

**Studien zur Systematik und Taxonomie der Gattung *Paxillus* s. l.**

Diplomarbeit  
an der Fakultät für Biologie  
der  
Ludwig-Maximilians-Universität  
München

Fachgebiet  
Mykologie und Mykorrhiza  
des Instituts für Systematische Botanik München  
unter der Leitung von  
Prof. Dr. Reinhard Agerer

Vorgelegt von Christoph Hahn  
im April 1999

*Für Andrea*

## **Danksagung:**

Herrn Prof. Dr. R. Agerer danke ich für die Überlassung des Themas, die umfassende Betreuung und die stete Hilfsbereitschaft. Ohne seine Anregungen, die konstruktive Kritik und stete Bereitschaft zur Diskussion hätte diese Arbeit so nicht entstehen können.

Herrn Prof. Dr. W. Steglich (München) danke ich sehr für die Möglichkeit, in seinem Arbeitskreis mit Hilfe von DC und HPLC Pigmentanalysen an einigen Arten durchzuführen. Auch für die hierzu bereitgestellten Reinsubstanzen (Involutin, Chamonixin, Pulvinsäuren) sei besonderer Dank ausgesprochen. Dank gebührt in besonderem Maße Frau L. Kahner (München) für die Anleitung und Einarbeitung in diese Thematik, wie auch Herrn R. Fehling (München) für wichtige Diskussionen. Herrn Dr. N. Arnold (München) gilt mein Dank für die Einweisungen und Ratschläge im Vorfeld dieser Studie.

Den Mitarbeitern des Arbeitskreises von Herrn Prof. Dr. R. Agerer in München, Herrn Dr. S. Raidl, Herrn L. Beenken, Herrn G. Palfner und Frau A. Pillukat danke ich für das angenehme Arbeitsklima, die ständige Bereitschaft für anregende Diskussionen. Herrn L. Beenken sei hier insbesondere für die Einarbeitung in die molekularbiologischen Methoden gedankt, Herrn Dr. S. Raidl für die wertvollen Ratschläge zur Kultivierung von Pilzen auf Agar und zur unsterilen Mykorrhizasynthese.

Frau Dr. E. Facher (München) sei für die Vorbereitung der Proben und die Anleitung für die Untersuchungen mit dem Rasterelektronenmikroskop (SEM) gedankt.

Herrn E. Marksteiner (München) danke ich für die Einweisung in die Arbeitstechnik mit dem Kryotom, wie auch für weitere Tips in den technischen Bereichen der Arbeit.

Den Herren A. Gminder (Stuttgart), T. R. Lohmeyer (Taching) und J. Schreiner (Wörth) danke ich für die freundliche Ausleihe von Belegen; insbesondere Herrn T. R. Lohmeyer für die Schenkung seiner nahezu gesamter Boletales-Belege.

Herrn M. Promberger (München) danke ich für die anregende Diskussion und Tips bei der statistischen Auswertung der Sporengrößen sowie für die Bereitstellung diesbezüglicher Literatur. Frau S. Koch (München) und Herrn T. R. Lohmeyer (Taching) danke ich für die Erstellung der lateinischen Diagnosen.

Meinen Eltern sei besonders gedankt für die großzügige Unterstützung, ohne die mir das Studium und auch die während des Studiums ermöglichten Auslandsreisen, insbesondere nach Südamerika, nicht in dieser Form möglich gewesen wären.

## Inhaltsverzeichnis:

<b>1. Einleitung.....</b>	<b>1</b>
<b>2. Glossar.....</b>	<b>2</b>
2.1. Verwendete Abkürzungen.....	2
2.2. Fachausdrücke.....	3
<b>3. Methoden.....</b>	<b>3</b>
3.1. Morphologisch-anatomische Untersuchungen mit Hilfe des Lichtmikroskopes.....	3
3.2. Anfertigen der Schnitte.....	3
3.3. Untersuchungsmedien.....	4
3.4. Aufquellen der Schnitte von Herbarmaterial.....	4
3.5. Vorbereitung des Materials für Kryotomschnitte.....	4
3.6. Sporenmessung.....	5
3.7. Anfertigung der Zeichnungen.....	5
3.8. Untersuchungen mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskopes (SEM).....	6
3.9. Chemotaxonomische Untersuchungen.....	6
3.10. Molekularbiologische Untersuchungen.....	6
3.11. Entnahme von Bodenproben und weitere Bearbeitung.....	8
3.12. Sporenabdrücke.....	8
3.13. Makrochemische Reaktionen.....	8
3.14. Isolation und Kultivierung von Pilzmycelien.....	8
3.15. Material.....	9
<b>4. Anatomisch-morphologische Studien an Arten des Paxillus-involutus Formenkreises.....</b>	<b>10</b>
<b>5. Überlegungen zum Ursprung von <i>Paxillus obscurusporus</i>     und <i>P. validus</i>.....</b>	<b>45</b>
<b>6. Diskussion zu einzelnen Merkmalen.....</b>	<b>45</b>
6.1. Hutfarben.....	45
6.2. Fruchtkörpergröße und Habitus.....	46
6.3. Lamellen.....	46
6.4. Makrochemische Reaktionen (KOH 15%, FeSO <sub>4</sub> , Formol, NH <sub>3</sub> ).....	47
6.5. Huttrama.....	47
6.6. Lamellentrama.....	47
6.7. Sporen.....	47
6.8. Basidien.....	47
6.9. Pleuro- und Cheilocystiden.....	48
6.10. Stieltrama.....	48
6.11. Caulocystiden.....	48
6.12. Caulobasidien.....	48
6.13. Rhizomorphen.....	49
6.14. Aufgeblähte Zellen an der Rhizomorphenperipherie.....	49
6.15. Mycelcystiden.....	49
6.16. Sklerotien.....	50
<b>7. Ökologie von <i>Paxillus involutus</i> s.l.....</b>	<b>51</b>
7.1. Mit <i>Paxillus</i> s. l. vergesellschaftete Ektomykorrhizapartner.....	51

7.2. Die Bedeutung der Bodenarten für die Fruktifikation von <i>Paxillus involutus</i> s.l.....	52
<b>8. Nomenklatorische Fragestellungen.....</b>	<b>55</b>
8.1. Der „Erlen-Krempling, <i>Paxillus rubicundulus</i> oder <i>Paxillus filamentosus</i> ?.....	55
8.2. Weitere nomenklatorische Fragestellungen innerhalb der <i>Paxillaceae</i> .....	56
<b>9. Molekularbiologische Untersuchungen.....</b>	<b>58</b>
<b>10. Pigmentuntersuchungen mit Hilfe von HPLC und DC.....</b>	<b>60</b>
10.1. HPLC.....	61
10.2. DC.....	61
10.3. Diskussion der HPLC- und DC-Daten.....	62
<b>11. Untersuchungen mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskopes (SEM)....</b>	<b>63</b>
<b>12. Betrachtungen zur Systematik der Paxillaceae s.l.....</b>	<b>64</b>
<b>13. Schlüssel der Gattung Paxillus s.l. in Europa und Nordamerika.....</b>	<b>70</b>
<b>14. Statistische Auswertung der Sporenmessungen.....</b>	<b>74</b>
<b>15. Zusammenfassung.....</b>	<b>82</b>
<b>16. Literatur.....</b>	<b>83</b>
<b>Anhang</b>	

## 1. Einleitung:

Der Kahle Krempling, *Paxillus involutus* (Batsch: Fr.) Fr., kann nach mehrfachem Genuß tödliche, allergische Reaktionen beim Menschen auslösen (siehe hierzu z. B. BRESINSKY & BESL 1985, FLAMMER 1980, KELL 1991). Die hierfür verantwortliche Substanz ist allerdings bis heute nicht bekannt. Dies zeigt, daß die Gattung *Paxillus* Fr. nicht nur aus mykologischer Sicht ein interessantes Forschungsfeld darstellt. Auffallend ist, daß viele der betroffenen Personen schon seit längerer Zeit bzw. Jahren beschwerdefrei Kremplinge verspeisten, bevor sie von der Symptomatik des *Paxillus*-Syndroms betroffen wurden (BRESINSKY & BESL 1985). Meist sind hierbei schwere Organschäden oder sogar der Tod die Folge. In Unwissenheit dieses Risikos wurde in der Vergangenheit der Kahle Krempling in großer Menge verkauft und verspeist. In Osteuropa, vor allem Rußland, war dies auch bis in jüngerer Zeit der Fall (MICHAEL et al. 1983: 312: „Andererseits wird er [*Paxillus involutus*] in manchen Gebieten in großen Mengen gegessen, z. B. in Moskau gehört er zu den wichtigsten Marktpilzen...“). Da jedoch noch nicht bekannt ist, welche Substanz diese allergische Reaktion auslöst, kann nicht entschieden werden, ob die Fähigkeit, das *Paxillus*-Syndrom auszulösen nur bei einzelnen Stämmen von *Paxillus involutus* s. l., oder sogar bei anderen nah verwandten Arten bzw. Gattungen vorhanden ist. Eine gute taxonomische Bearbeitung dieser medizinisch bedeutsamen Gattung ist als wichtige und notwendige Grundlage für mögliche weitere Untersuchungen anzusehen. Dies gilt ebenso für Arbeiten in forstwissenschaftlicher Richtung, da gerade *Paxillus involutus* als Ektomykorrhizapilz unterschiedlicher Bäume bekannt ist (z. B. LAIHO 1970).

Zunächst erscheint es, daß die Gattung *Paxillus* in Europa keine besonderen taxonomischen Fragen offenließe. So werden für Mitteleuropa meist nur 4 Arten angegeben (z. B. MOSER 1983): *Paxillus involutus*, die Typusart der Gattung *Paxillus* Fr., *Paxillus rubicundulus* P. D. Orton (meist als *Paxillus filamentosus* Fr. bezeichnet), sowie mit *Paxillus atrotomentosus* (Batsch) Fr. und *Paxillus panuoides* Fr. zwei deutlich von den ersten beiden Arten unterschiedene Taxa, die in eine eigene Gattung, *Tapinella* Gilbert, gestellt werden müssen (GILBERT 1931, ŠUTARA 1992). Neuere Arbeiten (SZCZEPKA 1987, ŠUTARA 1991b) erhöhten die Anzahl der aus Europa bekannten Arten der Gattung *Paxillus* s. l. auf 6 bzw. 7. Hierbei wurden auch Taxa aus dem östlichen Europa miteinbezogen.

Es mag wohl verwundern, daß bei einer so häufigen und bereits makroskopisch gut anzusprechenden Art wie *Paxillus involutus* noch Handlungsbedarf bestehen könne, die eine längerfristige und intensive Beschäftigung rechtfertigen würde. Das besondere Interesse wurde zunächst durch die große Diskrepanz in der ökologischen Einnischung zwischen den beiden nah verwandten Arten *Paxillus involutus* und *Paxillus rubicundulus* geweckt. *P. rubicundulus* ist nach bisherigen Kenntnissen streng an *Alnus incana* (L.) Moench und *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. gebunden und somit sehr deutlich ökologisch festgelegt. Dies zeigt sich auch an dem deutschsprachigen Namen Erlen-Krempling für diese Art. *Paxillus involutus* hingegen fällt durch die außerordentlich große Anzahl an möglichen Wirten und Biotopen auf (siehe hierzu Kap. 7). Die Möglichkeit, daß auch diese sehr häufige Art doch enger an bestimmte Biotope bzw. Wirtsbäume gebunden sein könnte als bislang angenommen, erschien interessante Ergebnisse erwarten zu lassen, insofern FRIES (1985) drei verschiedene intersterile Sippen innerhalb von *P. involutus* s. l. trennen konnte, ohne jedoch näher auf anatomisch-morphologische Gesichtspunkte einzugehen. Zudem fallen immer wieder Aufsammlungen aus Parkanlagen durch besonders kräftige und robuste Fruchtkörper im Vergleich zu solchen von gewöhnlichen Waldstandorten auf (so auch FRIES 1985). Da *Paxillus involutus* einer in Europa sehr artenarmen Gattung angehört und die Bestimmung bisher gerade meist makroskopisch einfach ist, verwundert es nicht, daß in der Literatur zwar sehr viele Abbildungen und Kurzbeschreibungen zu finden sind (z. B. CETTO 1987, MICHAEL

et al. 1983, RYMAN & HOLMÅSEN 1992, u. a.), ausführliche morphologisch-anatomische Analysen wie sie in anderen, als schwieriger eingestuften Verwandtschaftskreisen z. T. bereits Standard sind (z. B. corticioide Pilze, ERIKSSON & RYVARDEN 1973, 1975, 1976, ERIKSSON et al. 1978, 1981, 1984, HJORTSTAM et al. 1988), hingegen noch ausstehen. Die Gründe erschienen ausreichend, sich intensiver folgenden Fragestellungen zu widmen:

Handelt es sich bei *Paxillus involutus* um eine ökologisch außerordentlich variable Art, oder ist es möglich, einzelne Varietäten, Unterarten oder sogar Arten abzutrennen?

Lassen sich *Paxillus involutus* und *Paxillus rubicundulus* immer und eindeutig trennen?

Hierfür wurde versucht, auch Frischmerkmale möglichst vieler Kollektionen von unterschiedlichen Standorten und aus verschiedenen Regionen (mit Schwerpunkt auf Bayern) zu notieren. Auf vergleichende morphologisch-anatomische Studien anhand des gesammelten Materials als auch von Herbarmaterial wurde besonders Wert gelegt. Auch die Auswahl der Herbarproben verfolgte Vielseitigkeit der Standorte und Regionen. Die weiterführenden Untersuchungen legten besonderes Gewicht auf bislang wenig oder nicht berücksichtigte Merkmalskomplexe, insbesondere auf das unterirdische Mycel in Form von Rhizomorphen und Sklerotien. Des weiteren wurden die Sporen und die Rhizomorphenhyphen mit Hilfe eines Rasterelektronenmikroskopes (SEM) genauer untersucht. Die Kultureigenschaften der verschiedenen Kollektionen fanden ebenso Berücksichtigung, wie auch eine Untersuchung der Farbpigmente mittels Dünnschichtchromatographie (DC) und High-pressure-liquid-chromatography (HPLC). Molekularbiologische Untersuchungen mit Hilfe von PCR und RFLP schlossen die Arbeit ab.

Eine weitere interessante Fragestellung war die Aufspaltung der Gattung *Paxillus* in *Paxillus* s. str. und *Tapinella*, welche beispielsweise von BREITENBACH & KRÄNZLIN (1991), WATLING & GREGORY (1991) und vor allem ŠUTARA (1992) angewendet wird. HAHN (1996) propagierte ein weiter gefaßtes Gattungskonzept. Gerade in dieser Frage schien es aber sehr ratsam, auf neue Merkmalsbereiche zurückzugreifen. Hierfür bot sich in erster Linie die Organisation der Rhizomorphen an, die in jüngerer Zeit immer mehr Aufmerksamkeit erhält (z. B. AGERER 1988, RAIDL 1997, MLECZKO 1997a, 1997b). Um die Ergebnisse abzusichern, wurden Außengruppen wie z. B. *Coniophora* DC., *Hygrophoropsis* (J. Schroet.) Maire ex Martin-Sans miteinbezogen.

## 2. Glossar:

Verwendete Abkürzungen:

agg.	aggregatum; Sammelart, Artengruppe
aff.	affinis; Taxon steht nahe bei...
cf.	conferendum; Taxon noch nicht sicher determiniert
DC	Dünnschichtchromatographie
fm.	forma; Form
HPLC	High-pressure-liquid-chromatography
l. c.	locus citatus; Abkürzung für mehrfach zitierte Jahresangabe
leg.	legit; gesammelt von
PCR	Polymerase-chain-reaction
RFLP	Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismus
SEM	Scanning-electron-microscope, Rasterelektronenmikroskop
s. l.	sensu lato; im weiteren Sinne

s. str.	sensu stricto; im engen Sinne
spec.	Species, nicht bestimmte Art
ss.	sensu, im Sinne von
ss. auct.	im Sinne einiger Autoren
ssp.	Subspecies; Unterart
s. str.	sensu stricto, im engeren Sinne
var.	varietas; Varietät

## 2.2. Verwendete Fachausdrücke:

Die anatomisch-morphologischen Bezeichnungen wurden im Sinne von CLÉMENÇON (1997a) verwendet. Folgende zwei Bezeichnungen bedürfen jedoch einer Erläuterung:

**Knoten:** Verzweigungsform von Rhizomorphen; der Verzweigungspunkt wird von vielen Hyphen knotenartig umschlungen; bei Boletales typischerweise durch ein spezielles Verzweigungsmuster ausgelöst (AGERER, comm. pers.): von der ehemaligen Vorläuferhyphe (zentrale Hyphe mit vergrößertem Lumen) abzweigende Hyphe bildet rückläufige Verzweigung, die sich bald wieder in gegengesetzte Richtungen gabelt (typisch in Abb. 82a am Beispiel von *P. obscurosporus* zu sehen);

**Lamellengrund:** Diese Bezeichnung wurde eingeführt, um den fertilen Bereich zwischen den Lamellen bei *Paxillus* zu bezeichnen. Das in der Lamellentrama ausgebildete Mediostratum teilt sich an der Basis der Lamelle auf, verläuft (als aus dem Mediostratum verlängerter Bereich) der Huttrama entlang, um wieder in die benachbarte Lamelle zu münden; bereits LOHWAG & PERINGER (1937) analysierten diese anatomische Besonderheit bei verschiedenen Vertretern der Boletales (mit Abbildungen); aufgrund dieser, dem Mediostratum homologen Zone ist das gesamte Hymenophor von der Huttrama ablösbar; zwischen Hymenium und diesem „verlängerten Mediostratum“ befindet sich ein (wie in der Lamelle ausgeprägtes) „Laterlstratum“.

## 3. Methoden:

**3.1. Morphologisch-anatomische Untersuchungen mit Hilfe des Lichtmikroskopes:** Die mikroskopischen Untersuchungen wurden sowohl an Frischmaterial (wenn vorhanden) als auch an Herbarbelegen vorgenommen. Analysen des Lamellenaufbaus (Querschnitte) wurden ausschließlich anhand von getrocknetem Material durchgeführt, Untersuchungen der Sklerotien anhand von Frischmaterial oder von frisch in FEA (Formalin : Ethanol 70% : Eisessig = 5 : 90 : 5) fixiertem Material. Rhizomorphen wurden so weit möglich anhand von Frischmaterial und frisch in FEA fixiertem Material untersucht. Als Mikroskop stand ein Zeiss Standard 14 Nomarski-Interferenzkontrastmikroskop zur Verfügung.

**3.2. Anfertigen der Schnitte:** Die Schnitte wurden zumeist mit Hilfe einer scharfen Rasierklinge per Hand gewonnen. Ein Kryotom (Leitz 1321, in Verbindung mit dem Leitz Kryomat 1700) wurde für Lamellenquerschnitte (Schnittdicke 30 µm), für Schnitte der Rhizomorphen (Schnittdicke 30 µm und 60 µm) und der Sklerotien (Schnittdicke 20 µm) benutzt.



### **3.3. Untersuchungsmedien:**

Leitungswasser: für Untersuchungen an Frischmaterial und Kryotomschnitten, da sich in anderen Medien viele Pigmente und auch Kristalle lösen und im Präparat dann nicht mehr zu beobachten sind; des weiteren für sämtliche Sporenmessungen, um störende Quellungserscheinungen zu vermeiden, die erhobene Meßdaten verfälschen würden; frisch in FEA eingelegtes Material wurde z. T. auch in Wasser mikroskopiert, da sich Kristalle in anderen Medien eventuell lösen könnten.

Milchsäure 90%: Frisch- und Herbarmaterial wie auch Kryotomschnitte werden für Dauerpräparate in Milchsäure eingebettet; nach Verdunsten des gelösten Wassers (10%) wird das Deckglas mit Hilfe von Entellan versiegelt.

KOH (ca. 5%): aufzuquellendes Material wie Schnitte von Herbarmaterial werden in einer schwachen KOH-Lösung mikroskopiert oder in andere Untersuchungsmedien übertragen, nachdem der Quellungsprozess abgeschlossen ist (siehe auch unter „Aufquellen der Schnitte von Herbarmaterial“).

Als Färbereagentien werden vor allem Milchsäure-Baumwollblau und Melzers Reagens verwendet. Weitere Reagentien werden eigens im Text erwähnt.

**3.4. Aufquellen der Schnitte von Herbarmaterial:** Handschnitte von getrocknetem Material werden erst ca. 1-2 Minuten in einem großen Tropfen Leitungswasser auf dem Objektträger eingeweicht, anschließend wird ein kleinerer Tropfen (ca. 1/3 vol. des Leitungswassers) KOH 15% in der Nähe des Schnittes zugegeben. Dieses Verfahren hat sich als erfolgreicher als direktes Einlegen in KOH 5% herausgestellt, da die Anzahl regenerierter Zellen deutlich erhöht ist. Durch die Zugabe von KOH in der direkten Nähe des Schnittes wird dieser zunächst einer höheren KOH-Konzentration als 5% ausgesetzt. Dies hat zur Folge, daß die Quellungs-effekte stärker sind. Dies wird als Quellungsimpuls ausgenutzt, durch den auch besonders stark kollabierte Zellen und auch sehr altes Material beginnen, ihre alte Form anzunehmen. Durch die weitere Vermischung mit dem umgebenden Leitungswasser wird die KOH-Konzentration jedoch schnell gemindert, ohne daß der Schnitt in ein anderes Medium verfrachtet werden müßte und so direktem, mechanischem Einfluß ausgesetzt wäre. Nun wird das Deckglas aufgelegt und nach 1-2 Minuten wird ein weiterer Tropfen Leitungswasser durchgezogen, um die KOH-Konzentration weiter zu mindern und so weitere, zu starke Quellung zu verhindern. Dieses Vorgehen war auch gut geeignet, sehr altes Herbarmaterial aufzuarbeiten. Es ist jedoch wichtig, daß die erhöhte KOH-Konzentration nur geringe Zeit auf das Objekt einwirkt, um einen kurzen Quellungsimpuls zu geben, ohne aber die Zellen unnatürlich anschwellen zu lassen. Es kann auch nach Spülen mit Wasser das Medium durch Milchsäure 90% ersetzt werden, um Dauerpräparate herzustellen. Hierbei ist darauf zu achten, daß die KOH weitestgehend verdünnt wurde, damit die Lauge nicht mit der Säure reagiert und unter dem Deckgläschen eine ungünstige Gasentwicklung verhindert wird.

Auch bei Kryotomschnitten von aufgequollenem Herbarmaterial hat sich diese Methodik bewährt.

**3.5. Vorbereitung des Materials für Kryotomschnitte:** Kleine Proben des Frischmaterials (ca. 1 mm<sup>3</sup> bzw. ein kurzes Stück der Lamelle – 1-2 mm) oder ganze Sklerotien werden zunächst für mindestens 3 Stunden in Glycerinwasser (1 Tropfen Glycerin auf 5 ml H<sub>2</sub>O dest.) eingelegt. Das Gefrieren des Objektes erfolgt in demselben Medium. Getrocknetes Material (ebenfalls ca. 1 mm<sup>3</sup> oder Lamellenstücke) wird zunächst auf mit KOH 5% befeuchtetes Papier gelegt, dann ebenfalls mit feuchtem Papier (mit KOH 5% benetzt) bedeckt und so mindestens zwei Stunden lang wieder aufgequollen. Direkter Kontakt mit Flüssigkeit wird vermieden. Das gequollene Material wird wie Frischmaterial weiterpräpariert.

**3.6. Sporenmessung:** Jegliche Sporenmessungen wurden bei 1000facher Vergrößerung mit Ölimmersion im Hellfeld mit Hilfe eines Meßokulares (1 Skalenteil entspricht 0,9 µm) vorgenommen. Die Sporenpräparate wurden sowohl von Frischmaterial als auch von Herbarmaterial erstellt, indem ein Stück Lamelle mehrfach in einen Tropfen Leitungswasser, der sich auf dem Objektträger befindet, getaucht wurde. Hierdurch wird eine genügend große Zahl von Sporen von der Lamellenfläche in das Medium abgewaschen. Untersuchungen von Sporen aus Abwurfpräparaten wurden in geringerer Zahl zum Vergleich vorgenommen, um auf eventuelle, deutliche Unterschiede in den Ergebnissen zu achten. Hierbei bestätigte sich, daß dies nicht der Fall ist, wie auch CLÉMENÇON (1997b) anhand ausgewählter dunkelsporiger Vertreter der Ordnung Agaricales gezeigt hat. Abweichungen können jedoch nicht generell ausgeschlossen werden. Dennoch wird es als sinnvoller erachtet, Sporen direkt von den Lamellen zu untersuchen, da nur dies gute Vergleichsmöglichkeiten mit älterem Herbarmaterial ermöglicht, weil hier Abwurfpräparate der Sporen häufig fehlen.

Als Medium wurde ausschließlich Leitungswasser verwendet, um störende Quellungsvorgänge zu vermeiden. Die Sporenmessungen wurden mit der höchsten Ablesegenauigkeit von ¼ Skalenteilen vorgenommen (ein Skalenteil entspricht 0,9 µm – die Eichung der Skala erfolgte mit Hilfe eines Objektmikrometers). Ein genauere Ableseversuch wird als nicht sinnvoll angesehen, da das Auflösungsvermögen des Lichtmikroskopes bei ca. 0,3 µm liegt. Genauere Meßwerte sind auch theoretisch nicht möglich. Der mittlere Meßfehler wird daher auch als 0,3 µm angenommen, also als etwas höher als die versuchte Ablesegenauigkeit. Es wurde darauf geachtet, die Messungen nur an Sporen vorzunehmen, die völlig plan liegen und sich nicht bewegen. Eine etwas klebrige Wand der *Paxillus*-Sporen gewährleistet eine genügend große Anzahl an entweder am Objektträger oder aber am Deckgläschen fixierter Sporen. Es wird immer auf genügend Medium geachtet, so daß die Sporen nicht komprimiert werden und dadurch ihre äußere Form verändern. Um subjektive Fehler bei der Auswahl der zu messenden Sporen zu vermeiden, werden an verschiedenen Stellen des Objektes alle im jeweiligen Gesichtsfeld liegenden Sporen vermessen. Dieses Vorgehen ist nötig, um sichere Mittelwerte der Meßgrößen zu erhalten. Zur statistischen Absicherung werden je Kollektion möglichst viele Sporen vermessen, mindestens jedoch 40 pro Aufsammlung, meistens jedoch um die 60. Aus den einzelnen Sporenmessungen wird jeweils der Quotient von Länge und Breite der Sporen ( $Q = L/B$ ), sowie das Sporenvolumen berechnet. Hierbei wird die Sporenform näherungsweise als Rotationsellipsoid betrachtet. Das Volumen berechnet sich nach BRONSTEIN & SEMENDJAJEW (1991: 233) als  $V = 4/3 \pi * (L/2)^2 * (B/2)^2 * (B/2)^2$ .  $L/2$  und  $B/2$  sind hierbei die Halbachsen des Ellipsoids, wobei die beiden kleinen Halbachsen jeweils gleich groß sind (Rotationsellipsoid). Die Angabe der Sporenmaße erfolgt in Länge (L) x Breite (B) als

$$(L_{\text{ausmin}}) L_{\text{min}}\text{--}L_{\text{mittel}}\text{--}L_{\text{max}} (L_{\text{ausmax}}) \times (B_{\text{ausmin}}) B_{\text{min}}\text{--}B_{\text{mittel}}\text{--}B_{\text{max}} (B_{\text{ausmax}}) \mu\text{m}$$

mit  $L_{\text{ausmin}}$  als kleinsten Wert der Ausreißer,  $L_{\text{min}}$  als kleinsten gewöhnlichen Meßwert der Länge,  $L_{\text{mittel}}$  als Mittelwert der Länge (dieser wird durch Unterstreichen hervorgehoben),  $L_{\text{max}}$  als größten gewöhnlichen Meßwert und  $L_{\text{ausmax}}$  als größten Ausreißer. Als Ausreißer werden Werte definiert, die größer bzw. kleiner als 95% der Meßwerte sind, bzw. die durch deutlichen Abstand von den kontinuierlich verteilten Meßwerten ausgezeichnet sind. Die Angaben bei der Breite (B) und auch von Q und V sind analog.

Den Meßergebnissen wird in eckigen Klammern die Anzahl der gemessenen Sporen (S) und die Anzahl der hierfür untersuchten Kollektionen (K) in der Form [K, S] vorangestellt.

**3.7. Anfertigung der Zeichnungen:** Die morphologisch-anatomischen Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenspiegels (Firma Zeiss) vorgenommen. Die Endvergrößerung auf dem Papier betrug hierbei immer 2000x. Sporenzeichnungen wurden im Hellfeld erstellt, während Zeichnungen von Hyphenverbänden im Interferenzkontrast nach Nomarski durchgeführt wurden. Die zunächst mit Bleistift gefertigten Zeichnungen wurden mit Tusche auf Transparentpapier übertragen und dann verkleinert.

### **3.8. Untersuchungen mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskopes (SEM):**

Es stand ein Rasterelektronenmikroskop Leo 438 VP, eine BAL-TEC SCD 050 Sputter-Anlage und ein Critical-Point-Trockner der Firma Polaron zur Verfügung. Zur Untersuchung der Sporenoberfläche wurden ohne weitere Vorbehandlung oder Fixierung Stücke des Hymeniums von getrockneten Fruchtkörpern 60 sec (Raumtemperatur und 20 mA) mit Platin besputtert. Als Vergleich wurde eine Probe im getrockneten Zustand in FEA fixiert, mit Hilfe von Aceton stufenweise entwässert (in den Schritten Aceton 70% 1h, Aceton 80% 2h, Aceton 90% 2h und Aceton 100% 12h), Kritisch-Punkt getrocknet und anschließend wie oben beschrieben mit Platin besputtert; die untersuchte Rhizomorphe wurde im Frischzustand in FEA fixiert und entsprechend über eine Aceton-Reihe entwässert, Kritisch-Punkt getrocknet und besputtert.

### **3.9. Chemotaxonomische Untersuchungen:**

Zur Extraktion der Fruchtkörperpigmente werden Stücke der frischen oder der herbarisierten Fruchtkörper (Hut, Lamellen und Stiel) in Ethanol 70% eingelegt. Das Medium nimmt rasch eine gelbe, später dunkler braune Färbung an. Zur weiteren Untersuchung wird ein Teil der so erhaltenen Stammlösung mit Hilfe von Filterküvetten „Varian Bond Elut C18“ unter Zugabe von Methanol 99% filtriert. Die erhaltene Lösung wird in einem Trockenschrank bei 30° C eingedampft. Nach völliger Verdunstung des Ethanol/Methanol-Gemisches werden die Pigmente in wenigen Tropfen Methanol 99% gelöst, um eine konzentrierte Lösung zu erhalten. Ausgehend von dieser Lösung werden die chromatographischen Untersuchungen (DC und HPLC) durchgeführt.

**Dünnschichtchromatographie (DC):** Die gesättigten Pigmentlösungen werden auf eine DC-Platte der Firma Merck (mit Kieselgel 60 F<sub>254</sub> beschichtete Aluminiumplatte der Größe 20 x 20 cm) aufgetragen. Zur Kontrolle wird auf jeder Platte jeweils Involutin und Chamonixin als Reinsubstanz aufgebracht. Laufmittel: 10 Teile Toluol, 5 Teile Ethylformiat und 3 Teile Ameisensäure (Mischung nach Angaben Prof. Dr. W. Steglich). Zur Identifizierung der Pigmente wurden folgende Sprühreagenzien verwendet: FeCl<sub>3</sub> in Methanol, K<sub>3</sub>(Fe(CN)<sub>6</sub>) in H<sub>2</sub>O + NaHCO<sub>3</sub> und NH<sub>3</sub>-Dampf.

**High-Pressure-Liquid-Chromatography (HPLC):** Die analytische HPLC wurde an einer Anlage der Firma Waters betrieben: Zwei Pumpen 510, Autosampler 117 plus, Photodioden-Array-Detektor 996 mit Gradientensteuerung und PC (Software Millennium).

Säule: Nr. 98 (Nucleosil C18, Mnauer, 5 µm, 230 x 4 mm).

Trennsystem: Lauf 1: 0 min: A 90%, B 10%; 65 min: A 10%, B 90%; 80 min: A 0%,

B 100%; mit A = H<sub>2</sub>O / CH<sub>3</sub>CN 9/1; B = H<sub>2</sub>O / CH<sub>3</sub>CN 1/9;

Lauf 2: 0 min: A 100%, B 0%; 50 min: A 0%, B 100%; mit A = H<sub>2</sub>O / CH<sub>3</sub>CN 9/1; B = CH<sub>3</sub>CN;

### **3.10. Molekularbiologische Untersuchungen:**

Die Methodik der molekularbiologischen Untersuchungen wurde BEENKEN (1995) entnommen. Untersucht wurde die ITS-Region der rDNA: das durch die Primer ITS1 und ITS4 mit Hilfe der PCR amplifizierte DNA-Stück wurde nachfolgend mit Restriktionsendonucleasen geschnitten.

Verwendete Restriktionsendonucleasen (von MBI Fermentas, ebenso die entsprechenden Pufferlösungen):

Enzym	Erkennungssequenz und Schnittstelle
Alu I:	A G   C T T C   G A
Csp 6I:	G   T A C C A T   G
Eco RI:	G   A A T T C C T T A A   G
Hinf I:	G   A N T C C T N A   G
Taq I:	T   C G A A G C   T

Die erhaltenen DNA-Stücke wurden mit Hilfe der Elektrophorese entsprechend BEENKEN (1995) in 3% Agarose-Gelen aufgetrennt, dann in Ethidiumbromid (1 mg/Liter H<sub>2</sub>O) gefärbt und unter UV-Licht mit einer Polaroid-Kamera fotografiert. Zur Normierung der Laufweiten der verschiedenen Ansätze wurden jeweils 100-Basenpaar-Laddermixes bzw. bei dem häufig schneidenden Enzym Taq ein 50-Basenpaar-Laddermix verwendet und an beiden Seiten des Gels mitlaufen gelassen.

Für die Auswertung der erhaltenen Bandenmuster werden zunächst die Photographien der gefärbten Gele auf die doppelte Größe vergrößert. Zwischen den auf der rechten und linken Seite gebildeten Banden längendefinierter Fragmente können jeweils parallele Geraden gezogen werden, anhand derer die Länge der DNA-Fragmente berechnet werden kann, indem die genaue Position der betrachteten Bande zwischen den beiden Geraden bestimmt wird. Hierbei muß aber das exponentielle Laufverhalten beachtet werden. Da das Gel und auch das anliegende elektrische Feld stellenweise heterogen sein können, ist die Laufgeschwindigkeit nicht völlig unabhängig von der Position im Gel. Um diese Effekte möglichst auszuschließen, wurden für jedes Eichgeradenpaar einzeln die Umrechnungsfaktoren für die Position zwischen den Eichgeraden und der Länge des betrachteten DNA-Fragmentes bestimmt. Die so erhaltenen Werte für die einzelnen DNA-Fragmente müssen wieder als Summe die Länge des ungeschnittenen Amplifikats ergeben, wodurch die bestimmten Umrechnungsfaktoren geprüft werden können. Geachtet werden muß aber auf mögliche Teilverdau wie auch auf mögliche Fragmente verschiedener DNA-Bereiche gleicher Länge. Bei Teilverdau würde die Summe der Einzelfragmentlängen die Gesamtlänge übersteigen, bei analogen Längen verschiedener DNA-Fragmente wäre die Summe entsprechend kleiner als die Gesamtlänge. Im Falle von sehr häufig schneidenden Restriktionsenzymen besteht auch die Möglichkeit, daß besonders kurze Fragmente innerhalb der Laufzeit bereits aus dem Gel herausgelaufen sind und so nicht mehr auf der Fotografie erscheinen.

Um die Ergebnisse abzusichern, wurden die Restriktionsverdauung doppelt durchgeführt. Das Enzym Csp 6 wurde nachträglich hinzugezogen, um innerhalb der näheren *Paxillus-vernalis*-Verwandtschaft eine Unterscheidung zu versuchen. Es wurde daher nur einmal angesetzt.

### **3.11. Entnahme von Bodenproben und weitere Bearbeitung:**

Mit Hilfe eines scharfen Messers wurde in ca. 10 cm Abstand um den Fruchtkörper herum eine etwa 10-15 cm tiefe Bodenprobe entnommen. Es wurde darauf geachtet, vorhandene Wurzeln zu durchtrennen, ohne Zugbelastungen auf diese auszuüben. Dadurch kann mit Hilfe von Mycelverbindungen zwischen Fruchtkörper und Mykorrhiza der Baumpartner genau ermittelt werden. Auf die Bearbeitung von Mykorrhizamerkmale wurde zunächst verzichtet. Unter Leitungswasser wurden anschließend im Labor die Rhizomorphen, von der Stielbasis ausgehend, vorsichtig freigewaschen. Hierbei mußte unbedingt darauf geachtet werden, die Oberfläche der Rhizomorphen möglichst nicht zu berühren oder anderweitig zu beeinträchtigen, damit Merkmale wie z. B. Cystiden nicht in Mitleidenschaft gezogen werden. Das Mycel wurde durch die gesamte Bodenprobe freigelegt, um über die Verbindung mit den Baumwurzeln den Mykorrhizapartner zu ermitteln und eine ausreichend hohe Anzahl von Sklerotien zu erhalten. Die Identifikation der Rhizomorphen erfolgte durch die Verbindung mit der Fruchtkörperbasis. Ferner kann eine Zuordnung auch über die für *Paxillus* s. str. typischen Mycelcystiden, aufgeblähte Zellen, Verzweigungsknoten etc. überprüft werden. Hinsichtlich zufällig mit der Stielbasis verwachsenem Fremdmycel ist dies wichtig.

**3.12. Sporenabdücke:** Hüte frisch aufgesammelter Fruchtkörper wurden zur Gewinnung eines Abwurfpräparates über weißem Papier plaziert, so daß die Lamellen senkrecht auf das Papier weisen, es aber nicht berühren. Hierfür wurde entweder der Stiel so abgeschnitten, daß der Hut auf dem Stielrumpf auf das Papier gestellt werden konnte, oder aber der Hut wurde auf Abstandshalter aufgelegt. Der Abstand zum Papier sollte möglichst gering sein. Anschließend wird der Hut auf seiner Oberfläche mit ein bis zwei Wassertropfen befeuchtet. Daraufhin wird ein Gefäß über den auf das Papier sporulierenden Fruchtkörper gestülpt. Dadurch wird eine Verfrachtung der Sporen durch Luftbewegung verhindert. Zudem bleibt so die für die Sporulation nötige Feuchtigkeit des Fruchtkörpers länger erhalten. Die Abwürfe wurden bei Zimmertemperatur (ca. 20° C) gewonnen. Nach mehreren Stunden wird geprüft, ob der entstandene Abwurf bereits kräftig genug ist. Meist reichen bereits ein bis zwei Stunden aus, manchmal sind aber mehr als 6 Stunden nötig, um einen brauchbaren Abdruck zu erhalten.

Wichtig ist, daß die Fruchtkörper möglichst bald nach dem Aufsammeln zum Aussporen ausgelegt werden, da die Sporulation später nur sehr eingeschränkt erfolgt oder völlig ausbleibt. Insgesamt ist der Erhalt eines Abdruckes bei *Paxillus* s. str. völlig problemlos möglich.

Den erhaltenen Abwurfpräparaten wurde sowohl frisch als auch im trockenen Zustand mit Hilfe eines Farbatlanten (KORNERUP & WANSCHER 1978) ein Farbcode zugeordnet. Dies geschieht bei indirekter Beleuchtung (kein direktes Sonnenlicht) mit Naturlicht. Kunstlicht wirkt sich hierbei sehr störend aus.

**3.13. Makrochemische Reaktionen:** Im Gelände wird direkt am frischen Fruchtkörpermaterial die Reaktion mit KOH 15%, FeSO<sub>4</sub> konz., Formol und NH<sub>3</sub>-Dampf der Hutoberfläche, des Hymeniums und des Fleisches getestet. Um die später zu herbarisierenden Fruchtkörper nicht zu sehr zu schädigen, werden zunächst vier kleine Proben der zu testenden Fruchtkörperbereiche abgetrennt, die später verworfen werden. Eine Farbreaktion wird vermerkt, wenn sich ein Unterschied zu Befeuchtung mit H<sub>2</sub>O ergibt.

### 3.14. Isolation und Kultivierung von Pilzmycelien:

Als Kulturmedien wurden Hefe-Malz-Vollagar (H), Hefe-Malz-Halbagar unter Zugabe von Tetracyclin (T1/2) sowie Wasser-Agar verwendet.

An einer Sterilbank wurden von möglichst jungen und frischen Fruchtkörpern kleine Stücke aus der Huttrama direkt oberhalb des Hymenophors entnommen und auf vorbereitete Petrischalen mit H-Agar oder T1/2-Agar übertragen. Der untersuchte, schnellwüchsige Stamm von *Coniophora arida* (Fr.) P. Karst. wurde auf Wasser-Agar übertragen, um besser junge Bildungsstadien von Rhizomorphen isolieren zu können.

**3.15. Material:** Das untersuchte Material wird bei den einzelnen Artbeschreibungen angegeben. Soweit nicht anders vermerkt, sind alle Proben in der Botanischen Staatssammlung München (M) hinterlegt. Andere Herbarien werden HOLMGREN et al. (1990) entsprechend abgekürzt. Funddaten weiterer, hier nicht ausführlich beschriebener Arten:

#### ***Boletellus pruinatus* (Fr. & Hök) Klofac & Krisai-Greilh.**

**Italien:** Reg. Emilia-Romana, Borgotaro, bei C. se Vighen, leg. C. Hahn, 1. 10. 1998, CH 322/98.

#### ***Coniophora arida* (Fr.) P. Karst.**

**Deutschland:** Bayern, Regensburg, Walhalla, Forstmühle, Rabenzipfel, leg. C. Hahn, 26. 9. 1989, SR 511.

#### ***Gyrodon lividus* (Bull.: Fr.) Sacc.**

**Deutschland:** Bayern, Bad Tölz, Vorderriß, bei *Alnus incana*; leg. C. Hahn, 9. 8. 1998, CH 181/98; —, Fürstenfeldbruck, Schöngesing, Holzhausen, unter *Alnus glutinosa*, leg. C. Hahn, 7. 9. 1998, CH 231/98; —, Traunstein, Grassau, Kendlmühlfilze, unter *Alnus incana*, Hochmoor (Wegrand).

#### ***Hygropohoropsis aurantiaca* (Wulf.: Fr.) R. Mre.**

**Deutschland:** Bayern, München, Deisenhofen, Sägemehlhaufen; leg. C. Hahn, 11. 9. 1998, CH 246/98.

#### ***Paxillus statuum* (Speg.) Horak**

**Chile:** X. Region, zw. Valdivia und Osorno, Santa Adriana bei Réumen, leg. C. Hahn, 17. 4. 1998, CH 25/98.

#### ***Pseudomerulius aureus* (Fr.) Jülich**

**Tschechische Republik:** Bezirk Prachatice, Husinec, Talsperre der Blanice, Berg Hradec, an liegenden *Pinus*-Ästen; leg. C. Hahn, 13. 9. 1996, CH 89/96.

#### ***Tapinella atrotomentosa* (Batsch: Fr.) Šutara**

**Deutschland:** Bayern, Deggendorf, Grub, an *Picea-abies*-Stumpf, leg. C. Hahn, 15. 10. 1998, CH 420/98; —, Fürstenfeldbruck, Schöngesing, Holzhausen, leg. C. Hahn, 7. 9. 1998, CH 233/98; —, Königsdorf, zw. Eglsee und Babenstuben, leg. S. Raidl, 23. 8. 1998, CH 214/98; —, zw. Odelshausen und Mering, Höglwald bei Tegernbach, leg. R. Agerer, 11. 9. 1998, CH 245/98; —, Regensburg, Walhalla, Forstmühle, Rabenzipfel, leg. C. Hahn 31. 7. 1998, CH 164/98; —, Siegenburg, Dürnbucher Forst, leg. C. Hahn, 21. 7. 1998, CH 125/98; —, Simbach, am Boden unter *Picea abies*, *Pinus silvestris*, *Fagus sylvatica*, leg. C. Hahn, 29. 8. 1998, CH 216/98; —, Starnberg, Tutzing, Pfaffenberg, leg. C. Hahn, 18. 8. 1996, CH 30/96; 17. 8. 1998, CH 199/98; CH 201/98;

#### ***Tapinella panuoides* (Fr.: Fr.) Gilbert var. *panuoides***

**Italien:** Südtirol, Mals, Matsch, beim Glieshof, ca. 1830 m ü. NN, leg. R. Agerer, 6. 8. 1998, CH 183/98;

#### ***Tapinella panuoides* var. *ionipus* (Quél.) Ch. Hahn [Umkombination auf S. 72]**

**Deutschland:** Bayern, Deisenhofen bei Unterhaching, ca. 1 km westl. von Deisenhofen, in der Nähe der Keltenschanzen, auf Sägemehlhaufen, leg. E. Garnweidner, 6. 9. 1998, CH 242/98;

#### ***Xerocomus chrysenteron* (Bull.) Quél.**

**Deutschland:** Bayern, Eggenfelden, Lichtberg, leg. C. Hahn, 28. 6. 1997, CH 53/97.

#### ***Xerocomus lanatus* (Rostk.) Singer**

**Italien:** Reg. Emilia-Romana, Borgotaro, bei Il Poggio, leg. C. Hahn, 30. 9. 1998, CH 317/98.

#### 4. Anatomisch-morphologische Studien an Arten des *Paxillus involutus*-Formenkreises:

*Paxillus involutus* (Batsch: Fr.) Fr., Epicr. syst., p. 317, 1836-38 s. str.:

≡ *Agaricus involutus* Batsch: Fr. 1821

**Kurzcharakterisierung:** Kräftige, mittelgroße Fruchtkörper mit deutlich ausgeprägtem Stiel, meist gebuckelter Hutmitte, mit mäßig dicht stehenden Lamellen ohne deutliche Gelbtöne, einzeln unter diversen Bäumen auf sauren Böden fruktifizierend.

**Hut:** 40-150(200) mm im Durchmesser, hell ockerbraun bis hell rostbraun; jung konvex, mit ausgeprägtem, zentralem Buckel, dann immer flacher werdend, im Alter niedergedrückt, teils fast trichterig; zentraler Buckel meist bis ins Alter erhalten, wenn auch gewöhnlich klein im Vergleich zum Hutdurchmesser; Hutrand jung deutlich eingerollt, im Alter bisweilen nur noch wenig eingerollt, aber Hutrand nie gestreckt; Hutoberfläche jung filzig, besonders am Hutrand; im Alter von der Mitte her verkahlend, am Rand fein filzig bleibend; Hutrand unter dem Filz meist gerippt; Rippung variabel von sehr deutlich ausgeprägt bis nur schwach, selten auch fehlend; Huthaut nicht schuppig aufreißend; keine eingewachsene, radiale Faserung vorhanden. Hut besonders jung auf Druck dunkler werdend, ältere, bereits verkahlte Bereiche nicht oder kaum dunkler werdend.

**Lamellen:** Herablaufend; jung blaß ockerlich, ohne auffallende Gelbtönung, bei Sporenreife dunkler, über Gelbbraun zu Ockerbräunlich; auf Druck schnell und deutlich dunkel rostbraun fleckend; mäßig dicht stehend (13-16 Lamellen pro cm in 1 cm Abstand vom Hutrand); Lamellen 4-7 mm breit, deutlich anastomosierend und gegabelt; am Stielansatz Hymenium zu Adern reduziert, um als ebene Schicht abrupt in Stieloberfläche überzugehen; isolierte Hymenialbereiche jedoch an der Stielspitze auftretend (der Aufbau entspricht dem des Lamellengrundes).

**Stiel:** 40-100 x 10-25 mm, zylindrisch, zur Stielbasis hin sich nicht verjüngend, jung im Verhältnis zur Hutbreite sehr kräftig, jedoch gestreckt (jung meist länger als Hut breit); im Alter Hut häufig breiter als Stiel lang; basales Anhängsel meist fehlend; Stiel jung hell creme bis hell ockerlich, fein flockig bereift (junges Caulohymenium), bald rötlich braun marmoriert; im Alter Stiel über Hellbraun zu Ockerbraun verfärbend, z. T. durch aufliegendes Sporenpulver ockerlich rostbraun gefärbt; Stieloberfläche im Alter bisweilen leicht längsrillig oder überfasert; Stielbasis und Basismycel keine Exsudatropfen ausscheidend; Basismycel kräftig ausgebildet, blaß cremeockerlich, häufig derbe Rhizomorphen und Hyphenmatten bildend.

**Fleisch:** Blaß gelb, langsam rotbraun verfärbend, im gesamten Fruchtkörper gleichmäßig gefärbt; Geruch banal säuerlich-pilzlich, Geschmack unangenehm säuerlich.

**Sporenpulver:** Frisch ockerlich rostbraun, 5D4 nach KORNERUP & WANSCHER (1978), nach längerer Zeit und getrocknet sich mehr in Richtung Rostbraun verfärbend, ca. 5D6-5E6.

#### **Makrochemische Reaktionen:**

Hutfleisch: KOH 15%: über Weinrot nach dunkel Weinrot bzw. Rotbraun

FeSO<sub>4</sub>: blaß grünlich, graugrün bis deutlich grün

Formol: negativ bis blaß gelblich

NH<sub>3</sub>: grauviolett bis weinrot-violett überhaucht

Huthaut: KOH 15%: rotbraun  
FeSO<sub>4</sub>: blaß wäßrig graugrün  
Formol: negativ  
NH<sub>3</sub>: dunkel grau bis schwarz überhaucht

Lamellen: KOH 15%: kastanien-rotbraun  
FeSO<sub>4</sub>: schmutzig grünschwarz  
Formol: negativ  
NH<sub>3</sub>: dunkler gelb

**Huttrama:** Hutdeckschicht (Abb.1): Undifferenziertes Trichoderm, am Hutrand am stärksten aufwärtsstrebend (hier bis 500 µm mächtig) und gerne verflochtene Hyphenbündel bildend, zur Hutmitte und im Alter Hyphen immer mehr liegend; Hyphen (4)5-8,5(10) µm dick, Zellen 40-160 µm lang; Endzellen nicht differenziert, Hyphenspitzen undifferenziert abgerundet, nur selten leicht erweitert; Hyphen mit intrazellulärem, homogen in der Zelle verteiltem, braunem Pigment, dieses sich in KOH schnell lösend, Hyphen dann farblos bzw. fast farblos erscheinend. – Tiefere Lagen (Abb. 12): Hyphen oberflächenparallel verlaufend; Zellwände häufig schwach verdickt (bis ca. 1 µm), vor allem im Bereich der Septen, sowie die Septen selbst, jedoch auch dünnwandige Hyphen vorhanden; Hyphen 7,5-23 µm dick, Zellen 60-280 µm lang; Hyphen meist etwas aufgebläht, dadurch an den Septen zumeist eingeschnürt; Pigmentierung blaß braun bis blaß gelbbraun bis fast farblos, intrazellulär, homogen verteilt; Pigment sich in KOH schnell lösend und Hyphen dann farblos erscheinend.

**Lamellentrama** (Abb. 19): Unidirektional, deutlich in Mediostratum und Lateralstrata differenziert; Lateralstrata aus 2,5-8 µm dicken Hyphen mit in KOH stark quellenden Zellwänden aufgebaut, lockerer als Mediostratum, z. T. gelatinös, divergierend; Mediostratum dichter gepackt, nicht gelatinös, aus 5-12(17) µm dicken, parallel verlaufenden Hyphen gebildet; Lamellengrund fertil, Hymenophor durch eine dem Mediostratum entsprechende Schicht von Huttrama abgesetzt (daher gesamtes Hymenophor leicht von Huttrama ablösbar), Lateralstratum am Lamellengrund entsprechend einseitig verlaufend; Subhymenium ausgeprägt, aus kurzgliedrigen, sich häufig verzweigenden, 3-5 µm dicken Hyphen bestehend, Zellen 5-20 µm lang; an Lamellenschneide Subhymenium direkt aus dem Mediostratum hervorgehend, sonst den Lateralstrata entspringend; Lamellenschneide fertil, mit vereinzelt Cheilocystiden, diese meist tiefer als Basidien wurzelnd; Pleurocystiden häufig, auch im Lamellengrund auftretend, meist tiefer als Basidien wurzelnd.

**Sporen** (Abb. 29, 107): [30, 1322] (6,5)7-8,6-11(14) x (4,5)5-5,4-6,5(7) µm; Q=(1,3)1,4-1,6-2(2,5); V=(62)81-135-200(326) µm<sup>3</sup>; ellipsoid, größere Sporen mit leicht ausgeprägter suprahilarer Depression; Oberfläche im Lichtmikroskop glatt; Sporen im Frischzustand meist mit einem großen Öltropfen, dieser umgeben von mehreren kleineren Öltröpfchen, Apikulus asymmetrisch ansitzend, Sporen inamyloid, schwach dextrinoid; Sporen im SEM (Abb. 107) glatt bis sehr fein rauh ornamentiert.

**Basidien** (Abb. 42): 26-55 x 6-9 µm; (2)4sporig, keulenförmig, meist mit vielen kleinen Öltröpfchen gefüllt.

**Pleurocystiden** (Abb. 42, 43): 33-97 x 7-19 µm; dünnwandig; Form variabel, spindelig bis lanzettlich, meist flaschenförmig und mit ausgezogenem Halsteil, manchmal recht tief wurzelnd; im Halsteil bzw. im distalen Bereich meist dunkel bernsteingelb bis rotbraun pigmentiert, deutlich abgesetzt zu farblosem, unterem Teil.

**Cheilocystiden** (Abb. 34): 60-90 x 12-21 µm; wie Pleurocystiden gebaut, ebenfalls meist deutlich in Hals- und Bauchteil getrennt, wie Pleurocystiden im distalen Bereich mit bernsteingelbem bis rotbraunem Inhalt.



**Stieltrama:** Stielbekleidung (Abb. 52): Caulohyemenium deutlich ausgeprägt, Stiel makroskopisch dadurch bereift erscheinend; Stieltrama aus parallelen, dünnwandigen Hyphen, diese 2-6 µm dick, in tieferen Lagen dicker werdend; äußere Hyphen der Stielrinde sich auswärts biegend, ein teils deutliches, teils kaum ausgeprägtes Subhyemenium bildend; dieses aus kurzgliedrigen, sich wenig verzweigenden, 4-8(10) µm dicken Hyphen bestehend, von denen Caulobasidien und Caulocystiden in gleicher Höhe entspringen; Zellen der Subhyemialhyphen 10-16(30) µm lang; zur Stielbasis hin Caulohyemenium aufgelockert, basal fehlend. – Tiefere Lagen (Abb. 66): Aus leicht aufgeblähten, parallelen Hyphen bestehend, Septen daher leicht eingeschnürt; Hyphen 6-18 µm dick, Zellen 38-120(190) µm lang; Trama zum größten Teil aus 10-18 µm dicken, und im Vergleich zur Länge recht kurzzelligen Hyphen aufgebaut, jedoch immer wieder untermischt mit dünneren, um 6-8 µm dicken Hyphen; gegen Stielbekleidung hin dicke Hyphen seltener werdend und durch schmale ersetzt;

**Caulocystiden** (Abb. 60): (17)21-48 x 5-12(14) µm; dünnwandig, spindelig bis flaschenförmig, z. T. leicht keulig und an Basidiolen erinnernd; Halsteil nur andeutungsweise ausgezogen.

**Caulobasidien:** 25-35 x 6,5-10 µm, 4sporig, keulig, dünnwandig, meist mit kleinen Öltröpfchen.

**Rhizomorphen** (Abb. 77): Hochdifferenziert, Typ F nach AGERER (1987-98), AGERER (1995), zentrale gefäßartige Hyphen häufig mit aufgelösten Septen (Abb. 77b), aber auch mit besonders dickwandigen Septen auftretend (Abb. 77a); gefäßartige Hyphen jung mit Schnallen, diese jedoch im Verlauf der Ausdifferenzierung völlig reduziert werdend; gefäßartige Hyphen 7-15 µm im Durchmesser, umgeben von schmalen, nicht zu gefäßartigen Hyphen differenzierten Hyphen, diese 2-5 µm dick; Verzweigungen erfolgen durch Knoten; Abschlußgeflecht aus schmalen, 2-4 µm dicken Hyphen gebildet; einzelne Zellen der Oberflächenhyphen aber auch leicht aufgebläht und bis 12 µm dick werdend, bisweilen aber auch Zellen nur partiell - meist direkt an den Septen - deutlich angeschwollen und äußere Wand deutlich verdickt (bis 2 µm dick); diese angeschwollenen Zellen zerstreut, teilweise aber auch nestartig gehäuft, auf der Oberfläche älterer, dicker Rhizomorphen auftretend; Zellwände undifferenzierter Hyphen der Oberfläche meist dicht, aber fein punktiert; alte Rhizomorphen neben den aufgeblähten Randhyphen mit häufig auftretenden Mycelcystiden. Abziehende Hyphen der Rhizomorphen 2,5-5 µm dick, meist dicht punktiert.

**Mycelcystiden** (Abb. 71): 17-45 x 4-10 µm, nesterweise an der Oberfläche älterer Rhizomorphen und auf Hyphenmatten vorkommend, in Form variabel, meist keulig, teilweise aber auch in der Form undifferenziert im Vergleich zu gewöhnlichen Hyphenenden; Cystidenspitze häufig mit kleiner papillenartiger Fortsetzung aus massiver Zellwand; Zellwand apikal häufig auch auffällige Kappen bildend, basal Wandstärke meist abnehmend; gestielt-kopfige Cystiden nicht beobachtet.

**Sklerotien** (Abb. 99, 100): 0,1-0,4(0,5) mm groß, kugelförmig, jung hell creme, im Alter nach Grau zu Schwärzlich verfärbend; häufig an sehr dünnen Rhizomorphen zu finden, an kräftigeren Rhizomorphen seltener; vor allem im Spätherbst auftretend; im Schnitt dunkle Rindenschicht und helleres, creme-gelbliches Mark erkennbar, auf Druck milchigweiße bis blaß bläuliche Flüssigkeit austretend. Anatomie: Sklerotientrama pseudoparenchymatisch, in drei Bereiche gegliedert: A.: ca. 7-10(15) µm dicke, einheitlich braun pigmentierte Rindenschicht; B.: Übergangszone (Zellen farblos, daher abrupt von A abgesetzt; dickwandig; Lumina klein); C.: Innere Trama (Zellen farblos, dickwandig, Lumina groß).

A.: Rindenschicht aus teilweise massivem Zellwandmaterial bestehend, meist jedoch noch sehr reduzierte Zellumina wahrnehmbar; Zellen der Rindenschicht wirken

zusammengedrückt, Lumina daher meist länglich, parallel zur Oberfläche angeordnet; Wände der einzelnen Zellen nicht getrennt wahrnehmbar.

B.: Übergangsbereich direkt unter der Rindenschicht mit verhältnismäßig kleinen Zellumina, diese meist wie in der Rindenschicht oberflächenparallel ausgerichtet, ca. 10-15(21) x 4,5-7(8,5) µm, Zellwände der einzelnen Zellen nicht getrennt wahrnehmbar, 1-1,5 µm dick; Übergangsbereich verhältnismäßig schwach ausgeprägt, meist nur 1-3 Zellagen mächtig, z. T. auch ganz fehlend.

C.: innere Lagen aus größeren Zellen bestehend, Lumina isodiametrisch bis leicht gestreckt, selten deutlicher länglich, (3,5)8-45 x (2)8-40 µm, meist um 20-30 x 15-30 µm, Zellwände wie auch im Übergangsbereich bis zur Sklerotienmitte hin verdickt, ca. 1-1,5 µm dick; Zellen nicht mit getrennt wahrnehmbaren Zellwänden; punktierte Zellwände bzw. Kristalle innerhalb der Sklerotien fehlend;

Abziehende Hyphen: ausserhalb der Sklerotien meist dicht punktiert.

**Thrombopleren:** Meist vorhanden, im Fruchtkörper vor allem in Stieltrama und Mediostratum der Lamellentrama auftretend, aber auch in allen anderen Bereichen zu finden, jedoch am seltensten in den Lateralstrata der Lamellentrama; auch Basalmycelfilz und vor allem ältere Rhizomorphen mit Thrombopleren. Sklerotien ohne Thrombopleren.

**Schnallen:** Überall vorhanden, nur nicht bei differenzierten Zelltypen wie gefäßartigen Hyphen - hier Schnallen im Verlauf der Ontogenie verschwindend - oder den pseudoparenchymatischen Hyphenverbänden der Sklerotientrama; meist Schnallen geschlossen oder mit kleinem Loch, seltener deutlich ausgeprägte Lochschnallen auftretend.

**Kulturmerkmale:** Auf Hefe-Malz-Agar langsam wachsend (bis 2 cm/Monat), meist das Wachstum einstellend, bevor die Agarplatte ausgefüllt wäre; Luftmycel meist sehr locker, watteartig, häufig den Deckel der Agarplatte berührend (ca. 1 cm Höhe); keine auffallenden bzw. gefärbten Exsudatropfen ausscheidend; Mycelfront meist locker, watteartig; Kultur schmutzig graubraun; Agar von der Rückseite der Petrischale aus gesehen sehr bald deutlich rotbraun verfärbend, nach mehreren Monaten sehr dunkel rotbraun.

**Vorkommen:** Juni bis November; auf sauren Böden überall häufig; kalkmeidend; sowohl auf trockenen Sandböden, wie auch in naßen Hochmooren fruktifizierend; auch auf Lehmböden vorkommend, jedoch besonders nährstoffreiche „Gartenböden“ meidend; in Fichtenforsten auf übersäuertem Boden bisweilen als Massenpilz vorhanden; im Rahmen der vorliegenden Studie unter folgenden Baumarten festgestellt: *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth, *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus mugo* Turra, *P. sylvestris* L. (weitere Wirtsbäume siehe Kap. 7.1).

#### Untersuchte Kollektionen:

**Deutschland:** Bayern, Deggendorf, Grub, unter *Picea abies*, leg. C. Hahn, 15. 10. 1998, CH 436/98; —, Eggenfelden, Lichtlberg, Geratskirchner Bach, 420 m ü. NN, unter *Picea abies*, saurer Lößlehmboden, in Nadelstreu, Fichtenforst ohne Unterwuchs, leg. C. Hahn, 28. 6. 1997, CH 59/97; —, Eltmann, MTB 6029/2, 400 m ü. NN, am Fuß eines *Picea-abies*-Stumpfes, leg. C. Hahn, 16. 10. 1994, CH 33/94; —, zw. Freising und Allershausen, südl. der Bundesstraße, ca. 500 m vor Talhausen, unter *Picea abies*, leg. S. Raidl, 24. 9. 1998, CH 296/98; —, Füssen, Waldrand südl. der Ruine Hohenfreyberg, 10°35,3'N, 047°36,8'E, unter *Picea*, leg. B. Dichtel, 29. 8. 1970, in M; —, Kehlheim, Kehlheimer Forst, Viergstetten SO, leg. A. Bresinsky, 17. 9. 1995, in REG; —, Kohlstadt W, unter *Picea*; leg. A. Bresinsky, 24. 9. 1995, in REG; unter *Pinus*, *Betula*, leg. A. Bresinsky, 29. 10. 1995; —, Kehlheim, Paintner Forst, Teufelswinkel, leg. Reisinger, 8. 8. 1991, in REG; unter *Betula*, leg. A. Bresinsky, 24. 9. 1995, in REG; —, Kehlheim, Ludwigshain, unter *Quercus* und *Fagus*, leg. A. Bresinsky, 29. 9. 1995; —, Kelheim, Offenstetten, unter *Betula pendula*, leg. C. Hahn, 21. 7. 1998, CH 136/98; unter *Pinus silvestris*, reiner Sandboden, leg. C. Hahn, 29. 10. 1998, CH 531/98; unter *Betula pendula*, reiner Sandboden, leg. C. Hahn, 29. 10. 1998, CH 532/98; —, Kehlheim, Siegenburg, Dürrbucher Forst, NSG südwestl. von Daßfeld, 385 m ü. NN, unter *Pinus silvestris*, *Quercus robur*, leg. C. Hahn, 8. 10. 1997, CH

239/97; unter *Corylus avellana*, *Pinus silvestris*, *Quercus robur*, leg. C. Hahn, 8. 10. 1997, CH 240/97; unter *Pinus silvestris*, *Quercus robur*, leg. C. Hahn, 21. 7. 1998, CH 127/98; unter *Pinus silvestris*, leg. C. Hahn, 21. 7. 1998, CH 128/98; —, Landshut, Ergoldsbach, Gemeinde Essenbach, Moorrest südöstl. von Unterwattenbach, bei *Betula pubescens*, leg. L. Beenken, 24. 9. 1998, CH 297/98; —, Murnau, Ohlstadt, Loisach östl. des NSG Murnauer Moos, 625 m ü. NN, unter *Picea abies*, leg. C. Hahn, 22. 10. 1995, MuMo 134; —, Murnau, Saulgrub, „Auf dem alten Hof“, 835 m ü. NN, Fichtenwald, in reiner Nadelstreu unter *Picea abies*, leg. C. Hahn, 10. 9. 1995, MuMo 50; —, zw. Odelzhausen und Mering, Höglwald bei Tegernbach, leg. R. Agerer, 21. 9. 1998, CH 294/98; —, Regensburg, Walhalla, Forstmühle, Rabenzipfel, unter *Picea abies*, leg. R. Agerer, 13. 10. 1998, CH 412/98; —, Rosenheim, Grassau, NSG Kendlmühlfilze, Südennde des NSG, Hochmoor, teilentwässert, unter *Betula pubescens*, leg. C. Hahn, 28. 9. 1997, CH 206/97; unter *Picea abies*, leg. C. Hahn, 28. 9. 1997, CH 209/97; unter *Betula pubescens*, leg. C. Hahn, 28. 9. 1997, CH 214/97; —, Starnberg, Aschering, Zwischenmoor am Eßsee, in *Sphagnum* am Rand des Moores, bei *Betula*, leg. J. Poelt, 7. 9. 1958, in M; —, Starnberg, Maising, Hochmooranflug westl. des Meisinger Sees, unter *Pinus mugo* und *Betula*, leg. J. Poelt, 9. 1958, in M; —, Starnberg, Schluifelder Moor bei Ettersschlag, leg. A. Bresinsky, 12. 9. 1969, Bresinsky 69/279; —, Waging am See, Demmelfilz, unter *Pinus mugo*, Hochmoor, nackter Torf, leg. C. Hahn, 24. 10. 1998, CH 521/98; unter *Betula pubescens*, Hochmoor, Torffläche, leg. C. Hahn, 24. 10. 1998, CH 523/98; —, Waldkraiburg, zw. Jettenbach und Maximilian, leg. H. Marschner, 18. 9. 1971, HM 205, in M; —, Weilheim, Grasleitener Moorlandschaft zw. Huglfing und Schöffau, Schweinmoos, unter *Picea abies*, leg. C. Hahn, 11. 9. 1998, CH 276/98; unter *Picea abies*, leg. C. Hahn, 21. 10. 1998, CH 512/98; unter *Betula pubescens*, leg. C. Hahn, 21. 10. 1998, CH 513/98; —, Wiedenzhausen, unter *Picea abies*, leg. R. Agerer, 12. 10. 1998, CH 376/98; Mecklenburg-Vorpommern, Rügen, leg. A. Bresinsky, 22. 9. 1995, in REG;

**Österreich:** Tirol, Grubenbachtal bei Vinaders, Fichtenwald, leg. M. Moser, 23. 8. 1948, Moser 48/461, in M;

**Polen:** Woywodship Nowy Sacz, Gorce Nationalpark, Jaszce Duze, Wälder bei Jaszce Duze, unter *Picea abies*, Nordosthang, leg. C. Hahn, 8. 9. 1996, CH 84/96; —, Woywodship Opolskie, Skelce Opolskie (Großsterlitz) bei Oppeln, Stadtpark, saurer, flachgründiger Boden, bei *Betula pendula* und *Alnus*, leg. C. Hahn & M. Z. Szczepka, 28. 8. 1997, CH 161/97;

**Schweden:** Gimo, 30-40 km east of Uppsala, Färnebofjärdens National Park, *Picea/Pinus* Forst, leg. R. Agerer, 8. 7. 1998, CH 139/98;

#### **Abgrenzung zu nahestehenden Arten:**

**Unterschiede zu *P. rubicundulus*:** Während *P. rubicundulus* nur mit *Alnus* vergesellschaftet ist, wird *P. involutus* unter vielen unterschiedlichen Mykorrhizapartnern gefunden. *P. involutus* ist strikt auf saure Standorte beschränkt, während sich *P. rubicundulus* hinsichtlich des pH-Wertes bodenvag verhält. Selbst Kalkschotterfluren (z. B. flußbegleitend, bei Erlen) werden besiedelt. Makroskopisch zeichnet sich *P. rubicundulus* durch meist zierlichere und dünnfleischigere Fruchtkörper aus, sowie durch den basal ausdünnenden Stiel, den eingewachsen radialfaserigen bis angedrückt schuppigen Hut (z. T. auffällig sperberartig gemustert) und häufig durch einen warmen, gelben bis goldgelben Reflex in den Lamellen, während *P. involutus* kräftigere und dickfleischigere Fruchtkörper bildet, einen zylindrischen Stiel, einen einheitlich filzigen bis teilweise glatten Hut und zumeist blasser und kühler gefärbte Lamellen besitzt. Besonders die Form der Stielbasis erweist sich als gut verwendbares Erkennungsmerkmal. Der Farbton der Lamellen hängt von den Lichtbedingungen ab und ist meist nur im direkten Vergleich beider Arten sehr gut zu erkennen. *P. rubicundulus* wächst sehr gerne büschelig, ein Verhalten, welches bei *P. involutus* nicht beobachtet wurde. Weiterhin ist der Hutrand von *P. rubicundulus* im Gegensatz zu *P. involutus* nur selten gerippt, streckt sich meist früh in der Fruchtkörperentwicklung und ist nur wenig filzig. Der Hutrand von *P. involutus* bleibt meist bis ins Alter deutlich eingerollt, zeigt eine ausgeprägte Rippung und ist vor allem jung deutlich wollig-filzig. In der Hutmitte weist *P. involutus* häufig einen flachen Buckel auf, der bei jungen Fruchtkörpern meist sehr deutlich ausgeprägt ist, aber auch bei ausgewachsenen Exemplaren zumeist noch erkennbar ist. Dieser Buckel tritt bei *P. rubicundulus* seltener in Erscheinung und verschwindet meist bei ausgewachsenen Fruchtkörpern. Weiterhin ist das Fleisch von *P. rubicundulus* häufig kräftiger gelb gefärbt als das von *P. involutus*. Dies ist besonders im Bereich oberhalb des Hymenophors der Fall. Das Basismycel von *P. rubicundulus* ist meist deutlich rosa gefärbt, z. T. in der Intensität an *Suillus collinitus* (Fr.)

O. Kuntze erinnernd, während *P. involutus* cremefarbiges Basismycel besitzt. Bei *P. rubicundulus* fallen die meist sehr deutlich ausgeprägten Mycelmatten und sehr mächtigen Rhizomorphen an der Stielbasis besonders auf. Vor allem bei steinigem Untergrund sind diese in großer Zahl zu finden, da die Räume zwischen den Steinen häufig mit Mycel ausgefüllt werden. Jedoch kann auch *P. involutus* sehr große Mengen an Mycelgeflecht bilden, so daß dies kein gutes Bestimmungsmerkmal darstellt. Deutliche Unterschiede im Verfärben der Lamellen auf Druck oder Häufigkeit von Anastomosenbildungen im Hymenium sind ebenfalls nicht festzustellen. *P. rubicundulus* neigt vielleicht etwas mehr zu rötlicher brauner Fleckung der Lamellen auf Druck, während *P. involutus* häufig dunkler braun verfärbt. Hier gibt es aber alle Übergänge. Dies zeigen besonders deutlich die Abbildungen beider Arten bei BREITENBACH & KRÄNZLIN (1991: 93), die genau denselben Farbton an den berührten Stellen aufweisen. Durchschnittlich stehen die Lamellen von *P. rubicundulus* etwas dichter (15-18 pro cm in 1 cm Abstand vom Hutrand, bei *P. involutus* 13-16 Lamellen pro cm). Eine Unterscheidung ist makroskopisch auch anhand der Sklerotien möglich, die bei *P. rubicundulus* gewöhnlich oval geformt sind und bis zu 1,5 mm Durchmesser erreichen. *P. involutus* hingegen bildet kugelige Sklerotien, die nur bis 0,5 mm groß werden. Mit Hilfe des Mikroskops bieten in erster Linie die Sporenmaße ein sehr gut geeignetes Unterscheidungskriterium. *P. rubicundulus* hat durchschnittlich kürzere und weniger voluminöse Sporen ( $5,5\text{-}7,0\text{-}8,5 \times 4\text{-}5 \mu\text{m}$ ,  $V = 44\text{-}76\text{-}125 \mu\text{m}^3$ ) als *P. involutus* ( $7\text{-}8,6\text{-}11 \times 5\text{-}6,5 \mu\text{m}$ ,  $V = 81\text{-}135\text{-}200 \mu\text{m}^3$ ). Die Maße überlappen sich jedoch deutlich, während die Durchschnittswerte gut getrennt zu sein scheinen. Die Durchschnittswerte der Sporenmaße differieren z. T. jedoch deutlich bei verschiedenen Aufsammlungen, worauf auch BRESINSKY (1996) hinweist. Aus diesem Grund wurde der Versuch unternommen, den Wert der durchschnittlichen Sporenlängen statistisch anhand einer großen Zahl an gemessenen Sporen zu ermitteln (siehe Kap. 14). Die Verlegung des Bestimmungskriteriums von den Bereichen der Sporenmaße auf die Durchschnittswerte verlangt jedoch eine größere Zahl an zu messenden Einzelsporen (anzuraten sind mindestens ca. 50 Sporen, siehe Kap. 14). Es zeigt sich aber, daß dieses Vorgehen sichereres und besser definierbares Bestimmen erlaubt. Als Entscheidungsgröße wurde eine durchschnittliche Sporenlänge von  $7,8 \mu\text{m}$  errechnet. Ist der durch genügend Einzelmessungen ermittelte Wert für die durchschnittliche Sporenlänge über  $7,8 \mu\text{m}$ , so wurde mit hoher Wahrscheinlichkeit (gerechnet wurde mit 99,9%) *P. involutus* untersucht, liegt der Wert darunter, so handelt es sich um *P. rubicundulus*. Für die Rechnung und weiterführende Diskussion sei auf Kap. 14 verwiesen. Weitere verwendbare Unterscheidungskriterien anhand der Fruchtkörperanatomie sind bis auf die Tendenz zu schmaleren Pleuro- und Cheilocystiden bei *P. rubicundulus* ( $7,5\text{-}13 \mu\text{m}$  bzw.  $9\text{-}15 \mu\text{m}$ ) als bei *P. involutus* ( $7\text{-}19 \mu\text{m}$  bzw.  $12\text{-}21 \mu\text{m}$ ) nicht gefunden worden. Allerdings kommen auch bei *P. involutus* Kollektionen mit schlanken, schmalen Cystiden vor, sodaß dieses Kriterium nicht sehr wertvoll zu sein scheint. Im Bereich der Rhizomorphen hingegen fällt *P. rubicundulus* durch die besonders häufigen und auffälligen Nester von aufgeblähten, partiell dickwandigen Zellen an den Rhizomorphenoberflächen (Abb. 78b, c, 79a) auf. Diese Strukturen kommen zwar auch bei *P. involutus* vor, jedoch weniger auffällig und häufig. Auch mit molekularbiologischen Methoden (PCR/RFLP) sind beide Arten zu unterscheiden (siehe Kap. 9).

**Unterschiede zu *P. validus*:** *P. validus* scheint nach bisherigen Kenntnissen zumindest in Deutschland auf anthropogene Parkstandorte über schweren Lehmböden beschränkt zu sein (auch BRESINSKY ined.), während *P. involutus* in nahezu allen Habitaten fruktifizieren kann, insofern der pH-Wert des Bodens sauer ist (und entsprechende Mykorrhizapartner zur Verfügung stehen). Makroskopisch fällt *P. validus* durch seinen sehr kräftigen, jedoch meist gedrungenen Habitus auf. Sein Stiel ist häufig stark verkürzt und kann manchmal nahezu völlig reduziert sein, aber es treten auch länger gestielte Formen auf. *P. validus* kann im

Gegensatz zu *P. involutus* auch büschelig fruktifizieren, der schlankere, weniger kräftige und kompakte Fruchtkörper bildet; der Stiel ist im Vergleich zur Hutbreite deutlich länger als bei *P. validus*. Die Huthaut reißt bei *P. validus* im Alter gerne schuppig auf und erinnert dann an *P. rubicundulus*. Der Hutrand bleibt bei beiden Arten auch im Alter eingerollt, bei *P. validus* tritt hingegen die Rippung wie auch der wollige Filz am Hutrand stärker in Erscheinung. Die Lamellen stehen bei *P. validus* deutlich dichter [15-18(20) pro cm in 1 cm Abstand vom Hutrand] als bei *P. involutus* (13-16 pro cm). Auch wenn sich die gemessenen Zahlenwerte teilweise überlappen, so ist *P. validus* meist im Bereich von 16-18 Lamellen pro cm anzusiedeln, während *P. involutus* 16 Lamellen pro cm nur selten erreicht. Diese zwar geringen Unterschiede fallen beim optischen Eindruck der Lamellendichte jedoch sehr deutlich ins Auge. Auch in der Färbung der Lamellen ergeben sich Unterschiede. *P. involutus* besitzt jung blasse, ockerliche Lamellen ohne ausgeprägte Gelbtöne. Im Verlauf der Fruchtkörperentwicklung werden die Lamellen langsam dunkler, um schließlich rostbraun zu werden. Bei *P. validus* fällt jedoch bei jungen Fruchtkörpern häufig ein deutlicher, kühler, zitronengelber Reflex in den Lamellen auf. Auch im Verlauf der Fruchtkörperreife bleibt dieser gelbe Reflex lange erhalten, der kühle Farbeindruck wird jedoch bei einsetzender Sporenreife vermindert. Bei alten Fruchtkörpern gleichen sich die Lamellenfarben an. Neben Unterschieden in der Stielform fällt *P. validus* insbesondere durch häufig an der Stielbasis gebildete dunkel braunrote bis blutrote Exsudatstropfen auf, die bei *P. involutus* nicht beobachtet wurden. Das Basismycel ist bei *P. validus* cremefarben, besitzt aber meist eine deutliche rosa Farbkomponente, die bei *P. involutus* nicht so stark ausgeprägt ist. Makroskopisch lassen sich beide Arten auch durch die Sklerotiengröße und -form unterscheiden. *P. involutus* besitzt sehr kleine, bis 0,5 mm große, kugelige Sklerotien, während *P. validus* bis 2 mm große, meist unregelmäßig bis oval geformte Sklerotien aufweist. *P. involutus* bildet meist sehr viele Sklerotien aus, während *P. validus* nur wenige, dafür aber deutlich massivere Sklerotien formt. Mit Hilfe des Mikroskops lassen sich im Bereich der Fruchtkörperanatomie keine prinzipiellen Unterschiede feststellen. Ähnlich wie *P. rubicundulus* scheint auch *P. validus* tendenziell schmalere Pleuro- und Cheilocystiden auszubilden (Maße entsprechen denen von *P. rubicundulus*), allerdings ist dies auch in der Variabilität von *P. involutus* enthalten. Deutlichere Unterschiede finden sich aber im Bereich des Mycels. Während die Zellwände der Rhizomorphenhyphen bei *P. involutus* im Mikroskop vor allem an der Rhizomorphenoberfläche meist nur punktiert erscheinen, treten bei *P. validus* sehr häufig große Mengen an bis zu 2,5 µm großen Kristallen auf (Abb. 80a, b, 81a, 106). Diese sind auch bei tieferen Hyphen und häufig sogar bei den erweiterten, gefäßartigen Hyphen im Rhizomorphenzentrum zu beobachten (Abb. 81a). Es kann lichtoptisch nicht entschieden werden, ob diese Kristalle der Zellwand aufgelagert sind, oder aber von einer äußeren Wandschicht bedeckt sind. Elektronenoptische Untersuchungen (SEM) lassen eine Bedeckung durch eine dünne Wandschicht vermuten, während besonders große Kristalle z. T. freizuliegen scheinen. Eine sichere Entscheidung kann aber erst nach Untersuchungen mit Hilfe eines TEM erfolgen. Das gleiche gilt auch für die Lage der Punktierungen der Zellwände bei *P. involutus*. Der Kristallbesatz kann bei *P. validus* manchmal so stark ausgeprägt sein, daß bereits dünne Hyphenlagen lichtoptisch auch mit Hilfe des Interferenzkontrastes kaum durchdrungen werden können (Abb. 80a). Weitere Unterschiede zwischen *P. involutus* und *P. validus* finden sich in der Anatomie der Sklerotien (Trama bei beiden Arten pseudoparenchymatisch): die Wandstärke der Zellen bei *P. involutus* ist konstant (ca. 1-1,5 µm dick), während *P. validus* im Zentralbereich der Sklerotien unverdickte Zellwände aufweist. Zudem ist der durchschnittliche Zelldurchmesser bei *P. validus* (meist 10-20 µm, max. 35 µm) etwas geringer als bei *P. involutus* (8-45 µm). Die Zellumina von *P. validus* sind im Bereich unterhalb der dunkel pigmentierten Sklerotienrinde zunächst mit ca. 4-10 µm Durchmesser verhältnismäßig klein. Erst nach bis zu 10 Zellagen Tiefe wird

allmählich die Zellgröße der inneren Sklerotientrama erreicht. Hingegen sind bei *P. involutus* die Zellumina bereits direkt (bis max. 3 Zellagen tiefer) unter der dunkel pigmentierten Rindenschicht so groß wie in den tieferen Lagen. Zudem treten bei *P. validus* auch deutlich langgestreckte, hyphenartige Zellen innerhalb der Skerotien auf, an denen z. T. auch noch Schnallenbögen erkennbar sind. Selten sind auch Kristalle in Verbindung mit der Zellwand innerhalb der Sklerotien zu finden (Abb. 101). Hierbei scheinen die Kristalle innerhalb der Zellwand zu liegen (bzw. sie zu durchstoßen, dies kann lichtoptisch nicht unterschieden werden). Auch bei *P. involutus* treten längere, gestreckte Zellen in der Sklerotientrama auf, aber sie sind nicht so auffällig hyphenartig wie bei *P. validus*. Weiterhin ließen sich die beiden Arten auch in Kultur unterscheiden. Auf Hefe-Malz-Agar bildeten sich bei *P. validus* (wie auch an der Stielbasis in der Natur) große dunkelrote bis rotbraune Exsudatstropfen. Das Volumen dieser Tropfen wird insgesamt ähnlich groß wie das des gesamten Mycels der Kultur. Bei *P. involutus* wurde dieses Verhalten nicht beobachtet. RAIDL (pers. comm.) konnte hingegen einmal auch rote Exsudatstropfen bei *P. involutus* s. str. (von saurem Fichtenwald) in Kultur feststellen, aber nicht in vergleichbarer Menge wie bei *P. validus*. Das frische, aktiv wachsende Mycel von *P. involutus* ist in Kultur auf Hefe-Malz-Agar graubraun gefärbt und bildet zumeist sehr viel watteartiges Luftmycel, während *P. validus* im aktiv wachsenden Zustand sehr viel dichter wachsendes cremefarbiges Luftmycel ohne Grautöne bildet. Ältere, kaum noch wachstumsaktive Kulturen von *P. involutus* bilden auch dichtere, kompaktere Zuwachszonen aus, deren Farbe ebenfalls mehr in Richtung Creme gehen kann. Dies wurde bei jungen, gutwüchsigen Kulturen nicht beobachtet. Mit Hilfe von molekularbiologischen Methoden (PCR/RFLP) lassen sich *P. involutus* und *P. validus* sehr gut trennen (siehe Kap. 9). Auch BRESINSKY (comm. pers., ined.) stellte deutliche Unterschiede hinsichtlich von Sequenzdaten der ITS-Region fest. Zudem ist *P. validus* triploid, was ihn deutlich vom diploiden *P. involutus* abtrennt (BRESINSKY, comm. pers., ined.).

**Unterschiede zu *P. obscurosporus*:** Wie auch *P. validus* unterscheidet sich *P. obscurosporus* von *P. involutus* makroskopisch durch den deutlich kräftigeren Habitus. Die Fruchtkörper von *P. obscurosporus* erreichen hierbei aber noch größere Dimensionen (bis 300 mm Hutdurchmesser, einmal wurden sogar 400 mm gemessen). Weiterhin kann auch *P. obscurosporus* büschelig fruktifizieren und scheint Standorte mit tiefen Lehmböden zu bevorzugen. Allerdings ist bislang nur ein Standort (Baumschule) von *P. obscurosporus* bekannt, wodurch diese Aussage nur sehr eingeschränkt gelten kann. Weiterhin fällt *P. obscurosporus* durch die besonders dunkle, im Alter schmutzige, olivbraune bis tabakbraune Hutfärbung auf. Der Hutrand ist wie bei *P. involutus* deutlich wollig-filzig und auch gerippt, rollt sich aber im Verlauf der Fruchtkörperentwicklung recht bald völlig auf. Auch bei *P. obscurosporus* reißt im Gegensatz zu *P. involutus* die Huthaut im Alter häufig angedrückt schuppig auf. Der Stiel von *P. obscurosporus* ist häufig kurz im Vergleich zur Hutbreite (und mit bis zu 40 mm Durchmesser dicker als bei *P. involutus*, der gewöhnlich nur bis zu 25 mm dicke Stiele ausbildet). An der Stielbasis und im Basismycel von *P. obscurosporus* werden wie auch bei *P. validus* rote Exsudatstropfen gebildet. Besonders auffällig aber ist die von *P. involutus* unterschiedene Sporenpulverfarbe. Während bei *P. involutus* das Sporenpulver frisch ockerlich rostbraun mit deutlicher gelber Komponente ist (ca. 5D4 nach KORNERUP & WANSCHER 1978), ist es bei *P. obscurosporus* deutlich dunkler, dunkel rotbraun mit auffallender weinrötlicher Komponente (ca. 8F7 nach KORNERUP & WANSCHER l. c.). Dieser deutliche Unterschied spiegelt sich auch in der Farbe der reifen Lamellen wider, die bei *P. obscurosporus* durch ihre sehr dunkle rotbraune Färbung auffallen. Die rote Komponente ist besonders als Reflex zu erkennen. Die Lamellen von *P. involutus* sind deutlich heller, rostbräunlich. Sehr alte Fruchtkörper von *P. obscurosporus* weisen äußerst dunkle, fast schokoladenbraune Lamellen auf. Im Verlauf des Eintrocknens des Sporenabdrucks verliert sich bei *P. obscurosporus* der rötliche Ton etwas und die gesamte Färbung hellt sich auf.

Im Verlauf längerer Zeit nähert sich dann die Farbe des Sporenabdruckes an die von *P. involutus* an. Zunächst ist sie noch durch den eine Spur stärkeren Rotton zu unterscheiden, später ist aber auch dies hinfällig. Die Lamellen von *P. obscurosporus* stehen besonders dicht (17-24 pro cm in 1 cm Abstand vom Hutrand) im Vergleich zu *P. involutus*. Weitere Unterschiede finden sich in der bei *P. obscurosporus* häufig zugespitzten Stielbasis und dem in der Stielbasis bisweilen weinrot gefärbten Fleisch. Mit Hilfe des Mikroskops sind im Bereich des Fruchtkörpers kaum Unterschiede zu *P. involutus* festzustellen. Die Breite der Hutdeckschichthyphen (4,5-8  $\mu\text{m}$ ) entsprechen einander, jedoch ist bei *P. obscurosporus* eine gewisse Präferenz für etwas schmalere Hyphen als bei *P. involutus* zu erkennen. Weiterhin sind die Pleurocystiden von *P. obscurosporus* besonders lang (maximal 130  $\mu\text{m}$  wurden gemessen), aber auch von *P. involutus* sind bei einzelnen Aufsammlungen bis zu knapp 100  $\mu\text{m}$  lange Pleurocystiden festgestellt worden. Im Bereich des Mycels gibt es aber ein auffälliges Unterscheidungskriterium. Während die Mycelcystiden von *P. involutus* häufig apikale Fortsätze bzw. Papillen bilden und in der Form meist gestreckt keulig sind, wurden apikale Papillen bzw. Auswüchse bei *P. obscurosporus* nicht beobachtet. Zudem sind hier die Mycelcystiden meist auffällig stipitat-capitat geformt. Mit Hilfe von molekularbiologischen Untersuchungen (PCR/RFLP) konnte *P. obscurosporus* deutlich von *P. involutus* unterschieden werden (siehe Kap. 9).

**Unterschiede zu *P. vernalis*:** Da von *P. vernalis* nur Herbarmaterial untersucht werden konnte, werden hier die meisten makroskopischen Merkmale nicht weiter diskutiert (bis auf die Sporenpulverfarbe, auf die die Beschreibung von WATLING 1969 fußt). In der Anatomie der Fruchtkörper fällt *P. vernalis* durch besonders schmale Hutdeckschichthyphen der obersten Lage auf (2-4,5  $\mu\text{m}$  breit, nur sehr vereinzelt breiter, im Gegensatz zu 5-8,5  $\mu\text{m}$  bei *P. involutus*). Weiterhin sind die Pleuro- und Cheilocystiden von *P. vernalis* mit maximal 72  $\mu\text{m}$  bzw. 60  $\mu\text{m}$  Länge besonders kurz (*P. involutus* maximal 97  $\mu\text{m}$  bzw. 90  $\mu\text{m}$ ). Es wurden aber vereinzelt Kollektionen von *P. involutus* mit besonders kurzen Cystiden untersucht. Ansonsten konnten in der Anatomie keine Unterschiede festgestellt werden. Nach WATLING (1969) gibt es aber noch weitere, makroskopische Unterschiede. Hierbei wird von WATLING (l. c.) besonders das dunklere, weinrot-bräunliche Sporenpulver erwähnt. Die gesehenen Sporenabwürfe, die den untersuchten Belegen beigelegt sind, zeigten jedoch keinen auffälligen Farbunterschied zu *P. involutus*. Hier scheint dasselbe Ausblenden des Sporenpulvers wie bei *P. obscurosporus* stattzufinden. Aus dem analysierten Material, welches von WATLING (1969) untersucht wurde, konnte nicht mehr genügend DNA für molekularbiologische Untersuchungen isoliert werden. Anhand eines neueren Nachweises aus Canada (Herb. Lohmeyer in M) konnte jedoch ein deutlicher Unterschied zu *P. involutus* gezeigt werden (siehe Kap. 9).

**Unterschiede zu *P. albidulus* Šutara:** Auch von *P. albidulus* konnte nur Herbarmaterial untersucht werden. Hierbei konnten etwas schmalere Hyphen der Hutdeckschicht (2,5-6  $\mu\text{m}$ ) als bei *P. involutus* festgestellt werden. Diese sind jedoch stellenweise von bis zu 4  $\mu\text{m}$  dicken Gelscheiden eingehüllt (Abb. 8). Dies konnte bei *P. involutus* und auch bei den anderen analysierten *Paxillus*-Arten nicht nachgewiesen werden. Zudem sind die Hutdeckschichthyphen von *P. albidulus* völlig farblos, während sie bei *P. involutus* und den anderen analysierten Arten intrazellulär homogen braun pigmentiert sind. Nach ŠUTARA (1991b) unterscheidet sich *P. albidulus* auch makroskopisch durch die fast weiße Fruchtkörperfarbe von *P. involutus*.

**Bemerkungen zu weiteren, nicht näher zuzuordnenden Aufsammlungen von *P. involutus* s. l.:**

Es ist nicht auszuschließen, daß noch weitere, von *P. involutus* s. str. abzutrennende Sippen, existieren. Vor allem könnte dies bei Vorkommen in besonderen Habitaten der Fall sein. So sollte beispielsweise besonderes Augenmerk auf Kollektionen, wie z. B. die von KUYPER et al. (1994) auf der Watteninsel Terschelling erbrachten Nachweise von *Paxillus involutus* s. l. unter *Salix repens* L., gelegt werden.

Als weiteres Beispiel seien hier nicht weiter behandelte Aufsammlungen aus Italien unter *Castanea sativa* Mill. auf Urgestein zu nennen, die vor allem durch deutliche, orangefarbene Farbtöne der Huthaut auffallen. Leider war die Suche nach Sklerotien nicht erfolgreich. Da sich aber gerade diese als äußerst wertvoll herausgestellt haben, ist vorläufig keine weitere Stellungnahme zu dieser Sippe möglich. Eine gewisse Ähnlichkeit zu *Paxillus involutus* s. str. haben auch ebenfalls hier nicht weiter behandelte Aufsammlungen aus Chile unter *Nothofagus* spp., aber auch an diesem Material wurden keine Sklerotien festgestellt. Bis auf weiteres werden solche Aufsammlungen als *Paxillus involutus* s. l. bezeichnet und nicht näher zugeordnet. Dies gilt auch für untersuchtes Herbariummaterial aus dem *Paxillus involutus*-Formenkreis, das wegen fehlender ökologischer Angaben und auch fehlender Rhizomorphen und Sklerotien nicht eindeutig zuzuordnen war. Dergleichen wurden auch wenige eigene Aufsammlungen eingestuft, bei denen keine Sklerotien gefunden wurden.



***Paxillus rubicundulus*** P. D. Orton, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 29: 110 (1969):

= *Paxillus filamentosus* Scop.: Fr. 1836-38 ss. auct. non Fries

**Holotypus:** Großbritannien: Schottland, L. Rannoch, S., Perthshire, leg. P. D. Orton, 22. 10. 1966, Orton 2905 in E.

**Kurzcharakterisierung:** Meist zierliche Fruchtkörper mit basal verjüngtem Stiel, angedrückt schuppigem oder deutlich eingewachsen radialfaserigem Hut, Lamellen mit warmem goldgelben Ton und deutlich gelb gefärbtem Fleisch; unter *Alnus glutinosa* und *Alnus incana* auftretend.

**Hut:** 30-60(200) mm breit, hell gelbbraun, ockerbraun, hell rötlich ockerlich, rotbraun, rostbraun; besonders jung auf Druck meist dunkler bräunlich bis rotbräunlich verfärbend; jung filzig, meist bis ins Alter so bleibend und kaum verkahlend; Hut häufig mit flach angedrückten Schuppen, diese meist dunkler als Untergrund und daher kontrastierend, Hut dann häufig sperberartig gemustert; Kollektionen mit schuppigem Hut gerne mit roten Tönen in der Huthaut, bisweilen auch Schuppen auf Druck rötlich verfärbend; Schuppen häufig auch fehlend, Hut dann deutlich eingewachsen radialfaserig, mit dunklen, tabak- bis schwarzbraunen Fasern auf hellerem Grund; Hüte ohne Schuppen seltener mit roten Tönen; Übergänge zwischen Schuppung und Faserung vorhanden (Schuppen werden aus Bündelungen von eingewachsenen Fasern gebildet, die in Richtung Hutrand als Front vom Untergrund nach Hutstreckung abreißen und Schuppen bilden; bei schwächer ausgeprägter Faserung keine Schuppenbildung auftretend); Hut jung konvex, bald abgeflacht, schließlich niedergedrückt, meist ohne zentralen Buckel, dieser nur selten während der Wachstumsphase des Hutes auftretend, dann aber meist im Alter verschwindend; Hutrand jung eingerollt, häufig bereits während der Wachstumsphase sich streckend; Hutrand dann meist sehr dünn ausgezogen, flatterig; Rippung am Hutrand meistens fehlend, nur selten bei besonders kräftigen Fruchtkörpern auftretend.

**Lamellen:** Herablaufend, jung blaß ockergelb, aber meist sehr bald kräftiger gelbbraun mit warmer goldgelber Tönung; mit einsetzender Sporenreife Lamellenfarbe in Rostbraun übergehend, jedoch warmer, goldgelber Ton als Reflex lange erhalten bleibend; auf Druck schnell und deutlich rostrot fleckend, gewöhnlich heller und etwas rötlicher als *P. involutus*; dies besonders bei jungen Fruchtkörpern mit noch blaßen Lamellen sehr auffällig, Lamellen älterer Exemplare hingegen auch dunkler bräunlich verfärbend, dann den Farbton von *P. involutus* erreichend; Lamellen dicht stehend (15-18 Lamellen pro cm in 1 cm Abstand vom Hutrand); Lamellen 2-5(8) mm breit, meist mehrfach gegabelt; Anastomosenbildung von Kollektion zu Kollektion sehr unterschiedlich ausgeprägt; häufig deutlich anastomosierend; Anastomosen jedoch bei alten Fruchtkörpern mit recht breiten und dicht stehenden Lamellen z. T. nur schwer zu sehen, bei jungen Fruchtkörpern Anastomosenbildung vor allem in Stielnähe sehr deutlich erkennbar, in manchen Kollektionen aber auch jung Lamellen nur wenig anastomosierend; Lamellenboden mit deutlicher Aderung, daraus sich in Richtung Hutrand Lamellette bildend; am Stielansatz Hymenium zu Adern reduziert, um als ebene Schicht abrupt in Stieloberfläche überzugehen; isolierte Hymenialbereiche am Stiel auftretend.

**Stiel:** 15-40(60) x 5-15(25) mm, sich meistens zur Basis hin deutlich verjüngend, daher nur selten zylindrisch sondern meist angedeutet kegelförmig; jung sehr hell strohgelblich, durch Caulohymenium weißlich flockig bereift; später blaß creme-graulich bis creme-bräunlich, alt dunkler gelbbraun; Stiel auf Druck vor allem jung deutlich rötlich, rotbraun, rostrot bis schmutzig rostbräunlich fleckend; Mycelfilz an Stielbasis meist sehr kräftig ausgeprägt,

gewöhnlich kräftig rosa gefärbt, an *Suillus collinitus* erinnernd, Stielbasis selbst jedoch nicht rosa.

**Fleisch:** Hell gelblich bis hell gelbbraun, häufig marmoriert; besonders unter der Hutdeckschicht häufig lebhaft gelb; mit auffälliger, deutlicher Gelbkomponente; an der Luft schnell rötlich bis rotbräunlich verfärbend; im Stiel meist dunkler braungelb bis rostbräunlich, vor allem in der Stielbasis; Madenfraßgänge meist rötlich bis rötlichbraun; Geruch unauffällig, etwas pilzlich-säuerlich, Geschmack unangenehm säuerlich.

**Sporenpulver:** Frisch ockerlich rostbraun, 5D4 nach KORNERUP & WANSCHER (1978), nach längerer Zeit und getrocknet sich etwas mehr in Richtung Rostbraun verfärbend, ca. 5D6-5E6.

#### **Makrochemische Reaktionen:**

**Hutfleisch:** KOH 15%: über Weinrot nach dunkel Weinrot bzw. Rotbraun

FeSO<sub>4</sub>: blaß grünlich, graugrün bis deutlich grün

Formol: negativ bis blaß gelblich

NH<sub>3</sub>: grauviolett bis weinrot-violett überhaucht

**Huthaut:** KOH 15%: rotbraun

FeSO<sub>4</sub>: blaß wäßrig graugrün

Formol: negativ

NH<sub>3</sub>: dunkel grau bis schwarz überhaucht

**Lamellen:** KOH 15%: kastanien-rotbraun

FeSO<sub>4</sub>: schmutzig grünschwarz

Formol: negativ

NH<sub>3</sub>: dunkler gelb

**Huttrama:** Hutdeckschicht (Abb. 2): Undifferenziertes Trichoderm, am Hutrand am stärksten aufwärtsstrebend (hier bis ca. 300 µm mächtig), zur Hutmitte und im Alter Hyphen immer mehr liegend; Hyphen (2,5)5-8,5(10) µm breit — am Hutrand bisweilen etwas schmaler, 3,5-6,5(8) µm breit —, Zellen meist sehr langgestreckt (30)90-200 µm lang; Endzellen nicht differenziert, an der Spitze abgerundet bis etwas verjüngt ausspitzend; Hyphen mit intrazellulärem, braunem, in der Zelle homogen verteiltem Pigment, dieses sich in KOH schnell lösend, Hyphen dann farblos bzw. fast farblos erscheinend; Inkrustationen fehlend. — Tiefere Lagen (Abb. 15): Hyphen oberflächenparallel verlaufend; Zellwände häufig schwach verdickt (bis ca. 1 µm), vor allem im Bereich der Septen, sowie die Septen selbst, jedoch auch dünnwandige Hyphen vorhanden; Hyphen 7-30 µm breit, Zellen 60-250 µm lang; Hyphen meist etwas aufgebläht, dadurch an den Septen zumeist eingeschnürt; Pigmentierung blaßbraun bis blaß gelbbraun bis fast farblos, intrazellulär, homogen verteilt; Pigment sich in KOH schnell lösend und Hyphen dann farblos erscheinend.

**Lamellentrama** (Abb. 20): Deutlich in Medio- und Lateralstrata differenziert; Lateralstrata lockerer aufgebaut als Mediostratum, z. T. gelatinös, divergierend (jedoch auch mit irregulär verlaufenden Hyphen untermischt), Hyphen 4-6 µm breit, Zellwände in KOH quellend; Mediostratum dichter gepackt, nicht gelatinös, Hyphen 4-8 µm breit, Zellwände nicht in KOH quellend; Lamellengrund fertil, mit einer zwischen Huttrama und Lamellengrund verlaufenden, dem Mediostratum der Lamellentrama entsprechenden Schicht (deswegen gesamtes Hymenophor leicht von Huttrama mechanisch ablösbar), darüber einseitig Lateralstratum entwickelt, dieses wie in Lamelle divergierend, jedoch in der Mitte zwischen den Lamellen etwas mehr untermischt; Subhymenium ausgeprägt, aus kurzgliedrigen, sich häufig verzweigenden, (2)3-5,5 µm breiten Hyphen bestehend, Zellen 5-15 µm lang; an Lamellenschneide Subhymenium direkt aus dem Mediostratum hervorgehend, sonst den

Laterastrata entspringend; Lamellenschnitte fertil, mit einzelnen bis zahlreichen Cheilocystiden, diese meist tiefer als Basidien wurzelnd, bzw. z. T. von gleicher Trägerhyphne abzweigend.

**Sporen** (Abb. 30, 108): [22, 1322] (5)5,5-7,0-8,5(11) x (3,5)4-4,5-5(6)  $\mu\text{m}$ ;  $Q=(1,2)1,3-1,5-1,9(2,1)$ ;  $V=(36)44-76-125(196) \mu\text{m}^3$ ; ellipsoid, auch größere Sporen nur selten mit suprahilarer Depression; Oberfläche im Lichtmikroskop glatt; Sporen im Frischzustand meist mit 1-2 großen Öltröpfchen, diese von kleineren umgeben; Apikulus asymmetrisch ansitzend; Sporen schwach dextrinoid; Sporen im SEM (Abb. 108) meist glatt, seltener sehr fein, flach buckelig ornamentiert.

**Basidien** (Abb. 45): 22-35 x 6,5-8,5(9)  $\mu\text{m}$ , Sterigmen 5-9 x 1,5-2,5  $\mu\text{m}$ , im Vergleich zur Basidie ziemlich lang und kräftig; Basidien (2)4sporig, keulig, meist mit vielen, kleinen Öltröpfchen gefüllt, aber auch Vakuolen häufig erkennbar.

**Pleurocystiden** (Abb. 44, 45): 47,5-88 x 8-13  $\mu\text{m}$ , dünnwandig, spindelig bis flaschenförmig, abgesetzter, ausgezogener Halsteil meist unauffällig, aber häufig mit schmalen, wurzelndem Fußteil; farblos bis blaß bräunlich intrazellulär pigmentiert, apikal häufig stärker pigmentiert, bernsteingelb bis tief rotbraun, meist zu unterem, hellem bis farblosem Teil deutlich abgesetzt.

**Cheilocystiden** (Abb. 35): (27)54-87 x (4)9-15  $\mu\text{m}$ , wie Pleurocystiden gebaut und pigmentiert.

**Stieltrama**: Stielbekleidung (Abb. 53): Caulohyphenium deutlich ausgeprägt, Stiel makroskopisch dadurch bereift erscheinend; Stielrinde aus parallelen, dünnwandigen Hyphen, diese 2,5-6(7)  $\mu\text{m}$  breit, in tieferen Lagen breiter werdend, um allmählich in Stieltrama überzugehen; äußere Hyphen der Stielrinde sich auswärts biegend, ein teils deutliches, teils weniger stark ausgeprägtes Subhymenium bildend; dieses aus kurzgliedrigen, sich teils verzweigenden und auch anastomosierenden, teils unverzweigten Hyphen bestehend, von denen Caulobasidien und Caulocystiden auf gleicher Höhe entspringen; Subhymenialhyphen 5-9(10)  $\mu\text{m}$  breit, Zellen 8-24  $\mu\text{m}$  lang; Hyphen der Stielrinde blaß braun intrazellulär pigmentiert, Pigment sich in KOH schnell lösend, Hyphen dann fast farblos erscheinend. – Tiefere Lagen: Hyphen parallel verlaufend, leicht aufgebläht, dadurch an Septen eingeschnürt erscheinend, 7,5-20  $\mu\text{m}$  breit, Zellen (60)120-220  $\mu\text{m}$  lang; Hyphen farblos, dünnwandig bis leicht dickwandig (Zellwände bis 0,5  $\mu\text{m}$  dick, vor allem im Bereich der Septen).

**Caulocystiden** (Abb. 61): 26-52 x 7,5-13(15)  $\mu\text{m}$ , dünnwandig, sehr variabel in der Form, spindelig, flaschenförmig mit z. T. ausgezogenem Hals, z. T. auch dünnerem, ausgezogenem Fußteil, keulig bis gedrungen elliptisch-eiförmig; fast farblos bis blaßbraun intrazellulär pigmentiert, Pigment sich in KOH rasch lösend, Cystiden dann fast farblos erscheinend.

**Caulobasidien**: 26-38 x 7-10,5  $\mu\text{m}$ , Sterigmen bis 8 x 1,5  $\mu\text{m}$  groß; dünnwandig, keulig, mit vielen, kleinen Öltröpfchen gefüllt; nur vereinzelt zwischen Caulocystiden vorkommend.

**Rhizomorphen** (Abb. 78, 79): Hochdifferenziert, Typ F nach AGERER (1987-98), AGERER (1995), zentrale gefäßartige Hyphen häufig mit aufgelösten Septen (Abb. 79c), aber dazwischen auch besonders dickwandige Septen auftretend; gefäßartige Hyphen jung mit Schnallen, diese jedoch im Verlauf der Ausdifferenzierung völlig reduziert werdend; gefäßartige Hyphen 7-20  $\mu\text{m}$  im Durchmesser, umgeben von schmalen, nicht gefäßartigen, differenzierten Hyphen, diese 3-7  $\mu\text{m}$  dick; Verzweigungen erfolgen an Knoten; Abschlußgeflecht aus schmalen, 3-5,5  $\mu\text{m}$  breiten Hyphen gebildet; einzelne Zellen der Oberflächenhyphen aber auch leicht aufgebläht und bis 17  $\mu\text{m}$  breit werdend, bisweilen aber auch Zellen nur partiell - meist direkt an den Septen - deutlich angeschwollen und äußere Wand deutlich verdickt (bis 2  $\mu\text{m}$  dick), selten auch zapfenartige Strukturen bildend (Abb. 79b); diese angeschwollenen Zellen häufig auftretend (Abb. 78b, c, 79a, b), meist ausgeprägte Nester bildend; Zellwände undifferenzierter Hyphen der Oberfläche meist dicht, aber fein

punktiert (abb. 79a); alte Rhizomorphen neben den aufgeblähten Randhyphen mit zerstreuten Mycelcystiden (Abb. 79a). Abziehende Hyphen der Rhizomorphen 2,5-7 µm dick, meist dicht punktiert.

**Mycelcystiden** (Abb. 72): An Oberfläche der Rhizomorphen und Hyphenmatten auftretend, z. T. Nester bildend; 24-58 x 3,5-16 µm, in der Form sehr variabel, zylindrisch, gestreckt keulig, keulig, abgesetzt kopfig, vereinzelt breit kopfig auf dünnerem Stiel, vereinzelt auch mittig eingeschnürt; Zellwand leicht verdickt, im apikalen Bereich meist sehr deutlich verdickt, z. T. auch massive Kappen und auch aus massiver Zellwand bestehende kurze Ausstülpungen bildend.

**Sklerotien** (Abb. 103): 0,6-1 mm groß, kugelförmig bis oval, jung hell creme, im Alter nach Grau zu Schwärzlich verfärbend; vereinzelt an dünnen Rhizomorphen auftretend, an kräftigeren Rhizomorphen seltener; vor allem im Spätherbst zu finden; im Schnitt dunkle Rindenschicht und hellere, creme-gelbliche Trama erkennbar, auf Druck milchigweiße bis blaß bläuliche Flüssigkeit austretend. Anatomie: Sklerotientrama pseudoparenchymatisch, in drei Bereiche gegliedert: A: bis ca. 40 µm dicke, einheitlich braun pigmentierte Rindenschicht; B.: Übergangszone (Zellen farblos, daher abrupt von A abgegrenzt; dickwandig; Lumina klein); C.: Innere Trama (Zellen farblos, meist dickwandig; Lumina groß).

A.: Rindenschicht aus teilweise massivem Zellwandmaterial bestehend, meist jedoch Zellumina noch ausgeprägt, gewöhnlich um 5µm im Durchmesser, aber auch bis zu 15-25 µm große Zellumina vorhanden; Wände der einzelnen Zellen nicht getrennt wahrnehmbar.

B.: Übergangsbereich direkt unter der Rindenschicht mit verhältnismäßig kleinen Zellumina, diese meist isodiametrisch, 5-12(20) µm im Durchmesser, meist um 10 µm, aber auch mit parallel zur Sklerotienrinde verlaufenden, 5-7,5 µm breiten Hyphen, z. T. auch noch Schnallenbögen zu erahnen; Wände der einzelnen Zellen meist nicht getrennt wahrnehmbar, 1-2(2,5) µm dick; Übergangsbereich verhältnismäßig gut ausgeprägt, meist bis ca. 10 Zellagen mächtig.

C.: Innere Trama aus größeren Zellen bestehend, Lumina isodiametrisch bis leicht gestreckt oder auch unregelmäßig geformt, 10-40 µm im Durchmesser, meist um 20 µm; zudem vereinzelt um 5 µm breite Hyphen auftretend, deren Wände mit Kristallen bedeckt sind (diese bis max. 1 µm im Durchmesser); Zellwände der innersten Trama wie auch im Übergangsbereich bis zur Sklerotienmitte verdickt (vereinzelt aber auch dünnwandige Zellen vorhanden), ca. 1-2 µm dick; Zellen nicht mit getrennt wahrnehmbaren Wänden.

Abziehende Hyphen: meist dicht punktiert.

**Thrombopleren:** Meist vorhanden, im Fruchtkörper vor allem in Stieltrama und Mediostratum der Lamellentrama auftretend, aber auch in allen anderen Bereichen vorhanden, jedoch am seltensten in den Lateralstrata der Lamellentrama; auch Basalmycelfilz und vor allem ältere Rhizomorphen mit Thrombopleren. Sklerotien ohne Thrombopleren.

**Schnallen:** Überall vorhanden, nur nicht bei differenzierten Zelltypen wie gefäßartigen Hyphen - hier Schnallen im Verlauf der Ontogenie verschwindend - oder den pseudoparenchymatischen Hyphenverbänden der Sklerotientrama; meist Schnallen geschlossen oder mit kleinem Loch, seltener deutlich ausgeprägte Lochschnallen.

**Kulturmerkmale:** Auf Hefe-Malz Agar wie auch auf T1/2-Agar sehr langsam wachsend (max. 1 cm pro Monat), jedoch rasch das Medium dunkel rotbraun verfärbend (von der Rückseite der Agarplatte zu betrachten); Wachstum wird eingestellt, bevor Platte zugewachsen ist (2 cm Durchmesser wurde erreicht); Luftmycel sehr dicht, in geschlossener Front wachsend, blaß cremegelblich bis cremeockerlich.

**Vorkommen:** Mai bis November, im Frühjahr bzw. Vorsommer meist früher auftretend als *Paxillus involutus*, teils einen kleinen Vorsommeraspekt bildend; vergesellschaftet mit *Alnus glutinosa* und *Alnus incana* (unter *Alnus viridis* (Chaix) DC. noch nicht eindeutig nachgewiesen), mit diesen Bäumen Ektomykorrhizen bildend; den Symbiosebäumen folgend, vor allem an staunassen und tiefgründigen morastigen Standorten (*Alnus glutinosa*) vorkommend, oder auch an temporär überfluteten, flachgründigen, bach- bzw. flußbegleitenden Standorten (*Alnus incana*), dann auch in offenen Kalkschotterfluren der Gebirgsflüsse z. T. in sehr großen Beständen auftretend; auch bei standortsfremd gepflanzten Erlen auf trockeneren Böden fruktifizierend; Vorkommen völlig unabhängig vom pH-Wert des Bodens; häufig mit auffälliger Tendenz, an morastigen Standorten erhöhte, trockenere Bereiche wie drainierte Wegränder zu bevorzugen, so auch am Stammgrund von *Alnus* und z. T. auch an Stümpfen fruktifizierend. Im Gebirge in Schotterfluren bisweilen aspektbildend und auch mit *Gyrodon lividus* (Bull.: Fr.) Sacc. Standortsgemeinschaften bildend und durcheinander fruktifizierend; in tieferen Lagen eher seltener vorkommend, aber im geeigneten Biotop auch dort punktuell in großer Anzahl fruktifizierend; Auftreten unter anderen Bäumen (wie z. B. *Corylus avellana*) bislang nicht gesichert. BRESINSKY (1996) gibt einen Nachweis von *P. rubicundulus* unter *Corylus avellana* an, jedoch sind die Sporenmaße dieser Kollektion für *P. rubicundulus* deutlich zu groß. Aus diesem Grund äußert auch BRESINSKY (l. c.) Zweifel an der Determination als *P. rubicundulus*.

#### Untersuchte Kollektionen:

**Deutschland:** Bayern, Bad Tölz, Vorderriß, Isar-Oberlauf, Ochsenitzer Berge, ca. 1,7 km WSW von Vorderriß, Kalkschotterflächen am nördl. Isarufer, unter *Alnus incana*, leg. C. Hahn, 1. 10. 1997, CH 215/97; CH 216/97; CH 217/97; CH 218/97; CH 219/97; CH 220/97; CH 230/97; CH 231/97; CH 232/97; CH 233/97; CH 234/97; CH 235/97; CH 236/97; CH 238/97; unter *Alnus incana*, leg. C. Hahn, 19. 10. 1998, CH 459/98; —, ca. 750 m OSO von Vorderriß, Straßenrand (B 207), Kalkschotter, bei *Alnus incana*, leg. C. Hahn, 1. 10. 1997, CH 221/97; unter *Alnus incana* leg. C. Hahn, 1. 10. 97, CH 222/97; CH 224/97; CH 225/97; CH 226/97; CH 227/97; —, Königsdorf, östl. von Babenstuben, ca. 600 m ü. NN, leg. S. Raidl, 23. 8. 1998, CH 215/98; —, München, Grünwald, Isarschanze zw. Grünwald und Straßlach, 580 m ü. NN, unter *Alnus incana*, leg. T. Franke, 15. 7. 1997, CH 89/97; —, München, Isaranlagen, leg. Allescher, 7 / 1889; —, Rosenheim, Chiemsee, Insel Herrenchiemsee, unter *Alnus glutinosa*, leg. L. Beenken, 26. 9. 1998, CH 301/98; —, Rosenheim, Grassau, NSG Kendlmühlfilze, Südende des NSG, MTB 8240/2.1233, 535 m ü. NN, Hochmoor, geschotterter Wegrund unter *Alnus incana*, leg. C. Hahn, 28. 9. 1997, CH 207/97; CH 208/97; —, Schliersee, „feuchter Grasgrund“, leg. C.O. Harz, 13. 9. 1885, Harz 128 in M; —, Wallerburg bei Miesbach („im Thale“), leg. C.O. Harz, 20. 9. 1885, Harz 164 in M; —, Starnberg, Erling-Andechs, NSG Mesnerbichl, MTB 8033/3.1, 700 m ü. NN, bei *Alnus glutinosa*, leg. C. Hahn, 15. 6. 1995, CH 34/95; —, Sulzbach, Scheuchenberg, unter *Alnus glutinosa*, leg. A. Bresinsky, 10. 1992; in REG; —, Traunstein, Wald südl. von Gierling, MTB 8042/2, 420 m ü. NN, unter *Alnus glutinosa*, leg. T. R. Lohmeyer, 24. 9. 1998; —, Wasserburg, Gars am Inn, unter *Alnus glutinosa*, leg. C. Hahn, 1. 8. 1998, CH 154/98; —, Weilheim, Grasleitener Moorlandschaft zw. Huglfing und Schöffau, Schweinmoos, unter *Alnus glutinosa*, leg. C. Hahn, 11. 9. 1998, CH 277/98; unter *Alnus glutinosa*, leg. C. Hahn, 21. 10. 1998, CH 511/98; CH 519/98; —, Wolfratshausen, Ascholdinginger Au, westl. Straßenrand der Straße St 2073, nördl. der Lichtung am Eisgraben, bei *Alnus incana*, leg. J. Christan, C. Hahn & A. Koch, 5. 7. 1995, CH 38/95;

**Österreich:** Wienerwald, Veigl-Wiese, leg. v. Höhnel, 1913, s. n. in M; Tirol, Jochberg, Sinterbachtal, Sinterbacher Wasserfall, Südhang, ca. 1440 m ü. NN, bei *Alnus viridis* und *Alnus incana*, leg. U. Passauer, 10. 9. 1983, Crypt. exs. Mus. Nat. Vindobonensi Nr. 4919;

**Polen:** Wojwodship Bielskje, Cieszyn, Parkanlage neben Sportplatz/Stadion/Gasfabrik, Reservat Lasek Miejski nad Puncówka, am Bach Młynówka, unter *Alnus glutinosa*, leg. S. Sokol & C. Hahn, 27. 8. 1997, CH 154/97; Wojwodship Nowy Sacz, Gorce Nationalpark, Jaszczce Duze, Ufer des Baches Jaszczce, nahe der Grenze zum Nationalpark, 720 m ü. NN, unter *Alnus incana*, leg. C. Hahn, L. Beenken & P. Mleczko, 2. 9. 1996, CH 48/96; — oberhalb von Jaszczce Duze, Bachufer des Jaszczce, 720 m ü. NN, unter *Alnus incana*, leg. C. Hahn & P. Mleczko, 6. 9. 1996, CH 73/96; —, —, Ochotnica Dolna, Fluß Furcówka (Oberlauf der Ochotnica), Stalmachy, unter *Alnus incana* in gemähter Wiese mit *Rhytidiadelphus*, leg. C. Hahn, 4. 9. 1997; CH 175/97; unter *Alnus incana* und *Picea abies*, leg. C. Hahn 4. 9. 1997, CH 176/97; —, —, Ochotnica Górna, Czepiele, unter *Alnus incana*, leg. C. Hahn, 4. 9. 1997, CH 177/97; Zakopane, Siwa Polana, 970 m ü. NN, unter *Alnus incana*, bachbegleitender Bestand, leg. A. Gminder, 25. 7. 1998, Gminder 98/161;

**Schweden:** Uppland, Ranäs, Norra Warleda, Ufer des Gauvellangjön, unter *Alnus*, leg. N. Suber, 22. 8. 1965, J2672 in M; —, Norra Warleda, leg. H. Jahn, 8/1962, J2691 in M;

**Schweiz:** Kanton Luzern, Gemeinde Flühli, Bleichenboden, 1150 m ü. NN, unter *Alnus incana*, auf kalkreichem Flysch, leg. Senn-Irlet, 10. 1997, in M;

**Slowakei:** Hohe Tatra Nationalpark, Javorina an der polnischen Grenze (Grenzübergang bei Nový Targ), bachbegleitend unter *Alnus incana*, leg. C. Hahn, 5. 9. 1997, CH 203/97; Hohe Tatra, Kriváň bei Lipt. Hrádok (nahe der Grenze zu Polen bei Nový Targ), bachbegleitend unter *Alnus incana*, leg. C. Hahn, 5. 9. 1997, CH 204/97.

### **Abgrenzung zu nahestehenden Arten:**

**Unterschiede zu *P. involutus*:** siehe unter *Paxillus involutus*;

**Unterschiede zu *P. validus*:** Bereits durch das Habitat sind die beiden Arten gut zu unterscheiden. *P. rubicundulus* ist strikt an *Alnus*, und somit an das entsprechende Habitat gebunden, während *P. validus* in Parkanlagen und Gärten zu finden ist. Makroskopisch unterscheidet sich *P. validus* vor allem durch die deutlich größeren und robusteren Fruchtkörper, den bis ins Alter eingerollten, gerippten und besonders deutlich wollig-filzigen Hutrand, während der Hutrand von *P. rubicundulus* bereits früh ausgestreckt ist, zudem nur wenig filzig erscheint und eine ausgeprägte Rippung nur seltener vorkommt. Weiterhin zeichnet sich *P. validus* durch kühle, zitronengelbe Farbtöne der Lamellen aus, während *P. rubicundulus* meist durch warme, goldgelbe Töne auffällt. Die Stielbasis ist bei *P. validus* im Gegensatz zu *P. rubicundulus* basal kaum verjüngt, die dort auftretenden roten Exsudatstropfen wurden bei *P. rubicundulus* nicht beobachtet. Mit Hilfe des Mikroskops lassen sich die beiden Arten vor allem durch die Sporenmaße trennen. *Paxillus rubicundulus* besitzt deutlich kleinere Sporen als *P. validus* (die Sporenmaße von *P. validus* entsprechen denen von *P. involutus*, siehe dort). Im Bereich des Fruchtkörpers lassen sich die Arten mikroskopisch kaum trennen. Einzig der bereits makroskopisch auffallende, deutlichere Filz am Hutrand von *P. validus* tritt auch durch die größere Mächtigkeit unter dem Mikroskop in Erscheinung. Im Bereich der Rhizomorphen fällt *P. validus* durch bis zu 2,5 µm große Kristalle auf (Abb. 80b, c, 81a), während *P. rubicundulus* meist nur punktierte Hyphen besitzt (bzw. kleine Kristalle von bis zu 0,5 µm Größe). Zudem treten Nester aufgeblähter, partiell dickwandiger Zellen an den Rhizomorphenoberflächen bei *P. rubicundulus* stärker in Erscheinung (Abb. 78b, c, 79a, b). Auch mit molekularbiologischen Methoden (PCR/RFLP) sind beide Arten zu unterscheiden (siehe Kap. 9).

**Unterschiede zu *P. obscurosporus*:** Die Fruchtkörper von *P. obscurosporus* sind noch kräftiger als bei *P. validus*, eine Verwechslung mit *P. rubicundulus* ist dadurch bereits im Gelände auszuschließen. Auch kommt *P. obscurosporus* im Gegensatz zu *P. rubicundulus* an Parkstandorten vor. Weiterhin stehen die Lamellen bei *P. obscurosporus* noch dichter (17-24 pro cm in 1 cm Abstand vom Hutrand) als bei *P. rubicundulus* (15-18 pro cm), die bei *P. obscurosporus* auftretenden roten Exsudatstropfen an der Stielbasis wurden bei *P. rubicundulus* nicht beobachtet. Besonders auffällig ist auch der farbliche Unterschied des Sporenpulvers beider Arten (*P. obscurosporus* frisch dunkel weinrot-braun, *P. rubicundulus* heller ocker-rostbraun, wie bei *P. involutus*; siehe auch dort). Dies bewirkt bei *P. obscurosporus* im Alter dunkler gefärbte Lamellen mit einem rötlichen Ton, während *P. rubicundulus* hellere gelbbraune Lamellen mit meist deutlichem goldgelben Reflex besitzt. Mikroskopisch lassen sich beide Arten durch die Sporenmaße unterscheiden (*P. obscurosporus* besitzt größere Sporen, wie auch *P. involutus*, siehe dort), zudem sind die Pleuro- und Cheilocystiden bei *P. obscurosporus* breiter [10-14 (21) µm bzw. 10-20 µm bei *P. obscurosporus*, 8-13 µm bzw. 9-15 µm bei *P. rubicundulus*]. Die Hutdeckschichtthyphen von *P. obscurosporus* sind durchschnittlich etwas schmaler als die von *P. rubicundulus* (entsprechen bei letzterem denen von *P. involutus*, siehe auch dort). Da die Form der

Mycelcystiden bei *P. rubicundulus* besonders stark variiert (es treten auch deutlich stipitacitate Cystiden, die für *P. obscuroporus* typisch wären, auf), erscheint dieses Merkmal hier nicht zur eindeutigen Artunterscheidung geeignet zu sein. Molekularbiologisch (PCR/RFLP) lassen sich beide Arten gut unterscheiden (Kap. 9).

**Unterschiede zu *P. vernalis*:** Es stand nur Herbarmaterial von *P. vernalis* zur Verfügung. Nach WATLING (1969) ähnelt diese Art im Sporenpulver *P. obscuroporus*, zudem ist der Habitus ähnlich wie bei *P. validus* (Unterschiede zu *P. rubicundulus* siehe oben). Mikroskopisch fällt *P. vernalis* durch die deutlich schmalere Hutdeckschichtthyphen auf (2-4,5 µm zu 5-8,5 µm bei *P. rubicundulus*), die Sporen entsprechen denen von *P. involutus*, siehe dort. Molekularbiologisch (PCR/RFLP) sind beide Arten gut zu trennen (Kap. 9).

**Unterschiede zu *P. albidulus*:** Die Unterschiede zu *P. rubicundulus* entsprechen den Unterschieden von *P. involutus* zu *P. albidulus*, siehe dort. Zudem besitzt *P. rubicundulus* kleinere Sporen (die Sporen von *P. albidulus* entsprechen denen von *P. involutus*, siehe dort).

**Unterschiede zu *P. filamentosus*:** Eine ausführliche Diskussion erfolgt in Kap. 8.1 (siehe auch SZCZEPKA 1987). *P. filamentosus* ss. Fr. zeichnet sich durch auf Berührung nicht fleckende Lamellen aus, die auch keinerlei Anastomosen ausbilden, während *P. rubicundulus* auf Druck im Hymenium sich deutlich braun verfärbt und auch Anastomosen aufweist.

## *Paxillus validus* spec. nov.

= *Paxillus involutus* ss. BRESINSKY (1996) et LINZENKIRCHNER & BESL (1993) p. p.

Species ex affinitate *Paxilli involuti* et *Paxilli vernalis*. Basidiomata robustissima, solitaria vel gregaria vel fasciculata; pileus 70-200 mm latus, aetate iuvenili convexus, mox depressus, dein profunde infundibuliformis, colore ochraceo-fusco, oivaceo-fusco, postremo ferrugineo; pileocutis margine appresso squamuloso; lamellae confertae, furcatae, anastomosantes, longe decurrentes, pallide ochraceo-luteae, in iuventute citrinae, tactu obscure badiae maculantes; stipes 3-50 mm longus, 10-25 mm crassus, frequenter conspicue truncatus, tum crassior quam longus, ex ea re basidioma compactissimum apparet; color superficiei primum pallide cremeo-luteo vel prope albo, interdum leniter roseolo, aetate maturiore infuscante, basi saepe guttulis praedita; mycelium basale cremum vel roseolum; caro pallide lutea, secta lente rubro-ferruginascens; pulvis recens sporarum ochraceo ferrugineus, in statu sicco ferrugineus; pileipellis trichodermiformis, hyphis 4,5-7  $\mu\text{m}$  latis; sporae ellipsoideae, laeves, 7-11 x 5-7  $\mu\text{m}$ ; pleurocystidia lageniformia, 38-89 x 7-13,5  $\mu\text{m}$ , cheilocystidia similia, 48-70 x 8-13  $\mu\text{m}$ ; caulocystidia 28-73 x 6-13  $\mu\text{m}$ , multiformia; hyphae superficiei rhizomorparum crystalliferae; cystidia myceli 23,5-62 x 5-16  $\mu\text{m}$ , multiformia, parietibus supra incrassatis, apices saepe appendicibus praediti; sclerotia 0,8-2 mm in diam., ellipsoidea vel irregularia; omnia septa fibulata; in terram gravem lutosum sub arboribus frondosis, aetate-autumno.

**Holotypus:** coll. CH 243/97 in herbario Botanische Staatssammlung München (M), leg. C. Hahn, 8. 10. 1997, Germania, Bavaria, Regensburg; sub *Tilia*.

**Isotypus:** coll. CH 243/97 - Duplicatum - in herbario REG.

Etymologie: validus (lat.) - kräftig, robust; wegen des kräftigen Habitus

**Kurzcharakterisierung:** Sehr kräftige und gedrungene Fruchtkörper mit meist deutlich verkürztem, jedoch sehr breitem Stiel, häufig mit kühlem, zitronengelbem Farbton in den Lamellen; unter Laubbäumen (vor allem *Tilia*) in Parkanlagen fruktifizierend, Fruchtkörper rasig bis zu wenigen büschelig.

**Hut:** 70-200 mm breit, ockerbraun, olivbraun bis rostbraun, jung konvex, bald niedergedrückt bis tief trichterförmig, meist ohne zentralen, kleinen Buckel; Hutrand von Jugend an deutlich eingerollt, mäßig dickfleischig, so bis ins Alter bleibend; Hutoberfläche jung deutlich filzig, gegen Rand hin besonders watteartig wollig-filzig; im Alter von der Mitte her verkahlend, am Rand jedoch filzig bleibend; Hutrand unter dem Filz kräftig radial gerippt; Huthaut mit deutlicher Tendenz im Alter und besonders gegen Hutrand hin schuppig aufzureißen und dann bisweilen an *Paxillus rubicundulus* erinnernd, jedoch ohne radiale, eingewachsene Fasern.

**Lamellen:** Weit herablaufend, bisweilen fast den Boden berührend, wenn Stiel reduziert; blaß ockergelb, jung mit einem deutlichen, zitronengelben Ton, daher Farbe sehr kalt erscheinend, bei Sporenreife nach Gelbbraunlich übergehend; auf Druck dunkel rotbraun fleckend; dicht stehend, 15-18(20) Lamellen pro cm in 1 cm Abstand vom Hutrand); Lamellen 3-7 mm breit, wenig gegabelt und nur in Stielnähe anastomosierend; am Lamellenboden Aderung vorhanden, daraus sich Lamelletten bildend; am Stielansatz Lamellen zu Adern reduziert, um als fast glattes Hymenium abrupt oder durch kleine, isolierte Hymenialbereiche in Stieloberfläche überzugehen.

**Stiel:** 3-50 x 10-25 mm, meist zentral, zylindrisch, zur Basis nicht oder kaum verjüngt, jedoch häufig mit wurzelartigem Anhängsel; Stiel häufig stark verkürzt und breiter als lang (z. B. 7 mm lang und 24 mm breit), dadurch Fruchtkörper sehr gedrungen erscheinend; im Extremfall Stiel fast völlig reduziert und Lamellen fast bis zum Boden reichend; Stieloberfläche sehr blaß cremegelb bis fast weiß, bisweilen mit sehr schwachem Rosaton, unter der Lupe fein flockig



bereift; auf Druck dunkler bräunlich fleckend, Bereifung sofort verwischend; an der Stielbasis häufig rotbraune Exsudatropfen bildend; Basismycelfilz creme, meist mit deutlich rosa Farbton.

**Fleisch:** Bläß gelb, langsam rotbraun verfärbend; in unterster Stielbasis und im Anhängsel schmutzig graubraun gefärbt; Geruch banal säuerlich-pilzlich, Geschmack unangenehm säuerlich.

**Sporenpulver:** Frisch ockerlich rostbraun, 5D4 nach KORNERUP & WANSCHER (1978), nach längerer Zeit und getrocknet sich mehr in Richtung Rostbraun verfärbend, ca. 5D6-5E6.

#### **Makrochemische Reaktionen:**

Hutfleisch: KOH 15%: über Weinrot nach dunkel Weinrot

FeSO<sub>4</sub>: blaß grünlich

Formol: negativ

NH<sub>3</sub>: dunkel violettlich-schwärzlich überhaucht

Huthaut: KOH 15%: kastanien-rotbraun

FeSO<sub>4</sub>: schmutzig olivgraulich

Formol: negativ

NH<sub>3</sub>: schwarz überhaucht

Lamellen: KOH 15%: dunkel kastanien-schwarzbraun

FeSO<sub>4</sub>: schmutzig graugrünlich

Formol: negativ

NH<sub>3</sub>: etwas dunkler gelb

**Hutrama:** Hutdeckschicht (Abb. 3): Undifferenziertes Trichoderm, am Hutrand am stärksten aufwärtsstrebend (hier bis 1000 µm mächtig) und verflochtene Hyphenbündel bildend; zur Hutmitte hin und im Alter Hyphen immer mehr liegend; Hyphen (3)4,5-7 µm breit, Zellen (25)80-200 µm lang; Endzellen nicht differenziert, Hyphenspitzen abgerundet; Hyphen intrazellulär homogen braun pigmentiert, Pigment sich in KOH lösend; keine Inkrustationen der Zellwand vorhanden. – Tiefere Lagen (Abb. 13, 14): Hyphen oberflächenparallel; häufig mit schwach verdickten Zellwänden (bis ca. 1 µm) vor allem im Bereich der Septen, sowie die Septen selbst, aber auch dünnwandige Hyphen vorhanden; Hyphen (6)8-21 µm breit, Zellen 40 - 100 µm lang; Hyphen meist etwas aufgebläht, dadurch an den Septen zumeist eingeschnürt erscheinend; Pigmentierung blaßbraun bis blaß gelbbraun bis fast farblos, intrazellulär, homogen, in KOH sich schnell lösend und Hyphen dann völlig farblos erscheinend.

**Lamellentrama** (Abb. 21): Nur mäßig deutlich in Medio- und Lateralstrata differenziert; Lateralstrata lockerer aufgebaut als Mediostratum, gelatinös, schwach divergierend; Mediostratum dichter gepackt, nicht gelatinös; Lamellengrund fertil, mit einer zwischen Hutrama und Lamellengrund verlaufenden, dem Mediostratum der Lamellentrama entsprechenden Schicht (deswegen gesamtes Hymenophor leicht von Hutrama mechanisch ablösbar), darüber einseitig Lateralstratum entwickelt, dieses untermischt; Hyphen der Lateralstrata farblos, 2,5-5(7) µm breit, Zellwände in KOH stark quellend; Hyphen des Mediostratums farblos bis blaß bräunlich intrazellulär homogen pigmentiert, 4,5-10 µm breit; Subhymenium ausgeprägt, aus kurzgliedrigen, sich häufig verzweigenden, (2)3-4(5) µm breiten Hyphen bestehend, Zellen 4-15 µm lang; an Lamellenschneide Subhymenium direkt aus dem Mediostratum hervorgehend, sonst den Lateralstrata entspringend; Lamellenschneide fertil, mit vereinzelt Cheilocystiden, diese meist tiefer als Basidien wurzelnd;

Pleurocystiden häufig, auch in dem fertilen Bereich zwischen den Lamellen am Lamellengrund auftretend, meist tiefer als Basidien wurzelnd.

**Sporen** (Abb. 31, 109): [4, 250] (6,5)7-8,7-11(13) x (4,5)5-5,5-7  $\mu\text{m}$ ;  $Q=1,4-1,6-1,8$ ;  $V=(71)92-141-230(354) \mu\text{m}^3$ ; ellipsoid, größere Sporen mit schwacher suprahilarer Depression; Oberfläche im Lichtmikroskop glatt; meist mit einem großen Öltropfen, dieser umgeben von mehreren kleineren Öltröpfchen, Apikulus asymmetrisch ventral ansitzend; Sporen schwach dextrinoid; Sporen im SEM (Abb. 109) meist fein buckelig ornamentiert.

**Basidien** (Abb. 36, 47): 25-50 x 7,5-11  $\mu\text{m}$ ; meist 4sporig, keulig, mit vielen kleinen Öltröpfchen und größeren Vakuolen.

**Pleurocystiden** (Abb. 46, 47): 38-89 x 7-13,5(15)  $\mu\text{m}$ ; flaschenförmig, häufig mit ausgezogenem Hals; im Halsteil meist dunkel bernsteingelb bis bräunlich pigmentiert, deutlich abgesetzt zu farblosem, unterem Teil; dünnwandig.

**Cheilocystiden** (Abb. 36, 37): (33)48-70 x 8-13,5  $\mu\text{m}$ ; wie Pleurocystiden gebaut.

**Stieltrama:** Stielbekleidung (Abb. 54, 58): Caulohymenium deutlich ausgeprägt, Stiel makroskopisch dadurch bereift erscheinend; Stielrinde aus parallelen, dünnwandigen Hyphen, diese 3-6  $\mu\text{m}$  breit, in tieferen Lagen breiter werdend; äußere Hyphen der Stielrinde sich auswärts biegend und ein teils deutlich, teils kaum ausgeprägtes Subhymenium aus kurzgliedrigen, sich wenig verzweigenden, 3-6,5  $\mu\text{m}$  breiten Hyphen bildend, von denen Caulobasidien und Caulocystiden in gleicher Höhe entspringen; Zellen der Subhymenialhyphen 6,5-10(29)  $\mu\text{m}$  lang; Thrombopleren in äußerer Stielrinde fehlend; zur Stielbasis Caulohymenium auflockernd, basal fehlend. – Tiefere Lagen (Abb. 68): Hyphen parallel verlaufend, leicht aufgebläht, dadurch an Septen eingeschnürt erscheinend, (6,5)8-24,5  $\mu\text{m}$  breit, Zellen (30)50-210 lang; Hyphen farblos, Zellwände z. T. leicht verdickt (bis 0,5  $\mu\text{m}$ ); Septen mit z. T. mächtigen Schnallen.

**Caulocystiden** (Abb. 62): (15)28-73 x (4)6-13  $\mu\text{m}$ ; in Form variabel, lanzettlich, lageniform, fusiform, z. T. mit etwas ausgezogenem Schnabel oder auch leicht kopfig abgesetztem Apikalbereich.

**Caulobasidien:** 25-55 x 8-10  $\mu\text{m}$ ; meist vereinzelt auftretend, (2)4sporig,

**Rhizomorphen** (Abb. 80, 81, 106): Hochdifferenziert, Typ F nach AGERER (1987-98), AGERER (1995), zentrale gefäßartige Hyphen häufig mit aufgelösten Septen (Abb. 81b), 12-17  $\mu\text{m}$  Durchmesser, umgeben von schmalen Hyphen, diese 2,5-7  $\mu\text{m}$  dick; Verzweigungen an Knoten; Oberfläche durch schmale Hyphen gebildet, diese 2-5  $\mu\text{m}$  breit, stellenweise Randhyphen mit einzelnen, deutlich aufgeblähten Zellen (Abb. 80c), diese bis 12  $\mu\text{m}$  dick; Rhizomorphen zudem meist nestweise mit Cystiden besetzt. Äußere Hyphen zumeist dicht mit der Zellwand aufgelagerten Kristallen bedeckt (Abb. 80a, b, 106), diese 0,5-1,5-2,5  $\mu\text{m}$  groß; auch tiefergelegene Hyphen und gefäßartige Hyphen häufig mit Kristallen (Abb. 81a).

**Mycelcystiden** (Abb. 73): An der Oberfläche von Rhizomorphen und gehäuft an Hyphenmatten, die z. B. Verzweigungsknoten der Rhizomorphen umhüllen, aber auch vereinzelt im Basalmycelfilz auftretend; in äußerer Form sehr variabel, flaschenförmig, keulig, z. T. auch kopfig, apikal häufig mit kleinem Fortsatz, dieser aus massiver Zellwand bestehend; auch verzweigte Cystiden auftretend; Zellwände leicht verdickt, jedoch häufig apikal (selten auch pleural) punktuell angeschwollen, bzw. Kappen oder zipfelartige Fortsätze bildend; 23,5-62 x 5-16  $\mu\text{m}$ ; häufig paarweise von gleicher Trägerhyphne entspringend.

**Sklerotien** (Abb. 101): 0,8-2(3) mm groß, ellipsoid bis unregelmäßig geformt, mit Buckeln und Vertiefungen, teils wie aus mehreren kleineren, verwachsenen Sklerotien zusammengesetzt erscheinend; jung hell creme, im Alter nach Grau zu Schwärzlich verfärbend; zerstreut an Rhizomorphen unter den Fruchtkörpern auftretend; im Schnitt dunkle Rindenschicht und hellere, creme-gelbliche Trama erkennbar, bei sehr großen Sklerotien bisweilen innerste Trama durch braun pigmentierte Zellschicht von äußerer Trama abgesetzt

(Abb. 101a); auf Druck milchigweiße bis blaß bläuliche Flüssigkeit austretend. Anatomie: Sklerotientrama pseudoparenchymatisch, mit einzelnen, eingestreuten, langhyphigen Elementen; in vier Bereiche gegliedert: A.: ca. 10-15(20) µm dicke, einheitlich braun pigmentierte Rindenschicht; B.: Übergangszone (Zellen farblos, daher abrupt von A abgesetzt, dickwandig; Lumina klein); C.: Innere Trama, dickwandiger Bereich (Lumina groß); D.: Innere Trama, dünnwandiger Bereich (Lumina groß).

A.: Rindenschicht aus teilweise massivem Zellwandmaterial bestehend, aber auch reduzierte Zellumina wahrnehmbar; Zellen der Sklerotienrinde wirken zumeist flachgedrückt, Lumina daher meist länglich parallel zur Oberfläche angeordnet, 2-7(10) x 1-4(5) µm, aber auch isodiametrische Zellumina und auch länger gestreckte, hyphenartige Elemente vorkommend.

B.: Übergangsbereich meist deutlich ausgeprägt, bis zu ca. 10 Zellagen mächtig (aber fließend in tiefere Trama übergehend), seltener nur aus wenigen Lagen bestehend; Zellen des Übergangsbereiches mit verhältnismäßig kleinen, meist isodiametrischen Lumina, diese ca. 4-10 µm im Durchmesser, Zellwände ca. 1-1,5 µm dick.

C.: Innere Trama (dickwandiger Bereich) aus größeren Zellen bestehend, diese meist 10-20 µm im Durchmesser, seltener auch bis 35 µm erreichend; Zellwände meist ca. 1-1,5 µm dick; langzellige, hyphige Elemente von 4-6 µm Durchmesser eingestreut, deren Zellwände bisweilen mit Kristallen besetzt (Abb. 101b).

D.: Innere Trama (dünnwandiger Bereich) in ca. 200-400 µm Tiefe beginnend, aus dünnwandigen Zellen bestehend, deren äußere Form unregelmäßiger ist, als in den Bereichen mit dickeren Wänden, jedoch dieselben Dimensionen erreichend; bisweilen deutlich von C (dickwandiger Trama) durch dünne Schicht bräunlich pigmentierter Zellen abgegrenzt (siehe Abb. 101a), ansonsten Übergang fließend, jedoch rasch aus äußerer Trama durch Zellwandausdünnung hervorgehend.

Abziehende Hyphen: ausserhalb der Sklerotien mit vielen Kristallen besetzt.

**Thrombopleren:** Meist vorhanden, im Fruchtkörper vor allem in Stieltrama und Mediostratum der Lamellentrama auftretend, aber auch in allen anderen Bereichen vorhanden, jedoch am seltensten in den Lateralstrata der Lamellentrama; auch Basalmycelfilz und vor allem ältere Rhizomorphen mit Thrombopleren. Sklerotien ohne Thrombopleren.

**Schnallen:** Überall, nur nicht bei differenzierten Zelltypen wie gefäßartigen Hyphen - hier Schnallen im Verlauf der Ontogenie verschwindend - oder den pseudoparenchymatischen Hyphenverbänden der Sklerotientrama; meist Schnallen geschlossen oder mit kleinem Loch, seltener deutlich ausgeprägte Lochschnallen auftretend.

**Kulturmerkmale:** Auf Hefe-Malz Agar wie auch auf T1/2-Agar sehr langsam wachsend (max. 1 cm pro Monat), jedoch rasch das Medium dunkel rotbraun verfärbend; Wachstum wird eingestellt, bevor Platte zugewachsen ist (25% maximale Deckung wurde erreicht); Luftmycel sehr dicht, in geschlossener Front wachsend, blaß cremegelblich bis cremeockerlich, auffallend viele und große, tief braunrote Exsudatstropfen ausscheidend; Luftmycel meist nur max. 5 mm Höhe erreichend; Zuwachs alter Kulturen häufig blaßer pigmentiert, fast farblos; Substratmycel kaum ausgeprägt, durch dunkle Mediumverfärbung nur beschränkt beobachtbar; Sklerotien- oder Primordienbildung wurde nicht erreicht.

**Vorkommen:** Juli bis Oktober, auf tiefgründigen, lehmigen, sauren bis neutralen Böden, in Gärten und Parkanlagen; Mykorrhizapartner: *Carpinus betulus* L., *Tilia spec.*, nach LINZENKIRCHNER & BESL (1993) auch unter *Populus canadensis* Moench.

### **Weitere untersuchte Kollektionen:**

**Deutschland:** Bayern, Freising, Waldfriedhof, Grünanlage südl. des Friedhofes, unter *Carpinus betulus*, leg. C. Hahn, 19. 7. 1998, CH 137/98;

—, Regensburg, Campus der Universität, unter *Tilia*, leg. A. Pillukat, 26. 9. 1989; ———, leg. C. Hahn, 8. 10. 1997, CH 241/97; CH 242/97; ———, unter *Tilia*, leg. C. Hahn & L. Beenken, 29. 10. 1998, CH 539/98;

*P. cf. validus*: —, Gauting, Unterbrunn, Baumschule der Firma „Die Gartenzwerge“, unter *Carpinus betulus*, leg. P. Karasch, 9. 1998, CH 243/98; ———, unter *Carpinus betulus*, leg. C. Hahn, 21. 9. 1998, CH 291/98;

### **Abgrenzung zu nahestehenden Arten:**

**Unterschiede zu *P. involutus*:** siehe unter *P. involutus*.

**Unterschiede zu *P. rubicundulus*:** siehe unter *P. rubicundulus*.

**Unterschiede zu *P. obscuroporus*:** Sowohl im Habitus als auch in den standörtlichen Ansprüchen ähneln sich die beiden Arten. *P. obscuroporus* wird jedoch noch kräftiger (Hutdurchmesser bis 300 mm, einmal sogar 400 mm, Stieldurchmesser bis 40 mm, bei *P. validus* Hutdurchmesser bis 200 mm und Stieldurchmesser bis 25 mm). Zudem spitzt die Stielbasis von *P. obscuroporus* im Gegensatz zu *P. validus* basal aus. Der Hutrand bleibt bei *P. validus* bis ins Alter eingerollt, bei *P. obscuroporus* streckt er sich meist. Weiterhin unterscheiden sich beide Arten in der Färbung: *P. obscuroporus* neigt zu schmutzigen, dunkelbraunen Farbtönen (olivbraun, tabakbraun), die Lamellen zeigen, ähnlich wie *P. rubicundulus* einen warmen, gelben Reflex, während *P. validus* heller ockerbraun gefärbt ist und die Lamellen zumindest jung durch kühle, zitronengelbe Farbtöne auffallen. Eindeutig lassen sich beide Arten anhand ihrer frischen Sporenpulverfarbe trennen. *P. validus* besitzt frisch wie *P. involutus* ein helles, ocker-rostbraunes Sporenpulver, während *P. obscuroporus* dunkler, weinrot-braun ausspart (siehe auch bei Abgrenzung von *P. involutus* zu *P. obscuroporus*). Hierdurch werden die Lamellen bei *P. obscuroporus* im Alter dunkler als bei *P. validus*, ein rotbrauner Reflex ist auffällig, aber auch sehr dunkle, schokoladenbraune Farben werden erreicht. *P. validus* besitzt im Alter wie auch *P. involutus* hellere, rostbraune Lamellen. Mit Hilfe des Mikroskops lassen sich beide Arten im Bereich der Fruchtkörper nur schwer trennen. *P. obscuroporus* besitzt durchschnittlich etwas schmalere Hutdeckschichthyphen (4,5-8 µm, jedoch zumeist schmale Hyphen vorherrschend), während *P. validus* in den Werten zwar ungefähr übereinstimmt (4,5-7 µm), jedoch breite, um 6-7 µm dicke Hyphen vorherrschen. Die Unterscheidung fällt jedoch schwer, da *P. obscuroporus* vereinzelt sogar dickere Hyphen als *P. validus* besitzen kann. Ferner sind die Pleuro- und Cheilocystiden von *P. obscuroporus* etwas breiter [10-14(21) µm bzw. 10-20 µm] als bei *P. validus* (7-13,5 µm bzw. 8-13,5 µm). Leichter lassen sich beide Arten im Mycel unterscheiden. *P. obscuroporus* besitzt hauptsächlich ausgeprägt gestielt-kopfige Mycelcystiden, apikale Auswüchse fehlen, während bei *P. validus* die Mycelcystiden meist schlanker, keulig sind und häufig kleine apikale Papillen bzw. auch deutliche Auswüchse besitzen. Weiterhin fallen bei *P. validus* bis zu 2,5 µm große Kristalle an den Rhizomorphenhyphen auf, während *P. obscuroporus* nur punktierte Zellwände, bzw. kleine Kristalle von bis zu 0,5 µm Größe zeigt. Nester aufgeblähter, partiell dickwandiger Zellen an den Rhizomorphenoberflächen treten bei *P. obscuroporus* gehäuft auf. Bei *P. validus* sind diese ebenfalls vorhanden, jedoch nicht in dieser Häufigkeit. Mit den angewendeten molekularbiologischen Untersuchungen konnten *P. validus* und *P. obscuroporus* nicht unterschieden werden (Kap. 9). Die vorhandenen Unterschiede lassen aber eine Arttrennung als berechtigt erscheinen. Besonders wird hier die Farbe des frischen Sporenabdruckes gewichtet, aber auch die Unterschiede im Habitus, Fruchtkörperfärbung, sowie die Form der Mycelcystiden als auch die Größe der Kristalle bieten viele Unterscheidungskriterien.

**Unterschiede zu *P. vernalis*:** Nach WATLING (1969) entsprechen sich beide Arten hinsichtlich der Fruchtkörpergrößen und des Habitus. Da nur Herbarmaterial untersucht werden konnte, ist der Vergleich der makroskopischen Merkmale kaum möglich. Hierfür

werden die Angaben bei WATLING (1969) herangezogen. Hierbei fällt auf, daß *P. vernalis* besonders durch die frische Sporenpulverfarbe (die der von *P. obscuroporus* entspricht), die als weinrot-bräunlich angegeben wird gut von *P. validus* (frischer Sporenabdruck entspricht dem von *P. involutus*, siehe auch unter Unterschiede von *P. involutus* zu *P. obscuroporus* und zu *P. vernalis*) abgetrennt werden kann. Mikroskopisch unterscheiden sich beide Arten besonders in der Hutdeckschicht. *P. vernalis* besitzt mit 2-4,5 µm Hyphendicke eine ausgesprochen schmalhyphige Hutdeckschicht, während *P. validus* mit 4,5-7 µm Hyphendicke gut mit *P. involutus* übereinstimmt. Des weiteren besitzt *P. vernalis* meist recht kurze Pleuro- (bis 72 µm lang), während diese bei *P. validus* bis zu 89 µm lange sind. Zudem sind die Hyphen der Rhizomorphen bei *P. vernalis* nur fein punktiert, während *P. validus* bis zu 2,5 µm große Kristalle besitzt. Mit den angewendeten molekularbiologischen Methoden konnte *P. validus* nicht von *P. vernalis* unterschieden werden (Kap. 9). Dennoch sprechen vor allem die Unterschiede der Sporenpulverfarbe wie auch der Anatomie der Hutdeckschicht als auch die weiteren diskutierten Unterscheidungsmöglichkeiten für die Eigenständigkeit von *P. validus* gegenüber *P. vernalis*.

**Unterschiede zu *P. albidulus*:** Die Unterschiede zu *P. validus* entsprechen den Unterschieden von *P. involutus* zu *P. albidulus*, siehe dort.

**Bemerkungen zu weiteren, von FRIES (1836-38, 1874) beschriebenen Arten der Gattung *Paxillus* und deren Unterschiede zu *P. validus*:** Für diese Diskussion sind nur die Arten mit dunklem Sporenpulver von Interesse (Tribus *Tapinia* ss. Fr., bzw. „Paxilli veri“ ss. FRIES 1836-38), da Fries in seinem Gattungskonzept von *Paxillus* (FRIES 1836-38, 1863, 1874) auch Arten miteinbezieht, die heute z. B. *Leucopaxillus* Bours. oder *Lepista* (Fr.) W. G. Smith zugeordnet werden. Die bei FRIES (1821, 1828) noch in der Tribus *Crepidotus* Fr. untergebrachten *Agaricus atrotomentosus* Batsch: Fr. und *A. panuoides* Fr., die heute in die von *Paxillus* getrennte Gattung *Tapinella* gestellt werden, sollen hierbei gleichfalls nicht näher betrachtet werden. Deshalb sind lediglich die beiden Taxa *Paxillus griseo-tomentosus* Fr., *P. crassus* Fr. (beide in FRIES 1836-38: 318 beschrieben) und *P. chrysophyllus* Fr. (FRIES 1874) von Interesse.

Zu *Paxillus griseo-tomentosus*: Aufgrund des als „griseo-velutino“ beschriebenen Stieles (FRIES 1836-38: 318) kann eine Übereinstimmung mit den in dieser Studie neu beschriebenen Arten bedenkenlos ausgeschlossen werden. Vielmehr gleicht die Beschreibung *Tapinella atrotomentosa*, wenngleich zumindest zwei auffällige Unterschiede bestehen: die Farbe der Stielbehaarung (grau-filzig) und das Habitat (an *Quercus*). *T. atrotomentosa* hingegen ist durch die typische, dunkel kaffeebraune bis schwarzbraune Stielbehaarung ausgezeichnet und kommt bevorzugt an Nadelholz vor. Allgemein gibt Fries nur selten nähere Angaben zum Habitat, um so bedeutender ist also diesbezüglich die detaillierte Angabe „ad bases quercuum“ (FRIES l. c.) für *P. griseo-tomentosus*. Weiterhin soll der Hut von *P. griseo-tomentosus* glatt sein, was wiederum nicht mit dem heutigen Konzept von *Tapinella atrotomentosa* vereinbar wäre, da dessen Hut typischerweise deutlich samtig ist. Dies wird durch die zu Büscheln verwobenen Hutdeckschichthyphen hervorgerufen (siehe Abb. 11). *P. griseo-tomentosus* kann somit nicht mit *T. atrotomentosa* synonymisiert werden, wenngleich der Beschreibung nach die beiden Arten wohl nah verwandt sein dürften. BRESADOLA (1930: Tab. 680) versteht unter *P. griseo-tomentosus* eine Art mit farblosen bis blaß gefärbten Sporen, weshalb diese Artauffassung nicht mit der von FRIES (l. c.) übereinstimmt.

Zu *Paxillus crassus*: Leider ist die Beschreibung dieser Art (FRIES 1836-38: 318) sehr offen gehalten. Dem Namen nach handelt es sich aber wohl um eine sehr robuste Sippe, was den Vergleich mit dem ebenfalls sehr robusten *P. validus* nahelegt. Einige Punkte der Originalbeschreibung von *P. crassus* sind aber doch recht konkret: Der Stiel wird als äußerst kurz angegeben, was auch sehr gut auf *P. validus* passen würde! Die Lamellen hingegen werden eindeutig als zimtfarben bezeichnet und der Hut soll glatt sein. Weiterhin werden die

Lamellen als „distantibus“ (FRIES l. c., durch Kursivdruck eigens hervorgehoben) beschrieben. Vor allem die entfernten Lamellen passen gar nicht auf *P. validus*, der sich schließlich von *Paxillus involutus* gerade auch durch die dichter stehenden Lamellen unterscheidet. Zudem sind die Hüte zumindest am Hutrand deutlich filziger als bei *Paxillus involutus* und nicht glatter, auch ist der Farbton der Lamellen mit zimtfarben nicht zutreffend. Vielmehr herrschen bei *P. validus* helle, gelbe Farbtöne vor. Aufgrund der wenigen Merkmale in der Originalbeschreibung von *P. crassus* fällt es aber schwer, diese Art einer heute bekannten Species zuzuordnen, jedoch handelt es sich zweifelsohne nicht um eine frühere Beschreibung von *P. validus*. Interessanterweise taucht der Name *Paxillus crassus* noch in einem anderen Zusammenhang in der Literatur auf: Nach HORAK (1979b) wurde *Paxillus crassus* in Queensland nachgewiesen. Hierbei bezieht sich HORAK (l. c.) auf COOKE (1892: 73). Die in COOKE (1886-88: pl. 877) abgebildete Kollektion von *Paxillus crassus* aus Großbritannien („Blackheath“) ist mit Sporenzeichnungen und Sporenmaßen versehen. Die Sporen sind mit 15-18 x 7-8 µm viel zu groß für alle bislang bekannten Arten des *Paxillus-involutus*-Formenkreises. In Australien kommen jedoch Arten der Gattung *Paxillus* s. l. mit entsprechenden Sporengrößen vor (z. B. Arten der Sektion *Veluticipites* Singer, siehe z. B. SINGER 1961: 82, 1986: 728). Es ist also sehr wahrscheinlich, daß sich die Meldung von *Paxillus crassus* durch COOKE (1892) aus Australien auf eine Art der Sektion *Veluticipites* beziehen könnte. Eine Zuordnung der britischen Aufsammlung von *P. crassus* ss. COOKE (1886-88) zu einem bekannten europäischen Taxon steht jedoch noch aus.

Zu *Paxillus chrysophyllus*: Der Beschreibung nach könnte es sich um *Tapinella panuoides* handeln, wenngleich der angegebene Standort an Obstbäumen dies einschränkt (*T. panuoides* wächst bevorzugt an Nadelholz, vor allem an *Pinus*). Denkbar wäre auch die Gattung *Pleurotus* (Fr.) Qué. aufgrund der blassen Lamellen und des Standortes und der als besonders kräftig angegebenen Größe, jedoch schließt dies die Einordnung in die Tribus *Tapinia* der Gattung *Paxillus* durch FRIES (1874) aus, da dort nur ausdrücklich braunsporige Arten („Sporae ferrugineae“, FRIES 1874: 403) behandelt werden. Eine Identität mit *P. validus* kann jedoch eindeutig ausgeschlossen werden.

**Bemerkungen zu einer Kollektion von *P. aff. validus*:** Bis zu 2 mm große, kugelige bis breit ellipsoide Sklerotien wurden bei einer Kollektion (München-Obermenzing, Schneider-Ulrich-Straße, Garten, unter *Betula pendula*, leg. R. Agerer, 21. 9. 1998, CH 300/98) gefunden. Die pseudoparenchymatische Trama besticht durch die große Anzahl an Kristallen, die bis 4 µm, seltener auch bis 8 µm Größe erreichen (Abb. 102). Die dunkel braun pigmentierte Rindenschicht ist besonders mächtig ausgebildet (bis 50 µm dick). Wie für *P. validus* typisch sind die Zellwände der innersten Trama dünnwandig, es treten auch langgestreckte, noch als Hyphen zu erkennende Elemente auf. Wegen der regelmäßig geformten, kugeligen bis breit elliptischen Form der Sklerotien und der zahlreichen und großen Kristalle in der Sklerotientrama wird diese Kollektion zunächst als *P. aff. validus* eingestuft.

## ***Paxillus obscurosporus* spec. nov.:**

Species ax affinitate *Paxilli involuti* et *Paxilli vernalis*. Basidiomata validissima, gigantea, solitaria vel gregaria vel fasciculata; pileus ochraceo-brunneus, olivaceo-brunneus, brunneo-ferrugineus, plurimum aliquantum obscurus, 70-300 mm latus, primum convexus, dein applanatus, in senectute conspicue depressus; pileipellis aetate progressu saepe in squamas diffracta; lamellae confertissimae, furcatae, anastomosantes, decurrentes, in iuventute propter stipitem etiam tubos formantes, primum pallide ochraceo-flavae dein brunneo-auranticae, tactu badiae maculantes; stipes brevior quam pilei latitudo, 30-50 mm longus, 15-40 mm crassus, aetate iuvenili pallide cremus, dein obscure brunneus; basi saepe guttulis aurantiacis vel aurantio-sanguineis praedita; caro pallide flava, secta lente rubro-ferruginascens, in basi stipitis vinacea; pulvis recens sporarum obscure vinaceo-ferrugineus, tinctus vinacei evascentes in statu sicco, postremo obscure ferrugineus; pileipellis trichodermiformis, hyphis 4,5-8  $\mu\text{m}$  latis; sporae ellipticae, laeves, 7-10 x 5-6,5  $\mu\text{m}$ ; pleurocystidia lageniformia, 60-95 x 10-19  $\mu\text{m}$ ; cheilocystidia similia, 52-85 x 10-20  $\mu\text{m}$ ; caulocystidia 16,5-39 x 5,5-13  $\mu\text{m}$ , multiformia, sed pro maxima parte oviformia-elliptica; hyphae superficiei rhizomorpharum subtiliter punctatae; cystidia mycelii pro maxima parte stipitata et capitata, parietibus cellularum supra incrassatis, 20-47 x 5-13  $\mu\text{m}$ ; habitat in terra gravi lutosa sub arboribus frondosis et coniferis, mensibus autumnalibus; *Paxillus obscurosporus* differt a *P. involuto* et *P. valido* pulvere sporarum recente conspicue obscuriore, lamellis confertioribus et obscurioribus, a *P. vernali* statura robustiore, coloribus obscurioribus iam aetate iuvenili, pleurocystidiis et cheilocystidiis maioribus atque hyphis pileipellis latioribus.

**Holotypus:** coll. CH 290/98 in herbario Botanische Staatssammlung München (M), leg. C. Hahn, 21. 9. 1998, Germania, Bavaria, Gauting, Unterbrunn; sub *Tilia*.

**Isotypus:** coll. CH 290/98 - Duplicatum - in herbario REG.

Etymologie: obscurus (lat.) - dunkel; spora (lat.) - Spore; wegen des dunklen Sporenpulvers.

**Kurzcharakterisierung:** Kräftige, sehr große bis riesige Dimensionen annehmende, kompakte Fruchtkörper; stämmiger kurzer Stiel; einzeln oder büschelig verwachsen in hoher Abundanz fruktifizierend, auffällige Hexenringe um den Mykorrhizabaum bildend; besonders dicht stehende, im Alter tief dunkelbraune Lamellen.

**Hut:** 70-300(400) mm im Durchmesser, ockerbraun, olivbraun, tabakbraun bis rostbraun, meist ziemlich dunkel gefärbt; Hut jung konvex, z. T. mit zentralem Buckel, bald abgeflacht bis leicht niedergedrückt; im Alter deutlich niedergedrückt; Hutrand jung sehr ausgeprägt eingerollt und auffällig dickfleischig, im Alter jedoch Hutrand fast aufgerollt; Hutoberfläche jung filzig, am Hutrand ausgeprägt watteartig-filzig; im Alter von der Mitte her verkahlend, am Rand jedoch filzig bleibend; Hutrand unter dem Filz sehr deutlich gerippt; Huthaut im Alter häufig angedrückt schuppig aufreißend; Schuppen dann dunkler als Untergrund und daher kontrastierend.

**Lamellen:** Herablaufend, jung blaß ockergelb, dann über warm Goldgelb nach Orangebräunlich verfärbend, im Alter dunkel rotbraun; auf Druck rotbraun fleckend, im Alter Druckreaktion nicht sehr auffällig wegen ohnehin schon dunkler Lamellenfarbe; sehr dicht stehend (17-24 Lamellen pro cm in 1 cm Abstand vom Hutrand); Lamellen 3-8 mm breit, wenig gegabelt, in Stielnähe deutlich anastomosierend, z. T. sogar Röhren bildend; am Lamellengrund Aderung vorhanden, daraus sich Lamelletten bildend; am Stielansatz Hymenium zu Adern reduziert, als ebene Schicht abrupt in Stieloberfläche übergehend; isolierte Hymenialbereiche auftretend, diese makroskopisch durch gelbliche Färbung von

Stieloberfläche abgesetzt, auch in der Höhe etwas prominent (anatomisch durch vorhandenes Mediostratum von Stieltrama abgesetzt, dadurch von Caulohyemenium unterschieden).

**Stiel:** 30-50 x 15-40 mm, sehr stämmig und meist im Verhältnis zur Hutbreite sehr kurz; zylindrisch mit verjüngter Basis, diese z. T. mit Anhängsel; Stiel jung hell creme, fein flockig bereift, bald rötlich braun marmoriert; im Alter Stiel über Hellbraun nach Olivbraun verfärbend, z. T. auch durch aufliegendes Sporenpulver rostbraun bzw. braunrötlich gefärbt; Stieloberfläche alt häufig mit feiner Längsfaserung bzw. Längsrillung; Stielbasis und das cremefarbige Basismycel orangerote bis blutrote Exsudatstropfen ausscheidend.

**Fleisch:** Bläß gelb, langsam rotbraun verfärbend, in Stielbasis weinrot; Geruch unauffällig säuerlich-pilzlich, Geschmack unangenehm säuerlich.

**Sporenpulver:** Frisch dunkel rotbraun, 8F7 nach KORNERUP & WANSCHER (1978), mit deutlich roter Komponente, beim Eintrocknen Rotton zunächst schwindend, Sporenpulver nach dunkel Schokoladenbraun verfärbend, um nach längerer Zeit rostbraun zu werden; dann dem Sporenpulver von *P. involutus* und *P. validus* gleichend, jedoch noch durch eine Spur stärkeren Rotton zu differenzieren.

### **Makrochemische Reaktionen:**

Hutfleisch: KOH 15%: über Weinrot nach dunkel Weinrot bzw. Rotbraun

FeSO<sub>4</sub>: blaß grünlich, graugrün bis deutlich grün

Formol: negativ

NH<sub>3</sub>: grauviolett bis weinrot-violett überhaucht, nach Rotbräunlich nachdunkelnd

Huthaut: KOH 15%: schmutzig rotbraun bis rotschwarz

FeSO<sub>4</sub>: fast negativ bis schwach schmutzig graugrünlich

Formol: negativ

NH<sub>3</sub>: dunkel grau bis schwarz überhaucht

Lamellen: KOH 15%: über Kastanien-rotbraun nach dunkel Kastanien-schwarzbraun

FeSO<sub>4</sub>: schmutzig grünschwartz

Formol: negativ

NH<sub>3</sub>: dunkler gelb

**Huttrama:** Hutdeckschicht (Abb. 4, 5): Undifferenziertes Trichoderm; am Hutrand am stärksten aufwärtsstrebend (bis zu 1000 µm mächtig) und bisweilen verflochtene Hyphenbündel bildend; zur Hutmitte und im Alter Hyphen immer mehr liegend; Hyphen (3,5)4,5-8 µm breit, Zellen 50-200 µm lang; Endzellen nicht differenziert, Hyphenspitzen bisweilen etwas verdickt; Hyphen mit braunem, homogen verteiltem, intrazellulärem Pigment, dieses sich in KOH lösend. – Tiefere Lagen (Abb. 16): Hyphen oberflächenparallel verlaufend, häufig mit schwach verdickten Zellwänden (bis ca. 1 µm) vor allem im Bereich der Septen, sowie die Septen selbst, aber auch dünnwandige Hyphen vorhanden; Hyphen (3,5)8-31 µm breit, Zellen 120-315 µm lang; Hyphen meist etwas aufgebläht, dadurch an den Septen zumeist eingeschnürt erscheinend; zwischen den breiteren, aufgeblähten Hyphen stellenweise dünnere Hyphen untermischt; Pigmentierung blaßbraun bis blaß gelbbraun bis fast farblos, intrazellulär, homogen verteilt, in KOH sich schnell lösend und Hyphen dann völlig farblos erscheinend.

**Lamellentrama** (Abb. 22): Deutlich in Medio- und Lateralstrata differenziert; Lateralstrata aus 3-5(10) µm breiten Hyphen mit in KOH stark quellenden Zellwänden aufgebaut, lockerer als Mediostratum, z. T. gelatinös, divergierend; Mediostratum dicht gepackt, nicht gelatinös, aus 6-10(17) µm breiten, parallel verlaufenden Hyphen gebildet; Lamellengrund fertil, mit einer zwischen Huttrama und Lamellengrund verlaufenden, dem Mediostratum der



Lamellentrama entsprechenden Schicht (deswegen gesamtes Hymenophor leicht von Huttrama mechanisch ablösbar), darüber einseitig Lateralstratum entwickelt, jedoch in der Mitte zwischen den Lamellen etwas mehr untermischt; Subhymenium ausgeprägt, aus kurzgliedrigen, sich häufig verzweigenden, 3-5 µm breiten Hyphen bestehend, Zellen 5-20 µm lang; an Lamellenschneide Subhymenium direkt aus dem Mediostratum hervorgehend, sonst den Lateralstrata entspringend; Lamellenschneide fertil, mit vereinzelt Cheilocystiden, diese meist tiefer als Basidien wurzelnd; Pleurocystiden häufig, auch in dem fertilen Bereich zwischen den Lamellen am Lamellengrund auftretend, meist tiefer als Basidien wurzelnd.

**Sporen** (Abb. 32, 110): [3, 240] 7-8,0-10,5(13) x 5-5,6-6,5 µm; Q=1,3-1,4-1,6; V=92-130-180(215) µm<sup>3</sup>; ellipsoid, größere Sporen mit schwacher suprahilarer Depression; Oberfläche im Lichtmikroskop glatt; meist mit einem großen Öltröpfchen, dieser umgeben von mehreren kleineren Öltröpfchen, Apikulus asymmetrisch ansitzend, Sporen inamyloid, schwach dextrinoid; Sporen im SEM (Abb. 110) glatt bis fein buckelig ornamentiert.

**Basidien** (Abb. 48, 49): 40-60 x 8-11 µm; meist 4sporig, keulig, meist mit vielen kleinen Öltröpfchen gefüllt.

**Pleurocystiden** (Abb. 48, 49): 60-95(130) x 10-14(21,5) µm; dünnwandig; in Form variabel, spindelig, meist flaschenförmig, z. T. sehr tief wurzelnd, häufig mit etwas ausgezogenem Hals aber auch spindelig; im Halsteil bzw. im oberen Bereich meist dunkel bernsteingelb bis rotbraun pigmentiert, deutlich abgesetzt zu farblosem, unterem Teil.

**Cheilocystiden** (Abb. 38): 52-85 x (7,5)10-20 µm; ähnlich den Pleurocystiden, aber meist, nicht so deutlich in Hals- und Bauchteil getrennt, im oberen Bereich wie Pleurocystiden mit bernsteingelbem bis rotbraunem Inhalt, selten auch gesamte Cystide gefärbt.

**Stieltrama:** Stielbekleidung (Abb. 56): Caulohymenium deutlich ausgeprägt, Stiel makroskopisch dadurch bereift erscheinend; Stielrinde aus parallelen, dünnwandigen Hyphen, diese 3-5(8) µm breit, in tieferen Lagen breiter werdend, um allmählich in Stieltrama überzugehen; äußere Hyphen der Stielrinde sich auswärts biegender, ein deutlich ausgeprägtes Subhymenium bildend; dieses aus kurzgliedrigen, sich wenig verzweigenden, 3-7,5(9) µm breiten Hyphen bestehend, von denen Caulobasidien und Caulocystiden in gleicher Höhe entspringend; Zellen der Subhymialhyphen 4-15(30) µm lang; Thrombopleren in äußerer Stielrinde fehlend; Pigmentierung der Hyphen der äußeren Stielrinde deutlich gelbbraun bis rotbraun, intrazellulär; Pigment sich in KOH schnell lösend und Hyphen dann fast farblos erscheinend; tiefere Hyphen weniger deutlich pigmentiert als äußere Hyphen; Caulohymenium jung eine geschlossene Schicht bildend, durch Streckung des Stieles jedoch später häufig in einzelne hymeniale Nester auseinandergezogen; zur Stielbasis hin Caulohymenium sich auflockernd, basal fehlend; Caulocystiden sehr zahlreich, Caulobasidien nur sehr vereinzelt dazwischen eingestreut. – Tiefere Lagen (Abb. 69): Hyphen parallel verlaufend, leicht aufgebläht, dadurch an Septen eingeschnürt erscheinend, 7,5-20 µm breit, Zellen (60)120-220 µm lang; Hyphen farblos, dünnwandig bis leicht dickwandig (Zellwände bis 0,5 µm dick, vor allem im Bereich der Septen).

**Caulocystiden** (Abb. 63): 16,5-39 x (3,5)5,5-13 µm; in Form variabel, meist eiförmig-elliptisch, gedrungen, aber auch keulig, flaschenförmig, selten auch mit ausgezogenem Halsteil, z. T. auch spindelige Cystiden vorkommend, z. T. auch durch undifferenzierte Hyphenenden gebildet, dann aber auch durch das Auftreten von kurzgliedrigen Subhymenialhyphen, von denen sie entspringen, als Caulocystiden zu erkennen; Pigmentierung blaßbräunlich bis fast farblos, intrazellulär, homogen, dadurch von jungen Basidien bzw. Basidiolen zu unterscheiden (diese völlig farblos bis blaß gelblich, mit kleinen Öltröpfchen gefüllt); meist dünnwandig, selten auch apikal mit schwach verdünnter Zellwand (bis ca. 0,5 µm).

**Caulobasidien:** 30-35 x 8,5-10,5 µm, 4sporig, keulig, dünnwandig, meist mit kleinen Öltröpfchen gefüllt.

**Rhizomorphen** (Abb. 82-84): Hochdifferenziert, Typ F nach AGERER (1987-98), AGERER (1995), zentrale gefäßartige Hyphen häufig mit aufgelösten Septen, aber auch dazwischen mit besonders dickwandigen Septen (Abb. 83b); gefäßartige Hyphen jung mit Schnallen, diese jedoch im Verlauf der Ausdifferenzierung völlig reduziert werdend; gefäßartige Hyphen 12-16 µm im Durchmesser, umgeben von schmalen, nicht zu gefäßartigen Hyphen differenzierten Hyphen, diese 3-5 µm dick; Verzweigungen erfolgen an Knoten (Abb. 82a, b); Abschlußgeflecht aus schmalen, 3-5 µm breite Hyphen gebildet; einzelne Zellen der Oberflächenhyphen aber auch leicht aufgebläht und bis 16 µm breit werdend, bisweilen aber auch Zellen nur partiell - meist direkt an den Septen - deutlich angeschwollen und äußere Wand verdickt (bis 2 µm dick); diese angeschwollenen Zellen (Abb. 83a, 84c, d) sehr zahlreich und meist nestartig gehäuft auf der Oberfläche älterer, dicker Rhizomorphen; Zellwände undifferenzierter Hyphen der Oberfläche meist dicht, aber fein punktiert (Abb. 82c, 84d); alte Rhizomorphen neben den aufgeblähten Randhyphen mit häufig auftretenden Mycelcystiden (Abb. 82c, 84a, b).

**Mycelcystiden** (Abb. 74): 20-47 x (3,5)5-13 µm; an Oberfläche von Rhizomorphen und Hyphenmatten auftretend, z. T. Nester bildend, aber auch vereinzelt im Basismycel und von Rhizomorphen abziehenden Hyphen auftretend; in Form variabel, doch meist auffällig abgesetzt kopfig, seltener abgerundet keulig oder auch ziemlich undifferenziert; Zellwand vor allem im oberen Bereich deutlich verdickt, z. T. Kappen bildend, apikale Ausstülpungen aus massiver Zellwand jedoch fehlend; Wandstärke zur Basis hin ausdünnend; Cystideninhalt farblos.

**Sklerotien:** Keine gefunden.

**Kulturmerkmale:** Auf Hefe-Malz-Agar sehr langsam wachsend, ca. 1 cm pro Monat, jedoch auf diesen Medien bald Wachstum einstellend (Kulturen bis 2 cm wurden erreicht); Luftmycel sehr kompakt, keine Exsudatropfen ausscheidend; in dichter, geschlossener Mycelfront wachsend, nur wenige mm in die Höhe wachsend; Mycelfront creme-ockerlich; Agar sehr bald deutlich rotbraun verfärbend (am besten von der Rückseite der Agarplatte aus zu sehen), nach mehreren Monaten sehr dunkel rotbraun bis fast schwarz.

**Vorkommen:** September bis Oktober; in Baumschule, auf tiefgründigem, lehmigem, neutralem Boden; unter *Tilia spec.*, *Corylus avellana* L., *Quercus rubra* L., *Quercus robur* L. und *Abies procera* Rehd.

#### Untersuchte Kollektionen:

**Deutschland:** Bayern, Gauting, Unterbrunn, Baumschule der Firma „Die Gartenzwerge“, unter *Tilia*, leg. C. Hahn, 21. 9. 1998, CH 290/98; —, unter *Corylus avellana*, leg. C. Hahn, 21. 9. 1998, CH 292/98; —, unter *Abies procera*, leg. C. Hahn, 21. 9. 1998, CH 293/98;

#### **Abgrenzung zu nahestehenden Arten:**

**Unterschiede zu *P. involutus*:** siehe dort.

**Unterschiede zu *P. rubicundulus*:** siehe dort.

**Unterschiede zu *P. validus*:** siehe dort.

**Unterschiede zu *P. vernalis*:** Von *Paxillus vernalis* konnte nur Herbarmaterial untersucht werden. Aussagen zu makroskopischen Merkmalen beziehen sich daher auf die Beschreibung von WATLING (1969). *P. vernalis* wird im Vergleich zu *P. involutus* als kräftiger und vor allem jung blasser gefärbt angegeben. Ersteres trifft auch auf *P. obscuroporus* zu, jedoch sind die Fruchtkörperausmaße mit bis zu 400 mm Durchmesser weit über den für *P. vernalis*

angegebenen 50-200 mm. Allerdings sind die Fruchtkörper von *P. obscurosporus* bereits jung sehr kräftig und dunkler als vergleichsweise *P. involutus* gefärbt. Ein weiterer Unterschied ist in der Form der Stielbasis zu sehen: Bei *P. obscurosporus* ausspitzend, bei *P. vernalis* nicht verjüngt. Eindeutige Unterschiede fanden sich jedoch in der Anatomie der Hutdeckschicht. *P. vernalis* besitzt eine sehr schmalhyphige oberste Hutdeckschicht (Hyphendicke 2-4,5 µm), während bei *P. obscurosporus* die Hyphen deutlich breiter sind (4,5-8 µm). Allerdings sind hier dünne Hyphen vorherrschend (4,5-6 µm). *P. obscurosporus* steht so gesehen intermediär zwischen *P. involutus* und *P. vernalis* (jedoch näher bei *P. involutus*), was die Dicke der Hutdeckschichthyphen betrifft. Ein weiterer Unterschied ist in den Maßen der Pleuro- und Cheilocystiden zu sehen. Während *P. obscurosporus* von den untersuchten Arten durchschnittlich die längsten Cystiden aufweist (Pleuro- bzw. Cheilocystiden bis 130 µm bzw. bis 85 µm), besitzt *P. vernalis* hingegen die kürzesten (bis 72 µm bzw. 60 µm). *P. obscurosporus* fällt weiterhin durch die besonders gestalteten, gestielt-kopfigen Mycelcystiden auf. Bei *P. vernalis* wurde nur eine Mycelcystide gefunden, da bei den Herbarbelegen kaum Rhizomorphen vorhanden sind. Diese ist gabelig (Abb. 75), wie dies auch bei *P. validus* vorkommt (Abb. 72a, 73) und bei *P. obscurosporus* nur selten der Fall ist (Abb. 74). Molekularbiologische Untersuchungen (PCR/RFLP, Kap. 9): Leider war es nicht möglich, aus den von WATLING (1969) in der Originalbeschreibung aufgeführten Belegen genügend DNA für eine Untersuchung zu isolieren. Daher wurde eine jüngere Aufsammlung von Lohmeyer (in M) hierfür verwendet. Allerdings ist hier die Bestimmung nicht durch Watling überprüft. Hierbei ergab sich bei den verwendeten Methoden kein Unterschied zu *P. obscurosporus*, aber auch nicht zu *P. validus* (siehe Kap. 9). Dennoch wird eine Abtrennung auf Artniveau für gerechtfertigt erachtet, da neben der Anatomie der Hutdeckschicht und den Cystidengrößen auch die Fruchtkörpergröße wie auch die Fruchtkörperfärbung deutlich unterschieden sind.

**Unterschiede zu *P. albidulus*:** Die Unterschiede zu *P. validus* entsprechen den Unterschieden von *P. involutus* zu *P. albidulus* (z. B. Fruchtkörperfärbung, Gelscheiden der Hutdeckschichthyphen etc.), siehe dort.

Unterschiede zu weiteren, von FRIES (1836-38, 1874) beschriebenen Arten der Gattung *Paxillus*: *P. griseo-tomentosus* und *P. chrysophyllus* wurden in der Diskussion zu *P. validus* kurz charakterisiert (siehe dort). Es handelt sich hierbei sicherlich nicht um Vertreter der Gattung *Paxillus* s. str. und die beiden Arten sind daher deutlich von *P. obscurosporus* unterschieden. Auch *Paxillus crassus* wurde bei *P. validus* diskutiert. Die dortigen Aussagen treffen auch für *P. obscurosporus* zu, nur sind die Unterschiede durch dessen noch kräftigeren Habitus und die noch dichter stehenden Lamellen sogar deutlicher ausgeprägt.

***Paxillus vernalis* Watling, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 29: 60 (1969):**

= *Paxillus vernalis* Smith & Singer ined. (siehe SINGER 1962)

**Holotypus:** USA: Michigan, Raber Fossil Beds, Chippewa Co., leg. R. Watling, 27. 8. 1965, Watling A1744/C2151, in E;

Es stand nur Herbarmaterial dieser Art für die Untersuchung zur Verfügung. Um die Beschreibung besser mit den vorstehend beschriebenen Arten vergleichen zu können, wurde für die makroskopischen Merkmale und die Ökologie WATLING (1969) herangezogen. Alle weiteren Merkmale sind durch Eigenanalysen ermittelt.

**Kurzcharakterisierung:** Große, kräftige Fruchtkörper, die vor allem jung sehr blaß gefärbt sind, Stiel meist verhältnismäßig kurz; meist unter Laubbäumen auftretend, bislang nur aus Nordamerika bekannt (Michigan, Canada).

**Hut:** 50-200 mm breit, jung schmutzig lederfärb, bei manchen Exemplaren sogar fast weißlich, im Alter nachdunkelnd zu Tabakbraun („buff brown“) oder dunkel Lederbraun („chamois“), auf Druck dunkler fleckend; jung konvex, bald abgeflacht bis niedergedrückt; Hutrand jung deutlich eingerollt, im Alter jedoch ausgebreitet und Rand eben; Hutoberfläche zunächst filzig, bald angedrückt faserig, später sehr fein filzig; Hutrand sowohl gerippt als auch ungerippt.

**Lamellen:** Herablaufend, jung blaß lederfärb, auf Druck deutlich dunkelbraun fleckend, im Alter dunkler werdend und einen weinrötlichen Reflex erhaltend; Lamellen jung schmal, im Alter jedoch breit werdend, manchmal gegabelt, aber nicht auffällig anastomosierend.

**Stiel:** Kurz, 30-100 x 20-40 mm, zylindrisch, nach oben oder zur Basis hin auch etwas verbreitert; Stieloberfläche blaß, im Alter und auf Druck dunkelbraun werdend, glatt oder fein faserig, vor allem im Alter mit deutlicher, zimtbrauner Faserung.

**Fleisch:** Blaß, lederfärb im Stiel, recht schnell rotbraun verfärbend.

**Sporenpulver:** Weinrot-bräunlich („Verona“ bis „Rood's brown“ erreichend).

**Makrochemische Reaktionen:**

Hutfleisch: Laugen: schmutzig weinrötlich  
FeSO<sub>4</sub>: grün  
Formol: unbekannt  
NH<sub>3</sub>: unbekannt

Huthaut: unbekannt

Lamellen: unbekannt

**Huttrama:** Hutdeckschicht (Abb. 6, 7): Undifferenziertes Trichoderm, am Hutrand am deutlichsten aufwärtsstrebend, zur Hutmitte und im Alter immer mehr liegend, z. T. völlig parallel zur Oberfläche verlaufend und nur Endzellen etwas aufgerichtet; Hyphen 2-4,5(6) µm breit, Zellen meist sehr lang und daher Septen verhältnismäßig selten, (17)50-300 µm lang; Hyphen intrazellulär blaß bräunlich pigmentiert, Pigment sich in KOH lösend; keine Inkrustationen der Zellwände gefunden. – Tiefere Lagen (Abb. 17): Hyphen oberflächenparallel verlaufend, bisweilen mit schwach verdickten Zellwänden, vor allem im Bereich der Septen, sowie die Septen selbst, aber Hyphen meist dünnwandig; Hyphen (4)8-16(30) µm breit, Zellen 60-200 µm lang; Hyphen meist etwas aufgebläht, dadurch an den Septen zumeist eingeschnürt erscheinend; zwischen den breiteren, aufgeblähten Hyphen stellenweise dünnere Hyphen untermischt; Pigmentierung blaßbraun bis blaß gelbbraun bis fast farblos, intrazellulär, homogen verteilt, in KOH sich schnell lösend und Hyphen dann völlig farblos erscheinend

**Lamellentrama** (Abb. 23): Deutlich in Medio- und Lateralstrata differenziert; Lateralstrata lockerer aufgebaut als Mediostratum, gelatinös; divergierend, jedoch auch irregulär verlaufende bzw. z. T. auch gegenläufige Hyphen vorhanden; Hyphen des Lateralstratums 3-8

µm, meist aber 6-8 µm breit; unterhalb des Subhymeniums häufig 2er bis 3er Verzweigungen aufweisend; Mediostratum dichter gepackt, nicht gelatinös, aus (2,5)5-10(12,5) µm breiten, z. T. etwas aufgeblähten Hyphen bestehend; an Septen daher z. T. etwas eingeschnürt erscheinend; Lamellengrund fertil, mit einer zwischen Huttrama und Lamellengrund verlaufenden, dem Mediostratum der Lamellentrama entsprechenden Schicht (deswegen gesamtes Hymenophor leicht von Huttrama mechanisch ablösbar), darüber einseitig Lateralstratum entwickelt, dieses wie in der Lamelle divergierend, jedoch in der Mitte zwischen den Lamellen etwas mehr untermischt; Subhymenium ausgeprägt, aus kurzgliedrigen, sich häufig verzweigenden, 2-4,5 µm breiten Hyphen bestehend, Zellen 3,5-12 µm lang; an Lamellenschneide Subhymenium aus Mediostratum hervorgehend; Lamellenschneide fertil, Cheilocystiden vorhanden, vereinzelt vorkommend, auf gleicher Höhe wie Basidien entspringend oder tiefer wurzelnd;

**Sporen** (Abb. 33, 111, 112): [5, 318] (6,5)7-7,8-9,5(12,5) x (4,5)5-5,5-6,5(7) µm; Q= 1,2-1,4-1,6(1,8); V=(73) 90-126-170(306) µm<sup>3</sup>; ellipsoid, größere Sporen mit schwacher, suprahilarer Depression, dies jedoch selten; Oberfläche im Lichtmikroskop glatt; Apikulus asymmetrisch ventral ansitzend; Sporen schwach bis nicht dextrinoid; Sporen im SEM (Abb. 111, 112) meist wellig-buckelig ornamentiert, nach Vorbehandlung in Aceton (Abb. 112, siehe Kap. 11) meist glatt erscheinend.

**Basidien**: 21-38 x 7,2-10 µm, Sterigmen bis 5,5 µm lang; (2)4sporig, keulig.

**Pleurocystiden** (Abb. 50): 35-55 x 8-12 µm; dünnwandig, meist flaschenförmig mit ausgezogenem Hals, aber auch spindelrig; farblos, meist jedoch im Halsteil bzw. apikalen Bereich dunkel bernsteingelb bis rötlichbraun gefärbt, deutlich von farblosem, unterem Teil abgesetzt.

**Cheilocystiden** (Abb. 39, 40): 35-54 x 10-13,5 µm, dünnwandig, wie Pleurocystiden gebaut, jedoch apikal meist breiter und abgerundeter, spitzer, ausgezogener Hals selten; Inhalt farblos bis blaß braun; bräunlich gefärbte Cystiden mit Melzers Reagens z. T. deutlich rötend (dextrinoid), vor allem im apikalen Bereich.

**Stieltrama**: Stielbekleidung (Abb. 55): Caulohymenium vorhanden, jedoch am Holotypus nicht mehr ausreichend präparierbar; Stielrinde aus parallelen, dünnwandigen, seltener auch etwas dickwandigeren (Wandstärke bis 0,5 µm, Septen bis 1 µm verdickt) Hyphen bestehend, diese 2,5-5(7) µm breit, in tieferen Lagen breiter werdend und in die Stieltrama übergehend; äußere Hyphen der Stielrinde biegen sich auswärts, ein Subhymenium aus kurzelligen, sich wenig verzweigenden, 2-6 µm breiten Hyphen bildend; Zellen der Subhymenialhyphen 5,5-12(20) µm lang; Caulobasidien und Caulocystiden in gleicher Höhe entspringend, Caulobasidien jedoch nur sehr zerstreut zwischen vielen, büscheligen Caulocystiden. — Tiefere Lagen (Abb. 70): Hyphen parallel verlaufend, z. T. leicht aufgebläht, an Septen dadurch etwas eingeschnürt erscheinend; Hyphen (3,5)5-10(20) µm dick, Zellen (25)50-180 µm lang, Zellwände z. T. leicht verdickt; den breiteren Hyphen sind schmalere untermischt.

**Caulocystiden** (Abb. 64): 17-39 x 4-8 µm; dünnwandig, gestreckt keulig bis undifferenziert.

**Caulobasidien**: Nur eine junge Basidie gefunden, diese 14,5 x 5 µm, mit vier sehr jungen Sterigmen.

**Rhizomorphen** (Abb. 85): Es war nur möglich, ein kurzes Stück einer Rhizomorphen, das sich an der Stielbasis des Holotypus befindet, zu präparieren; Rhizomorphen deutlich in zentrale gefäßartige Hyphen und umgebende, schmalere Hyphen differenziert; gefäßartige Hyphen dickwandig (Wandstärke bis 1 µm), z. T. mit verdickten Septen (bis 1,5 µm dick), gefäßartige Hyphen 9-15 µm breit, umgebende Hyphen 3-6 µm breit; Rhizomorphenoberfläche von 2-6(12) µm breiten Hyphen gebildet, diese parallel zur Rhizomorphenrichtung verlaufend, kein gesondert strukturiertes Abschlußgeflecht bildend; zur Außenseite hin aufgeblähte Hyphenzellen mit ausgeprägter Zellwandverdickung (Wand bis 1,5 µm Dicke) vorhanden;

Mycelcystiden vorhanden (eine Mycelcystide wurde an der Oberfläche der Rhizomorphen gefunden); stellenweise Zellwandauflagerungen in Form von kleinen, bis 0,5 µm großen, meist jedoch kleineren Kristallen bzw. Punktierungen an den äußeren Hyphen.

**Mycelcystiden** (Abb. 75): Nur eine Mycelcystide - an Rhizomorphenoberfläche - am Holotypus gefunden: 28 x 5 µm, gegabelt keulig (gegabelter Kopfteil), Zellwand apikal jeweils in beiden Spitzen dicke Kappen bildend.

**Sklerotien:** Nicht bekannt.

**Kulturmerkmale:** Nicht bekannt.

**Vorkommen:** Juni bis Oktober, auf sandigen Böden unter *Abies balsamea* (L.) Mill., *Betula papyrifera* Marsh., *Populus alba* L. und *Populus tremuloides* Michx., bislang nur aus Nordamerika bekannt, könnte jedoch potentiell mit Baumpflanzungen weit verschleppt worden sein.

**Weitere untersuchte Kollektionen:**

**USA:** Michigan, Mackinaw City Hardwood, Emmet Co., leg. A. H. Smith 57353, 15. 7. 1957, Watling 4070, in E; —, Wilderness Park Point, Emmet Co., leg. A. H. Smith 67763, 1. 10. 1963, Watling 4071, in E; —, Wycamp Lake, Emmet Co., leg. R. Watling, 16. 7. 1965, Watling A1787/C2151, in E; unter *Quercus*, leg. R. Homala & R. Watling, 18. 7. 1965, Watling A1772/C2151, in E; —, University Biological Station, Cheboygan Co., leg. N. J. Smith 135A, 31. 7. 1961, in E; —, leg. Peters 1162, ohne Datum, Watling 4062, in E.

**Abgrenzung zu nahestehenden Arten:**

Die Unterschiede zu den oben beschriebenen Arten wurden jeweils dort ausführlich besprochen, siehe dort. Die Unterschiede zu *P. albidulus* entsprechen den Unterschieden von *P. involutus* zu *P. albidulus* (z. B. Fruchtkörperfärbung, Gelscheiden der Hutdeckschichthyphen etc.), siehe dort, nur sind die Hutdeckschichthyphen bei *P. vernalis* mit 2-4,5 µm Dicke noch dünner, als bei *P. albidulus* (2,5-6 µm).

Bislang ist *P. vernalis* nur aus Nordamerika bekannt, jedoch könnten Vorkommen in Europa als *P. involutus* verkannt worden sein. Besonders sollte wohl auf Vorkommen unter *Populus* spp. geachtet werden.

## *Paxillus albidulus* Šutara, Česká Mykol. 45: 129 (1991):

**Holotypus:** Tschechien: Westböhmen, Distrikt Plzen-sever, bei Lipí u Menětina [Západní Cechy, zhruba 1 km jihovýchodně od obce Lipí u Manětina (okr. Plzen-sever), na zemi v jehlicnatém lese s prevahou borovic (*Pinus*) a menším množstvím smrku (*Picea*), poblíž snad byla také bríza - *Betula*], bei *Picea*, *Pinus* und *Betula*, ca. 500 m ü. NN, leg. J. Šutara, 12. 9. 1981, PRM 842855, in PRM;

**Paratypus:** —, —, bei Plasy, Nadelwald, leg. Madera, 25. 9. 1984, PRM 842856 (JS 3450), in PR.;

Es stand nur Herbarmaterial dieser Art für die Untersuchung zur Verfügung. Um die Beschreibung besser mit den nachfolgenden Arten vergleichen zu können, wurden die makroskopischen Merkmale und die Ökologie nach ŠUTARA (1991b) übernommen. Alle weiteren Merkmale wurden anhand des untersuchten Materials ermittelt.

**Kurzcharakterisierung:** An *Paxillus involutus* s. str. erinnernd, jedoch sehr blaß weiß bis creme gefärbt; bisher nur von zwei Aufsammlungen aus Tschechien bekannt.

**Hut:** (20) 30-70 mm im Durchmesser, weiß oder nahezu weiß, auf Druck rostfarben bis braun fleckend; jung zunächst konvex, bald in der Mitte niedergedrückt; Hutrand von Jugend an deutlich eingerollt; Oberfläche jung fein filzig, bald von der Mitte her verkahlend und nur am Hutrand filzig bleibend; Hut zentral bis leicht exzentrisch gestielt.

**Lamellen:** Herablaufend; jung creme bis schmutzig gelblich gefärbt, dann schmutzig ockerlich, im Alter ockerbraun; Lamellen dichtstehend, 3-6 mm breit, in Stielnähe anastomosierend und sich verzweigend.

**Stiel:** 25-40 x (5)10-20 mm (noch nicht ausgewachsen), kräftig, nahezu zylindrisch; Basismycelfilz weiß.

**Fleisch:** Im gesamten Fruchtkörper weiß, nur direkt über dem Hymenophor ca. 1-2 mm weit schwach creme; im Schnitt bräunend; Geruch unauffällig; Geschmack unauffällig, mild, vielleicht ein wenig säuerlich.

**Sporenpulver:** Ockerlich bzw. blaß braun.

### **Makrochemische Reaktionen:**

Unbekannt.

**Huttrama:** Hutdeckschicht (Abb. 8): Undifferenziertes Trichoderm, am Hutrand am stärksten aufwärtsstrebend, zur Hutmitte hin mehr liegend; Hyphen, 2,5-6(8) µm breit, häufig von Gelscheiden eingehüllt, diese bis 4 µm dick; Zellen 60-260 µm lang; Endzellen nicht differenziert; Hyphen farblos, ohne Pigmentation, keine Inkrustationen der Zellwände. — Tiefere Lagen: Es gelang nicht, die Hyphenstruktur der Huttrama der beiden untersuchten Belege (Holo- und Paratypus) zu rekonstruieren. Nur sehr vereinzelt quollen die Hyphen mit Hilfe von KOH wieder auf; hierbei wurden eine Hyphendicke von 5,5-18 µm ermittelt.

**Lamellentrama:** Ein befriedigendes Aufquellen der beiden untersuchten Herbarbelege gelang nicht, jedoch war es möglich, einzelne Teilbereiche (Abb. 51 unten) zu rekonstruieren; Aufbau der Lamellentrama unidirektional, in Mediostratum und Lateralstrata differenziert; Lateralstrata lockerer aufgebaut als Mediostratum, z. T. gelatinös, schwach divergierend, Hyphen 5-8 µm breit; Mediostratum dichter gepackt, aus parallel verlaufenden, 5-9 µm breiten Hyphen aufgebaut, nicht gelatinös; Lamellengrund fertil, mit einer zwischen Huttrama und Lamellengrund verlaufenden, dem Mediostratum der Lamellentrama entsprechenden Schicht (daher gesamtes Hymenophor von Huttrama ablösbar), Lateralstratum am Lamellengrund entsprechend einseitig ausgebildet; Subhymenium ausgeprägt, aus kurzgliedrigen, sich häufig verzweigenden, 3-5 µm breiten Hyphen bestehend, Zellen 5-20 µm lang; an Lamellenschneide Subhymenium direkt aus dem Mediostratum hervorgehend, sonst den Lateralstrata entspringend; Lamellenschneide fertil, mit vereinzelt bis häufigen Cheilocystiden, diese meist tiefer als Basidien wurzelnd; Pleurocystiden häufig, auch im Lamellengrund auftretend, meist tiefer als Basidien entspringend, seltener auch auf gleicher Höhe wurzelnd.

**Sporen** (Abb. 113): [1, 60] (7)7,5-8,9-10,5(11,5) x (4,5)5-5,6-6(6,5)  $\mu\text{m}$ ;  $Q=1,4-1,6-1,8(2,2)$ ;  $V=(78)95-146-185(202) \mu\text{m}^3$ ; Sporen ellipsoid, bei großen Sporen auch mit leichter suprahilarer Depression; Oberfläche im Lichtmikroskop glatt; Apikulus asymmetrisch ventral ansitzend; Sporen inamyloid, sehr schwach bis nicht dextrinoid; Sporen im SEM (Abb. 113) glatt bis fein wellig-buckelig ornamentiert (Abb. 113), bisweilen Ornamentation etwas an *Xerocomus lanatus* erinnernd (Abb. 117b), jedoch nicht so deutlich ausgeprägt.

**Basidien**: 20-40(50) x 5,5-10(12)  $\mu\text{m}$ , (2)4sporig, dünnwandig, keulig.

**Pleurocystiden** (Abb. 51): 42-60 x 7,5-10,5  $\mu\text{m}$ , dünnwandig, schmal flaschenförmig bis spindelrig-lanzettlich, bisweilen auch gebogen; im apikalen Bereich häufig abgesetzt bernsteingelb (Pigment hier homogen verteilt), aber auch farblos oder durchgehend blaß gelblich-bräunlich.

**Cheilocystiden** (Abb. 41): 40-55 x 10-12  $\mu\text{m}$ , dünnwandig, wie Pleurocystiden geformt, basal häufig gebogen, im apikalen Bereich häufig abgesetzt bernsteingelb (Pigment hier homogen verteilt), Cystiden aber auch farblos oder durchgehend blasser gelblich.

**Stieltrama**: Stielbekleidung (Abb. 57): Caulohymenium deutlich ausgeprägt, aber nicht durch ein Mediostratum von Stieltrama abgegrenzt; Stielrinde aus parallelen, dünnwandigen Hyphen aufgebaut, diese 3,5-5  $\mu\text{m}$  breit, in tieferen Lagen breiter werdend; äußere Hyphen der Stieltrama sich auswärts bieugend, ein teils deutliches, teils wenig ausgeprägtes Subhymenium bildend; dieses aus kurzgliedrigen, sich bisweilen verzweigenden, 3-5,5  $\mu\text{m}$  dicken Hyphen bestehend; von diesen Caulobasidien und Caulocystiden auf gleicher Höhe entspringend; Zellen der Subhymenialhyphen 10-20(30)  $\mu\text{m}$  lang; zur Stielbasis hin Caulohymenium sich auflockernd, untermischt mit dünnen Hyphen, dann in Basalmycelfilz übergehend. – Tiefere Lagen: Es gelang nicht, die Hyphenstruktur der tieferen Lagen der Stieltrama der beiden untersuchten Belege (Holo- und Paratypus) befriedigend zu rekonstruieren; nur sehr vereinzelt quollen die Hyphen nach Behandlung mit KOH wieder auf; hierbei wurden Hyphendicken von 5-20  $\mu\text{m}$  ermittelt.

**Caulocystiden** (Abb. 65): (16)24-45(70) x 5-12(14)  $\mu\text{m}$ , dünnwandig, flaschen- bis keulig.

**Caulobasidien**: 20-25 x 7-9  $\mu\text{m}$ , meist 4sporig, dünnwandig, keulig, nur vereinzelt auftretend.

**Rhizomorphen**: Es sind keine Rhizomorphen an den untersuchten Belegen vorhanden.

**Mycelcystiden**: Nicht bekannt.

**Sklerotien**: Nicht bekannt.

**Thrombopleren**: Vereinzelt in allen Bereichen des Fruchtkörpers auftretend (außer in den äußersten Abschlußflechten), hierbei vor allem in der Stieltrama und im Mediostratum der Lamellentrama; in den Lateralstrata nur sehr vereinzelt;

**Schnallen**: An allen Septen vorhanden; meist geschlossene Schnallen, aber auch Schnallen mit kleinem Loch vorkommend.

**Kulturmerkmale**:

Nicht bekannt

**Vorkommen**: Im Nadelwald, bei *Picea*, *Pinus*, eventuell auch bei *Betula*. Bisher nur von zwei Fundorten in Westböhmen, Tschechien, bekannt.

**Untersuchte Kollektionen**:

Holotypus, Paratypus.



## Abgrenzung zu nahestehenden Taxa:

Die Unterschiede zu den oben beschriebenen Arten wurden jeweils dort ausführlich diskutiert, siehe dort. Aufgrund der nur bei *P. albidulus* festgestellten auffälligen Gelscheiden der Hutdeckschichthyphen wird nicht von einer albinotischen Form einer anderen Art des *P.-involutus*-Formenkreises ausgegangen. Die beiden untersuchten Belege (Holo- und Paratypus) schienen noch sehr jung zu sein. Auch *P. vernalis* ist vor allem jung sehr blaß (WATLING 1969), wird im Alter jedoch dunkler. Ebenso wäre eine Bräunung für *P. albidulus* im Alter nicht auszuschließen.

	<i>P. rubicundulus</i>	<i>P. involutus</i> s. str.	<i>P. validus</i>	<i>P. obscurusporus</i>	<i>P. vernalis</i>
Hutdurchmesser	30-100 mm	40-150 mm	70-200 mm	70-300 (400) mm	50-200 mm
Hutrand	nur selten gerippt, jung eingerollt, sich bereits früh streckend; mäßig filzig	meist deutlich gerippt, aber auch ungerippt; jung eingerollt, im Alter eingerollt bleibend; filzig	stark gerippt, jung eingerollt, im Alter eingerollt bleibend; auffällig filzig	stark gerippt, jung eingerollt, alt ausgebreitet; auffällig filzig	gerippt oder ungerippt, jung eingerollt, alt ausgebreitet; filzig
Hutthaut	hell gelbbraun, ockerbraun, rotbraun, häufig mit rötlichen Tönen; eingewachsen radialfaserig bis angedrückt schuppig, dann sperberartig gemustert	hell ockerbraun bis hell rotbraun; erst filzig, später auch glatt	ockerbraun, olivbraun bis rotbraun, häufig schuppig aufreißend (im Alter, vor allem am Hutrand)	ockerbraun, olivbraun, tabakbraun bis rostbraun, ausgesprochen dunkel, im Alter angedrückt schuppig	jung sehr blaß, lederfärb, im Alter dunkler und mit weinroten Reflexen; glatt
Lamellen	jung blaß ockerfärb, bald mit goldgelbem Ton, alt kräftig gelbbraun; dicht stehend	blaß ockerfärb, lange sehr faß bleibend, ohne auffällige Gelbtöne; alt rotbraun; mäßig dicht stehend	blaß ockerfärb, jung mit zitronengelbem Ton, im Alter rotbraun; dicht stehend	jung blaß ockerfärb, dann mit goldgelbem Ton, alt dunkel rotbraun; sehr dicht stehend	mit weinrotem Reflex
Stiel	basal verjüngt, meist sehr schwächig	zylindrisch, kräftig	zylindrisch, basal kaum verjüngt; sehr kurz und stämmig, bisweilen fast reduziert	basal verjüngt, sehr stämmig und sehr kurz	zylindrisch, kurz und stämmig, basal nicht verjüngt
Sporenpulverfarbe frisch	rotbraun	rotbraun	rotbraun	weinrot-bräunlich	weinrot-bräunlich
Basismycel	meist auffällig rosa	creme	creme bis rosa	creme	???
Rote Exsudatstropfen	keine	keine	an Stielbasis	an Stielbasis und Basismycel	???
Hyphen der äußeren Hutdeckschicht	Hyphen 5-8,5 µm dick	Hyphen 5-8,5 µm dick	Hyphen 4,5-7 µm dick	Hyphen 4,5-8 µm dick	Hyphen dünn, 2-4,5 µm
Sporen	5,5-8,5 x 4-5 µm	7-11 x 5-6,5 µm	7-11 x 5-7 µm	7-10,5 x 5-6,5 µm	7-9,5 x 5-6,5 µm
Pleurocystiden	47,5-88 x 8-13 µm	33-97 x 7-19 µm	38-89 x 7-13,5 (15) µm	60-95 (130) x 10-14 (21) µm	35-72 x 8-15,5 µm
Cheilocystiden	(27) 54-87 x (4) 9-15 µm	60-90 x 12-21 µm	(33) 48-70 x 8-13,5 µm	52-85 x (7,5) 10-20 µm	35-60 x 10-13,5 µm
Caulocystiden	26-52 x 7,5-13 (15) µm	(17) 21-48 x 5-12 (14) µm	(15) 28-73 x (4) 6-13 µm	16,5-39 x (3,5) 5,5-13 µm	17-39 x 4-8 µm
Kristalle der Rhizomorphen	klein, bis 0,5 µm	klein, bis 0,5 µm	auffällig und groß, bis 2,5 µm	klein, bis 0,5 µm	klein, bis 0,5 µm
Mycelcystiden	sehr variabel in Form	apikale Fortsätze auftretend	apikale Fortsätze auftretend	auffällig gestielt-köpfig, ohne apikale Fortsätze	vorhanden, Variabilität noch nicht bekannt
Aufgeblähte Zellen an der Rhizomorphenoberfläche	sehr häufig und auffällig	nur mäßig häufig	nur mäßig häufig	nur mäßig häufig	unbekannt
Sklerotien	groß, oval, bis 1,5 mm;	sehr klein, kugelig, bis 0,5 mm;	groß, unregelmäßig geformt, bis 2 mm;	unbekannt;	unbekannt;
Kulturmerkmale	kaum wachsend, Kultur creme	gut wachsend, Kultur graubräunlich, ohne Exsudatstropfen	mäßig wachsend, Kultur creme, mit auffälligen roten Exsudatstropfen	kaum wachsend, creme	unbekannt
Ökologie	nur unter <i>Alnus incana</i> und <i>Alnus glutinosa</i> in entsprechenden Biotopen, sowohl auf kalkreichen wie auch sauren Böden	unter verschiedenen Bäumen, nur auf sauren Böden	unter Laubbäumen ( <i>Thuja</i> , <i>Carpinus</i> , <i>Populus</i> ), auf schweren, humösen Gartenböden, in Parks	unter <i>Abies</i> , <i>Thuja</i> , <i>Corylus</i> , <i>Quercus</i> , auf schwerem, humösem, neutralem Boden in einer Baumschule	unter <i>Abies balsamea</i> , <i>Betula papyrifera</i> , <i>Populus</i> spp.; auf sandigen, sauren Böden

## 5. Überlegungen zum Ursprung von *Paxillus obscurusporus* und *P. validus*:

Seltsamerweise sind *Paxillus obscurusporus* und *P. validus* bislang nur aus anthropogenen Parkanlagen und nicht von naturnahen Standorten bekannt. Deswegen könnte es sich um eingeschleppte Sippen handeln (z. B. aus Nordamerika). Es fällt auf, daß am Typusstandort von *P. validus* mit *Populus canadensis* und *Quercus rubra* nordamerikanische Baumarten in räumlicher Nähe vertreten sind, ähnlich wie auch bei dem Standort von *P. obscurusporus* (Baumschule u. a. mit *Quercus rubra* und einer nordamerikanischen *Abies procera*). Weiterhin ähnelt zumindest *P. obscurusporus* in Bezug auf das dunkle Sporenpulver sehr *P. vernalis* aus Nordamerika. Allen drei Arten ist der im Vergleich zu *Paxillus involutus* kräftigere Habitus gemein. Das ausschlaggebende Argument für die Hypothese, daß es sich bei *P. obscurusporus* und *P. validus* um eingeführte Sippen handeln könnte, liefern die molekularbiologischen Untersuchungen (siehe Kap. 9). Die Schnittmuster (PCR/RFLP) von diesen beiden Arten, sowie einer ebenfalls als *Paxillus validus* bezeichneten Aufsammlung aus Freising unter *Carpinus betulus* (CH 137/98 in M, Parkstandort, „Waldfriedhof“, keine Sklerotien gefunden), wie auch einer neueren Aufsammlung von *Paxillus vernalis* aus Kanada (Herb. Lohmyer s. n. in M) ergaben bei allen verwendeten Restriktionsenzymen das gleiche Schnittmuster, während sie sich von *P. involutus* s. str. (mehrere Parallelproben von unterschiedlichen Habitaten) und auch von *P. rubicundulus* eindeutig unterscheiden ließen, wobei sich *P. rubicundulus* von *P. involutus* ebenfalls trennen ließ. Diese Identität bezüglich der verwendeten Restriktionsenzyme könnte auch den Schluß nahelegen, daß es sich hierbei nur um ein einziges Taxon handelt (eventuell Varietäten), welches eben durch besonders auffällige, große Fruchtkörper ausgezeichnet ist. Es sprechen aber einige anatomisch-morphologische Ergebnisse für eine Auftrennung auf Artniveau (siehe jeweils bei den Diskussionen zur Artabgrenzung, Kap. 4.).

## 6. Diskussion zu einzelnen Merkmalen:

**6.1. Hutfarben:** Allen Arten des *Paxillus-involutus*-Formenkreises (außer *P. albidulus*) ist die Hutfärbung in verschiedenen Brauntönen gemein. Nur *Paxillus albidulus* fällt mit seinen hellen Farben aus dem Rahmen. Es konnte jedoch auch in ihm mit Hilfe von HPLC das Pigment Involutin festgestellt werden (siehe Kap. 10), obwohl nur feine Splitter des Typusmaterials verwendet wurden.

Allen bislang genannten Arten fehlen gewöhnlich rötliche Pigmente im Hut. Bei *P. rubicundulus* hingegen weist ORTON (1969) in der Originalbeschreibung ausdrücklich auf die häufig auftretenden roten Farbtöne im Hut hin. Diese können zwar auch völlig fehlen, sind aber, zumindest bei robusten, schuppigen Fruchtkörpern recht häufig zu beobachten. Auch bei der Typuskollektion von *P. validus* wurde an einem alten Fruchtkörpern eine recht kräftige rote Farbbeimischung beobachtet, die jedoch bei den anderen Fruchtkörpern der Kollektion fehlte. Bei diesem Fruchtkörper Kollektion konnte freilich auch ein rotes Pigment nachgewiesen werden, das allerdings mit hoher Wahrscheinlichkeit ein Abbauprodukt des Involutins darstellt (siehe Kapitel 10). Dies würde die rötliche Tönung alternder Fruchtkörper erklären. Es kann aber nicht ausgeschlossen werden, daß das gefundene Pigment ein Artefakt ist (siehe Kap. 10) und die Farbgebung durch andere Pigmente erfolgt. SCHMIDT (1990) konnte Variegatsäure bzw. das rote Pigment Variegatorubin (dessen Oxidationsprodukt) nachweisen. In Italien wurden unter *Castanea sativa* mehrere Aufsammlungen besonders auffällig orange-rötlich-braun pigmentierter Fruchtkörper des *P.-involutus*-Formenkreises gefunden. Der Versuch, in diesen rötlichen Fruchtkörpern Variegatorubin nachzuweisen, mißlang jedoch, wie im übrigen auch bei *P. rubicundulus* und *P. validus* (siehe Kap. 10).

Bis die Ursachen für die unterschiedlich ausgeprägten Fruchtkörperfarben (vor allem die roten Töne), nicht aufgeklärt sind, können diese nur unter Vorbehalt für taxonomische Zwecke eingesetzt werden. Eine Korrelation zu den einzelnen Taxa scheint aber trotzdem gegeben zu sein.

**6.2. Fruchtkörpergröße und Habitus:** Fruchtkörpergrößen unterliegen in der Natur gewöhnlich großen Schwankungen, da hier äußere Faktoren einen nicht unerheblichen Einfluß ausüben können (z. B. einsetzende Trockenheit während des „Wachstumsprozesses“). Auch könnte der Nährstoffgehalt des Bodens eine Rolle spielen (HAHN ined.). So fällt auf, daß Fruchtkörper von *Paxillus rubicundulus*, die auf flachgründigen, kalkhaltigen Böden (zumeist flußbegleitende Kalkschotter) besonders zierlich und klein sind. Es wurden in den Jahren 1997 und 1998 am Oberlauf der Isar Massenfruktifikationen von *Paxillus rubicundulus* beobachtet. Der Hutdurchmesser betrug meist nur um 4 cm, Hutschuppen traten meist nicht auf. An ihre Stelle trat eine auffällige radial eingewachsene Faserung. Auch Aufsammlungen südlich von München an der Isar auf ähnlichen Böden waren meist sehr zierlich. Ähnliches wurde auch bei Kollektionen aus Polen (Gorce-Gebirge) unter *Alnus incana* festgestellt, auch wenn hier der Boden eher sauer war. Tiefgründigere, morastigere (meist saure) Böden unter *Alnus glutinosa* ermöglichen hingegen die Bildung zumeist robusterer, kräftigerer und größerer Fruchtkörper. Die Hüte reißen hier häufig schuppig auf und sind dann charakteristisch sperberartig gemustert. Es wurden jedoch hinreichend Übergänge gefunden (z. B. kräftige schuppige Hüte unter *Alnus incana* auf Kalk). Die größten Fruchtkörper, die überhaupt bei *P. rubicundulus* beobachtet wurden, hatten bis 20 cm Durchmesser (!). Sie wuchsen unter *Alnus incana* in einem Hochmoor im Kalkschotter eines angelegten Kiesweges. In der Erscheinungsform waren die Stiele dennoch sehr zierlich im Vergleich zum Hut.

Fruchtkörper von *Paxillus involutus* s. str. waren in eutrophierten Waldbereichen mit *Urtica dioica* L. nicht größer, als Aufsammlungen von nährstoffarmen Standorten. Auch die Wasserverfügbarkeit des Bodens spielt wohl keine Rolle, da sich Fruchtkörper von Sandböden, von lehmigen und sauren Waldböden mit Rohhumusaufgabe oder von dauerfeuchten bzw. nassen Moorböden nicht unterscheiden ließen. Gleiches gilt für den Einfluß des Mykorrhizapartners (HAHN 1997).

*Paxillus-validus*-Fruchtkörper von anthropogenen Park- und Gartenstandorten auf tiefgründigen, nährstoffreichen Lehmböden sind dagegen deutlich größer und auch habituell durch gedrungeneren, z. T. auch büscheligen Wuchs gekennzeichnet. Der zunächst bestehende Verdacht, dies sei nur auf optimale Bodenbedingungen, die in der Natur selten zu finden sind, zurückzuführen, wird durch die Korrelation mit weiteren Merkmalen (büscheliges Wachstum, extrem gedrungener und kräftiger Habitus, andere Fruchtkörperfarben, abweichende Sklerotien etc.) entkräftet. Eine gewisse Förderung der Fruchtkörpergröße aufgrund des Standortes ist zwar denkbar, aber dennoch dürfte eine genetische Fixierung vorliegen.

**6.3. Lamellen:** Stark herablaufende Lamellen, die zum Stielansatz immer schmaler werden und schließlich zu einer zunächst aderigen, dann ebenen Fläche verschmelzen, sind typisch für alle untersuchten Arten von *Paxillus* s. str. Das flächige Hymenium ist farblich deutlich von der Stieloberfläche abgesetzt. Das Hymenium überzieht sowohl die Lamellen als auch die Fläche des Hutfleisches zwischen den Lamellen, den Lamellengrund. Das gesamte Hymenophor läßt sich einfach vom Hut- bzw. Stielfleisch ablösen, da es durch ein verlängertes Mediostratum, wie es LOHWAG & PERINGER (1937) bezeichneten, von der Huttrama abgegrenzt ist. Der Begriff „Mediostratum“ sollte in diesem Zusammenhang vielleicht eher durch „eine dem Mediostratum entsprechenden Schicht“ ersetzt werden, da hier ja nur einseitig ein Hymenium ausgebildet wird.

Alle Arten des *Paxillus-involutus*-Formenkreises zeigen besonders im jugendlichen Zustand Anastomosenbildung der Lamellen, die bisweilen meist in Stielnähe bis zur Porenbildung gesteigert ist. Die Lamellen verfärben sich auf Druck rasch nach Rostbraun bis dunkel Braun.

**6.4. Makrochemische Reaktionen (KOH 15%, FeSO<sub>4</sub>, Formol, NH<sub>3</sub>):** Die Auswahl der Reagentien erfolgte aufgrund der Erfahrungen mit anderen Vertretern der Boletales: Formol und FeSO<sub>4</sub> sind Standardreagentien bei der Gattung *Leccinum* S.F. Gray (z. B. LANNON & ESTADÈS 1995); Reaktionen mit NH<sub>3</sub> werden bei *Xerocomus* Quél. bisweilen zur Sektion- und Artabgrenzung verwendet (ENGEL et al. 1996, SINGER 1945). Des weiteren beschreibt SINGER (1986) für *Paxillus* KOH und NH<sub>4</sub>OH neben eisenhaltigen Reagentien als häufig starke Farbreaktionen erzeugend.

Greifbare Unterschiede zwischen den untersuchten Arten konnten jedoch anhand der verwendeten Reagentien nicht ermittelt werden. Formol reagierte meist gar nicht, allenfalls eine schwache gelbliche Veränderung im Fleisch konnte manchmal vermerkt werden. KOH erzeugte bei allen Arten weinrote bis rotbraune Flecken, während FeSO<sub>4</sub> grünliche bis graugrüne (Hutfleisch und Huthaut) bis dunkel schwarzgrüne (Lamellen) Reaktionen auslöste. NH<sub>3</sub>-Dampf erzeugte auf dem Hut eine sofortigen grau-violetten bis schwarz-violetten Farbumschlag. Das Fleisch reagiert mit NH<sub>3</sub> jedoch nur in Form einer Intensivierung des Gelbtones.

**6.5. Huttrama:** Die Hutdeckschicht von *Paxillus* s. str. (*P. involutus* s. l.) zeichnet sich durch ein locker verflochtenes und wenig differenziertes Trichoderm aus, das im Alter immer mehr zum Liegen kommt und dann in ein Tomentum übergeht (Bezeichnungen nach Cléménçon 1997a). Abgesehen von Gelscheiden bei *Paxillus albidulus* (Abb. 8) wurden keine besonderen Differenzierungen der Zellwände, wie auffällige Verdickungen, Inkrustationen oder Kristalle gefunden. Auch sind keine Pileocystiden oder besonders differenzierte Endzellen vorhanden. Meist sind die Hyphenspitzen undifferenziert, abgerundet oder zur Spitze hin verschmälert. Unterschiede im prinzipiellen Aufbau der Hutdeckschicht sind innerhalb der Arten von *Paxillus* s. str. nicht vorhanden. Generell ist das Trichoderm am Hutrand am deutlichsten ausgeprägt, zur Hutmitte hin gibt es Übergänge zum Tomentum.

**6.6. Lamellentrama:** Der Aufbau der Lamellentrama von *Paxillus* s. str. ist sehr einheitlich. Die Trama ist unidirektional und bilateralsymmetrisch; ein Medistratum aus dicht gepackten Hyphen ist von lockerer aufgebauten Lateralstrata abgegrenzt. Die Hyphen der Lateralstrata divergieren meist deutlich, können aber im Verlauf des Alterungsprozesses auch mehr untermischt sein. Manchmal sind die Lateralstrata in eine gelatinöse Matrix eingebettet, wodurch sich ihre Hyphen in der Lage leicht verschieben lassen.

**6.7. Sporen:** In der äußeren Form und auch der Größe der Sporen ähneln sich die Arten des *Paxillus-involutus*-Formenkreises sehr. Allgemein sind die Sporen ellipsoid, bei besonders großen Sporen kann auch eine deutliche, suprahilare Depression ausgebildet sein. *Paxillus rubicundulus*, der etwas kleinere Sporen als *Paxillus involutus* besitzt, zeigt dieses Merkmal dagegen seltener.

**6.8. Basidien:** Die Basidien von *Paxillus* s. str. sind sehr einheitlich, keulig, zumeist 4sporig; auch 1, 2 bis 3sporige Basidien können vereinzelt auftreten (z. B. Abb. 37); junge Basidien sind häufig von vielen Öltröpfchen angefüllt.

**6.9. Pleuro- und Cheilocystiden:** Die äußere Form der Pleuro- und Cheilocystiden innerhalb des *Paxillus-involutus*-Formenkreises ist nur wenig variabel. Es handelt sich um flaschenförmige, dünnwandige Cystiden, die gewöhnlich in einen breiteren Bauchteil und einen mehr oder weniger ausgezogenen Halsteil differenziert sind; Variationen treten hierbei in der Ausprägung dieser Differenzierungen und in den Maßen auf. Die Cystiden können hyalin sein, meist aber sind sie im apikalen Bereich oder gänzlich homogen bernsteinfarben bis dunkel braun pigmentiert.

**6.10. Stieltrama:** Der prinzipielle Aufbau der Stieltrama ist im wesentlichen identisch. Die Hyphen laufen recht streng parallel zur Stieloberfläche, wobei sie zur Peripherie hin immer dünner werden. In der äußersten Schicht biegen sich vereinzelt Hyphen nach außen, bilden ein kurzes, aber deutliches, kurzelliges Subhymenium, um in Caulocystiden oder auch Caulobasidien zu enden. Es fällt auf, daß die Hyphen des Caulo-Subhymeniums sich viel weniger verzweigen als dies in der Lamelle der Fall ist. Auch inserieren alle Caulocystiden auf gleicher Höhe wie die Basidien (die meist nur vereinzelt eingestreut vorkommen), während in der Lamelle die Cystiden häufig tiefer als die Basidien wurzeln. Eine Ausbildung einer dem Mediostratum entsprechenden Schicht, wie dies am Lamellengrund der Fall ist, fehlt völlig. Zudem ist das Caulohymenium im Alter meist nur lückenhaft ausgebildet, was vermutlich durch die Streckung des Stieles zu erklären ist. Im Bereich der Stielbasis kann auswachsendes Basismycel zwischen den Caulocystiden vorkommen, z. T. sind auch noch Caulocystiden-ähnliche Bildungen im sehr fruchtkörpernahen Basismycel zu finden. Diese unterscheiden sich von den weiter unten diskutierten Mycelcystiden durch ihre blaß braune Pigmentierung und die fehlende apikale Kappenbildung.

Die Merkmale des Caulohymeniums sind teilweise schwierig zu erfassen. Das gesamte Caulohymenium ist äußerst empfindlich gegen Berührung.

Im Gegensatz zu den Agaricales ist das Caulohymenium bei den meisten stipitat-pileaten Vertretern der Boletales vorhanden, siehe z. B. ŠUTARA (1987a: 82). Ausnahmen sind z. B. *Tapinella* (siehe auch ŠUTARA 1992), *Hygrophoropsis* (HAHN ined.), *Gyroporus* QuéL. (ŠUTARA 1987a) oder *Boletinus* Kalchbr. (ŠUTARA 1987b). Hingegen zeigt *Gyrodon lividus* im Gegensatz zu den Angaben bei ŠUTARA (1987a) durchaus fertile Bereiche mit Hymenium am Stiel (HAHN ined., so auch BREITENBACH & KRÄNZLIN 1991), die aber ebenso empfindlich wie bei *Paxillus* s. str. sind. Dieses offenbar für viele Boletales typische Caulohymenium läßt innerhalb der Boletales deutliche Unterschiede im Aufbau erkennen (siehe z. B. ŠUTARA 1987b, 1989, 1991a, 1991b). Ein weiter gefaßtes Screening des Caulohymenium-Aufbaus bei anderen Taxa der Boletales könnte auch für systematische Diskussionen zunehmend wichtiger werden.

**6.11. Caulocystiden:** Die Caulocystiden sind innerhalb des *Paxillus-involutus*-Formenkreises in ihrer Form sehr variabel. Sie sind durchwegs dünnwandig und meist homogen blaß bräunlich intrazellulär pigmentiert. Es kommen sowohl gedrungene, elliptische bis eiförmige, als auch keulige oder flaschenförmige Caulocystiden vor.

**6.12. Caulobasidien:** Die Caulobasidien treten nur sehr vereinzelt bei *Paxillus* s. str. auf. Eine quantitative Erfassung, um Aussagen über Größe und Form zu gewinnen, ist daher mit viel Aufwand verbunden. Wie sich ergab, sind die Caulobasidien meist kürzer und gedrungener und robuster als die Basidien der Lamellen. Zumeist werden vier Stergimen ausgebildet. Fertile Basidien mit Sporen wurden jedoch nur selten beobachtet. Junge Basidien lassen sich von Caulocystiden meist durch ihren an Öltröpfchen reichen Inhalt unterscheiden. Greifbare Unterschiede zwischen den einzelnen Taxa innerhalb *Paxillus* s. str. wurden aber nicht festgestellt.

**6.13. Rhizomorphen:** Die Rhizomorphen des *Paxillus-involutus* Formenkreises sind ausnahmslos hoch differenziert (Typ F nach AGERER 1987-98, 1995). Unterschiede im prinzipiellen Aufbau oder der Ontogenie konnten keine gefunden werden (für eingehende Betrachtungen zur Ontogenie sei auf AGERER 1988 und RAIDL 1997 verwiesen). Für die Systematik innerhalb der Boletales lassen sich hier aber viele wichtige Merkmale finden. Besonders ist die bei Boletales weit verbreitete Fähigkeit zur Knotenbildung (siehe auch AGERER 1988, 1991a, RAIDL 1997) zu nennen.

Für die Artabgrenzung sind Rhizomorphen an sich bzw. ihre prinzipielle Organisation zu konservativ. Mögliche Merkmale für Artabgrenzungen könnten sich aber dennoch in weniger konservativen Teilbereichen finden, wie z. B. Dimensionen der Hyphen, Zellwandauflagerungen, Differenzierung an der Oberfläche in Form von Cystiden etc. Die vorgenommenen Untersuchungen ergaben, daß die Arten des *Paxillus-involutus*-Formenkreises auch in diesen Punkten sehr ähnliche Rhizomorphen ausbilden. Die Dimension der Hyphenmaße entsprechen einander.

Anhand der Zellwandauflagerungen lassen sich aber Taxa unterscheiden. Diese finden sich vorzugsweise an peripheren und abziehenden Hyphen. Tiefer gelegene Hyphen haben meist glatte Zellwände. Meist herrschen feine Punktierungen der Hyphenwänden vor (bei *P. involutus* s. str., *P. obscurusporus*, *P. vernalis*), wie sie auch bereits mehrfach abgebildet wurden (z. B. AGERER 1988, GRONBACH 1988, MLECZKO 1997a, PILLUKAT 1991, RAIDL 1997). *Paxillus validus* wiederum ist durch deutlich größere, bis 2,5 µm erreichende Auflagerungen in Form von amorphen Kristallen gekennzeichnet. Diese Auflagerungen sind vor allem bei abziehenden Hyphen äußerst dicht.

Des weiteren konnten teilweise Unterschiede in der Form der Mycelcystiden wie auch in der Häufigkeit von aufgeblähten Zellen an der Rhizomorphenoberfläche festgestellt werden (siehe Kap. 4).

**6.14. Aufgeblähte Zellen an der Rhizomorphenperipherie:** Die Bildung aufgeblähter Zellen an der Rhizomorphenoberfläche ist von einer ganzen Reihe von Boletales z. B.: *Boletinus* (RAIDL 1997), *Boletus* Fr. (GRONBACH 1988) *Leccinum* (MÜLLER & AGERER 1990), *Suillus* Gray (RAIDL 1997, TREU 1990), *Xerocomus* (PALFNER & AGERER 1995) wie auch bei den nahestehenden Sclerodermatales wie *Pisolithus* Alb. & Schwein. (WEISS 1992, RAIDL 1997) oder *Scleroderma* Pers. (WALLER et al. 1993) bekannt. Bei basal zu stellenden Taxa, wie z. B. *Tapinella* oder *Pseudomerulius* Jülich fehlen diese Bildungen aber, während *Gyrodon lividus* - wohl sehr nah mit *Paxillus* s. str. verwandt - ebenfalls Nester dieser aufgeblähten Zellen an der Rhizomorphenoberfläche zeigt (HAHN ined.). Es handelt sich somit um ein bei Boletales weit verbreitetes Phänomen, das sich wohl in erster Linie für die Einteilung höherer Taxa verwenden läßt.

**6.15. Mycelcystiden:** Bislang wurden Mycelcystiden bei *Paxillus* s. str. meist nicht als taxonomisch bedeutsames Merkmal betrachtet. In vielen Beschreibungen wurden sie auch gar nicht berücksichtigt. So bildet z. B. PILLUKAT (1991: 113, Abb. 25a) ein Cystidenbüschel einer Rhizomorphe von *Paxillus involutus* ab, ohne dieses weiter zu diskutieren. GRONBACH (1988) erwähnt das Auftreten von Cystiden auf dem Mykorrhizamantel von *Paxillus involutus*. Erst MLECZKO (1997a, 1997b) diskutiert eingehender die Anwesenheit und Form von Cystiden an Rhizomorphenoberflächen.

Die Cystiden finden sich meist an der Oberfläche älterer Rhizomorphen und an Hyphenmatten, die sich um Verzweigungspunkte sehr dicker Rhizomorphen bilden.

Zumeist treten keulige Cystiden auf. Sie können aber auch weitgehend undifferenziert sein und ähneln dann gewöhnlichen Hyphenenden. Auffällig ist die regelmäßig auftretende oft

kappenförmige Verdickung der apikalen Zellwand. Auch apikale Papillen und Auswüchse aus z. T. massiver Zellwand<sup>1</sup> können auftreten.

Der Wert dieses neuen Merkmals, der Mycelcystiden, muß weiter kritisch überprüft werden, wobei schon jetzt eine taxonomische Relevanz auf Artniveau deutlich ist.

**6.16. Sklerotien:** In erster Linie bietet die Größe und Form der Sklerotien ein wertvolles Merkmal für die Artdefinition innerhalb der Gattung *Paxillus* s. str. Nach CLÉMENÇON (1997a: 280) hängt die Größe der von *P. involutus* in Kultur gebildeten Sklerotien von der Temperatur ab. Unter 10° C Außentemperatur sollen sich nur sehr kleine Sklerotien bilden, während bei höheren Temperaturen große Sklerotien entstehen. Die in Kultur gezogenen *P. involutus*-Sklerotien werden mit 0,5-2 mm als für diese Art recht groß angegeben. Natürlich gewachsene Sklerotien von *P. involutus* s. str. erwiesen sich unabhängig von äußeren Faktoren als immer sehr klein (0,1-0,5 mm) und kugelförmig bis sehr breit ellipsoid. Die Sklerotien von *P. validus* waren hingegen durchwegs groß und nicht kugelförmig.

MLECZKO (1997a) erwähnt gleichfalls bei *Paxillus involutus* s. str. häufig auftretende Sklerotien mit Größen von 0,16-0,34 x 0,2-0,4 mm. Dies stimmt mit unseren Beobachtungen überein. INGLEBY et al. (1990) erwähnt kugelige Sklerotien von unter 0,8 mm Durchmesser. Auf den Abbildung der Mykorrhizen von *Paxillus involutus* (Fotos) sind zudem typische, sehr kleine, kugelförmige Sklerotien an sehr feinen Rhizomorphen zu sehen (INGLEBY et al. 1990: 83). Auch LAIHO (1970) fand häufig *P. involutus*-Sklerotien in der Nähe von Mykorrhizen (an Rhizomorphen). Auch diese Sklerotien waren ausnahmslos kugelförmig und klein. Als Größe gibt LAIHO (1970: 31) 100-800 µm mit einem Durchschnitt von 340 µm an. Somit konnte LAIHO (l. c.) auch größere Sklerotien nachweisen, als im Verlauf der vorliegenden Studie. Die durchschnittliche Größe und die äußere Form stimmt hingegen sehr gut mit den hier erhobenen Daten überein. LAIHO (l. c.) erwähnt auch keinen Größenunterschied zu den von ihm in Kultur erzeugten Sklerotien auf Agar. Der Schluß liegt somit nahe, daß die von CLÉMENÇON (1997a) beschriebenen Sklerotien nicht von *Paxillus involutus* s. str. stammen.

Sklerotien erscheinen bevorzugt im Spätherbst, können aber auch in anderen Jahreszeiten gefunden werden.

---

<sup>1</sup>Der Nachweis, daß es sich hierbei wirklich um reines Zellwandmaterial handelt, wurde nicht endgültig erbracht. Es besteht auch die Möglichkeit der Bildung aus Deuteroplasma im Sinne von CLÉMENÇON (1997a). Lichtoptisch konnte jedoch kein Unterschied zu einer Zellwand gefunden werden. Mit Hilfe verschiedener Reagenzien wurde der Versuch unternommen, die apikalen Kappen bzw. Ausstülpungen anzufärben (z. B. Baumwollblau, Chlorzinkjod, Kongorot, Melzers Reagens, Ruthemiumrot, Schwefelsäure konz., Sudan V, Sulfovanillin, Toluidinblau), es ergaben sich aber keinerlei Unterschiede zu eindeutig als solchem erkennbaren Zellwänden. Meist bleibt eine Anfärbung völlig erfolglos. Auch konnte keine Plasmolyse mit Hilfe konzentrierter Säuren oder Laugen ausgelöst werden, die die Kappen innerhalb der Zelle von der Wand (wenn es sich denn wirklich um Plasma handelt) ablöst. Eine endgültige Klärung würde wohl erst eine Transmissionselektronenmikroskopische Untersuchung der apikalen Wand der Mycelcystiden liefern.

## 7. Ökologie von *Paxillus involutus* s. l.:

### 7.1. Mit *Paxillus involutus* s. l. vergesellschaftete Ektomykorrhizapartner:

Da es zumeist nicht möglich ist, ökologische Angaben aus der Literatur zu *Paxillus involutus* s. l. exakt den vier Arten *Paxillus involutus* s. str., *P. obscurusporus*, *P. validus* und *P. vernalis* zuzuordnen, wird eine Liste bislang bekannter Mykorrhizapartner des gesamten Formenkreises der oben genannten Arten angegeben. Die Angaben von *Betula papyrifera* und *Populus tremuloides* (jeweils WATLING 1969) beziehen sich auf *Paxillus vernalis*. Die Angabe von *Abies procera* und *Quercus rubra* bezieht sich auf *Paxillus obscurusporus*.

Mit \* gekennzeichnete Bäume sind nach LAIHO (1970) nur aus künstlichen Beimpfungen von Baumkeimlingen bekannt.

Alle Baumarten, die im Rahmen der vorliegenden Studie als Partner des *Paxillus-involutus*-Formenkreises nachgewiesen wurden, sind durch Fettdruck hervorgehoben.

#### ***Abies procera* Rehd,**

*Abies balsamea* (L.) Mill.

WATLING (1969)

*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.<sup>2</sup>

LAIHO (1970), INGLEBY et al. (1990)

*Alnus incana* (L.) Moench\*

LAIHO (1970)

*Alnus rubra* Bong.

LAIHO (l. c.)

*Alnus viridis* (Chaix) DC.

LAIHO (l. c.)

*Betula glandulosa* Michx.

LAIHO (l. c.)

*Betula nana* L.

LAIHO (l. c.)

*Betula papyrifera* Marsh.

WATLING (1969)

***Betula pendula* Roth**

LAIHO (l. c.), BREITENBACH & KRÄNZLIN (1991), LINZENKIRCHNER & BESL (1993), FRIES (1985), PILLUKAT (1991), GARRIDO (1988), HAHN (1997), TYLER (1984), FINLAY et al. (1992)

***Betula pubescens* Ehrh.**

LAIHO (l. c.), INGLEBY et al. (1990)

*Betula tortuosa* Ledeb.

LAIHO (l. c.)

***Carpinus betulus* L.**

TYLER (1994), LINZENKIRCHNER & BESL (1993), FRIES (1985)

***Castanea sativa* Mill.**

***Corylus avellana* L.**

BRESINSKY (1996)

*Fagus sylvatica* L.

LAIHO (l. c.), BRESINSKY (1996), TYLER (1984)

*Larix decidua* Mill.

LAIHO (l. c.)

***Nothofagus* spp.**

GARRIDO (1988)

***Picea abies* (L.) Karst.**

AGERER et al. (1998), LAIHO (l. c.), BRESINSKY (1996), BREITENBACH & KRÄNZLIN (1991), FRANZ & ACKER (1995), LINZENKIRCHNER & BESL (1993), FRIES (1985), GRONBACH (1988), SCHLECHTE (1986), HAHN (1997), FINLAY et al. (1992)

*Picea engelmannii* Parry\*

LAIHO (l. c.)

*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.

LAIHO (l. c.), INGLEBY et al. (1990), FINLAY et al. (1992)

*Pinus cembra* L.

LAIHO (l. c.)

*Pinus contorta* Dougl. ex Loud.

LAIHO (l. c.), FINLAY et al. (1992), INGLEBY et al. (1990)

<sup>2</sup>Es gelang im Verlauf der vorliegenden Studie, unsteril (nach der Methode von RAIDL 1997) Mykorrhizen von *Paxillus involutus* s. str. mit *Alnus glutinosa*-Jungpflanzen (3 Monate alt) zu synthetisieren. Die Kultur wurde von Beleg CH 376/98, welcher mit *Picea abies* mykorrhiziert war, auf Hefe-Malz-Agar angelegt und dann in Torfsubstrat in die Nähe der *Alnus*-Feinwurzeln übertragen. Bereits nach zwei Wochen wurden die Feinwurzeln vom Pilzmycel umwachsen und die Mykorrhiza-Bildung setzte ein.



***Pinus mugo* Turra ssp. *rotundata***

(Link) Janchen & Neumayer

*Pinus ponderosa* Laws.\*

LAIHO (l. c.)

*Pinus sylvestris* L.

LAIHO (l. c.), BRESINSKY (1996), FRIES (1985),  
LINZENKIRCHNER & BESL (1993), INGLEBY et al. (1990),  
MLECZKO (1997a)

*Pinus strobus* L.\*

LAIHO (l. c.)

*Populus alba* L.

*Populus x canadensis* Moench

LINZENKIRCHNER & BESL (1993)

*Populus nigra* L.

GARRIDO (1988)

*Populus tremula* L.

LAIHO (l. c.)

*Populus tremuloides* Michx.

WATLING (1969)

*Populus trichocarpa* Torb. &  
Gray

LAIHO (l. c.)

*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)

Franco

LAIHO (l. c.), INGLEBY et al. (1990)

*Pyrus communis* L.

LAIHO (l. c.)

*Quercus palustris* Muenchh.

MÜNZMAY & SAAR (1999)

*Quercus petraea* (Mattuschka)

Liebl.

WATLING (1969)

*Quercus robur* L.

GARRIDO (1988)

*Quercus rubra* L.

*Quercus* spp.

LAIHO (l. c.), BRESINSKY (1996)

*Rhamnus purschiana* DC.

LAIHO (l. c.)

*Salix acutifolia* Willd.

LAIHO (l. c.)

*Salix cinerea* L.

LAIHO (l. c.)

*Salix phylicifolia* L.

LAIHO (l. c.)

*Salix repens* L.

HELLER (1994), KUYPER et al. (1994)

*Tilia* spec.

BRESINSKY (1996), LINZENKIRCHNER & BESL  
(1991), MÜNZMAY & SAAR (1999)

*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.

LAIHO (l. c.), KROPP & TRAPPE (1982)

**7.2. Die Bedeutung der Bodenarten für die Fruktifikation von *Paxillus involutus* s. l.:**

*Paxillus involutus* s. str. wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit an folgenden Standorten festgestellt: Trockene, bodensaure Sandkiefernwälder (teils eutrophiert), z. T. mit eingestreuten Birken (*Betula pendula*) und Eichen (*Quercus robur*), saure oder übersauerte Waldstandorte (Fichtenforste), naturnahe Nadelwälder auf Urgestein, feuchte, staunasse, naturnahe Fichtenwälder, Übergangsmoore mit *Betula pubescens*, Hochmoore, bis hin zu offenen Torfflächen (hier z. B. bei *Pinus mugo*). Alle Standorte stimmten in ihrem sauren Untergrund überein. Die Böden schwankten zwischen extrem nährstoffarm (Hochmoore, offene Torfflächen, z. T. auch reine Sandböden) und deutlich eutrophiert (*Urtica dioica*, *Rubus* spec.). Auf eindeutig kalkreichen Böden konnte auch während vieler Jahre andauernder Exkursionstätigkeit (vor allem Kalkschotter-Jungmoränen der Würmeiszeit im bayerischen Alpenvorland, Waldstandorte der nördlichen Kalkalpen, bach- bzw. flußbegleitende Kalkschotterflächen mit ausreichend vorhandenen Baumpartnern wie *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Pinus mugo*, *Betula pendula* etc.) kein Nachweis von *Paxillus involutus* erbracht werden. Nachweise auf tiefgründigen, humösen „Gartenböden“ gelangen nicht. Allerdings gibt FRIES (1985) zwei Nachweise aus Gärten bzw. Parks an, die mit Kollektionen aus sauren Waldstandorten kreuzbar waren. Dieser Standort ist somit für *Paxillus involutus* s. str. nicht auszuschließen, über den pH-Wert dieser Böden ist allerdings nichts bekannt.

Massenfruktifikationen konnten unter *Picea abies*, *Betula pendula* und z. T. unter *Pinus sylvestris* festgestellt werden.

Die nachstehend diskutierten Literaturangaben beziehen sich zwangsläufig auf das gesamte *Paxillus involutus*-Aggregat. Es wird jedoch soweit möglich versucht, die Angaben artbezogen zu erläutern.

LINZENKIRCHNER & BESL (1993) stufen *Paxillus involutus* als bodenvag ein. Etwas eingeschränkter geben MICHAEL et al. (1983) vor allem saure Böden als überwiegenden Standort an, jedoch gebe es auch Vorkommen auf neutralen wie auch auf kalkhaltigen Böden. Bei Vorkommen auf neutralen sowie auf basischen Böden könnte es sich jedoch eventuell eher um die „Gartensippen“, vor allem wohl *Paxillus validus*, oder aber um wirkliche Ausnahmen handeln (wie z. B. auch von FRIES 1985 angegeben, s. oben).

Im allgemeinen kann *Paxillus involutus* jedoch als kalkmeidend und dafür säureliebend bezeichnet werden, wie auch aus vielen Literaturstellen ersichtlich ist: TYLER (1984) stuft *Paxillus involutus* aufgrund seiner Erhebungen in Schweden als typisch säureliebend ein („When occurring in pure beech forest this species is exclusively confined to the most acid soils“, TYLER 1984: 86). Nach KRIEGLSTEINER (1977: 24) zeigt *Paxillus involutus* ein ähnliches ökologisches Verhalten wie die als typische Säurezeiger bekannten *Tricholoma portentosum* (Fr.) QuéL., *Russula ochroleuca* (Pers.) Fr., *Lactarius necator* (Bull. em Pers.: Fr.) Karst., *Lactarius rufus* (Scop.) Fr. oder auch *Xerocomus badius* (Fr.) Kühn.: Gilbert. Bezeichnenderweise wurde in einer Arbeit über die Pilzflora von Kalktrockenrasen (RUNGE 1994) während eines 35jährigen Bearbeitungszeitraumes kein einziger Nachweis von *Paxillus involutus* erbracht, obwohl u. a. mit *Betula pendula*, *Picea abies* und *Pinus sylvestris* ausreichend potentielle Mykorrhizapartner zur Verfügung standen. Dies überrascht, da gerade mit den drei genannten Baumarten gewöhnlich *Paxillus involutus* angetroffen werden kann (insofern der Boden sauer ist) und *Paxillus involutus* auch an besonders trockenen Standorten, wie z. B. Sandkiefernwälder sehr produktiv sein kann.

ENGEL & FRIEDERICHSEN (1974) geben in einer Artenliste, die Funde in den nördlichen Kalkalpen über einen siebenjährigen Zeitraum zusammenfaßte, auch vereinzelt Nachweise von *Paxillus involutus* an, kommen jedoch zu dem Schluß, es handele sich hierbei vermutlich um eine kalkmeidende Art. Nahezu alle ihre Notierungen beschränken sich nämlich auf ein Gebiet mit mittel- bis tiefgründigen, stark verlehmteten Kalkverwitterungsböden, die stellenweise von saurer Rohhumusaufgabe bedeckt sind. Hier sind auch Arten wie *Rozites caperatus* (Pers.: Fr.) Karst., *Russula mustelina* Fr. oder auch *Boletus erythropus* (Fr.: Fr.) Pers. zu finden, die eindeutig als säureliebend und kalkmeidend gelten. Allgemein werden u. a. Nachweise von *Paxillus involutus* aus den Kalkalpen als nur sehr vereinzelt angegeben, während auf einer vergleichsweise kleinen Fläche in den Zentralalpen auf saurem Untergrund u. a. *Paxillus involutus* sehr häufig war (ENGEL & FRIEDERICHSEN 1976: 81). Damit übereinstimmend konnte SCHMID-HECKEL (1985) in einer ausführlichen Kartierungsarbeit *Paxillus involutus* im Nationalpark Berchtesgaden (nördl. Kalkalpen) nicht nachweisen. In einer weiteren Übersicht (SCHMID-HECKEL 1988) wird *Paxillus involutus* zwar aufgeführt, jedoch als selten eingestuft. Da diese Spezies nur einmal in einem Fichtenwald angetroffen werden konnte, ist nicht auszuschließen, es könnte sich um einen bodensauren Standort z. B. aufgrund einer Rohhumusaufgabe handeln. Da innerhalb eines 5jährigen Untersuchungszeitraumes (1982-1983: SCHMID-HECKEL 1985 und 1985-1987: SCHMID-HECKEL 1988) *Paxillus involutus* nur ein einziges Mal nachgewiesen werden konnte, dürfte diese als allgemein häufig geltende Art kaum als bodenvag einzustufen sein. RICEK (1989) bearbeitete die Pilzflora des Attergaues, des Hausruck- und des Kobernausserwaldes (nördl. Kalkalpen). In diesem Gebiet liegt eine breite Flyschzone mit sauren, zumeist silikatischen und kalkarmen Flyschsanden Ricek (l. c.). *Paxillus involutus* ist wohl deshalb dort allgemein verbreitet und sehr häufig. (RICEK 1989: 152). Dafür spricht auch seine Angabe, *Paxillus*

*involutus* sei ein Begleiter von Nadelbäumen auf Rohhumus. KRIEGLSTEINER (1982) stuft *Paxillus involutus* als saure Böden bevorzugend ein. Immer wieder konnte *Paxillus involutus* an über bodensauren Standorten regelmäßig und meist sehr häufig nachgewiesen werden, wie z. B. bei AGERER & KOTTKE (1981), AGERER et al. (1998), BIRKEN (1976), ENGEL & FRIEDERICHSEN (1976), GULDEN et al. (1992), HAHN (1997), SCHLECHTE (1986).

Nach FIEDLER & HUNGER (1963) war die Fruchtkörperproduktivität von *P. involutus* nach Kalkung deutlich rückläufig. Hierbei muß aber beachtet werden, daß neben der Erhöhung des pH-Wertes des Bodens auch das Nährstoffangebot vergrößert wird (z. B. Stickstoffangebot).

*Paxillus involutus* s. str. kann demnach eindeutig als säureliebend und kalkmeidend angesehen werden. Nachweise über kalkreichem Untergrund sind nur vereinzelt bekannt und dort liegt sehr wahrscheinlich eine starke oberflächliche Versauerung vor. Vereinzelt Nachweise auf neutralen, schweren Gartenböden sind zwar nicht für *P. involutus* s. str. ausgeschlossen (z. B. FRIES 1985), jedoch dürfte sich die Mehrzahl solcher Funde auf die typischen Park- und Gartensippen, wie *Paxillus validus* beziehen.

LAIHO (1970) zeigte eine nach Eintrag von Stickstoff deutlich erhöhte Fruchtkörperproduktion von *Paxillus involutus*. KRAEPLIN & MICHAELIS (1997) hingegen verzeichneten nach Stickstoffdüngung erheblich geringere Fruchtkörperproduktivität von *P. involutus*. Einen Rückgang der Fruchtkörper nach Stickstoffeintrag vermeldeten auch AGERER et al. (1998). FIEDLER & HUNGER (1963) zeigten, daß 8 Jahre nach Düngungsversuchen die Fruchtkörperproduktivität von *Paxillus involutus* in einem 70jährigen Fichtenbestand auf saurem Untergrund sehr deutlich zurückgegangen ist. Die Erhöhung des verfügbaren Stickstoffes wurde allerdings durch Kalkdüngung erreicht. Die negativen Effekte könnten also auch durch den Kalkeintrag bedingt sein. Bei *Paxillus involutus* dürfte es sich um eine nitrotolerante Art handeln, da sie sonst nicht auch auf ärmsten Böden fruktifizieren würde. Eine kurzfristige Förderung durch Stickstoffeintrag ist jedoch belegt (LAIHO 1970) und könnte auf Nitrophilie hinweisen.

Ein auffälliges Merkmal der gefäßartigen Hyphen von *Paxillus involutus* und verwandter Arten ist das Auftreten von meist hexagonalen, kristallartigen Körpern in diesen Hyphen. FRANZ & ACKER (1995) untersuchten Ultrastruktur und chemische Zusammensetzung (Elementanalyse) dieser kristallinen Hypheneinschlüsse und fanden Polysaccharide sowie größere Mengen Stickstoff und Calcium. Auch bei Aufsammlungen von sehr sauren und nährstoffarmen Standorten (Hochmoor) konnten im Rahmen der vorliegenden Studie diese kristallartigen Einschlüsse in den gefäßartigen Hyphen häufig nachgewiesen werden. Dies legt den Schluß nahe, *Paxillus involutus* könne auch auf Böden mit Stickstoff- und Calciummangel noch diese Stoffe sammeln und konzentrieren.

## 8. Nomenklatorische Fragestellungen:

### 8.1. Der „Erlen-Krempling“, *Paxillus rubicundulus* oder *Paxillus filamentosus*?

Während das Artkonzept des „Erlen-Kremplings“ inzwischen gut geklärt ist, ist die korrekte Bezeichnung des Taxons ungleich schwerer.

ORTON (1969) beschrieb erst vor 30 Jahren *Paxillus rubicundulus* als ein unter Erlen fruktifizierendes Taxon neu, das sich von *Paxillus involutus* neben dem Habitat durch die kleineren Sporen, die kräftiger gelb gefärbten Lamellen und den häufig schuppigen Hut unterscheiden ließ. Aufgrund der anastomosierenden, z. T. am Stielansatz sogar Poren bildenden Lamellen, die auch auf Berührung flecken, hielt ORTON (1969) sein neues Taxon für nicht konspezifisch mit *Paxillus filamentosus* Fr. (ss. Fries, siehe unten).

Wie auch SZCZEPKA (1987) ausführt, läßt sich die von FRIES (1836-38) vorgelegte Beschreibung von *P. filamentosus* kaum auf die mit Erlen assoziierte europäische und recht weit verbreitete *Paxillus*-Art anwenden, da manche der in der Originalbeschreibung eindeutig formulierten Punkte nicht auf ebendiese Art zutreffen: „...lamellis confertis angustis strictis ex albo-lutescentibus, postice simplicibus“ (FRIES 1836-38: 317). So sind die Lamellen des „Erlen-Kremplings nicht zunächst weiß, um dann zu gilben, sondern gewöhnlich bereits jung deutlich pigmentiert, und weiterhin sind deutlich sichtbare Anastomosen der Lamellen die Regel (und nicht „postice simplicibus“), was hier auch im Kontext mit der vorher gegebenen Beschreibung von *Paxillus involutus* zu sehen ist: „...lamellis que ramosis latis postice poroso-anastomosantibus pallidioribus tactu maculatis.“ (FRIES 1836-38: 317). Die Hervorhebung in Kursivschrift erfolgte ebenso im Original (FRIES l. c.). Weiterhin fällt hier auf, daß die Lamellen von *Paxillus involutus* auf Druck flecken sollen, was bei der Diagnose von *Paxillus filamentosus* nicht erwähnt wurde. FRIES (1863: 118) konkretisiert hierzu für *Paxillus filamentosus*: „Lamellis [...] sed non anastomosantibus [...] non tactu maculatis.“. Zu achten ist hier vor allem auf den verstärkenden Gebrauch des Wortes „sed“ - aber. In der späteren Beschreibungen als *Paxillus leptopus*<sup>3</sup> wird weiterhin ausdrücklich vermerkt: „Lamellae admodum confertae, postice haud anastomosantes nec tactu maculatae.“ (FRIES 1874). Nun kann aber beim „Erlen-Krempling“ sowohl die Anastomosenbildung, welche vor allem jung sehr deutlich wahrnehmbar ist, aber auch bei alten Fruchtkörpern trotz der dicht stehenden Lamellen gut sichtbar ist, als auch ein deutliches rostbraunes Flecken auf Druck uneingeschränkt als typisch eingestuft werden. Es ist auch kaum anzunehmen, daß Fries, der sicherlich als genauer Beobachter zu gelten hat, sich in beiden Punkten irren, bzw. unkorrekte Beschreibungen geben würde, zumal er auf die Anastomosenbildung bzw. Gabelungen bei anderen Arten ausdrücklich hinweist: *Agaricus involutus*: „...lamellis dichotomis basi poriformibus [...] Tactus colorem mutat & sordidus evadit (FRIES 1821: 271); *Agaricus atrotomentosus*: „lamellis basi ramosis“ (FRIES 1821: 272); *Agaricus panuoides*: „lamellis decurrentibus subramosis crispatis“ (FRIES 1821: 273); entsprechend auch bei den Artbeschreibungen in FRIES (1836-38, 1863, 1874). Allerdings waren in der Vergangenheit nur zwei verschiedene Taxa von *Paxillus* s. str. in Mitteleuropa anerkannt (ohne *Tapinella*), so daß die Versuchung hätte bestehen können, *Paxillus filamentosus* Fr. nur durch die Tatsache, daß es neben *Paxillus involutus* nur noch ein weiteres existierendes Taxon gebe, auf eben diesen „Erlen-Krempling“ zu deuten. Dieses Procedere wäre aber nicht legitim, da es auf einem Umkehrschluß aufbauen würde. Zudem würde es ungenaue Beobachtung von Fries implizieren. Inzwischen hat sich das Bild aber geändert, da in der vorliegenden Studie bereits zwei weitere Taxa des *Paxillus-involutus*-Formenkreis beschrieben werden. Mit *Paxillus*

<sup>3</sup> FRIES (1874) ersetzte *Paxillus filamentosus* durch den Namen *Paxillus leptopus*, da er feststellte, daß der Name *Agaricus filamentosus* bereits durch eine frühere Beschreibung von Schaeffer belegt war, und Fries wohl keine Konfusion im Gebrauch dieses Namens herbeiführen wollte. „*Agaricus*“ *filamentosus* ss. Fr. wird von Fries selbst als Synonym angegeben.

*zerovae* existiert eine weitere aus Europa bekannte Art, die eventuell auch in Mitteleuropa vorkommen könnte. Eine Zuordnung von *Paxillus filamentosus* auf den „Erlen-Krempling“ nur aufgrund anderer „fehlender“ Taxa ist also nicht nur als Spekulation kritisch zu betrachten, sondern kann gar nicht vorgenommen werden. Auch ist die Aussage von SZCZEPKA (1987: 83) „*P. filamentosus* sensu Fries ist - allen Daten nach - wirklich in der Natur nicht vertreten...“ zu relativieren, da man nicht sicher sein kann, ob nicht doch eine *Paxillus*-Art ohne Anastomosenbildungen und ohne Verfärbungen der Lamellen in Europa existiert (in Übereinstimmung mit WATLING 1970, siehe unten).

Insgesamt muß also bezweifelt werden, ob FRIES (1821, 1836-38, 1863, 1874) in seinen Beschreibungen von *Paxillus filamentosus* bzw. *Paxillus leptopus* den heutigen „Erlen-Krempling“ gemeint hat. Dies zeigt sich auch in den verschiedenen Interpretationen dieser Arten seit Fries. So sieht SINGER (1986: 728) in *Paxillus leptopus* eine pleurotoide, nicht ektotrophe Form von *Paxillus involutus*, welche an Holz wachsen sollte<sup>4</sup>. Auch in früherer Zeit gab es abweichende Interpretationen, so z. B. bei BRITZELMAYR (1883: 171). Hier wird als Habitat für *Paxillus leptopus* Eichenstümpfe angegeben (allerdings in Verbindung mit zum „Erlen-Krempling“ passenden kleinen Sporen: 8 x 4-5 µm). Weiterhin hat sich in neuerer Zeit der Gebrauch des Namens *Paxillus rubicundulus* für den „Erlen-Krempling“ eingebürgert und wird weitläufig gebraucht (z. B. WATLING 1970, SZCZEPKA 1987, BREITENBACH & KRÄNZLIN 1991, KRIEGLSTEINER 1991), worauf bereits SZCZEPKA (1987) hinweist. Aufgrund der Ungereimtheiten, die Anastomosenbildung der Lamellen und des Fleckens auf Druck betreffend, geht WATLING (1970) sogar so weit, *Paxillus rubicundulus* und *P. filamentosus* als zwei getrennte Arten auszuschlüsseln, wobei *Paxillus filamentosus* ausdrücklich durch die nicht anastomosierenden und nicht fleckenden Lamellen ausgezeichnet ist. Hierbei wird ein einziger Nachweis für Großbritannien angegeben („Moser found what he considered this taxon at Bristol in 1955: this collection represents the only British record. Recognised by the yellow flesh, the gills not anastomosing and neither bruising reddish nor darkening on handling.“, WATLING 1970: 92).

Es ist also nicht nur die Übereinstimmung von *Paxillus filamentosus* bzw. *Paxillus leptopus* mit dem heutigen Sinne vom „Erlen-Krempling“ fraglich oder zumindest strittig, auch der Gebrauch des Namens *Paxillus filamentosus* ist in der Vergangenheit nicht einheitlich gewesen, und wurde auch nicht weitgehend akzeptiert.

Die Namen *Paxillus filamentosus* bzw. *P. leptopus* sind strikt im Sinne von FRIES (l. c.) zu verwenden, da diese offensichtlich äußerst seltene Friessche Art bereits wiedergefunden wurde (WATLING 1970) und eine Neotypifizierung vorgenommen werden müßte. Aus diesem Grund wird auch in der vorliegenden Studie, wie zuvor beispielsweise von WATLING (1970), SZCZEPKA (1987), BREITENBACH & KRÄNZLIN (1991) und KRIEGLSTEINER (1991) der Name *Paxillus rubicundulus* für die mit Erlen assoziierte, bekannte Art aus Europa verwendet.

## 8.2. Weitere nomenklatorische Fragestellungen innerhalb der *Paxillaceae*:

Im Verlauf dieser Studie fiel eine Unstimmigkeit in der Zitierweise des Autors der Familie der *Paxillaceae* auf. So gibt z. B. HORAK (1979a) Maire apud Maire, Dumée & Lutz 1901 an, SINGER (1986: 719) zitiert R. Maire apud Maire, Dumée & Lutz 1901 ex Maire 1902, während z. B. HAWKSWORTH et al. (1995) Lotsy 1907 als korrekten Familienautor benennen.

Die Suche nach der Originalbeschreibung von Maire erwies sich jedoch als schwierig. Die erste Erwähnung der *Paxillaceae* (als *Paxillacées*) stammt von Maire in Form eines Vortrages, welchen er vor der Société Botanique de France im Jahre 1901 hielt. In schriftlicher Form

<sup>4</sup>Wenngleich *P. involutus* durchaus auf Holz fruktifizieren kann, was auch anhand eigener Funde bestätigt werden kann, so ist es doch eher unwahrscheinlich, daß es sich hierbei um saprotrophe Stämme handelt, da durch die vorhandenen, langen Rhizomorphen wohl immer eine Verbindung mit Bäumen eingegangen werden kann (siehe hierzu auch LAIHO 1970).

(MAIRE et al. „1901“ 1903) wurde der überarbeitete Vortrag in einer Beilage zum Bull. Soc. Bot. France (1901) beigeheftet (als „Session extraordinaire tenue en Corse“). Eine Prüfung dieser Beilage ergab jedoch bald, daß Daten späterer Jahre eingearbeitet und im fließenden Text separat erwähnt wurden, da in den Jahren 1901, 1902 und 1903 viele neue Aufsammlungen erbracht wurden, aufgrund derer der Vortragstext neu überarbeitet wurde. Im Gegensatz zu anderen Angaben ist auch nicht R. Maire der alleinige Autor dieser Publikation, sondern Maire, Dumée und Lutz (hinter „Paxillacées“ ist kein einzelner Autor ausgewiesen). Selbst in dieser „Originaldiagnose“ (MAIRE et al. „1901“ 1903: CCXLIII) - es werden nur drei Arten aufgelistet, die der Familie angehören, eine eigene Diagnose fehlt. Es wird das Jahr 1903 als Publikationsdatum angesehen, da die spätesten Angaben des Textes sich auf Januar 1903 beziehen. Vermutlich wurde die Beilage nachträglich, der Vortragstermine wegen, in das Bull. Soc. Bot. France 1901 eingebunden. Diese hier zitierte Originalbeschreibung ist mit Sicherheit nicht als gültig zu erachten, da zum einen der Familienname nicht korrekt ist („Paxillacées“), zum anderen aber auch keine Diagnose folgte. SINGER (1986) gibt jedoch Maire, Recherches, 1902: 165 als weiteres Beschreibungsdatum an (als ex Maire). Diese Literaturstelle konnte im Rahmen dieser Studie nicht ermittelt werden, jedoch gibt SINGER (l. c.) hier ebenfalls „Paxillacées“ als beschriebene Familie an. Es scheint sich hierbei zumindest um ein früheres Erscheinungsdatum zu handeln, als bei der ersten zitierten Quelle. LOTSY (1907: 716) ist sicherlich eine spätere Quelle, als die oben besprochenen Beschreibungen von Maire (et al.), jedoch ist hier sowohl die Bezeichnung „Paxillaceae“ verwendet worden, auch existiert ein erklärender Text nach der Familienbenennung. Formal ist diese Beschreibung somit gültig. Die Frage, ob die Beschreibung von Maire (Recherches, 1902), die SINGER (1986) zitiert, gültig ist, konnte hier aber nicht geklärt werden. Da HAWKSWORTH et al. (1995) aber LOTSY (1907) als korrekte Quelle angeben, wird hier diese verwendet.

Ein leichter zu klärender Widerspruch ergab sich bei Literaturrecherchen zu Originaldiagnosen einiger *Paxillus*-Arten der Südhemisphäre. *Paxillus muelleri* Berk. steht der im Rahmen dieser Studie untersuchten Art *Paxillus statuum* sehr nahe. Die Originaldiagnose erfolgte in BERKELEY (1873: 159). Die Art wird aber auch als *Paxillus muelleri* (Berk.) Saccardo, Syll. Fung. 5: 986 (1887) angegeben (z. B. HORAK 1983). Hierbei handelt es sich aber offensichtlich um einen Irrtum Saccardos, welcher als Basionym *Agaricus muelleri* (1873) angibt (nach HORAK 1979a). Berkeley beschrieb seine neue Art aber ausdrücklich unter dem Gattungsnamen *Paxillus* als „41. *Paxillus Muelleri*“ neu (BERKELEY l. c.). Saccardos Umkombination ist somit überflüssig, *Paxillus muelleri* Berk. ist die korrekte Bezeichnung dieser Art.



Bereits nach der PCR fällt auf, daß das durch die Primer IST1 und IST4 erhaltene DNA-Amplifikat bei *Paxillus involutus* s. str. und *P. rubicundulus* länger ist (ca. 770 Basenpaare), als bei *P. obscuroporus*, *P. validus* und *P. vernalis* (ca. 740 Basenpaare). *Tapinella atrotomentosa* zeigte das kürzeste Amplifikat mit ca. 695 Basenpaare.

Für das verwendete Enzym Eco RI war bei keiner der untersuchten Arten eine passende Schnittstelle auf dem Amplifikat vorhanden. Es wurden für eine andere Studie drei Proben aus der Gattung *Amanita* Pers. gleichzeitig mit demselben Enzymansatz verdaut. Hier erzeugte das Enzym Eco RI jeweils drei Teilfragmente (entspricht zwei Schnittstellen), war somit zweifelsfrei reaktiv.

Csp 6 schnitt nur bei *Tapinella atrotomentosa* einmal (zwei Fragmente), Alu schnitt neben *T. atrotomentosa* nur bei *Paxillus rubicundulus* (jeweils zwei Schnittstellen). Mit Hilfe von Alu läßt sich somit *P. rubicundulus* leicht von den anderen Arten des *P.-involutus*-Formenkreises unterscheiden. Hinf schnitt zwar bei allen Arten zweimal (drei Fragmente), aber die beiden Schnittstellen sind vermutlich bei allen untersuchten Arten des *P.-involutus*-Formenkreises identisch. Durch die unterschiedlichen Längen der PCR-Amplifikate unterscheiden sich die von Hinf erzeugten Fragmente geringfügig um die entsprechenden Längenwerte (ein Fragment ist mit 80 bp bei allen bis auf *T. atrotomentosa* gleich). *T. atrotomentosa* weicht hingegen deutlich ab. Zwar sind auch hier zwei Schnittstellen für Hinf vorhanden, aber die drei erhaltenen Fragmente zeigen eine deutlich von *Paxillus* s. str. abweichende Längenverteilung. Auch die beiden Schnittstellen für Alu bei *T. atrotomentosa* und *P. rubicundulus* bezeugen deutlich unterschiedliche Fragmentlängen. Taq stellte sich als am häufigsten schneidend bei *Paxillus* s. str. (und auch *T. atrotomentosa*) heraus. Hierbei ähneln sich vier der fünf erhaltenen Fragmente bei *Paxillus* s. str. sehr (siehe Tab. 2). *T. atrotomentosa* weist eine Schnittstelle weniger auf. Nur eine Fragmentlänge ist identisch mit *Paxillus* s. str.

*Paxillus* s. str. zerfällt eindeutig in zwei Teilgruppen: Das „*Paxillus-involutus*-Aggregat“ (*P. involutus* s. str. und *P. rubicundulus*) das „*Paxillus-vernalis*-Aggregat“ (*P. obscuroporus*, *P. validus*, *P. vernalis*). Das „*P.-involutus*-Aggregat“ läßt sich gut in *P. involutus* und *P. rubicundulus* auftrennen, eine Unterscheidung innerhalb des „*P.-vernalis*-Aggregats“ war aber nicht möglich.

Eco RI und Csp 6 schneiden gar nicht und lassen anhand der Schnittstellenverteilung somit keine Unterscheidung zu.

Hinf differenziert prinzipiell nicht zwischen den beiden Teilgruppen. Durch das kürzere Amplifikat kann man aber das *P.-vernalis*-Aggregat trennen.

Alu schneidet nur *P. rubicundulus* und läßt somit eine Unterscheidung innerhalb des „*P.-involutus*-Aggregats“ zu. *P. involutus* s. str. und das „*P.-vernalis*-Aggregat“ werden nicht geschnitten.

Taq läßt sowohl eine Unterscheidung von *P. involutus* s. str. und *P. rubicundulus* zu, als auch eine deutliche Trennung zum „*P.-vernalis*-Aggregat“.

Es fällt allerdings auf, daß bei Taq die Summen der einzelnen Fragmentlängen deutlich unterhalb der Gesamtlängen des PCR-Amplifikats liegen. Dies ist auch bei *T. atrotomentosa* der Fall. Hier läßt sich dies aber durch zwei Einzelfragmente der gleichen Länge (150 bp) erklären, da dann die Gesamtlänge wieder erreicht ist. Auch ist die „150-bp-Bande“ kräftig ausgebildet, somit eine „Doppelbande“. Die Probe CH 532/98 (*P. involutus* s. str.) ergibt eine sehr schwache zusätzliche Bande bei 120 bp. Die Zartheit dieser Bande deutet auf einen Teilverdau hin. Vermutlich wird diese in mehrere kleinere Einzelfragmente zerlegt, die das Gel bereits verlassen haben. Bei *P. rubicundulus* fehlen hingegen noch 310-315 bp. Dies entspricht genau der „315-bp-Bande“ von *P. involutus*. Die anderen Banden sind sehr ähnlich, aber es zeigen sich doch zwei am Gel gut erkennbare, kleinere Unterschiede (70 bp und 110 bp bei *P. rubicundulus*, 75 bp und 115 bp bei *P. involutus*). Der kleine Längenunterschied der



beiden Banden ist bei beiden vorgenommenen Gelläufen gut erkennbar, da bei kleinen Fragmentlängen die Auflösung steigt (exponentielles Laufverhalten in Abhängigkeit zur Länge). Ob die fehlenden 315 Basenpaare durch feinen Weiterverdau zu erklären sind, oder aber (trotz doppelten Laufes) ein Teil der Fragmente hängengeblieben ist, was unwahrscheinlicher sein dürfte, könnte endgültig eine Sequenzierung entscheiden. Für die Unterscheidung der Taxa ist dies (vielleicht abgesehen vom „*P.-vernalis*-Aggregat“) nicht nötig.

### 10. Pigmentuntersuchungen mit Hilfe von HPLC und DC:

Art	Beleg Nr.	HPLC			
		Involutin	Chamonixin	Max. 359.6	Max. 211.0, 306.5
<i>P. involutus</i> s. str.	CH 532/98	-/-	-/-	+/+	-/-
	CH 531/98	+/+	-/-	+/+	-/-
	CH 523/98	+/+	-/-	+/+	-/-
	CH 521/98	-/-	-/-	-/-	-/-
	CH 412/98	+/+	-/-	+/+	-/-
	CH 372/98	+/+	-/-	+/+	-/-
	CH 297/98	+/+	+/+	+/+	-/-
	CH 296/98	-/+	+/+	+/?	-/?
	CH 294/98	?/-	-/-	+/+	-/-
<i>P. inv.</i> + <i>Castanea</i>	CH 335/98	+/+	-/+	+/+	-/-
	CH 325/98	-/+	+/+	+/+	-/-
	CH 320/98	+/+	+/+	+/+	-/-
<i>P. validus</i>	CH 243/97	-/-	-/-	+/+	+/+
	CH 539/98	-/+	-/+	-/-	-/-
<i>P. cf. validus</i>	CH 291/98	+/-	+/-	+/+	-/-
	CH 300/98	+/+	+/-	+/+	-/-
<i>P. obscuroporus</i>	CH 293/98	+/+	+/+	+/+	-/-
	CH 292/98	+/-	-/-	+/+	-/-
	CH 290/98	+/+	-/-	+/+	-/-
<i>P. vernalis</i>	Watl. 4062	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>P. rubicundulus</i>	CH 459/98	+/+	-/-	+/+	-/-
	CH 302/98	?/+	-/-	+/+	(+/-)
<i>P. albidulus</i>	Typus	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>Tap. panuoides</i>	CH 183/98	-/-	-/-	-/-	-/-
<i>Hygr. aurantiaca</i>	CH 246/98	-/-	-/-	-/-	-/-

Tabelle 3: Ergebnisse der beiden HPLC-Läufe (Lauf 1 / Lauf 2 - siehe Kap. 3.9.); bei sehr schwachem Ergebnis wird „(+)" angegeben, „?" steht für zweifelhaften Nachweis.

## 10.1. HPLC:

Für die Inhaltsstoffanalysen wurden 23 Proben aus dem *Paxillus involutus*-Formenkreis und 2 Proben von Außengruppen als Vergleich untersucht:

<i>Paxillus involutus</i> s. str.	9 Proben von unterschiedlichen Standorten
<i>P. involutus</i> + <i>Castanea</i>	3 Proben einer rötlichhütigen Sippe unter <i>Castanea</i>
<i>P. validus</i>	2 Proben
<i>P. cf. validus</i>	2 Proben
<i>P. obscuroporus</i>	3 Proben
<i>P. vernalis</i>	1 Probe
<i>P. rubicundulus</i>	2 Proben
<i>P. albidulus</i>	1 Probe

Außengruppen:

<i>Tapinella panuoides</i>	1 Probe
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	1 Probe

HPLC-Daten (siehe Tab. 3, als Beispiele für die erhaltenen UV-Spektren: Abb. 119, 120):

Die meisten Aufsammlungen aus dem *Paxillus involutus*-Formenkreis besitzen Involutin. Wie sich aber zeigte, schwankt der Gehalt sehr von Aufsammlung zu Aufsammlung. Nur bei 4 Kollektionen wurde kein Involutin nachgewiesen (3x *P. involutus*, 1x *P. validus*, siehe Tab. 3), ebenso wie bei *T. panuoides* und *H. aurantiaca*. Chamonixin war schwieriger zu detektieren. Nur bei 9 Kollektionen aus dem *P.-involutus*-Formenkreises konnte es nachgewiesen werden, ohne daß eine Präferenz für bestimmte Sippen erkennbar wäre, bei *T. panuoides* und *H. aurantiaca* wurde kein Chamonixin beobachtet. Der fehlende Nachweis für *P. albidulus*, *P. rubicundulus* und *P. vernalis* läßt keine Aussage zur Abwesenheit dieses Pigmentes zu, da die Probenzahl zu gering war. Schließlich wurde auch bei *P. involutus* s. str. nur bei 2 von 9 Aufsammlungen Chamonixin entdeckt

Viele Kollektionen wiesen zusätzlich zu den beiden Hauptpigmenten Involutin und Chamonixin, weitere Farbstoffe bei hohen  $t_R$ -Werten (über 20 min.) auf. Hierbei handelt es sich zumeist nur um sehr geringe Pigmentmengen. Zwei Substanzen wurden jedoch z. T. in erstaunlich hohen Gehalten nachgewiesen. Hierbei fiel ein Farbstoff auf, dessen Maximum im UV-Spektrum bei 359,6 nm liegt. Bis auf *P. vernalis*, *P. albidulus*, *T. panuoides* und *H. aurantiaca* wurde es bei allen anderen Arten festgestellt, mit Ausnahme einer Kollektion von *P. involutus* s. str. (CH 521/98 - hier konnte auch kein Involutin und Chamonixin festgestellt werden). Eine Aufsammlung von *P. validus* (CH 253/97, Holotypus) zeigte ein weiteres Pigment. Das langwellige Maximum befindet sich bei 306,5 nm. Diese Substanz erscheint in der untersuchten Probe CH 253/97 in erstaunlich hoher Konzentration (Abb. 120), während es in der Aufsammlung CH 539/98 fehlt. Dies ist verwunderlich, da CH 539/98 an genau demselben Fundort wie CH 253/97 jedoch ein Jahr später gesammelt wurde. Bis auf eine Kollektion von *Paxillus rubicundulus*, der dieses Pigment nur in Spuren zu eigen ist, fehlt es allen anderen Kollektionen. Pulvinsäuren wurden nicht festgestellt.

## 10.2. DC:

Die insgesamt 25 bearbeiteten Parallelproben wurden, bevor die HPLC durchgeführt wurde, mit Hilfe der Dünnschichtchromatographie voruntersucht, um erste Hinweise auf Pigmente zu

erhalten, die von besonderem Interesse sein könnten. In erster Linie sollten eventuelle Pulvinsäurederivate detektiert werden. Dies gelang jedoch nicht.

Entsprechend der Ergebnisse aus der HPLC (siehe Tab. 3) war bei den meisten Arten des *Paxillus involutus*-Formenkreises mittels DC Involutin nachweisbar. Chamonixin konnte ebenfalls bei vielen Proben (analog der HPLC, siehe Tab. 3) festgestellt werden, wenn auch z. T. nur in sehr schwacher Bandenstärke. Äußerst auffallend hingegen war ein zunächst fast farbloses Pigment mit verhältnismäßig hohem  $R_f$ -Wert (0,5-0,6), das sich an der Luft rasch tief weinrot verfärbte (bei *P. validus*, CH 243/97). Der Parallelprobe (CH 539/98, selbe Fundstelle, Kollektion des Folgejahres) fehlte dieses Pigment.

Deutliche Unterschiede unter den Arten des *P. involutus*-Formenkreises konnten, mit Ausnahme des weinroten Pigments, mit der DC nicht festgestellt werden. Selbst die deutlich orangebraunhütigen Kollektionen aus Italien (*P. involutus* s. l. unter *Castanea*) waren nicht von anderen Proben zu unterscheiden. Bei *Tapinella* und *Hygrophoropsis* konnte weder Involutin noch Chamonixin nachgewiesen werden.

### 10.3. Diskussion der HPLC- und DC-Daten:

Der Pigmentgehalt der Fruchtkörper von *Paxillus involutus* s. l. schwankt von Kollektion zu Kollektion deutlich. Nur die Kollektionen CH 243/97 (Aufbewahrungszeit im Extraktionsmedium länger als ein Jahr) und Watl. 4062 sowie *P. albidulus* (jeweils Extraktion aus Trockenmaterial). Zunächst fällt auf, daß selbst das Hauptpigment Involutin nicht bei allen Aufsammlungen zweifelsfrei nachgewiesen werden konnte, bzw. bei manchen Kollektionen sogar zu fehlen scheint. Ob dies von äußeren Faktoren wie Temperatur, Bodenfeuchtigkeit oder Ernährungsbedingungen abhängt, wäre noch zu klären. Andererseits könnten Pigmente im Fruchtkörper auch einem altersbedingten Wandel unterliegen (z. B. durch Oxidation), und damit nicht mehr nachweisbar sein (FELING, comm. pers.). Möglicherweise beeinflußt auch zu langes Liegen im Extraktionsmedium und Trocknung der Fruchtkörper die Werte.

Das völlige Fehlen von Involutin und Chamonixin wie auch des Pigmentes „Max. 359,6“ bei CH 521/98 (*P. involutus* s. str.) macht die Abhängigkeit von äußeren Faktoren bei der Bildung der Pigmente sehr wahrscheinlich. Um den Einfluß des Trocknens von Fruchtkörpern zu studieren, wurde Kollektion CH 243/97 auch als Herbarmaterial analysiert. Das in Frischmaterial in großer Menge nachgewiesene Pigment „Max 306,3“ war in Herbarmaterial mittels DC nicht nachweisbar, mit Hilfe von HPLC konnte „Max. 306,5“ nur in geringer Menge nachgewiesen werden (FELING, comm. pers.). Dies macht es sehr wahrscheinlich, daß das weinrote Pigment in der DC ein Artefakt der langen Aufbewahrung in Ethanol ist.

Verschiedene weitere Aufsammlungen vom selben Fundort wie CH 243/97 wurden bereits von FELING (comm. pers.) mehrfach auf die Pigmentausrüstung untersucht, z. T. unter Zugabe von Antioxidantien (z. B. Ascorbinsäure). In diesen konnte nur Involutin und Chamonixin festgestellt werden. Ohne Antioxidantien trat eine Reihe weiterer Pigmente mit höheren  $t_R$ -Werten auf. Dies macht es sehr wahrscheinlich, daß diese Pigmente aus dem sekundären Abbau von Involutin und/oder Chamonixin entstanden. Das gleiche gilt wohl auch für „Max. 359,6“ und „Max. 306,5“. Der Abbau zu „Max. 359,6“ war bei den meisten Proben festzustellen, hingegen wurde „Max. 306,5“ nur bei CH 243/97 (*P. validus*) in größerer Menge nachgewiesen wurden. Auch tritt nur hier das weinrote Pigment in der DC auf.

Pulvinsäurederivate konnten nicht nachgewiesen werden. Auch BRESINSKY & ORENDI (1970) - mit Hilfe von DC - und SCHMITT (1970) waren nicht in der Lage bei *Paxillus* Pulvinsäurederivate zu entdecken. SCHMIDT (1990) hingegen fand mit HPLC bei *P. rubicundulus* Variegatorubin, während es *P. involutus* fehlte. Für die Artabgrenzung ist dies

aber bislang kaum verwendbar, da aufgrund der natürlichen Schwankungen der Pigmentausstattung auch bei *P. involutus* s. l. (s. Tab.) Pulvinsäuren zumindest in geringen Mengen auftreten könnten.

Die bei *P. rubicundulus* häufig auftretende rötliche Färbung des Hutes könnte durch Variiegatorubin hervorgerufen werden. Hingegen treten ähnliche Farbtöne auch bei *P. validus* erst im Alter auf, ohne daß Variiegatorubin nachzuweisen gewesen wäre. Die rötliche Färbung könnte aber auch durch Abbauprodukte des Involutins/Chamonixins hervorgerufen werden, da aus Involutin durch Oxidation kastanienrote bis weinrötliche Farbstoffe gewonnen werden konnten (FELING pers. comm).

Wie zuvor schon BRESINSKY & ORENDI (1970) und GAYLORD & BRADY (1971), konnten auch hier weder bei *Tapinella* noch bei *Hygrophoropsis* Involutin oder Chamonixin nachgewiesen werden. Die Pigmentausstattung dieser beiden Gattungen scheint demnach deutlich von *Paxillus* s. str. abzuweichen. GAYLORD & BRADY (1971) wiesen außerdem in *Tapinella atrotomentosa* und *T. panuoides* Atromentin, Atromentinsäure und Xerocomsäure nach. Die letzten beiden Pigmente wurden allerdings nur in Kulturen festgestellt. *T. atrotomentosa* enthielt nach GAYLORD & BRADY (l. c.) in Kultur zudem Thelephorsäure.

## 11. Untersuchungen mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskopes (SEM):

Neben den Vertretern des *Paxillus-involutus*-Formenkreises (Abb. 106-113) wurden auch *T. atrotomentosa* (Abb. 114) und *T. panuoides* (115) mit Hilfe des SEM untersucht. Hierbei stand die Feinstruktur der Sporenoberfläche im Vordergrund. Bei allen Vertretern wurde ein feines, flach buckeliges bis welliges Ornament gefunden (Sporen nicht vorbehandelt, siehe Kap. 3.9.). Die Sporen von *T. atrotomentosa* und *T. panuoides* kollabierten jedoch meist durch den auf sie einwirkenden Elektronenstrahl. Besonders bei höheren Vergrößerungen begann die Sporenoberfläche wellig-faltig einzufallen (wie z. B. auf Abb. 114b zu sehen), da hierbei die Einwirkung des gebündelten Elektronenstrahles besonders stark ist. Es handelt sich somit bei diesem Ornament zumindest bei *Tapinella* um ein Artefakt der äußersten Wandschichten. Diese waren wohl auch elastisch, da manchmal die Sporenwand an anderen Sporen zu kleben schien und sich hierbei dehnte (HAHN ined.), ein Phänomen, das bei *Paxillus* s. str. nicht beobachtet wurde.

Um abzuschätzen, ob es sich bei den Sporenornamenten des *P.-involutus*-Formenkreises ebenfalls um Artefakte handelt, wurden die Sporen von drei anderen Vertretern der Boletales als Vergleich untersucht. Hierfür wurden zwei Arten mit feinem Ornament und eine als glattsporig bekannte Art ausgewählt (nach ENGEL et al. 1996): *Xerocomus lanatus* mit feinem bazilloiden Ornament, *Boletellus pruinatus* mit feinen Längsrippen sowie *Xerocomus chrysenteron* als glattsporige Art (Abb. 116). Zudem wurden von einer Probe (*P. vernalis*) die Sporen Kritisch-Punkt getrocknet, um Artefakte durch die Lufttrocknung (Einschrumpfen der Sporen und dadurch resultierende Unebenheiten der Oberfläche) zu vermeiden.

Ergebnisse: Die Ornamente von *X. lanatus* (Abb. 117) und *B. pruinatus* (Abb. 118) entsprechen sehr gut den Angaben bei ENGEL et al. (1996). Die Sporen von *X. chrysenteron* erscheinen bei mittlerer Vergrößerungen (ca. 4000x, Abb. 116a) glatt, bei ca. 25000facher Vergrößerung sind aber sehr feine Unebenheiten sichtbar (Abb. 116b). Auch *Boletellus pruinatus* zeigt zwischen den Rippen bei hoher Vergrößerung (ca. 25000x, Abb. 118b) äußerst feine Unebenheiten. Die bei den Vertretern des *P.-involutus*-Formenkreises gefundenen Ornamente sind jedoch viel deutlicher (z. B. Abb. 109b, *P. validus*). Da die Sporen völlig gleich behandelt wurden, sind die Unterschiede in der Sporenornamentation durchaus als relevante Eigenschaft zu werten.

Die Kritisch-Punkt getrockneten Sporen von *P. vernalis* (Abb. 112) zeigen im Gegensatz zu den unbehandelten Sporen derselben Kollektion (Abb. 111) meist gar kein Ornament. Auch bei hohen Vergrößerungen (Abb. 112b, ca. 25000x) wirken sie glatt. Kleine Verformungen der Sporenwand treten jedoch auf. Das Verschwinden des Ornamentes kann aber auch an der Vorbehandlung (Entwässerung durch Acetonstufen) liegen, da eventuell Wandmaterial in Aceton gelöst werden könnte.

Aufgrund der auffälligen Kristalle an den Rhizomorphenhyphen von *P. validus* wurden dessen Rhizomorphen auch mit Hilfe des SEM untersucht (Abb. 106).

Deutlich ist der dichte Besatz mit Kristallen zu sehen (Abb. 106). Schwierigkeiten ergaben sich jedoch bei der Fokussierung, auch bei geringen Vergrößerungen (unter 4000x). Eine Möglichkeit wäre, daß die Kristalle sich innerhalb der Zellwand befinden und durch eine dünne, zur Zellwand gehörende Membran überdeckt wären. Dünne Membranen können vom Elektronenstrahl durchdrungen werden (FACHER, pers. comm.), wodurch sich die Unschärfe erklären ließe. Nur vereinzelt konnten die Kristalle besser fokussiert werden (z. B. bei den abgebildeten Hyphen, Abb. 106), hier könnte die Membran beschädigt sein. Eine Klärung, z. B. mit Hilfe des TEM steht jedoch noch aus.

## 12. Betrachtungen zur Systematik der *Paxillaceae* s. l.:

### Ist es notwendig, die Gattung *Tapinella* Gilb. von *Paxillus* abzutrennen?

Die Frage, ob die von ŠUTARA (1992) vollzogene Abspaltung der Gattung *Tapinella* sinnvoll sei, wurde in der Vergangenheit kritisch diskutiert (z. B. HAHN 1996). Molekularbiologische Untersuchungen (FISCHER 1995) ergeben hingegen eine Berechtigung der Abspaltung. ŠUTARA (1992), der die Trennung beider Gattungen aufgrund anatomisch-morphologischer Befunde befürwortet, stützt sich besonders auf folgende Merkmale: *Paxillus* mit fertiler Stielbekleidung (Caulohymenium, analog zum Hymenium), Lateralstrata der Lamellentrama gelatinös, Basidien keulig und über 6,5 µm breit, Sporen länger als 6,5 µm, z. T. suprahilare Depression vorhanden, Cystiden vorhanden, Medaillon-Schnallen fehlend. Die Gattung *Paxillus* s. str. wird als fakultativ mykorrhizabildend angesehen. Die Gattung *Tapinella* hingegen zeichnet sich nach ŠUTARA (1992) durch folgende Merkmale aus: Stielbekleidung steril (analog zur Hutdeckschicht), Lateralstrata der Lamellentrama nicht gelatinös, Basidien schmal, häufig fast cylindrisch, schmaler als 6,5 µm, kleiner als bei *Paxillus* s. str., Sporen kürzer als 6,5 µm, ohne suprahilare Depression, Cystiden fehlend, Medaillon-Schnallen vorhanden, Erzeugung von Braunfäule, lignicol und nicht mykorrhizabildend. Diese Unterscheidung erfolgte jedoch nur aufgrund europäischer Arten.

Zudem können einige dieser Merkmale, auf die sich ŠUTARA (l. c.) stützt, kritisch diskutiert werden (siehe HAHN 1996). So ist z. B. wegen des Wachstums auf morschen Baumstümpfen (*T. atrotomentosa*) die Fähigkeit, Mykorrhizen zu bilden, nicht ohne weiteres abzusprechen. Die Sporenmaße als Gattungstrennung erscheinen auch nicht als gut nachvollziehbar. *P. rubicundulus* besitzt mit Sporenlängen von (5) 5,5-7,0-8,6 (10,8) µm bereits Sporenmaße, die teilweise deutlich unterhalb der von ŠUTARA (l. c.) eingeführten Grenze von 6,5 µm liegen. Das Fehlen von Cystiden im Hymenium ist ebenfalls wenig verwertbar, da z. B. *Paxillus zerovae* Wasser durch fehlende Cystiden ausgezeichnet ist, während diese Art ansonsten eher an *P. involutus* erinnert (siehe SZCZEPKA 1987). Andererseits existiert mit *Paxillus amazonicus* Singer eine Art, welche aufgrund der Stielbehaarung an *P. polychrous* Singer und somit auch an *P. atrotomentosus* erinnert, jedoch Hymenialcystiden besitzt (SINGER & LODGE

1988). Auch ist der Übergang von Lochschnallen zu Medaillonschnallen fließend, eine Abgrenzung ist hier schwierig.

Um die Abtrennung von *Tapinella* weiter zu diskutieren wurden bislang unberücksichtigte anatomische Merkmale (z. B. Organisation der Rhizomorphen) herangezogen. Dafür wurden auch Taxa aus Südamerika (*Paxillus boletinoides* Singer und *P. statuum*) berücksichtigt, um auch die Sektionen *Parapaxillus* (Singer) Singer bzw. *Defibulati* Singer der Gattung *Paxillus* in die Betrachtung miteinzubeziehen.

<i>Paxillus s. str.</i>	<i>Tapinella</i>
Lamellentrama unidirektional	Lamellentrama bidirektional
Lateralstrata der Lamellentrama z. T. gelatinös	Lamellentrama nicht gelatinös
Hymenialcystiden vorhanden	Hymenialcystiden fehlend
Rhizomorphen hochorganisiert, für Boletales typische Knotenbildung vorhanden	Rhizomorphen primitiver, für Boletales typische Knotenbildung fehlend
Keine Bildung von Chlamydosporen	Bildung von Chlamydosporen im Mycel (in Kultur)
Sklerotien	Keine Sklerotien
Caulohymenium ausgebildet	Caulohymenium fehlend
Keine Bildung von Doppelschnallen	Doppelschnallen im Mycel fakulativ auftretend
Alle Septen mit Schnalle	Häufig sekundäre, schnallenlose Septen im Mycel auftretend
Involutin vorhanden	Involutin fehlend
Ektomykorrhiza-bildend	Lignicol (noch keine Ektomykorrhiza nachgewiesen)
Verbreitung: Holarktisch (in gemäßigten südlichen Breiten vermutlich eingeschleppt)	Verbreitung: Kosmopolitisch

Tab. 4: Vergleich von *Paxillus s. str.* mit *Tapinella*

Drei verschiedene Denkansätze sind zu berücksichtigen:

1. *Tapinella* entstand durch Reduktion aus im Bereich der Fruchtkörper höher evolvierten Vorfahren: die Fähigkeit, Mykorrhiza zu bilden, ging verloren, durch den Übergang zur saprotrophen Lebensweise an Holz wurden auch die Basidiome reduziert. Möglichkeit: *Paxillus s. str.* ist gegenüber *Tapinella* paraphyletisch.

2. *Tapinella* entstand nicht durch Reduktion, sondern die primitiven Merkmalen sind Plesiomorphien; *Paxillus* s. str. hat sich aus *Tapinella*-ähnlichen Vorfahren entwickelt. Möglichkeit: *Tapinella* ist gegenüber *Paxillus* s. str. paraphyletisch.
3. *Tapinella* bildet einen eigenen, abgeschlossenen Verwandtschaftskreis als Schwestergruppe zu *Paxillus* s. str. *Tapinella* und *Paxillus* s. str. wären beide Monophyla.

Die Möglichkeit, daß *Tapinella* durch Verlust der Fähigkeit, Mykorrhizen zu bilden, sekundär zu einer saprotrophen Lebensweise übergang, wurde von HAHN (1996) diskutiert, wobei allerdings vornehmlich Fruchtkörpermerkmale zur Diskussion kamen. Durch die Besiedelung von Holz sind zwar Reduktionen von Fruchtkörperstrukturen denkbar. Wachstum an Stümpfen wird nämlich durch einen exzentrischen Stielansatz begünstigt (*Tapinella atrotomentosa*); bei Übergang auf höherliegendes Substrat, so z. B. abgestorbene Stämme, reichen auch pleurotoide Fruchtkörper aus, um die Sporenverbreitung zu gewährleisten (*Tapinella panuoides*), der Stiel kann reduziert werden; bei Wachstum auf Stamm- oder Astunterseiten kann sich der Hut zurückbilden und zu einer effuso-reflexen bis resupinaten Wachstumsweise führen. Sippen wie „*Paxillus*“ *curtisii* Berk. könnten einen solchen Übergang darstellen (siehe HONGO & IZAWA 1994: 141, merulioides Hymenium an der Ansatzstelle, mehrere Hutkanten werden ausgebildet, die an *Tapinella panuoides* erinnern). *Pseudomerulius aureus* wäre ein mögliches Endstadium der Fruchtkörperreduktion (Wachstum effuso-reflex mit nur sehr schwacher Hutkantenbildung). Daß *Tapinella panuoides* sich auch völlig resupinat zeigen kann, deutet auf die Möglichkeit einer solchen Entwicklung. SCHROETER (1889) bezeichnete diese Wuchsform von *T. panuoides* als *Paxillus acheruntius*.

Neben heute populären DNA-Sequenzdaten können freilich auch systematisch sehr wertvolle anatomische Merkmale für die Klärung von verwandtschaftlichen Beziehungen von *Paxillus* und *Tapinella* herangezogen werden. Als Merkmalsbereich, den HAHN (1996) noch nicht untersucht hatte, bietet sich die Organisationsweise im vegetativen Bereich, dem Mycel und der Rhizomorphen an. Sollten Reduktionen der Fruchtkörper erfolgt sein, so wäre es nicht nachvollziehbar, daß sich hochdifferenzierte Rhizomorphen zurückentwickeln. Denn sie besitzen eine besondere Aufgabe im Wasser- und Nährstofftransport und für die Ausbreitung. Auch ein Übergang zu saprotropher Lebensweise erklärt nicht, weswegen Errungenschaften in der Rhizomorphenorganisation wieder verloren gehen sollten, zumal auch generell saprotrophe Verwandtschaften und sogar Holzsaprotrophe hochorganisierte Rhizomorphen bilden, z. B. *Agaricus* L. (AGERER, comm. pers.).

Innerhalb der *Paxillaceae* (incl. *Coniophoraceae*) treten sowohl stipitat-pileaten Arten, wie *Paxillus involutus* (AGERER 1988), als auch Arten mit niedriger organisierten Fruchtkörpern (z. B. *Serpula lacrymans* (Wulf.) J. Schroet., FALCK 1912, LOHWAG 1941) mit hoch evolvierten Rhizomorphensystemen auf, worauf sich die Diskussion von HAHN (1996) stützt. Dies legt nahe, die dargestellte Reduktionsfolge als möglich anzusehen.

Die Rhizomorphen von *Paxillus involutus* und ihm nahestehenden Arten zeichnen sich durch die bei Boletales weit verbreitete Knotenbildung (RAIDL 1997) aus. Die Ontogenie dieser Knotenbildung von *Paxillus involutus* wurde erstmals von AGERER (1988) gezeigt. Dabei treten weitleumige, gefäßartige Hyphen in den Rhizomorphen auf, deren Septen häufig aufgelöst werden. Auch die Untersuchungen der Rhizomorphen der südamerikanischen Arten *Paxillus boletinoides* und *P. statuum* zeigten im Jugendstadium der Rhizomorphen Knoten, wengleich diese im Verlauf der weiteren Ontogenie durch Verschiebungen des Hyphenverlaufs undeutlicher werden (PALFNER, comm. pers., HAHN ined.). Auffällige Knotenbildungen und weitleumige, zentrale, gefäßartige Hyphen mit Septenaufösungen wurden auch bei *Coniophora arida* (Knoten: Abb 98a, Septenaufösungen: HAHN ined.)

festgestellt. Die Untersuchungen an *Tapinella atrotomentosa*, *T. panuoides* und *Pseudomerulius aureus* ergaben hingegen eine völlig andere Rhizomorphenorganisation: Knotenbildungen fehlen, die gefäßartigen Hyphen innerhalb der Rhizomorphe sind nur verhältnismäßig schmal und unregelmäßiger innerhalb der Rhizomorphe verteilt, Septenaufösungen treten jedoch auf (Abb. 96b). Die Bildung von Chlamydosporen ließ sich in Kultur nur in jungen Rhizomorphen von *T. atrotomentosa* (Abb. 91) und im freien Kulturmycel von *T. panuoides* (Abb. 94) nachweisen. Die auffälligen Mycelcystiden an der Oberfläche hochdifferenzierter Rhizomorphen und die für viele Boletales typischen, nestweise gehäuften, aufgeblähten Zellen (RAIDL 1997), die für *Paxillus* s. str. typisch sind und auch bei *Paxillus statuum* und *P. boletinoides* festgestellt wurden (Abb. 86a, HAHN ined., PALFNER ined.), fehlen der Gattung *Tapinella*.

Für *Tapinella* und *Pseudomerulius* sind keine Sklerotien bekannt. Innerhalb der übrigen *Paxillaceae* (s. l., incl. *Coniophoraceae*) treten Sklerotien jedoch bei verschiedenen Taxa auf: *Paxillus* s. str., *Paxillus boletinoides* (PALFNER, comm. pers.), *Boletinellus meruliioides* (Schwein.) Murr. [PANTIDOU 1961a, als *Gyrodon meruliioides* (Schwein.) Singer, COTTER & MILLER 1985], *Gyrodon lividus* (Abb. 104), *Hygrophoropsis aurantiaca* (Abb. 105, ANTIBUS 1989, CLÉMENÇON 1997a), *Leucogyrophana* Pouzar (GINNS 1976), *Phlebopus* (R. Heim) Singer (THOEN & DUCOUSSO 1989).

Ein weiterer wichtiger Unterschied zwischen *Tapinella* und *Paxillus* s. str. lieferte eine genauere Untersuchung der Lamellentrama. Die Lamellentrama von *Paxillus* s. str. ist typischerweise unidirektional aufgebaut und in Mediostratum und Lateralstrata differenziert (Abb. 19-23). Nur die Lateralstrata können hierbei etwas gelatinös sein. Die Lamellentrama bei *Tapinella atrotomentosa* und *T. panuoides* hingegen ist bidirektional aufgebaut (Abb. 24-27) und nicht gelatinös (allerdings quellen die Zellwände in KOH sehr deutlich auf). Neben dem gewöhnlichen Hyphenverlauf in Richtung Hutfleisch zur Lamellenschneide treten auch Hyphenbündel auf, die parallel zur Lamellenschneide streichen (Abb. 25, 27). Dieser Organisationstyp tritt nach CLÉMENÇON (1997a) vor allem bei omphalinoideen Vertretern der Agaricales (*Gerronema* Singer, *Phytoconis* Bory, *Haasiella* Kotl. & Pouzar und *Chrysomphalina* Clémenton) auf. Auch bei *Lyophyllum decastes* (Fr.) Singer ist nach CLÉMENÇON (l. c.) in der Nähe der Schneide ein bidirektionaler Aufbau der Lamellentrama bekannt. Bei Vertretern der Boletales wurde dies bislang noch nicht beobachtet. Auch innerhalb der Agaricales ist dieser Typ eher die Ausnahme.

Eine direkte Abwandlung des Lamellentramatyps von *Tapinella* aus der unidirektionalen Trama von *Paxillus* s. str. ist prinzipiell denkbar, da die längsverlaufenden Hyphenbündel von *Tapinella* nur über kurze Strecken ausgeprägt sind und sich immer wieder in die vornehmliche Verlaufsrichtung einordnen (Abb. 25, 27), auch ist die Trama junger Lamellen noch unidirektional und schwach divergierend (SINGER 1964, HAHN ined.). Erst im Verlauf des Alterns wird die Lamellentrama immer mehr untermischt, und einzelne Hyphen ändern ihre Laufrichtung parallel zur Lamellenschneide. Eine unidirektionale, divergierende Lamellentrama wird nach CLÉMENÇON (1997a: 661) als eine Fortsetzung des Primordialstadiums verstanden, ist somit als ursprünglicher Typ aufzufassen. Ein Jugendstadium dieses Typs ist daher auch für *Tapinella* nicht verwunderlich. Eine Homologie mit der Lamellentrama von *Paxillus* s. str. ist somit nicht zu folgern. Zudem spricht die durchgehend aus in KOH stark quellenden Hyphenwänden aufgebaute Lamellentrama bei *Tapinella*, die auch nicht deutlich in Mediostratum und Lateralstrata differenziert ist, gegen eine unmittelbare Verwandtschaft zwischen *Paxillus* und *Tapinella* (bei *Paxillus* s. str. können nur die Lateralstrata bisweilen gelatinös werden). Auch das Fehlen eines Caulohymeniums bei beiden *Tapinella*-Arten macht wahrscheinlich, daß die Fruchtkörper von *Tapinella* und *Paxillus* s. str. konvergent entstanden.



Wegen all dieser Argumente (Lamellenaufbau, Chlamydosporen, Caulohyemenium etc.) ist es ungleich wahrscheinlicher, *Tapinella* und *Paxillus* s. str. gründeten auf unabhängigen Parallelentwicklungen. Möglicherweise zählt auch *Pseudomerulius aureus* zu der näheren Verwandtschaft von *Tapinella*. Die an den Substrat- und Rhizomorphenhyphen auftretenden dünnen Auswüchse (Abb. 96a), die sehr den auch von *T. panuoides* gebildeten Hyphenauswüchsen (Abb. 93) ähneln, sprechen zumindest dafür. Auch quellen hier die Hyphenwände der Hymenophoraltrama stark in KOH, der Aufbau ist jedoch völlig irregulär, keinerlei Vorzugsrichtung ist erkennbar (Abb. 28).

Die Organisationsstufe stipitat-pileater Fruchtkörper mit Lamellenbildung von *Paxillus* und *Tapinella* ist somit als Konvergenz aufzufassen. Eine morphologische Ableitung von *Tapinella* durch Reduktion der Fruchtkörper aus *Paxillus* s. str. ähnlichen Vorfahren ist auszuschließen. Dies wird auch durch jüngere molekularbiologische Ergebnisse gestützt (JAROSCH in litt.).

Die begründete Annahme, die Fruchtkörper von *Tapinella* und *Paxillus* s. str. seien konvergente Bildungen, schließt auch die Möglichkeit aus, *Paxillus* s. str. hätte sich erst in jüngerer Zeit aus *Tapinella* entwickelt, da bis auf das makroskopische Erscheinungsbild kaum Gemeinsamkeiten zwischen diesen beiden Gattungen gefunden werden können. Als weiterer morphologischer Unterschied zu *Paxillus* s. str. sind die bei *Tapinella* stark dextrinoiden Sporen zu nennen. Phylogenetisch ist dies jedoch kaum deutbar, da dies auch bei höherentwickelten Taxa (*Paxillus boletinoides* und *P. statuum*, unter den corticioiden Vertretern auch bei *Coniophora*) der Fall ist. Zudem sind auch die Sporen von *Paxillus* s. str. schwach dextrinoid. Interessanterweise sind die Sporen von *Pseudomerulius aureus* gar nicht dextrinoid.

Die primitive Rhizomorphenorganisation von *Tapinella* legt nahe, dieses Taxon sehr basal innerhalb eines hypothetischen Stammbaumes der Boletales anzusiedeln. *Tapinella* könnte somit die Schwestergruppe zu den übrigen Paxillaceen bilden. Hierfür müssen jedoch Synapomorphien von *Tapinella atrotomentosa* und *T. panuoides* gefunden werden, die eine nahe Verwandtschaft dieser beiden Arten untereinander begründen.

Der eigentümliche, bidirektionale Aufbau der Lamellentrama bei *Tapinella atrotomentosa* und *T. panuoides* ist hierbei besonders zu gewichten. Die gleiche Ausprägung von Hutdeckschicht und Stielbekleidung (z. B. Vergleich von Abb. 11 und 59) bei *Tapinella* wird hierbei ebenfalls als Autapomorphie der Gattung *Tapinella* gesehen, zudem bei den meisten Vertretern der Boletales mit stipitat-pileaten Fruchtkörpern ein Caulohyemenium auftritt. Außerdem kommen bei *Tapinella atrotomentosa* und *T. panuoides* Chlamydosporen in Kultur vor (Abb. 91, 94), ein innerhalb der Boletales selten auftretendes Merkmal; Chlamydosporenbildung ist dennoch bei anderen Vertretern der Boletales bekannt, so z. B. bei *Coniophora* (GINNS 1982), *Buchwaldoboletus hemichrysus* (Berk. & Curt.) Pilát [PANTIDOU 1961b, als *Phlebopus sulphureus* (Fr.) Singer], *Gomphidius roseus* (Fr.) Karst. (AGERER 1990, 1991b), *Rhizopogon vinicolor* A.H. Smith (MÜLLER & AGERER ined.) und *Truncocolumella citrina* (LUOMA & EBERHART 1996). Die Bildung von Chlamydosporen erfolgte somit innerhalb der Boletales mehrfach konvergent. Auch das Vorkommen von einfachen Septen (bei *Tapinella* im Basismycel, z. B. Abb. 90a, 91, 93, bei *Coniophora* auch im Fruchtkörper, siehe z. B. GINNS, 1982) wie auch das Auftreten von Doppelschnallen sind mehr als einmal entwickelt worden (Doppelschnallen z. B. bei *Phanerochaete* P. Karst., siehe JÜLICH 1984).

NILSSON & GINNS (1979) sprechen sich gegen eine nahe Verwandtschaft von *Tapinella atrotomentosa* und *T. panuoides* aus, da sich die beiden Arten hinsichtlich ihres Braunfäuletyps unterscheiden: *T. panuoides* ist im Gegensatz zu *T. atrotomentosa* in der Lage, freie Cellulose abzubauen. Dieses Verhalten wurde in Kultur auf cellulosehaltigem Nährboden („Wallseth and ball-milled cellulose“) getestet. Die erhobenen morphologischen

Daten stützen dies jedoch nicht, sondern untermauern einen monophyletischen Ursprung der Gattung *Tapinella*.

Auch molekularbiologische Untersuchungen zeigen die Gattung *Tapinella* als Monophylum (FISCHER 1995), jedoch wurde sie nur mit drei weiteren Arten verglichen [*Paxillus involutus*, *P. rubicundulus* und *Leucogyrophana olivascens* (Berk. & Curt.) Ginns & Weresub ], was eine sichere Deutung erschwert. JAROSCH (in litt.) hingegen verglich 23 Taxa der *Paxillaceae* mehrerer Kontinente, unter Berücksichtigung corticioider Gattungen wie *Coniophora*, *Jaapia* Bres. und *Leucogyrophana*, sowie von zwei Arten als Außengruppe (*Boletinus cavipes* (Opat.) Kalchbr. und *Suillus viscidus* L.: Fr.) mit Hilfe von Restriktionsdaten des PCR-Produktes LROR/LR7. Auch hierbei standen die beiden Vertreter von *Tapinella* basal als Schwestergruppe zu allen anderen Taxa, obgleich sie sich untereinander auch nicht ähnelten. Die Sequenzierung (PCR-Produktes LROR-LR5) von 900 Basenpaaren wurde unter Einbeziehung weiterer Arten verschiedener Familien und Ordnungen mit Schwerpunkt *Paxillaceae* (18 Taxa) durchgeführt (JAROSCH l. c.). Hierbei bildete *Tapinella* ein Monophylum, wiederum als basalste Schwestergruppe zu allen übrigen *Paxillaceae*.

### 13. Schlüssel der Gattung *Paxillus* s. l. in Europa und Nordamerika:

Die Erstellung des Schlüssel erfolgte aufgrund der in dieser Studie des *Paxillus-involutus*-Formenkreises ermittelten Ergebnisse und durch Quellenauswertung. Hierbei wurde folgende Literatur berücksichtigt: PEGLER & YOUNG (1981), Pilat (1955), SCHMIDT (1990), SINGER (1937, 1949), ŠUTARA (1991b) und SZCZEPKA (1987). Aufgrund der makroskopischen Ähnlichkeit von *Pseudomerulius aureus* mit resupinaten bzw. effuso-reflexen Formen von *Tapinella panuoides* wird auch *Ps. aureus* mit ausgeschlüsselt.

- 1 Hymenialcystiden vorhanden; Ektomykorrhizapilze.....2
- 2 Hut auch alt rein weiß bis schmutzig creme-weißlich, Hutdeckschichthyphen stark gelatinös, z. T. von Gelscheiden umhüllt.....*Paxillus albidulus*
- 2\* Hut alt deutlich gefärbt, ockerbraun, rostbraun, braunfuchsig, rotbraun, tabakbraun, höchstens jung blaß pigmentiert, jedoch nie rein weiß; Hutdeckschichthyphen nicht bis allenfalls schwach gelatinös.....3
- 3 Frisches Sporenpulver ohne ausgeprägte gelbe Komponente, dunkel rotbraun, weinrötlich braun bis sehr dunkel schokoladenbraun.....4
- 4 Fruchtkörper von Jugend an dunkel pigmentiert, rostbraun bis tabakbraun, sehr groß werdend (bis 400 mm Durchmesser), Hutdeckschichthyphen 4,5-8 µm (meist 4-5 µm) breit, Mycelcystiden auffällig gestielt-kopfig; Vorkommen auf lehmigem, tiefgründigem Boden in Baumschule, nur von Typuslokalität bekannt.....*Paxillus obscurosporus*
- 4\* Fruchtkörper jung sehr blaß pigmentiert, erst später dunkler bräunlich; Fruchtkörper robust (bis 200 mm Durchmesser), Hutdeckschichthyphen sehr schmal, 2-4,5 µm breit, Mycelcystiden noch ungenügend bekannt; auf sandigen, sauren Böden, auch in Parkanlagen; USA (Michigan), Canada (Nova Scotia).....*Paxillus vernalis*
- 3\* Frisches Sporenpulver mit gelber Komponente, hell rost-ockerbraun.....5
- 5 Mittlere Sporenlänge kleiner als 7,8 µm; Fruchtkörper meist mit im Verhältnis zur Hutbreite zierlichem Stiel, dieser zur Basis hin verjüngt; Hutoberfläche mit feinen, dunklen, radial eingewachsenen Fasern oder mit angepreßten Schuppen und dann häufig mit rötlichen Farbtönen; Lamellen bereits jung deutlich gelb gefärbt, mit einem warmen, zu Goldgelb tendierendem Reflex; Mykorrhizapilz mit *Alnus incana* und *Alnus glutinosa*; sowohl auf sauren Böden wie auch auf sehr kalkreichen, z. B. Kalkschotterfluren.....*Paxillus rubicundulus*
- 5\* Mittlere Sporenlänge über 7,8 µm, Stiel im Verhältnis zur Hutbreite meist robust, zur Basis hin nicht verjüngt; Hutoberfläche ohne radiale, eingewachsene Fasern; meist ohne angepreßte Schuppen; wenn Hut doch

- schuppig aufreißend, dann erst sehr alt mit roten Farbtönen; Lamellen jung blaß creme-gelblich, wenn kräftiger gelb, dann mit kaltem, zu zitronengelb tendierendem Reflex; Mykorrhizapilze verschiedener Laub- und Nadelbäume, gewöhnlich nicht mit *Alnus* assoziiert..... 6
- 6 Sklerotien winzig, 0,1-0,4 (0,5) mm, kugelförmig, Hyphen der Rhizomorphenoberfläche fein punktiert; Fruchtkörper mittelgroß, selten 150 mm Hutdurchmesser erreichend; Stiel zylindrisch, langgestreckt; Lamellen jung sehr blaß creme-ockerlich, nie kräftig gelb gefärbt; keine roten Exsudatstropfen an Stielbasis und Basismycel ausscheidend; nur an sauren Standorten .....*Paxillus involutus* s. str.
- Zu folgenden zum *P. involutus*-Formenkreis gehörenden Sippen sind die Sklerotien noch nicht bekannt:  
 Unter *Castanea sativa*, Hut mit auffälliger Orangerotkomponente.....*Paxillus* aff. *involutus* 1  
 Unter *Nothofagus* spp. im gemäßigten Südamerika, Hut mit weniger deutlicher Rotkomponente.....*Paxillus* aff. *involutus* 2  
 Weitere Sippen, so z. B. *Paxillus involutus* s. l., z. B. unter *Salix repens* sind noch zu klären.
- 6\* Sklerotien größer, 0,8-2 mm, oval bis unregelmäßig geformt, Hyphen der Rhizomorphenperipherie mit bis zu 1,5 µm großen kristallartigen Auflagerungen; Fruchtkörper groß und sehr robust, gedrungen, häufig bis 200 mm Hutdurchmesser erreichend; Stiel meist sehr kurz, gedrungen, bisweilen fast reduziert, basal deutlich ausspitzend, verjüngt; Lamellen jung häufig mit auffälligem, kühlem, zitronengelbem Ton; Rote Exsudatstropfen an der Stielbasis und im Basismycel ausscheidend; an Parkstandorten, nicht auf saure Böden beschränkt.....*Paxillus validus*
- Unter *Betula pendula*, Parkstandort, Pseudoparenchym der Sklerotientrama mit zahlreichen, den Zellwänden assoziierten Kristallen.....*Paxillus* aff. *validus*
- 1\* Hymenialcystiden fehlend; saprotrophe lignicole Arten oder Ektomykorrhizapilze.....7
- 7 Sporen klein, kürzer als 8 µm; meist an Holz, selten am Boden.....8
- 8 Stiel deutlich entwickelt, dunkel braun oder violettlich filzig-zottig behaart, meist an morschen Nadelholzstümpfen fruktifizierend, aber auch am Boden.....9
- 9 Lamellentrama violett, in NH<sub>4</sub>OH kräftig indigoblau; Stiel braunviolett behaart, Hut dunkel schuppig auf hellerem Grund, Sporen 6-7 µm lang.....  
 .....“*Paxillus*“ *polychrous*
- 9\* Lamellentrama gelb, in NH<sub>4</sub>OH nicht indigoblau; Stiel einheitlich braunschwarz behaart, Hut fein filzig, einheitlich braun gefärbt, Sporen 5-6 µm lang.....  
 .....*Tapinella atrotomentosa*
- 8\* Stiel fehlend oder deutlich reduziert, nicht filzig-zottig behaart, rein lignicole, saprotrophe Arten.....10
- 10 Stiel völlig fehlend, Sporen nicht dextrinoid, sehr schmal, bis max. 2,5 µm breit.....11

- 11 Fruchtkörper nahezu resupinat, Hutkanten bis 5 mm, Hymenium rein meruloid, Geruch unauffällig, Sporen sehr schmal, 2,9-4,1 x 1,1-2,0 µm .....  
.....*Pseudomerulius aureus*
- 11\* Fruchtkörper meist deutliche Hutkanten bildend, an *Tapinella panuoides* erinnernd, Hymenium am resupinaten Teil meruloid, an Hutkanten Lamellen bildend, Geruch sehr stark, aufdringlich süßlich, Sporen 3-4,5 x 1,5-2,5 µm (Dextrinoidie der Sporen nicht geklärt).....“*Paxillus*“ *curtisii*
- 10\* Stiel meist vorhanden, jedoch häufig sehr reduziert, selten Fruchtkörper völlig resupinat, Sporen stark dextrinoid, 3-4 µm breit (wenn Sporen sehr schmal und Fruchtkörper mit aufdringlichem, süßlichem Geruch siehe 11\*).....12
- 12 Fruchtkörper völlig stiellos, resupinat bis schüsselförmig, an Arten der Gattung *Pseudomerulius* erinnernd, Lamellen häufig meruloid, unter Lichtausschluß an Totholz fruktifizierend, z. B. in Bergwerken, in Kellern etc..  
.....*Tapinella panuoides* fm. *acheruntius*
- 12\* Fruchtkörper nicht völlig resupinat; seitlingsartige Hüte bildend, diese entweder direkt oder zumeist mit kurzem, lateral sitzendem Stiel am Substrat angewachsen.....13
- 13 Hut und Stiel mit violetten Farbtönen, Basismycel kräftig violett gefärbt oder cremegelb.....*Tapinella panuoides* var. *ionipus*
- 13\* Hut und Stiel ohne violette Farbtöne, Basismycel nie violett gefärbt.....  
.....*Tapinella panuoides* var. *panuoides*
- 7\* Sporen größer, über (9,5) 10-11,7 (13) µm lang; bodenbewohnend (Mykorrhizapilz von *Pinus*?).  
.....*Paxillus zerovae*

Folgende Umkombinationen sind durch die Anerkennung der Gattung *Tapinella* nötig:

*Tapinella panuoides* var. *ionipus* (Quél.) Ch. Hahn comb. nov.

Basionym: *Paxillus ionipus* Quélet „1887“, 1888, Bull. Assoc. France pour l'Avancement des Sciences: 588.

*Tapinella panuoides* var. *panuoides* fm. *acheruntius* (Humboldt ex J. Schroet.) Ch. Hahn comb. nov.

Basionym: *Paxillus acheruntius* Humboldt ex Schroeter 1889 in Cohn: Kr.-Fl. von Schlesien, 3. Bd., 1. Hälfte, Pilze, p. 515.

Bemerkungen:

„*Paxillus*“ *acheruntius* wird nur als resupinate bis glockenförmig angeheftete Wuchsform unter Lichtausschluß (z. B. in Bergwerken, siehe SCHROETER 1889 und Abbildung bei LOTSY 1907: 717) angesehen und ist wohl nicht genetisch fixiert. Ein eigener Rang dieses Taxons auf Varietätsrang erscheint daher nicht sinnvoll.

„*Paxillus*“ *ionipus* unterscheidet sich von *Tapinella panuoides* nur hinsichtlich des violetten Basalmycels, eines violett gefärbten Stielfilzes und selten auch durch violette Farbtöne am Hut (im Übergangsbereich vom Stiel zum Hut). Wie auch KRIEGLSTEINER (1982) feststellt, schwankt die Intensität der violetten Färbung und es gibt Übergänge zu *Tapinella panuoides* s. str. Eine Trennung dieser zwei Taxa auf Artniveau ist somit kaum zu begründen. Die Anerkennung der Gattung *Tapinella* macht die Umkombination hingegen nötig.

## 14. Statistische Auswertung der Sporenmessungen:

Die Frage, ob es möglich ist, *Paxillus rubicundulus* von *Paxillus involutus* agg. nur anhand von getrocknetem Material ohne vorhandene Rhizomorphen und ohne begleitende Beschreibung der Frischmerkmale eindeutig zu trennen, ist für Aufarbeitungen älterer Herbarbelege wichtig. Da *Paxillus rubicundulus* durch kleinere Sporen ausgezeichnet ist, scheint dies bereits allein durch die Sporenmaße möglich zu sein. Die übliche Bestimmungsliteratur (z. B. MOSER 1983, KALLIO & HEIKKILÄ 1992) stützt dies. Auch SZCZEPKA (1987) kommt in seiner ausführlichen Studie über *Paxillus rubicundulus* zu diesem Ergebnis. BRESINSKY (1996) hingegen diskutiert diese Möglichkeit kritisch, da die Sporenmaße bei verschiedenen Kollektionen stark zu streuen scheinen.

Die Sporenmaße bieten auch bei sehr schlecht erhaltenem Herbarmaterial eine vergleichsweise einfach reproduzierbare Meßgröße. Aus diesem Grund ist die Klärung der Verlässlichkeit dieses Merkmals von großem Interesse. Daher wurde der Versuch unternommen, eine statistische Auswertung der Sporenmaße vorzunehmen. Es wird hierbei versucht, *Paxillus involutus* s. str. und *Paxillus rubicundulus* voneinander zu trennen.

Grundlage dafür sind die in der vorliegenden Studie vorgenommenen Sporenmessungen (1383 Sporen von *P. involutus* und 1322 Sporen von *P. rubicundulus*). Die Sporen wurden jeweils von mehreren Aufsammlungen unterschiedlicher Standorte erfaßt, um die Schwankung der Maße abschätzen zu können. Die statistische Auswertung bezieht sich dabei auf die Meßgröße Sporenlänge. Die Sporenbreite differiert im Vergleich zur Meßgenauigkeit nur verhältnismäßig wenig und ist daher nicht so gut geeignet.

Folgende Annahme wurden getroffen:

Alle auftretenden Verteilungen, d. h. die der mittleren Sporenlängen einer Art und der tatsächlichen Sporenlängen je Standort sind normalverteilt. Hierbei ist jeweils der Erwartungswert  $\mu$  wie auch die Standardabweichung  $\sigma$  unbekannt.

*Paxillus rubicundulus* wird im folgenden als Art A, *P. involutus* als Art B bezeichnet. In den Formeln werden die entsprechenden Größen mit A bzw. B indiziert. Die Sporenlängen von Art A werden a genannt, b die von Art B.

Zunächst müssen die Konfidenzintervalle für den Erwartungswert  $\mu_A$  der mittleren Sporenlänge zum Niveau  $1-\alpha$  (mit der Irrtumswahrscheinlichkeit  $\alpha$ ) der Art A und  $\mu_B$  zum Niveau  $1-\alpha$  der Art B bestimmt werden. Hierzu werden zuerst die arithmetischen Mittel der Sporenlängen der einzelnen Aufsammlungen berechnet. Anhand dieser Ergebnisse und der Streuung der mittleren Sporenlängen aus den einzelnen Aufsammlungen werden die jeweiligen Konfidenzintervalle bestimmt. Hierbei wird angenommen, daß auch die mittleren Sporenlängen der einzelnen Aufsammlungen normalverteilt sind (siehe unter Annahme). D. h. der Standort (Boden, Mykorrhizapartner etc.) darf keinen Einfluß auf die Meßgröße Sporenlänge besitzen, da ansonsten hierdurch die Gesamtheit der einzelnen Mittelwerte nicht mehr normalverteilt wäre.

Das Konfidenzintervall für  $\mu_A$ :

Bilde jeweils für jede Aufsammlung das arithmetische Mittel der Sporenlänge a:

$$\underline{a}_i := \frac{1}{n_i} \sum_{l=1}^{n_i} a_l$$

i ist hier der Index für die jeweilige Aufsammlung ( $i \in \mathbb{N}$  mit  $i = 1$  bis  $r$ ,  $r :=$  Anzahl der Kollektionen).

Das arithmetische Mittel aller (mittleren) Sporenlängen  $\underline{a}_i$  der  $r$  Kollektionen wird gebildet als:

$$\underline{\mu}_A := \frac{1}{r} \sum_{i=1}^r \underline{a}_i$$

Da die Standardabweichung  $\sigma$  bzw. die Varianz  $\sigma^2$  der (wahren) Sporenlängenverteilung dieser Art nicht bekannt ist, muß sie durch einen Schätzer  $\hat{\delta}_{A,r}^2$  der (wahren) Varianz angenähert werden als (nach LEHN & WEGMANN 1992: 109, Satz 3.5.ii.):

$$\hat{\delta}_{A,r}^2 := \frac{1}{r-1} \sum_{i=1}^r (\underline{a}_i - \underline{\mu}_A)^2$$

Dann ist

$$I_{\mu_A, \alpha}(\underline{a}_1, \dots, \underline{a}_i, \dots, \underline{a}_r) := [\underline{\mu}_A \pm t_{r-1, 1-(\alpha/2)} \cdot (1/r)^{1/2} \cdot (\hat{\delta}_{A,r}^2)^{1/2}]$$

ein Konfidenzintervall für den Erwartungswert der Sporenlänge bei Pilz A (*P. rubicundulus*), (siehe auch LEHN & WEGMANN 1992: 125) bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von  $\alpha$ . Den Wert von  $t$  entnimmt man Tabellen für die  $t$ -Verteilung (siehe z. B. ZÖFEL 1988).

Analog wird für Pilz B (*P. involutus*) das arithmetische Mittel  $\underline{b}_j$  der einzelnen Aufsammlungen berechnet. Daraus wird wiederum entsprechend  $\underline{\mu}_B$  ermittelt und es wird ein Schätzer  $\hat{\delta}_B^2$  für die Varianz eingeführt. Nun wird auch für Pilz B ein Konfidenzintervall für den Erwartungswert der Sporenlänge angegeben:

$$I_{\mu_B, \alpha}(\underline{b}_1, \dots, \underline{b}_j, \dots, \underline{b}_s) := [\underline{\mu}_B \pm t_{s-1, 1-(\alpha/2)} \cdot (1/s)^{1/2} \cdot (\hat{\delta}_{B,s}^2)^{1/2}]$$

mit  $j \in \mathbb{N}$  mit  $j = 1$  bis  $s$ ,  $s :=$  Anzahl der Kollektionen.



Es muß nun entschieden werden, ob das Kriterium der mittleren Sporenlänge überhaupt zur Trennung der beiden Arten A und B verwendet werden kann:

Es muß für alle  $\underline{a}_i$  und alle  $\underline{b}_i$  gelten, daß  $\underline{a}_i < \underline{b}_i$ , da sonst eine sichere mögliche Unterscheidung der beiden Arten A und B aufgrund der mittleren Sporenlänge nicht immer möglich ist. Das heißt, keine einzige Kollektion von *P. rubicundulus* darf eine mittlere Sporenlänge aufweisen, die größer wäre, als die kleinste bei *P. involutus*. Dies ist bei den ermittelten Sporenlängen der einzelnen Kollektionen von *P. involutus* und *P. rubicundulus* der Fall.

Nun werden die beiden Konfidenzintervalle  $I_{\mu A, \alpha A} =: [p, q]$  und  $I_{\mu B, \alpha B} =: [f, g]$  betrachtet. Es lassen sich zwei Fälle unterscheiden:

1.  $q < f \Rightarrow$  Pilz A läßt sich von Pilz B trennen.
2.  $q > f \Rightarrow$  Pilz A läßt sich auf dem Niveau  $\alpha$  nicht von Pilz B trennen.

Im Fall 2 müßte als Abhilfe  $q$  und  $f$  durch die Wahl von größerem  $\alpha$  so weit verschoben werden, daß für die resultierenden  $q'$ ,  $f'$  gilt:  $q' < f'$ .

Für *P. involutus* und *P. rubicundulus* tritt Fall 1 ein.

Zusätzlich wird nun die kleinste Anzahl der zu messenden Sporenlängen (Stichprobenlänge  $k$ ) ermittelt, anhand deren Mittelwert die beiden Arten A und B auf dem Fehlerniveau  $\alpha$  eindeutig zu trennen sind. Dies ist die minimale Anzahl von Sporen, die man als Anwender ausmessen muß, um Art A bzw. B aufgrund des Mittelwertes der Sporenlänge mit einer Sicherheit von  $1-\alpha$  bestimmen zu können (z. B. 99,9% bei  $\alpha_c = 0,001$ ).

1. Schritt: Es müssen die Schätzer für die Varianz **für alle Kollektionen** gebildet werden:

$$s_{\sigma^2; a_i; n_i}^2 := \frac{1}{n_i - 1} \sum_{h=1}^{n_i} (a_h - \underline{a}_i)^2 \quad \text{für alle } i$$

und analog

$$s_{\sigma^2; b_j; n_j}^2 := \frac{1}{n_j - 1} \sum_{h=1}^{n_j} (b_h - \underline{b}_j)^2 \quad \text{für alle } j$$

2. Schritt: Es werden nach LEHN & WEGMANN (1992: 126, SATZ 3.27.) die Obergrenzen der Konfidenzintervalle für  $\sigma_{a_i}^2$  und  $\sigma_{b_j}^2$  für alle  $i, j$  auf dem Konfidenzniveau  $1-\alpha$  bestimmt:

$$\max I_{\sigma_{a_i}^2}(a_{1i}, \dots, a_{ni}) = \frac{(n_i - 1) \cdot s_{\sigma_{a_i}^2/n_i}}{\chi_{n_i - 1; \alpha/2}^2} =: \sigma_{a_i}^2 \quad \text{für alle } i$$

analog

$$\max I_{\sigma_{b,j}^2}(b_{1j}, \dots, b_{nj}) = \frac{(n_i-1) \cdot s_{\sigma_{a,i}/\eta_i}}{\chi^2_{n_i-1; \alpha/2}} =: \sigma_{b,j}^2 \quad \text{für alle } j.$$

D. h. es wird je Standort ein Konfidenzintervall für die Varianz dieses Standortes bestimmt. Von diesen betrachten wir nur die Obergrenze als ungünstigsten Fall; die Werte für die jeweiligen  $\chi^2_n$  entnimmt man Tabellen der  $\chi^2_n$ -Verteilung von HELMERT und PEARSON (siehe z. B. ZÖFEL 1988).

3. Schritt: Um von dem ungünstigsten Fall auszugehen wird nun für beide Arten das größte überhaupt aufgetretene  $\sigma^2$  für die weitere Rechnung verwendet:

$$\text{Setze } \sigma_A^2 = \sigma_B^2 := \max \{ \sigma_{a,i}^2, \sigma_{b,j}^2 \} \text{ für alle } i, j$$

4. Schritt: Bestimmung der minimalen Stichprobenlänge k:

Der Gaußtest (LEHN & WEGMANN 1992: 132) liefert als Signifikanz-Wahrscheinlichkeit p für die gesamte mittlere Sporenlänge  $\mu$  hinsichtlich der Entscheidungsgröße  $\underline{x}_k$  (arithmetisches Mittel)

$$P_{\mu_A}(\underline{x}_k \geq (\mu_B + \mu_A) / 2) = \alpha_c$$

zudem ist

$$P_{\mu_A} \left( \frac{k^{1/2}}{\sigma_A^2} (\underline{x}_k - \mu_A) \geq u_{1-\alpha/2} \right) = \alpha_c$$

$u_{1-\alpha/2}$  ist die obere Schranke der  $N(0,1)$ -Verteilung zum Niveau  $\alpha$  ( $u_{1-\alpha/2}$  wird als das  $1-\alpha/2$ -Quantil der  $N(0,1)$ -Verteilung bezeichnet (siehe LEHN & WEGMANN 1992: 130).

$$\text{mit } \mu_B := \min I_{\mu_B, \alpha_B} \text{ und } \mu_A := \max I_{\mu_A, \alpha_A}$$

Die Entscheidung für Art A oder Art B wird anhand der oberen Grenze des Konfidenzintervalles für  $\mu_A$  (da Art A die kleineren Sporen aufweist) und der unteren Grenze des Konfidenzintervalles für  $\mu_B$  (da Art B größere Sporen besitzt) getroffen, indem man die Mitte dieser beiden Grenzen wählt. Liegt das vom Bestimmer gefundene arithmetische Mittel der Sporenlänge über diesem Wert, so ist das Bestimmungsergebnis Art B, liegt er darunter, so ist es Art A. Um mit der Sicherheit  $1-\alpha$  die Determination der Art anhand dieses Entscheidungskriteriums durchführen zu können, müssen mindestens k Sporen vermessen werden.

k erhält man aus dem Gauß-Test, indem man  $\underline{x}_k$  durch  $(\mu_B + \mu_A) / 2$  ersetzt:

$$\Rightarrow \frac{k^{1/2}}{\sigma_A^2} \left( \frac{\mu_B + \mu_A}{2} - \mu_A \right) \geq u_{1-\alpha/2}$$

$$\Rightarrow k \geq \left( \frac{\sigma_A^2 \cdot u_{1-\alpha/2}}{(\mu_B - \mu_A) / 2} \right)^2$$

Mißt der Bearbeiter nun mindestens  $k$  Sporen zufällig aus und bildet das arithmetische Mittel dieser Meßwerte, so kann er mit der Sicherheit  $1-\alpha$  davon ausgehen, anhand dieses Mittelwertes die Art richtig zu bestimmen, wenn die Sporenlängen wirklich normalverteilt sind.

Durchführung der Rechnung anhand der Sporenmessungen von *Paxillus involutus* und *Paxillus rubicundulus*:

Es wird von einer gewünschten Genauigkeit von 99,9% ausgegangen ( $\alpha=0,1\%$ ).

Die arithmetischen Mittel der einzelnen Aufsammlungen sind in Tab. 5, 6 aufgeführt. Es ergibt sich als mittlere Sporenlänge  $\underline{\mu}$  über alle Messungen für

*Paxillus rubicundulus*:  $\underline{\mu}_A=6,99\mu\text{m}$ ,

und für

*Paxillus involutus*:  $\underline{\mu}_B=8,57\mu\text{m}$ .

Die Entscheidungslänge ist das arithmetische Mittel dieser beiden Werte ( $7,78\mu\text{m}$ ).

Für den Schätzer der Varianz  $\sigma^2$  ergeben sich für *P. rubicundulus*  $s^2=0,12$  und für *P. involutus*  $s^2=0,18$ .

Die Konfidenzintervalle für den Erwartungswert  $\mu$  der Sporenlänge sind somit

$[6,99\pm 0,29\mu\text{m}]$  für *P. rubicundulus*

und

$[8,57\pm 0,28\mu\text{m}]$  für *P. involutus*.

Die Obergrenze des Intervalls für *P. rubicundulus* ( $7,28\mu\text{m}$ ) liegt deutlich unter der Untergrenze des Intervalls für *P. involutus* ( $8,29\mu\text{m}$ ). Eine Trennung der beiden Arten anhand der Sporenlängen ist also möglich.

Die Berechnung der Schätzer der Varianzen für jede einzelne Kollektion ergab als größten Wert für

$\sigma_A^2=0,44\mu\text{m}^2$  für *P. rubicundulus* und

$\sigma_B^2=1,74\mu\text{m}^2$  für *P. involutus*.

Es wird nun wie oben erklärt der größere Wert für die Rechnung verwendet. Mit  $u_{1-\alpha/2}=3,09$  (LEHN & WEGMANN 1992: 193) für  $\alpha=0,1\%$  ergibt sich folglich für die Mindestanzahl der zu messenden Sporen

$$k \geq 47.$$

Mißt man also mindestens 47 Sporen aus, so ist die Entscheidung für *Paxillus rubicundulus*, wenn die mittlere gemessene Sporenlänge unter  $7,78 \mu\text{m}$  liegt (bzw. für *P. involutus*, wenn sie über  $7,78 \mu\text{m}$  liegt) mit einer Sicherheit von 99,9% richtig.

Es müssen jedoch die mit dieser Rechnung verbundenen Probleme angesprochen werden. Die ganzen Betrachtungen stehen und fallen damit, ob die Sporenlänge normalverteilt ist oder nicht. So geht CLÉMENÇON (1997b) von der Normalverteilung dieser Meßgröße aus. Sollte dies wirklich der Fall sein, so kann beispielsweise das Sporenvolumen nicht mehr ohne weiteres als normalverteilt angenommen werden. Entsprechend gilt in diesem Fall auch der Umkehrschluß. Sollten nicht die Sporenmaße, sondern das von der Basidie an die Sporen abgegebene Gesamtvolumen um einen Mittelwert normalverteilt schwanken, wäre die obige Rechnung hinfällig. Zur Kontrolle könnte man die selbe Rechnung aber auch anhand des Volumens vornehmen, aber hier ist eine Trennung der Arten nicht möglich, da sich die einzelnen arithmetischen Mittel überlappen. Dies ist der Fall, obwohl im Gesamtdurchschnitt das Volumen von *Paxillus involutus* fast doppelt so groß ist wie von *P. rubicundulus*.

Eine leichte Abweichung von der Normalverteilung bei den Sporenlängen könnte nach den erhobenen Daten vorliegen. Es fällt auf, daß Ausreißer nach oben meist weiter streuen als Ausreißer nach unten. Hier kommt ein Problem zum Tragen, daß bislang vernachlässigt wurde. In Wirklichkeit treten vier verschiedene „Sporenpopulationen“ bei einer Art auf. Sporen von viersporigen Basidien sind bei *Paxillus* hauptsächlich vorhanden, aber es gibt, wenn auch viel seltener, auch drei-, zwei- und einsporige Basidien (siehe z. B. Abb. 37). Es kann aber nicht einfach a priori davon ausgegangen werden, daß auch die Sporen von abnormalen Basidien sich wie Sporen von viersporigen Basidien verhalten. Würde man als Arbeitshypothese davon ausgehen, daß das Volumen, welches die Basidie in die Sporen abgibt, gleich sei, so wären z. B. Sporen von zweisporigen Basidien im Durchschnitt doppelt so voluminös wie „gewöhnliche“. In den absoluten Sporenmaßen fiel dies jedoch nicht besonders auf. Die Verteilung der Sporenvolumina müßte dann, genügend Messungen vorausgesetzt, entsprechend aus einer Überlagerung von vier Kurven mit Maxima bei  $V_{\text{ges}}/4$ ,  $V_{\text{ges}}/3$ ,  $V_{\text{ges}}/2$  und  $V_{\text{ges}}$  bestehen.  $V_{\text{ges}}$  wäre das von der Basidie insgesamt an die Sporen abgegebene mittlere Volumen. Das Maximum bei  $V_{\text{ges}}/4$  ist hierbei besonders stark ausgeprägt und überlagert die schwächeren anderen Maxima. Um letztere herauszumitteln müßte daher eine sehr große Anzahl an Einzelmessungen vorgenommen werden. Auch wäre eine Auswertung sehr schwierig, wenn man die Verteilungen der einzelnen der vier „Sporenpopulationen“ nicht kennt (bzw. sie nicht normalverteilt sind). Es zeigt sich aber, daß viele „Ausreißer“ in der Nähe des mittleren gesamten Sporenvolumens liegen<sup>5</sup>, sie insgesamt aber kaum ins Gewicht fallen.

GROß & SCHMIDT (1974) diskutierten die Abhängigkeit des Sporenvolumens von der Kernzahl der Sporen. Demnach besteht die Möglichkeit einer versteckten Heterosporie aufgrund fehlerhafter Mehrkernigkeit der Sporen.

Andere Gründe für Abweichungen von der Normalverteilung wären z. B. ein Einfluß des Fruchtkörperalters auf die Sporengröße oder an welcher Stelle der Lamelle die Sporen gebildet wurden.

---

<sup>5</sup>Das mittlere Sporenvolumen würde aber durch die „Ausreißer“ selbst, bzw. durch die „anderen Sporenpopulationen“ selbst nach oben etwas verändert werden.

### Konsequenzen:

Sollte sich, aus welchen Gründen auch immer, eine leichte Verzerrung der Verteilung der Sporenlängen nach oben hin bestätigen (mehr Ausreißer nach oben als nach unten), so steigt die Wahrscheinlichkeit an, beim Ausmessen zu hohe Durchschnittswerte zu erhalten, wenn zufälligerweise gerade besonders viele „Ausreißer“ im Gesichtsfeld lagen. Dies würde die Möglichkeit steigern, *P. rubicundulus* als die kleiner-sporige Art als *P. involutus* zu bestimmen, der umgekehrte Fall würde hingegen seltener eintreffen. Wie die erhobenen Daten zeigen, variieren die ermittelten Sporenlängen bei *P. rubicundulus* weniger stark als bei *P. involutus*. Aus diesem Grund ist der Abstand der gewonnenen Meßdaten zur Entscheidungslänge (7,8 µm) zur oberen Grenze der *P. rubicundulus*-Daten (7,4 µm) größer als der Abstand zur Untergrenze der bei *P. involutus* festgestellten mittleren Sporenlängen (7,9 µm). Eine leichte Verschiebung nach oben hin erscheint daher nicht kritisch zu sein. Auch unter der Annahme von Einflüssen der hier diskutierten Effekte, welche geringe Abweichungen von der Standardabweichung bewirken könnten, wird daher der errechnete Wert von mindestens 47 zu messenden Sporen für eine sichere Aussage zur Artbestimmung als guter Anhaltspunkt gewertet.

**Tab. 5. Mittelwerte der Sporenmaße von *Paxillus involutus* s. str.:**

Beleg Nr.	Lm	Bm	Qm	Vm	n
Allescher 9/90	9,40	5,56	1,69	153,21	32
Bresadola	8,96	5,62	1,59	149,15	39
Brsky. 323	9,10	5,55	1,63	149,88	58
Brsky. 345	7,91	5,34	1,48	119,51	49
Brsky. 69-157	8,42	5,96	1,41	158,43	51
Brsky. 69-279	8,23	5,32	1,55	123,22	35
Brsky. 70-542	8,99	6,06	1,49	176,52	43
Brsky X.95 Kohlst.	8,62	5,48	1,57	136,57	60
Brsky. Kohlst. <i>Pinus</i>	8,72	5,48	1,59	138,15	60
Brsky. Ludwigshain	9,24	5,70	1,62	159,61	60
Brsky. Rothenbügl	8,17	5,36	1,52	123,59	60
Brsky. Rügen	8,40	5,31	1,58	125,44	60
CH 161/97	8,82	5,37	1,64	134,84	20
CH 214/97	8,48	5,44	1,56	133,05	22
CH 297/98	9,18	5,60	1,64	152,39	60
CH 512/98	8,43	5,63	1,50	141,40	60
CH 523/98	8,29	5,49	1,51	132,31	59
CH 532/98	8,59	5,36	1,60	131,00	60
CH 59/97	9,32	5,16	1,81	131,18	49
Dichtel 1970	8,00	5,25	1,53	116,94	40
HM 205	8,72	5,28	1,65	128,09	31
Moser 48-46	8,56	5,73	1,49	150,56	46
Petrak IX.34	7,90	4,76	1,66	95,08	39
Poelt 7.9.1958	7,97	5,03	1,58	106,88	31
Poelt 9/58	8,42	5,25	1,60	123,36	51
Reisinger, Paint. Forst	8,43	5,40	1,56	129,44	60
SR 217	8,27	5,52	1,50	134,97	20
SR 444	8,65	5,59	1,54	143,26	42
Stangl 911-76	8,65	5,30	1,63	128,23	30
Wimbledon	8,13	5,14	1,58	113,47	62

**Tab. 6. Mittelwerte der Sporenmaße von *Paxillus rubicundulus*:**

Beleg Nr.	Lm	Bm	Qm	Vm	n
CH 34/95	6,77	4,44	1,52	70,58	60
CH 207/97	6,89	4,32	1,59	67,67	20
CH 215/97	6,80	4,41	1,54	70,65	60
CH 226/97	6,44	4,34	1,48	64,11	65
v. Höhnel 1913	7,40	4,63	1,60	83,30	60
Dr. Harz 128	7,17	4,60	1,56	81,05	60
Dr. Harz 164	6,82	4,55	1,50	74,25	60
Jahn 8/1962	7,44	4,75	1,57	88,63	60
Jahn 2672	7,37	4,76	1,55	88,13	60
CH 301/98	7,22	4,89	1,48	91,67	59
CH 154/97	7,15	4,64	1,54	81,70	60
Gminder 98/161	6,15	4,31	1,43	60,01	60
CH 154/98	7,05	4,58	1,54	78,51	60
CH 154/98 nochmals	7,07	4,55	1,56	78,49	30
CH 302/98	7,23	4,49	1,61	77,12	60
Allescher 7/89	6,61	4,45	1,49	68,93	60
Crypt. exs. 4919	7,05	4,50	1,57	76,00	60
Berchtgdn. 1153	6,49	4,32	1,50	64,21	60
CH 251/97	7,40	4,77	1,55	89,73	68
Holotypus	6,99	4,50	1,55	75,89	60
CH 215/98	7,17	4,62	1,55	80,63	60
Brsky. Scheuchenb.	7,23	4,75	1,52	86,32	60

## 15. Zusammenfassung:

Die vorliegende Studie befaßt sich schwerpunktmäßig mit den in Europa und Nordamerika bekannten Arten der Gattung *Paxillus*. Neben anatomisch-morphologischen Analysen (auch mit Hilfe des SEM) wurden Untersuchungen der Pigmente (RFLP/DC) und molekularbiologische Studien (PCR/RFLP, ITS1-4-Region) durchgeführt. Anhand von Literaturrecherchen und eigener Untersuchungen werden die ökologischen Ansprüche von *Paxillus involutus* s. l. diskutiert. Weiterhin werden nomenklatorische Fragestellungen kurz erörtert.

Zwei neue Arten, *Paxillus validus* und *Paxillus obscurosporus* werden beschrieben und zwei Taxa umkombiniert (*Tapinella panuoides* var. *ionipus* und *Tapinella panuoides* var. *panuoides* fm. *acheruntius*). Die Gattung *Paxillus* s. str. bezieht sich hier nur auf die Arten des *Paxillus-involutus*-Formenkreises (*P. albidulus*, *P. involutus*, *P. obscurosporus*, *P. validus* und *P. vernalis*). Die Abspaltung der Gattung *Tapinella* von *Paxillus* wird befürwortet und mit Argumenten untermauert.

Ein Schlüssel der aus Europa und Nordamerika bekannten Arten der Gattung *Paxillus* im weiteren Sinne wird vorgestellt.

## 16. Literatur:

- AGERER R (1987-1998) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. 1st-11th delivery. Einhorn, Schwäbisch Gmünd.
- AGERER R (1988) Studies on ectomycorrhizae XVII. The ontogeny of the ectomycorrhizal rhizomorphs of *Paxillus involutus* and *Thelephora terrestris*. Nova Hedwigia 47: 311-334.
- AGERER R (1990) Studies on ectomycorrhizae XXIV. - Ectomycorrhizae of *Chroogomphus helveticus* and *C. rutilus* (*Gomphidiaceae*, Basidiomycetes) and their relationship to those of *Suillus* and *Rhizopogon*. Nova Hedwigia 50: 1-63.
- AGERER R (1991a) Comparison of the ontogeny of hyphal and rhizoid strands of *Pisolithus tinctorius* and *Polytrichum juniperinum*. Crypt Bot 2/3: 85-92.
- AGERER R (1991b) Studies on ectomycorrhizae XXXIV. - Mycorrhizae of *Gomphidius glutinosus* and of *G. roseus* with some remarks on *Gomphidiaceae* (Basidiomycetes). Nova Hedwigia 53: 127-170.
- AGERER R (1995) Anatomical characteristics of Identified Ectomycorrhizas: An Attempt Towards a Natural Classification. In: Varma AK, Hock B (Hrsg) Mycorrhiza: Structure, function, molecular biology and biotechnology. pp. 685-734. Springer, Berlin, Heidelberg.
- AGERER R, KOTTKE I (1981) Sozio-ökologische Studien an Pilzen von Fichten- und Eichen-Buchen-Hainbuchen-Wäldern im Naturpark Schönbuch. Z Mykol 47: 103-122.
- AGERER R, TAYLOR AFS, TREU R (1998) Effects of acid irrigation and liming on the production of fruit bodies by ectomycorrhizal fungi. Plant and Soil 199: 83-89.
- ANTIBUS RK (1989) Formation and structure of sclerotia and sclerotium-specific proteins in *Hygrophoropsis aurantiaca*. Mycologia 81: 905-913.
- BEENKEN L (1995) Morphologische und molekularbiologische Charakterisierung von Ektomykorrhizen der Gattung *Inocybe* und einer nicht identifizierten Fichtenmykorrhiza. Unveröff. Diplomarbeit an der Univ. München.
- BERKELEY MJ (1873) Australian fungi, received principally from Baron F. von Mueller and Dr. R. Schomburgk. J Linn Soc Bot 13: 155-177.
- BIRKEN S (1976) Pilzfloristische Untersuchungen im nördlichen Westfalen (Meßtischblatt 3812, Ladbergen NO). Z Pilzk 42: 5-112.
- BREITENBACH J, KRÄNZLIN F (1991) Pilze der Schweiz Bd. 3. Röhrlinge und Blätterpilze 1. Teil. Mykologia, Luzern.
- BRESADOLA J (1930) Iconographia Mycologica Vol. 14 (tab. 651-700). Società Botanica Italiana, Milano.
- BRESINSKY A (1996) Über *Leccinum subcinnamomeum*, *Rhizopogon pumilionus* und *Paxillus filamentosus* (Boletales). Z Mykol 62: 61-68.
- BRESINSKY A, BESL H (1985) Giftpilze. Ein Handbuch für Apotheker, Ärzte und Biologen. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- BRESINSKY A, ORENDI P (1970) Chromatographische Analyse von Farbmerkmalen der Boletales und anderer Makromyzeten auf Dünnschichten. Z Pilzk 36: 135-169.
- BRITZELMAYR M (1883) Dermis und Melanospori aus Südbayern. Ber Naturhist Vereins Augsburg 27: 149-196.
- BRONSTEIN IN, SEMENDJAJEW KA (1991) Taschenbuch der Mathematik. 25. Aufl. Teubner, Stuttgart, Leipzig.
- CETTO B (1987) Enzyklopädie der Pilze. Bd. 1. BLV, München, Wien, Zürich.
- CLÉMENÇON H (1997a) Anatomie der Hymenomyceten. Flück-Wirth, Teufen.
- CLÉMENÇON H (1997b) Statistische Erfassung des Sporenpolymorphismus. Beitr Kenntn Pilze Mitteleuropas 11: 113-118.
- COOKE MC (1886-88) Illustrations of British Fungi (Hymenomycetes), vol. 6 (pl. 783-938). London.
- COOKE MC (1892) Handbook of Australian Fungi. London (zitiert nach HORAK 1979).
- COTTER HVT, MILLER OK JR (1985) Sclerotia of *Boletinus merulioides* in nature. Mycologia 77: 927-931.
- ENGEL H, FRIEDERICHSEN I (1974) Der Aspekt der Großpilze um Mitte September im Nadelwaldgürtel der nördlichen Kalkalpen in Tirol. II. Die Artenliste. Z Pilzk 40: 25-68.
- ENGEL H, FRIEDERICHSEN I (1976) Der Aspekt der Großpilze um Mitte September im Nadelwaldgürtel der nördlichen Kalkalpen in Tirol. III. Die Arten am Piller in den westlichen Ötztaler Alpen und ein Vergleich der einzelnen Exkursionsgebiete. Z Pilzk 42: 79-94.
- ENGEL H, DERMEK A, KLOFAC W, LUDWIG E, BRÜCKNER T (1996) Schmier- und Filzröhrlinge s. l. in Europa. Die Gattungen: *Boletellus*, *Boletinus*, *Phylloporus*, *Suillus*, *Xerocomus*. Engel, Weidhausen bei Coburg.
- ERIKSSON J, HJORTSTAM K, RYVARDEN L (1978) The *Corticaceae* of North Europe. Vol. 5. *Mycoaciella-Phanerochaete*. Studentsamskipnaden, Oslo.
- ERIKSSON J, HJORTSTAM K, RYVARDEN L (1981) The *Corticaceae* of North Europe. Vol. 6. *Phlebia-Sarcodontia*. Grønlands Eskefabrikk, Oslo.
- ERIKSSON J, HJORTSTAM K, RYVARDEN L (1984) The *Corticaceae* of North Europe. Vol. 7. *Schizopora-Suillosporium*. Grønlands Eskefabrikk, Oslo.



- ERIKSSON J, RYVARDEN L (1973) The *Corticaceae* of North Europe. Vol. 2. *Aleurodiscus-Confertobasidium*. Universitetsforlagets trykningsentral, Oslo.
- ERIKSSON J, RYVARDEN L (1975) The *Corticaceae* of North Europe. Vol. 3. *Coronicium-Hyphoderma*. Universitetsforlagets trykningsentral, Oslo.
- ERIKSSON J, RYVARDEN L (1976) The *Corticaceae* of North Europe. Vol. 4. *Hyphodermella-Mycoacia*. Universitetsforlagets trykningsentral, Oslo.
- FALCK R (1912) Die *Merulius*-Fäule des Bauholzes. Hausschwammforschungen 6.
- FIEDLER H-J, HUNGER W (1963) Über den Einfluß einer Kalkdüngung auf Vorkommen, Wachstum und Nährelementgehalt höherer Pilze im Fichtenbestand. Arch Forstw 12: 936-962.
- FINLAY RD, FROSTEGARD A, SONNERFELDT A-M (1992) Utilization of organic and inorganic nitrogen sources by ectomycorrhizal fungi in pure culture and in symbiosis with *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. New Phytol 120: 105-115.
- FISCHER M (1995) Zur Systematik der Boletales: Isolierung und Kennzeichnung von DNA aus Fruchtkörpern und Mycelkulturen. Z Mykol 61: 245-260.
- FLAMMER R (1980) Differentialdiagnose der Pilzvergiftungen. Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- FRANZ F, ACKER G (1995) Rhizomorphs of *Picea abies* ectomycorrhizae: Ultrastructural aspects and elemental analysis (EELS and ESI) on hyphal inclusions. Nova Hedwigia 60: 252-267.
- FRIES E (1821) Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species huc usque cognitae, quas ad ordinem methodi naturalis determinavit, disposuit atque descripsit. Ernest Mauritius, Greifswald.
- FRIES E (1828) Elenchus Fungorum, sistens commentarium in Systema mycologicum Volumen I. Ernest Mauritius, Greifswald.
- FRIES E (1836-38) Epicrisis systematis mycologici seu Synopsis hymenomycetum. Gleerup Lundae, Upsala.
- FRIES E (1863) Monographia Hymenomycetum Suecicae. Vol. II. sistens Cortinarios et quae sequuntur agaricinorum genera atque reliquorum hymenomycetum enumerationem et commentarium in recentiores horum iconographias. Upsala, reprint Asher & Co. 1963, Amsterdam.
- FRIES E (1874) Hymenomycetes Europaei sive Epicrisis systematis mycologici edito altera. Ed. Berling, Upsala.
- FRIES N (1985) Intersterility Groups in *Paxillus involutus*. Mycotaxon 24: 403-409.
- GARRIDO N (1988) Agaricales s. l. und ihre Mykorrhizen in den *Nothofagus*-Wäldern Mittelchiles. Biblioth Mycol 120: 1-528.
- GAYLORD MC, BRADY LR (1971) Comparison of Pigments in Carpophores and Saprophytic Cultures of *Paxillus panuoides* and *Paxillus atrotomentosus*. Journ. Pharmac. Sci. 60: 1503-1508.
- GILBERT E-J (1931) Les Bolets. Les Livres du Mycologue III.
- GINNS J (1976) Sclerotium-producing species of *Leucogyrophana* (Aphyllophorales). Mem New York Bot Gard 28(1): 86-97.
- GINNS J (1978) *Leucogyrophana* (Aphyllophorales): identification of species. Canad J Bot 56: 1953-1973.
- GINNS J (1982) A monograph of the genus *Coniophora* (Aphyllophorales, Basidiomycetes). Opera Botanica 61: 7-61.
- GRONBACH E (1988) Charakterisierung und Identifizierung von Ektomykorrhizen in einem Fichtenbestand mit Untersuchungen zur Merkmalsvariabilität in sauer berechneten Flächen. Biblioth Mycol 125: 1-217.
- GROB G, SCHMIDT JA (1974) Beziehungen zwischen Sporenvolumen und Kernzahl bei einigen Höheren Pilzen. Z Pilzk 40: 163-214.
- GULDEN G, HØILAND K, BENDIKSEN K, BRANDRUD TE, FOSS BS, JENSSEN HB, LABER D (1992) Macromycetes and air pollution. Mycocoenological studies in three oligotrophic spruce forests in Europe. Biblioth Mycol 144: 1-81.
- HAHN C (1996) Studien zur Gattung *Paxillus* I: *Paxillus gymnopus* - ein neuer Krempling aus den Pazifikregenwäldern Kolumbiens. Z Mykol 62: 43-60.
- HAHN C (1997 ined.) Die Makromyzeten des Murnauer Moores und der Moore westlich des Staffelsees. Naturschutzfachliches Gutachten im Rahmen des Pflege- und Entwicklungsplans 'Murnauer Moos und Moore westlich des Staffelsees'.
- HAWKSWORTH DL, KIRK PM, SUTTON BC, PEGLER DN (1995) Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. CAB International. University Press, Cambridge.
- HELLER A (1994) *Salix repens*- (und *Hippophae rhamnoides*-) Phytozöna und Mykozönosen: Basisuntersuchungen auf Borkum. Z Mykol 60: 285-304.
- HJORTSTAM K, LARSSON K-H, RYVARDEN L (1988) The *Corticaceae* of North Europe Vol. 8. *Thanatephorus-Ypsilonidium*. Grønland Grafiske, Oslo.
- HOLMGREN PK, HOLMGREN NH, BARNETT LC (1990) Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World. 8th ed. New York Botanical Garden, New York.
- HONGO T, IZAWA M (1994) Ki No Ko. Yama-Key, Tokyo.

- HORAK E (1979a) Fungi, Basidiomycetes. Agaricales y Gasteromycetes secotoides. In Guarrera SA, Gamundi I, Rabinovich D (eds): Flora criptogámica de tierra del fuego. Tomo XI. Fasc. 6. Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura, Buenos Aires.
- HORAK E (1979b) Paxilloid Agaricales in Australasia. *Sydowia* 32: 154-166.
- HORAK E (1983) Mycogeography in the South Pacific Region: Agaricales, Boletales. *Austral J Bot Suppl Ser* 10: 1-41.
- INGLEBY K, MASON PA, LAST FT, FLEMING LV (1990) Identification of ectomycorrhizas. *ITE resarch Publ.* 5.
- JÜLICH W (1984) Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. Aphyllorphorales, Heterobasidiomycetes, Gastromycetes. In Gams H (Hrsg) *Kleine Kryptogamenflora Bd. IIB/1*. Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- KALLIO P, HEIKKILÄ H (1992) *Paxillus* Fr. In Hansen L, Knudsen H (Hrsg) *Nordic Macromycetes vol. 2*. Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales: 54-55. Nordsvamp, Copenhagen.
- KELL V (1991) Giftpilze und Pilzgifte. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 612. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- KORNERUP A, WANSCHER JH (1978) *Methuen Handbook of Colour*. 3. Aufl. Eyre Methuen, London.
- KRAEPLIN G, MICHAELIS H (1997) Veränderungen in der Makropilzflora eines Jungkiefernbestandes im Berliner Grunewald nach Kalkdüngung. *Z Mykol* 63: 99-126.
- KRIEGLSTEINER GJ (1977) Die Makromyseten der Tannen-Mischwälder des Inneren Schwäbisch-Fränkischen Waldes (Ostwürttemberg) mit besonderer Berücksichtigung des Welzheimer Waldes. Floristische, chorologische, soziologische und ökologische Studien 1968-1977. Lempp, Schwäbisch Gmünd.
- KRIEGLSTEINER GJ (1982) Verbreitung und Ökologie 200 ausgewählter Röhren-, Blätter-, Poren- und Rindenpilze in der Bundesrepublik Deutschland (Mitteleuropa). *Beih. Z. Mykol* 4: 1-38, 57-270.
- KRIEGLSTEINER GJ (1991) Verbreitungsatlas der Großpilze Deutschlands (West). Bd. 1: Ständerpilze. Teil A: Nichtblätterpilze. Ulmer, Stuttgart.
- KROPP BR, TRAPPE JM (1982) Ectomycorrhizal Fungi of *Tsuga heterophylla*. *Mycologia* 74: 479-488.
- KUYPER TW, MEKENKAMP E, VERBEEK M (1994) Die Pilzflora der Kriechweidengebüsche auf der Watteninsel Terschelling. *Z Mykol* 60: 305-316.
- LAIHO O (1970) *Paxillus involutus* as a Mycorrhizal Symbiont of Forest Trees. *Acta Forest Fenn* 106: 1-72.
- LANNOY G, ESTADÈS A (1995) Monographie des *Leccinum* d'Europe. Chevallier Imprimeurs, La-Roche-sur-Foron.
- LEHN J, WEGMANN, H (1992) Einführung in die Statistik. Teubner, Stuttgart.
- LINZENKIRCHNER J, BESL H (1993) Regensburger Pilzflora: Boletaceae sensu lato, Gomphidiaceae und Paxillaceae. In: Bresinsky A, Besl H (Hrsg) *Regensburger Mykologische Schriften* 1: 1-95.
- LOHWAG H (1941) Anatomie der Asco- und Basidiomyceten. In: Linsbauer K, Tischler G, Pascher A (Hrsg) *Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. VI, Abt. II, Teilbd. 3c*. Borntraeger, Berlin.
- LOHWAG H, PERINGER M (1937) Zur Anatomie der *Boletaceae*. *Ann Mycol* 35: 295-331.
- LOTSY JP (1907) Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Erster Band: Algen und Pilze. Gustav Fischer, Jena.
- LUOMA D, EBERHART J (1996) *Truncocolumella citrina* Zeller + *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. In: Goodman DM, Durall DM, Berch SM (eds) *A manual of Concise Descriptions of North American Ectomycorrhizae*. CDE 9.1-4. FRDA, B C Ministry of Forests, British Columbia.
- MAIRE R, DUMÉE P, LUTZ L („1901“, 1903) *Prodrome d'une Flore Mycologique de la Corse*. *Bull Soc Bot France*, session extraordinaire tenue en Corse (1901): CLCCIX-CCXLVII.
- MICHAEL E, HENNIG B, KREISEL H (1983) *Handbuch für Pilzfreunde*. Erster Band. 5. Aufl. Gustav Fischer, Jena.
- MLECZKO P (1997a) *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. + *Pinus sylvestris* L. *Descr Ectomyc* 2: 25-30.
- MLECZKO P (1997b) „*Populirhiza pustulosa*“ + *Populus tremula*. *Descr Ectomyc* 2: 61-66.
- MOSER M (1983) Die Röhrlinge und Blätterpilze. In Gams H (Hrsg) *Kleine Kryptogamenflora Bd. IIB/2*. Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- MÜLLER W, AGERER R (1990) Studien an Ektomykorrhizen XXIX. Drei Mykorrhizen aus der *Leccinum-scabrum*-Gruppe. *Nova Hedwigia* 51: 381-410.
- MÜNZMAY T, SAAR G (1999) Zwei unterschätzte Mykorrhiza-Bildner: Linde (*Tilia* sp.) und Amerikanische Roteiche (*Quercus rubra*). *Der Tintling* 13: 10-17.
- NILSSON T, GINNS J (1979) Cellulolytic activity and the taxonomic position of selected brown-rot fungi. *Mycologia* 71: 170-177.
- ORTON PD (1969) Notes on British Agarics III. *Notes Roy Bot Gard Edinburgh* 29: 75-127.
- PALFNER G, AGERER R (1995) Sind die Ektomykorrhizen von *Xerocomus subtomentosus* und *X. armeniacus* anatomisch unterscheidbar? *Z Mykol* 61: 45-58.
- PANTIDOU ME (1961a) Cultural studies of *Boletaceae*. *Gyrodon merulioides* and four species of *Boletinus*. *Canad J Bot* 39: 1149-1162.
- PANTIDOU ME (1961b) Carpophores of *Phlebopus sulphureus* in culture. *Canad J Bot* 39: 1163-1167.

- PEGLER DN, YOUNG TWK (1981) A natural arrangement of the Boletales, with reference to spore morphology. *Trans Brit Mycol Soc* 76(1): 103-146.
- PILÁT A (1955) O cechratce fialové - *Paxillus ionopus* Quél. *Ceská Mykol.* 9: 180-184.
- PILLUKAT A (1991) Vergleichende Untersuchungen der Ektomykorrhizen von *Russula ochroleuca* und *Paxillus involutus* an verschiedenen Baumarten. Unveröff. Diplomarbeit an der Univ. München.
- QUÉLET L („1887“, 1888) Quelques espèces critiques ou nouvelles de la Flore Mycologique de France (16ème supplément de l'ouvrage: Les champignons du Jura et des Vosges). *Bull. Assoc. France pour l'Avancement des Sciences*: 587-592.
- RAIDL S (1997) Studien zur Ontogenie an Rhizomorphen von Ektomykorrhizen. *Biblioth Mycol* 169: 1-184.
- RICEK EW (1989) Die Pilzflora des Attergaues, Hausruck- und Kobernausserwaldes. *Abhandl Zool-Bot Ges Österreich* 23: 1-439.
- RUNGE A (1994) Beitrag zur Pilzflora der westfälischen Kalk-Halbtrockenrasen. *Z Mykol* 60: 275-284.
- RYMAN S, HOLMÅSEN I (1992) Pilze. Über 1500 Pilzarten ausführlich beschrieben und in natürlicher Umgebung fotografiert. Thalecker, Braunschweig.
- SCHLECHTE G (1986) Zur Mykorrhizapilzflora in geschädigten Forstbeständen. *Z Mykol* 52: 225-232.
- SCHMID-HECKEL H (1985) Zur Kenntnis der Pilze in den Nördlichen Kalkalpen. *Forschungsb Nationalpark Berchtesgaden* 8: 1-201.
- SCHMID-HECKEL H (1988) Pilze in den Berchtesgadener Alpen. *Forschungsb Nationalpark Berchtesgaden* 15: 1-136.
- SCHMIDT HM (1990) Vergleichende Untersuchungen über das Vorkommen von Farbstoffen in Höheren Pilzen der Ordnungen Boletales und Gastromycetes. Unveröff. Dissertation an der Universität Bonn.
- SCHMITT JA (1970) *Strobilomycetaceae, Boletaceae, Paxillaceae* und *Gomphidiaceae* im Saarland, mit einer chemotaxonomischen Studie von 27 Arten. *Z Pilzk* 36: 77-94.
- SCHROETER J (1889) Pilze. In Cohn F (Hrsg) *Kryptogamen-Flora von Schlesien*. Dritter Band. Erste Hälfte. Kern, Breslau.
- SINGER R (1937) Notes sur quelques Basidiomycètes III<sup>e</sup> série. *Rev Mycol* 2: 226-242.
- SINGER R (1945) The Boletineae of Florida with notes on extralimital species. II. The *Boletaceae* (*Gyroporoideae*). *Farlowia* 2(2): 223-303.
- SINGER R (1949) The «Agaricales» (Mushrooms) in Modern Taxonomy. *Lilloa* 22: 1-832.
- SINGER R (1961) Diagnoses Fungorum novorum Agaricalium II. *Sydowia* 15: 45-83.
- SINGER R (1964) Boletes and Related Groups in South America. *Nova Hedwigia* 7: 93-132.
- SINGER R (1986) The Agaricales in modern Taxonomy. 4th ed. Koeltz, Koenigstein.
- SINGER R, LODGE DJ (1988) New tropical Species in the *Paxillaceae*. *Mycol Helv* 3: 207-213.
- ŠUTARA J (1987a) *Mariaella*, a new boletaceous genus. *Ceská Mykol* 41: 73-84.
- ŠUTARA J (1987b) The limit between the genera *Boletinus* and *Suillus*. *Ceská Mykol* 41: 139-152.
- ŠUTARA J (1989) The delimitation of the genus *Leccinum*. *Ceská Mykol* 43: 1-12.
- ŠUTARA J (1991a) *Pseudoboletus*, nový rod rádu Boletales. *Ceská Mykol* 45: 1-9.
- ŠUTARA J (1991b) *Paxillus albidulus*, a new species of the family Paxillaceae. *Ceská Mykol* 45: 129-133.
- ŠUTARA J (1992) The genera *Paxillus* and *Tapinella* in Central Europe. *Ceská Mykol* 46: 50-56.
- SZCZEPKA MZ (1987) Bestimmungsschlüssel für europäische Arten der Gattung *Paxillus* Fr. *Beitr Kenntn Pilze Mitteleuropas* 3: 79-94.
- THOEN D, DUCOUSSO M (1989) Mycorrhizal habit and sclerogenesis of *Phlebopus sudanicus* (Gyrodontaceae) in Senegal. *Agric Eco-Syst Environm* 28: 519-523.
- TREU R (1990) Charakterisierung und Identifizierung von Ektomykorrhizen aus dem Nationalpark Berchtesgaden. *Biblioth Mycol* 134: 1-196.
- TYLER G (1984) Macrofungi of Swedish Beech Forest. University of Lund.
- WALLER K, RAIDL S, AGERER R (1993) Die Ektomykorrhizen von *Scleroderma citrinum*. *Z Mykol* 59: 141-153.
- WATLING R (1969) New fungi from Michigan. *Notes Roy Bot Gard Edinburgh* 29: 59-66.
- WATLING R (1970) British Fungus Flora. Agarics and Boleti. *Boletaceae: Gomphidiaceae: Paxillaceae*. In: Henderson DM, Orton PD, Watling R (eds) *British Fungus Flora*, Royal Botanic Garden, Edinburgh.
- WATLING R, GREGORY NM (1991) Observations on the bolets of the Cooloola sand-mass, Queensland and notes on their distribution in Australia: part 3. Lamellate taxa. *Edinburgh J Bot* 48: 353-391.
- WEISS M (1992) Mycorrhizae formed by *Pisolithus tinctorius* (Basidiomycetes) on Norway spruce. *Crypt Bot* 2: 337-344.
- ZÖFEL P (1988) *Statistik in der Praxis*. 2. Aufl. Uni-Taschenbücher 1293. UTB, Gustav Fischer, Stuttgart.

## **14. Anhang:**

### Abbildungen

#### **Hutdeckschicht:**

**Abb. 1:** *Paxillus involutus*, CH 531/98: Aufgelockertes Trichoderm nahe des Hutrandes; Hyphen stellenweise gebündelt.

**Abb. 2:** *Paxillus rubicundulus*, CH 213/97: Kompaktes Trichoderm, Hutmitte.

**Abb. 3:** *Paxillus validus*, Holotypus: Kompaktes Trichoderm nahe der Hutmitte, z. T. Hyphen gebündelt.

**Abb. 4:** *Paxillus obscuroporus*, Holotypus: Aufgelockertes Trichoderm nahe des Hutrandes; Hyphen stellenweise gebündelt.

**Abb. 5:** *Paxillus obscuroporus*, CH 293/98: Hutmitte, Hyphen liegend; Thrombopleren dunkel hervorgehoben.

**Abb. 6:** *Paxillus vernalis*, Holotypus: Kompaktes Trichoderm, Mitte zwischen Hutzentrum und Hutrand; mit Tendenz zu liegenden Hyphen; äußerste Lage mit im Vergleich zu den vorhergehenden Abbildungen schmalen Hyphen.

**Abb. 7:** *Paxillus vernalis*, Watling 4070: Lockeres Trichoderm, Hutrand.

**Abb. 8:** *Paxillus albidulus*, Holotypus: Mitte zwischen Hutrand und Hutzentrum; auffällige Gelscheiden um einige Hyphen ausgebildet.

**Abb. 9:** *Gyrodon lividus*, CH 181/98: Aufgelockertes Trichoderm, Hutrand.

**Abb. 10:** *Tapinella panuoides*, CH 183/98: Kompaktes Trichoderm, Hutmitte; Öltröpfchen in Hyphen häufig, bei zwei Endzellen dargestellt.

**Abb. 11:** *Tapinella atrotomentosa*, CH 214/98: Kompaktes Trichoderm, Hutmitte; Öltröpfchen in den Hyphen z. T. dargestellt; Hyphen zu großen Bündeln („Haaren“) zusammengefaßt; große Mengen dunkler Pigmente.

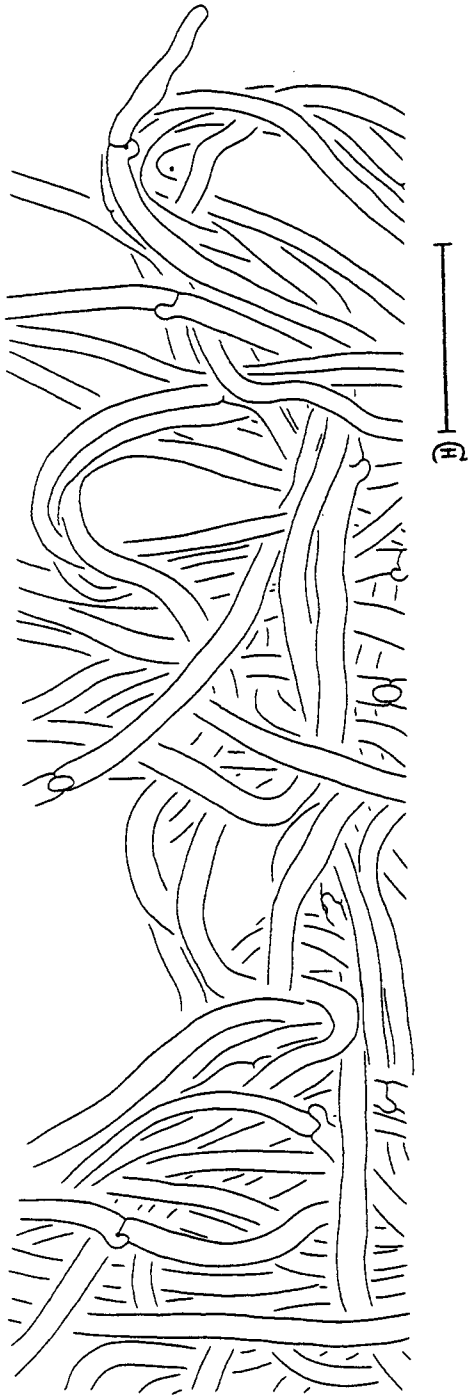


Abb. 1: *P. involutus*

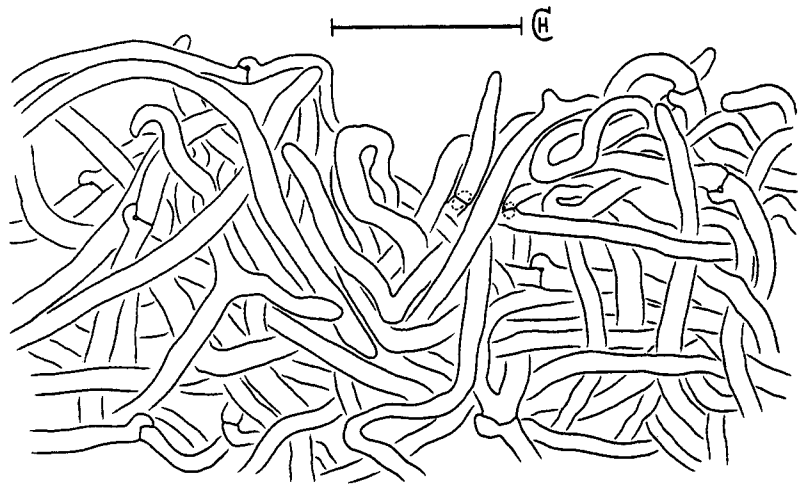


Abb. 2: *P. rubicundulus*

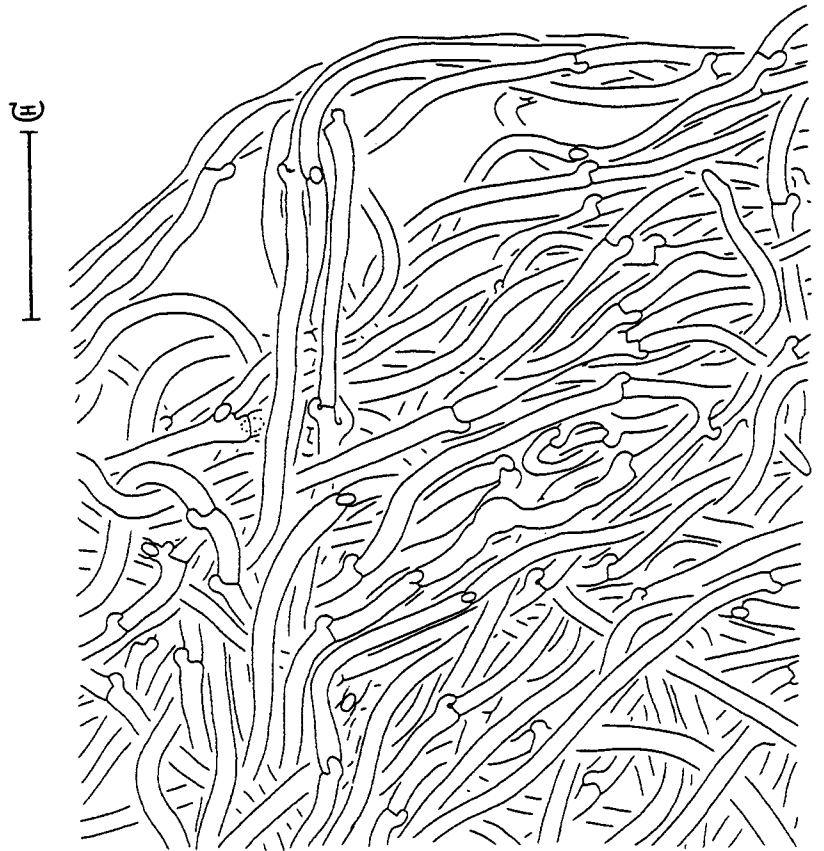


Abb. 3: *P. validus*

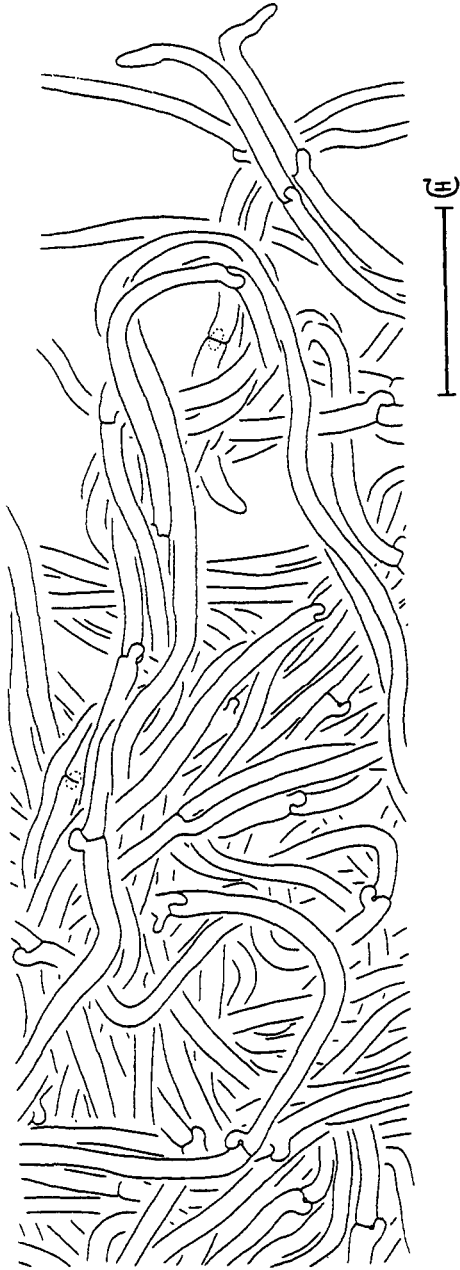


Abb. 4: *P. obscurosporus*

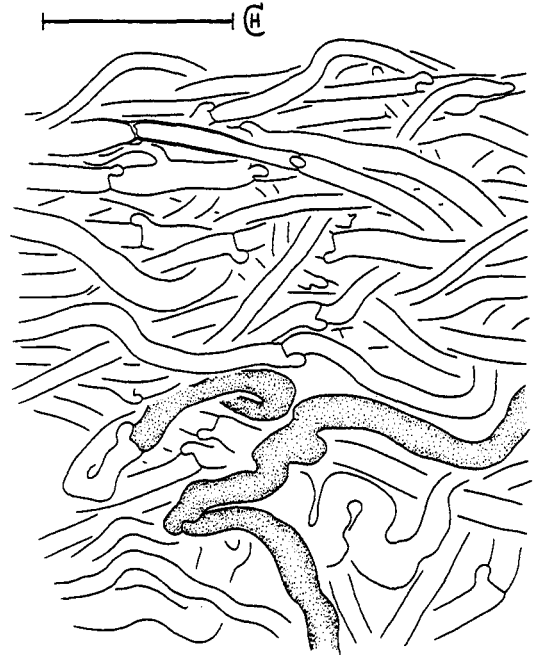


Abb. 5: *P. obscurosporus*

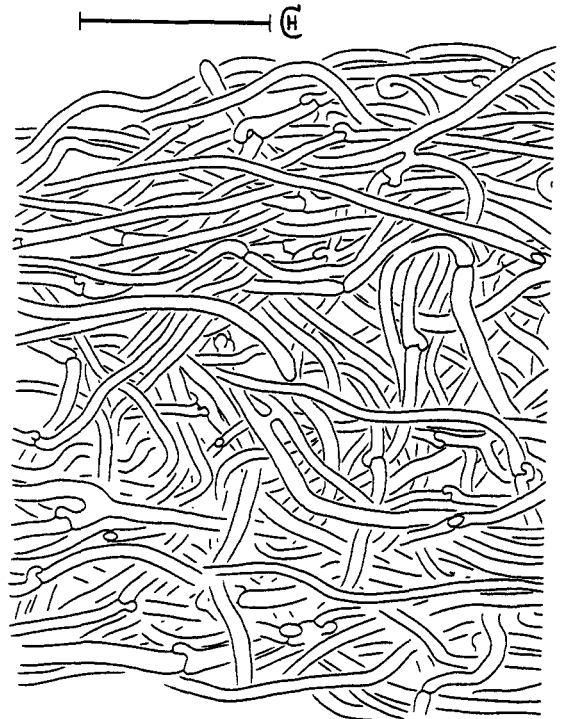


Abb. 6: *P. vernalis*

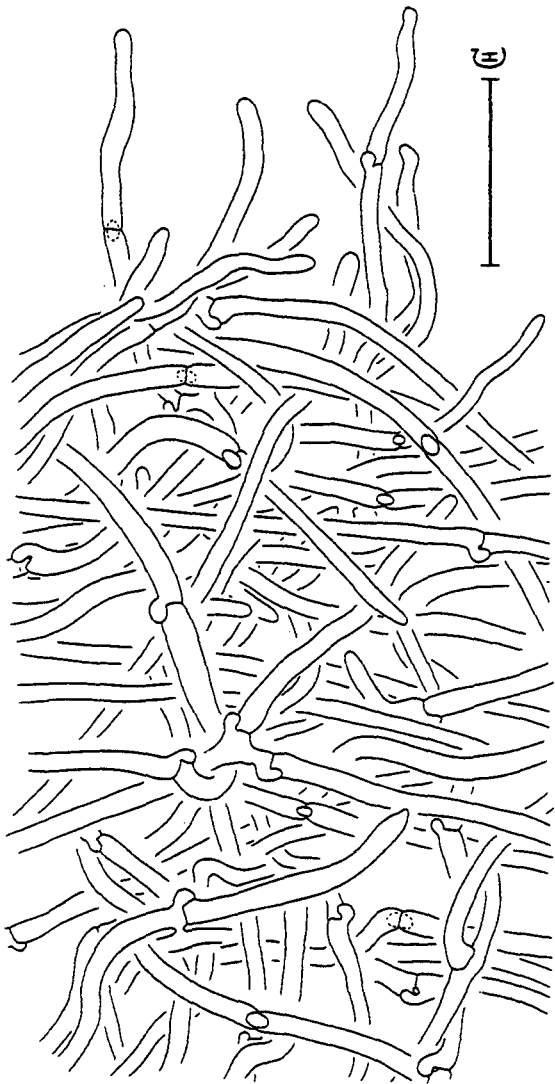


Abb. 9: *G. lividus*

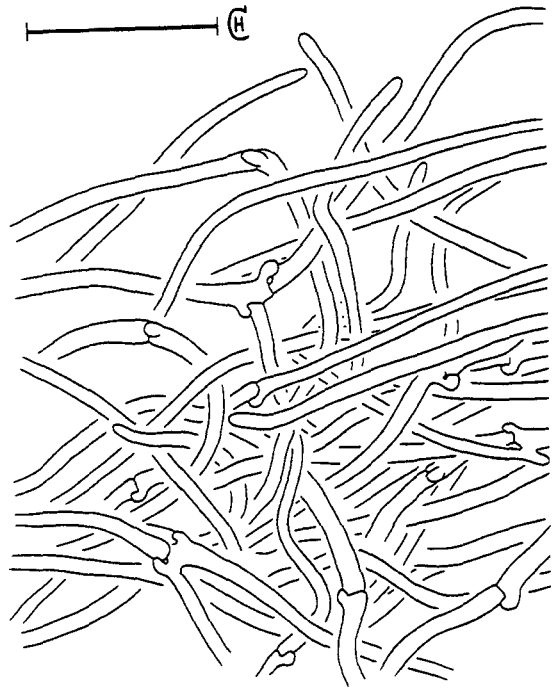


Abb. 7: *P. vernalis*

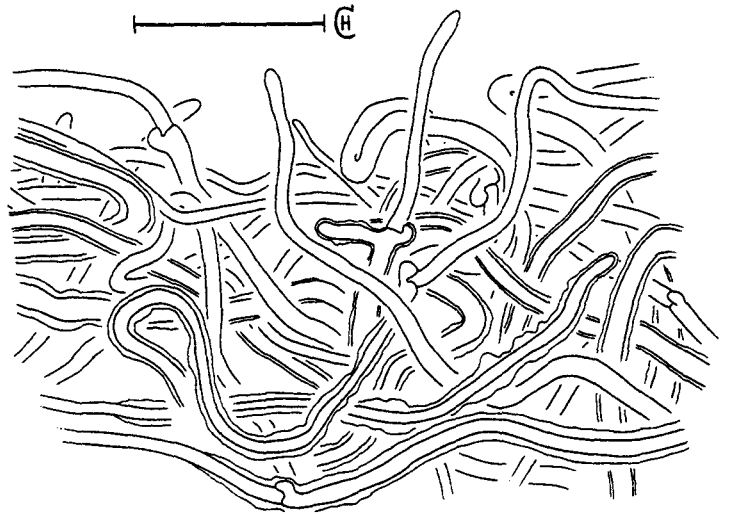


Abb. 8: *P. albidulus*

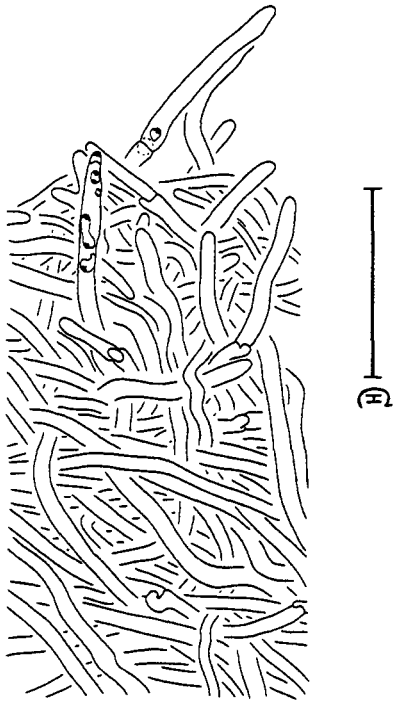


Abb. 10: *T. panuoides*

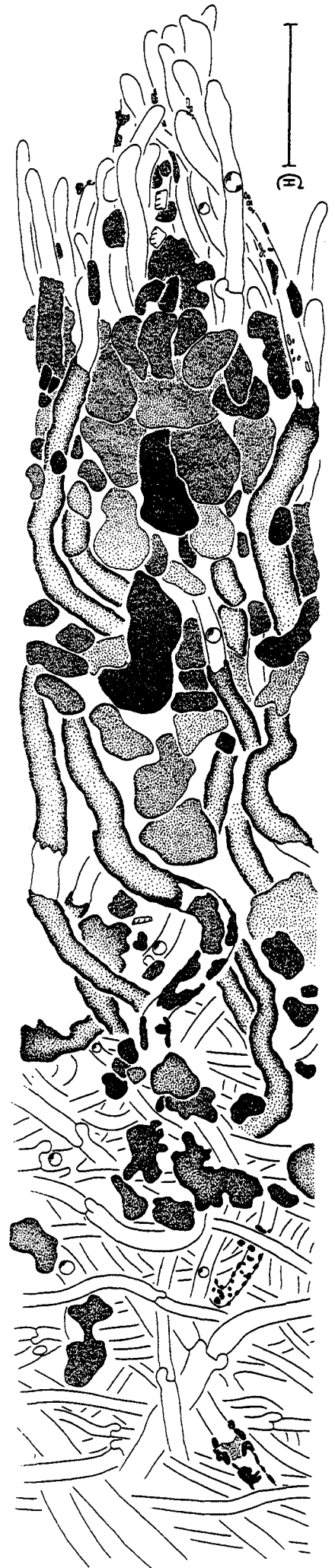


Abb. 11: *T. atrotomentosa*



## **Tiefere Lagen der Huttrama:**

**Abb. 12:** *Paxillus involutus*, CH 531/98: parallel verlaufende, teilweise leicht aufgeblähte Hyphen der inneren Huttrama; z. T. Zellwände (v. a. an den Septen) verdickt.

**Abb. 13:** *Paxillus validus*, Holotypus: parallel verlaufende, teilweise leicht aufgeblähte Hyphen der inneren Huttrama; Thrombopleren dunkel abgesetzt, an einer Stelle Thromboplerenwand aufgerissen und Deuteroplasma hervorquillend.

**Abb. 14:** *Paxillus validus*, Holotypus: parallel verlaufende, nur wenig aufgeblähte Hyphen der inneren Huttrama (junger Fruchtkörper).

**Abb. 15:** *Paxillus rubicundulus*, CH 154/97: parallel verlaufende, teilweise leicht aufgeblähte Hyphen der inneren Huttrama, dünnere Hyphen untermischt.

**Abb. 16:** *Paxillus obscuroporus*, Holotypus: parallel verlaufende, teilweise leicht aufgeblähte Hyphen der inneren Huttrama, Zellwände teilweise leicht verdickt.

**Abb. 17:** *Paxillus vernalis*, Watling 4062: parallel verlaufende, teilweise schwach aufgeblähte Hyphen der inneren Huttrama.

**Abb 18:** *Tapinella panuoides*, CH 183/98: untermischte, nur teilweise parallel verlaufende Hyphen, dünne Hyphen besonders deutlich verwoben.

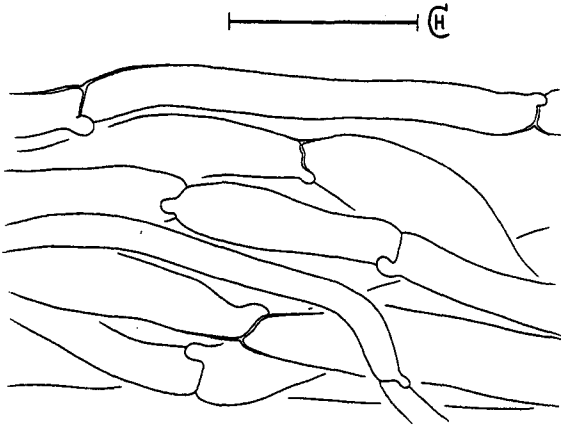


Abb. 12: *P. involutus*

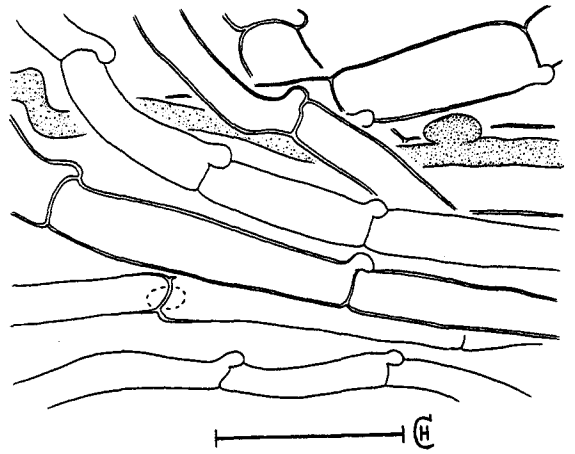


Abb. 13: *P. validus*

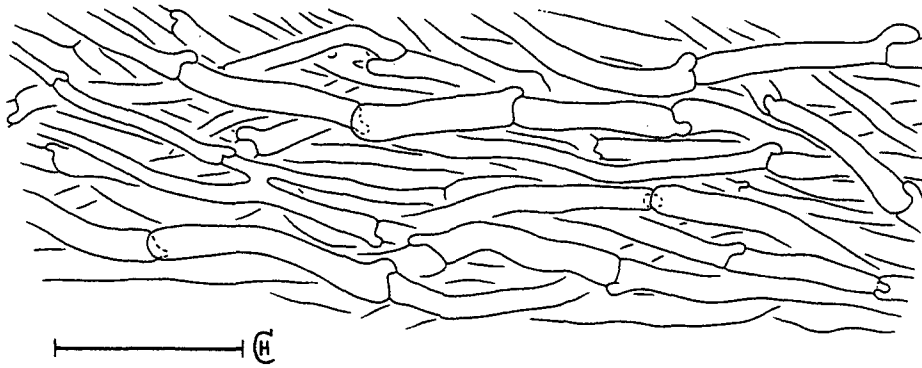


Abb. 14: *P. validus*

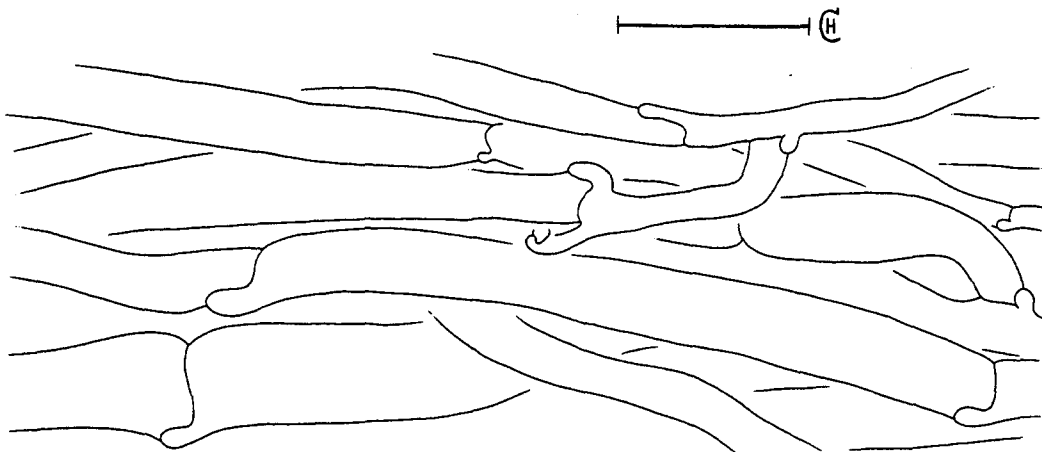


Abb. 15: *P. rubicundulus*

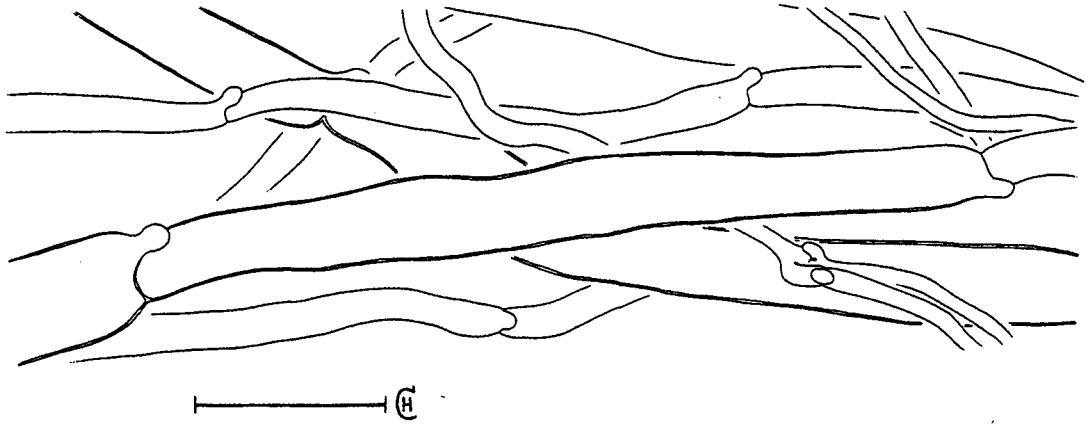


Abb. 16: *P. obscurosporus*

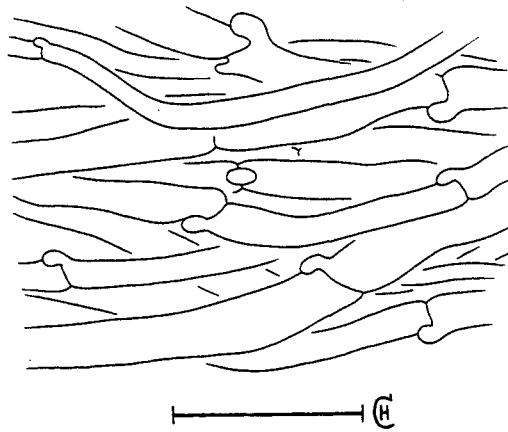


Abb. 17: *P. vernalis*

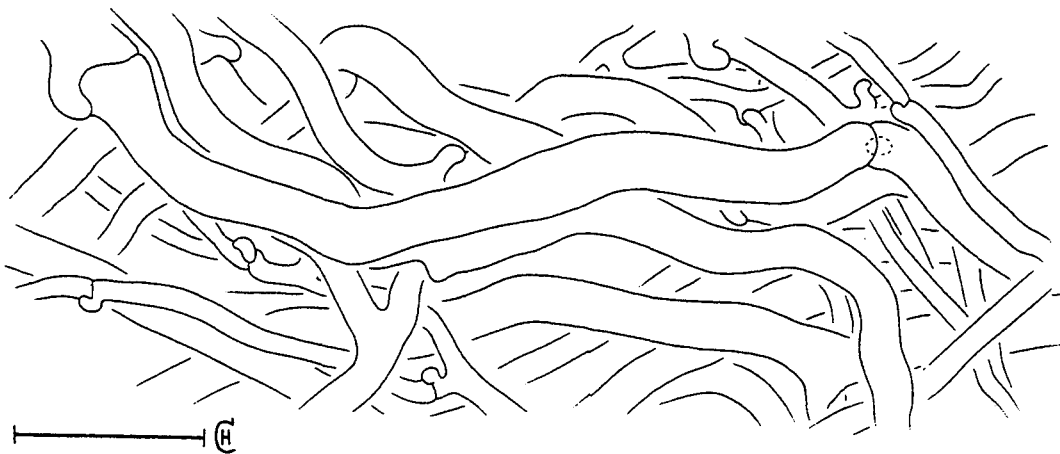


Abb. 18: *T. panuoides*

## Hymenophoraltrama:

**Abb. 19:** *Paxillus involutus*, CH 532/98: Lamellenquerschnitt (tangential zum Hutrand, Kryotomschnitt); zwei Thrombopleren des Mediostratums farblich abgesetzt; Hyphen des Mediostratums parallel verlaufend, dicht gepackt; Lateralstrata hier nur schmal ausgebildet, divergierend, lockerer aufgebaut als Mediostratum.

**Abb. 20:** *Paxillus rubicundulus*, CH 154/98: Lamellenquerschnitt (tangential zum Hutrand, Kryotomschnitt); Hyphen des Mediostratums parallel verlaufend, dicht gepackt; Lateralstrata hier deutlich ausgebildet, divergierend, lockerer aufgebaut als Mediostratum.

**Abb. 21:** *Paxillus validus*, Holotypus: Lamellenquerschnitt (tangential zum Hutrand, Kryotomschnitt); Hyphen des Mediostratums parallel verlaufend, dicht gepackt; Lateralstrata hier deutlich ausgebildet, divergierend, lockerer aufgebaut als Mediostratum.

**Abb. 22:** *Paxillus obscurusporus*, Holotypus: Lamellenquerschnitt (tangential zum Hutrand, Kryotomschnitt); Hyphen des Mediostratums parallel verlaufend, dicht gepackt; Lateralstrata hier sehr deutlich ausgebildet, divergierend, lockerer aufgebaut als Mediostratum.

**Abb. 23:** *Paxillus vernalis*, Holotypus: Lamellenquerschnitt (tangential zum Hutrand, Kryotomschnitt), an der Lamellenschneide; Hyphen des Mediostratums parallel verlaufend, dicht gepackt, an der Schneide in Subhymenium übergehend; Lateralstrata hier besonders am unteren Bildrand ausgebildet, divergierend, lockerer aufgebaut als Mediostratum.

**Abb. 24:** *Tapinella atrotomentosa*, CH 216/98: Lamellenquerschnitt (tangential zum Hutrand, Kryotomschnitt) einer alten Lamelle; Lateralstrata angedeutet, jedoch kein ausgeprägtes Mediostratum erkennbar; im Bereich des „Mediostratums“ gebündelte, parallel zur Lamellenschneide verlaufende Hyphen im Querschnitt erkennbar (bidirektionale Lamellentrama); Zellwände in KOH deutlich quellend.

**Abb. 25:** *Tapinella atrotomentosa*, CH 216/98: Längsschnitt der Lamelle (radial zum Hutrand, Kryotomschnitt); Hyphen zum größten Teil in Richtung Lamellenschneide verlaufend (hier nach oben), aber untermischt mit gebündelten, parallel zur Schneide verlaufenden Hyphen.

**Abb. 26:** *Tapinella panuoides* var. *ionipus*, CH 242/98: Lamellenquerschnitt (tangential zum Hutrand, Kryotomschnitt), an der Lamellenschneide; Hyphen des Mediostratums parallel verlaufend, dicht gepackt, an der Schneide in Subhymenium übergehend; Lateralstrata hier besonders am unteren Bildrand ausgebildet, divergierend, lockerer aufgebaut als Mediostratum.

**Abb. 27:** *Tapinella panuoides* var. *ionipus*, CH 242/98: Längsschnitt der Lamelle (radial zum Hutrand, Kryotomschnitt); Hyphen zum größten Teil in Richtung Lamellenschneide verlaufend (hier nach oben), aber untermischt mit parallel zur Schneide verlaufenden Hyphen.

**Abb. 28:** *Pseudomerulius aureus*, CH 89/96: Querschnitt eines lamellenartig ausgeprägten Teiles des meruloiden Hymenophors (Kryotomschnitt); keine Vorzugsrichtung der Hyphen zu erkennen; Zellwände der Hyphen meist in KOH stark quellend.

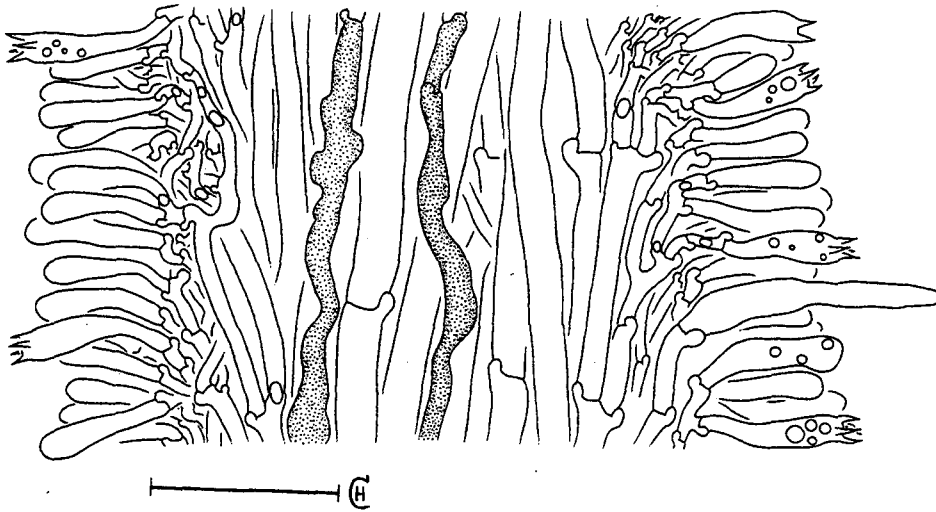


Abb. 19: *P. involutus*

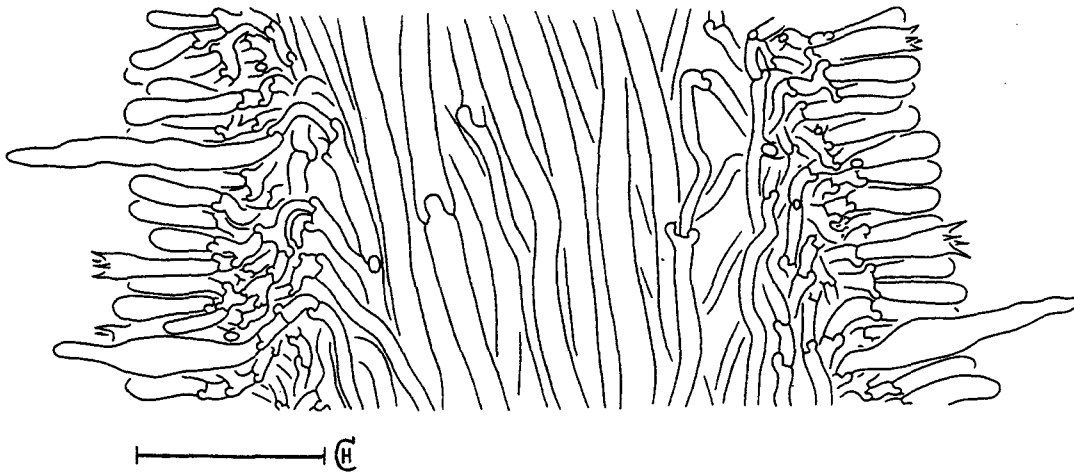


Abb. 20: *P. rubicundulus*

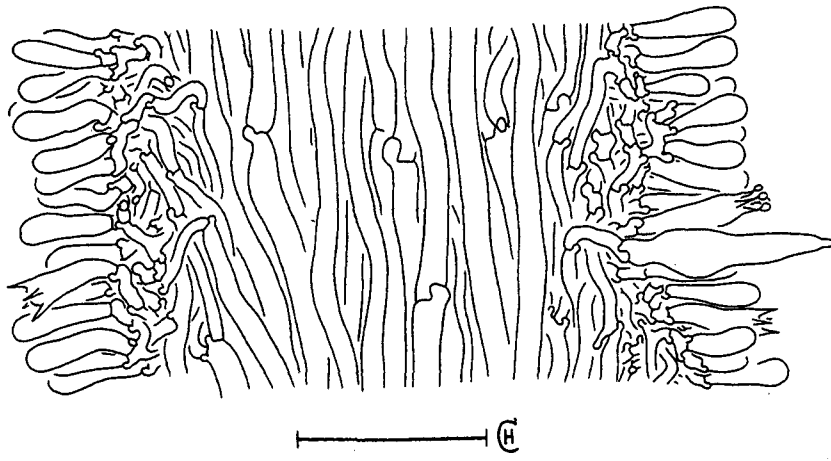


Abb. 21: *P. validus*

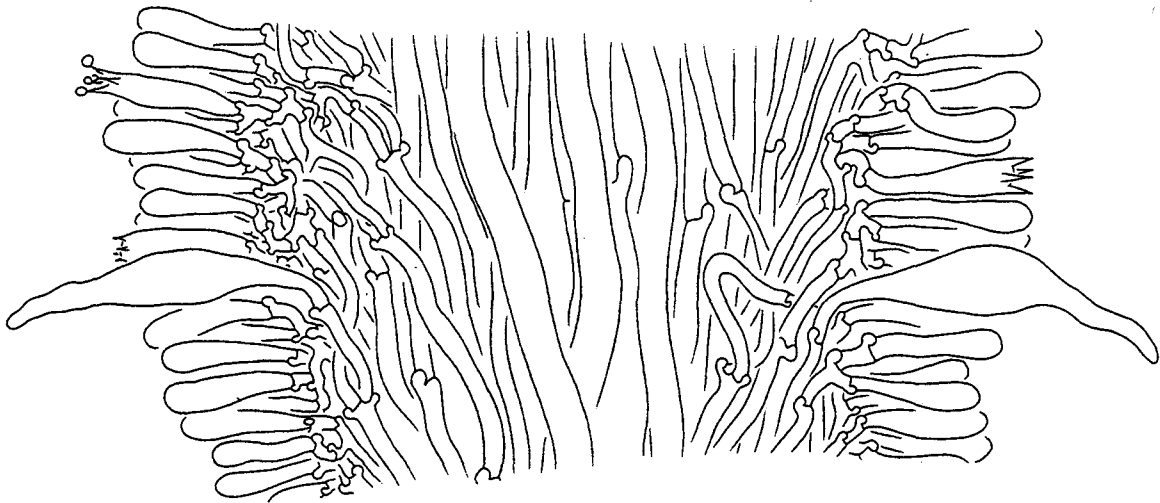


Abb. 22: *P. obscurosporus*

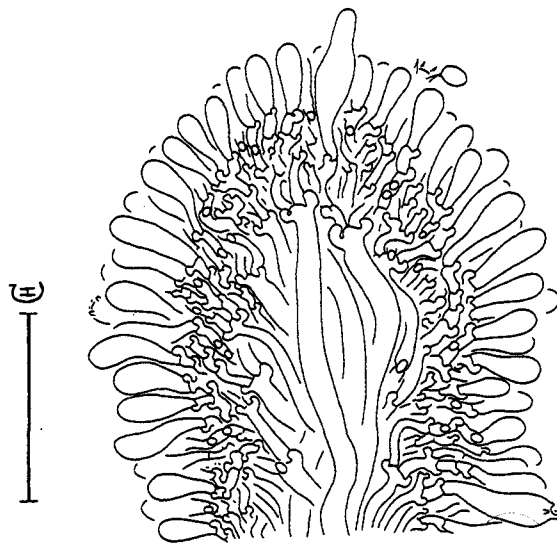


Abb. 23: *P. vernalis*

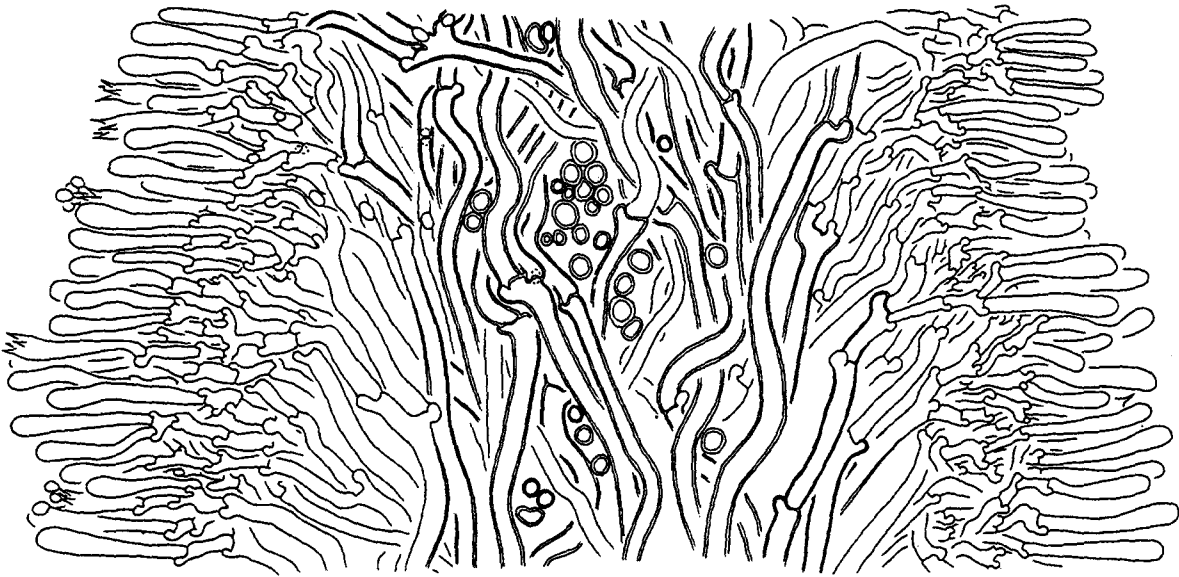


Abb. 24: *T. atrotomentosa*

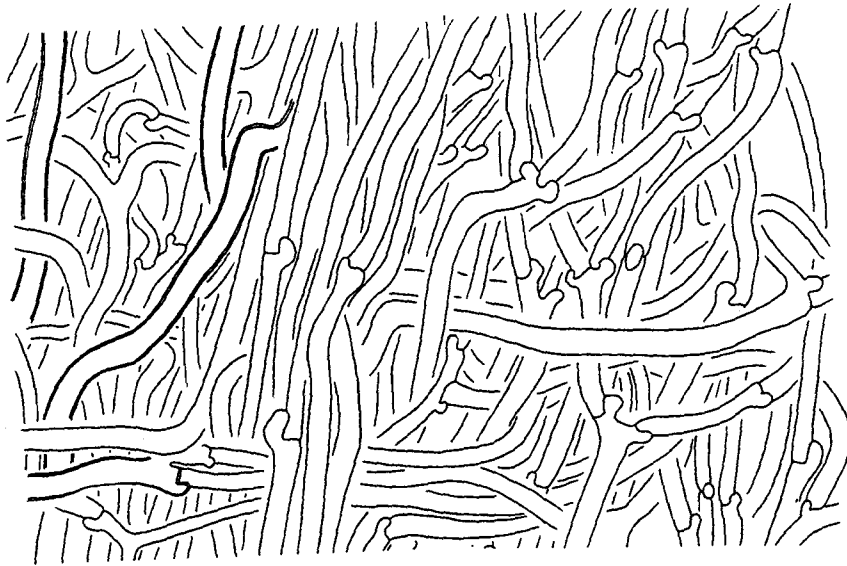


Abb. 25: *T. atrotomentosa*

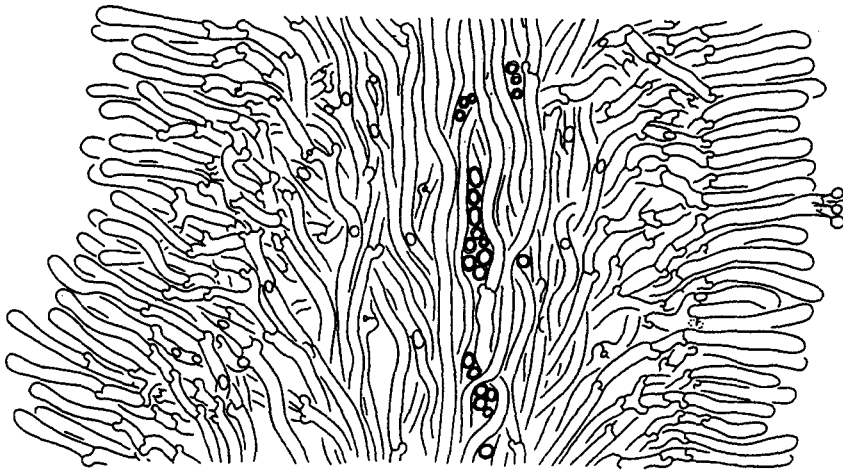


Abb. 26: *T. panuoides* var. *ionipus*

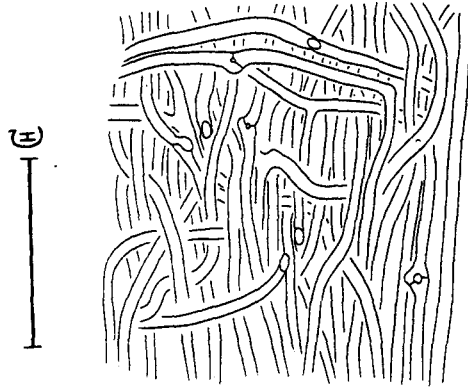


Abb. 27: *T. panuoides* var. *ionipus*



Abb. 28: *Ps. aureus*



**Sporen:**

**Abb. 29:** *Paxillus involutus*, SR 444: Sporen, Frischmaterial in Wasser.

**Abb. 30:** *Paxillus rubicundulus*, CH 215/97: Sporen, Frischmaterial in Wasser.

**Abb. 31:** *Paxillus validus*, Holotypus: Sporen, Frischmaterial in Wasser.

**Abb. 32:** *Paxillus obscuroporus*, Holotypus: Sporen, Frischmaterial in Wasser.

**Abb. 33:** *Paxillus vernalis*, Holotypus: Sporen, Herbarmaterial, in Wasser.

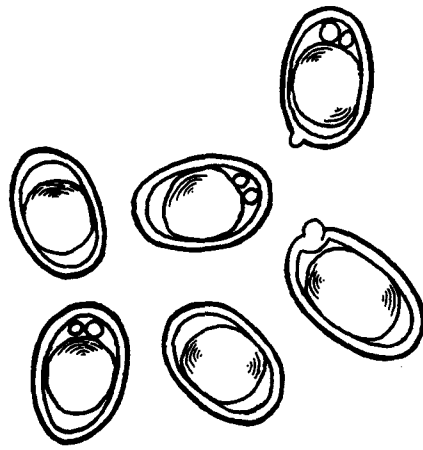


Abb. 29: *P. involutus*

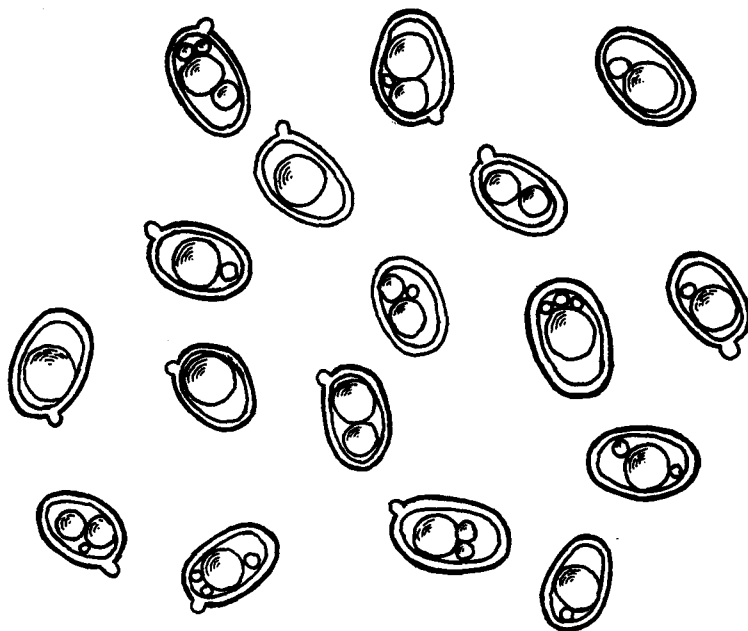


Abb. 30: *P. rubicundulus*

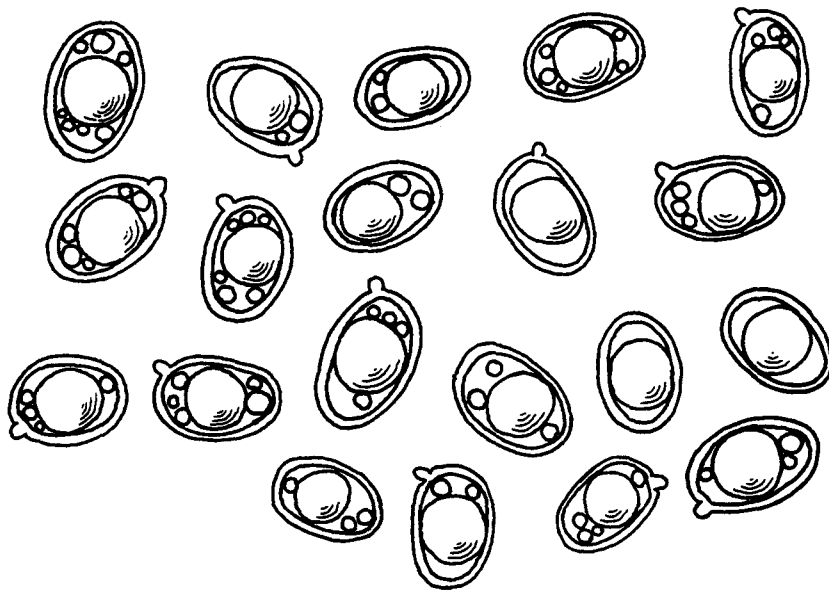


Abb. 31: *P. validus*

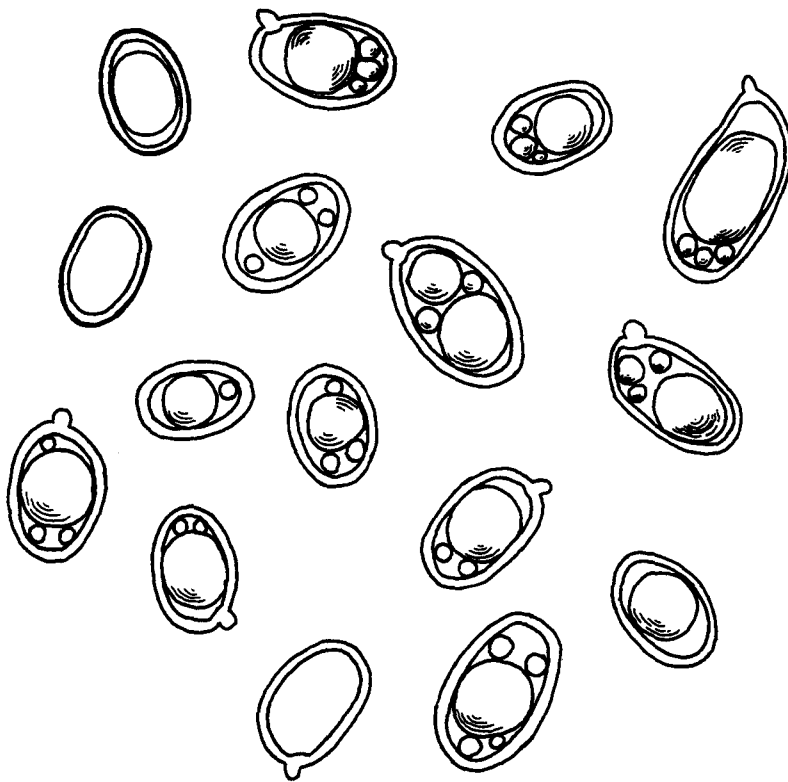


Abb. 32: *P. obscurosporus*

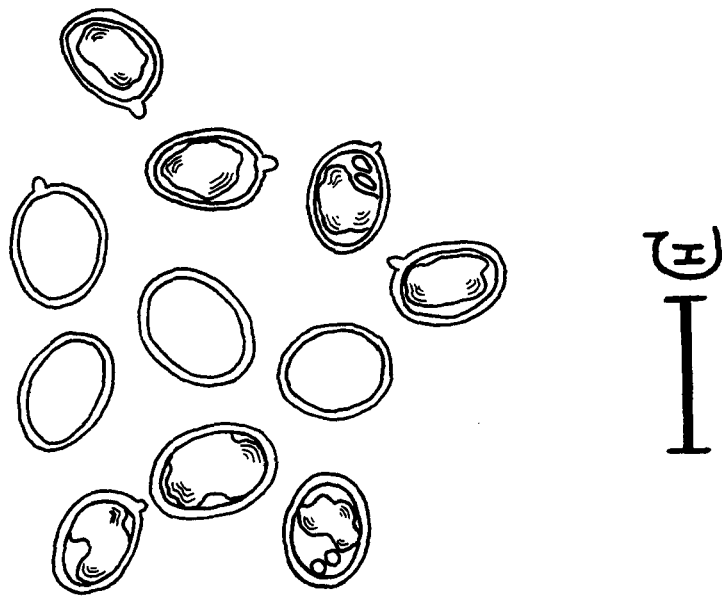


Abb. 33: *P. vernalis* (Maßstab 10 μm)

## **Cheilocystiden:**

**Abb. 34:** *P. involutus*: Cheilocystiden;  
a: CH 136/98; b: CH 276/98.

**Abb. 35:** *P. rubicundulus*, CH 154/98: Cheilocystiden.

**Abb. 36:** *P. validus*, Holotypus: Cheilocystiden und Basidien der Lamellenschneide abgebildet.

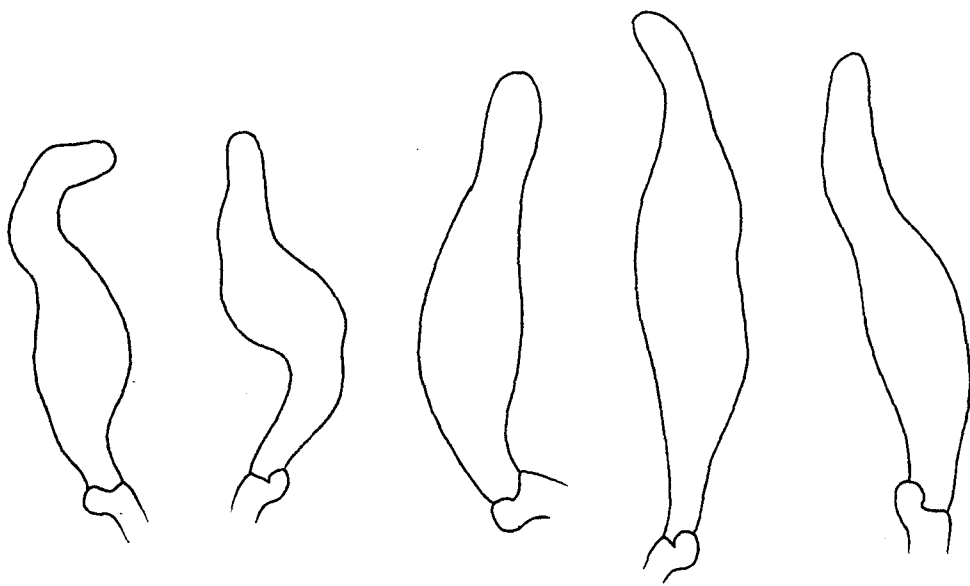
**Abb. 37:** *P. validus*, Holotypus: Cheilocystiden und zwei aberrante Basidien (zwei- bzw. einsporig).

**Abb. 38:** *P. obscuroporus*: Cheilocystiden;  
a: Holotypus; b: CH 292/98.

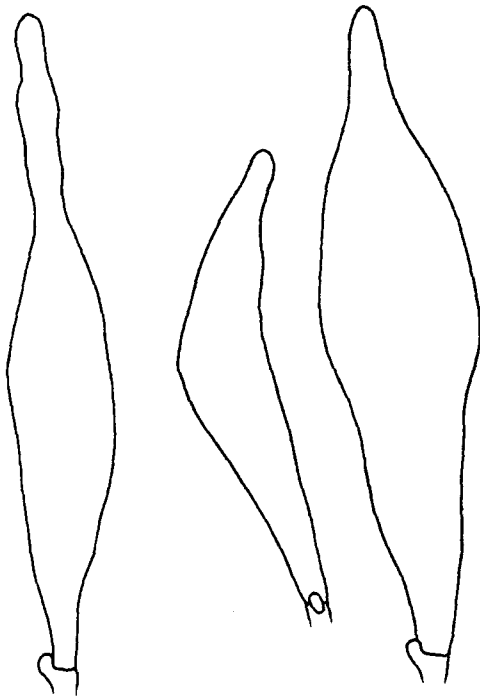
**Abb. 39:** *P. vernalis*: Cheilocystiden;  
a: Holotypus; b: Watling A1787.

**Abb. 40:** *P. vernalis*, coll. Lohmeyer s. n. in M: Cheilocystiden.

**Abb. 41:** *P. albidulus*, Holotypus: Cheilocystiden.



a



b

Abb. 34: *P. involutus* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )

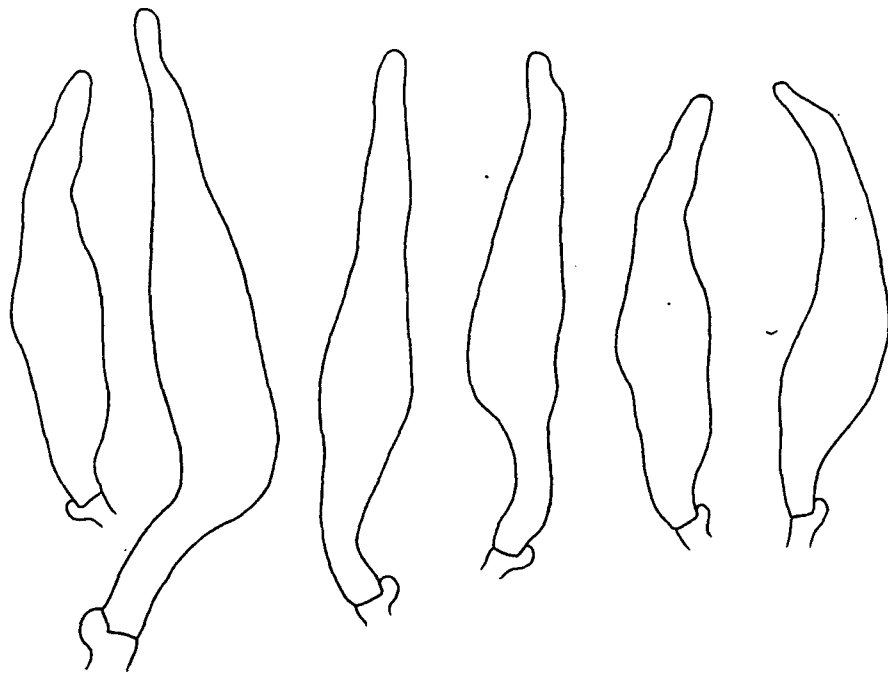
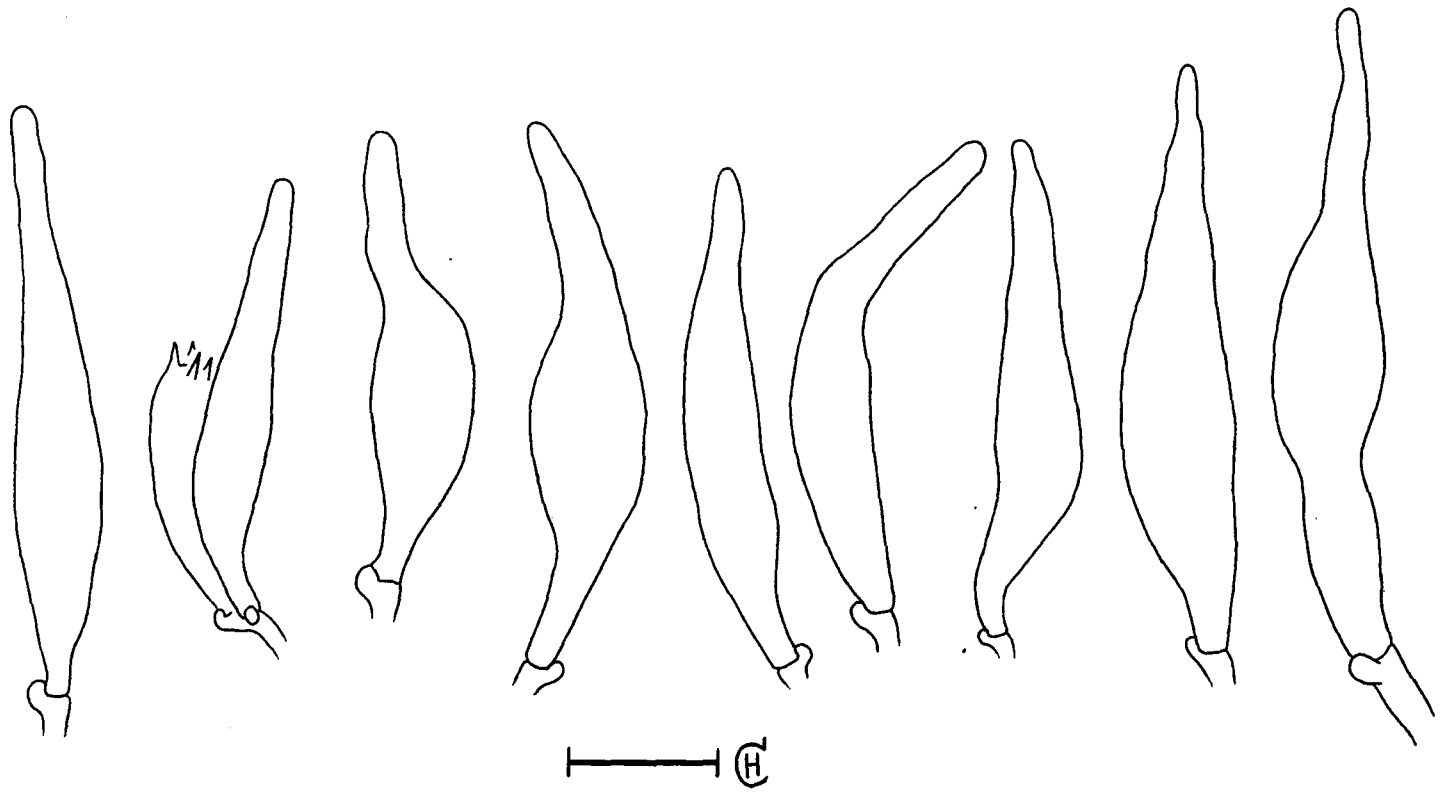


Abb. 35: *P. rubicundulus* (Maßstab 20 µm)

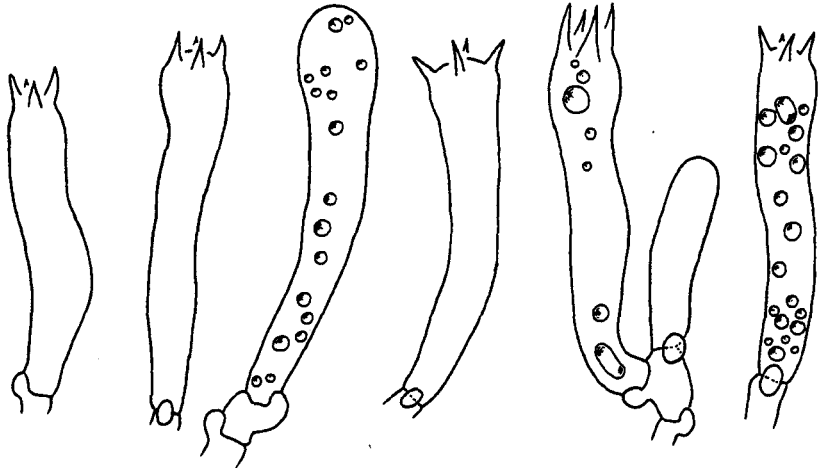
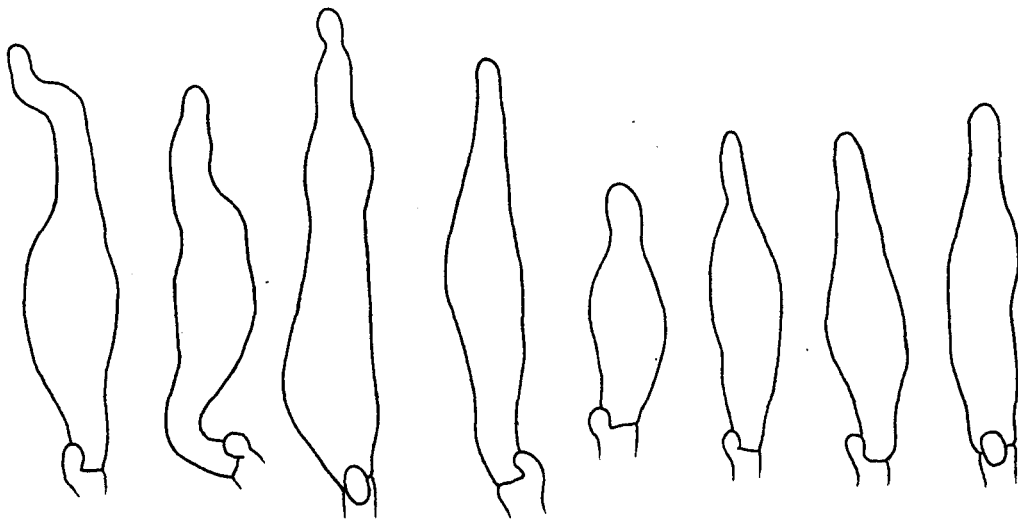


Abb. 36: *P. validus* (Maßstab 20  $\mu$ m)



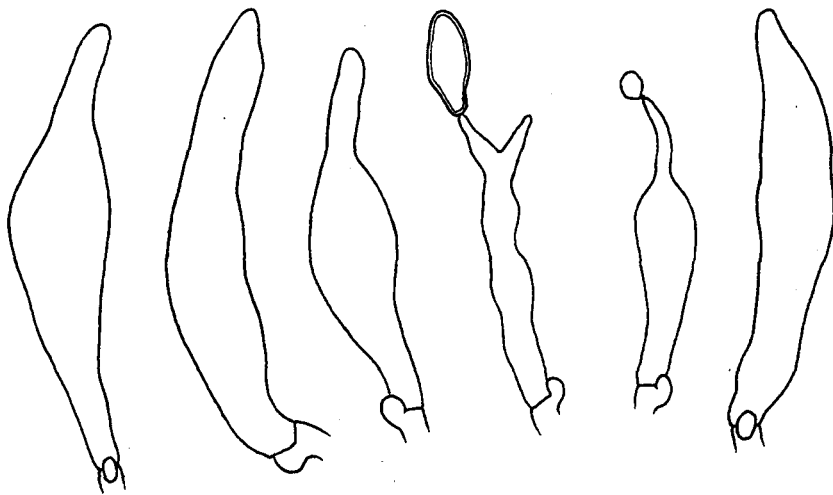
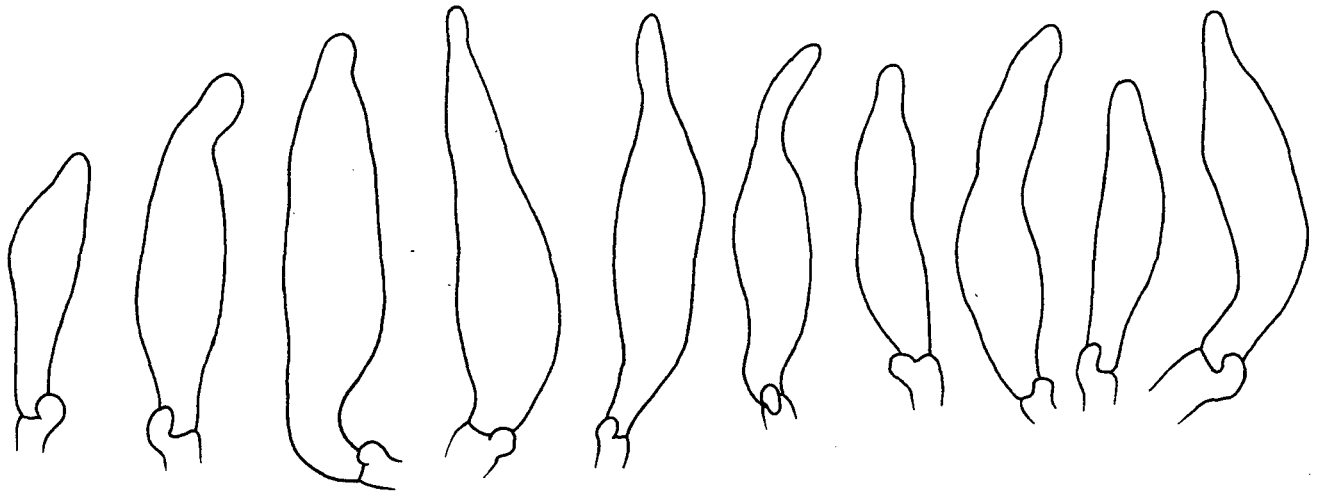


Abb. 37: *P. validus* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )

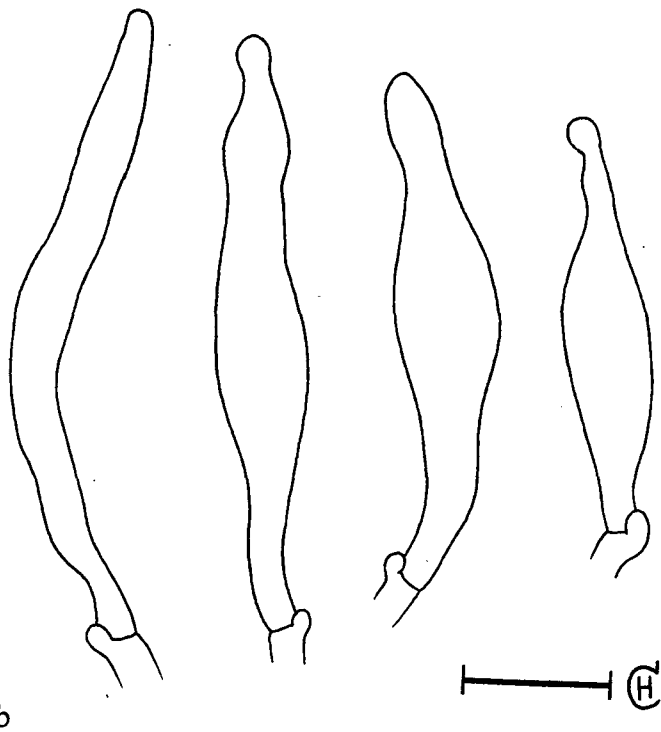
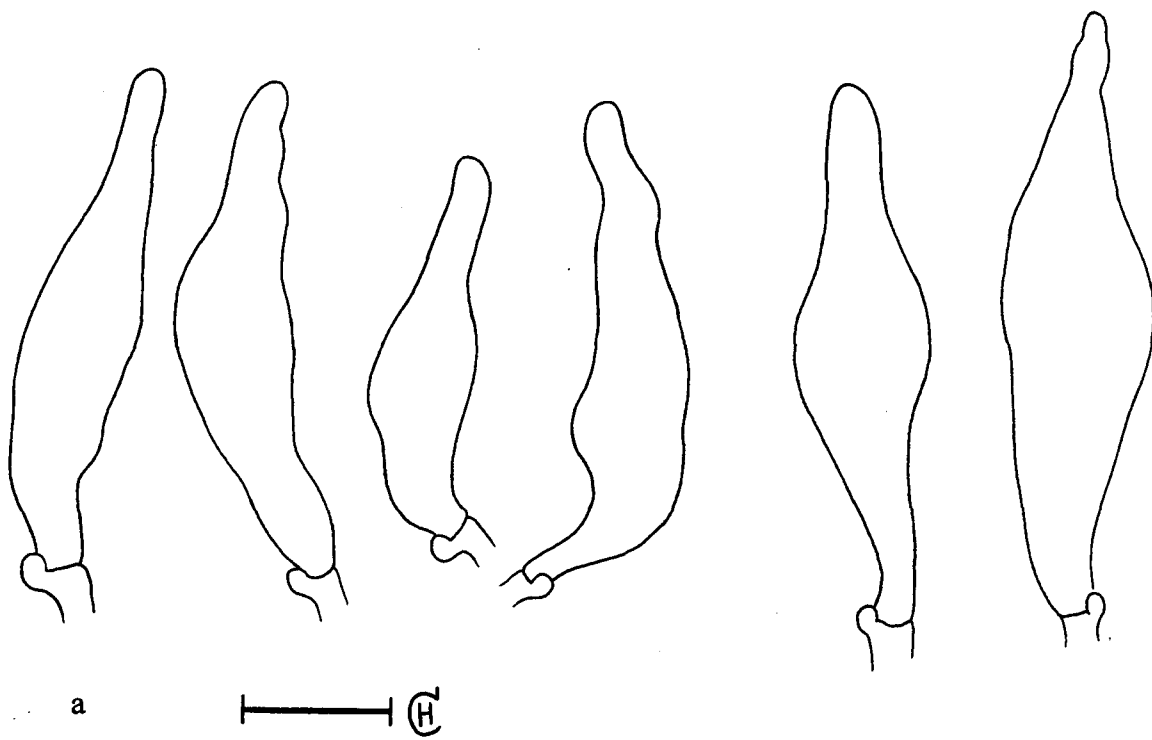
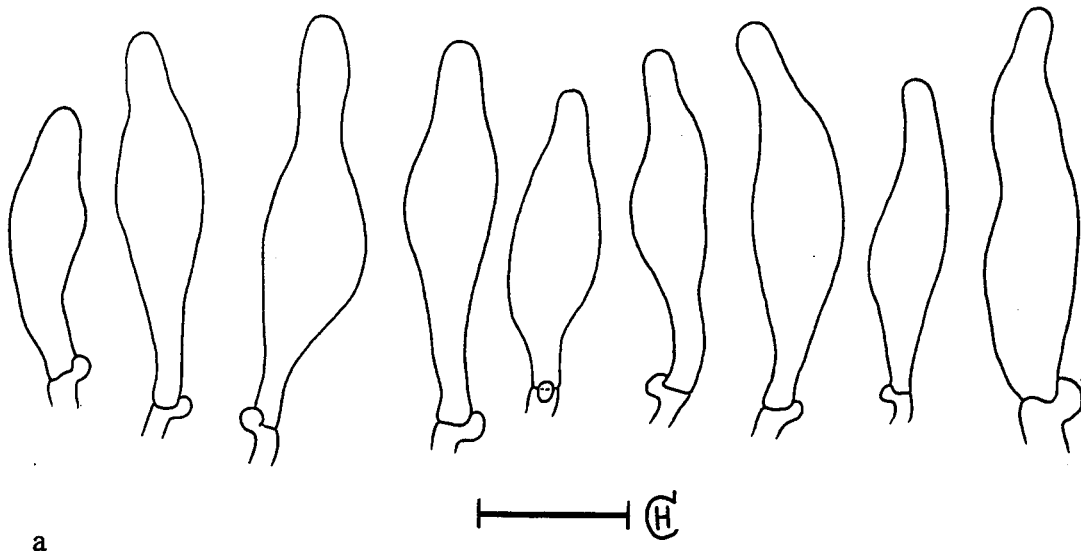
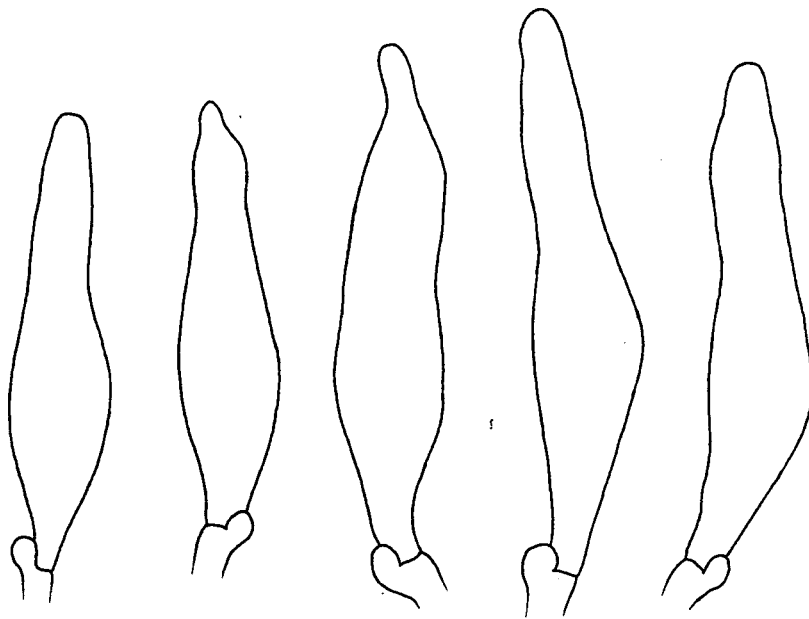


Abb. 38: *P. obscurosporus* (Maßstab 20 µm)



a



b

Abb. 39: *P. vernalis* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )

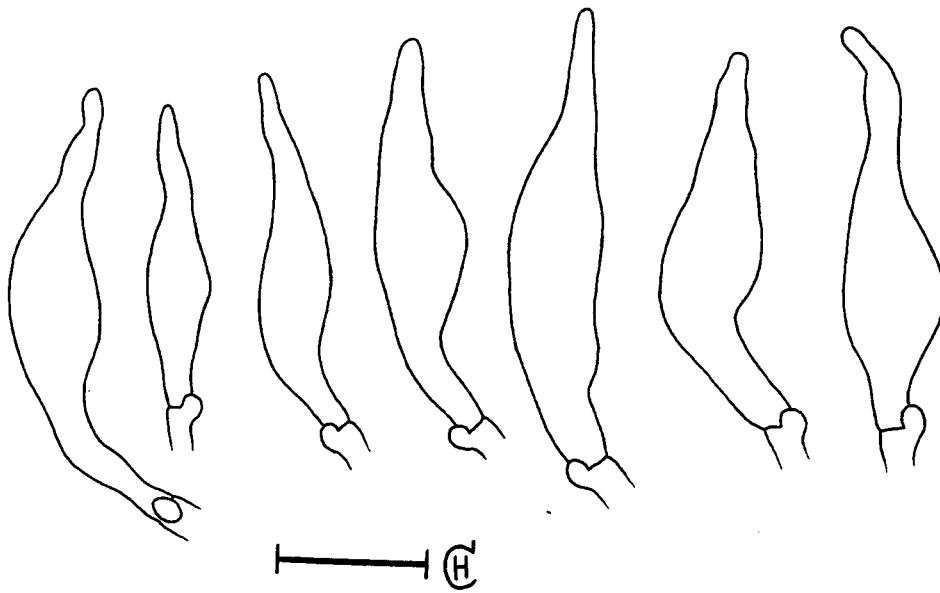


Abb. 40: *P. vernalis*

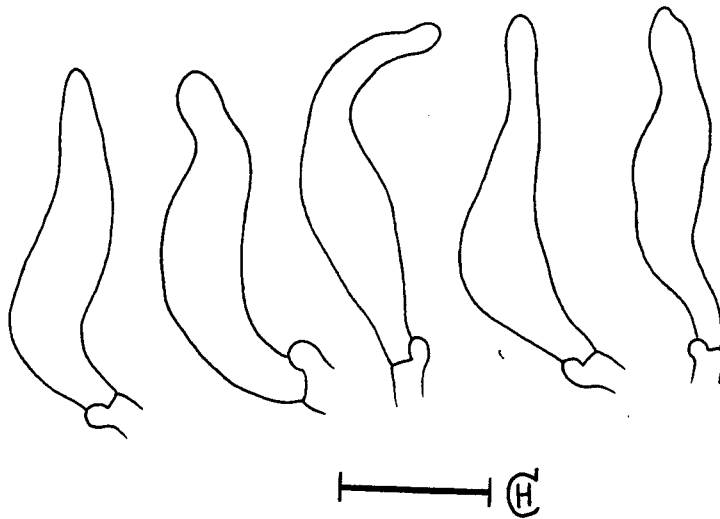


Abb. 41: *P. albidulus*

## **Pleurocystiden:**

**Abb. 42:** *P. involutus*, CH 128/98: Pleurocystiden und Basidien.

**Abb. 43:** *P. involutus*, CH 276/98: Pleurocystiden und Basidien.

**Abb. 44:** *P. rubicundulus*, CH 154/98: Pleurocystiden.

**Abb. 45:** *P. rubicundulus*, CH 154/98: Pleurocystide und Basidien, z. T. mit Öltröpfchen und Vakuolen gezeichnet.

**Abb. 46:** *P. validus*, Holotypus: Pleurocystiden.

**Abb. 47:** *P. validus*, CH 137/98: Pleurocystiden und Basidien.

**Abb. 48:** *P. obscurosporus*: Pleurocystiden;  
**a:** Holotypus; **b:** CH 293/98 (mit einer Basidie, Öltröpfchen eingezeichnet).

**Abb. 49:** *P. obscurosporus*, CH 292/98: Pleurocystiden und eine Basidie; eine Cystide besonders lang.

**Abb. 50:** *P. vernalis*: Pleurocystiden;  
**a:** Holotypus; eine Cystide auf gleicher Höhe wie Basidie entspringend. **b:** coll. Lohmeyer s. n. in M.

**Abb. 51:** *P. albidulus*, Holotypus: Pleurocystiden; unten einzelne Cystide mit Hymenium/Subhymenium gezeichnet, hier Pigmentierung farblich hervorgehoben.

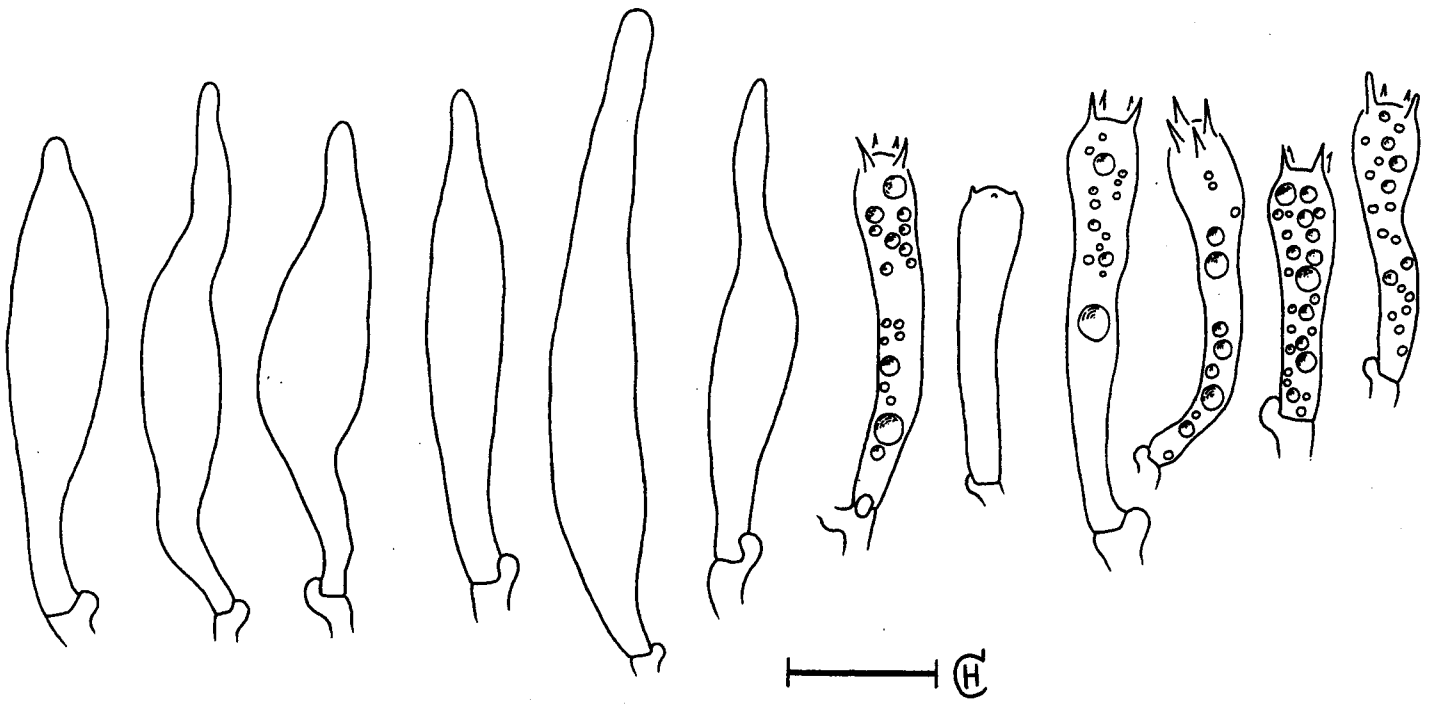


Abb. 42: *P. involutus* (Maßstab 20 µm)

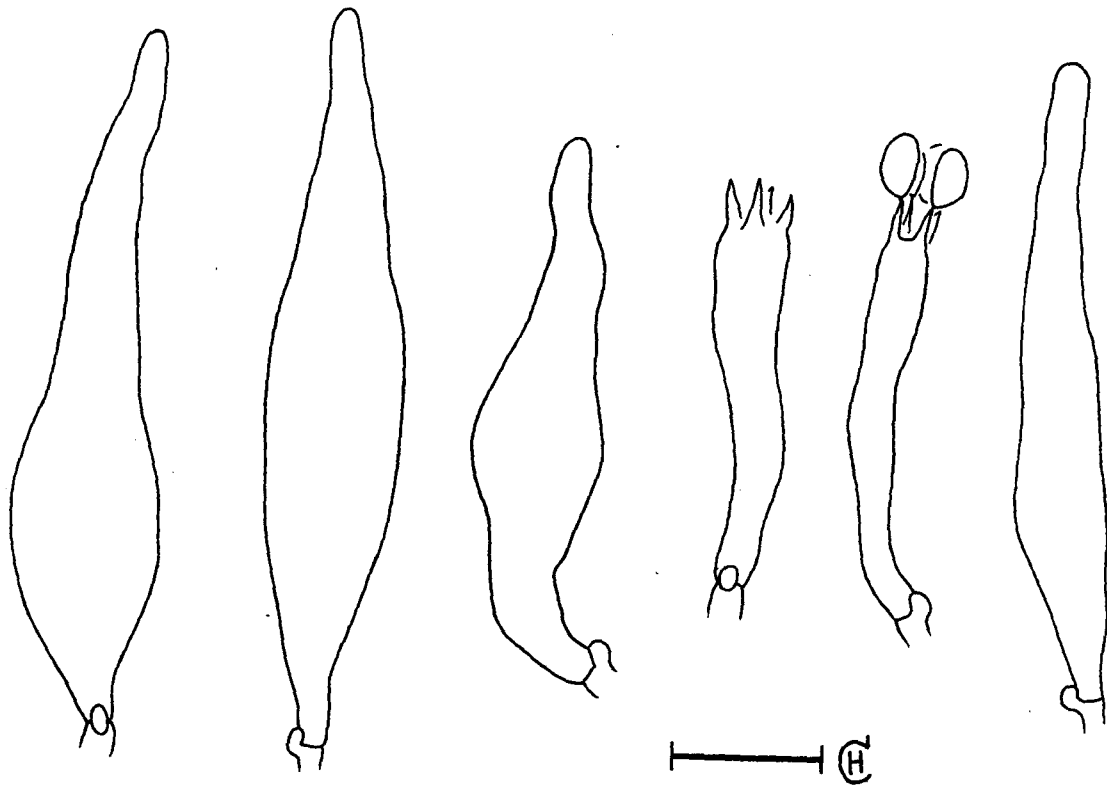


Abb. 43: *P. involutus*

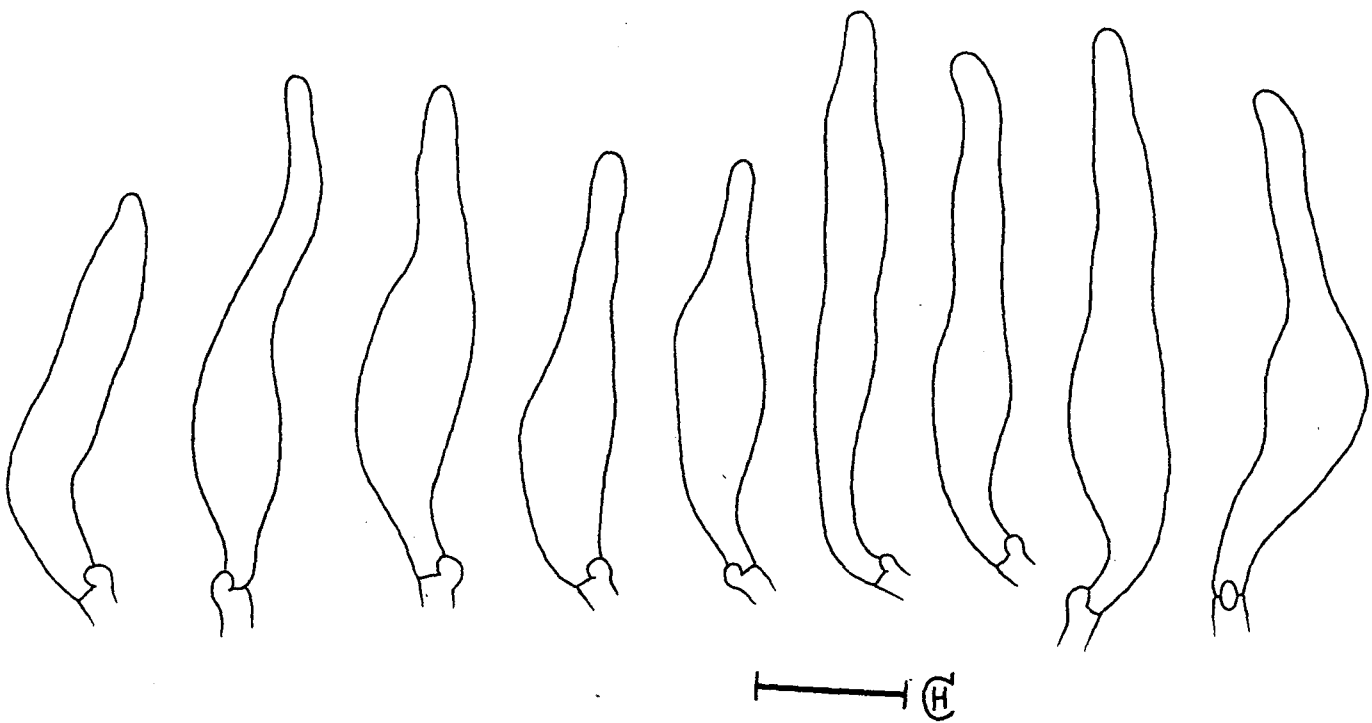


Abb. 44: *P. rubicundulus*

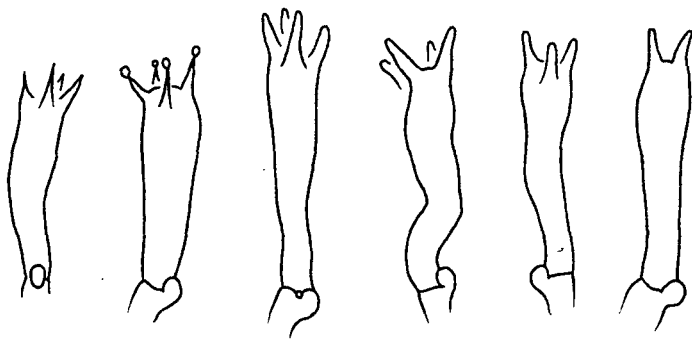
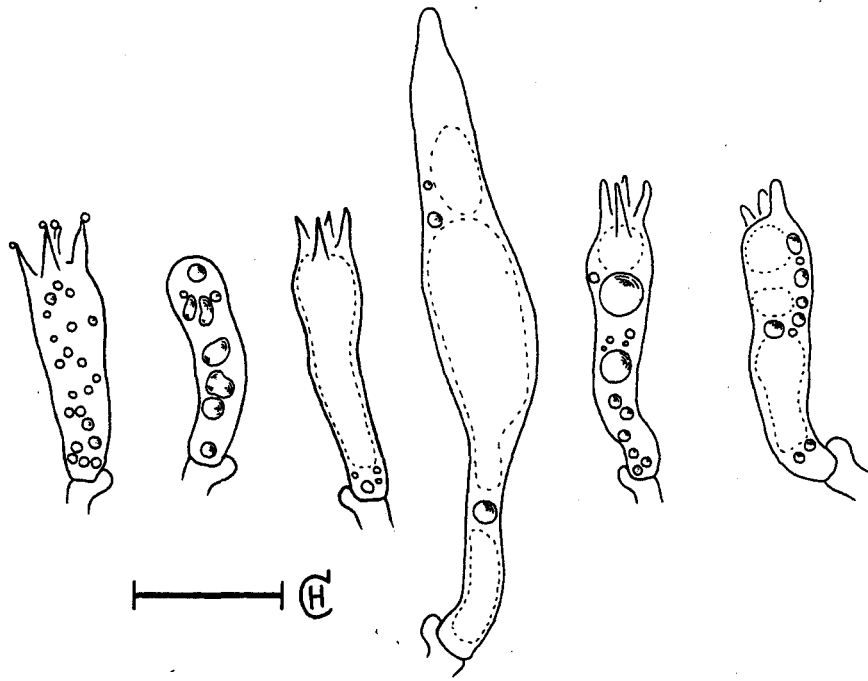


Abb. 45: *P. rubicundulus* (Maßstab 20 µm)



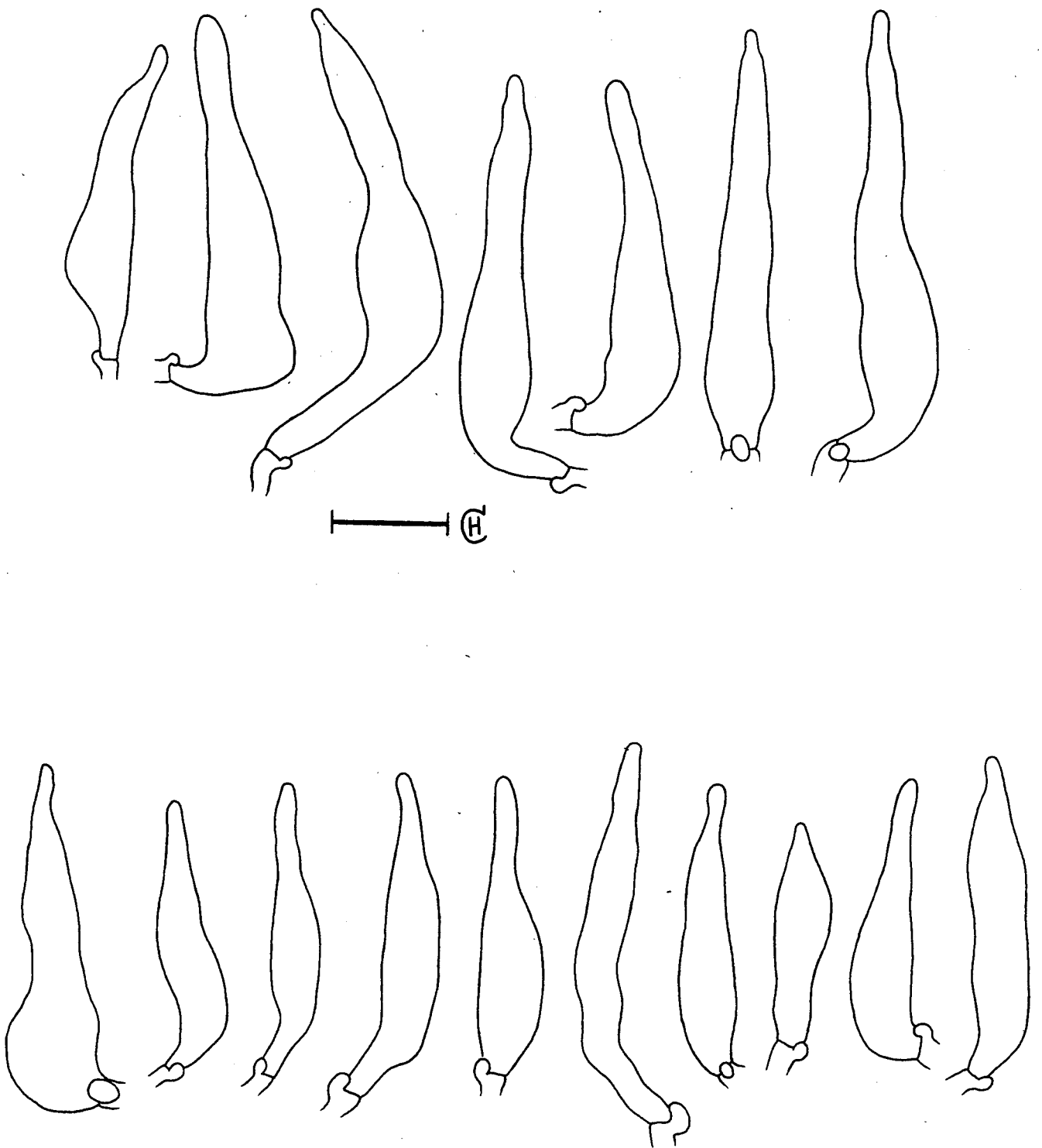


Abb. 46: *P. validus* (Maßstab 20 µm)

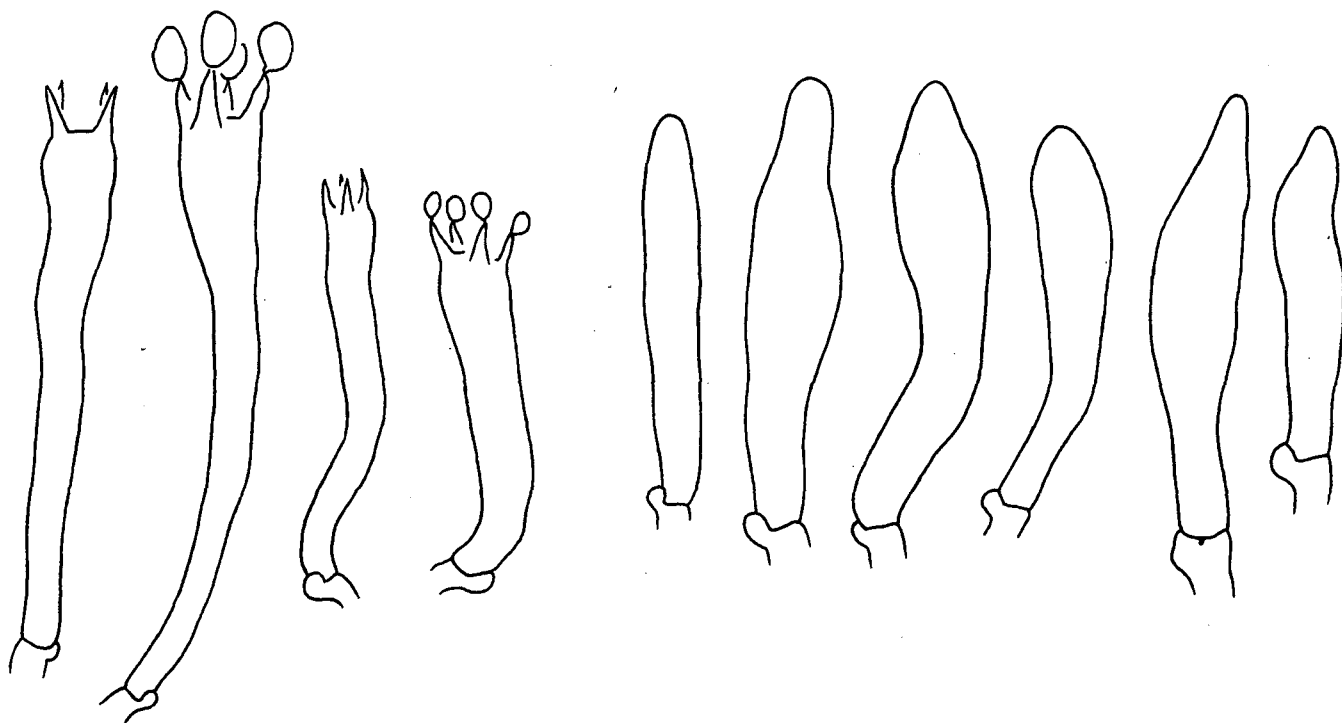
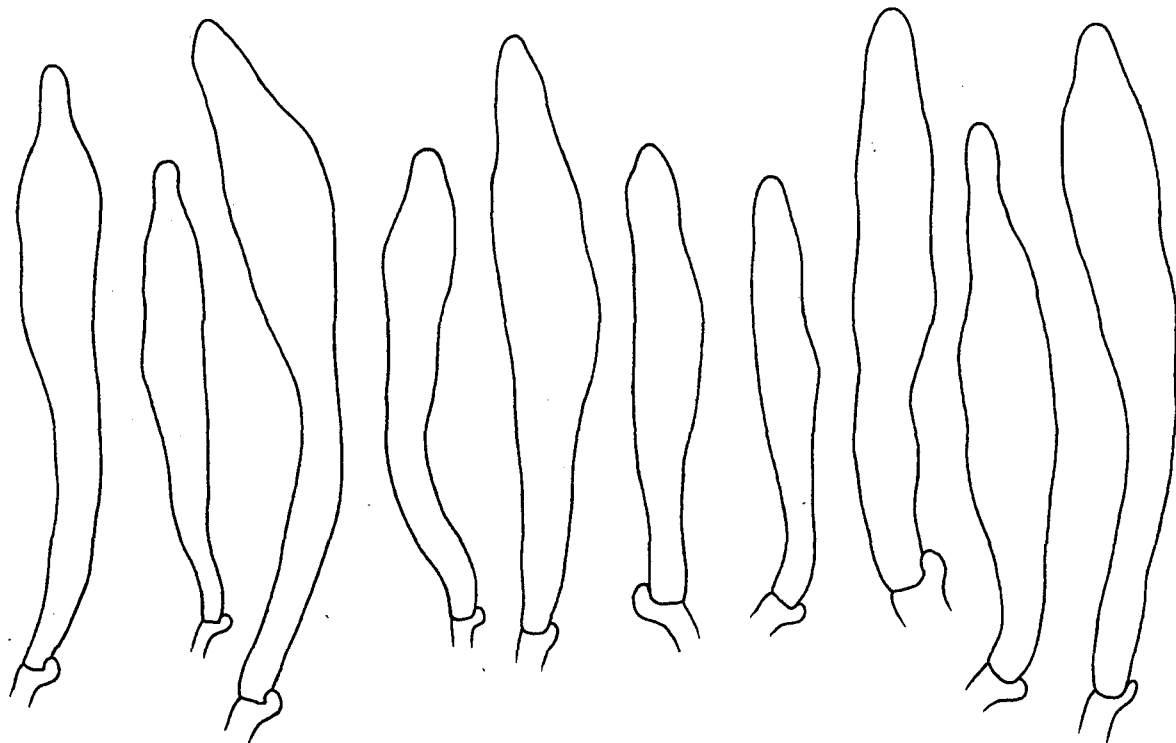
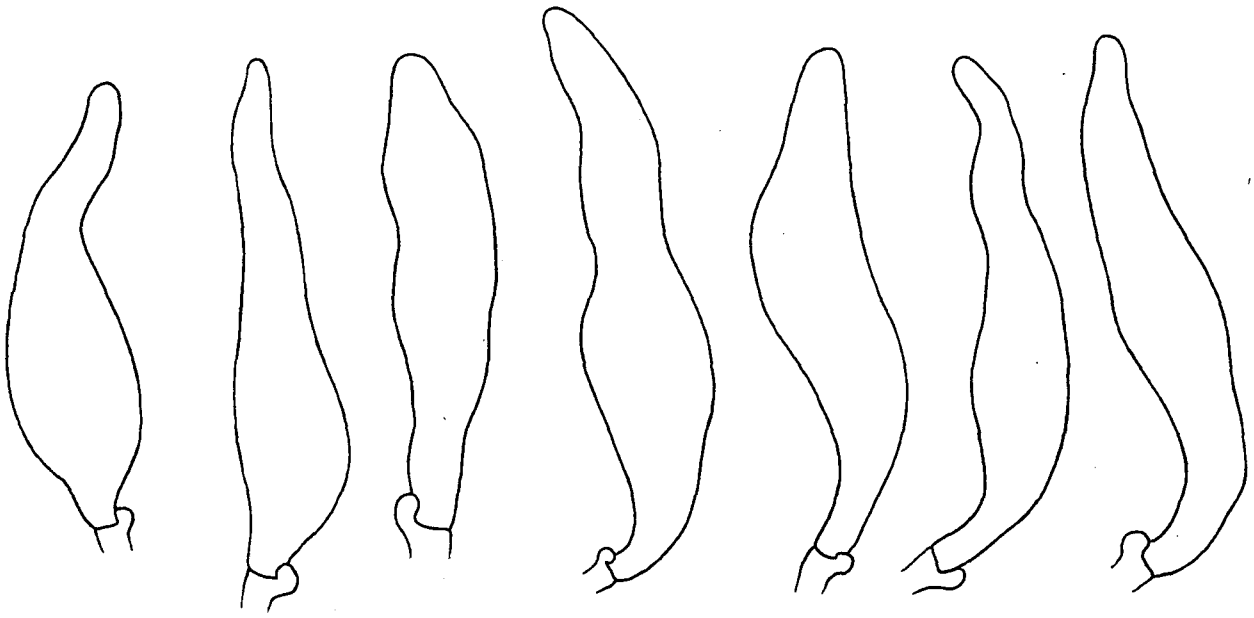
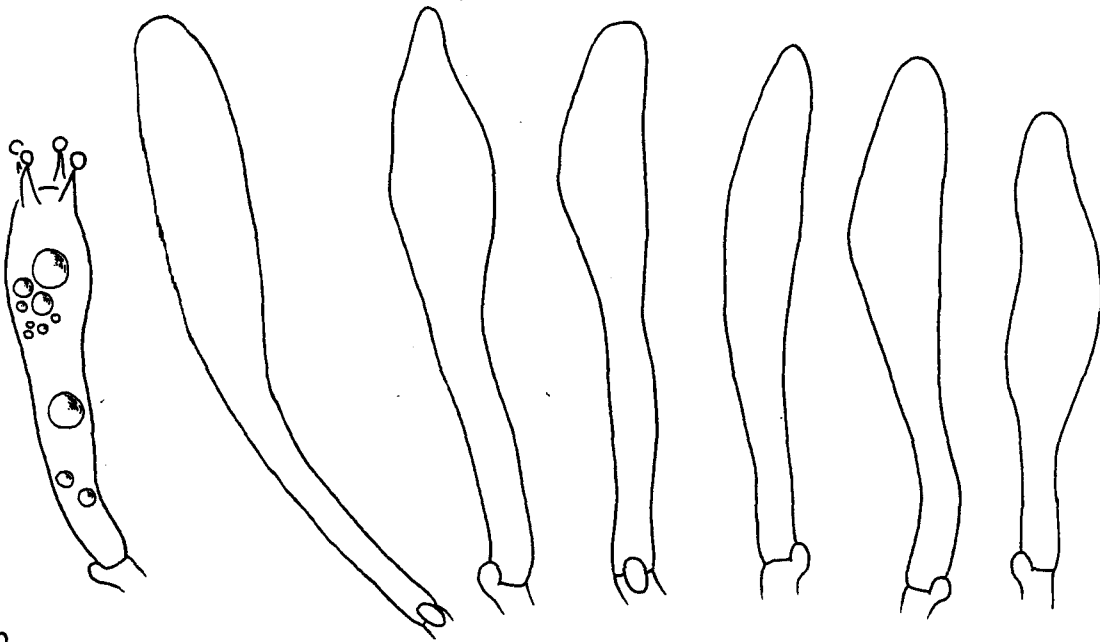


Abb. 47: *P. validus* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )



a



b

Abb. 48: *P. obscurosporus* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )

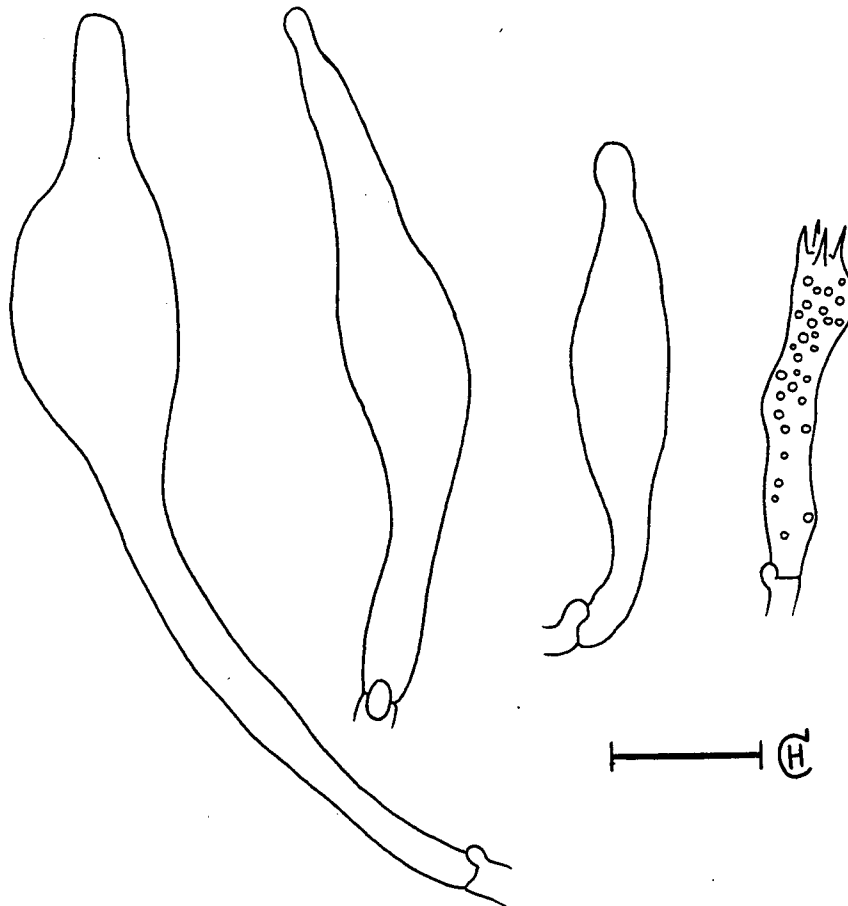


Abb. 49: *P. obscurosporus* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )

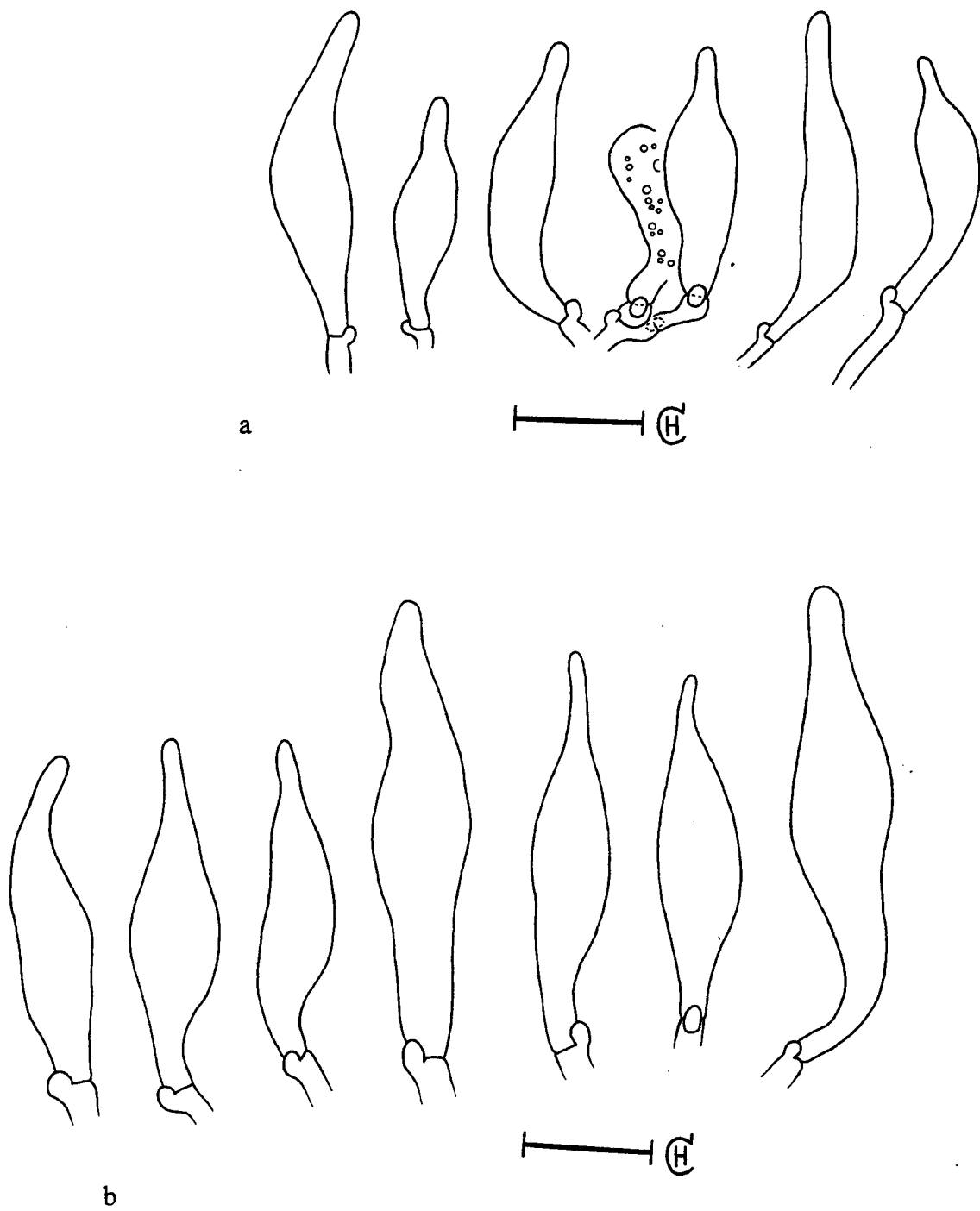


Abb. 50: *P. vernalis* (Maßstab 20 µm)

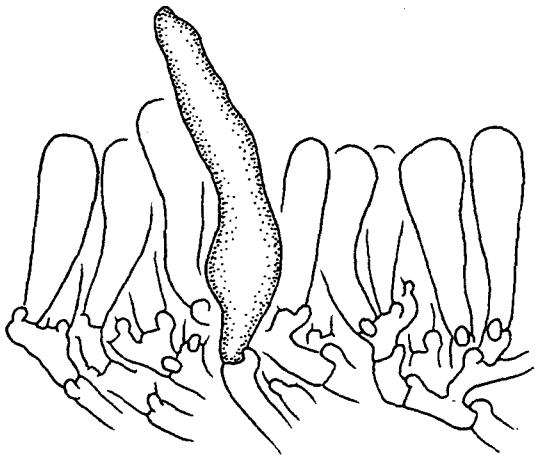
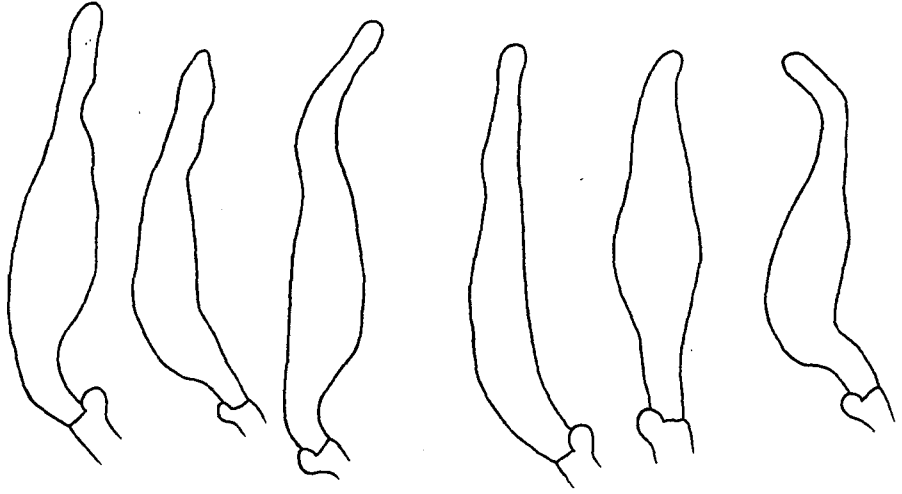
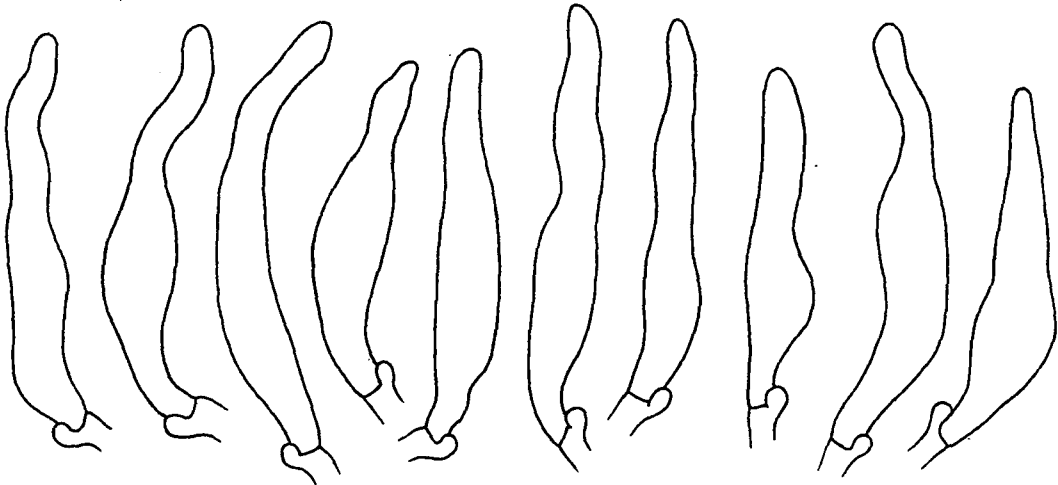


Abb. 51: *P. albidulus* (Maßstab 20 µm)

## **Stielbekleidung:**

**Abb. 52:** *P. involutus*, coll. Poelt 9. 1958 in M: Stielbekleidung mit Caulocystiden und einer Caulobasidie.

**Abb. 53:** *P. rubicundulus*, CH 250/97: Stielbekleidung mit Caulocystiden und einer zweisporigen Caulobasidie; Thrombopleren farblich abgesetzt.

**Abb. 54:** *P. validus*, CH 137/98: Stielbekleidung mit Caulocystiden und einer Caulobasidie; kurzgliedriges Subhymenium deutlich ausgeprägt.

**Abb. 55:** *P. vernalis*, Holotypus: Stielbekleidung; Caulohymenium größtenteils fehlend (zerstört), nur vereinzelte Caulocystiden vorhanden.

**Abb. 56:** *P. obscuroporus*, Holotypus: Stielbekleidung mit büscheligem Caulohymenium (nahe Stielbasis).

**Abb. 57:** *P. albidulus*, Paratypus: Stielbekleidung mit Caulocystiden.

**Abb. 58:** *P. validus*, Holotypus: Stielbekleidung mit Caulocystiden und einer Caulobasidie.

**Abb. 59:** *T. atrotomentosa*, CH 216/98: Stielbekleidung;

**a:** einzelnes, langes Stielhaar aus gebündelt-verflochtenen Hyphen, komplett abgebildet; an Haarspitze Hyphen mit farblosen, kristallinen Auflagerungen, nach unten hin immer mehr dunkle, schwarzbraune Pigmentauflagerungen (amorph); Hyphen meist mit Öltröpfchen (z. T. gezeichnet); **b:** Stielbekleidung der Stielspitze, kurz unterhalb des Hymeniums; Hyphen parallel verlaufend, keine ausgeprägten Haare ausbildend, jedoch auch mit vielen Pigmentauflagerungen.

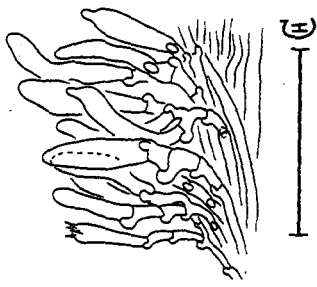


Abb. 52: *P. involutus*

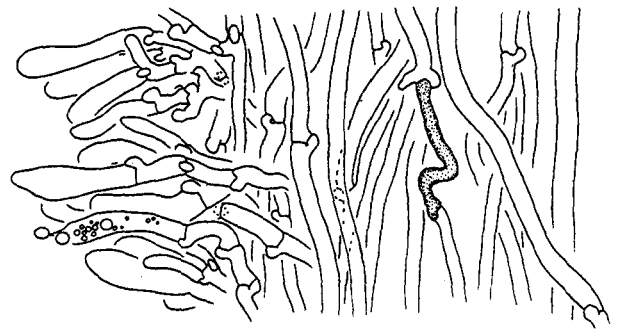


Abb. 53: *P. rubicundulus*

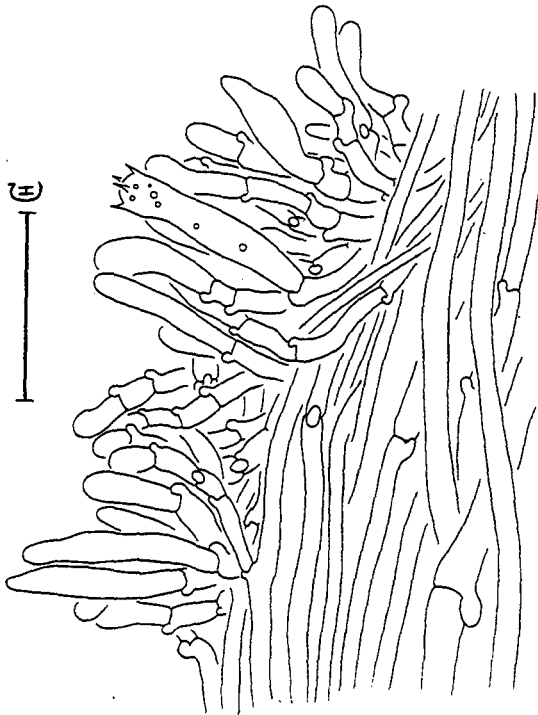


Abb. 54: *P. validus*

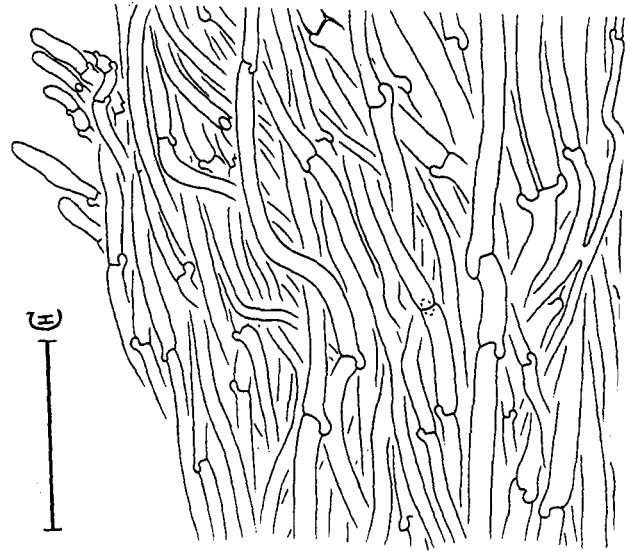


Abb. 55: *P. vernalis*

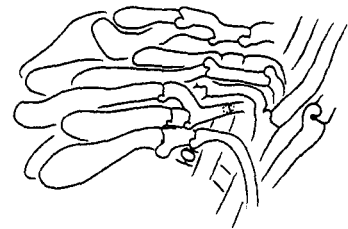


Abb. 57: *P. albidus*

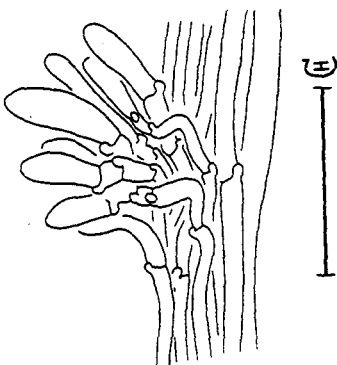


Abb. 56: *P. obscurusporus*

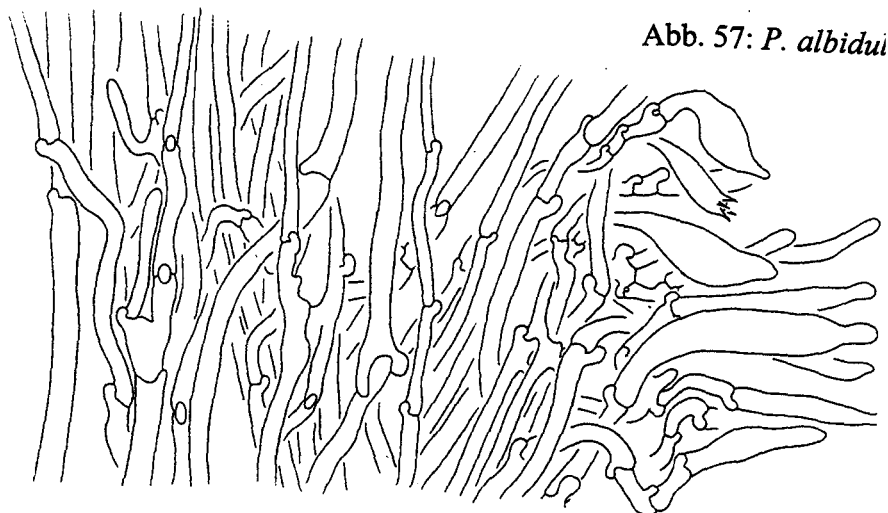


Abb. 58: *P. validus*



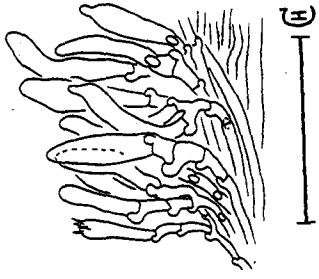


Abb. 52: *P. involutus*

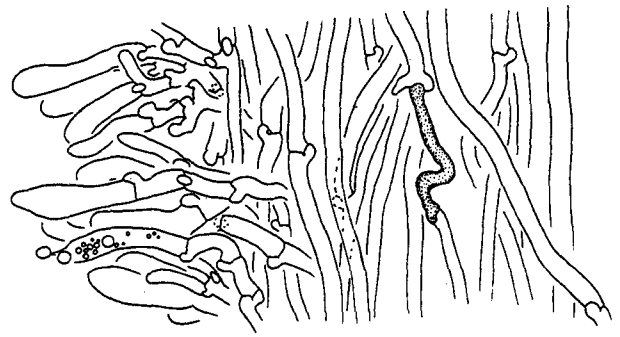


Abb. 53: *P. rubicundulus*

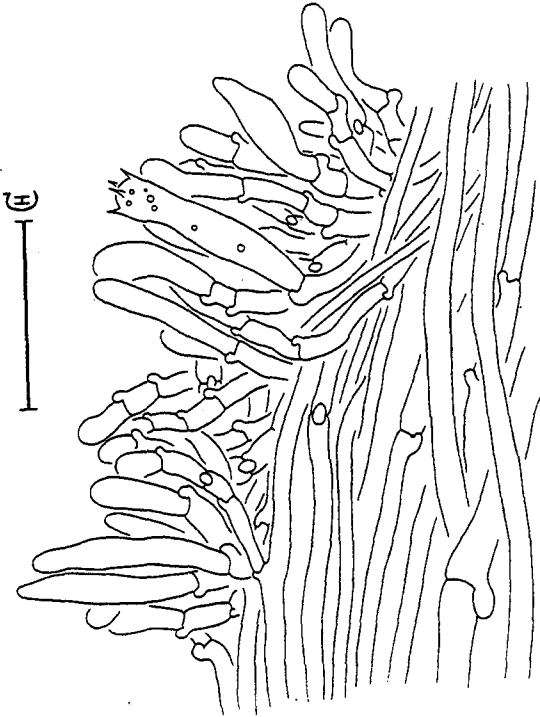


Abb. 54: *P. validus*

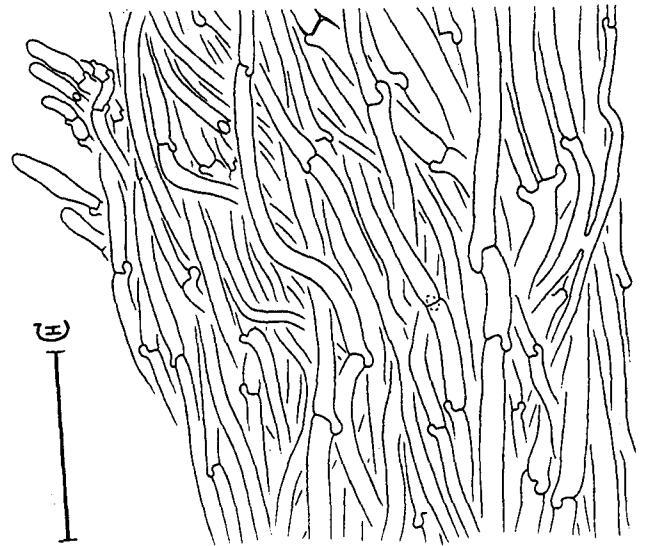


Abb. 55: *P. vernalis*

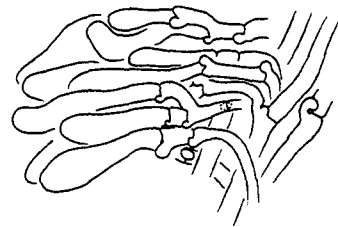


Abb. 57: *P. albidulus*

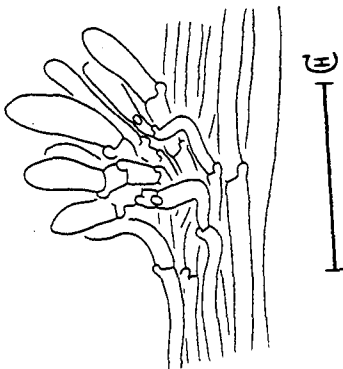


Abb. 56: *P. obscuroporus*

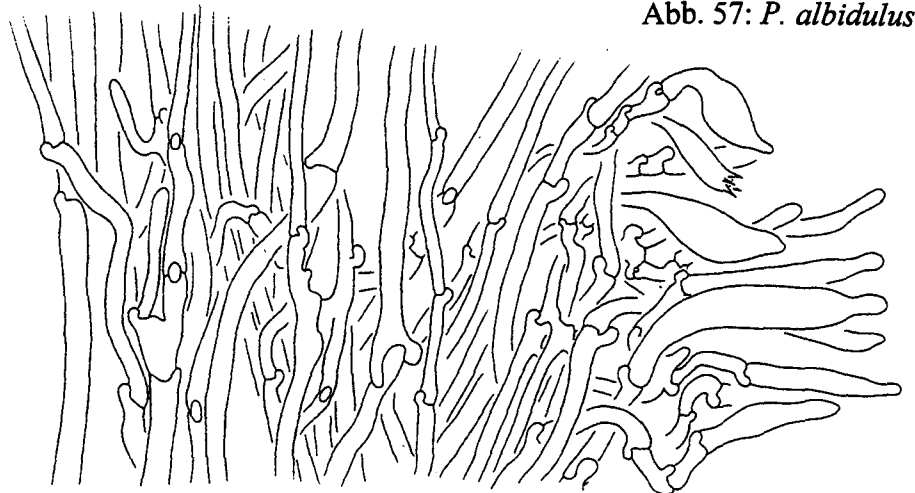


Abb. 58: *P. validus*

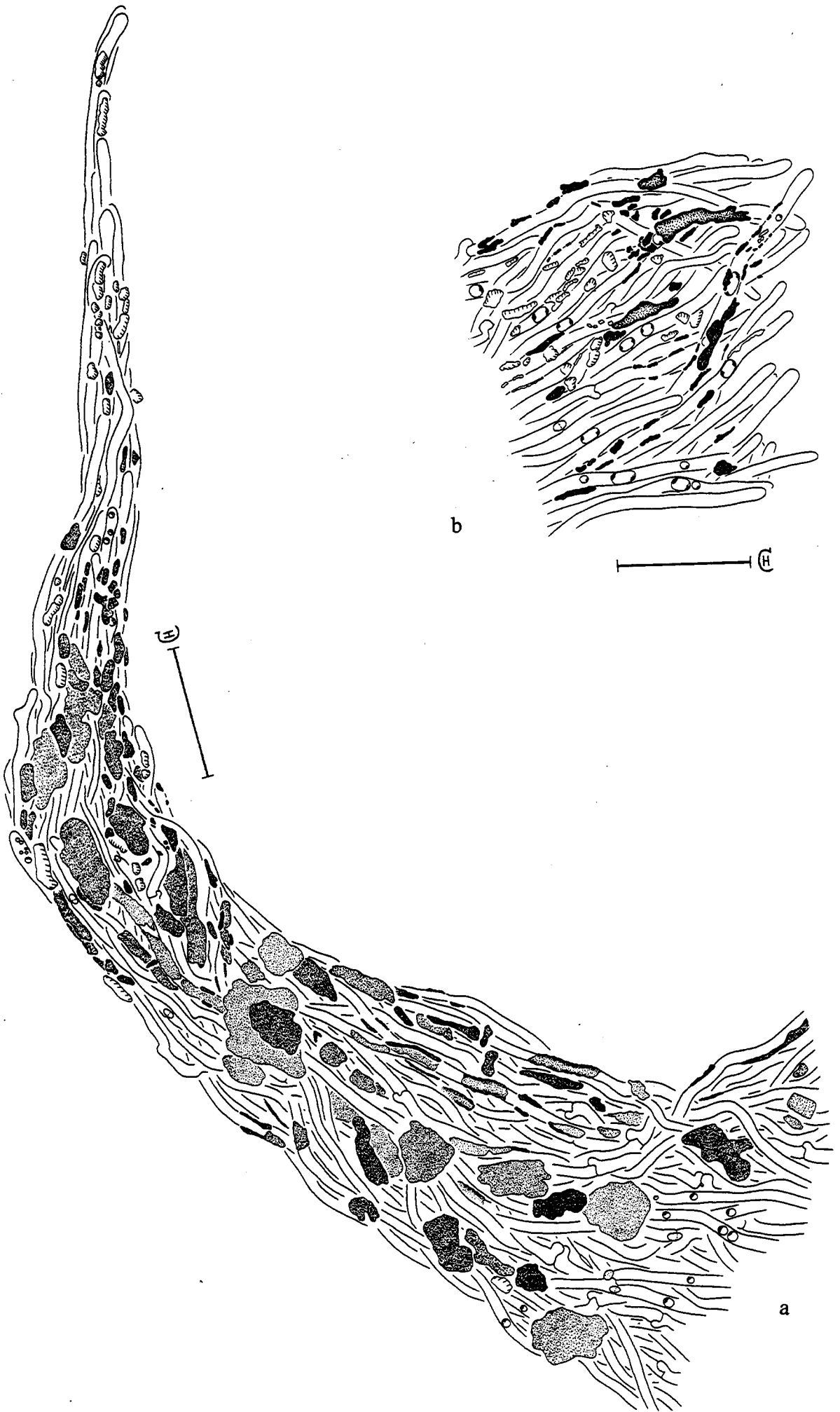


Abb. 59: *T. atrotomentosa* (Maßstab 50 µm)

**Caulocystiden:**

**Abb. 60:** *P. involutus*: Caulocystiden;  
a: CH 531/98; b: coll. Poelt 9. 1958 in M; c: Stangl 911/76.

**Abb. 61:** *P. rubicundulus*, CH 154/98: Caulocystiden.

**Abb. 62:** *P. validus*, Holotypus: Caulocystiden und Caulobasidien.

**Abb. 63:** *P. obscurosporus*, Holotypus: Caulocystiden und eine Caulobasidie.

**Abb. 64:** *P. vernalis*, Watling 4062: Caulocystiden.

**Abb. 65:** *P. albidulus*: Caulocystiden;  
a: Paratypus; b: Holotypus, drei Caulobasidien gezeichnet.

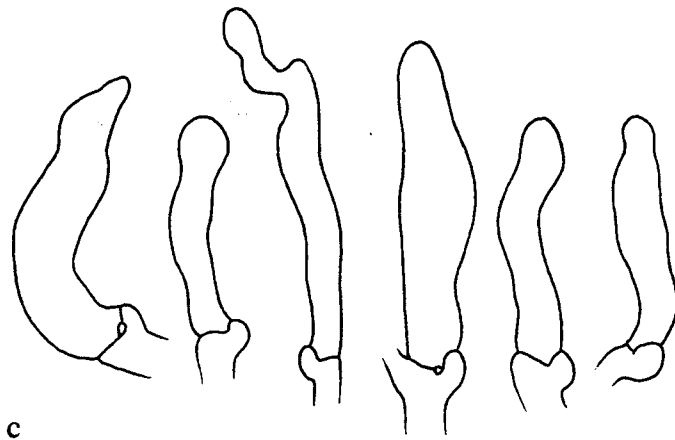
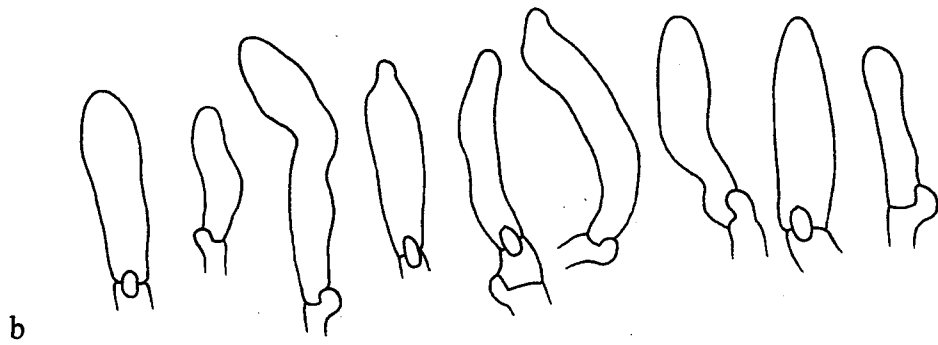
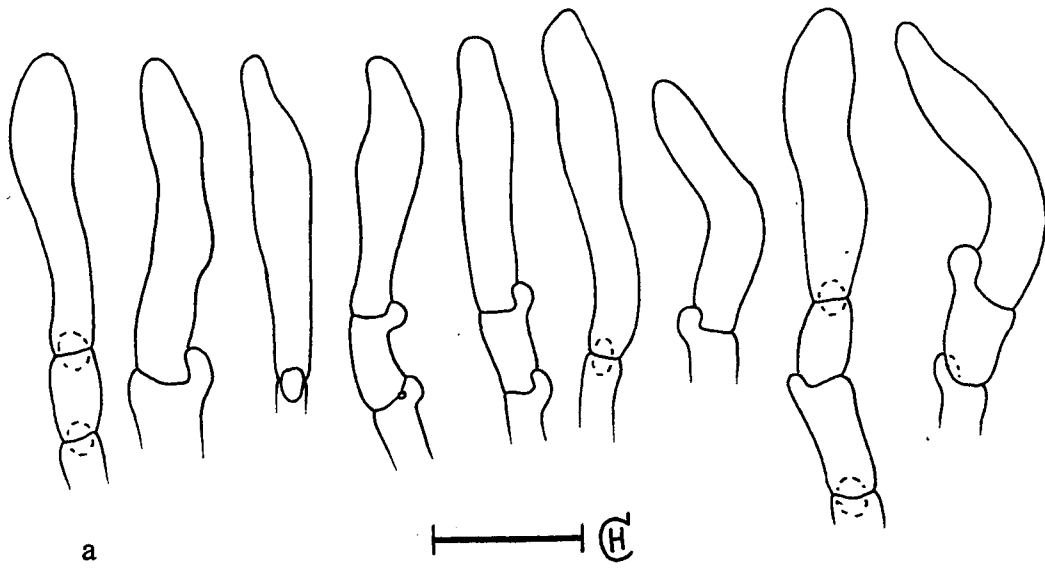


Abb. 60: *P. involutus* (Maßstab 20 µm)

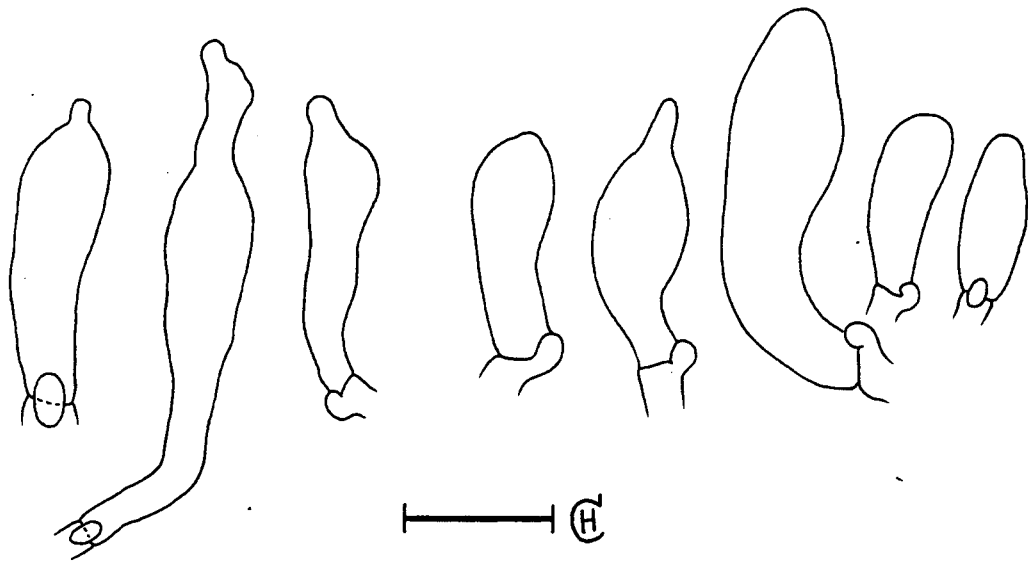


Abb. 61: *P. rubicundulus*

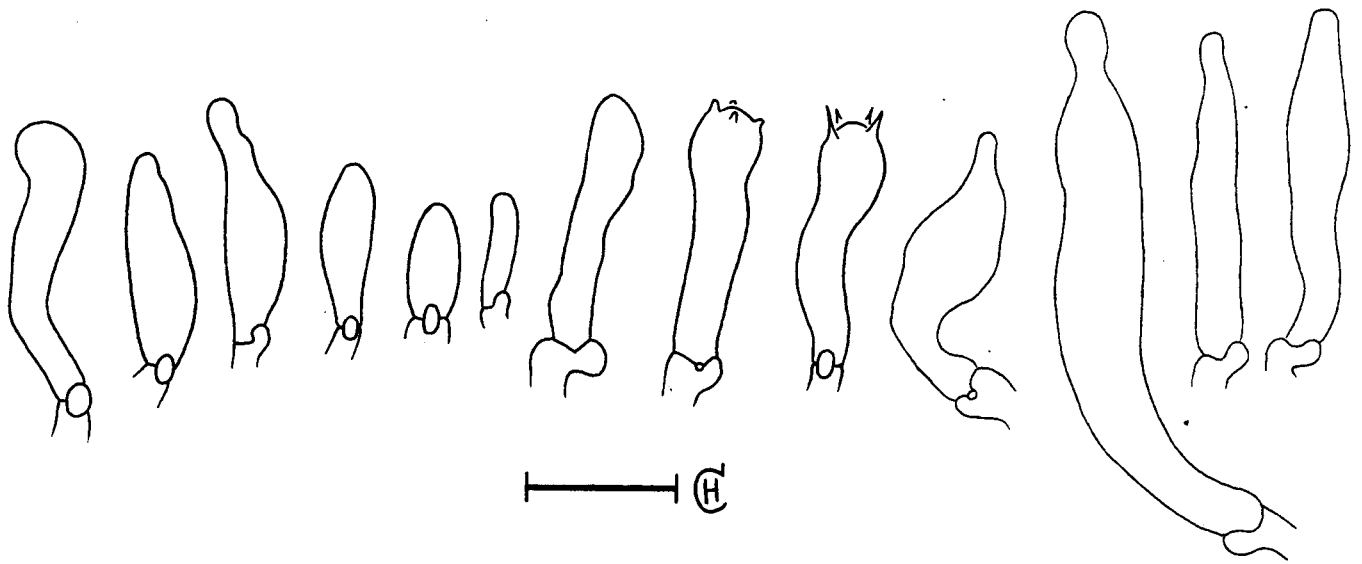
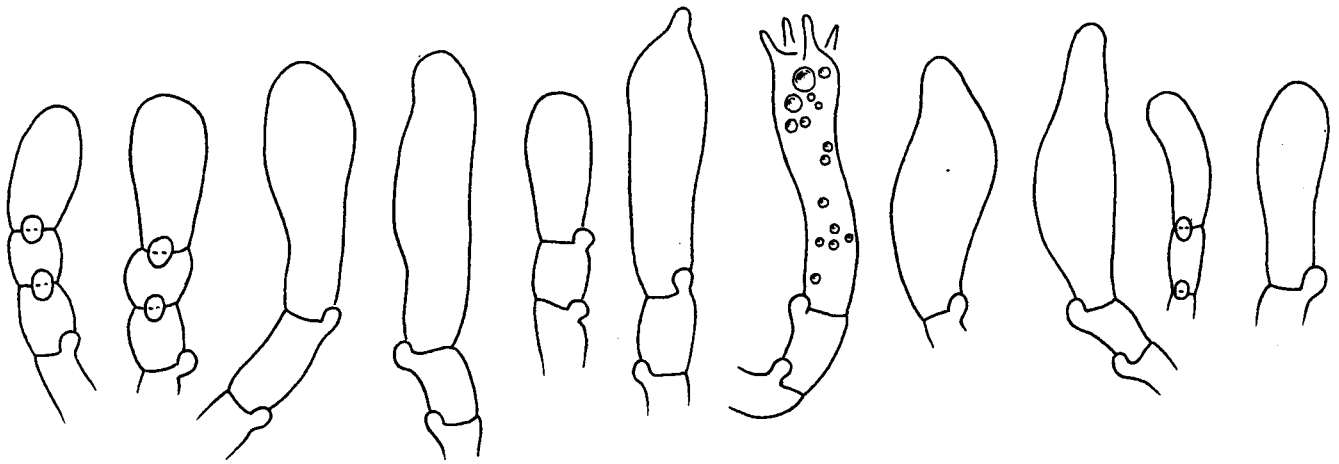


Abb. 62: *P. validus*



—|— (H)

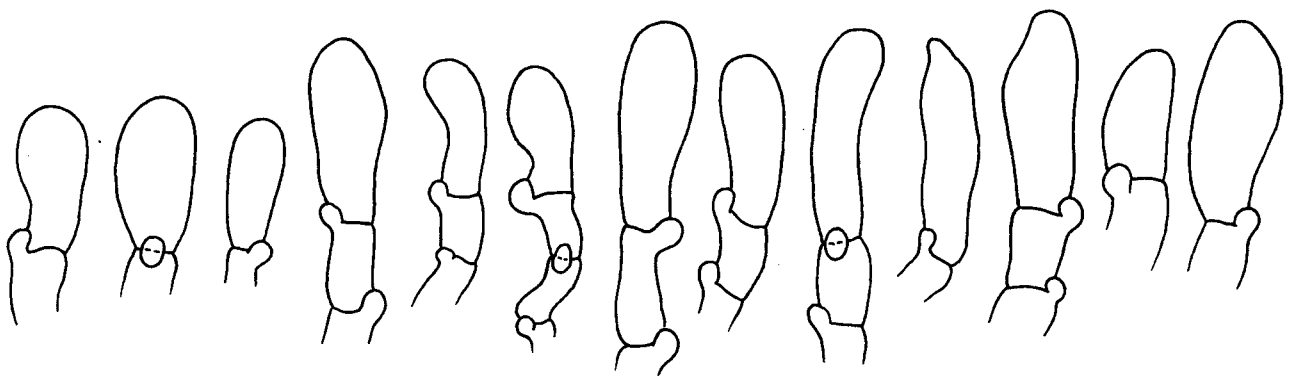


Abb. 63: *P. obscurosporus* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )

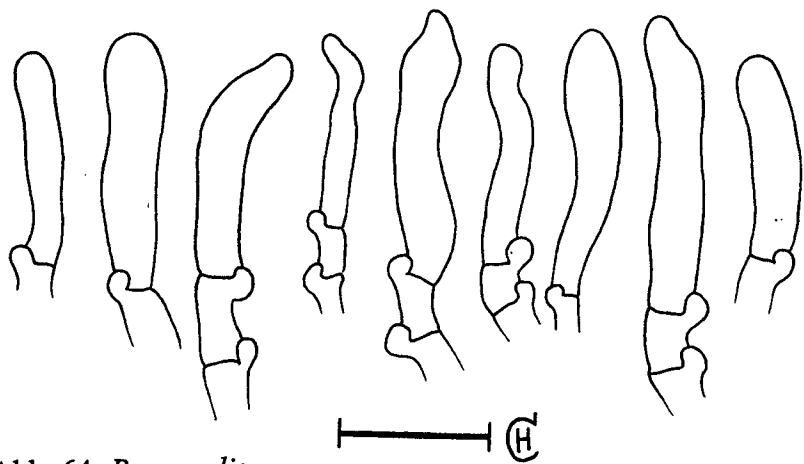


Abb. 64: *P. vernalis*

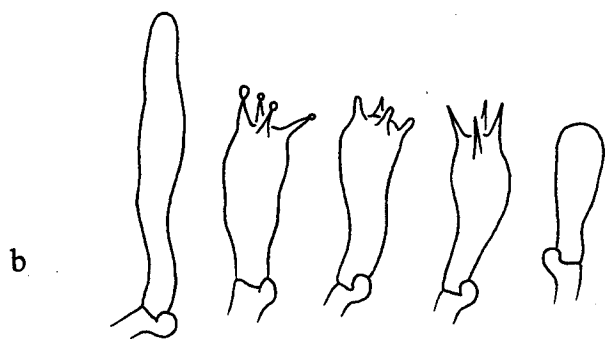
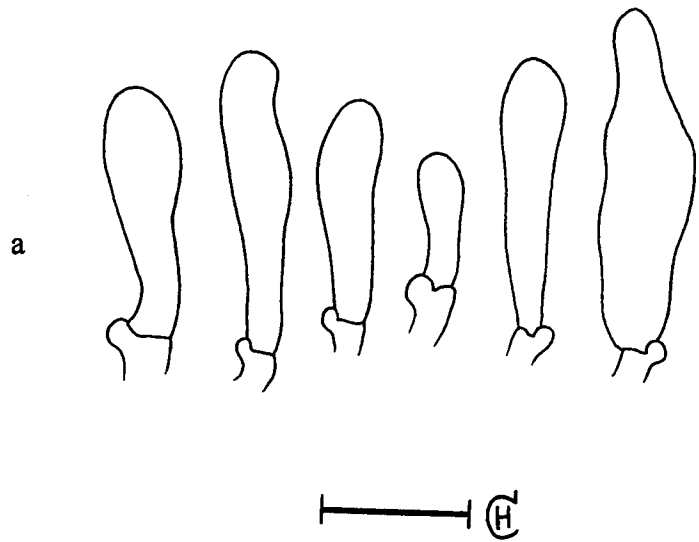


Abb. 65: *P. albidulus*

### **Innere Bereiche der Stieltrama:**

**Abb. 66:** *P. involutus*, CH 128/98: parallel verlaufende, z. T. leicht aufgeblähte Hyphen der inneren Stieltrama.

**Abb. 67:** *P. rubicundulus*, CH 215/98: parallel verlaufende, z. T. leicht aufgeblähte Hyphen der inneren Stieltrama.

**Abb. 68:** *P. validus*, Holotypus: parallel verlaufende, z. T. leicht aufgeblähte Hyphen der inneren Stieltrama.

**Abb. 69:** *P. obscurosporus*, Holotypus: parallel verlaufende, z. T. leicht aufgeblähte Hyphen der inneren Stieltrama, z. T. mit leicht verdickten Zellwänden.

**Abb. 70:** *P. vernalis*, Watling 4062: parallel verlaufende, z. T. leicht aufgeblähte Hyphen der inneren Stieltrama, z. T. mit verdickten Zellwänden.



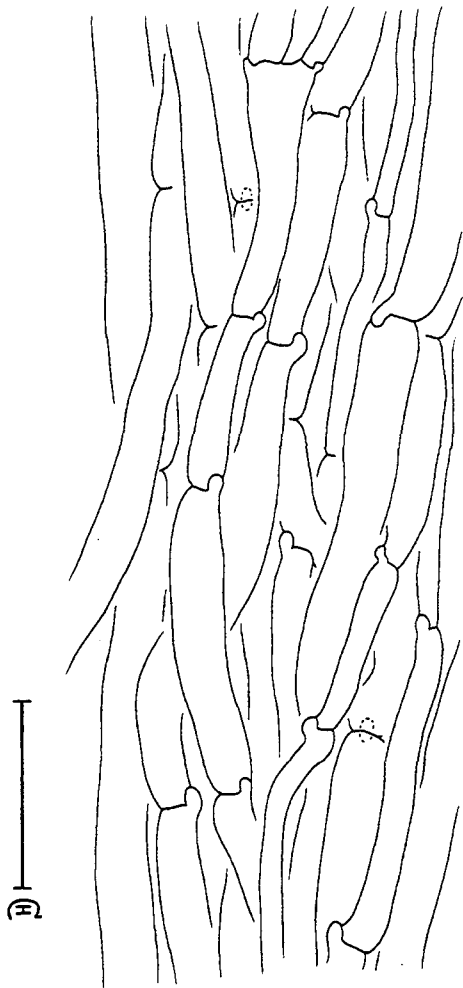


Abb. 66: *P. involutus*

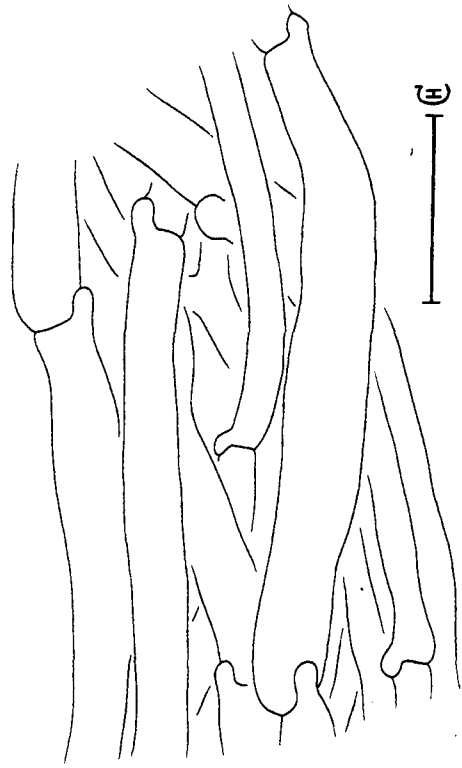


Abb. 67: *P. rubicundulus*

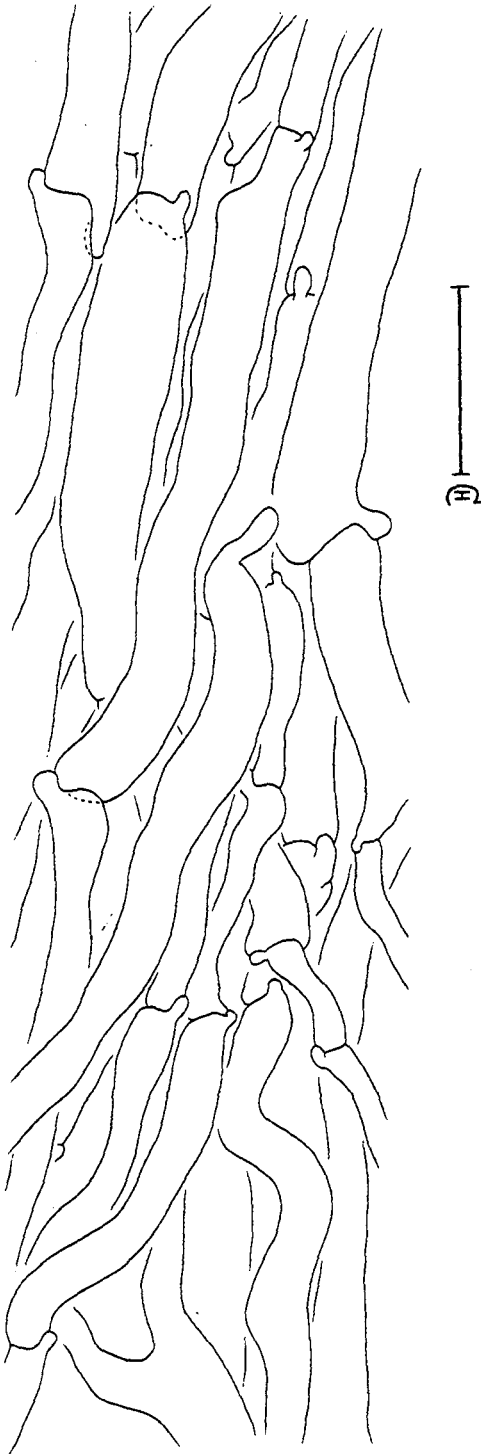


Abb. 68: *P. validus*



Abb. 69: *P. obscurosporus*

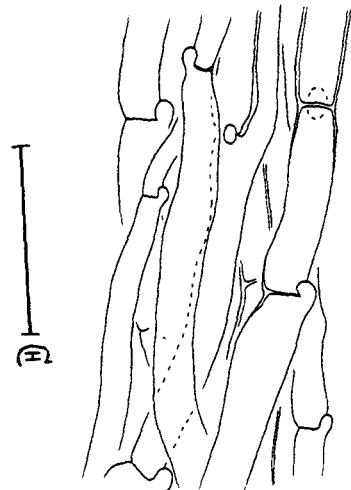


Abb. 70: *P. vernalis*

## **Mycelcystiden:**

**Abb. 71:** *P. involutus*, CH 276/98: Mycelcystiden mit ausgeprägter Kappenbildung; eine Cystide intrazellulär, homogen pigmentiert (Ausnahme), dadurch verdickte Zellwand deutlich kontrastierend; apikale Papillen häufig.

**Abb. 72:** *P. rubicundulus*: Mycelcystiden:

**a:** CH 511/98; Mycelcystiden mit ausgeprägter Kappenbildung; eine Cystide intrazellulär, homogen pigmentiert (Ausnahme); apikale Papillen häufig; **b:** CH 154/98; Kappenbildung besonders stark ausgeprägt.

**Abb. 73:** *P. validus*, Mycelcystiden:

**a:** Holotypus; Mycelcystiden mit ausgeprägter Kappenbildung; apikale Papillen bzw. Auswüchse häufig; **b:** CH 137/98; Mycelcystiden mit ausgeprägter Kappenbildung; apikale Papillen bzw. Auswüchse häufig, wenige, regelmäßiger geformte Cystiden vorhanden.

**Abb. 74:** *P. obscuroporus*, Holotypus: Mycelcystiden mit ausgeprägter Kappenbildung; apikale Papillen bzw. Auswüchse fehlend; capitat-stipitate Cystidenform vorherrschend, jedoch auch seltener vorkommende Formen gezeichnet.

**Abb. 75:** *P. vernalis*, Holotypus: einzige gefundene Mycelcystide.

**Abb. 76:** *Gyrodon lividus*, CH 232/98: Mycelcystiden in für *Paxillus* typischer Ausprägung; Kappenbildung deutlich.

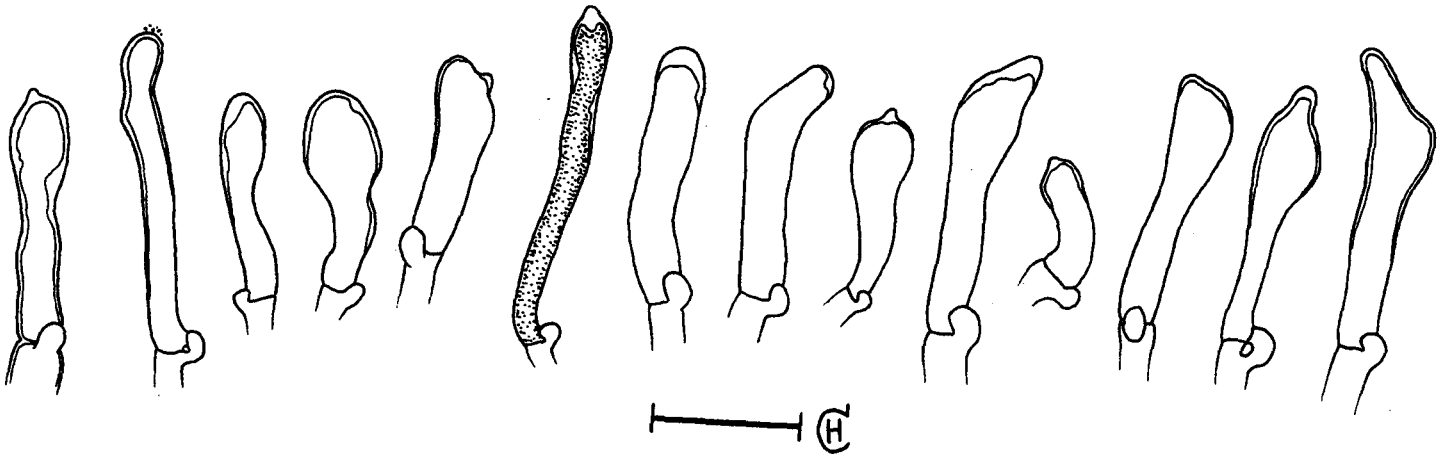
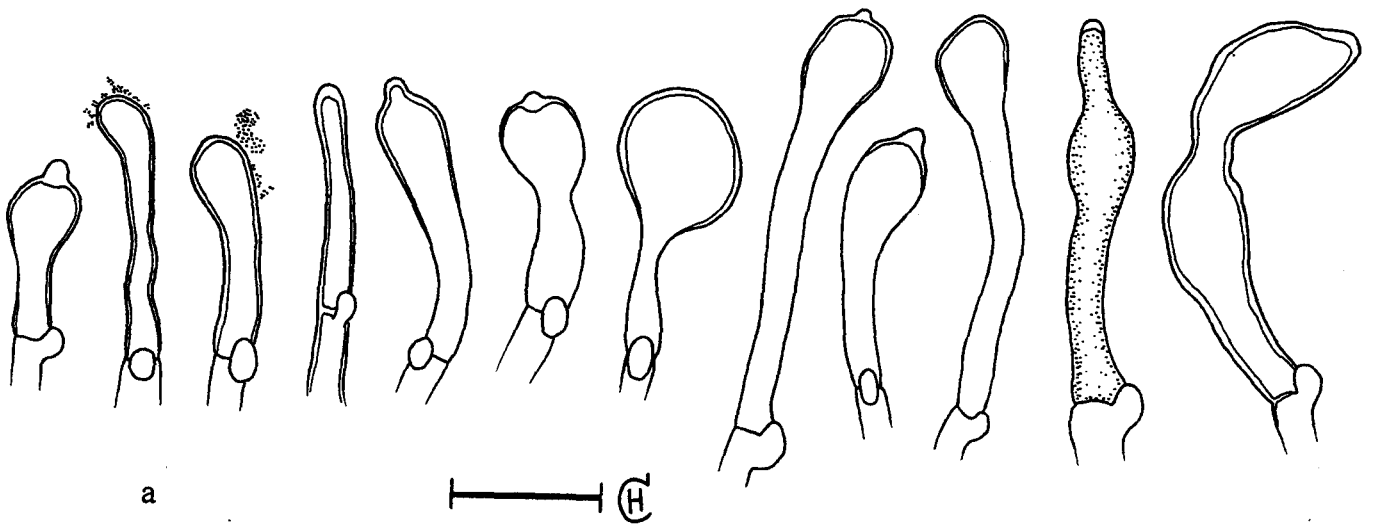


Abb. 71: *P. involutus*

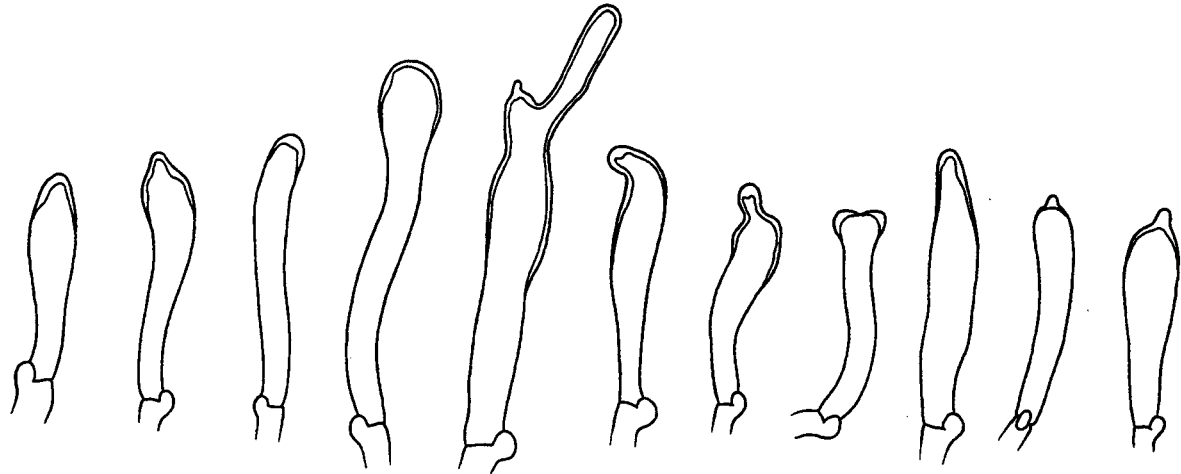


a

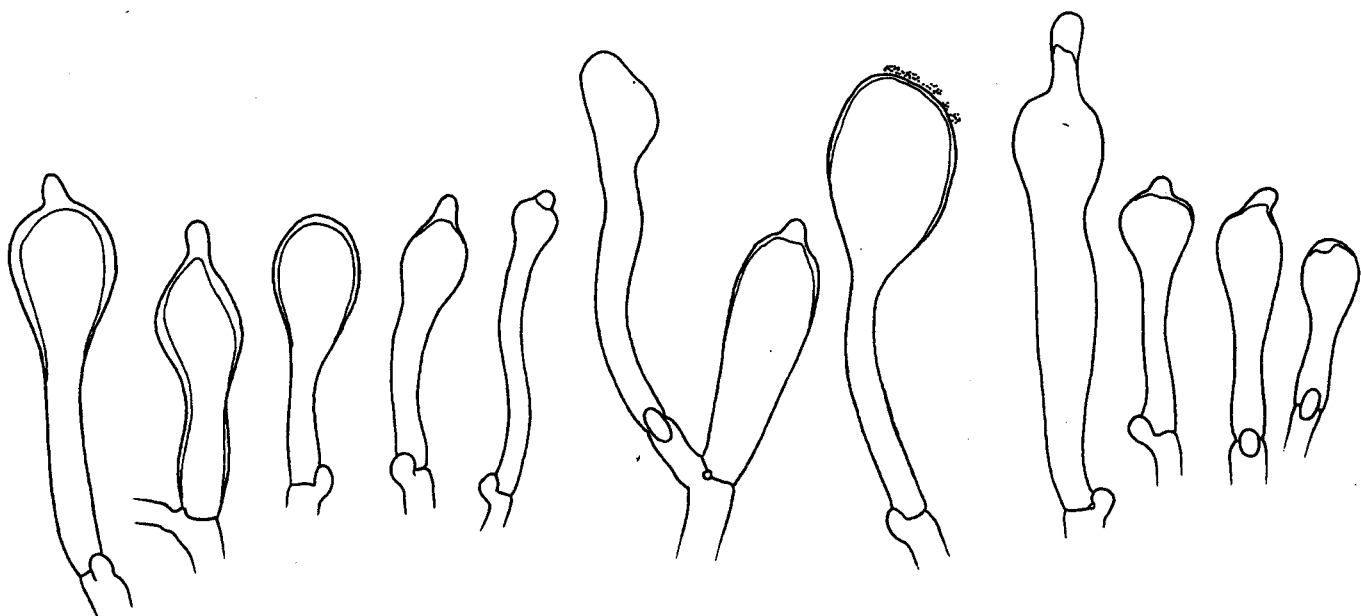
b

Abb. 72: *P. rubicundulus*

Maßstab jeweils 20 µm



a



b

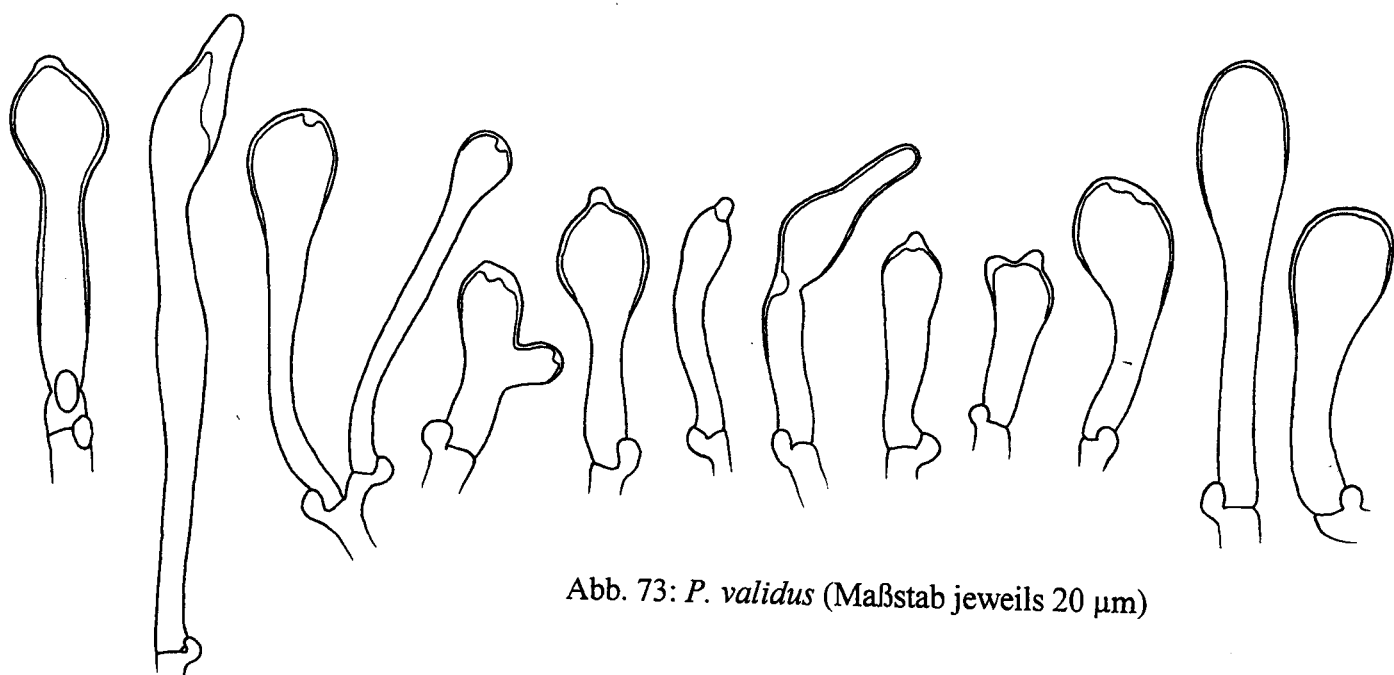


Abb. 73: *P. validus* (Maßstab jeweils 20 µm)

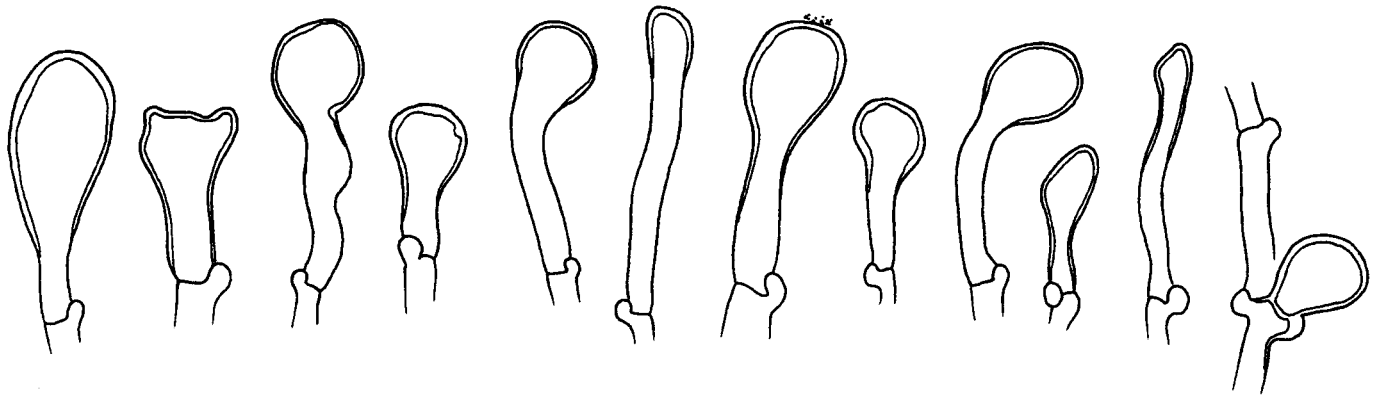
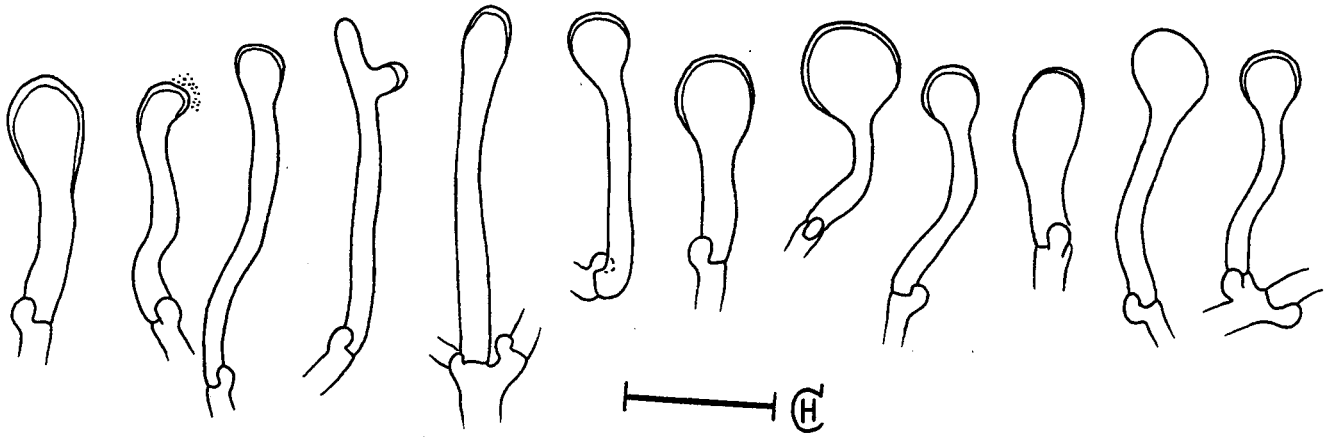


Abb. 74: *P. obscurosporus*

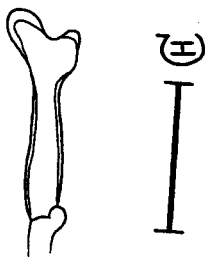


Abb. 75: *P. vernalis*

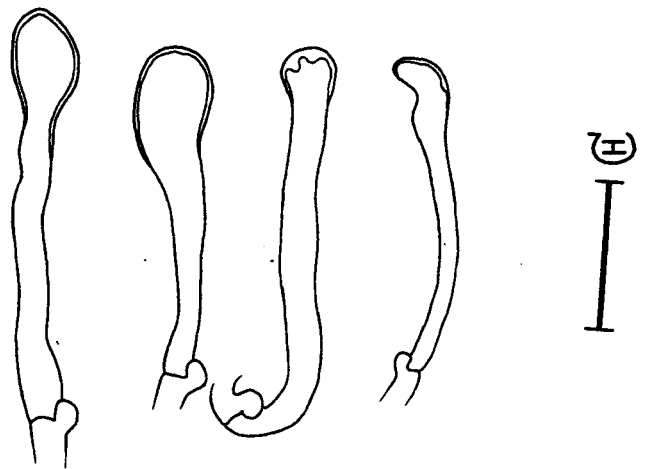


Abb. 76: *Gyrodon lividus*

Maßstab jeweils 20 µm

## Rhizomorphen und freies Mycel:

**Abb. 77:** *P. involutus*: Rhizomorphen;

**a:** CH 276/98: optischer Schnitt durch dünne Rhizomorphe mit zentralen, gefäßartigen Hyphen; Thromboplere farblich abgesetzt; „proteinartige Kristalle“ in Zentralhyphen gezeichnet (bei allen folgenden Abbildungen nicht mehr illustriert); **b:** optischer Schnitt durch junge Rhizomorphe, zentrale, gefäßartige Hyphe mit partiell aufgelösten Septen; **c:** junge Rhizomorphe in Aufsicht.

**Abb. 78:** *P. rubicundulus*: Rhizomorphen;

**a:** CH 154/98; junger Knoten; unten rechts: rückwärtige Verzweigung aus Schnallenbogen heraus. **b:** CH 511/98; aufgeblähte Zellen an Rhizomorphenoberfläche, Seitenansicht; **c:** CH 511/98; Aufsicht auf Rhizomorphenoberfläche mit aufgeblähten Zellen.

**Abb. 79:** *P. rubicundulus*: Rhizomorphen;

**a:** CH 511/98; junge, dünne Rhizomorphe mit zwei Cystiden und einigen aufgeblähten Zellen in Aufsicht; **b:** CH 511/98; partiell aufgeblähte Zelle an Rhizomorphenoberfläche mit zäpfchenartig verdickter Zellwand; **c:** CH 235/97 Zentralbereich einer alten, ca. 1,5 mm dicken Rhizomorphe (Kryotomschnitt) mit gefäßartigen Hyphen; Septen teilweise aufgelöst.

**Abb. 80:** *P. validus*: Rhizomorphen und freies Basalmycel;

**a:** Holotypus; junge, dünne Rhizomorphe; Hyphen sehr dicht mit Kristallen besetzt, dadurch lichtoptisch kaum durchdringbar (nur ausschnittsweise gezeichnet); **b:** Holotypus: freies Basalmycel; Hyphen mit großen Kristallen, stellenweise Oberfläche aber auch glatt; **c:** CH 539/98: junge Rhizomorphe mit Mycelcystiden und dickwandigen, z. T. aufgeblähten Randhyphen.

**Abb. 81:** *P. validus*, CH 539/98: Rhizomorphen;

**a:** Aufsicht auf dünne Rhizomorphe; Kristalle der Oberflächenhyphen nur stellenweise gezeichnet; Blick in Zentrum der Rhizomorphe (optischer Schnitt): gefäßartige Hyphe mit großen Kristallen besetzt; Verlauf einer weiteren gefäßartigen Hyphe gestrichelt; **b:** Zentralbereich einer alten, ca. 1 mm dicken Rhizomorphe (Kryotomschnitt); gefäßartige Hyphen teilweise mit aufgelösten Septen.

**Abb. 82:** *P. obscuroporus*, Holotypus: Rhizomorphen;

**a:** beginnende Knotenbildung; zentrale, gefäßartige Hyphe noch mit angedeutetem Schnallenbogen; **b:** beginnende Knotenbildung, Abzweigung von gefäßartiger Hyphe jedoch mit eingezogenem Septum; gefäßartige Hyphe noch mit angedeutetem Schnallenbogen (oben); **c:** sehr junge Rhizomorphe mit Cystide in Aufsicht; punktierte Zellwände stellenweise gezeichnet.

**Abb. 83:** *P. obscuroporus*, Holotypus: Rhizomorphen;

**a:** Rhizomorphenrand im optischen Schnitt; partiell aufgeblähte Zellen in Seitenansicht; **b:** Zentralbereich einer alten Rhizomorphe (ca. 1,5 mm dick, Kryotomschnitt); gefäßartige Hyphen mit aufgelösten Septen.

**Abb. 84:** *P. obscurosporus*, Holotypus: Rhizomorphen;

**a:** dünne Rhizomorphe im optischen Schnitt (bis Mitte gezeichnet); einzelne, rechtwinklig von Rhizomorphe abstehende, gestielt-kopfige Cystide; **b:** büschelige Cystiden an Rhizomorphenrand; **c:** Rhizomorphenoberfläche in Aufsicht, Nest von aufgeblähten Zellen; **d:** dünne Rhizomorphe, punktierte Zellwände an einer Stelle gezeichnet.

**Abb. 85:** *P. vernalis*, Holotypus: Rhizomorphe in Aufsicht, mit fensterartigem Blick

(optischer Schnitt) in tiefere Region mit gefäßartiger Hyphe; punktierte Zellwände nur partiell gezeichnet.

**Abb. 86:** *P. statuum*, CH 25/98: Rhizomorphen;

**a:** Rhizomorphe in Aufsicht, Cystiden sehr häufig; **b:** optischer Schnitt durch dünne Rhizomorphe; zentrale, gefäßartige Hyphe mit aufgelösten Septen verlängert dargestellt.

**Abb. 87:** *Gyrodon lividus*, CH 232/98: Rhizomorphen;

**a:** Knotenbildung junger Rhizomorphen; **b:** Rhizomorphenoberfläche mit aufgeblähten Zellen in Aufsicht.

**Abb. 88:** *T. atrotomentosa*, CH 201/98: Rhizomorphe, Kryotomschnitt bis in Rhizomorphenmitte; gefäßartige Hyphen an dieser Stelle gebündelt.

**Abb. 89:** *T. atrotomentosa*, CH 201/98: Rhizomorphe, Zentralbereich (Kryotomschnitt), gefäßartige Hyphen untermischt, ein aufgelöstes Septum erkennbar.

**Abb. 90:** *T. atrotomentosa*, CH 214/98: Rhizomorphe und freies Mycel;

**a:** junge Rhizomorphe, Zellwände leicht verdickt, stellenweise einfache Septen auftretend; **b:** freies Mycel, Anastomosenbildungen, z. T. über Kontaktschnallen.

**Abb. 91:** *T. atrotomentosa*, CH 164/98: Chlamydosporenbildung innerhalb junger Rhizomorphen aus Kultur; oben: zwei langgestreckte, dickwandige Chlamydosporen innerhalb einer sehr jungen Rhizomorphe, einfaches Septum rechts von oberer Spore; Mitte: einsetzende Bildung einer Chlamydospore in einem Verzweigungspunkt; unten: Einzelhyphen mit Chlamydosporen. z. T. mit einfachen Septen, eine Spore freigesetzt, mit hellbraun pigmentierter Sporenwand; im Gegensatz zu *T. panuoides* (Abb. 94) bleiben Reste des Zellinhaltes (Öltröpfchen) auch bei Chlamydosporenbildung ausserhalb der fertigen Spore erhalten.

**Abb. 92:** *T. panuoides*, CH 183/98: Rhizomorphe (Kryotomschnitt, bis ins Zentrum gezeichnet); gefäßartige Hyphen mit aufgelösten Septen, jedoch untermischt und nur wenig voluminöser als umgebende Hyphen; sehr dickwandige (z. T. skeletthyphenartige und abgestorbene), hellbraun pigmentierte Hyphen sind farblich abgesetzt dargestellt; Rhizomorphenrinde aus leicht dickwandigen Hyphen, vermischt mit wenigen skeletthyphenartigen Hyphen.

**Abb. 93:** *T. panuoides*, CH 183/98: junge Rhizomorphen und freies Substratmycel aus morschem Holz: junge Rhizomorphen mit vielen Anastomosen (oben); Doppelschnallen durch \* gekennzeichnet, Verzweigungen aus Doppelschnalle mit • markiert; einzelne Hyphen mit dünnen Auswüchsen, an denen z. T. Sporen eines imperfecten Pilzes klebten (unten, Sporen fein warzig, punktiert).



**Abb. 94:** *T. panuoides*, CH 183/98: Chlamydosporenbildung in freiem Mycel (aus Kultur); sehr häufig einfache Septen eingezogen; gesamter Zellinhalt wird in Chlamydospore zusammengezogen.

**Abb. 95:** *Ps. aureus*, CH 89/96: alte Rhizomorphe (ca. 1 mm Durchmesser) in Aufsicht (Randbereich).

**Abb. 96:** *Ps. aureus*, CH 89/96: Substratmycel und gefäßartige Hyphe aus alter Rhizomorphe; **a:** freies Substratmycel (aus morschem Holz) mit charakteristischen, dünnen Auswüchsen; sehr junge Rhizomorphe; **b:** einzelne gefäßartige Hyphe, aus in ca. 1 mm dicker Rhizomorphe, mit aufgelösten Septen.

**Abb. 97:** *Hygrophoropsis aurantiaca*, CH 246/98: Rhizomorphen: **a:** Knotenbildung; **b:** junge Rhizomorphe aus Kultur mit Knotenbildung.

**Abb. 98:** *Coniophora arida*, SR 511: Rhizomorphen aus Kultur; **a:** junge Knotenbildung (Kultur auf Wasseragar), Wirtelschnallen davon unbeeinträchtigt; **b:** rückwärtige Verzweigung (Kultur auf Wasseragar); **c:** junge Rhizomorphe mit Wirtelschnalle (Kultur auf Wasseragar); **d:** ältere Rhizomorphe in Aufsicht (Kultur auf Hefe-Malz-Vollagar); oberflächliche Hyphen leicht dickwandig, divertikuliert.

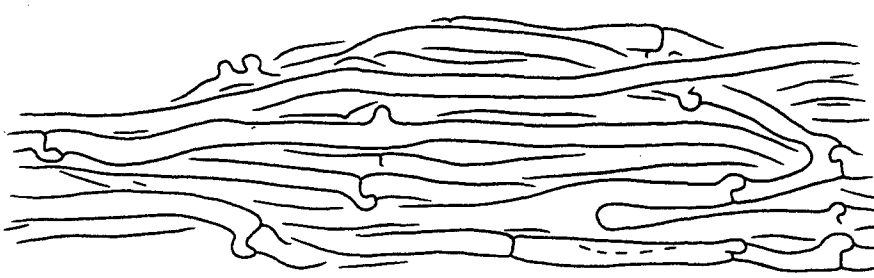
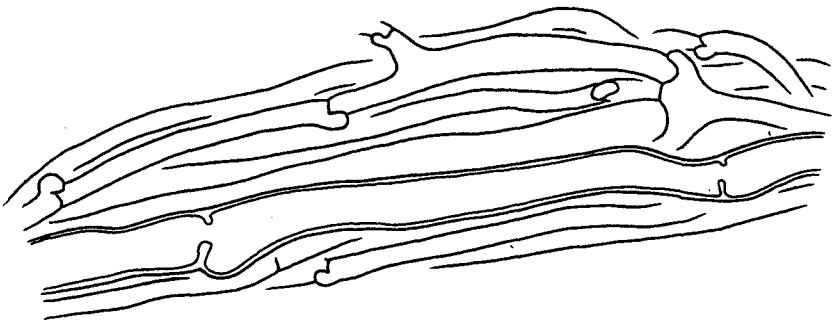
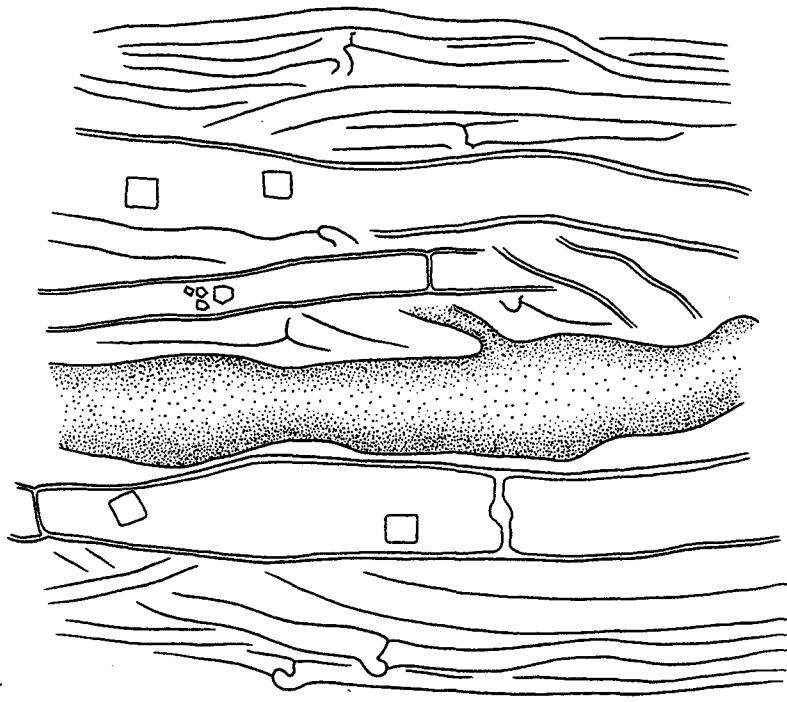
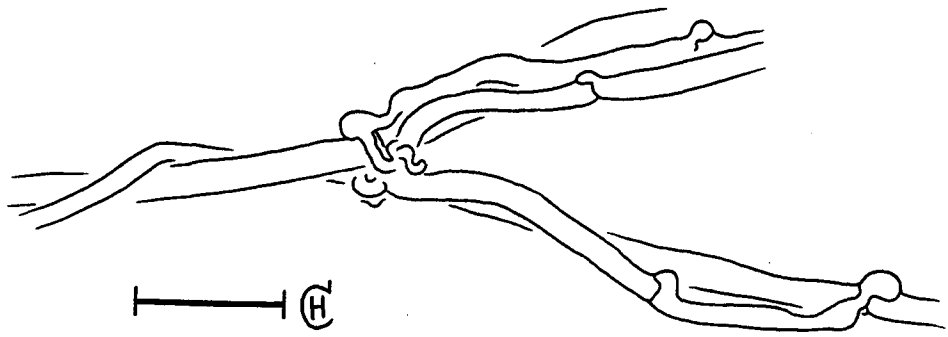
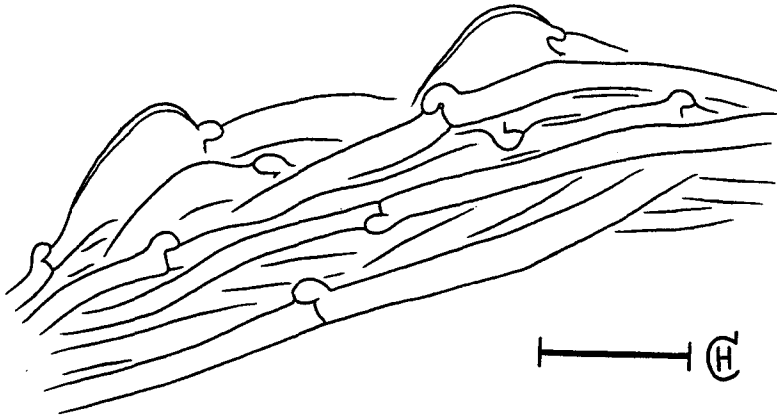


Abb. 77: *P. involutus* (Maßstab jeweils 20 µm)

a



b



c

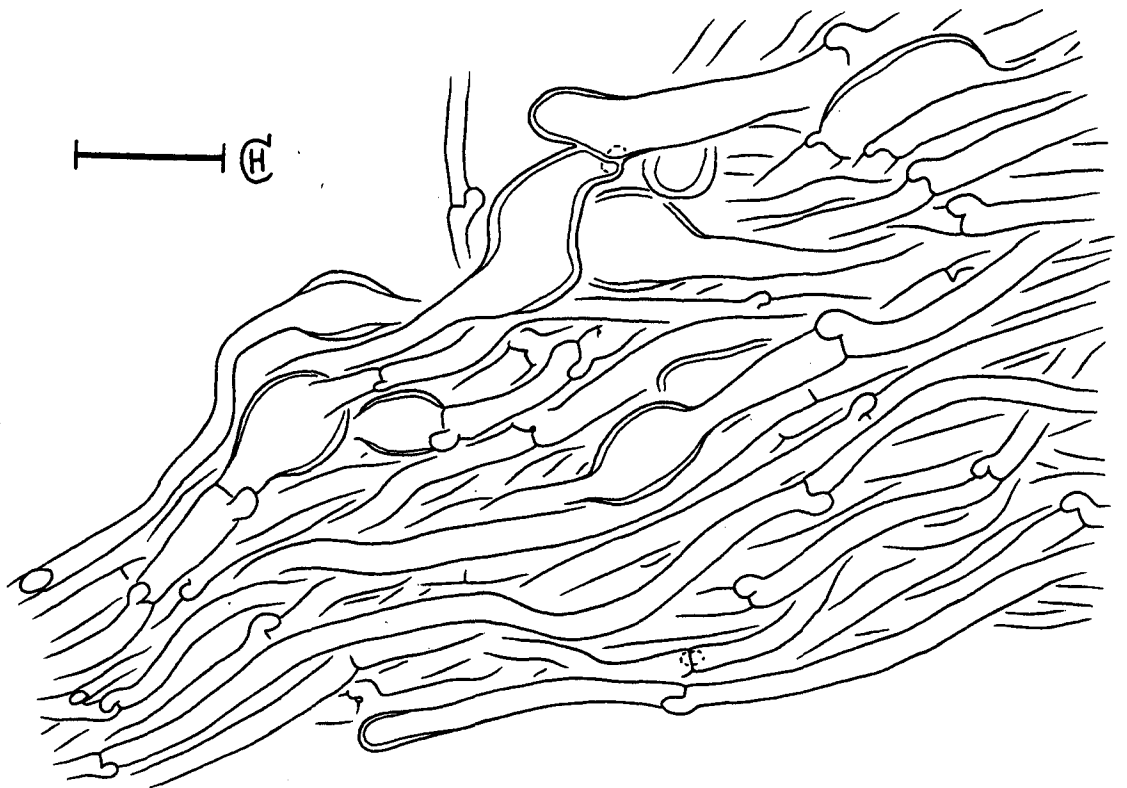
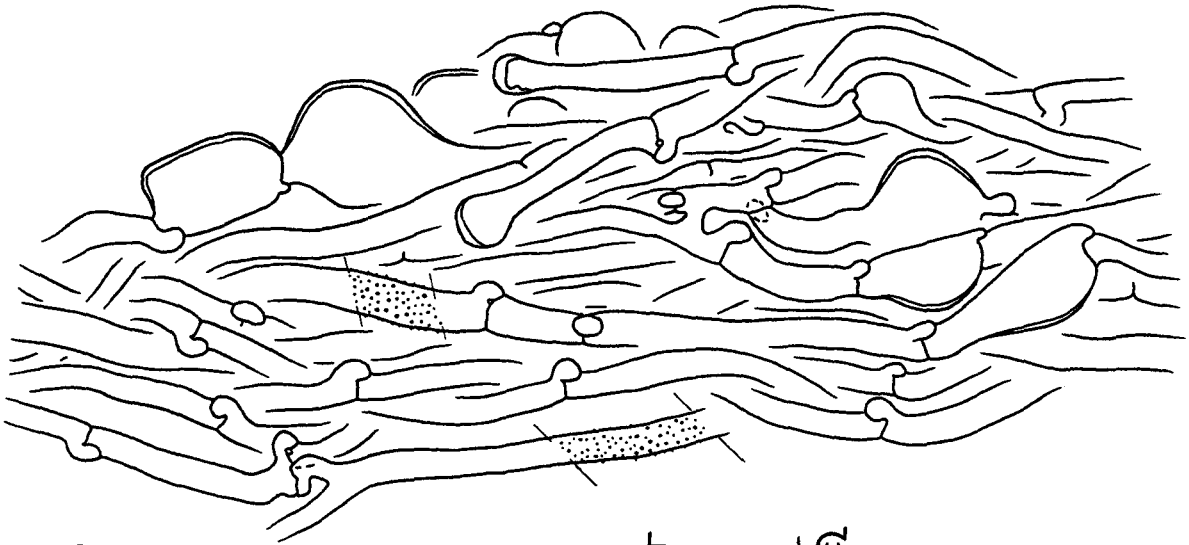
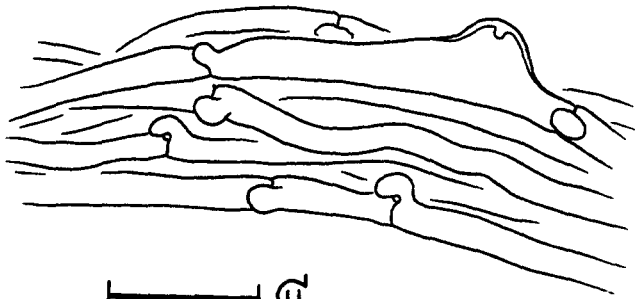


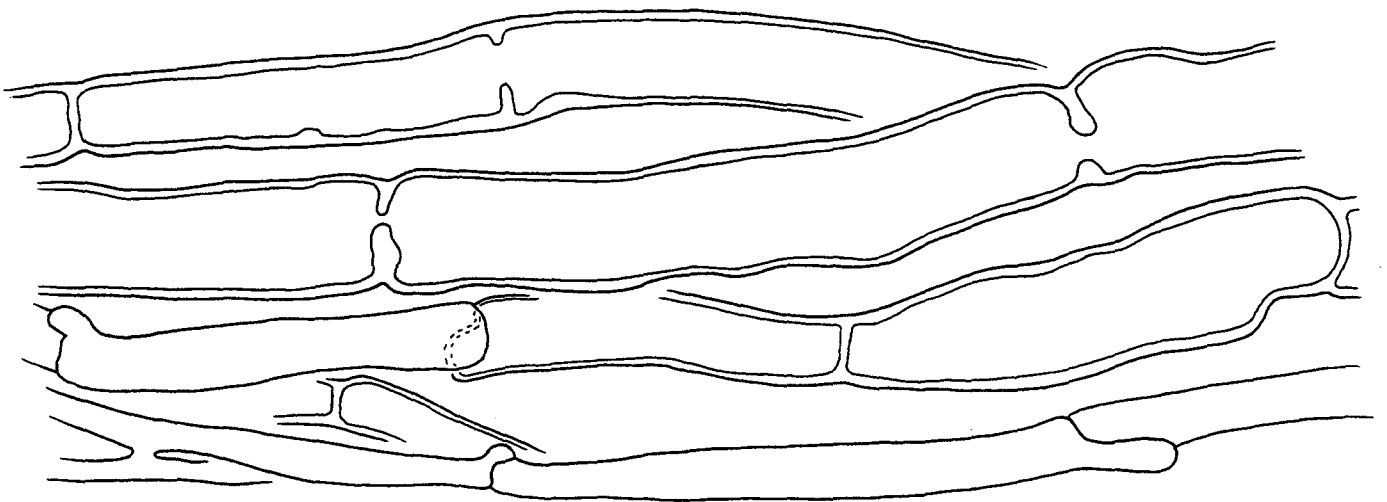
Abb. 78: *P. rubicundulus* (Maßstab jeweils 20 µm)



a



b



c

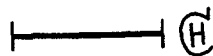


Abb. 79: *P. rubicundulus* (Maßstab jeweils 20 µm)

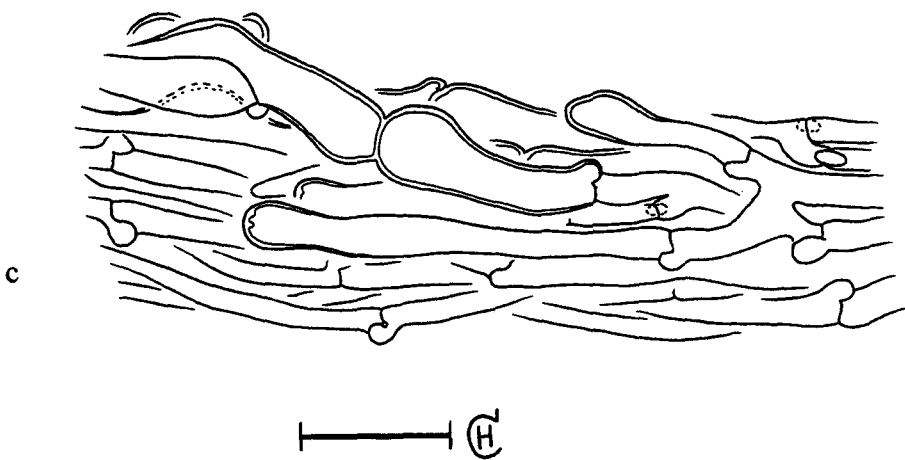
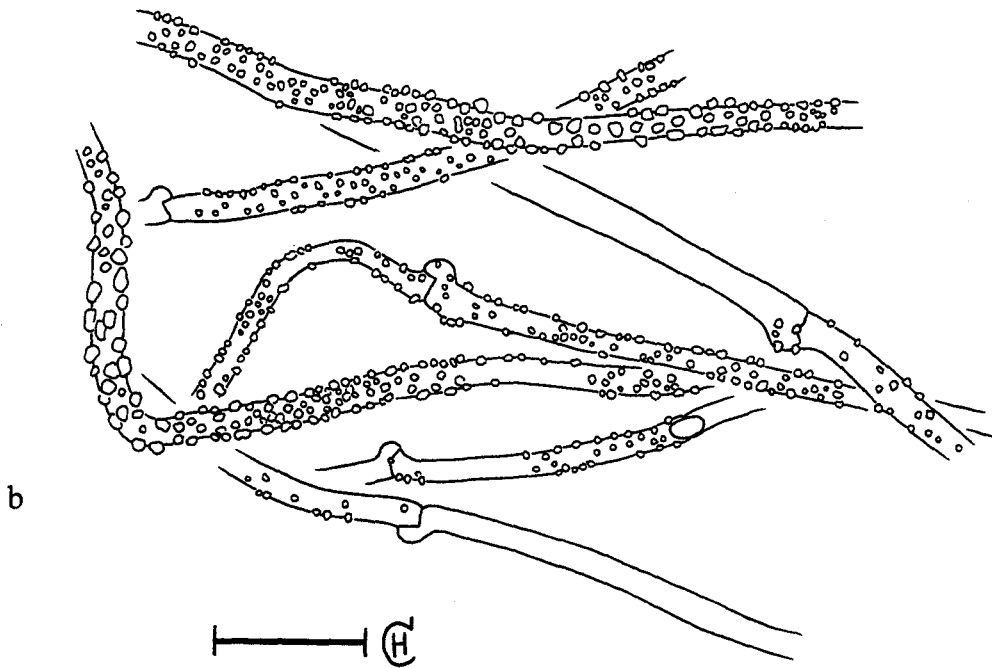
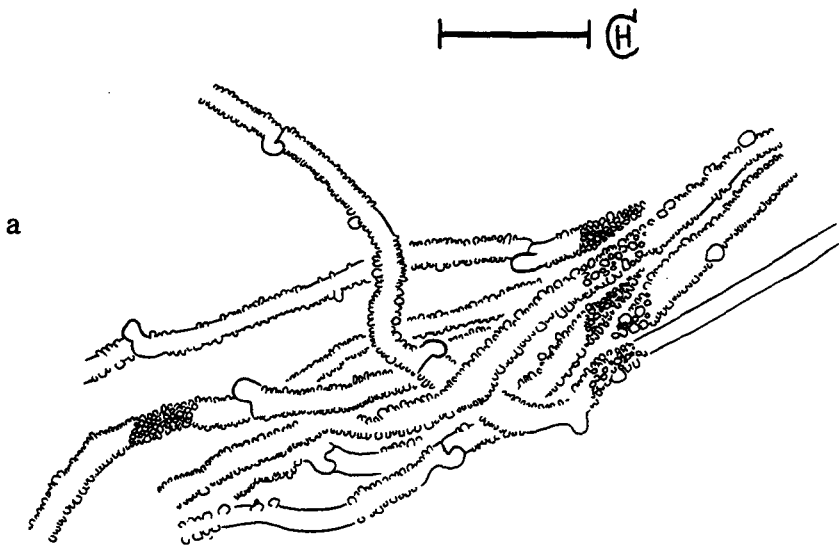
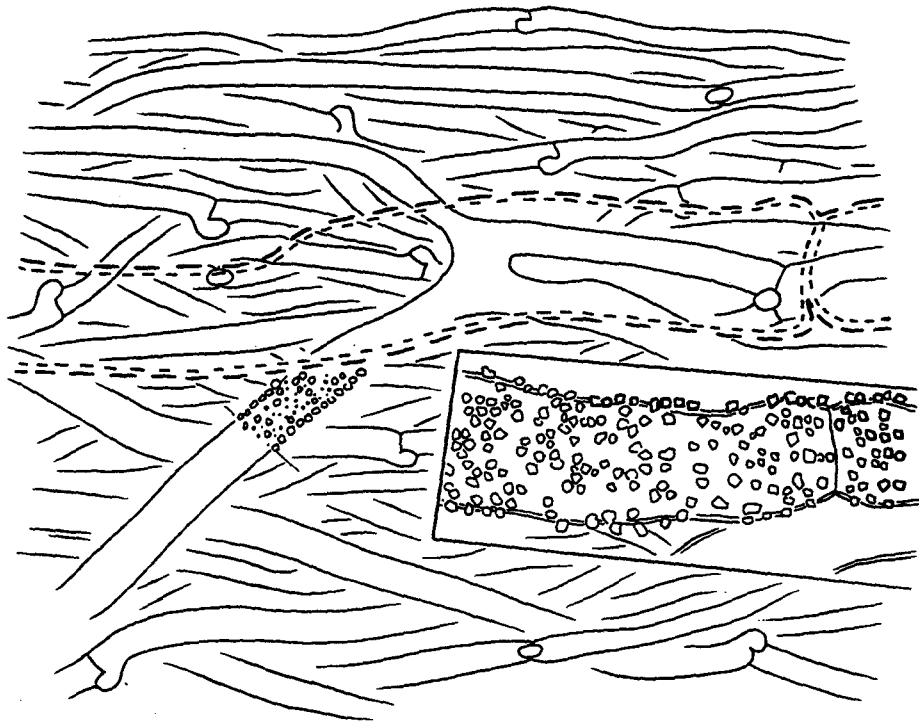
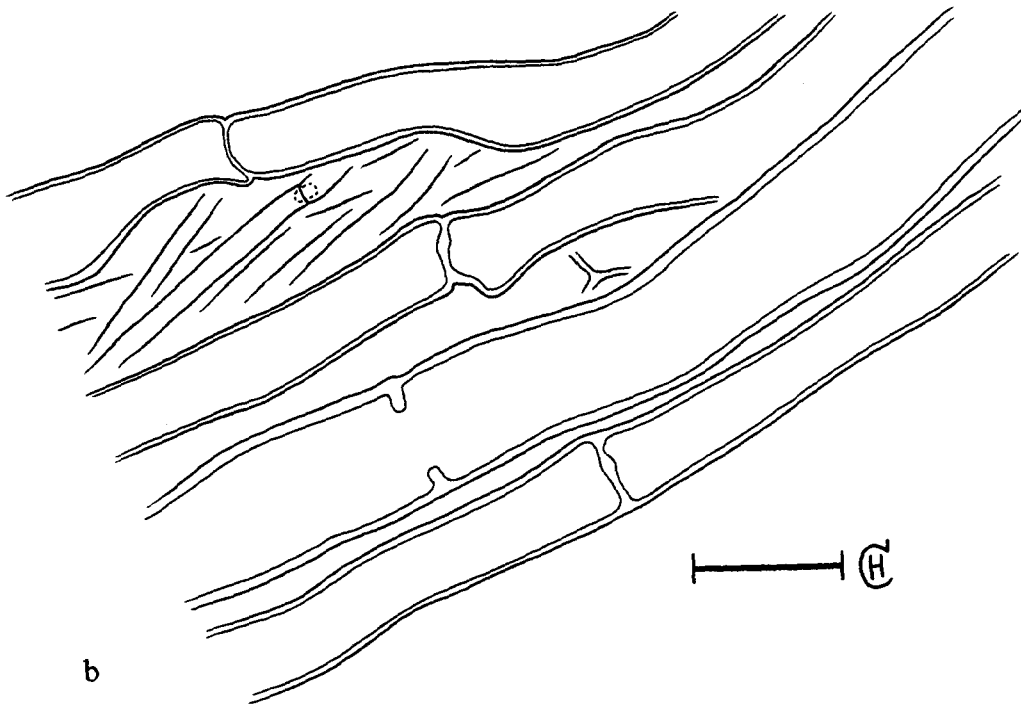


Abb. 80: *P. validus* (Maßstab jeweils 20  $\mu\text{m}$ )



a



b



Abb. 81: *P. validus* (Maßstab jeweils 20 µm)

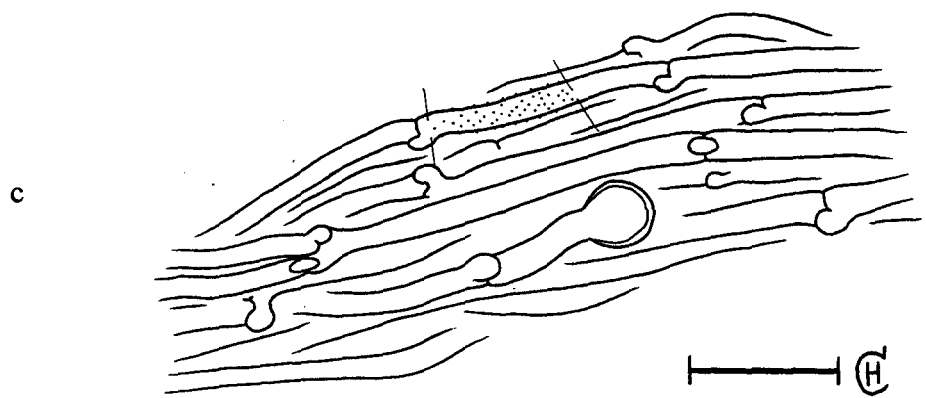
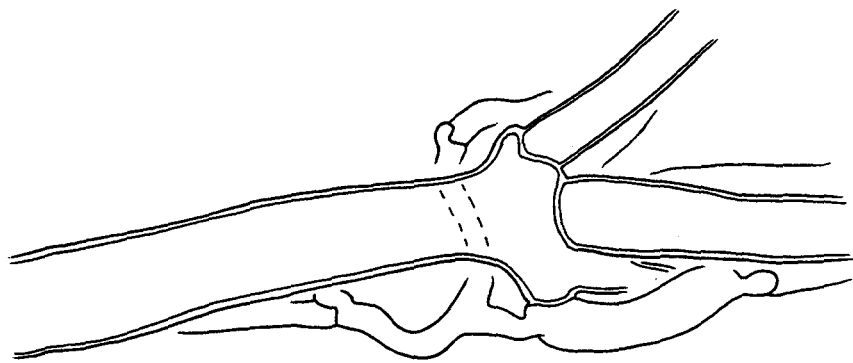
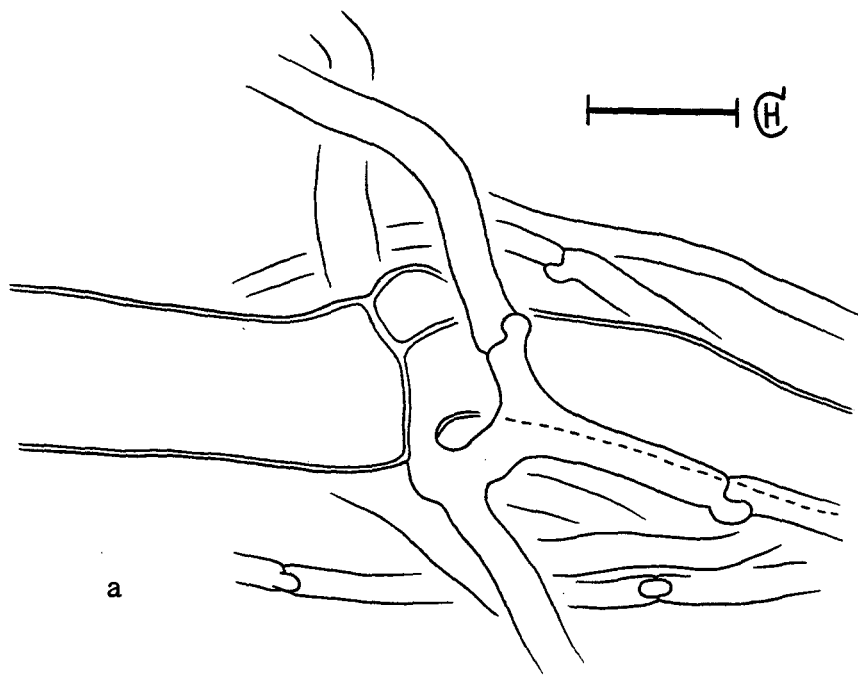
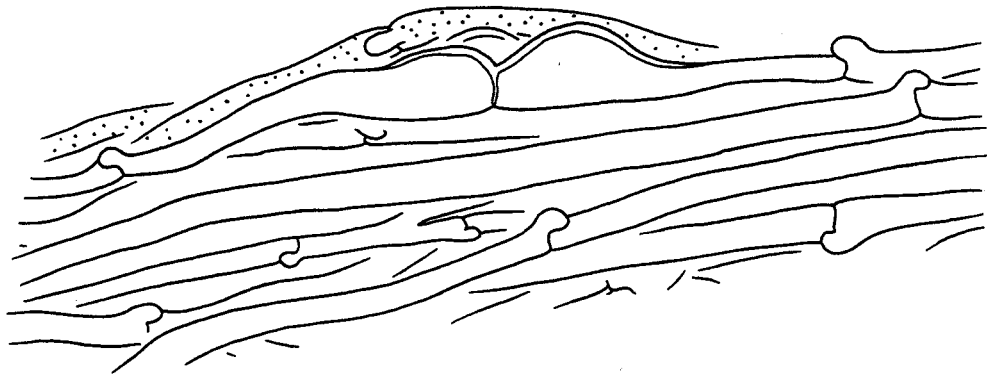
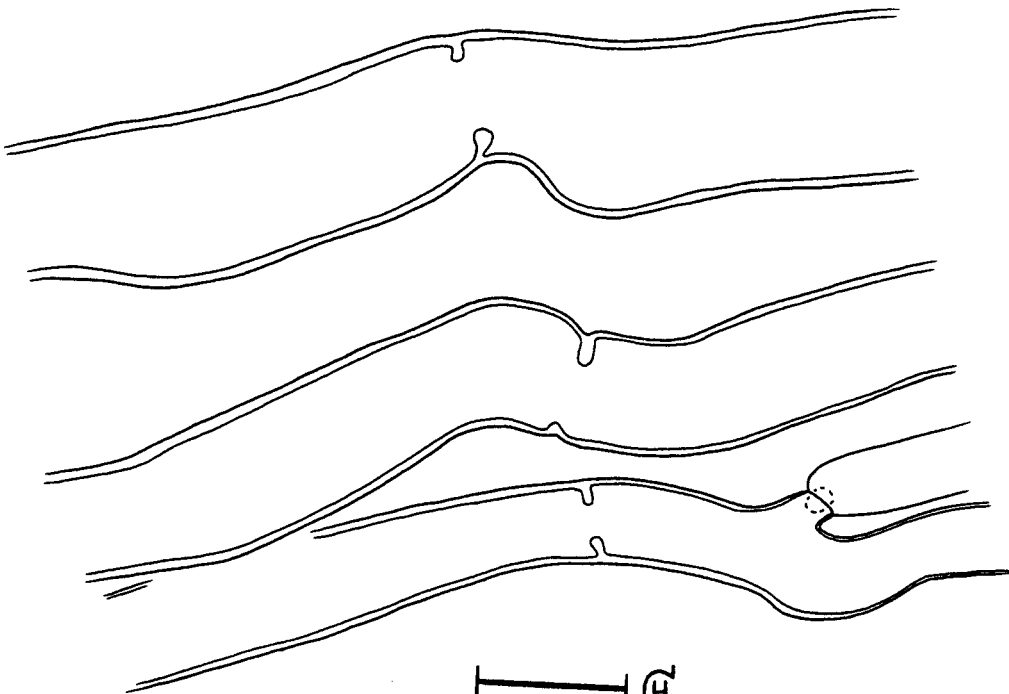
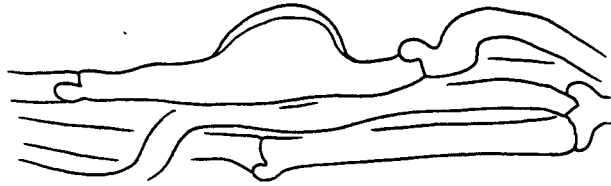


Abb. 82: *P. obscurosporus* (Maßstab jeweils 20 µm)



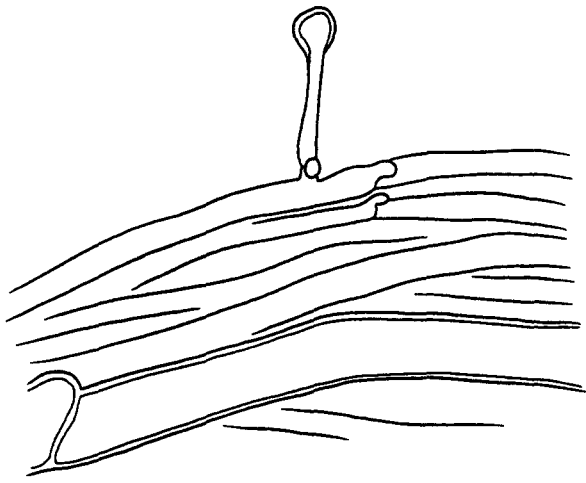
a



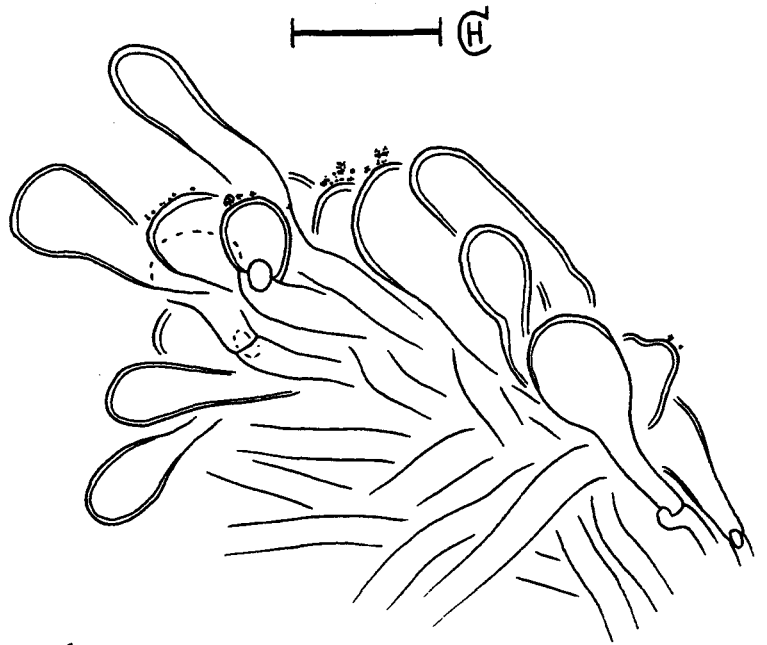
b

Abb. 83: *P. obscurosporus* (Maßstab jeweils 20 µm)

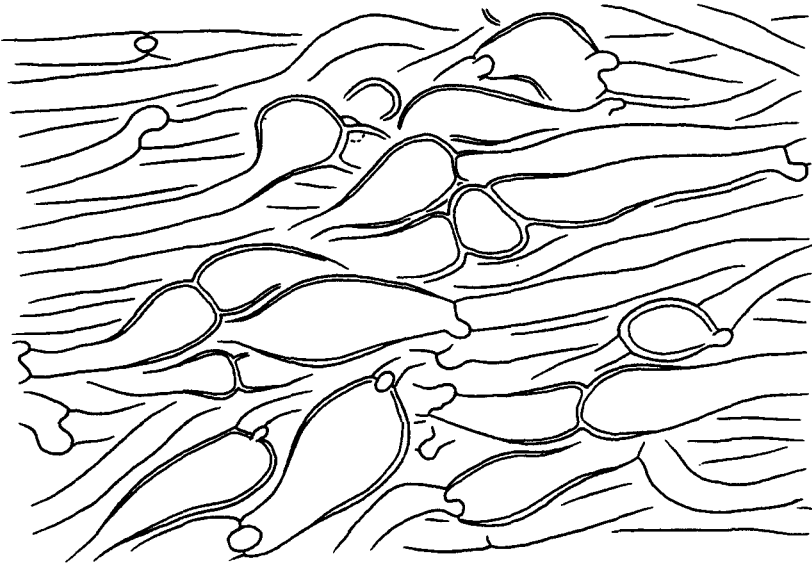




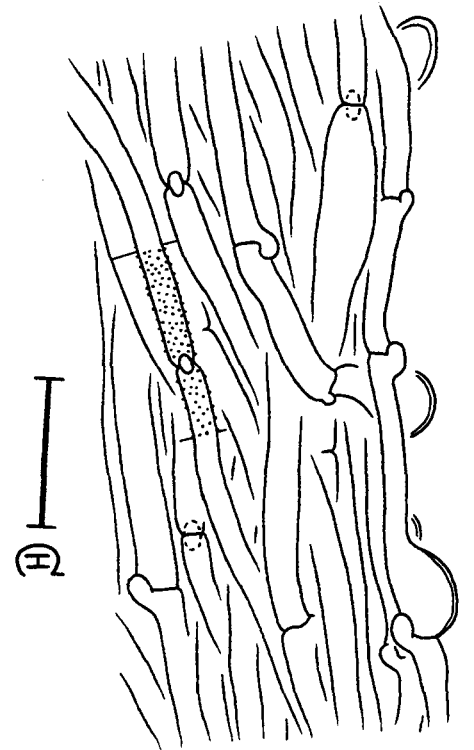
a



b



c



d

Abb. 84: *P. obscurosporus* (Maßstab jeweils 20 µm)

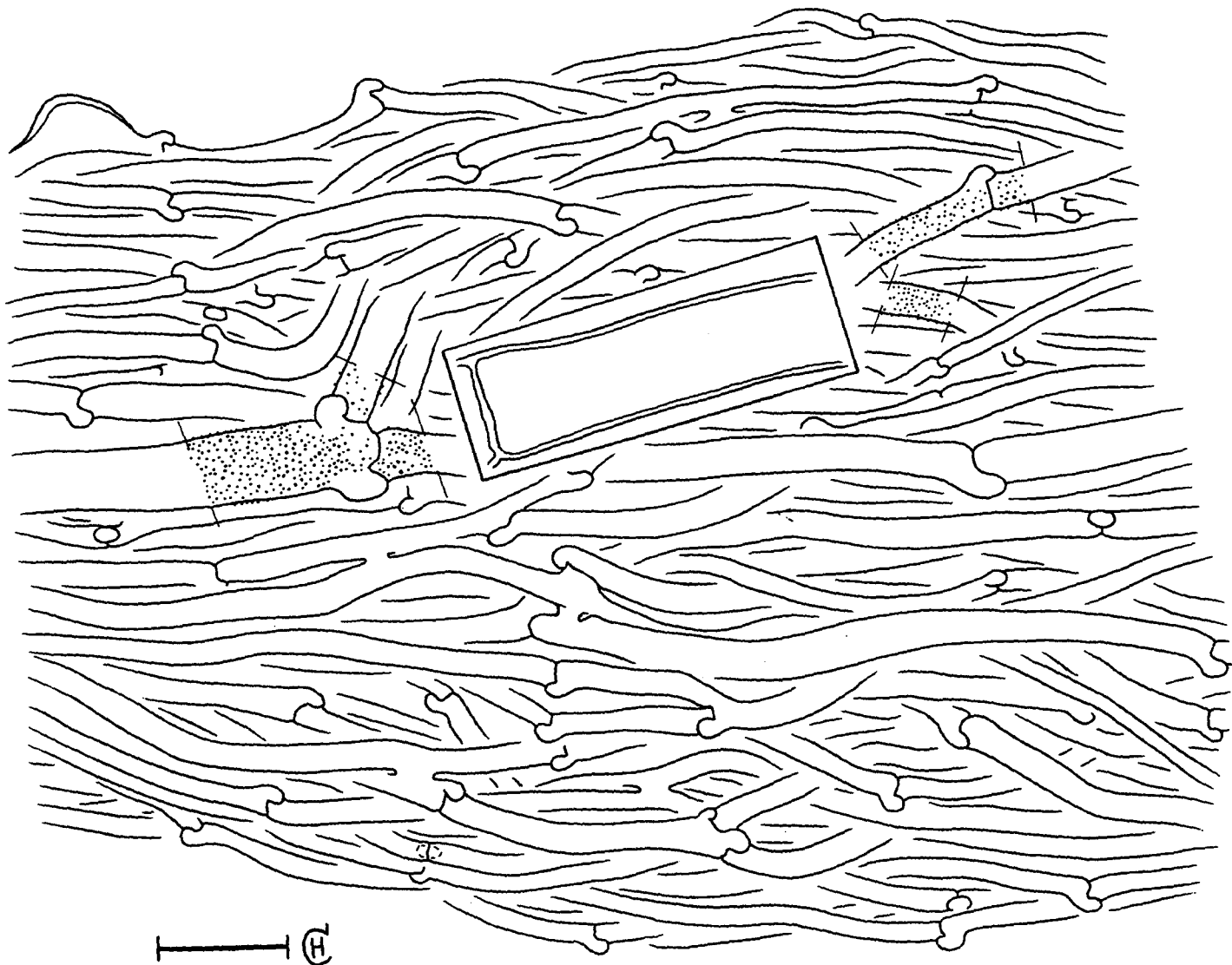


Abb. 85: *P. vernalis* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )

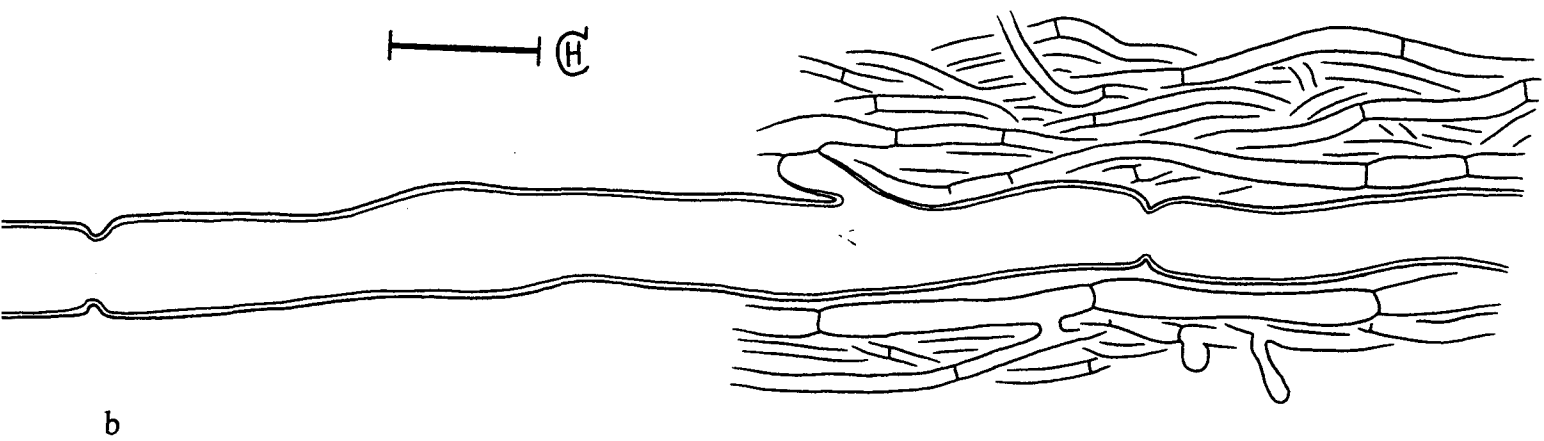
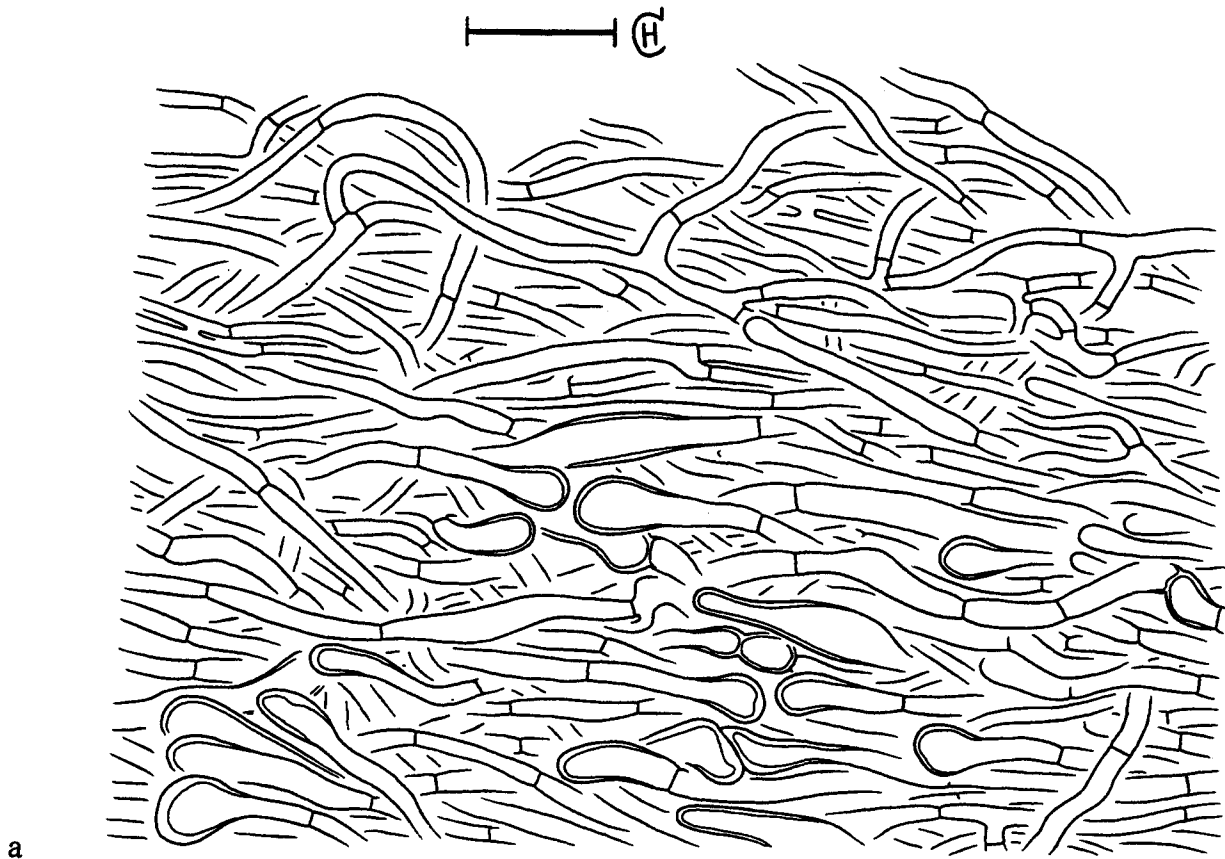


Abb. 86: *P. statuum* (Maßstab jeweils 20  $\mu\text{m}$ )

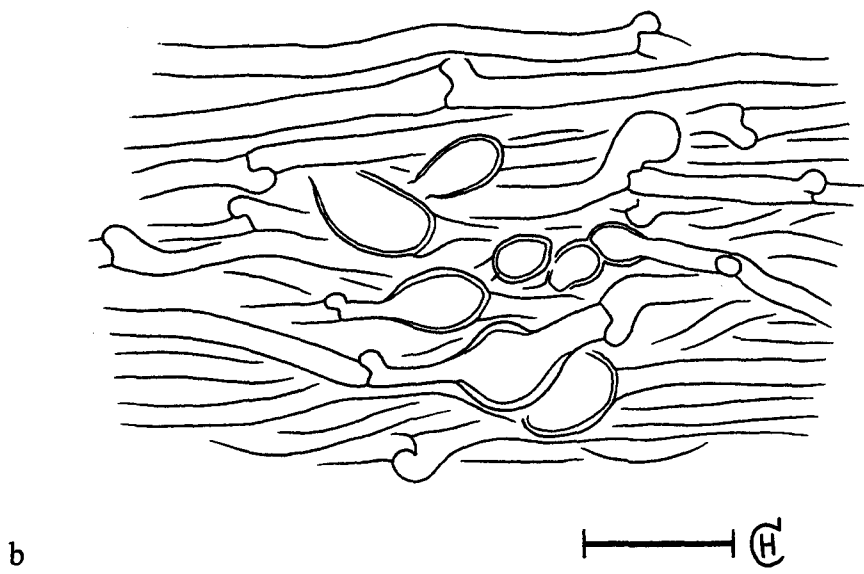
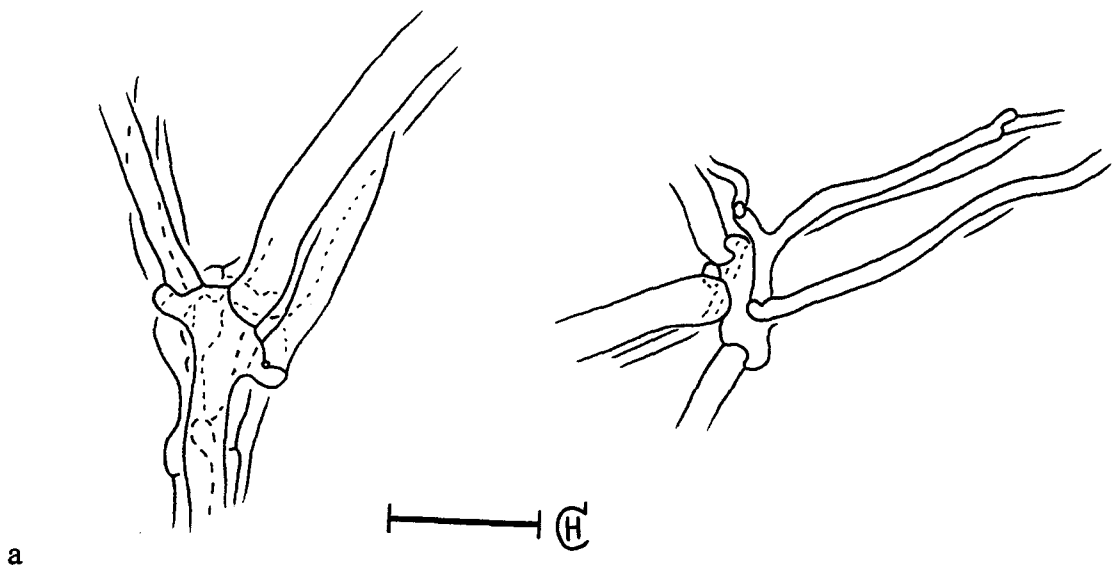


Abb. 87: *Gyrodon lividus* (Maßstab jeweils 20 µm)

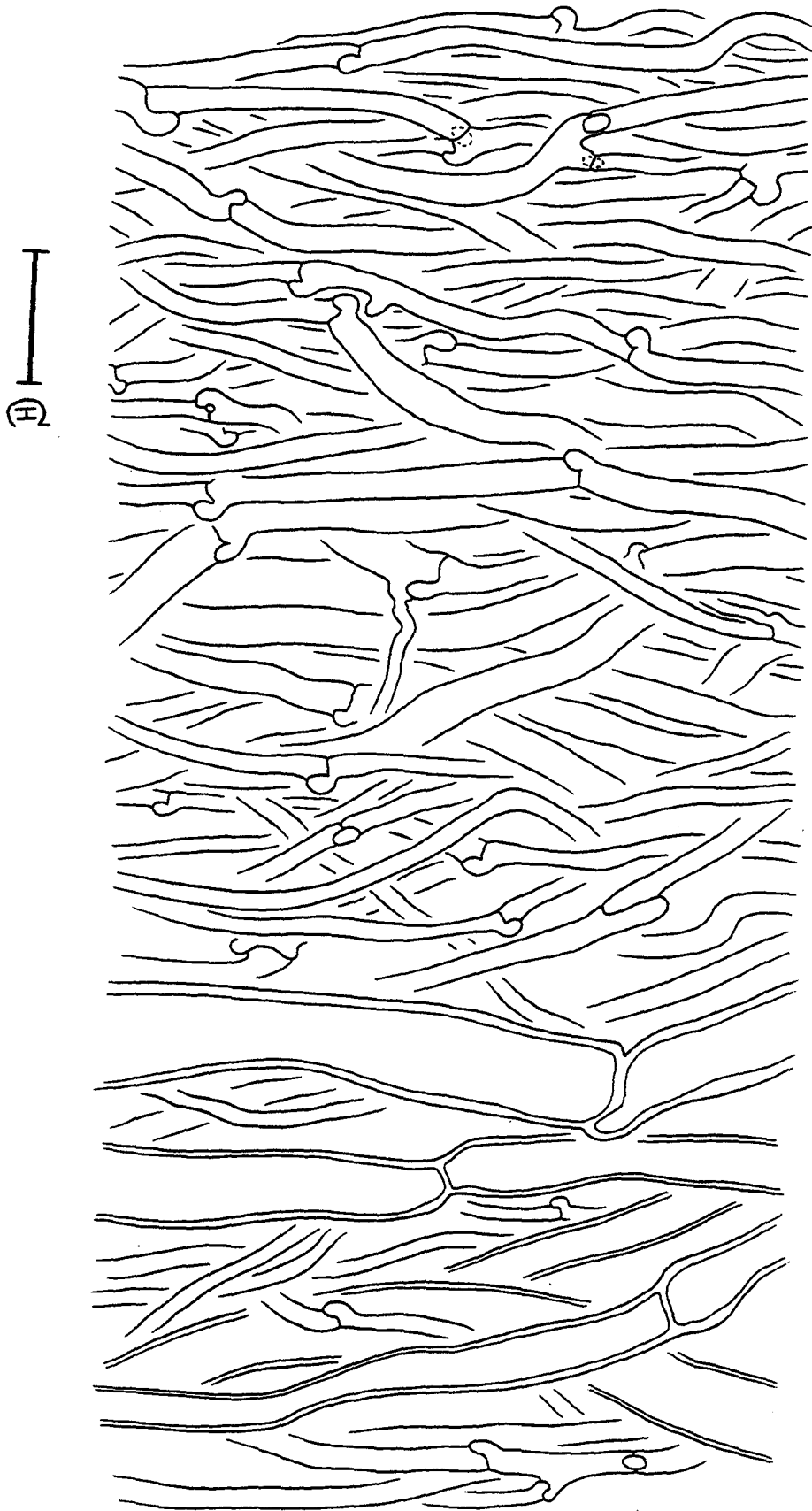


Abb. 88: *T. atrotomentosa* (Maßstab 20 µm)

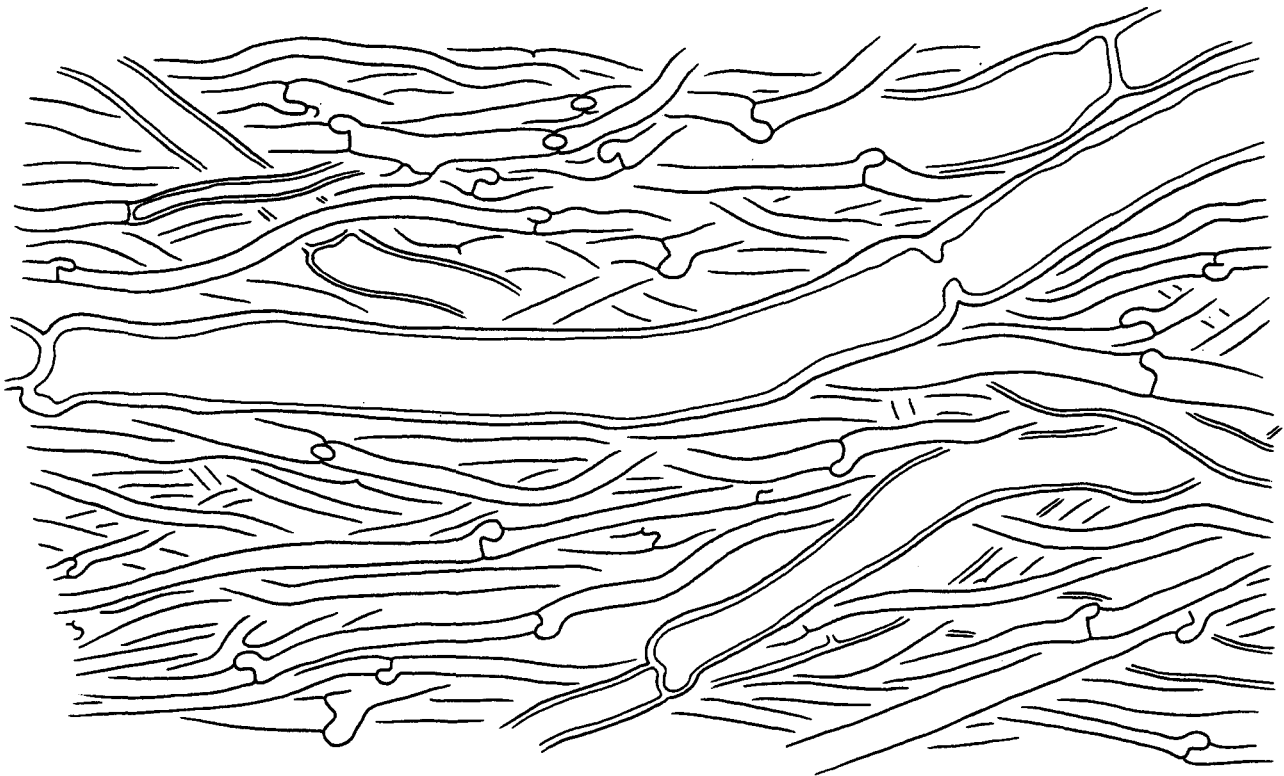
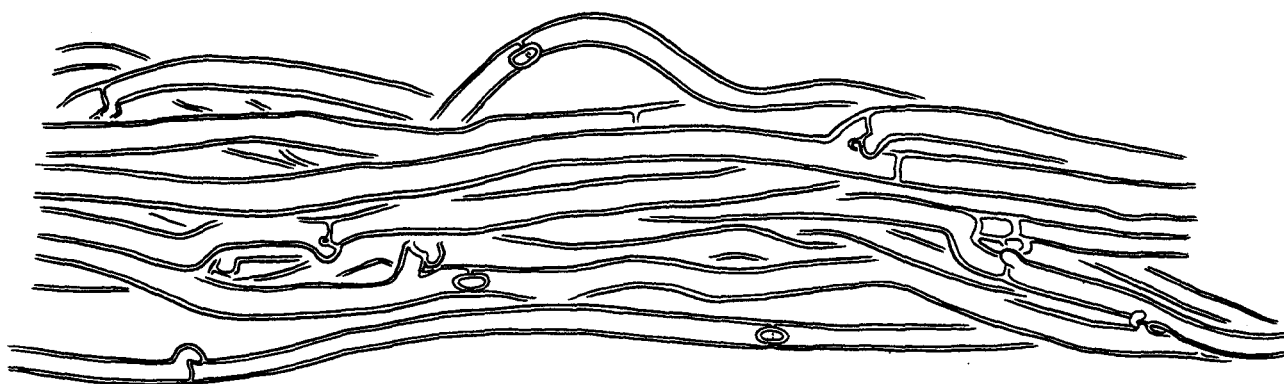
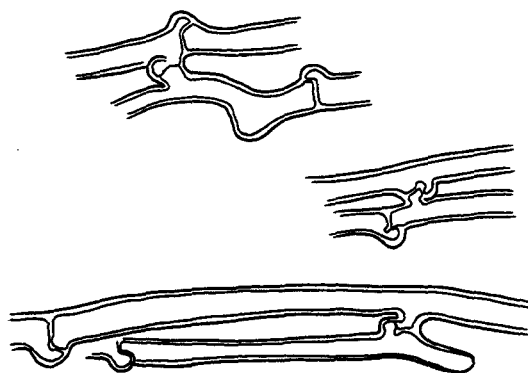


Abb. 89: *T. atrotomentosa* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )



a



b

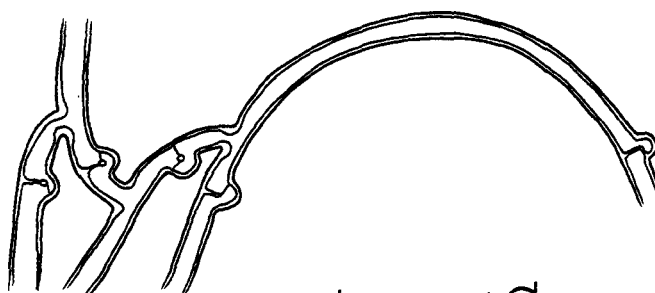


Abb. 90: *T. atrotomentosa* (Maßstab jeweils 20  $\mu\text{m}$ )

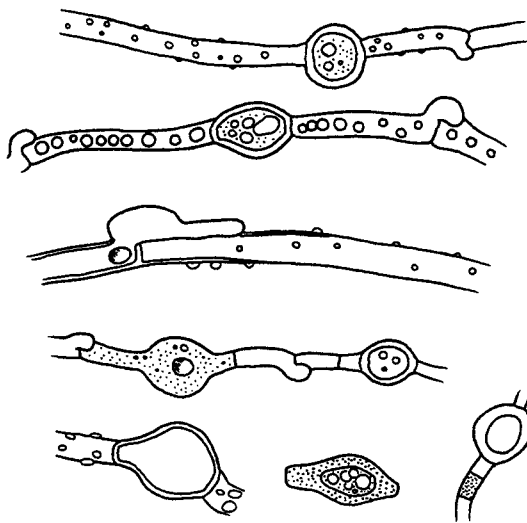
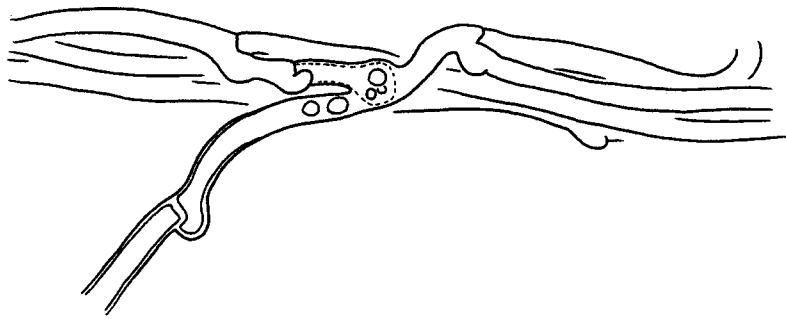
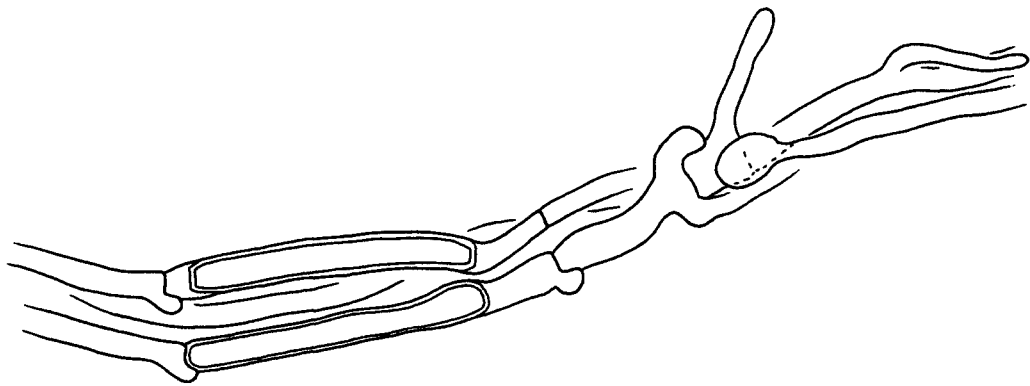


Abb. 91: *T. atrotomentosa* (Maßstab 20 µm)



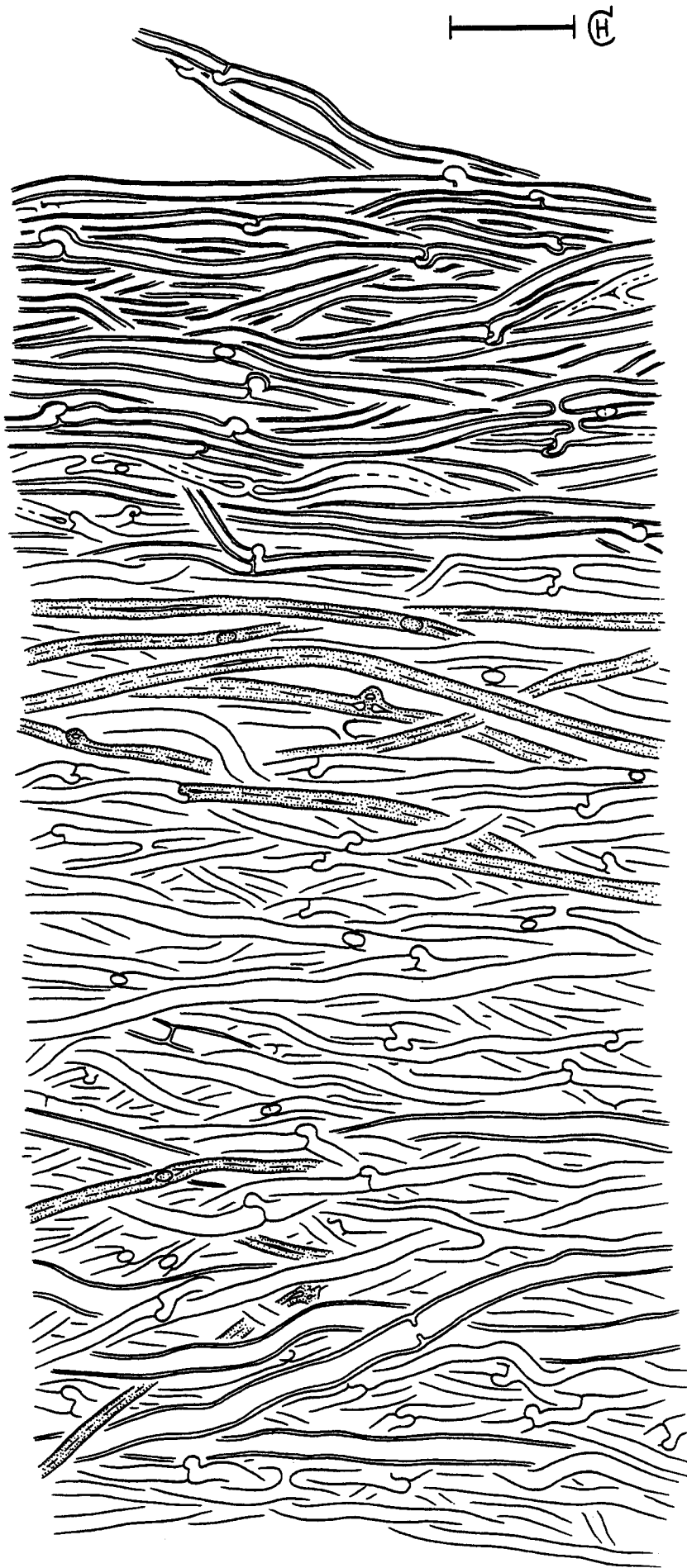


Abb. 92: *T. panuoides* (Maßstab 20 µm)

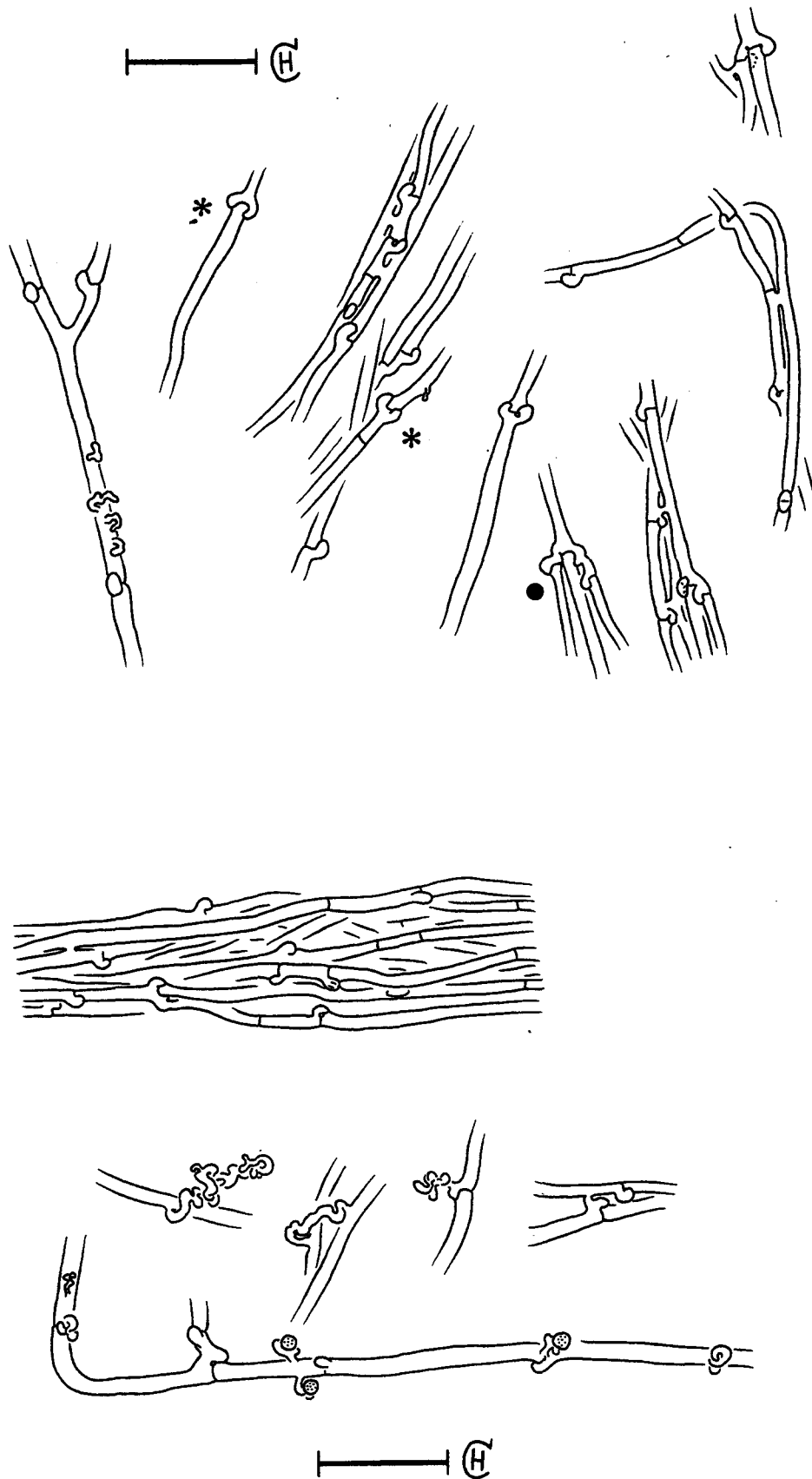


Abb. 93: *T. panuoides* (Maßstab 20 µm)

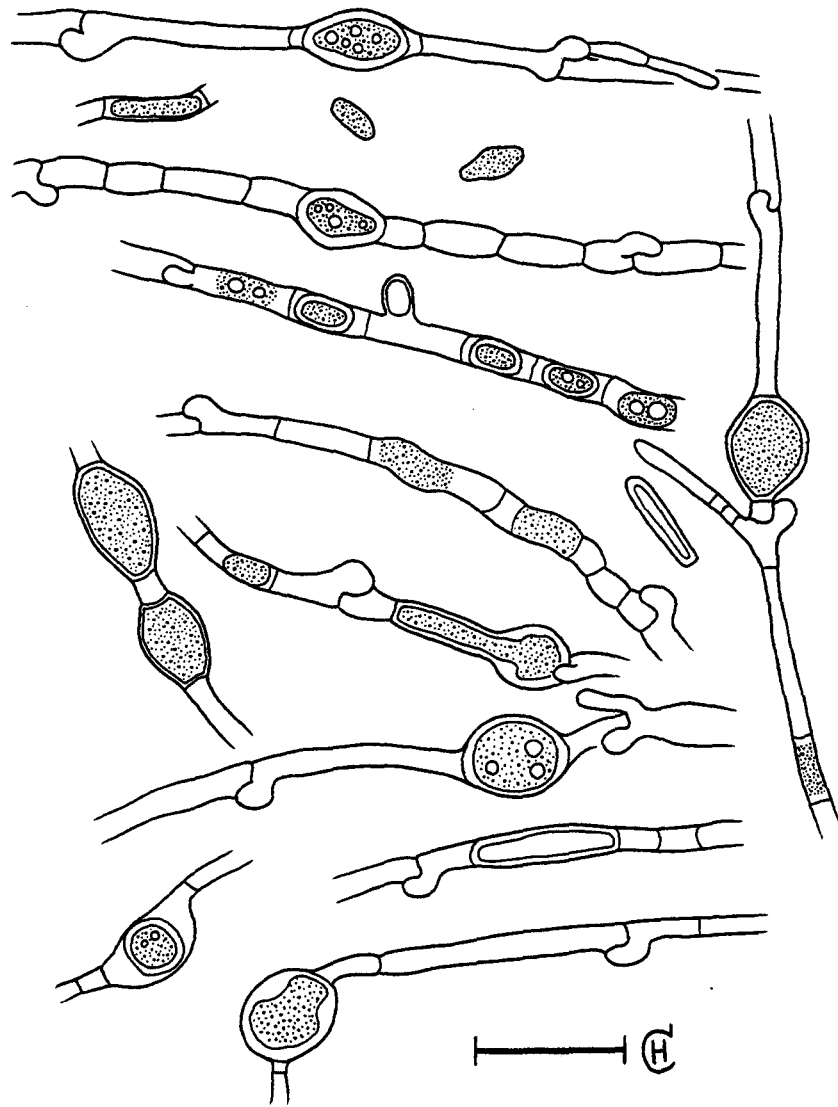


Abb. 94: *T. panuoides* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )

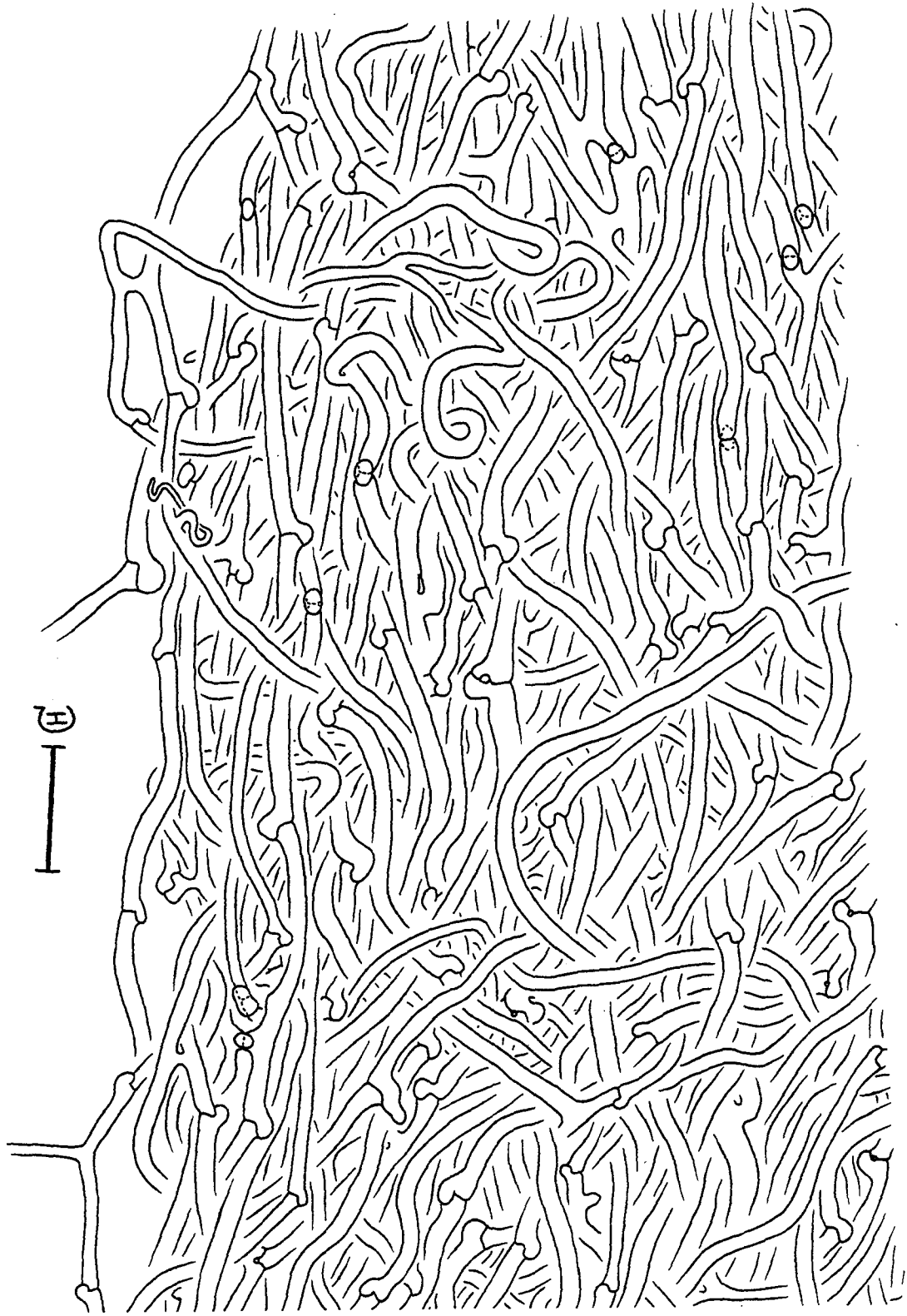
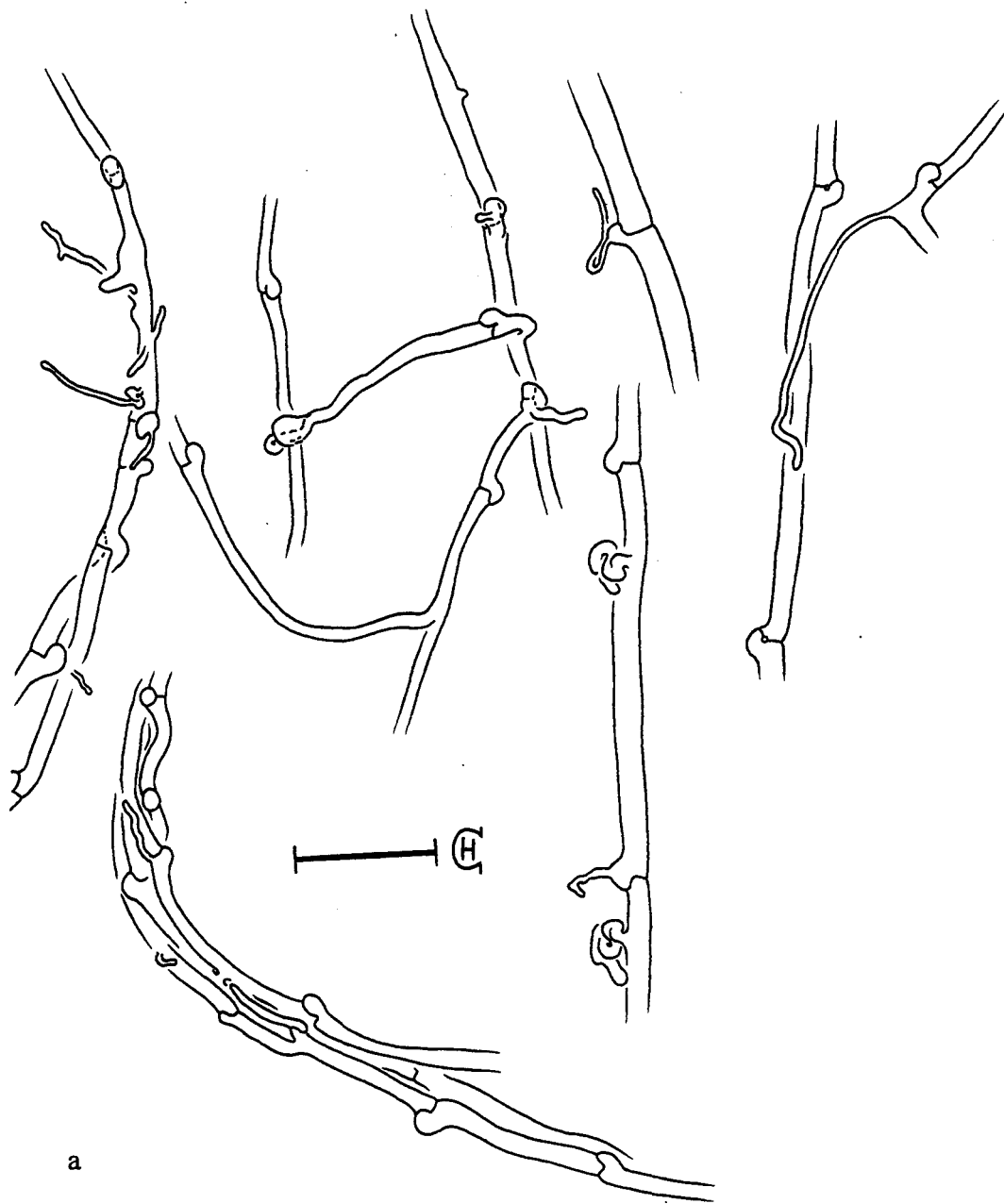
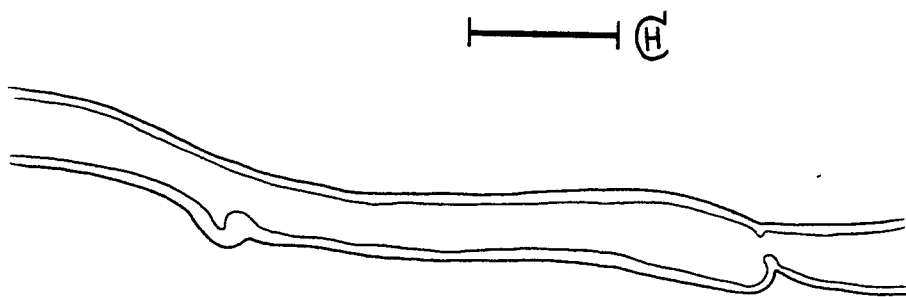


Abb. 95: *Ps. aureus* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )

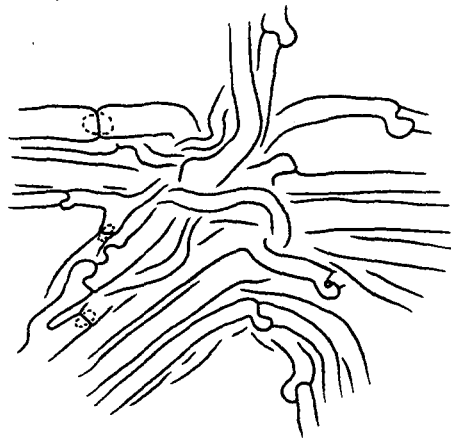


a

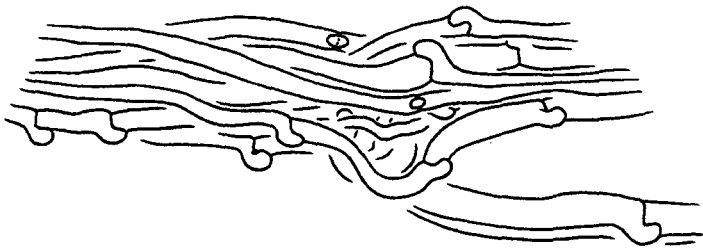


b

Abb. 96: *Ps. aureus* (Maßstab 20  $\mu\text{m}$ )



a



b

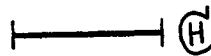
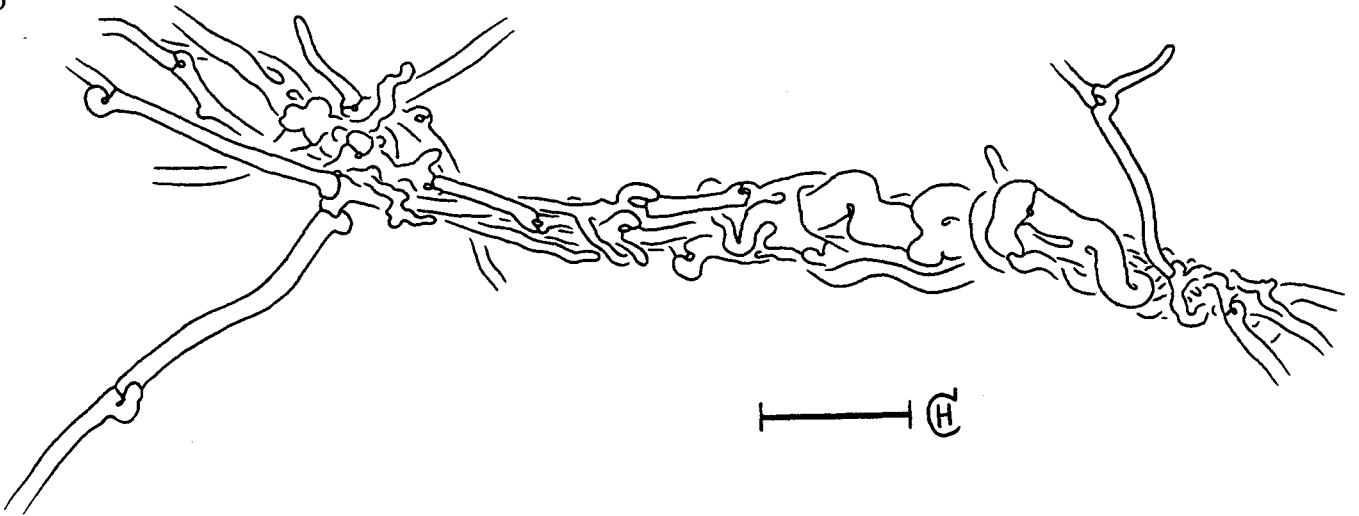


Abb. 97: *Hygrophoropsis aurantiaca* (Maßstab jeweils 20 µm)

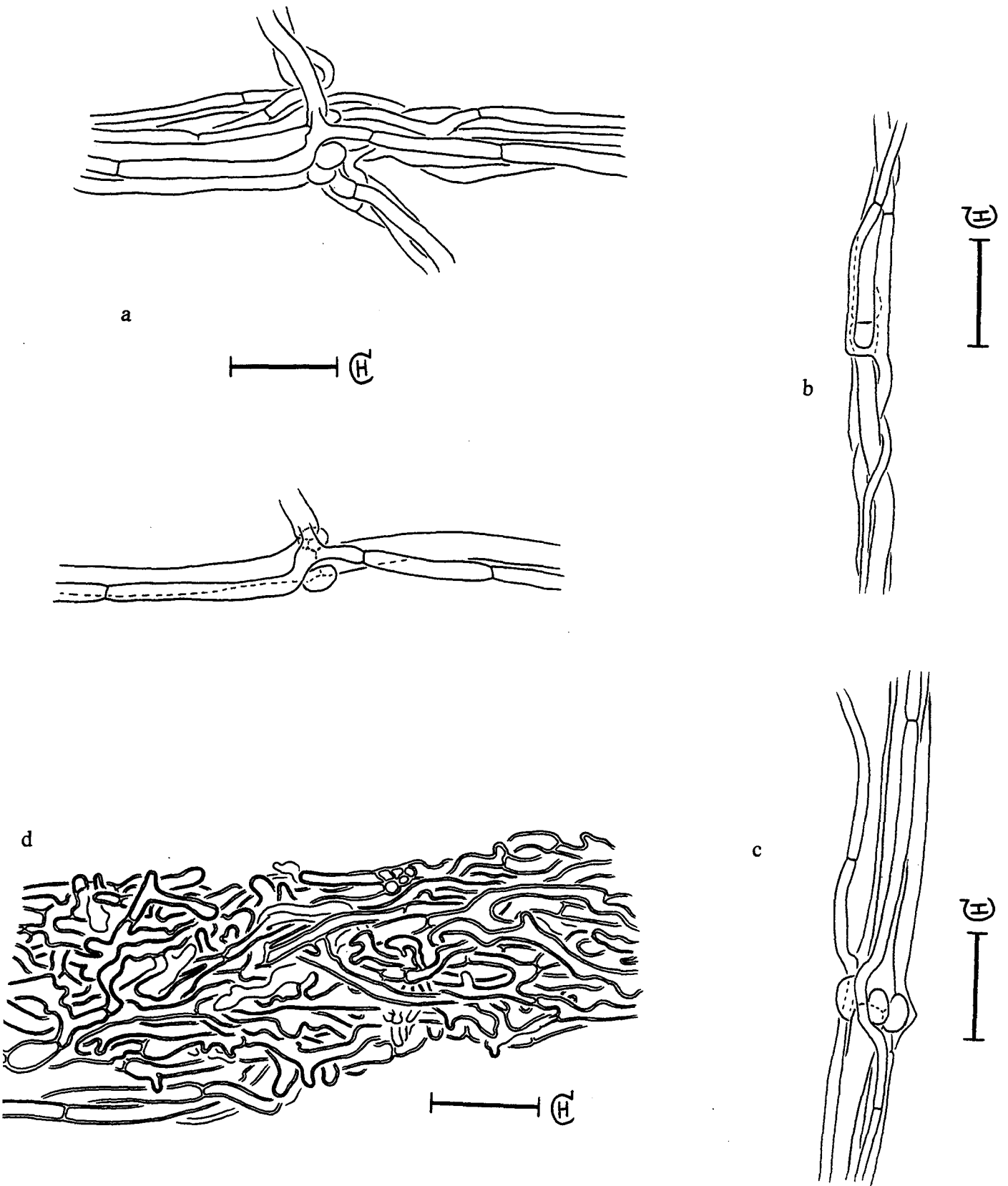


Abb. 98: *Coniophora arida* (Maßstab jeweils 20 µm)

## Sklerotien:

**Abb. 99:** *P. involutus*, Sklerotien (Kryotomschnitt):

**a:** CH 412/98 (*Picea abies*, über Silikat); **b:** CH 521/98 (*Pinus mugo*, offene Torffläche in Hochmoor).

**Abb. 100:** *P. involutus*, Sklerotien (Kryotomschnitt):

**a:** CH 523/98 (*Betula pubescens*, Hochmoor, Torffläche); **b:** CH 531/98 (*Betula pendula*, Sandboden).

**Abb. 101:** *P. validus*, Sklerotien (Kryotomschnitt):

**a:** Ru1Li (*Tilia spec.*, Parkstandort - Typusfundort); innere, dünnwandige Trama durch hellbraun pigmentierte Zellen von dickwandiger Trama abgesetzt; **b:** Holotypus (*Tilia*); innere, dünnwandige Trama nicht von dickwandiger Trama abgegrenzt; eine langgestreckte Hyphe mit Kristallen.

**Abb. 102:** *P. aff. validus*, CH 300/98 (*Betula pendula*, Gartenstandort): Sklerotium

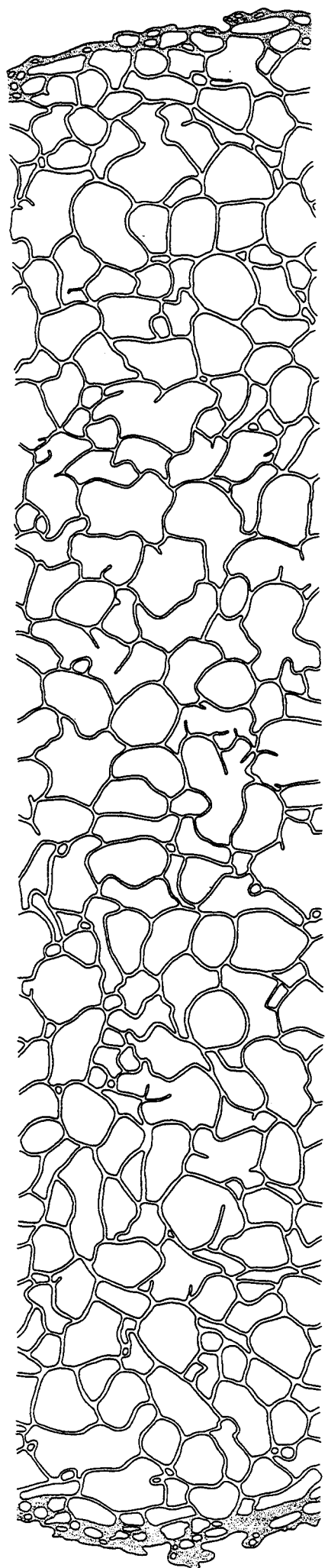
(Kryotomschnitt); Hyphen mit vielen, auffälligen Kristallen; innere Trama aus dünnwandigen Zellen.

**Abb. 103:** *P. rubicundulus*, CH 511/98 (*Alnus glutinosa*): Sklerotium (Kryotomschnitt).

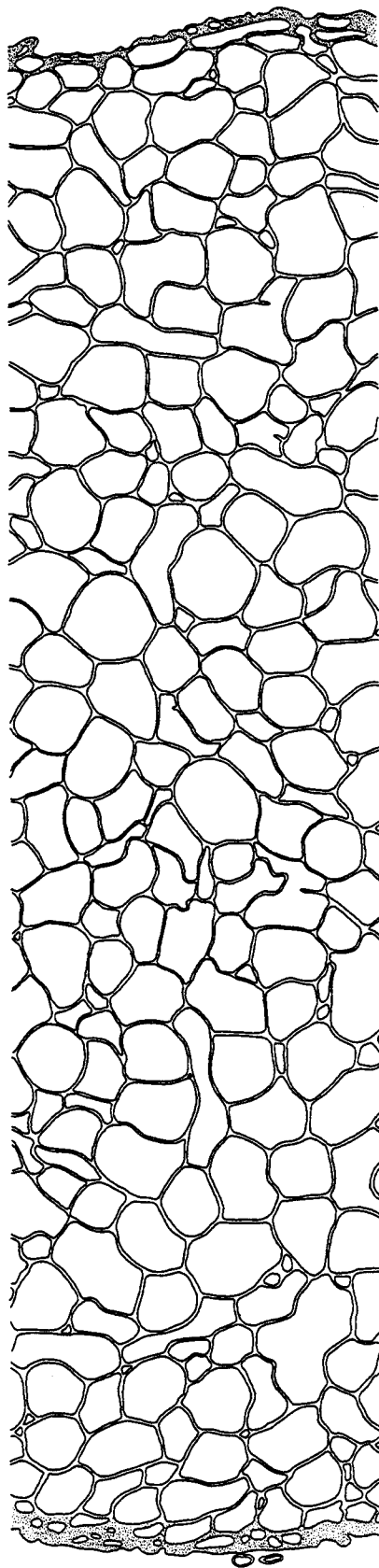
**Abb. 104:** *Gyrodon lividus*, CH 210/97 (*Alnus incana*): Sklerotium aus Kultur (Hefe-Malz-Vollagar, Kryotomschnitt); vereinzelt Kristalle auftretend.

**Abb. 105:** *Hygrophoropsis aurantiaca*, CH 246/98: Sklerotium aus Kultur (Hefe-Malz-Halbagar), Kryotomschnitt.





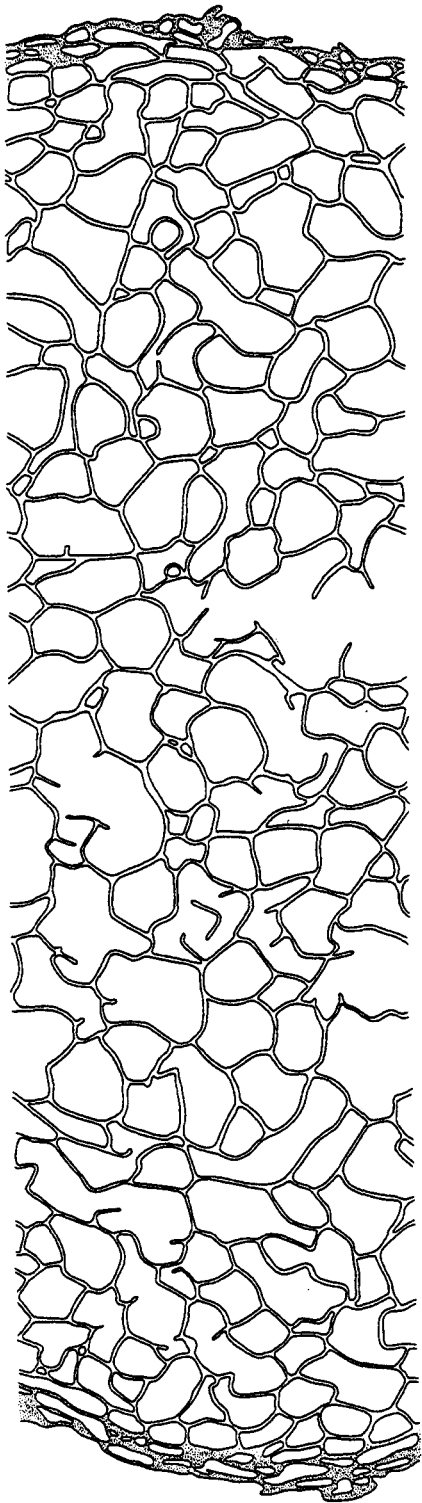
H



b

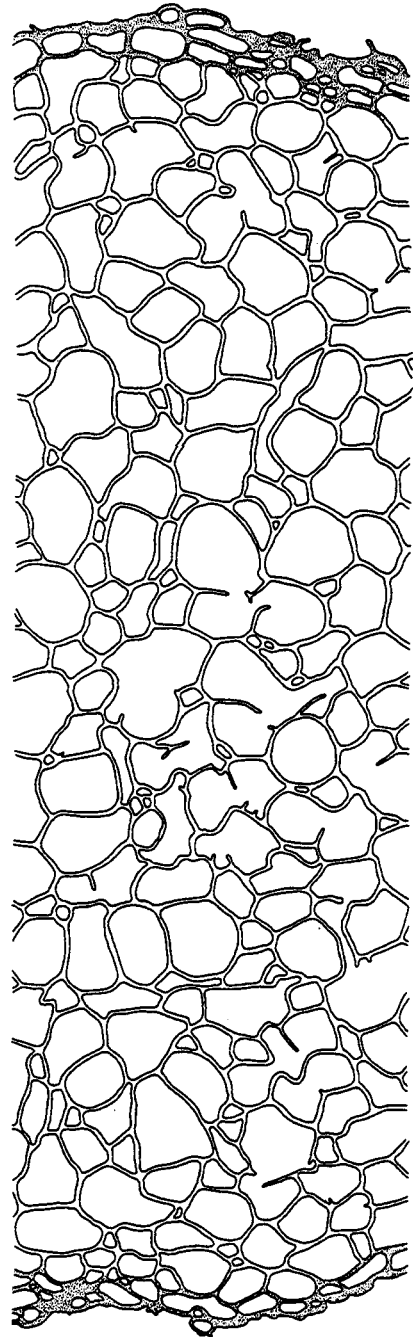
Abb. 99: *P. involutus* (Maßstab 50  $\mu\text{m}$ )

a



G

a



b

Abb. 100: *P. involutus* (Maßstab 50  $\mu\text{m}$ )

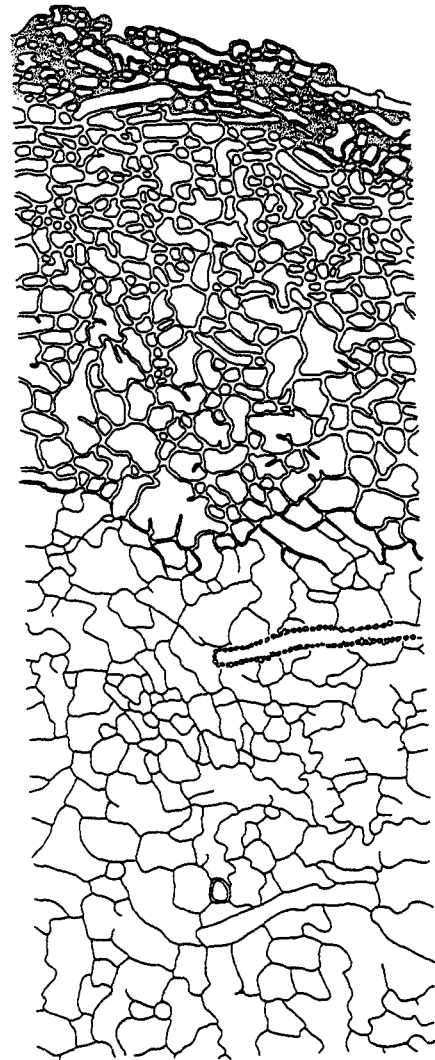
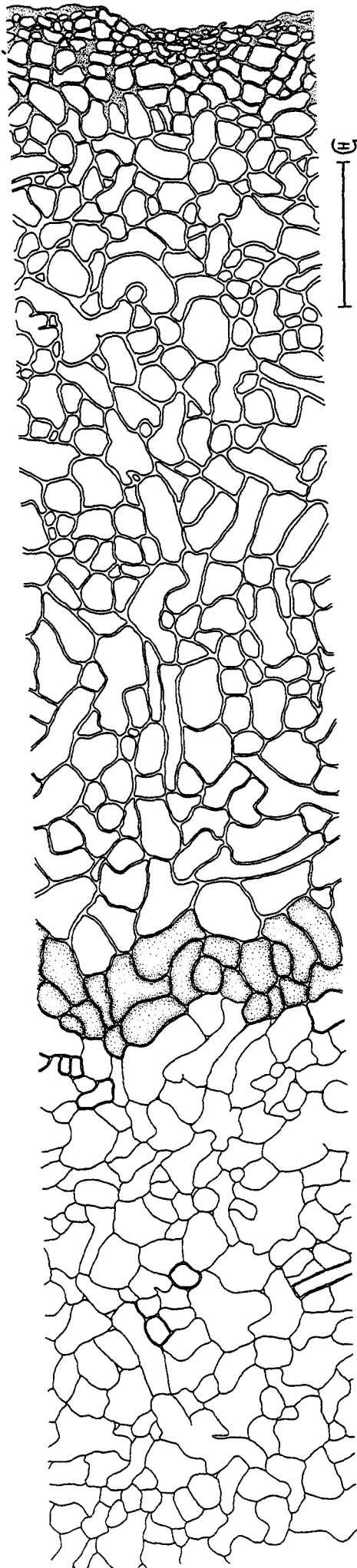


Abb. 101: *P. validus* (Maßstab 50 µm)

a

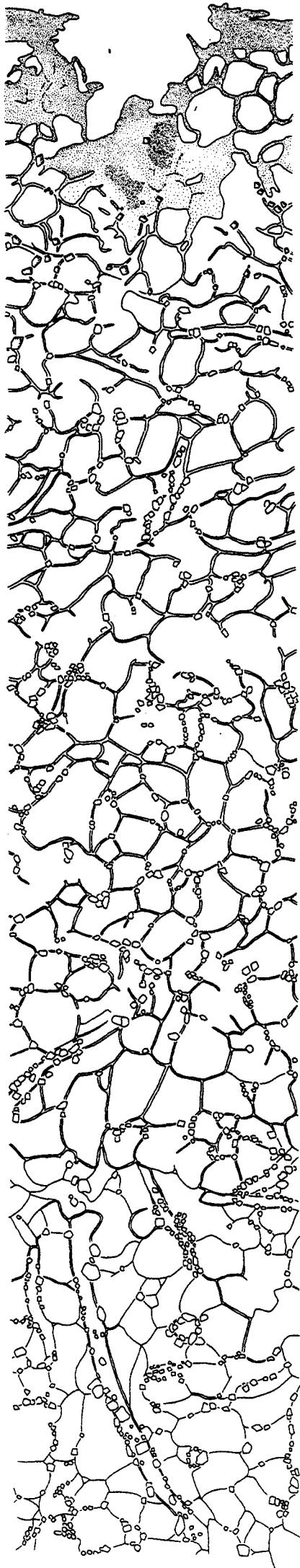


Abb. 102:  
*P. aff. validus*

Abb. 103: *P. rubicundulus*

Maßstab jeweils 50 µm

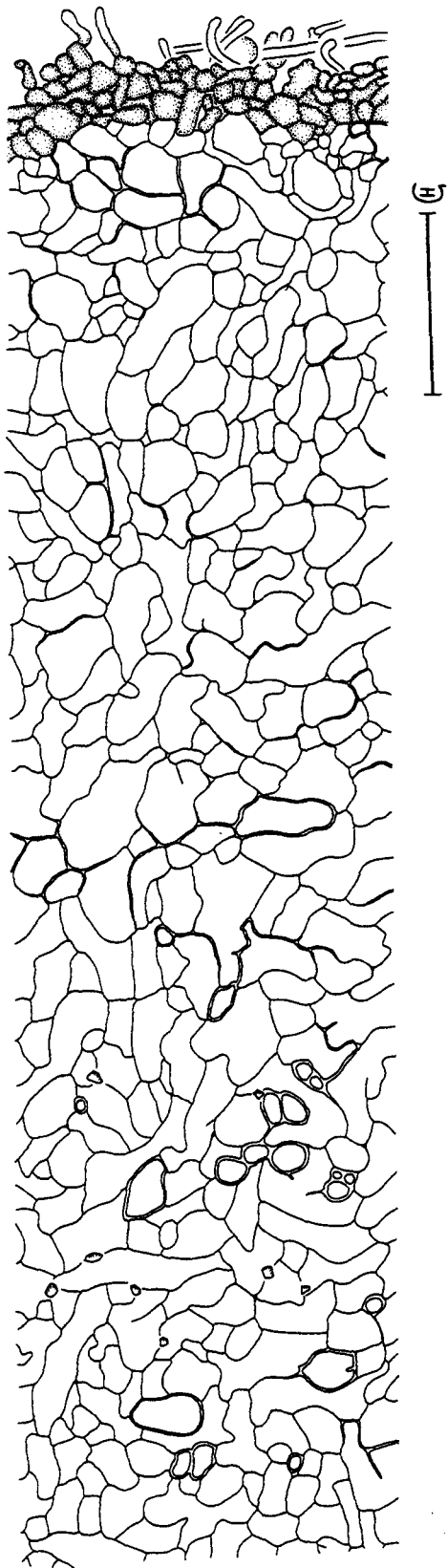


Abb. 104: *Gyrodon lividus*

Maßstab jeweils 50 µm

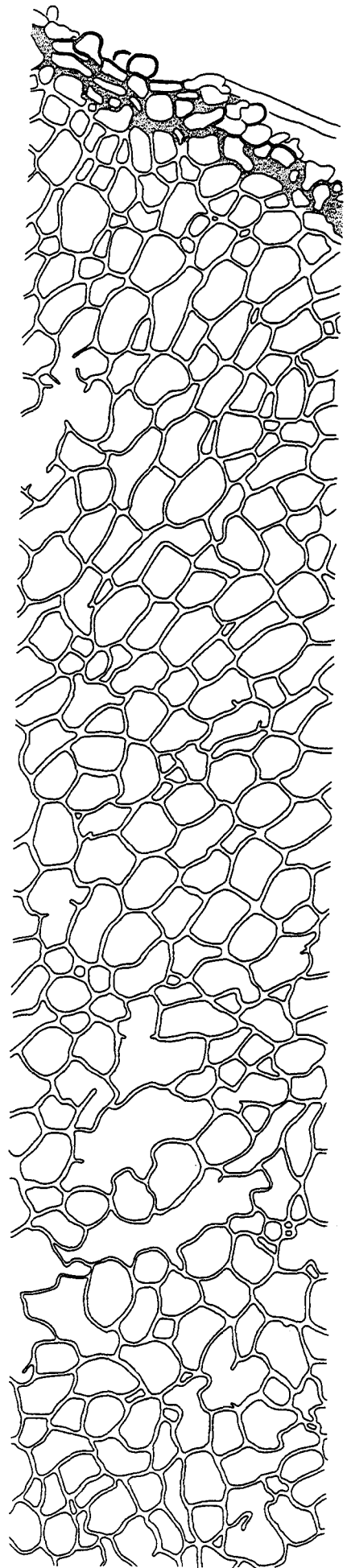


Abb. 105: *Hygrophoropsis aurantiaca*

## **SEM-Aufnahmen:**

**Abb. 106:** *P. validus*, Holotypus: Rhizomorphenhyphen mit Kristallen besetzt; in Aceton entwässertes und Kristisch-Punkt getrocknetes Material;  
a.: ca. 4000x; b.: ca. 10000x, unterer, rechter Ausschnitt von a.

**Abb. 107:** *P. involutus*, CH 531/98: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b., c.: ca. 25000x;

**Abb. 108:** *P. rubicundulus*, Holotypus: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b., c.: ca. 25000x;

**Abb. 109:** *P. validus*, Holotypus: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b., c.: ca. 25000x;

**Abb. 110:** *P. obscuroporus*, Holotypus: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b.: ca. 25000x;

**Abb. 111:** *P. vernalis*, Holotypus: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b., c., d.: ca. 25000x;

**Abb. 112:** *P. vernalis*, Holotypus: Sporen, in Aceton entwässert und Kritisch-Punkt getrocknetes Material;  
a.: ca. 4000x; b.: ca. 25000x;

**Abb. 113:** *P. albidulus*, Holotypus: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b.: ca. 25000x;

**Abb. 114:** *T. atrotomentosa*, CH 245/98: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b.: ca. 25000x;

**Abb. 115:** *T. panuoides*, CH 183/98: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b.: ca. 25000x;

**Abb. 116:** *X. chrysenferon*, CH 53/97: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b.: ca. 25000x;

**Abb. 117:** *X. lanatus*, CH 317/98: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b.: ca. 25000x;

**Abb. 118:** *B. pruinosus*, CH 322/98: Sporen, ohne Vorbehandlung besputtert;  
a.: ca. 4000x; b.: ca. 25000x;

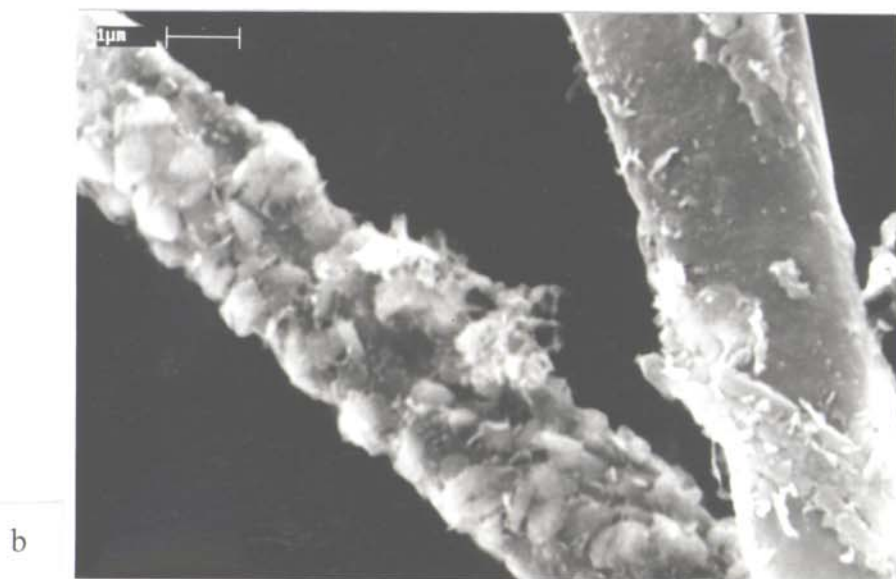
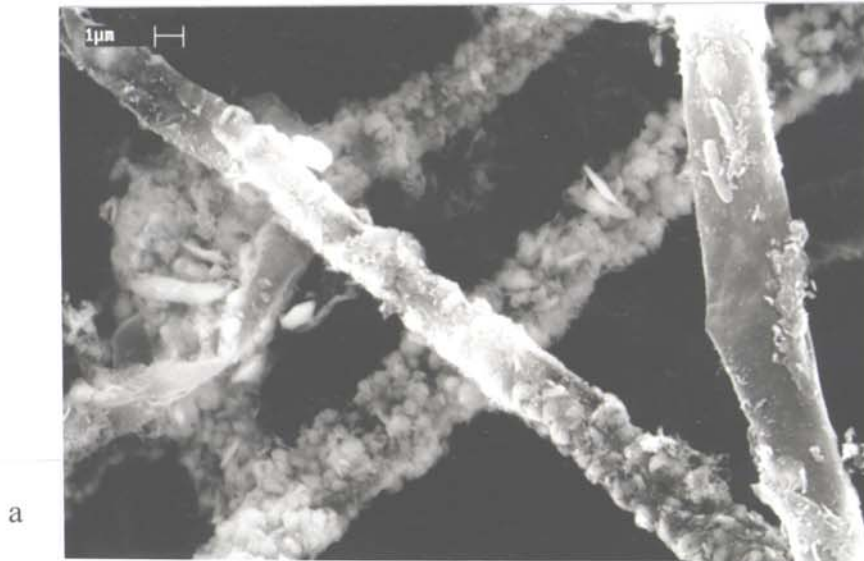
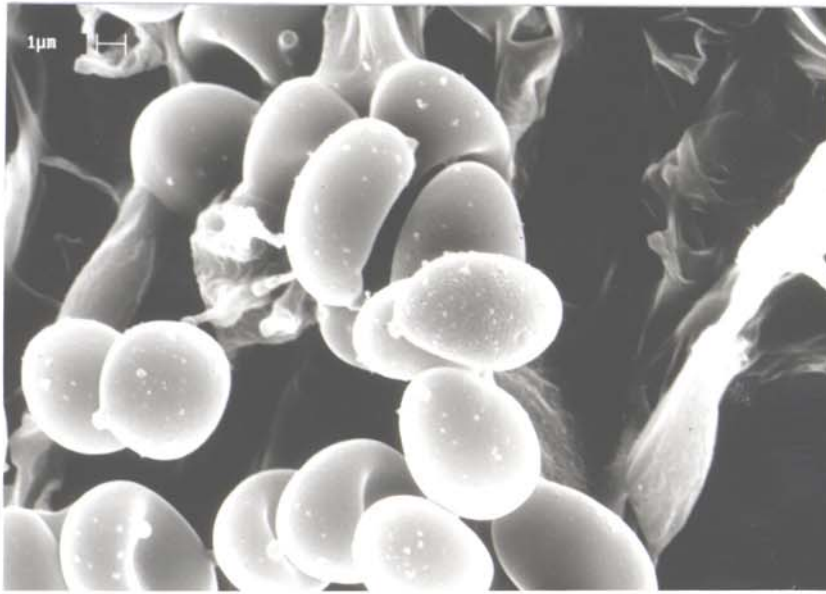
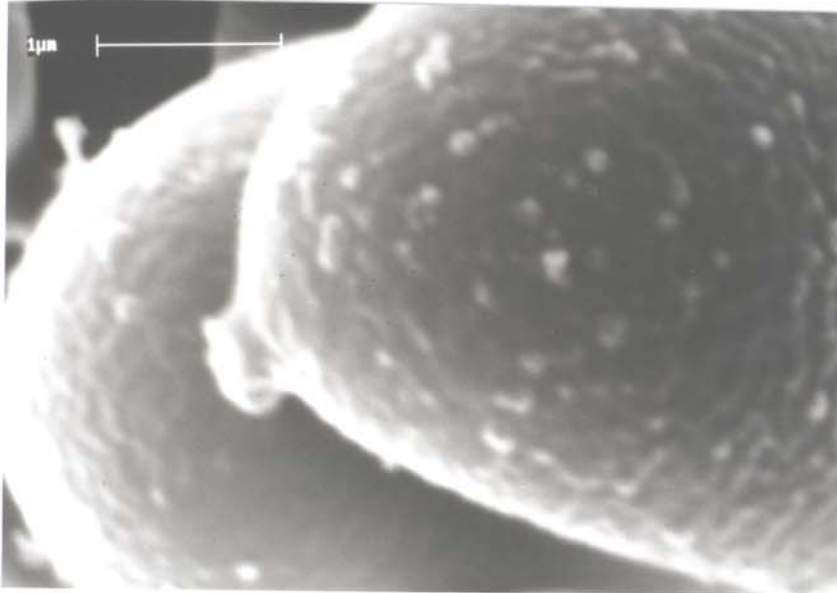


Abb. 106: *P. validus*



a



b

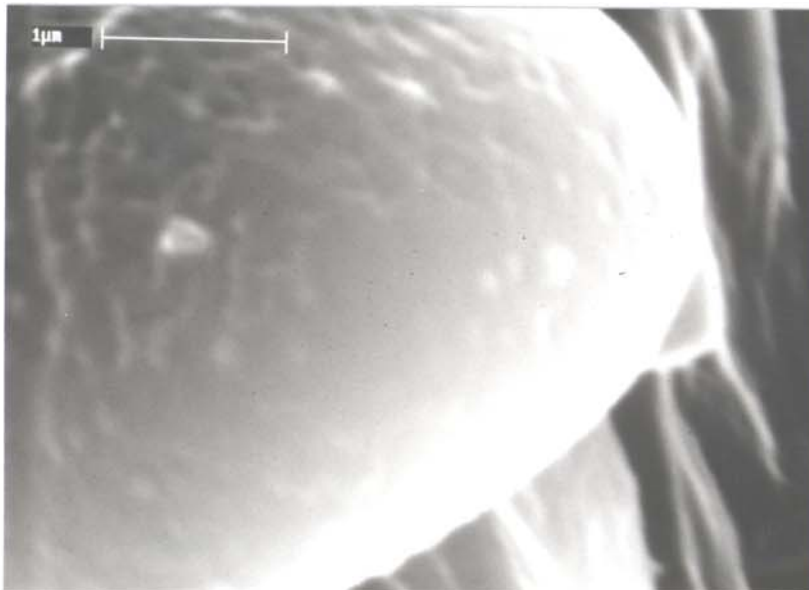
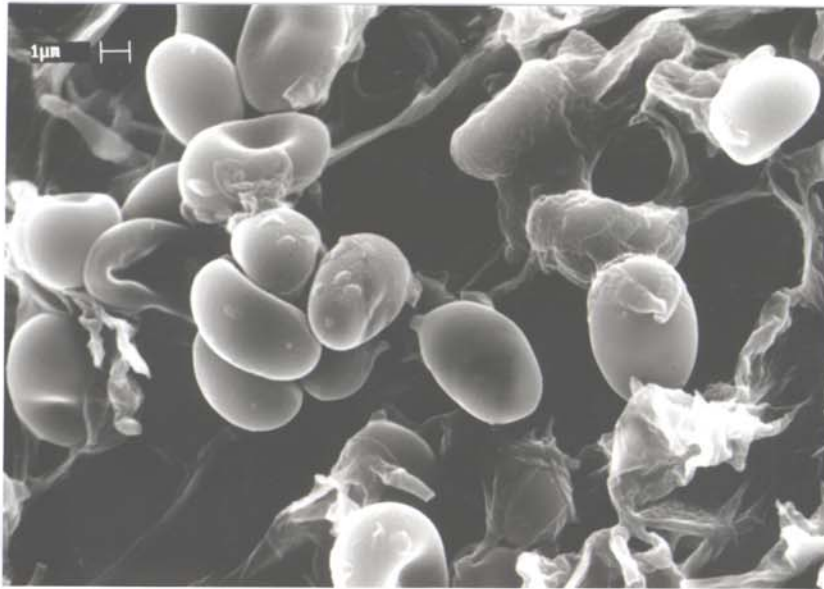
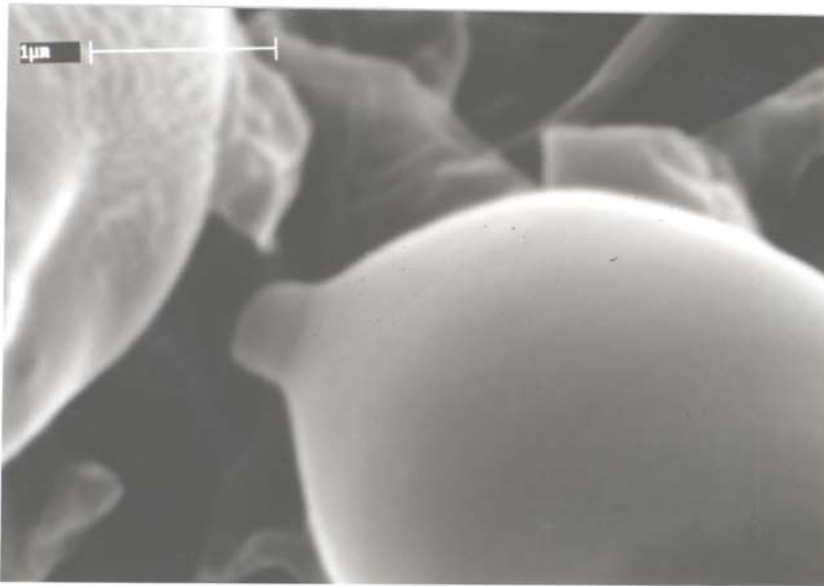


Abb. 107: *P. involutus*

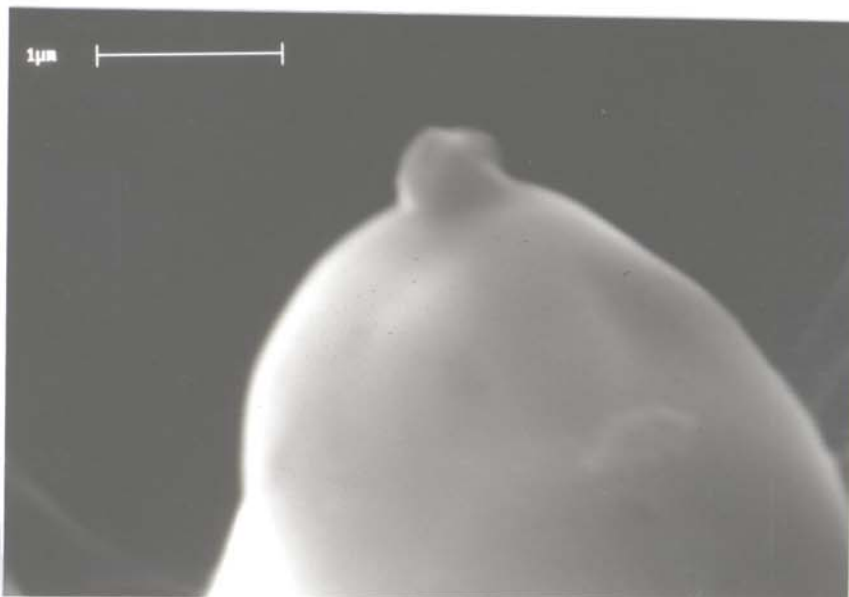




a



b



c

Abb. 108: *P. rubicundulus*

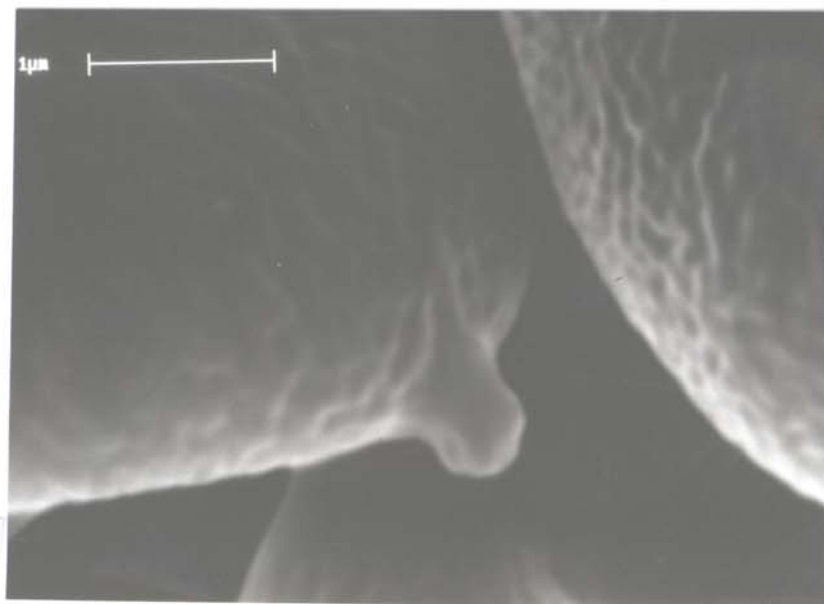
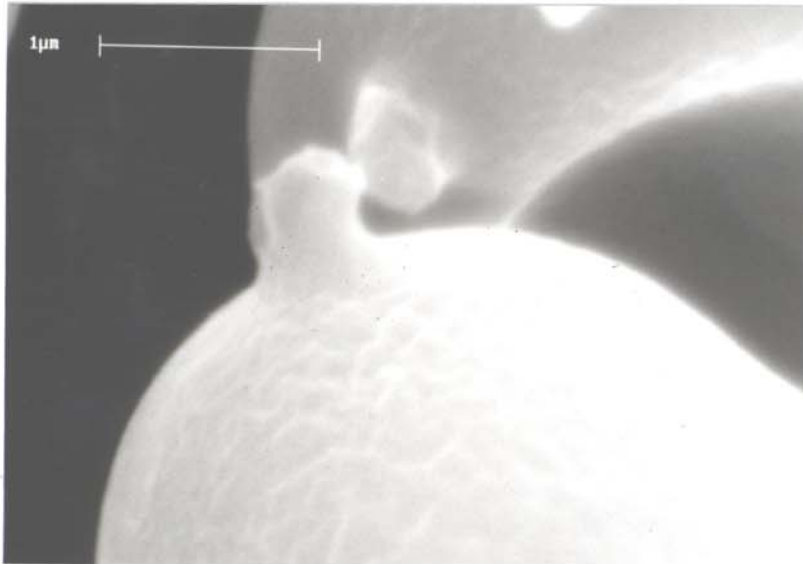
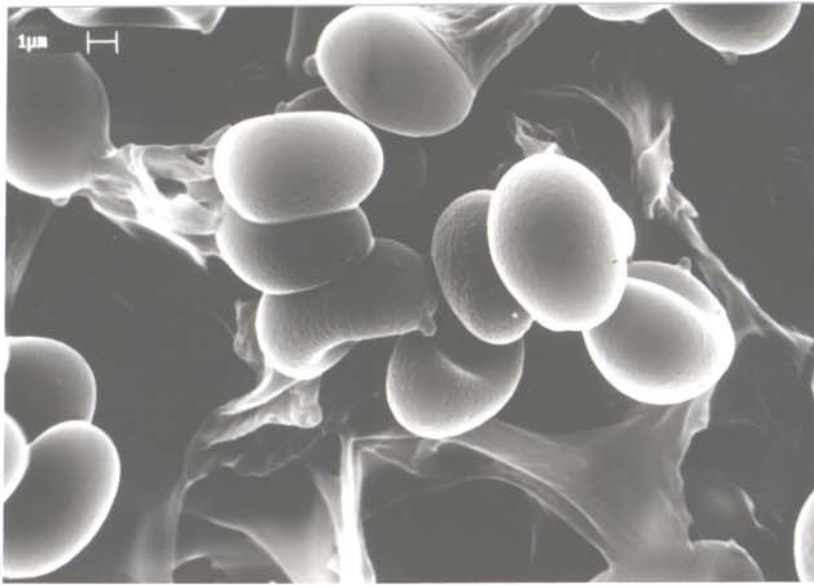
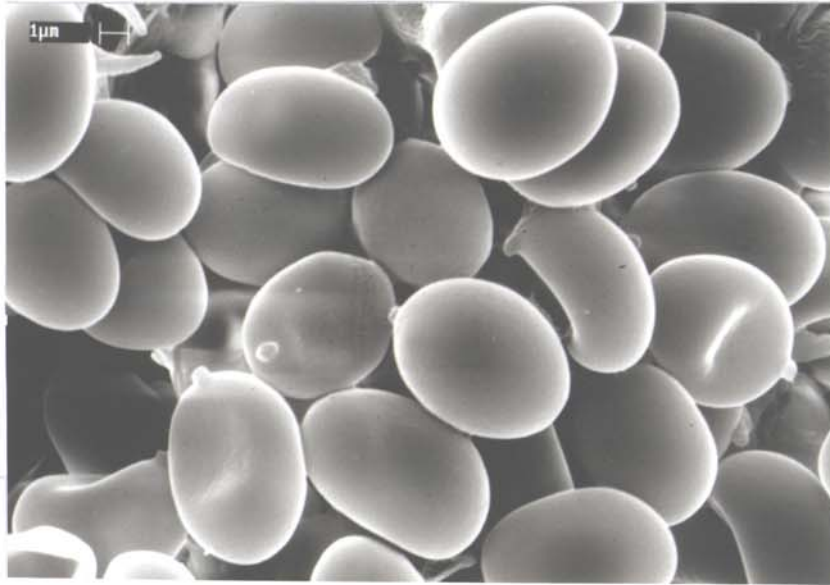
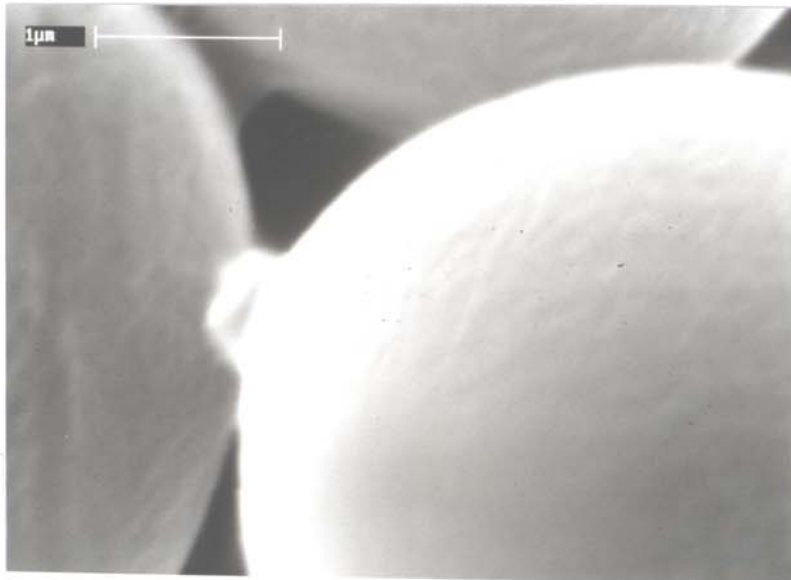


Abb. 109: *P. validus*

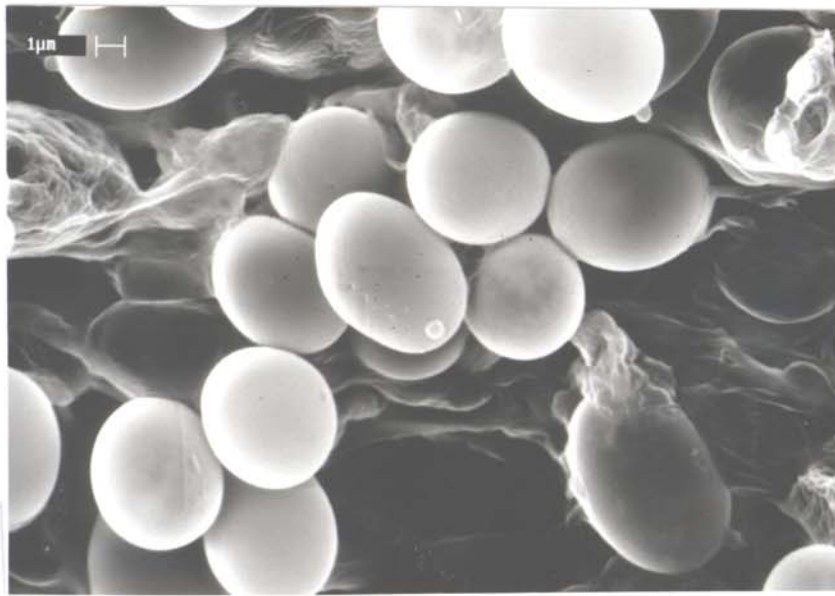


a



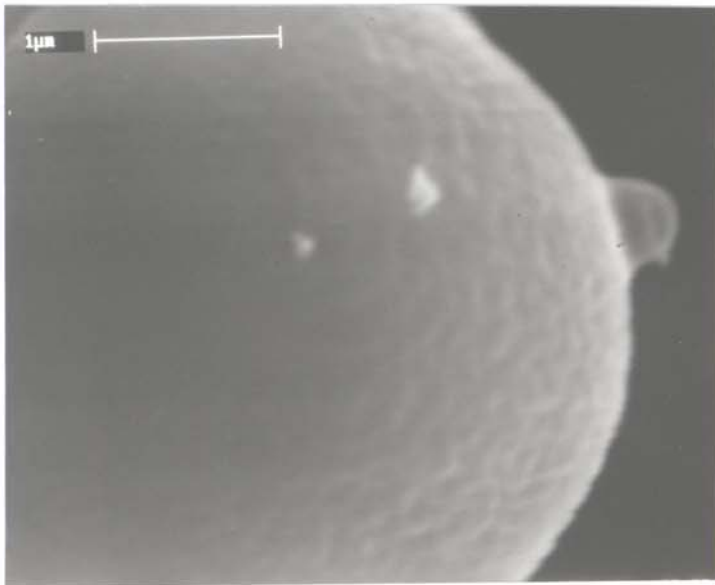
b

Abb. 110: *P. obscurosporus*

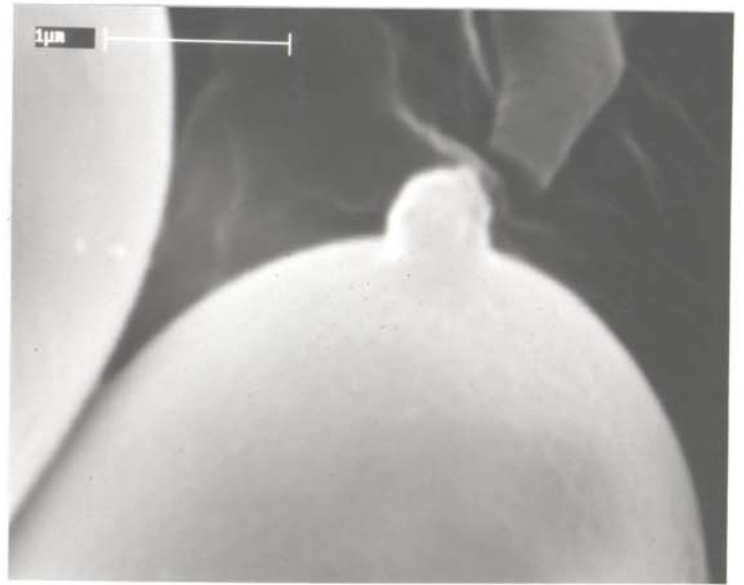


a

b



c



d

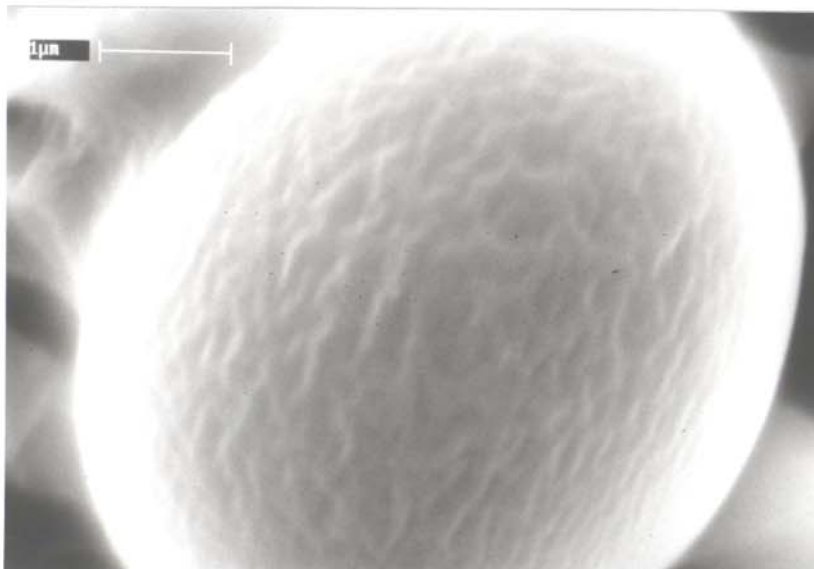
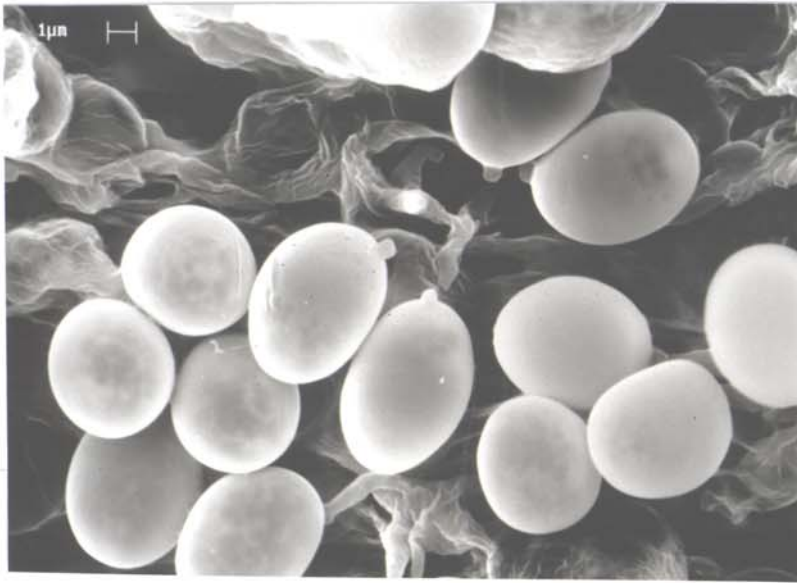
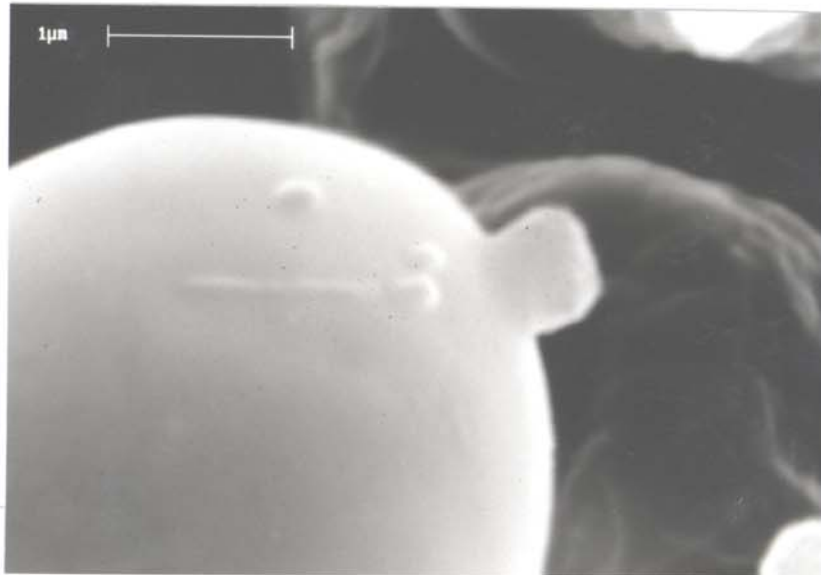


Abb. 111: *P. vernalis*

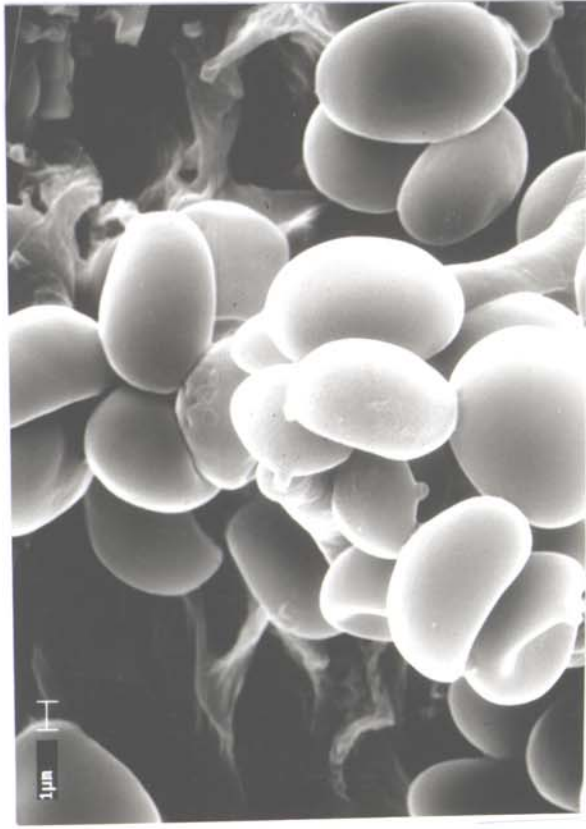


a

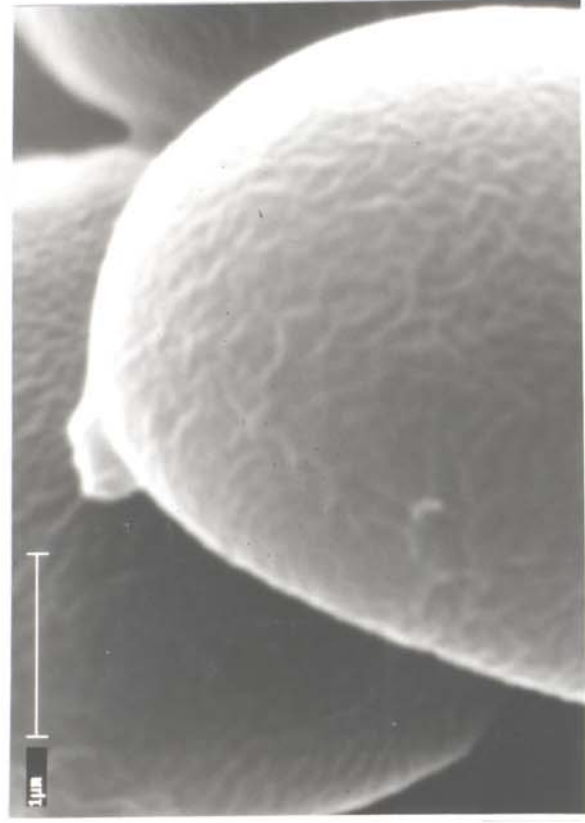


b

Abb. 112: *P. vernalis*

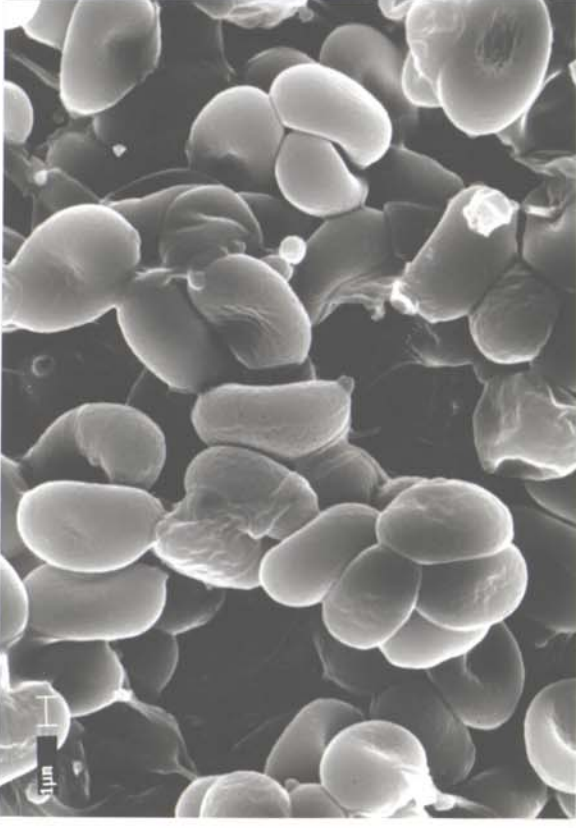


a

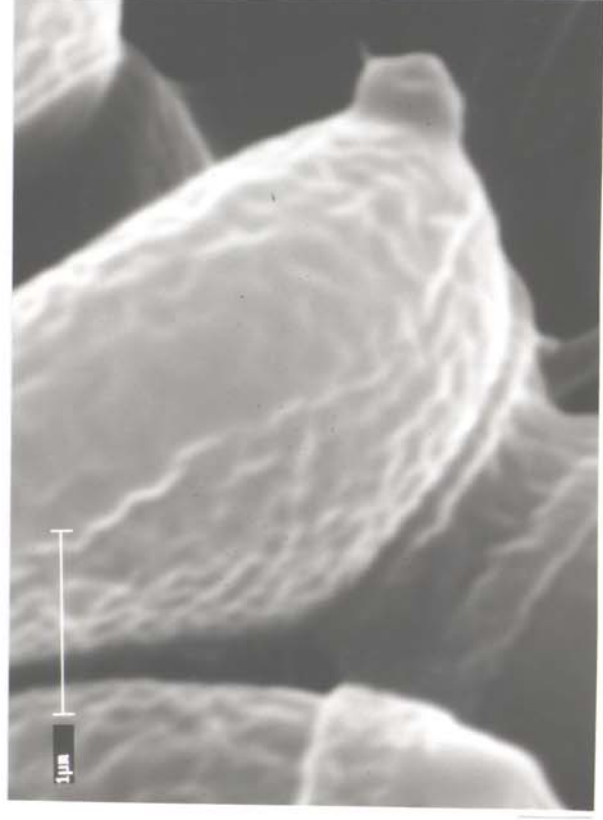


b

Abb. 113: *P. albidulus*

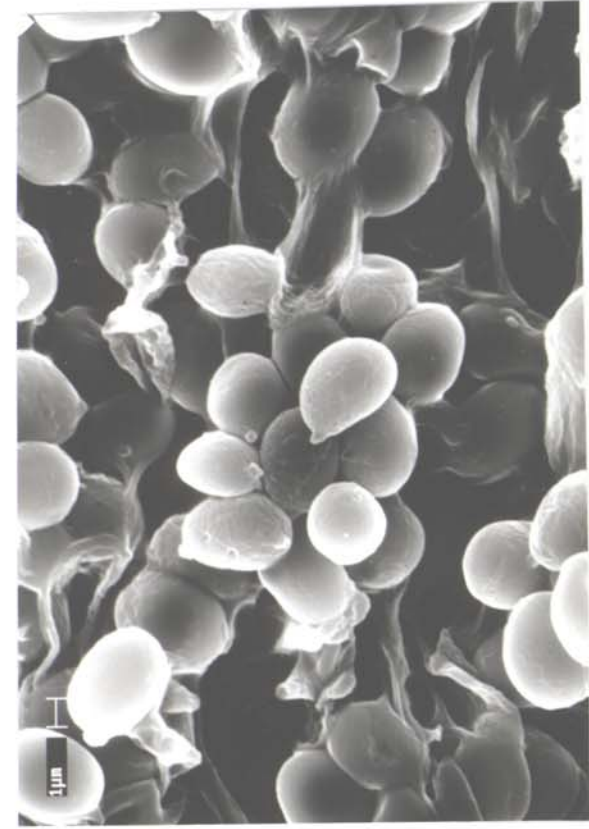


a



b

Abb. 114: *T. atroto mentosa*



a

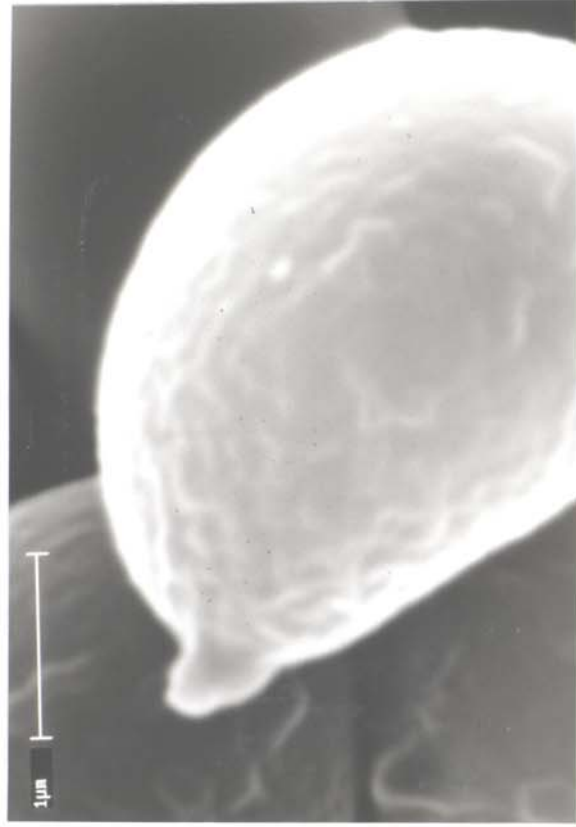
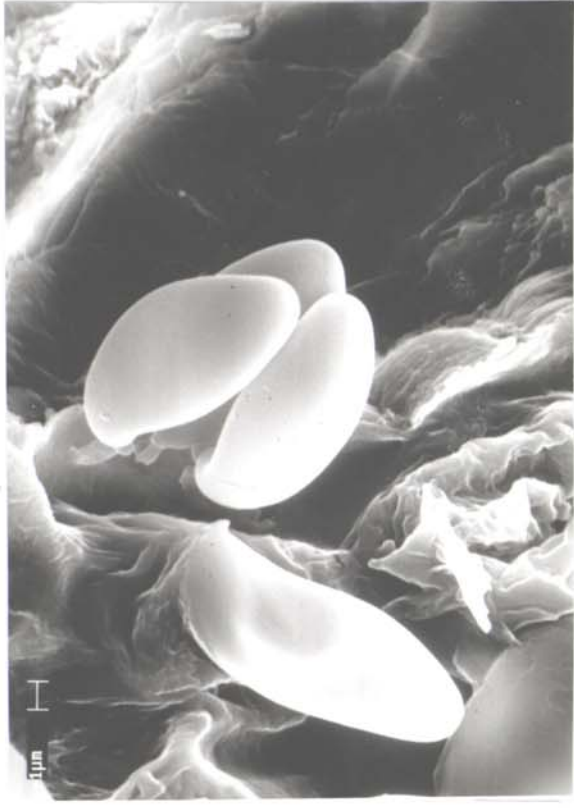
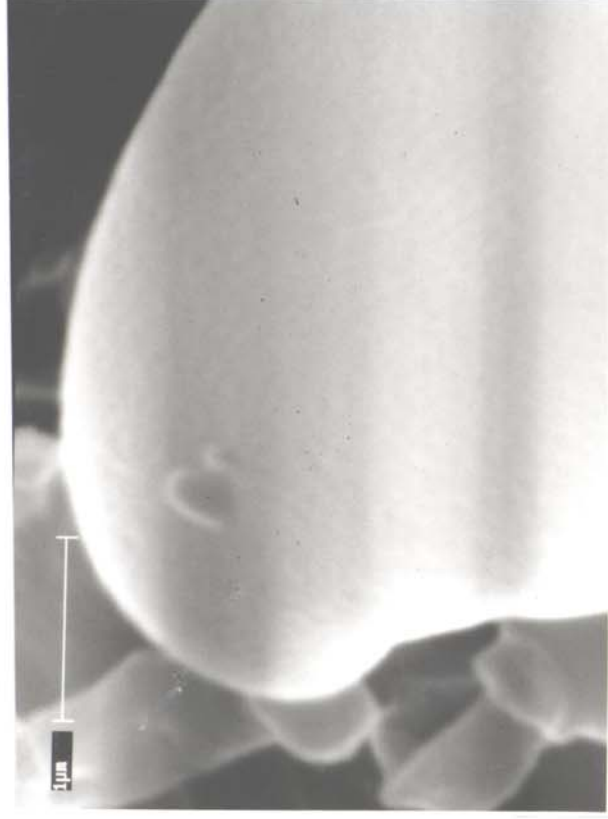


Abb. 115: *T. pamuoides*



a

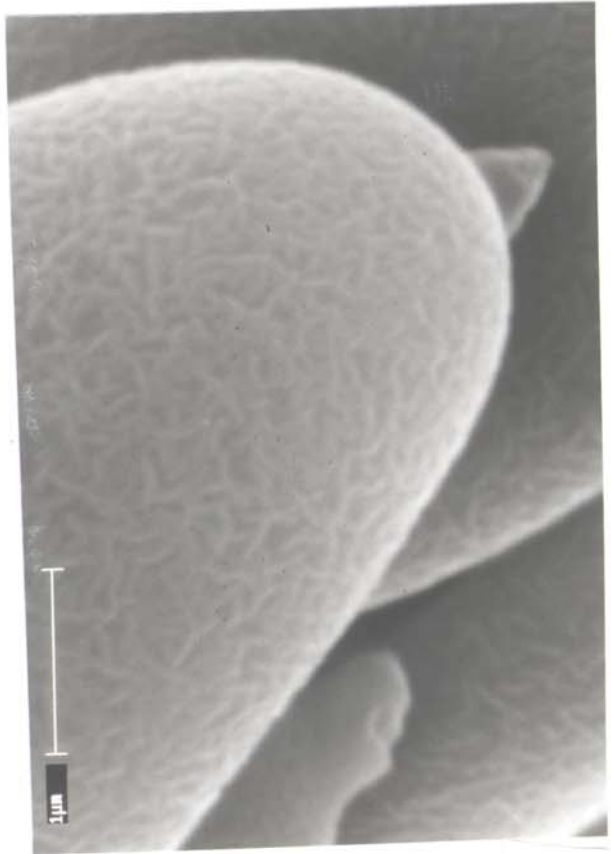


b

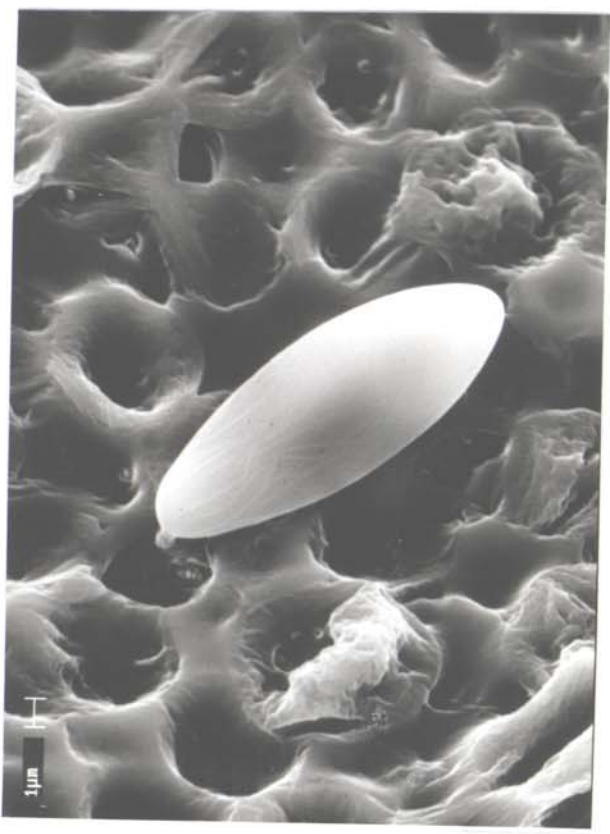
Abb. 116: *X. chrysesteron*



a



b



a



b

Abb. 117: *X. lanatus*

Abb. 118: *B. pruinatus*



## UV-Spektren (HPLC):

**Abb. 119:** *Paxillus involutus*, CH 412/98: deutlicher Involutin-Peak ( $t_R = 7,27$  min, Maximum 221,6 nm); bei  $t_R = 31,57$  min auffälliger Peak des Pigments „max. 359,6“.

**Abb. 120:** *Paxillus validus*, Holotypus: viele unterschiedliche Peaks, jedoch kein Involutin nachweisbar; dafür bei  $t_R = 33,94$  min ein außerordentlich deutlicher Peak des Pigments „max 306,5“.

PDA\_S\_I\_nm

Project Name:	AK_Steglich	Phase:	RP18
SampleName:	5	No:	998
Vial:	5	Volume:	50 ul
Date Acquired:	20/01/99 01:24:53	Run Time:	80 min
Solvent A:	Wasser Acetonitril 9/1+0.	Temp.Autosampler:	°C
Solvent B:	Wasser Acetonitril 1/9	Temp.Heat/Cool:	°C
Channel Descr.:	PDA MaxPlot (200.0 nm to 550.0 nm)		

Spectrum Index Plot Peaks 1 to 7

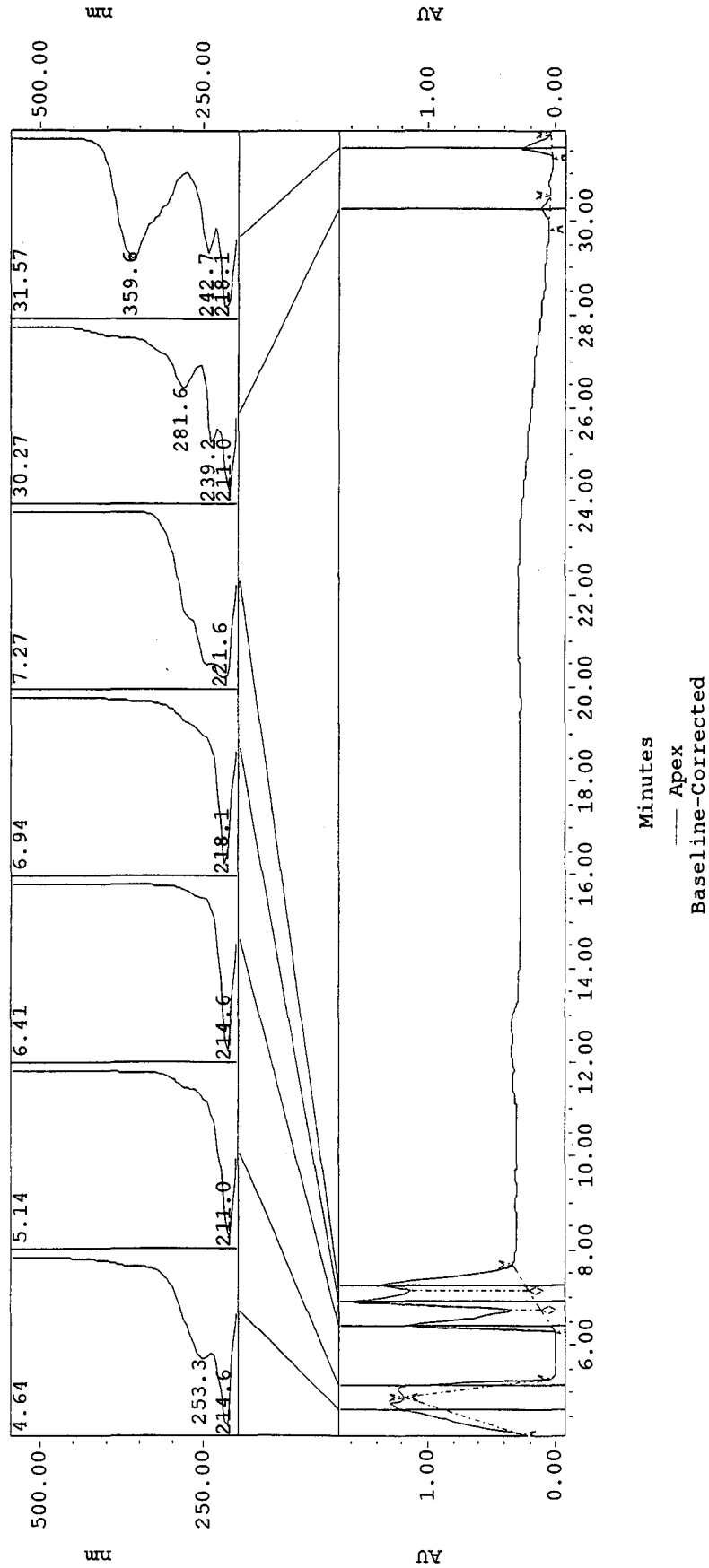


Abb. 119: *Paxillus involutus*

PDA\_S\_I\_nm

Project Name:	AK_Steglich	Phase:	RP18
SampleName:	13	No.:	998
Vial:	13	Volume:	50 ul
Date Acquired:	20/01/99 15:01:31	Run Time:	80 min
Solvent A:	Wasser Acetonitril 9/1+0.	Temp.Autosampler:	`C
Solvent B:	Wasser Acetonitril 1/9	Temp.Heat/Cool:	`C
Channel Descr.:	PDA MaxPlot (200.0 nm to 550.0 nm)		

Spectrum Index Plot Peaks 1 to 18

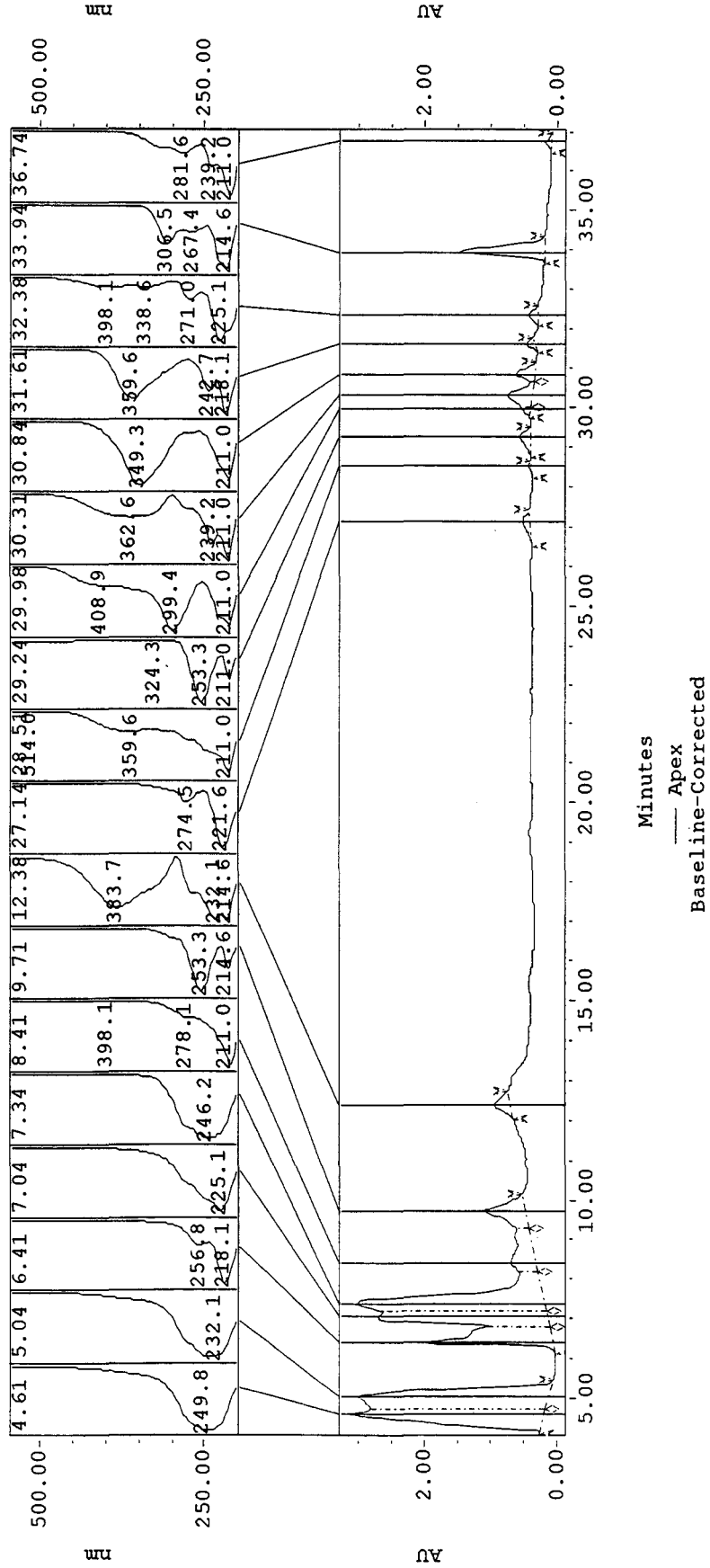


Abb. 120: Paxillus validus