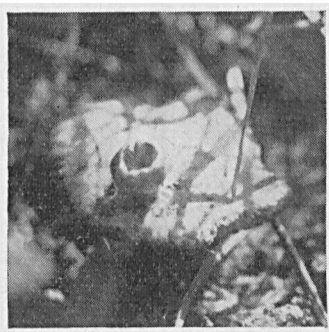


Fig. 1. *Russula ochroleuca*.

algemeen verschijnsel dat twee paddestoelen aan de basis en met de hoed zijn vergroeid („tweelingen”), dit zal in het algemeen in een zeer jong stadium van de primordia geschieden daar het oppervlakkige weefsel van paddestoelen na de differentiatie der cellen zeer weinig neiging vertoont te versmelten met dat van een andere. Bij de gymnocarpe soorten komt dit veel vaker voor dan bij de angiocarpe (REIJNDERS 1952). Reeds MAGNUS was dit al opgevallen. Bij het uitgroeien kan het nu gebeuren dat de steel van één der twee individuen,

en dan meestal van het zwakkere exemplaar, bij de basis afbreekt en het hoedje meegenomen wordt door het krachtiger exemplaar. Deze hoedvergroeiing zal stevig moeten zijn, en dit is natuurlijk gemakkelijker in te zien wanneer de fusie al als zeer jonge primordia tot stand komt dan wanneer eerst later een vergroeiing optreedt. Deze verklaring is waarschijnlijk op de afgebeelde *Russula* toepasselijk. Een enkele, oudere, auteur (van OVEREEM) neemt voor dergelijke hoedjes een proliferatie van de steel van het „moederexemplaar” aan, doch dit is moeilijk te begrijpen. Proliferatie zoals bij de Angiospermen waarbij men met een doorgroeien van de vegetatiepunt heeft te maken, is bij de fungi onmogelijk, daar deze geen vegetatiepunt bezitten. Vaak zitten de hoedjes ook lang niet altijd in het midden. VAN OOSTSTROOM beschrijft een geval van *Lactarius camphoratus* waarbij het kleine hoedje geheel zijdelings is geplaatst en zijn korte steel loodrecht staat op die van de grote paddestoel. Overtuigender voor de opvatting van het meesleuren van een kleiner exemplaar zijn de volgende door mij gevonden zwammen. Bij de *Russula ochroleuca* (Fig. 2, Denekamp, 1-10-'50) en de *Clitocybe nebularis* (Fig. 3; Havelte, 31-10-'54) heeft

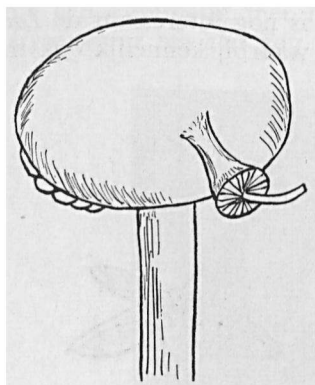


Fig. 2. *Russula ochroleuca*.

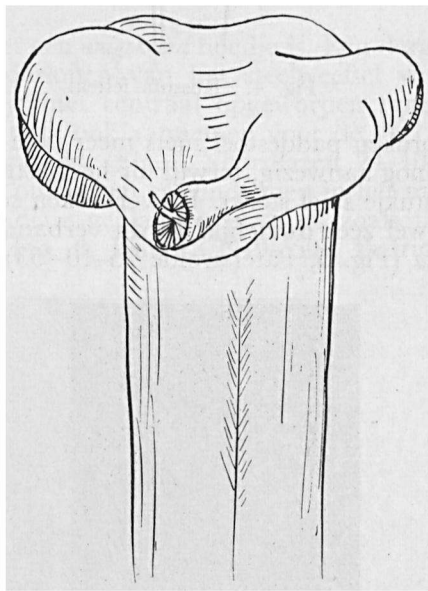
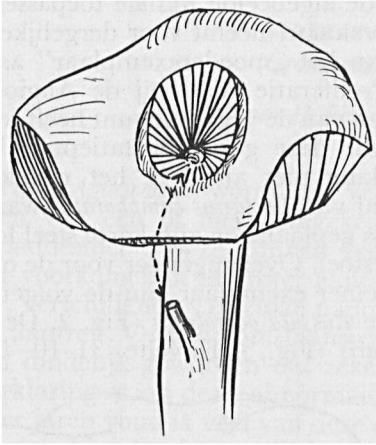
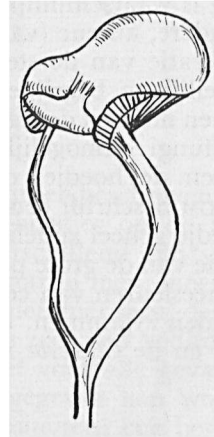


Fig. 3. *Clitocybe nebularis*.

de steel van het kleine individu bijna kans gezien de kleine hoed van de grote te trekken, het hoedje is geheel uitgetrokken, maar ten slotte is toch de steel gebroken. (Bij deze *Clitocybe* hebben we te maken met een zogenaamde fasciatie, twee individuen zijn als jong primordium geheel versmolten — althans dit is de meest gangbare opvatting (REIJNDERS 1933, 1952) — terwijl het derde, kleine individu alleen met de hoed — en zeer waarschijnlijk ook met de steelbasis — was vergroeid). Een compleet bewijs voor de opvatting van het afbreken

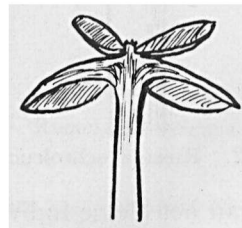
der steel is de *Russula fellea* (Fig. 4, Norg, 7-9-'52) waarbij we te maken hebben met een bifurcatie („dichotomie”), zeer waarschijnlijk ook door gedeeltelijke versmelting van twee primordia in een jong stadium (REIJNDERS 1952). Anders dan bij de gevallen waarbij de stelen alleen basaal zijn vergroeid en van het onderste stuk van de

Fig. 4. *Russula fellea*.Fig. 5. *Laccaria laccata*.

afgebroken paddestoel niets meer is te zien, is hier het onderste stuk steel nog aanwezig, terwijl uit het vastgegroeide hoedje eveneens nog een stukje steel steekt. De verbroken samenhang der twee stukken is hier wel zeer duidelijk. In dit verband is nog interessant de *Laccaria laccata* (Fig. 5, Paterswolde 25-10-'53) waarbij kennelijk ook trek is



a

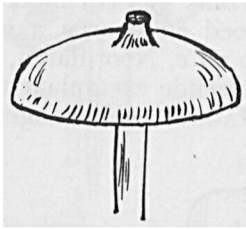
Fig. 6. *Russula pectinata*.

b

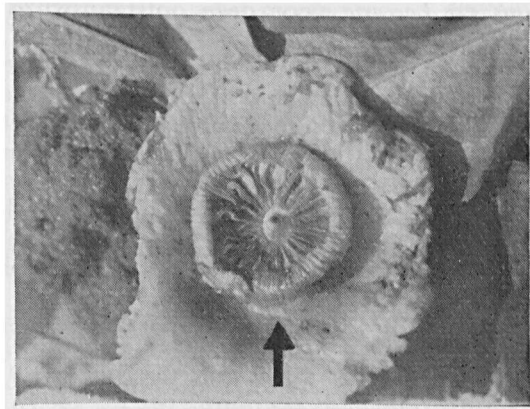
uitge oefend op de kleinste paddestoel, maar waarbij èn hoed èn steel het „gehouden” hebben.

Moelijker wordt de vergroeiingsverklaring voor de *Russula pectinata* (Fig. 6a, b, Noordlaren, 3-10-'53). Uit het midden van de hoed

steekt een steeltje met een krans van goed ontwikkelde, fertiele, plaatjes, gehecht aan een zeer dunne hoed. Bij gymnocarpe, exogene paddestoelen ontstaat de hoed door ombuiging van hyphen aan de steel. Men zou zich nu kunnen voorstellen dat het centrale deel dier hyphen doorgroeit waarna nogmaals ombuiging der hyphen plaatsvindt en een tweede hoed wordt gevormd. Op doorsnede, en nog duidelijker microscopisch, krijgt men hier toch wel de indruk dat men hier met een soort „proliferatie” te doen heeft, al mag men dit verschijnsel hier niet gelijk stellen met dergelijke monstrositeiten bij hogere

Fig. 7. *Laccaria laccata*.Fig. 8. *Hygrophorus miniatus*.

planten. Eigenaardig is dat het een *omgekeerd* hoedje is. Een dergelijke ontstaanswijze, gezien het doorlopen van het steelweefsel van het moederindividu in een steeltje met centraal opgeworpen rand met lamellen, mag men waarschijnlijk ook aannemen voor de veel voorkomende „hoedjes” op *Laccaria laccata* (Fig. 7, Noordlaren, 24-10-'48). Nu kan deze rand ook geheel ontbreken en vindt men in het midden slechts een kommetje met radiaal geplaatste plaatjes, zoals ik o.a. bij *Hygrophorus miniatus* zag (Fig. 8, Haren, 29-9-'50). Bedriegelijk

Fig. 9. *Russula ochroleuca*.

daarentegen is de *Russula ochroleuca* (Fig. 9, De Steeg, 8-9-'57) waarbij men boven op de paddestoel kijkend, de indruk krijgt dat de secundaire hoed ook centraal op de moederhoed zit. Bij nadere beschouwing blijkt echter de bevestiging zeer excentrisch te zitten (zie de pijl), men

moet hier m.i. aannemen dat de kleine hoed met de grote was vergroeid en meegetrokken.

Met een geheel andere vorm van omgekeerde hoedjes hebben we ongetwijfeld te maken bij *Cantharellus cibarius* veel voorkomend. Van hoedjes in de strikte zin kan men hier eigenlijk niet spreken, het zijn meer rozetjes van voor *Cantharellus* karakteristieke lamellen (Fig. 10a, Dwingeloo, oct. '48). Een steel is er niet. Ogenschijnlijk zou men deze rozetten ook als meegeslept kunnen beschouwen, echter vindt men ze opvallend veel dicht bij de rand. Uit de volgende gevallen blijkt dat hier wel zeer waarschijnlijk de oorzaak gezocht moet worden in een omkrullen van de rand van de hoed en daarna aaneengroeien van deze omgekrulde randen (Fig. 10b en c, Noordlaren, 18-9-'49). Dat gelijksoortig weefsel van één en hetzelfde exemplaar tot aaneengroeien gebracht kan worden, heeft MAGNUS reeds aangetoond. Het

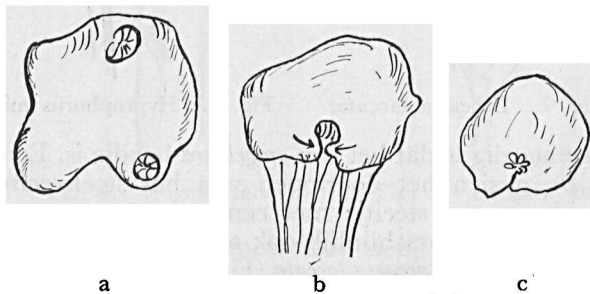


Fig. 10. *Cantharellus cibarius*.

spreekt vanzelf dat paddestoelen met van nature krullende randen, zoals *Cantharellus* en *Laccaria* voor deze ontstaanswijze het eerst in aanmerking komen. Nu komen echter zulke „hoedjes”, soms alleen als een „rits” lamellen, ook wel voor ver van de rand verwijderd. Zij kunnen dan moeilijk zo verklaard worden. Ook ziet men ze wel, zij het lang zo vaak niet, bij soorten met randen die absoluut niet krullen. De suppositie van WORSDELL dat ook deze hoedjes zo zouden ontstaan, lijkt me niet houdbaar. Ik geloof dat aan *Cantharellus* wat betreft het vormen van secundaire hoedjes wel een bijzondere plaats gegeven moet worden. De variatie en onregelmatigheid van de hoed van deze zwam is toch wel erg groot. Zij behoort overigens ook niet tot de *Agaricaceae*!

Een ander voorbeeld van multiple hoed(rozet)vorming is de *Cortinarius anomalus* (Fig. 11, Denekamp, 1-10-'50). Ongeveer 20 rozetjes zitten, iets ingezonken, op de hoed. Bij doorsnijden en microscopisch onderzoek kon ik geen verbinding vinden met het hymenium van de moederzwam. ULBRICH zegt dat bij de gymnocarpe soorten die samenhang zeker niet noodzakelijk is. Ik geloof dat dit ook voor angiocarpe soorten geldt, zo voor de genoemde *Cortinarius* (zie ook later, *Cortin. semisanguineus*). MAGNUS meende uit proeven te mogen concluderen dat dergelijke hoedjes door verwonding kunnen ontstaan, doch zegt uitdrukkelijk dat er een verbinding met het primaire

hymenium moet bestaan. Misschien is dit er bij de genoemde *Cortinarius* in jeugdige toestand wel geweest, maar dit is natuurlijk niet na te gaan.

Wanneer in een later stadium verwondingen van de hoed optreden, is dit in ieder geval zeker geen aanleiding tot vorming van secundaire hoedjes. Hoeveel paddestoelen treft men niet gehavend aan zonder



Fig. 11. *Cortinarius anomalus*.

dat er sprake is van „dochterhoedjes”. Men denke bijvoorbeeld aan de *Inocybe*'s!

In 1882 meende LUDWIG opgemerkt te hebben, dat wanneer door extreme droogte scheuren in de hoed ontstaan, en er daarna veel regen valt, het verschijnsel van lamellenvorming in de scheuren vaak optreedt. Ik meen dit toch te moeten betwijfelen daar deze omstandigheden zich haast in elk seizoen voordoen en men dan het verschijnsel massaal zou moeten opmerken.

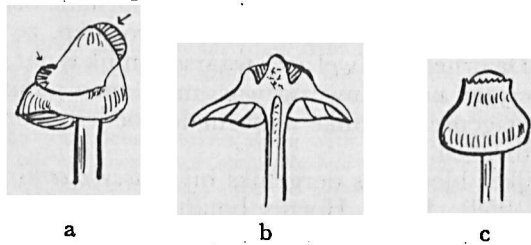


Fig. 12. *Cortinarius semisanguineus*.

Soms wordt verondersteld dat de plaatjes in het inwendige van de hoed ontstaan en dat daarna de hoedbekleding openspringt. Dit openspringen kan uitblijven zoals ULBRICH aantoonde bij een uitgegroeid exemplaar van *Marasmius oreades* waarbij op de hoed slechts een bult was te zien. Bij doorsnijden bleek er een krans van lamellen onder te zitten. Dat dit openspringen inderdaad mogelijk is, kon ik constateren bij een zeer merkwaardige lamellenvorming, waarbij men van „hoedjes” echter in het geheel niet kan spreken, bij een zestal exemplaren van *Dermocybe (Cortinarius) semisanguineum* (WILDERVANCK 1949). Bij vijf ervan zat boven op de hoed binnen een opgeworpen rand een krans van secundaire fertiele lamellen (Fig. 12a, b, Dwingelloo, 26-8-'48), maar bij één exemplaar zag men alleen deze rand (Fig. 12c), bij doorsnijden bleken er plaatjes onder te zitten. Onge-

twijfeld zouden na enige dagen deze door openbarsten van de hoed zichtbaar zijn geworden. Samenhang met het primaire hymenium was niet te zien. Wanneer er vlak bij elkaar meer zulke abnormale individuen voorkomen moet men wel aannemen dat het mycelium de eigenschap heeft om de hoeden die eruit ontstaan, deze abnormale lamellenvorming te geven. Het woord „proliferatie” is hier zeker niet op zijn plaats, men moet eenvoudig aannemen dat in de bovenzijde van de hoed de hyphen zich evenals op de normale plaatjes, gevormd hebben tot hymeniumweefsel, waarbij men in het midden moet laten of er in het primordium al of niet samenhang bestond tussen beide hymenia. Hierbij is zeker van toepassing wat MAGNUS van sommige secundaire hoedjes zegt: „Es muss für die Neubildung des Hutes die Anlage der Hymenialschicht als das primäre angesehen werden”. Bij de genoemde *Laccaria laccata*, *Hygrophorus miniatus*, *Cortinarius anomalus* en in veel gevallen waar bij *Cantharellus cibarius* de „strips” of rozetten ver van de rand zitten, zou men m.i. van „versprongen” hymeniaalkiemen moeten spreken. Van der LEK beschreef in 1918 ook reeds, bij *Laccaria laccata*, het optreden van secundaire hoedjes op de primaire hoed van veel dicht bij elkaar staande individuen.

Is in dergelijke gevallen dus wel duidelijk dat het mycelium de eigenschap tot het vormen van dergelijke vruchtlichamen heeft, iets anders is of we hier mogen spreken van „mutatie” (ULBRICH) en „erfelijkheid” (REIJNDERS 1952). Een mutatie impliceert dat de sporen van dergelijke zwammen de eigenschap ook aan de volgende generatie doorgeven, en hiervan is niets bekend. Verder was opvallend dat het volgende jaar op dezelfde plaats waar ik de abnormale *Cortinarius* vond, er weer talrijke exemplaren van deze soort groeiden, ze waren echter alle normaal! Daar het toch wel zeer waarschijnlijk is dat het mycelium van het vorige jaar nog aanwezig was, moet men aannemen dat de merkwaardige eigenschap zulke abnormale hoeden voort te brengen, weer was verdwenen.

Nog duidelijker bleek iets dergelijks bij *Clitocybe cerussata* (WILDERVANCK 1951, 1952). In de Hortus botanicus „De Wolf” te Haren (Gr.) groeiden sinds 1946 op drie plaatsen, een tiental meters van elkaar, een groot aantal exemplaren van deze trechterzwam. In juli 1950 waren ze reeds weer aanwezig, verdwenen weer, om in september weer te voorschijn te komen. Het merkwaardige was echter dat nu in een der groepen bij ongeveer 60 exemplaren, dat is plm. 20 % van het totale aantal, centraal op de hoed, zogenaamde „morchelloïde” vormsels aanwezig waren, wisselend van kleine toefjes tot grote „sponzen” van kroezig gewonden fertiele lamellen. Men moet hier aannemen dat er in het mycelium van die ene groep, na juli een verandering is opgetreden die in september in zo talrijke mate bij de eruit ontsproten vruchtlichamen de afwijking gaf. Die verandering moet dan op veel plaatsen in het mycelium zijn opgetreden, maar lang niet op alle, want de meeste zwammen uit de groep waren normaal. Dit kan toch slecht een „mutatie” zijn geweest. In dat geval zou de spore of één der sporen (heterothallische soorten), of wellicht een der nuclei in een basidium, veranderd moeten zijn, en

zou men meer dan 20 % monstrositeiten verwachten. Maar bovendien, bij de eerste „bloei”, in juli, van hetzelfde mycelium, waren alle individuen normaal. Uitwendige omstandigheden, regen, droogte, kan men er niet voor aansprakelijk stellen, want deze waren voor de twee andere groepen waarvan alle vruchtlichamen normaal waren, dezelfde. Ik vervolgde de geschiedenis ook in de volgende jaren. In oktober 1951 groeide op dezelfde plaats één klein, normaal exemplaar, in december stonden er ongeveer 100, waarvan er één centraal op de hoed een rozetje van 6 mm doorsnede toonde. In januari en februari 1952 groeiden er nog 60 normale exemplaren. In de herfst daarop, september 1952 stonden er ongeveer 300 normale paddestoelen. In november waren er nog plm. 100, eveneens zonder rozet. In februari 1953 hadden nog steeds een aantal zwammen het uitgehouden, terwijl in oktober van dat jaar er weer een 40 tal opkwamen, ook weer geheel normaal. In oktober 1954 kwamen er slechts enkele, normale, exemplaren op, in 1955, 1956 en 1957 bleef de groeiplaats leeg, het mycelium van alle drie groepen was kennelijk afgestorven. Uit dit onderzoek is wel duidelijk geworden dat er van „erfelijkheid” der monstrositeit geen sprake was. Bij mijn weten is het massaal voorkomen van paddestoelen die in een bepaald jaar, en in één exemplaar in het volgende jaar, zulke afwijkingen toonden, nooit zo lang vervolgd kunnen worden. Het resultaat is echter teleurstellend geweest, de oorzaak is niet duidelijk geworden.

SUMMARY

Small inverted pilei on toadstools may arise in different ways. Probably the most common way is that in the beginning the bases and the pilei of two individuals fuse. Often one of the two individuals will be weaker than its „co-twin”, and then it may happen that, while growing in size, the stem of the weaker one breaks off at its base, so that its pileus is taken along with that of the bigger one. In most cases the smaller pileus shows a short stem (*Russula ochroleuca*, Fig. 1). In the specimen of *Russula ochroleuca* shown in Fig. 2, that of *Clitocybe nebularis* (Fig. 3) and that of *Russula fellea* (Fig. 4) it looks as if the stem of the small toadstool tried to pull its pileus from the bigger one, but that it failed and broke, as the connection between the two pilei proved too strong. Cf. also the specimen of *Laccaria laccata* shown in Fig. 5.

A second kind of „secondary” pileus is found in the specimen of *Russula pectinata* shown in Fig. 6, a, b, where we may accept a „proliferation”. The same may be the case in the degenerated pilei of *Laccaria laccata* (Fig. 7) and of *Hygrophorus miniatus* (Fig. 8). Deceptive is the specimen of *Russula ochroleuca* shown in Fig. 9. The secondary pileus seems to be inserted in the centre of the „mother pileus”, but on closer inspection the small pileus appears to be attached excentrically, so that it seems more plausible to assume that it arose in the manner described first. The rosettes or strips observed in *Cantharellus cibarius* (Fig. 10, a, b, c) probably arise from an incurvation of the margin of the pileus, followed by a fusing of the margins. If the rosettes or strips grow far from the margin, we must assume that at several places on the surface of the pileus a hymenium has been formed (cf. Fig. 11, *Cortinarius anomalus*). Sometimes the hymenium is formed below the surface and then the outer layer afterwards bursts, and the gills become visible (cf. Fig. 12, *Cortinarius semisanguineus*). In the latter case there were growing five toadstools close to each other, all with a crown of gills at the top of the pileus, and all apparently arising from the same mycelium. In the next year, however, all toadstools found at this place were normal. In my opinion it is not allowed to call this

anomaly a "mutation" or to speak of "heredity", as some authors do, for there is no proof that in the next generations the abnormality will return.

The same holds good with the sudden appearance in 1950 of 60 specimens of *Clitocybe cerussata* in a group of almost 300 showing in the middle of the pileus "morcheloid" fertile gills, whereas two other groups at a distance of about ten meters were normal. The toadstools grew at this place since 1946, and had always been normal. In 1951 one individual among 100 specimens showed a rosette of gills. The next years all *Clitocybes* were fully normal. This seems to me a still more striking proof that mutation does not play a part. What may have been the cause of the phenomenon remains unknown.

LITERATUUR

- LEK, H. A. A. VAN DER. 1918. Mycologische aantekeningen. Mededel. Ned. Mycol. Veren. 9:152.
- LUDWIG, F. 1882. Ueber teratologische, durch Witterungseinflüsse bedingte Bildungen an den Fruchtkörpern der Hutpilzen. Bot. Centr. Bl. 3. Jrg. 12:136.
- MAGNUS, W. 1906. Ueber die Formbildung der Hutpilzen. Arch. f. Biontologie 1:81.
- OOSTSTROOM, S. J. VAN. 1939. Teratologische aantekeningen III. Nederl. Kruidk. Arch. 49:198.
- OVEREEM, C. VAN 1918. De betekenis der mycologische monstrositeiten. Mededel. Ned. Mycol. Veren. 9:154.
- PENZIG, O. 1922. Pflanzenteratologie.
- REIJNDERS, A. F. M. 1932/'33. Monstrositeiten bij paddestoelen. Fungus 4:35 en 51.
- REIJNDERS, A. F. M. 1952. Recherches sur le developpement des carpophores dans les Agaricales. Verhandl. Kon. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk. 2de reeks, dl. 48, no. 4, Amsterdam. Tevens verschenen als Mededel. Ned. Mycol. Veren. 30:63ff.
- ULBRICH, E. 1926. Bildungsabweichungen bei Hutpilzen. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 68:1.
- WILDERVANCK, L. S. 1949. Enkele zeldzame afwijkingen bij paddestoelen. Fungus 19:13.
- WILDERVANCK, L. S. 1951. Monstrositeiten van *Clitocybe cerussata*. Fungus 21:13.
- WILDERVANCK, L. S. 1952. Waarnemingen aan *Clitocybe cerussata*. Fungus 22:66.
- WORSDELL, W. G. 1915. Principles of Plant Teratology vol. 1.