

Zur Morphologie und Farbstoffbildung bei einem neuen Deuteromyceten (*Gemmophora purpurascens* nov. gen. et sp.).

von L. Schkorbatow.

Морфологическія измѣненія и образование пигмента у новаго организма изъ группы Deuteromycetes (*Gemmophora purpurascens* nov. gen. et sp.).

Л. А. Шкорбатовъ.

Весной прошлаго года, во время своего ознакомленія съ методикой чистыхъ культуръ въ лабораторіи Вѣнскаго университета, я имѣлъ возможность наблюдать развитіе грибного организма случайно попавшаго изъ воздуха въ разводимыя мною культуры. Грибокъ бросался въ глаза производимой имъ окраской оранжево-краснаго цвѣта. Обратившись за разъясненіемъ къ профессору Молишу, я могъ лишь получить отвѣтъ, что грибокъ встрѣчается часто и что опредѣлить организмъ ему не удалось, вслѣдствіе отсутствія какихъ бы то ни было органовъ плодоношенія.

Задавшись цѣлью ознакомиться съ условіями образованія пигмента и не теряя надежды получить хоть какой-либо отвѣтъ на вопросъ о систематическомъ положеніи грибка, я съ тѣхъ поръ содержу его въ чистой культурѣ, путемъ пересадки мицелія. Тѣ данныя, которыя мнѣ до сихъ поръ удалось получить, не претендуютъ на полноту изслѣдованія; но относя къ будущему болѣе детальное выясненіе природы организма и его свойствъ, я все же считаю своевременнымъ опубликовать нѣкоторые факты, представляющіе извѣстный интересъ ужъ потому, что они являются новыми.

Отсутствіе плодоношенія и важность послѣдняго для опредѣленія организма, естественно, вызвали необходимость испытывать культуры на различныхъ субстратахъ, какъ извѣстнаго, такъ и неизвѣстнаго состава; разумѣется, при этомъ должны

были быть приняты во вниманіе такіе физическіе факторы, какъ температура, влажность, свѣтъ и т. д. Съ другой стороны, для ознакомленія со свойствами пигмента необходимо было найти условія наиболѣе благопріятныя для его образованія и получить культуры въ такомъ видѣ, чтобы пигментъ могъ быть выдѣленъ по возможности чистымъ.

Изложенію сдѣланнаго въ этомъ направленіи и посвящено данное сообщеніе.

1. Морфологическія измѣненія организма въ различныхъ условіяхъ культуры.

Попавъ изъ воздуха въ чашку Petri, организмъ очутился въ условіяхъ обильнаго питанія на агаръ-пептонъ-декстринъ съ незначительнымъ количествомъ Либиховскаго экстракта: (агара—18 gr., декстрина 5 gr., пептона 5 gr., Либ. экстр.—слѣды, воды 1000 gr.). Грибъ образовалъ нѣжный мицелій, обильно выдѣляя пигментъ, окрашивая субстратъ въ пурпурово-красный цвѣтъ и не давая ни малѣйшаго намека на какой-либо видъ плодоношенія. Приблизительно тѣ же результаты получались при замѣнѣ агара желатиномъ. Произведя плазмолизъ, можно было констатировать, что окраской грибъ обязанъ пигменту, растворенному въ клѣточномъ соку. Культурой на гипсовыхъ блокахъ, пропитанныхъ растворомъ пептона и декстрина, можно было вызвать окраску гипса въ вишнево-красный цвѣтъ, при чемъ, при наличности влаги, грибъ продолжалъ успѣшно развиваться. Пересаживая затѣмъ организмъ на хлѣбъ, я впервые констатировалъ присутствіе характерныхъ вздутій, иногда со включеніями, сильно преломляющими свѣтъ. Вздутія эти подходятъ подъ опредѣленіе геммъ Zopf'a, который говоритъ: «Unter Gemmen im eigentlichen oder engeren Sinne sind zu verstehen Zellen mycelialer oder sonstiger Hyphen, welche Plasma, Fett, Glykogen etc. speichern auf Kosten benachbarter Hyphentheile, die in Folge dessen ihren Inhalt z. Thl. oder auch ganz einbüßen. Zu jenen Hauptcharakter treten dann häufig noch Nebenmomente hinzu, wie mehr oder minder auffällige Vergrößerung und besondere Gestaltung der Zellen, Verdickung und Färbung derselben, sowie des Inhalts» (Schenk, Handbuch der Botanik—Die Pilze, v. W. Zopf). Имѣя тенденцію занять вершинное положеніе въ гифахъ мицелія, геммы эти часто не заканчиваютъ собою роста гифъ, какъ видно на прилагаемыхъ

рисункахъ съ хлѣбныхъ культуръ (рис. I а—d). Поучительной является здѣсь гемма с, состоящая въ связи съ произведшей ее гифой лишь посредствомъ весьма тонкой клѣтки, способствующей, повидимому, изоляціи геммы. На рис. I изображены молодыя фазы въ развитіи геммъ; послѣднія выполнены клѣточнымъ сокомъ, въ которомъ лишь кой-гдѣ (ср. гифу d) начинаютъ отлагаться включенія; позже включенія дѣлаются болѣе замѣтными, приобретаая большую преломляемость свѣта. Величина геммъ сильно варьируетъ въ зависимости отъ возраста и субстрата, доходя въ благоприятныхъ условіяхъ до 40 μ . и болѣе.

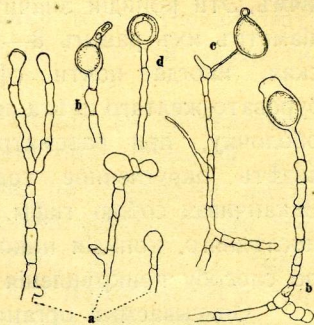


Рис. I.

Если культивировать организмъ на субстратахъ бѣдныхъ органическими солями, то мицелій развивается слабо, теряетъ окраску, клѣтки его вытягиваются и образуютъ геммы эллиптической формы съ большимъ количествомъ зернышекъ. Какъ характерное, можно отмѣтить наблюдаемое въ этихъ условіяхъ закручиваніе гифъ въ видѣ спирали вокругъ образовавшейся геммы. На рис. II 1 и 2 представлены части мицелія мѣсячнаго

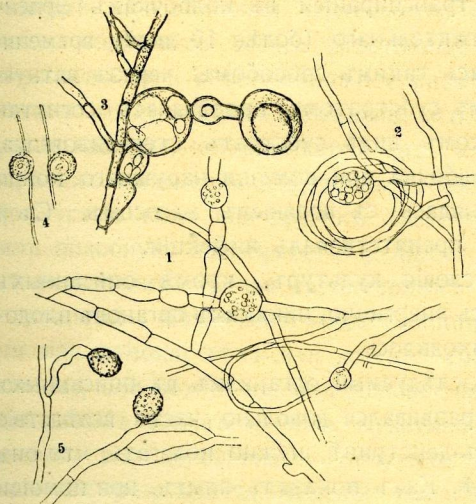


Рис. II.

возраста, воспитаннаго въ этихъ условіяхъ. Особенно многочисленнаго и сильнаго развитія геммъ мнѣ удалось достигнуть, культивируя организмъ на жидкомъ субстратѣ въ растворѣ тростниковаго сахара съ минеральными солями (K_2HPO_4 —0,4 гр., MgSO_4 —0,2 гр., тростн. сахару 40 гр., дистил. воды 1 литръ). Воздушныя гифы развили въ этомъ случаѣ геммы, изображенныя на рис. II, 3. Помимо геммъ, представляющихъ

чрезвычайное разнообразіе въ формѣ и величинѣ и образующихся

легко, мнѣ, правда, лишь въ единичныхъ случаяхъ удавалось наблюдать образованія другого характера, которыя и по внѣшнему виду и по способу происхожденія должны быть отнесены къ конидіямъ. Эти конидіи значительно меньшей величины, чѣмъ геммы; діаметръ ихъ равенъ 8—10 μ . Форма конидій слегка эллиптическая, иногда почти сферическая (рис. II, 4 и 5); оболочка буровато-желтаго цвѣта и усѣяна мелкими бородавочками; сквозь оболочку, при разсматриваніи въ глицеринѣ иногда удается видѣть округленное содержимое со включеніями (рис. II 5). Заканчивая собою гифы мицелія или возникая сбоку клѣтокъ послѣдняго, конидіи никогда не имѣютъ ножки и, слѣдовательно, по способу прикрѣпленія являются сидячими.

Описываемый организмъ культивировался мной одиннадцать мѣсяцевъ въ условіяхъ чистыхъ культуръ на самыхъ разнообразныхъ субстратахъ, какъ твердыхъ (агаръ и желатинъ въ комбинаціи съ пептономъ, декстриномъ, сливнымъ экстрактомъ и различными солями, хлѣбъ, рисъ, навозъ, полусгнившіе листья, морковь, картофель, фильтровальная бумага), такъ и жидкихъ (растворы пептона, декстрина, декстрозы, маннита, глицерина и разл. солей). Кромѣ пользованія комнатной температурой, въ различныхъ случаяхъ культуры помѣщались и въ термостатѣ при $t=28^{\circ}$ С. Для устраненія вліянія насыщенной атмосферы производились опыты съ транспираціей въ колбочкахъ Эрленмейера въ теченіе продолжительнаго (болѣе 10 дней) времени. Транспирація осуществлялась такимъ способомъ: черезъ ватную пробку колбы (съ хлѣбнымъ субстратомъ) продѣвалась согнутая стеклянная трубка; въ такомъ видѣ субстратъ стерелизовался, заражался мицеліемъ и колбочка при помощи наружнаго конца трубки и каучука соединялась съ водянымъ насосомъ. Слой ваты при этомъ, конечно, препятствовалъ инфекціи.

Несмотря на эти условія культуръ, кромѣ описанныхъ геммъ, которыя развивались энергично, никакихъ органовъ плодоношенія наблюдать не приходилось.

Судя по тому, что изслѣдуемый организмъ въ описанныхъ условіяхъ его нахождения развивался довольно часто вслѣдствіе инфекціи на агаръ-пептонъ-декстринѣ, нужно полагать, что онъ распространенъ въ природѣ. Какъ показалъ опытъ, при помощи чистыхъ культуръ весьма трудно рѣшить, что служитъ при этомъ исходнымъ пунктомъ его развитія: будетъ ли это гемма, конидія или иной какой-либо элементъ плодоношенія. Отвѣтить на это будетъ въ состояніи наблюдатель, которому удастся найти

данный организм въ его естественныхъ условіяхъ обитанія; тогда будетъ и окончательно установлено его систематическое положеніе; въ настоящее же время, используя данныя, полученные путемъ чистыхъ культуръ, его можно охарактеризовать отчасти морфологическими (геммы, конидіи), отчасти физиологическими (пигментъ) признаками.

Не претендуя поэтому на самостоятельность изслѣдуемаго грибка и находя весьма вѣроятнымъ, что онъ окажется лишь стадіей развитія какого-либо организма, на основаніи имѣющихся признаковъ его возможно провизорно помѣстить въ сем. *Mucedinaceae* порядка *Hyphomycetes* (*Fungi imperfecti*), выдѣливъ въ особый родъ и видъ: *Gemmophora purpurascens* n. gen. et sp. Родовое названіе указываетъ на характерную способность образовывать геммы, видовое—на свойство вырабатывать красный пигментъ.

Прежде чѣмъ перейти къ характеристикѣ пигмента, скажу нѣсколько словъ о зависимости формы и habitus'a клѣтокъ мицелія отъ условій культуры. Во внѣшнемъ видѣ клѣтокъ, ихъ величинѣ, въ толщинѣ и цвѣтѣ ихъ оболочекъ, въ характерѣ вакуоль и т. д. съ возрастомъ у *Gemmophora purpurascens* наступаютъ измѣненія, свойственныя вообще мицелію въ періодѣ его роста: клѣтки при этомъ, обыкновенно, увеличиваются въ размѣрѣ, ихъ оболочка уплотняется и бурѣетъ, вакуоли, сливаясь, образуютъ общее вмѣстилище для клѣточного сока и обусловливаютъ стѣнкоположное размѣщеніе протоплазмы. Но помимо этихъ общихъ измѣненій особеннаго вниманія заслуживаютъ частныя, когда внѣшній видъ клѣтокъ мицелія и характеръ ихъ включеній стоитъ въ несомнѣнной зависимости отъ присутствія тѣхъ или другихъ элементовъ питанія. *Klebs* наблюдалъ подобную зависимость у *Mucor racemosus* (*Klebs* 1904), гдѣ устанавливаетъ два характерныхъ типа мицелія: «пептонный и сахарный». Наблюденія надъ *Gemmophora* позволяютъ думать, что при помощи тѣхъ или другихъ соединений и разныхъ ихъ концентрацій можно вызвать большое разнообразіе такихъ физиологическихъ типовъ мицелія. Культивируя, напр., въ 1% растворѣ пептона или декстрина я получалъ приблизительно одинъ и тотъ же результатъ: мицелій бываетъ нѣженъ, протоплазма мелко зерниста съ значительнымъ количествомъ небольшихъ вакуолей (ср. рис. III 6 и 7). Сахаръ сильно вліяетъ на измѣненіе habitus'a клѣтки: она дѣлается болѣе плотной консистенціи и выполняется сильно преломляющими свѣтъ зернышками.

Иллюстрацію этого мы видимъ на рис. III 8 и 9, гдѣ изображенъ мицелій, культивировавшійся въ растворѣ обычныхъ

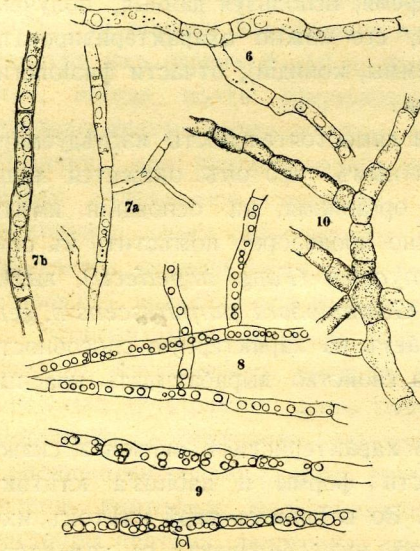


Рис. III.

минеральныхъ солей съ добавленіемъ 1% (рис. III 8) и 4% (рис. III 9) тростниковаго сахара. Если въ этомъ случаѣ тростниковый сахаръ замѣнить лимонной кислотой (1%), то эффектъ получается слѣдующій: ростъ необычайно замедляется, клѣтки уменьшаются въ длинѣ, ихъ содержимое принимаетъ видъ гомогенной массы съ слабо выраженной зернистостью протоплазмы (ср. рис. III, 10). Во всѣхъ этихъ случаяхъ культуръ въ жидкой средѣ погруженный мицелій обыкновенно бываетъ безцвѣт-

нымъ и лишь съ возрастомъ начинаетъ бурѣть, что часто служитъ признакомъ наступающей старости. Но измѣняя свой цвѣтъ, мицелій все же сохраняетъ *habitus*, характерный для данныхъ условій питанія. Указанными фактами, конечно, не исчерпываются подмѣченные случаи, гдѣ ясно сказывается реакція клѣтки на измѣненіе внѣшнихъ условій и подробное изложеніе ихъ составило бы специальную задачу изслѣдованія.

2. Условія образованія пигмента.

Образованіе краснаго пигмента широко распространено среди различнѣйшихъ представителей грибовъ. Сюда относятся: *Hymenomyces* (*Paxillus atromentosus*, *Agaricus armillatus*, виды *Russula*, *Gomphidius viscidus*, *Amantia muscaria*, *Clavaria fennia*, *Helvella esculenta*, различные виды сем. *Thelephoraceae*; *Gasteromyces* (*Rhizopogon rubescens*); *Pyrenomyces* (*Nectria cinnabarina*, *Penicillioptis clavariaeformis*); *Discomyces* (*Peziza sanguinea*, *Pez. echinospora*); *Uredineae* (*Ur. aecidioides*, *Coleosporium*, *Phragmidium violaceum*); лишайники (*Cladonia coccifera*) (См. Schenk, Handb. d. Botanik, Die Pilze—von W. Zopf). Кромѣ того,

изслѣдованія послѣдняго времени посвящены изученію образованія пигмента у нѣкоторыхъ формъ изъ *Deuteromycetes (Fungi imperfecti)*. Сюда принадлежатъ: *Fusisporium solani*—возбудитель картофельной гнили (Schacht 56); *Physomyces heterosporus* n. g. et sp. (*Monascus*)—въ глицериновыхъ чанахъ свѣтильныхъ заводовъ и шелковыхъ фабрикъ (Harz 90); *Fusarium graminearum*—въ зернахъ солода (Klein 92); *Eurotiosis Gayoni*—на крахмальномъ клейстерѣ (Costantin 93 и Laborde 96); *Monascus purpureus*—получившей широкое распространеніе въ Китаѣ и Остѣ-Индіи для окрашиванія кушаній изъ риса (Uyeda 01); *Fusarium* (аскусная форма *Neocosmospora vasinfecta*—возбудитель болѣзни на хлопчато-бумажныхъ растеніяхъ и на дыняхъ; *Fusarium hordei*—на субстратахъ, богатыхъ крахмаломъ (Van den Dries 97), *Fusarium oxysporum*—обладающій, какъ и *Neocosmospora vasinfecta*, замѣчательной способностью терять свою розовую окраску при культурахъ въ красномъ свѣтѣ и возобновлять ее въ синемъ; *Sterigmatocystis versicolor*—развивающій желтую окраску на кисломъ субстратѣ и красную на щелочномъ (Conpin и Friedel 04); нѣкоторые грибки, выдѣленные вмѣстѣ съ *Neocosmospora vasinfecta* изъ корней больного растенія *Sesamum*, окрашивающіе древесину въ красный цвѣтъ. (Ср. Bessey E. A. 1904).

Несмотря на внѣшнее сходство, красные пигменты, какъ извѣстно, представляютъ большое разнообразіе по своему отношенію къ различнымъ растворителямъ, кислотамъ и щелочамъ и по различному спектру поглощенія солнечныхъ лучей; этими признаками и пользуются для ихъ распознаванія.

Какъ было упомянуто выше, образованіе пигмента у *Gemmorhiza purpurascens* наступаетъ во всѣхъ случаяхъ болѣе или менѣе удовлетворительнаго питанія, но въ извѣстныхъ условіяхъ оно бываетъ выражено особенно интенсивно. Конечно, было важно найти именно эти условія и, пользуясь ими, экстрагировать пигментъ для ознакомленія съ его свойствами. Задача облегчалась тѣмъ, что значительное образованіе пигмента имѣлось уже налицо въ культурахъ на агаръ-пептонъ-декстринѣ и потому предстояло рѣшить, какому изъ этихъ соединеній пигментъ обязанъ своимъ происхожденіемъ всецѣло или по преимуществу. Сообразно съ этимъ были поставлены культуры на 1) чистомъ агарѣ, 2) на агаръ-пептонѣ, 3) на агаръ-декстринѣ, 4) въ растворѣ декстрина, 5) въ растворѣ пептона и 6) въ

растворѣ пептонъ-декстрина. Результаты культуръ оказались слѣдующими.

На чистомъ агарѣ мицелій развился весьма скудно, почти не обнаруживъ пигмента; на агаръ-пептонѣ покраснѣніе было выражено замѣтнѣе; на агаръ-декстринѣ окраска оказалась всего ярче. Въ жидкихъ культурахъ погруженный мицелій не развилъ пигмента и только послѣ разрастанія воздушныя гифы и близкія къ поверхности раствора — покраснѣли. Отсюда стало яснымъ, что образованію пигмента особенно благоприятствуетъ питаніе декстриномъ при свободномъ доступѣ воздуха. Чтобы убѣдиться въ этомъ, мной были поставлены культуры на фильтровальной бумагѣ, смоченной 1% растворомъ декстрина и ожиданія мои вполнѣ оправдались: пигментъ получился особенно интенсивнымъ и пропиталъ собою бумагу. Прибавленіе пептона, улучшая условія питанія грибка, усиливало способность образованія пигмента еще въ большей степени. Должно замѣтить, что успѣшнаго развитія пигмента удавалось достигъ лишь при культурѣ на бумажныхъ фильтрахъ, употребляемыхъ для количественнаго анализа (фирмы Carl Schleicher u. Schüll); на обыкновенной же фильтровальной бумагѣ скоро наступало побурѣніе гифъ и измѣненіе пигмента, что протекало особенно замѣтно и быстро при переносѣ культуры въ термостатъ съ $t=28^{\circ}\text{C}$. Для рѣшенія вопроса, имѣетъ ли вліяніе свѣтъ на образованіе пигмента были поставлены культуры одновременно на свѣту, въ темнотѣ и подъ колпаками Сенебье: пигментъ развился вездѣ одинаково хорошо.

Полученный указаннымъ способомъ на фильтровальной бумагѣ пигментъ легко экстрагируется при помощи разбавленнаго спирта; въ чистой водѣ и крѣпкомъ (97%) спирту онъ растворимъ слабѣе. Изъ другихъ растворителей были испробованы: хлороформъ, бензинъ, бензолъ, ксилолъ, въ которыхъ пигментъ не растворимъ совершенно. Спиртовой растворъ его — кармино-краснаго цвѣта въ проходящемъ и отраженномъ свѣтѣ: флуоресценціи не наблюдается. Подъ вліяніемъ нагрѣванія окраска измѣняется въ слабой степени. Какъ на типичное свойство, должно указать на значительную устойчивость пигмента при дѣйствіи кислотъ (уксусной, азотной, сѣрной и др.) и щелочей, даже сильныхъ концентрацій: реакція сначала выражается лишь въ слабомъ посвѣтлѣніи. При большомъ избыткѣ, какъ кислотъ, такъ и щелочей, наступаетъ, наконецъ, глубокое измѣненіе пигмента, при чемъ послѣдній принимаетъ желтую окраску и не

возстанавливается при обратномъ дѣйствіи кислотъ на щелочные растворы, равно какъ и щелочей на кислые растворы. Спиртовый экстрактъ въ темнотѣ сохраняется довольно продолжительное (около недѣли) время, на свѣту же обезцвѣчивается скорѣе.

Изученіе спектра не обнаруживаетъ ничего характернаго: наблюдается равномерное поглощеніе и при достаточной толщинѣ слоя жидкости остаются видимыми лишь красные, желтые и часть зеленыхъ лучей.

Принимая во вниманіе совокупность изложенныхъ свойствъ, данный пигментъ нельзя отнести ни къ одному изъ указанныхъ въ выше цитировавшейся сводкѣ Zopf'a (*Die Pilze*). Не имѣетъ красящее вещество ничего общаго и съ описаннымъ Ernst A. Bessey пигментомъ у *Fusarium* и другихъ перечисленныхъ въ его работѣ грибовъ, существенно отличаясь отъ послѣднихъ отношеніемъ къ щелочамъ, кислотамъ и растворителямъ (Bessey 1804); также совершенно не походитъ онъ на пигментъ у *Hypocrea rufa* (Medisch 1911). Весьма вѣроятно, такимъ образомъ, что пигментъ у *Gemmophora* окажется веществомъ *sui generis*.

Скажу въ заключеніе, что изслѣдуемый грибъ заинтересовалъ меня своимъ отношеніемъ къ декстрину, какъ питательному субстрату. Въ 1% растворѣ продажнаго декстрина грибъ развивается превосходно, образуя красивыя, компактныя, кустистыя колоніи. Уже *a priori* можно было предположить, что декстринъ содержитъ достаточное количество азота въ легко усвояемой формѣ соединенія. Въ виду того, однако, что за послѣднее время появились изслѣдованія доказывающія возможность усвоенія атмосфернаго азота различными низшими представителями у грибовъ (K. Puriewitsch 1895, Ch. Ternetz 1907, Froehlich H.—1908, Medisch 1910, Stahel 1911), я, съ своей стороны, предпринялъ соотвѣтствующее изслѣдованіе надъ *Gemmophora*. Результаты оказались отрицательными: въ 1 граммѣ продажнаго декстрина было въ среднемъ около 2,4 mg. N; этого количества было вполне достаточно, чтобы въ 1% растворѣ развился мощный мицелій. Изслѣдуя аналитически этотъ мицелій уже послѣ наступленія первыхъ признаковъ отмиранія клѣтокъ (у 10-дневной культуры), можно было констатировать, что грибъ не использовалъ и половины имѣющагося въ его распоряженіи азота. Такимъ образомъ, въ пользованіи азотомъ, *Gemmophora purpurascens* оказалась весьма экономной.

Считаю пріятнымъ долгомъ выразить глубокую признательность профессору Г. Молишу за совѣты и указанія во время моего пребыванія въ его лабораторіи. Кромѣ того, приношу благодарность слѣдующимъ лицамъ: Проф. В. М. Арнольди, благодаря содѣйствію котораго авторъ имѣлъ возможность работать въ избранномъ направленіи; Проф. Г. В. Коршуну, предоставившему мнѣ въ пользованіе реактивы и инструменты для аналитическихъ цѣлей; Проф. Н. Ф. Бѣлоусову за его указанія при спектральномъ изслѣдованіи пигмента и Д-ру М. Н. Медишу за указанія при веденіи анализа.

Харьковъ. Ботаническій Институтъ
Апрѣль 1912 г.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА.

1. *Bessy E. A.* Über die Bedingungen der Farbbildung bei *Fusarium*. Flora 1904, Bd. 93.
2. *Froehlich H.* Stickstoffbildung durch einige auf abgestorbenen Pflanzen häufige Hyphomyceten. Jahrbüch. f. wiss. Bot. 1908.
3. *Klebs G.* Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen 1896.
4. *Küster E.* Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. 1907.
5. *Lafar Fr.* Handbuch d. Technischen Mykologie. Bd. IV.
6. *Lindau G.* Fungi imperfecti. Rabenhorst's Kryptogamen—Flora von Deutschland, Oesterreich u. d. Schweiz (Die Pilze) 1907—1910.
7. *Medisch M.* Beiträge zur Physiologie der *Hypocrea rufa* (Pers). Jahrb. f. wiss. Bot. 1910.
8. *Purievitch K.* Ueber Stickstoffassimilation bei den Schimmelpilzen. Berichte d. Deut. Bot. Ges. Bd. XIII. 1895.
9. *Ternetz Charlotte.* Über Assimilation des atmosphaerischen Stickstoffes durch Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907.
10. *Stahel G.* Stickstoffbildung durch Pilze bei gleichzeitiger Ernährung mit gebundenem Stickstoff. Jahrb. f. wiss. Bot. 1911.
11. *Schenk A.* Handbuch der Botanik. Die Pilze, von Prof. Zopf 1890.

