

***Megatricholoma* nov. gen.**
Eine neue agaricoide Gattung mit verwandtschaftlichen
Beziehungen zu Arten anderer Organisationsstufen der
Homobasidiomyzeten

G. Kost

Institut für Biologie I, Lehrbereich Spezielle Botanik, Universität, Tübingen,
BR Deutschland

Summary. A new monotypic genus, *Megatricholoma*, is described with *Tricholoma colossus* (Fr.) designated as the type species. Morphological, anatomical, and ultrastructural characters of the basidiocarps of *M. colossus* are described. Detailed descriptions of the different tramata are accompanied with line drawings, scanning and transmission electron micrographs, and photomicrographs. The studies have revealed distinct differences in the basidiocarp of *Tricholoma* s. str. and those of *Megatricholoma*. The following features differentiate *Megatricholoma* from *Tricholoma*: a) type of basidiocarps development (i. e. hemiangiocarpous); b) presence of an undifferentiated primordium (at the base of the stipe); c) morphology of the annulus; d) derivation of the surface layer of the cap from the primary outer veil; e) ontogeny of the lamellae and secondary lamellae; f) divergent gill trama; g) lack of distinct branching of subhymenial hyphae, as found in *Tricholoma*; h) morphology of the basidia; i) occurrence of caulo-, cheilo-, and pleurocystidia; j) two morphological types of cystidia; k) morphology of the trama hyphae; and l) parentheses with a special outer cap.

During the ontogeny of the basidia four nuclei arise by meiosis with chiasmic spindles. Then the nuclei divide mitotically. Four of the resulting nuclei migrate into the developing spores, which remain uninucleate until discharge.

All of these features support the erection of a new genus to accommodate *Tricholoma colossus*. The characteristic of *Megatricholoma colossus* suggests, that it may not be closely related to *Tricholoma* s. str. Rather it may represent a different line of evolution from a corticioid ancestral type and by more closely related to taxa with other types of basidiocarps. These possible related groups are discussed in detail.

1. Einleitung

Verglichen mit dem Interesse, das Höheren Pilzen seit Jahrhunderten entgegengebracht wird, ist die Kenntnis über die Organismengruppe noch verschwindend gering. Deshalb muß der Versuch einer systematischen Einteilung dieser Organismen zwangsläufig an vielen Stellen mit Fehlern behaftet sein. Durch das Defizit an vergleichend bearbeiteten Merkmalen müssen für die Einordnung von Taxa in höhere systematische Einheiten Eigenschaften herangezogen werden, deren systema-

tischer oder taxonomischer Wert vom Bearbeiter nicht immer hinreichend abgeschätzt werden kann. Dies führte und führt in vielen Taxa zu erheblicher Konfusion. Die Gattung *Tricholoma* (Fr.) STAUDE ist hierfür ein besonders markantes Beispiel: Seit FRIES (1821) und STAUDE (1857) ist ihr Artbestand ständigen Veränderungen unterworfen worden. Bei dem Bemühen verwandte Arten in der Gattung *Tricholoma* (Fr.) STAUDE zu einer natürlichen Einheit zusammenzufassen, wurde es bei genauer Analyse der Fruchtkörper unabweisbar, Arten aus dieser Gattung herauszunehmen. Inzwischen mußten ehemalige *Tricholoma*-Arten 16 verschiedenen Gattungen zugeordnet werden. Die jetzt von abweichenden Arten gereinigte Gattung *Tricholoma* (Fr.) STAUDE ist jedoch immer noch nicht homogen.

In dieser Studie soll dargestellt werden, welche Gründe es notwendig machen, die Art *Tricholoma colossus* aus der Gattung zu eliminieren und in die neue Gattung *Megatracholoma* nov. gen. zu stellen.

***Megatracholoma* nov. gen.**

Carpophoribus agaricoidibus, carnosus, evolutione carpophorum hemiangiocarpa; insertione lamellarum inaequali, lamellis a basali parte vel a facie lamellarum ramificantibus; hyphis parallelis in centro tramae lamellarum trahentibus, iis hyphis sub subhymenio in directione hymenii divergentibus; holobasidiis suburniformibus; in hymeniis pleurocystidiis singularibus, cheilocystidiis numerosis ad aciem lamellae, stipite caulocystidiis oblecto, cystidiis in duabus formis, alteris crassis expansis alteris elatis cum apice pusillo, saepe cum apicali, oleoso exsudato; stipite crasso cum basali, parvo annulo.

Typus generis: *Megatracholoma colossus* (Fr.) KOST c. n.

Bas.: *Agaricus colossus* FRIES 1836, Epicr., 38

Syn.: *Gyrophila colossa* (FRIES) QUÉLET 1886, Enchir. fung.

Armillaria colossa (FRIES) BOUDIER 1900, BMSF 16 p. 18—20

Tricholoma guernisaci CROUAN apud GILLET 1878 Les Champignons ... Abb. 26

Tricholoma gigantum BRITZELMAYR 1879—1894, Hymenomyceten aus Südbayern, Abb. 412

Tricholoma robustissimum BARLA 1887, Aper. myc. p. 12 (fide BARLA)

Den ersten Hinweis auf den abweichenden Fruchtkörperbauplan dieser Spezies lieferte BOUDIER (1900), als er auf die Ringbildung in frühen Stadien der Fruchtkörperontogenie hinwies. Eine Überführung in die Gattung *Armillaria*, wie sie BOUDIER vornahm, kann nicht aufrechterhalten bleiben, da das heutige Gattungskonzept von *Armillaria* (Fr.) KUMMER (MITCHEL & SMITH, 1976; SMITH, 1979) dies nicht zuläßt.

Um gesicherte Daten von *Megatracholoma colossus* (Fr.) zu gewinnen, wurden Morphologie, Anatomie und Feinstruktur untersucht und die Ergebnisse dargestellt. Des Weiteren wurden die Ontogenie der Fruchtkörper und die Karyologie der Tramahyphen in die Untersuchung einbezogen mit dem Ziel, systematisch relevante Merkmale

aufzudecken. Schließlich wurden die Merkmale von *Megatracheloma* und *Tricholoma* s. str. verglichen, um die Abweichungen zwischen beiden Gattungen aufzuzeigen. Außerdem wurden weitere Basidiomyceten auf Eigenschaften überprüft, die für *Megatracheloma* typisch sind, um damit Hinweise auf eine natürliche Verwandtschaft zu erhalten.

2. Material und Methoden

Die Analyse mit dem Lichtmikroskop erfolgte, wie in den Arbeiten von KOST (1979, 1981) beschrieben. Die lichtmikroskopischen Untersuchungen und die Photographien wurden mit einem Zeiss Photomikroskop I, die Untersuchungen mit den Rasterelektronenmikroskop (Cambridge S 4—10) an Frischmaterial nach Kritisches-Punkt-Trocknung gemäß SAUTTER (1978) ausgeführt. Für die Transmissionselektronenmikroskopie an einem Zeiss EM 9 S2 wurden die Objekte mit GA/OsO_4 oder GA/KMnO_4 fixiert und die mit Uranylacetat blockkontrastieren Objekte danach in ERL nach SPURR (1969) eingebettet.

3. Ergebnisse

3.1. Ontogenie der Fruchtkörper von *Megatracheloma colossus* (Fr.) KOST

Aus unterirdischen Myzelverdichtungen entwickelt sich zuerst ein undifferenziertes knolliges Primordium. Nachdem es zu einer unregelmäßig geformten Knolle von etwa 4 cm Durchmesser herangewachsen ist, streckt sich sein apikales Ende und durchbricht die Oberfläche des Bodens. Der junge Fruchtkörper ist zu diesem Zeitpunkt von einer geschlossenen Außenschicht umgeben; auch im Längsschnitt sind in diesem Zustand weder Lamellen sichtbar noch ist der Hut vom Stiel abgesetzt. Mit apikalem Anschwellen des Fruchtkörperprimordium setzt die Lamellendifferenzierung ein. Die Außenschichten im oberen Fruchtkörperteil beginnen stärker zu wachsen. Der dadurch entstehende Hutrand biegt sich ein und bedeckt die Lamellen, die gleichzeitig in der sich ausformenden Höhlung heranwachsen (Abb. 1 a, b). Die ehemalige Außenschicht des knolligen Fruchtkörperfrühstadium bleibt zu dieser Zeit noch intakt und schließt die sich entwickelnden Strukturen nach Außen ab. Beim Aufschirmen des Hutes zerreißt dieses Velum und verbleibt als dünner unscheinbarer Ring nach der Streckung des Stiels in der Nähe der Stielbasis (Abb. 9 f). Auf der Oberfläche des aufgeschirmten Hutes verwächst die Abrißstelle des Velums und ist später nicht mehr nachweisbar.

3.2. Makroskopische Merkmale der Fruchtkörper

3.2.1. Hut

Bei jungen Fruchtkörpern unregelmäßig rund, halbkugelig mit stark eingerolltem Rand (Abb. 1 a); im Alter bald flach gewölbt bis eben, auch mit hochgeschlagenem Hutrand; Huthaut abziehbar, im

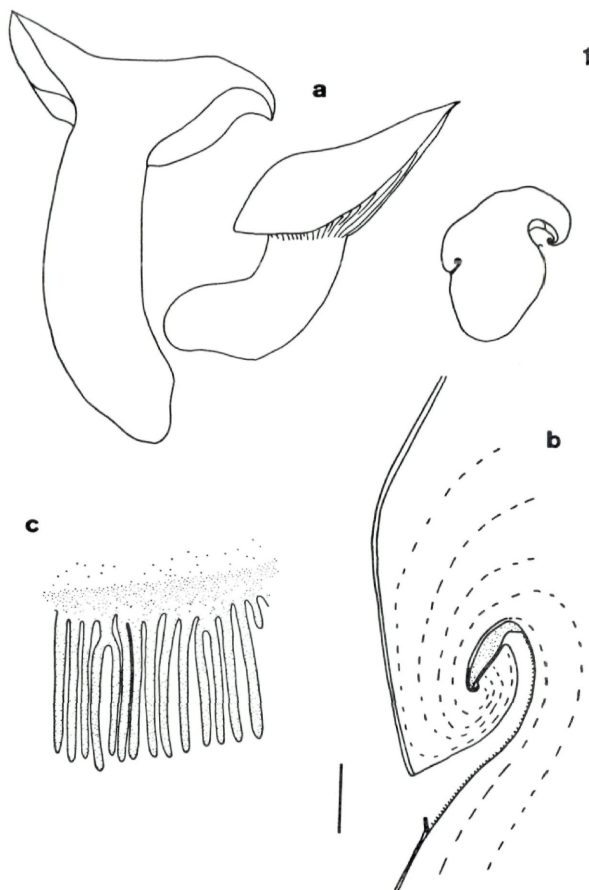


Abb. 1 a: Habitus der Fruchtkörper in verschiedenen Entwicklungsstadien; junge Fruchtkörper mit Ring; $\frac{1}{2}$ der natürlichen Größe. — b: Längsschnitt am Übergang zwischen Stiel und Hut eines jungen Fruchtkörpers; Hutrand eingerollt (Schutz der Lamellen); Kaulozystiden oberhalb des Rings schematisch angedeutet; Strichelung gibt Hyphenverlauf wieder; Maßstrich $\cong 5$ mm. — c: Lamellenquerschnitt; unregelmäßige Inserierung der Lamellen in der Huttrama; hygrophane Schicht am Lamellengrund; $2\times$ der natürlichen Größe; (a—c = GK 2503).

feuchten Zustand schleimig bis klebrig, bei Trockenheit glänzend glatt; Hutoberfläche homogen, selten besonders bei Trockenheit angedrückt schuppig; Hautfarbe jung creme-weißlich, später cremeocker bis rot-ocker, schließlich unregelmäßig rotockerbräunlich fleckig einfärbend; stärkere Färbung der Huthaut an Stellen, auf die während des Wachstums vom umgebenden Substrat Druck ausgeübt wurde; Hutrand heller gefärbt; Huthaut alter Fruchtkörper im Zentrum schwarzbraun; Huttrama unter der Huthaut leicht eingefärbt.

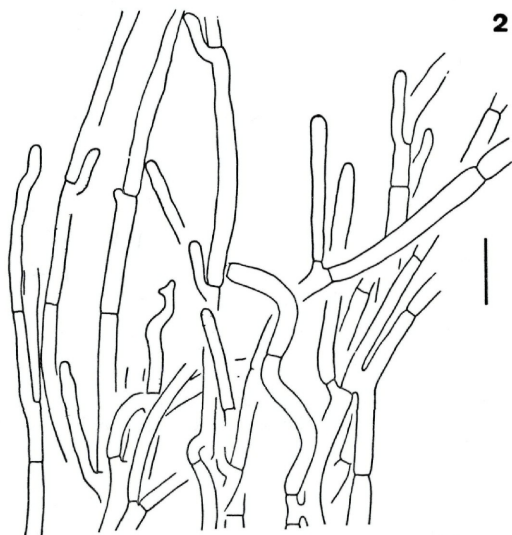


Abb. 2: Aufsicht auf die Huthaut; nach oben Richtung Hutrand, nach unten Hutmitte; Endhyphen und einige interkalare Hyphen mit stärker gefärbtem Zellinhalt; viele Anastomosen; Maßstrich $\cong 20 \mu\text{m}$; (GK 2477).

3.2.2. Stiel

Dick, fest bauchig, $8-12 \times 3-4$ (5) cm; tief im Boden eingesenkt; bei jungen Fruchtkörpern rundknollig mit dünnhäutigem Ring knapp über der Erdoberfläche; während der Fruchtkörperentwicklung starkes Wachstum des Stiels oberhalb des Rings; Ring dann nur als dünne, häutige, anliegende Fetzen erkennbar (Abb. 9 f); Stieloberfläche bei jungen Fruchtkörpern oberhalb des Rings bis zur Stielspitze dicht feinsamtig, bei ausgewachsenen Exemplaren Stieloberfläche schuppig bis schollig auseinandergezogen, zur Stielspitze hin immer feinsamtiger werdend; jung creme-weißlich, dann rötlich ockerbraun, zuerst nur



Abb. 3: Huttrama; unterschiedlich aufgeblasene Hypenzellen an den Septen spindelig verdünnt; Maßstrich $\approx 20 \mu\text{m}$; (GK 2477).

fleckig (besonders nach Berührung) schließlich der gesamte Stiel gefärbt; Farbton der Stieloberfläche entsprechend der Hutoberfläche, jedoch etwas heller.

3.2.3. Lamellen

Untermischt, mäßig dichtstehend, breit; einzelne Lamellen gegabelt, Sekundärlamellen vom Lamellengrund oder der Lamellenfläche abzweigend (Abb. 1 c, 9 b); am Lamellengrund viele Anastomosen und Adern besonders in der Nähe des Hutrandes; Lamellenfläche wellig; Lamellen jung bereits ziemlich dick und am Stiel gerade angewachsen, kaum herablaufend; ausgewachsene Lamellen in der Nähe des Stiels schmaler und am Stiel etwas herablaufend; Lamellen in der Huttrama unterschiedlich hoch inseriert; Lamellenschneide gewellt; Färbung jung fast rein weiß, etwas durchwässert erscheinend, später bräunlich creme farben, im Alter und bei Verletzung rotbräunlich, von der Lamellenschneide her fleckend.

3.2.4. Fruchtkörpertrama

Fest, faserig, weder schwammig noch lockerfaserig; weißlich, an Schnitt- und Verletzungsstellen an der Luft langsam rötend, schließlich bräunend (Madengänge!); gerötete Stellen in der Fruchtkörpertrama mit

KOH-Lösung gelb umfärbend; Stiel und Huttrama durch hygrophanen Bereiche „geflammt“ oder „marmoriert“ erscheinend; Geruch unauffällig; Geschmack bitterlich.

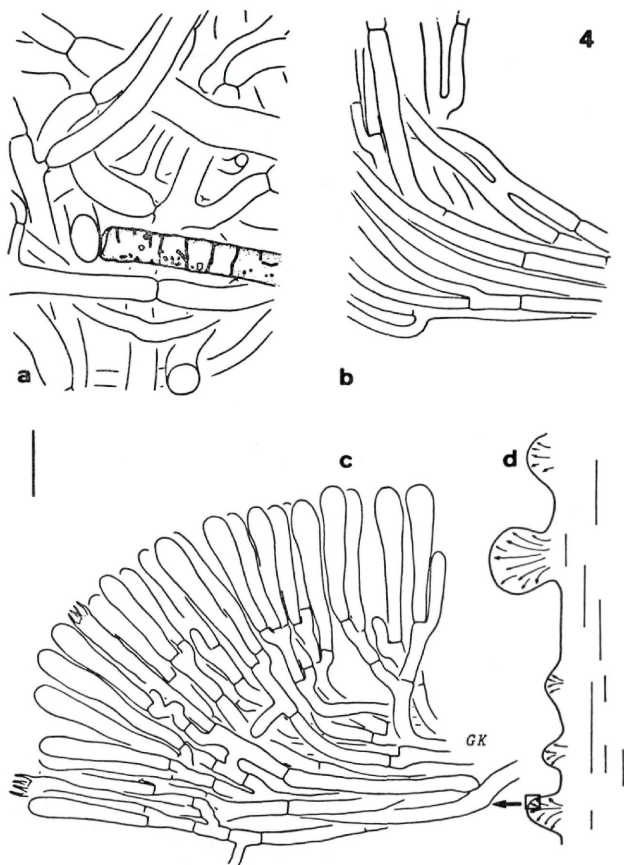


Abb. 4. a: Huttrama; Safthyphye mit verfestigtem Hypheninhalt. — b: Unterer Bereich der Huthaut; Huthauthyphen nach oben aufsteigend. — c: Ausschnitt aus d); Subhymenium mit welligen Hyphen und Anastomosen. Maßstrich $\cong 20 \mu\text{m}$. — d: halbschematischer Längsschnitt einer Lamelle am Lamellengrund; Aufwölbungen und Anastomosen zwischen den Lamellen, querschnittsen; (a—d = GK 2477).

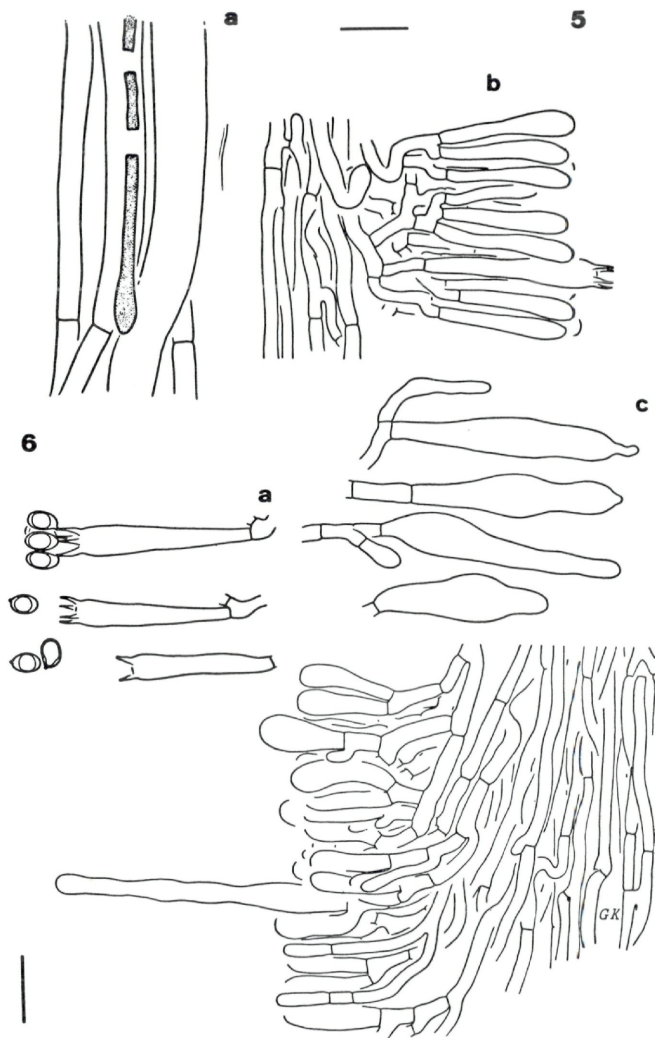


Abb. 5 a: Lamellentramahyphe mit zerbrochener Saphyphe; (GK 2503). — b: Subhymenium und Hymenium; (GK 2477). — c: Pleurozystiden; Meßstrich $\cong 20 \mu\text{m}$; (GK 401403).

Abb. 6. a: Zwei- und viersporige Basidien; Basidiosporen. — b: Lamellentrama, Subhymenium, Hymenium mit Pleurozystide; Meßstrich $\cong 20 \mu\text{m}$; (a—b = GK 2477).

3.3. Mikroskopische Merkmale

3.3.1. Huthaut

Huthauthyphen apikal ($\phi = 3\text{--}5\text{--}6\text{ }\mu\text{m}$), subparallel, teilweise kurzgliedrig, aber auch länger als $100\text{ }\mu\text{m}$, verschleimt schwach bräunlich-rot gefärbt, in KOH-Lösung gelbbraun; Pigmentierung der Huthauthyphen zur ungefärbten Huttrama hin zunehmend; Huthaut von der Huttrama deutlich abgesetzt; Huthauthyphen ohne Wandverstärkungen, ohne in oder auf der Zellwand lokalisiertes Pigment; Zellinhalt der Endhyphen oft stärker gefärbt als bei den anschließenden Hyphen; Hyphenspitzen stumpf und etwas vergrößert, auch unregelmäßig aufgeblasen; im unteren Teil der Huthaut-Schicht mehr oder weniger parallel zur Hutoberfläche ziehender, dicht liegender Hyphen, die mit zahlreichen Verzweigungen nach oben emporstreben (Ixotrichodermis) (Abb. 2, 4 b); Huthauthyphen in KOH-Lösung sehr labil, oft kollabierend und kaum wieder aufquellbar.

3.3.2. Huttrama

Huttramahyphen verwoben, unterschiedlich stark aufgeblasen (Abb. 3); weitlumige Hyphen zu den Septen hin langsam dünner werdend; dazwischen einzelne Hyphen mit verfestigtem Hypheninhalt (Abb. 4 a) bei Druck zerbrechend; ihr Hypheninhalt gelbbraun gefärbt, Pigment bei Zugabe von KOH-Lösung sich fast vollständig auflösend.

3.3.3. Stiel

Hyphen des Basisfilzes ($\phi = 2\text{ }\mu\text{m}$) farblos, hyalin, Hyphen direkt an der Außenseite der Stielbasis ($\phi = 3\text{--}4\text{ }\mu\text{m}$); Stielbasistrama aus nicht vergrößerten, dünnwandigen, sich stark verzweigenden und verwobenen Hyphen; einzelne Bereiche der Stielbasis mit parallel angeordneten und zu Strängen zusammengelagerten Hyphen; bis $3\text{--}4\text{ cm}$ über dem Stielgrund eine etwa 1 mm dicke Schicht aus liegenden, dicht verwobenen Hyphen ($\phi = 4\text{--}8\text{ }\mu\text{m}$) die Stielbasis einhüllend und schließlich im Ring endend (Rest der primordialen Außenschicht) (Abb. 9 f); äußere Stieltramahyphen ($\phi = 2\text{--}3\text{ }\mu\text{m}$) parallel, dünnwandig, bräunlich pigmentiert; innere Stieltrama aus parallelen Hyphen ($\phi = 5\text{--}10\text{ }\mu\text{m}$) (Abb. 8 b); einzelne große Hyphen ($100\text{ }\mu\text{m}$ und länger) mit verdickter, lichtbrechender Wand (Abb. 8 a); Safthyphen gelblich-braungrün; Stielaußenschicht oberhalb des Rings mit Kaulozystiden bedeckt (Abb. 7, 9 f); diese Zystidenschicht bei jungen Fruchtkörpern geschlossen, bei alten vor allem im unteren Stielbereich auseinandergezogen; Kaulozystiden schwach dickwandig, äußere Wandschicht ablösend, meist farblos, einzelne auch braun pigmentiert, aus Endhyphen der äußeren Stieltrama entstanden, deutlich verlängerte Hyphenendzellen mit unregelmäßigen Anschwellungen, sehr ähnlich den Pleuro- und Cheilozystiden (Abb. 7).

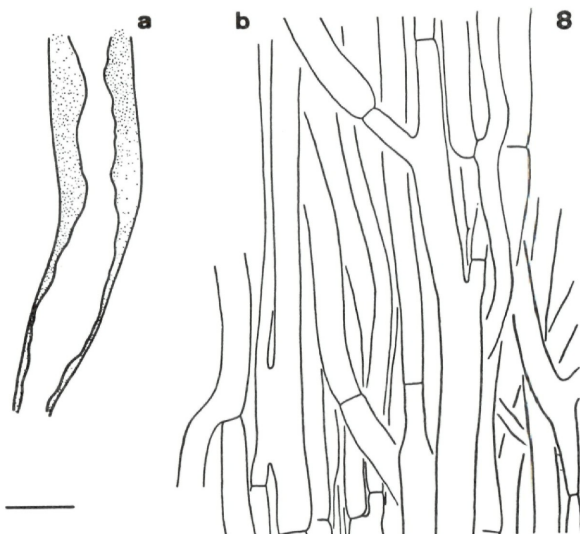
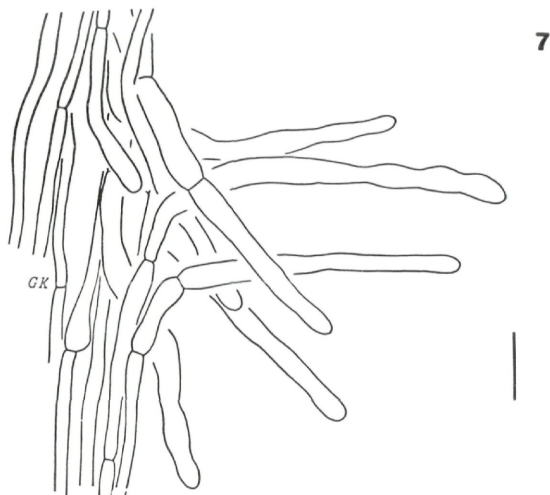


Abb. 7: Längsschnitt an der Stielaußenseite mit Kaulozystiden; Maßstrich $\hat{=}$ 20 μ m; (GK 2477).

Abb. 8 a: Teil einer dickwandigen Stieltramahyphe. — b: Ausschnitt der Stieltrama; Maßstrich $\hat{=}$ 20 μ m; (GK 2477).

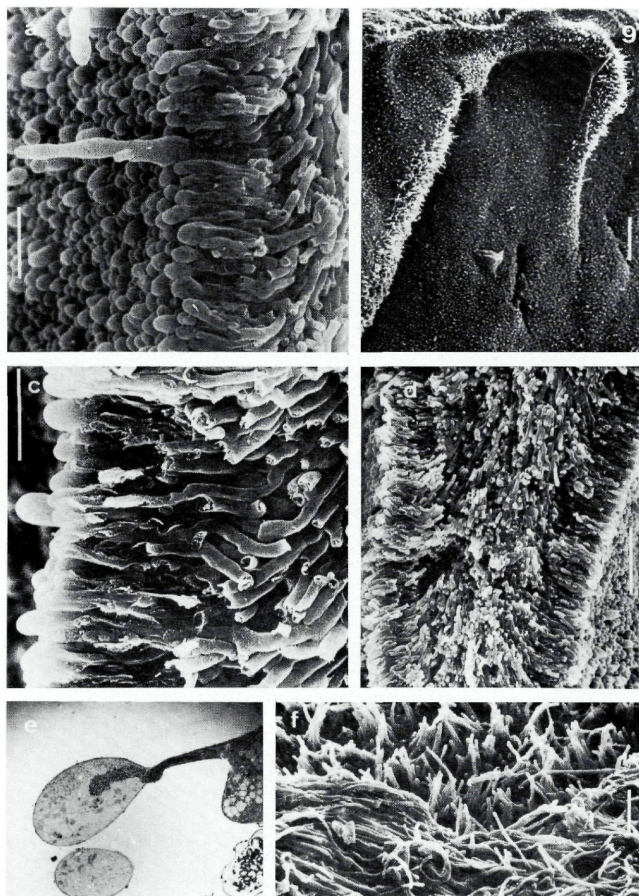


Abb. 9. a: Spröbruch einer Lamelle, Hysteron mit Pleurocystide; Maßstrich $\approx 20 \mu\text{m}$. — b: Aufsicht auf Lamelle am Lamellengrund, Abzweigung einer Sekundärlamelle; auf der Lamellenschnitte der Sekundärlamelle Cheilozystiden; Maßstrich $\approx 200 \mu\text{m}$. — c: Subhysteron und Hysteron junger Lamellen; Maßstrich $\approx 50 \mu\text{m}$. — d: Spröbruch einer Lamelle, divergierende Lamellentrama; Maßstrich $\approx 50 \mu\text{m}$. — e: Späte Phase der Sporenentwicklung; Einwanderung des Zellkerns in die Spore; Maßstrich $\approx 2 \mu\text{m}$. — f: Aufsicht auf die Stieloberfläche eines jungen Fruchtkörpers in Höhe des Rings, über den anliegenden Ringresten geschlossene Kaulozystidenschicht. Maßstrich $\approx 30 \mu\text{m}$; (a–f = GK 2503).

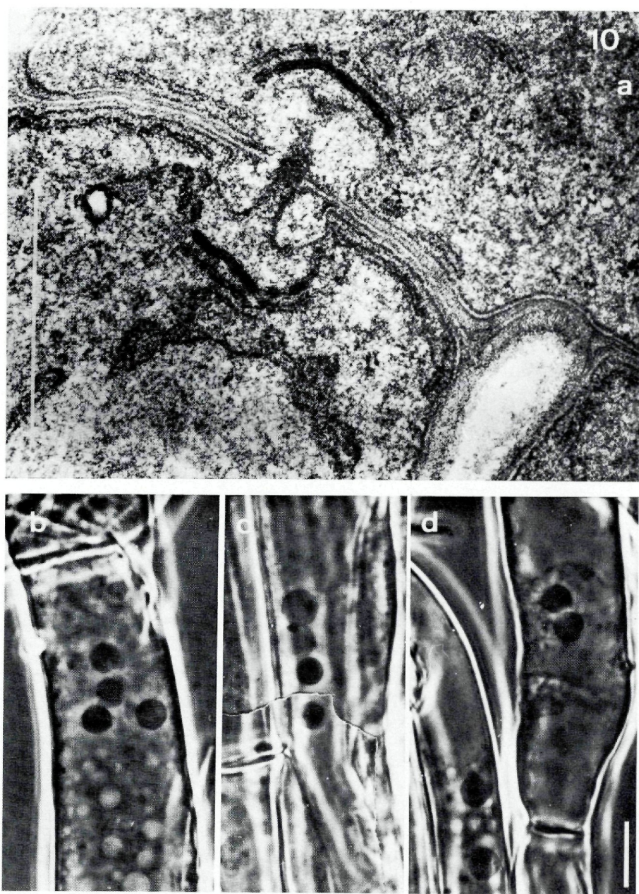


Abb. 10. a: Doliporus mit Parenthesom und Außenkappen; Meßstrich $\hat{=}$ 1 μ m. — b, c: vierkernige Tramahyphen. — d: zwei Hyphen mit einfachem Dikaryon; Meßstrich $\hat{=}$ 5 μ m; (GK 3355).

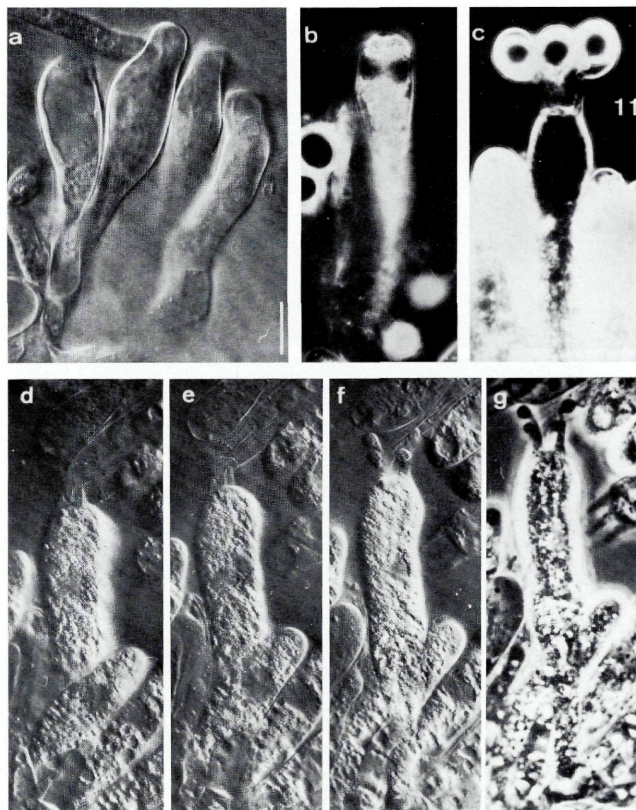


Abb. 11. a: Cheilozystiden. — b: Basidie, Meiose I. — c: reife Basidie mit vier Sporen, Basidieninhalt hyalin. — d—f: drei verschiedene optische Ebenen derselben Basidie, Meiose II, vier Meiosekerne. — g: Vakuolisierung der Basidie während der Sporenentwicklung. Maßstrich $\cong 5 \mu\text{m}$; (a—b = GK 3355).

3.3.4. Lamellen

Am Lamellengrund hygrophane Schicht aus parallel zur Hutoberfläche ziehenden Hyphen, diese Schicht deutlich von der Huttrama abgegrenzt und aus der Stieltrama hervorgehend; von dieser Schicht Lamellentramahyphen nach unten abzweigend; Lamellen im Zentrum aus mehr oder weniger parallel ausgerichteten, aufgeblasenen Hyphen; unter dem Subhymenium Lamellentramahyphen nach Außen divergierend (Abb. 6 b, 7 d); einzelne Hyphen zur Lamellenbasis zurückbiegend und mit stark vergrößerten Hyphenzellen endend; Saffthyphen vorhanden, manchmal mit verfestigtem Inhalt, dann oft zerbrochen (Abb. 5 a); Subhymenialhyphen nach wenigen Verzweigungen Basidienbildung (Abb. 4 c, 5 b, 6 b, 9 a, c), kein verdickendes Hymenium, kaum Übergipfeln durch nachwachsende Basidien; geringes Aufblasen der Subhymenialhyphen, einige wellig verbogen, wenige Mehrfachverzweigungen (keine Verteilerhyphen!); Pleurozystiden aus den Subhymenialhyphen hervorgehend (Abb. 5 c, 6 b, 9 a); Lamellenschneide steril und mit Cheilozystiden bedeckt (Abb. 9 b, 11 a), Form der Pleuro-, Cheilo- und Kaulozystiden übereinstimmend, zwei Typen vorkommend: dünne, schlanke Zystiden und dickere, in einer kleinen Hyphenspitze endende; Zystiden ganz schwach dickwandig, oft mit gelblichen lichtbrechenden und in KOH schnell, vollständig sich auflösenden, öligen Auflagerungen bedeckt; Cheilozystiden an der Lamellenschneide junger Fruchtkörper mit diesen „Öltropfen“ dicht besetzt; Adern am Lamellengrund und Lamellenschneide von Sekundärlamellen vom Abzweigungspunkten mit Cheilozystiden (Abb. 9 b); Lamellengrund fertil; Basidien oft unterschiedlich lang, die früher entstandenen und tiefer im Subhymenium inserierten länger als die später nach Verzweigungen der Subhymenialhyphen gebildeten Basidien (Abb. 4 c); Basidien $35-50 \times 6-9$ (10) μm dünnwandig, schlank, schwach keulig (Abb. 4 c, 5 b, c, 6 a, b, 11 b—g); Sterigmen nicht so apikal-lateral am Basidienkopf stehend wie bei *Tricholoma* (Fr.) STAUDE, sondern zentraler, sich nicht direkt am Beginn der Rundung des Basidienkopfes entwickelnd (Abb. 6 a, 11 c), ziemlich dicht beieinanderstehend angelegt und auseinanderstrebend ausgerichtet; Sporen $8,5-10$ (11) $\times$ $5-6,5 \mu\text{m}$ (Abb. 6 a, 9 e, 11 c), farblos, hyalin, oval, glatt, dünnwandig, ohne Keimporus, mit lateralem Apikulus, ohne supraapikuläre Depression, weder amyloid noch dextrinoid, mit einem lichtbrechenden „Öltropfen“, einkernig.

3.4. Verbreitung

Nach den in der Literatur verfügbaren Daten zeichnet sich für *Megatricholoma colossus* (Fr.) ein eurasiatisches Verbreitungsareal ab. In Europa scheint der Schwerpunkt der Verbreitung mehr im südlichen

bis kontinentalen Gebieten zu liegen. Standortangaben aus der Literatur:

Deutschland: BRITZELMAYR (1879—1892); JAHN (1958); HENNIG (1940); RICKEN (1915, 1918); SCHAEFFER (1942). — Frankreich: BARLA (1886, 1887); BEAUSEIGNEUR (1926); BIGEARD & GUILLEMIN (1909, 1913); BON (1976); BOUDIER (1900, 1905—1910); CHEVASSUT & MOUSAIN (1973); COSTANTIN & DUFOUR (1926); GILBERT (1928); HEIM (1969); KONRAD & MAUBLANC (1949); KÜHNER (1958, 1980); KÜHNER & ROMAGNESI (1974); LAGARDE (1902); LOQUIN (1956); MAIRE (1910, 1916); PARROT (1958); QUÉLET (1872, 1875, 1886, 1888). — Griechenland: MAIRE & POLITIS (1940). — Großbritannien: COOKE (1871, 1881—1891); SMITH W. C. (1891). — Italien: BRESADOLA (1906); CASCIVILLA (1975); CETTO (1978). — Japan: IMAZEKI & HONGO (1975). — Jugoslawien: KOST (1981). — Norwegen: BLYTT (1904); GULDEN (1969). — Österreich: KOST (1981); BRESINSKY (Herbarmaterial). — Schweiz: NÜESCH (1923). — Tschechoslowakei: HERINK (1965); PILÁT (1951, 1953); PILÁT & USAK (1952); VELENOVSKY (1920); VESELY (1930, 1938, 1951). — UdSSR: KALAMEES (1962); WASSER & SOLDATOVA (1977).

3.5. Karyologie

3.5.1. Fruchtkörpertrama

Die Zellkerne der Hyphen lassen sich ohne Vorbehandlung im Phasenkontrast gut darstellen (Abb. 10 b—d). Der deutlich sichtbare Nukleolus erlaubt die Kerne eindeutig von anderen globulären Zellpartikeln zu unterscheiden. In den weitlumigen, stark vakuolisierten Tramahyphen liegen die Zellkerne in einem plasmareichen Teil gedrängt beisammen. Die Zahl der Zellkerne pro Hyphenzelle ist in der Fruchtkörpertrama nicht konstant; zumeist mit zwei Kernen (Dikaryon) sind die Hyphen des Subhymenium und dünne Tramahyphen ausgestattet (Abb. 10 d), aufgeblasene und vergrößerte Hyphenzellen zeigen jedoch eine erhöhte Zahl von Zellkernen (Abb. 10 b, c). Hier konnten Kernzahlen von 4 bis 12 (Vielfache des Dikaryon) nachgewiesen werden. Ein konstantes Verhältnis von Hyphenvolumen und Anzahl der Kerne scheint realisiert zu sein. Sicher ist, daß die Erhöhung der Zahl von Zellkernen mit der Vergrößerung des Zellvolumens in Zusammenhang steht, und somit der Prozeß des Aufblasens von Hyphen mit einer zönozytischen Organisation der Hyphen gekoppelt ist. Dieser Vorgang läßt sich bei vielen Arten der Blätterpilze nachweisen. Als Beispiele seien hier die Arten der Gattungen *Mycena* S. F. GRAY, *Volvariella* SPEG., *Pluteus* FR., *Agaricus* FR., *Coprinus* S. F. GRAY, *Melanoleuca* PAT., *Lactarius* S. F. GRAY, *Russula* S. F. GRAY, u. v. a. genannt (BRUNSWICK, 1924; KÜHNER 1938, 1958, 1980), die in der Trama des Fruchtkörperstiels vielkernige Hyphen besitzen. Besonders eindrucksvoll kann die Parallelität von Hyphenvergrößerung und Kernzahl bei Sphaerozysten der Russulaceae ROZE aufgezeigt werden (KÜHNER, 1958). Da sich aufblasende,

cönozytische Hyphen innerhalb verschiedener natürlicher Verwandtschaftsgruppen mehrfach entwickelt haben, und sogar innerhalb der Gattung *Tricholoma* (Fr.) STAUDE unterschiedliche Kernverhältnisse vorliegen (KÜHNER, 1958), muß dieses Merkmal als konvergent angesehen werden. Diese sekundäre siphonale Organisation der Tramahyphen muß klar von der primären siphonalen in den Primärmyzelien einiger Basidiomyceten abgegrenzt werden.

3.5.2. Basidien

In den Basidien teilt sich nach der Karyogamie der diploide Kern während der Meiose I mit chiasmatischer Ausrichtung der Kernspindeln (Abb. 11 b). Die Spindelebene der Meiose II wird danach mehr oder weniger senkrecht zur Teilungsebene der Meiose I angelegt (Abb. 11 d—f). Nach einer sich anschließenden Mitose wandern nur vier der jetzt acht Basidienkerne in die sich ausdifferenzierenden vier Sporen, die bis zu ihrem Abschleudern einkernig bleiben (Abb. 9 e). Mit dem Einsetzen der Sporenbildung erscheint der anfangs homogene Basidieninhalt durch Vakuolenbildung unregelmäßig strukturiert. Die Vakuolisierung und die damit einsetzende Volumenvergrößerung des Plasmas in den Basidien steht in Zusammenhang mit dem Transport des Plasmas in die Sporen. Zum Ende der Sporenbildung erscheint die Basidie im lichtoptischen Bild nur noch von Vakuolen erfüllt und das Plasma in den Sporen konzentriert (Abb. 11 c).

3.6. Doliporus, Septenfeinstruktur und Hyphenwand

Megatracholoma colossum (Fr.) weicht im Aufbau der Septen von den bisher untersuchten Arten der Gattung *Tricholoma* (Fr.) STAUDE durch den Besitz einer Außenkappe über dem Parenthesom ab (Abb. 10 a) (KOST, 1981). Die Struktur des Doliporus und des Parenthesoms, das sich über die gesamte Breite der Septenwand ausdehnt und oberhalb des Doliporus dreischichtig erscheint, entspricht dem für die meisten Homobasidiomyceten bekannten Bautyp (KHAN & KIMBROUGH, 1982). Zusätzliche Außenkappen über dem Parenthesom sind bislang nur bei Agaricales s. str. beschrieben worden (CRAIG et al., 1977; GULL, 1976; KHAN & KIMBROUGH, 1979; MARCHANT, 1978; MCLAUGHLIN, 1974; THIELKE, 1972; WELLS 1977, 1978). Zumeist wurden sie an den Septen der Subhymenialhyphen beobachtet. Bei *Coprinus cinereus* (SCHAEFF.: Fr.) S. F. GRAY überdecken sie jedoch das Parenthesom auch an den Tramahyphensepten vollentwickelter Fruchtkörper, während die Septen der Primordialhyphen ohne Außenkappe aufgebaut sind (VAN DER FALK & MARCHANT, 1978). THIELKE (1972) wies bereits auf die unterschiedlichen Ribosomenkonzentrationen im Zwischenraum von Parenthesom und Außenkappe im Vergleich zum Restplasma hin. Dieses Merkmal und der strukturelle Anschluß der Außenkappe sowohl an das Endoplasma-

tischen Retikulum als auch an das Parenthesom könnten einen Hinweis auf die funktionelle Bedeutung an diesen Zellort geben. Ihr ortsspezifisches Vorkommen an Subhymenialhyphensepten, die einseitige Ausbildung von Außenkappen an Basidiensepten von *Agrocybe praecox* (PERS.: FR.) FAY. (GULL, 1976), und der unterschiedliche Membranaufbau an Septen der Primordial- und vollentwickelten Tramahyphen von *Coprinus cinereus* (SCHAEFF.: FR.) S. F. GRAY belegen dies weiterhin. Van der FALK & MARCHANT (1978) erwägen als Funktion dieser Membran einen Schutz der Septenwand vor lytischen Enzymen, die in Vesikeln zu den Wirkorten transportiert werden (BARTNICKI-GARCIA, 1973).

Um das Volumen von Hyphen vergrößern zu können, muß eine bereits mehr oder weniger ausdifferenzierte Zellwand so umgebaut werden, daß eine Streckung der Wand möglich wird und sich so die Hyphenzelle aufblasen kann. Nicht alle Bereiche einer Hyphenzelle vergrößern sich in gleicher Weise. Septen und septennahe Wandteile behalten deshalb oft ihre Ausgangsdimensionen. Dies führt, wie bei *Megatracheloma colossus* (Fr.) deutlich sichtbar (Abb. 3), zu einem spindeligen Aussehen der aufgeblasenen Hyphen. Leider sind noch zu wenige Arten bezüglich dieses Merkmalskomplexes vergleichend untersucht, um seine Relevanz für die Systematik einschätzen und dieses Merkmal für die Klärung offener systematischer Fragen berücksichtigen zu können.

4. Diskussion

Die Analyse makroskopischer Merkmale der Fruchtkörper von *Megatracheloma colossus* (Fr.), die Form und Konsistenz der Fruchtkörper, Ringbildung, Insertion und Anastomosen der Lamellen deckten Unterschiede gegenüber der Gattung *Tricholoma* s. str. auf. Da diese Merkmale die Summe vieler anatomischer und morphologischer Eigenschaften sind, ist es nicht verwunderlich, daß die oben genannten nicht leicht faßbaren Merkmale Indizien für einen abweichenden Fruchtkörperbauplan sind. Durch ein intensives Studium der Morphologie, Anatomie und Feinbau dieser Strukturen ließ sich diese Annahme erhärten.

Die Entwicklung vom undifferenzierten Hyphenknäuel bis zum vollentwickelten Fruchtkörper wurde bei Arten der Gattung *Tricholoma* (Fr.) STAUDE als gymnokarp beschrieben (REIJNDERS, 1963), wobei einzelne Arten geringfügig vom Grundtyp abweichen. Dort kommt es in einem frühen Ontogeniestadium zu sekundärem Kontakt der Hutoberfläche mit der Stielaußenrama (REIJNDERS, 1963; Kost, 1981). *Megatracheloma colossus* (Fr.) hingegen legt seine Lamellen unter einem geschlossenen Velum an, so daß das Hymenium erst nach Zerreißen dieser Außenschicht frei liegt (Abb. 1 b) und somit die Fruchtkörperentwicklung als hemiangiokarp zu beschreiben wäre. Diese Differenzen in der Fruchtkörperontogenie wären für sich genommen nicht so be-

deutungsvoll einzuschätzen, wenn nicht gleichzeitig ein Bündel anderer Eigenschaften damit korreliert wäre.

a) **Ringbildung:** Beim Öffnen des Hutes zerreißt die primäre Außenschicht zwischen Hutrand und Stieloberfläche. Die Abrißstelle markiert ein dünner Ring (Abb. 9 f), der nach unten in die Stielbasisaußenschicht übergeht. Kaulozystiden, die nur oberhalb des Rings entstehen (Abb. 1 b, 7, 9 f), müssen deshalb von einer sekundären Oberflächenschicht abstammen, die an der Stielbasis unter der primären liegt. Diese Hyphen sind außerdem abweichend morphologisch strukturiert (siehe 3.3.3.). Sowohl primäre Außenschicht als auch noch im adulten Fruchtkörper an der Stielbasis nachweisbare irreguläre Trambereiche sind Reste des undifferenzierten Primordiums. Alle diese Differenzierungen fehlen in der Gattung *Tricholoma*, wobei Arten mit Ringbildung keine Ausnahme machen.

b) **Huthaut:** Während die Huthaut der *Tricholoma*-Arten als ein oft artspezifisches Abschlußplektenchym angesehen wird, das mit Hymenien homologisiert werden kann (Kotr, 1981), muß der Ursprung der Hutoberflächenhyphen von *Megatracholoma* in der primären Außenschicht gesucht werden (Abb. 1 b, 2). Dies kann durch den übereinstimmenden Bau der Huthauthyphen und der basalen Stielaußentrambahyphen nachgewiesen werden. Des Weiteren ist die Huthaut bei *Megatracholoma* deutlich von der Huttrama abgesetzt (Abb. 4 b), wogegen die Huthauthyphen sich bei *Tricholoma*-Arten kontinuierlich von Huttramahyphen abzweigend ausdifferenzieren.

Die unterschiedliche Fruchtkörperontogenie spiegelt die stark abweichende Fruchtkörperorganisation von *Megatracholoma* gegenüber *Tricholoma* wider.

Seitdem versucht wird, Basidiomyzeten systematisch zu ordnen, werden Merkmale des Hymeniums für die Einteilung dieser Organismengruppe herangezogen. Nach einer frühen Phase der Typologie wird jetzt in der modernen Basidiomyzetensystematik versucht, Merkmale aufzudecken, die einerseits geeigneter sind, natürliche Verwandtschaftsgruppen darzustellen und andererseits es ermöglichen, konvergente Merkmalsprogressionen zu erkennen. Seit langem ist bekannt, daß die Form des Hymeniums ein ungeeignetes Merkmal für die Einteilung der Basidiomyzeten in Großgruppen ist. Unabhängig voneinander verlaufende Evolution lamelloider Hymenien innerhalb verschiedener natürlicher Verwandtschaftsgruppen der Basidiomyzeten konnte mehrfach nachgewiesen werden (MALENÇON, 1937; CORNER 1966, 1967; OBERWINKLER 1976, 1977, 1979). Die durch eine exakte Analyse gewonnenen Daten der Morphologie und Anatomie hymenialer Strukturen belegen vielleicht deutlicher als das bisher Dargestellte die tiefgehenden Unterschiede zwischen den beiden Gattungen *Tricholoma* (Fr.) STAUDE und *Megatracholoma*.

Abweichungen in der Art der Lamelleninserierung (Abb. 1 c, 9 b) weisen auf differierende Hyphenanordnungen zwischen beiden Gattungen an der Lamellenbasis. *Megatracheloma* besitzt an der Grenze von Huttrama und Lamellentrama eine gegenüber der Huttrama abgegrenzte Hyphenschicht (Abb. 1 c), die sich von der Stieltrama ableitet. Bei *Tricholoma* hingegen entwickeln sich Lamellen aus nach unten abzweigenden Huttramahyphen; eine separate Schicht an der Lamellenbasis kann nicht festgestellt werden.

Seit FAYOD (1889) wird die Anordnung der Hyphen in der Lamellentrama als systematisch relevantes Merkmal berücksichtigt. Die in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse belegen erneut, daß die Einteilung der Lamellentramatypen gemäß FAYOD (1889) zu schematisch ist und die natürlichen Trama-Verhältnisse nur unzureichend wiedergibt (ORTON & WATLING, 1969; KOST, 1978). Durch eingehende Untersuchungen der Lamellentrama von *Tricholoma*-Arten konnte ein für diese Verwandtschaft spezifischer Typ regulärer Lamellentrama dargestellt werden (KOST, 1978). Nun weicht *Megatracheloma* gegenüber *Tricholoma* in diesem Merkmal deutlich ab. Hier zweigen Lamellentramahyphen von einer mehr oder weniger regulären Zentralschicht ab und ziehen divergierend nach außen zum Subhymenium (Abb. 6 b, 9 c, d). Da die Struktur der Lamellentrama innerhalb der Gattung *Tricholoma* und verwandter Gattungen sehr konstant ist, kann ihr eine große systematische Bedeutung zugestanden werden, so daß Abweichungen von diesem Bautyp entsprechend stark gewertet werden müssen. Das Subhymenium von *Megatracheloma* erscheint sehr einfach strukturiert (Abb. 5 b, 6 b, 9 c). Nach wenigen Verzweigungen werden Basidien in zymöser Anordnung ausdifferenziert. Im Gegensatz zu den Hymenien von *Tricholoma*-Arten werden hier Mehrfachverzweigungen kaum und subhymeniale Verteilerhyphen nie angelegt. Diesen subhymenialen Strukturen wurde bislang zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Wie die eigenen Ergebnisse und die knappen Angaben in der Literatur es auch schon andeuten, wird diesem Merkmalskomplex eine größere Bedeutung für die Beurteilung natürlicher Verwandtschaftsgruppen beizumessen sein.

Morphologische Merkmale der Holobasidien wurden vereinzelt für die Systematik der Höheren Pilze herangezogen, allerdings noch nicht in der ihnen angemessenen Weise berücksichtigt. Gerade mit Hilfe der Basidenmerkmale lassen sich besonders klare Hinweise auf natürliche Verwandtschaftsgruppen gewinnen (OBERWINKLER, 1965). Die Basidie von *Megatracheloma colossus* (Fr.) mit ihrer apikalen Anschwellung am Basidienkopf und einem zweiten etwas angeschwollenen Bereich in der Basidienmitte (Abb. 6 a, 11 d—g) gleicht suburniformen Basidien corticoider Basidiomyceten (OBERWINKLER 1965, 1982), z. B. Arten der Gattung *Hyphodontia* ERIKSS.

Eine davon abweichende Basidienform ist in der Gattung *Tricholoma* realisiert. Hier schwellen die Basidien zum Zeitpunkt der Sporenreife lediglich apikal an, und die basalen Teile vergrößern sich nicht so stark. Basidien solcher Morphologie finden sich bei anderen corticoiden Gattungen, z. B. *Athelia* PERS. ex DONK. Zu diesen genannten Unterschieden der Basidienform muß auf die Verschiedenheit der Inserierung der Sterigmen hingewiesen werden (Abb. 6 a). Die Basidie vom Typ *Tricholoma-Athelia* differenziert ihre Sterigmen am apikalen Teil des Basidienkopfes etwas seitlich aus. Die Sterigmen der suburniformen Basidien vom Typ *Megatracholoma-Hyphodontia* sind jedoch bezüglich ihres Ansatzpunktes mehr zum Zentrum des Basidienkopfes orientiert. Deshalb liegen die Inserierungsstellen der Sterigmen hier dichter beieinander. Verdickte Basidienwände, wie sie für einzelne Arten der Gattung *Hyphodontia* typisch sind, wurden bei *Megatracholoma* nicht beobachtet.

Als ein weiteres wichtiges Differentialmerkmal gegenüber der Gattung *Tricholoma* muß das Vorkommen von Zystiden im Fruchtkörper von *Megatracholoma colossus* (Fr.) gewertet werden. Sie bedecken als geschlossene Schicht die Stieloberfläche, ragen von Subhymenialhyphen abzwiegend über das Hymenium (Abb. 6 b) und säumen als Pleurozystiden die Lamellenschneide (Abb. 9 b, 11 a). Die Form der Zystiden ist zwar sehr variabel. Allerdings können zwei Zystidentypen unterschieden werden, einmal schlanke mit welligen Anschwellungen und einmal gedrungene mit einer kleinen apikalen Hyphenspitze (Abb. 5 c, 6 b, 11 a). Die Zellwand mancher Zystiden ist schwach verdickt und in einigen Fällen sogar etwas verschleimt; andere Zystiden sind an der Spitze mit einem ölig erscheinenden Exsudat überzogen. Zwei vergleichbare Zystidenformen sind in der Gattung *Hyphodontia* zu finden. Die Gattung *Tricholoma* hingegen zeichnet sich wie auch *Athelia* durch ein Fehlen von Zystiden aus. Bei *Tricholoma* können aberrante oder als Hyphen auswachsende Basidien vor allem an der Lamellenschneide oder im oberen Stieldrittel Zystiden vortäuschen. Die vergleichende Synopsis der dargestellten Merkmale zeigt sehr deutlich, daß die Abweichungen zwischen *Megatracholoma colossus* (Fr.) und typischen Arten der Gattung *Tricholoma* so tiefgreifend sind, daß sie eine Trennung auf Gattungsebene rechtfertigen. Diese Trennung ist umso mehr gerechtfertigt, als Hinweise existieren, daß diese beiden Gattungen verschiedenen Verwandtschaftsgruppen zuzurechnen sind. Während *Tricholoma* in die Verwandtschaft mit weißsporigen Basidiomyceten zu stellen ist (OBERWINKLER 1977, 1982), sollen Beziehungen von *Megatracholoma* zu nahestehenden Gattungen, soweit dies aus den bekannten Daten untersuchter Arten möglich ist, hier dargestellt werden. Auf die Übereinstimmung in Basidien und Zystidenmerkmalen mit der Gattung *Hyphodontia* wurde bereits hingewiesen. Weitere Parallelen

zu dieser corticoiden Verwandtschaft spiegeln sich im Hymeniumaufbau und besonders in den zahnartigen Aufwölbungen des Hymeniums wieder, die bei *Hypodontia spathulata* (FR.) PARM. auch lamellig verbreitert sein können. Die Spitzen dieser aus den corticoiden Fruchtkörpern ragenden Emergenzen sind steril und mit Zystiden bedeckt (ERIKSSON & RYVARDEN, 1976). Unter Berücksichtigung der Hymeniummerkmale und der aus sehr regelmäßig und divergierend verlaufenden Hyphen aufgebauten „Zähncentrum“ ist es möglich, diese Zähnchen mit Lamellen und die Zahnschneide mit der Lamellenschneide von *Megatracheloma* zu homologisieren. Welche weiteren Arten und Gattungen corticoide Verwandtschaft annehmen lassen, kann erst durch neue Untersuchungen und den Vergleich möglichst vieler Merkmale sicher festgelegt werden. Auf Grund der in der Literatur vorhandenen Daten lassen sich jedoch jetzt schon einige verwandtschaftliche Beziehungen zu dieser Gruppe herauschälen. Auf der corticoiden Fruchtkörperentwicklungsstufe zeigen *Hypodontia* nahestehende Arten aus den Gattungen *Hyphoderma* WALL. em. DONK, *Resinicium* PARM., *Coronicium* ERIKSS. & RYV. und *Mycaciella* ERIKSS. & RYV. ähnliche Hymeniummerkmale. Auch die Gattung *Shizopora* VEL. em. DONK könnte mit dieser Merkmalskombination in dieselbe Gruppe gestellt werden (OBERWINKLER, 1983). Arten der Familie der Physalacriaceae (CORNER, 1970) mit den Gattungen *Physalacria* PK., *Hormomitaria* CORN., *Pseudotyphula* CORN. und *Deigloria* ACERER sind bezüglich der Fruchtkörpermorphologie zwar viel stärker differenziert als die vorher genannten corticoiden und poroiden Gattungen. Sie zeigen jedoch sehr ähnliche Hymeniummerkmale mitsamt den gleichen zwei Zystidentypen. Als ein systematisch wichtiges Merkmal wird bei den Physalacriaceae CORNER die Ausbildung steriler Fruchtkörperteile angesehen, deren Oberflächen mit Zystiden besetzt sind (CORNER, 1967). Es ist anzunehmen, daß diese Bildungen mit sterilen Teilen agaricoider Fruchtkörper vergleichbar oder homolog sind. Die sterilen Oberflächen der Physalacriaceae stimmen mit der Stielaußenstruktur von *Megatracheloma* außerordentlich gut überein.

Das Abheben des Hymenium vom Substrat wurde bei diesem agaricoiden Fruchtkörper erst durch die Ausformung eines sterilen Tramabereiches des Stiels ermöglicht. Auf diesen sterilen Trägerstrukturen vergrößerte das Hymenium seine reproduktive Fläche und faltete sich auf verschiedene Weise zu Wülsten, Stacheln, Röhren und Lamellen. Hymeniumstrukturen, die sich für die Sporenverbreitung in Abhängigkeit zum Materialaufwand und Stabilität günstig erwiesen, entwickelten sich mehrfach unabhängig voneinander bei höheren Basidiomyceten. Innerhalb der dargestellten Verwandtschaftsgruppe wurden Lamellen bei *Megatracheloma* realisiert, wobei die ersten Anfänge lamelliger Hymenien bereits bei *Hyphodontia* auftreten. Ob und welche anderen lamellentragenden Basidiomyceten in die Nähe dieser Gruppe

gestellt werden können, werden erst weiterführende Untersuchungen zu zeigen haben. Auch bedürfen die intergenerischen und interfamiliären Beziehungen der dargestellten Verwandtschaftsgruppe noch eingehender Studien.

Liste der untersuchten Aufsammlungen von *Megatracholoma colossum* (Fr.)

DEUTSCHLAND: Baden-Württemberg: Tübingen, Spitzberg, Datum?, leg. KAUTT, Herb. GK 401903; Bayern: Mittelfranken, Hipoltstein, 1961, leg. EITLER, det. EINHELLINGER, BSM; Standort?, Kiefernwald, 10. 1957, leg. GAMS, BSM; Bayern; Franken, Föhrenwald bei Georgensgmünd, 29. 8. 1963, leg. NEUNER/STÜBLER, BSM. — ITALIEN: Provinz Trento: Tre Giovo, 2. 10. 1972, leg. BRESINSKY, BSM; Apianum: 8. 1924, leg. SCHMORANTZER, det. BRESADOLA, BSM. — ÖSTERREICH: Tirol: Nassreith, Tschirgant, Seitenmoräne, Fichten-Kiefernwald, 1. 10. 1979, leg. KOST, Herb. GK 2477; Tirol: Nassreith, Tschirgant, Seitenmoräne, Fichten-Kiefernwald, 28. 9. 1982, leg. KOST, Herb. GK 3355. — JUGOSLAVIEN: Slovenien: Ljubiana, Potpoliane, Fichten-Kiefern-Buchenwald, 8. 10. 1979, leg. KOST, Herb. GK 2503.

Ein besonderer Dank sei an dieser Stelle Dr. H. HAAS (Weinstadt/Schnait), Prof. Dr. F. OBERWINKLER und Prof. Dr. K. WELLS gesagt für kritische Hinweise, anregende Diskussionen und die Durchsicht dieser Arbeit. Bei Frau THUMM möchte ich mich für photographische Arbeiten bedanken.

Die Abb. 1—11 beziehen sich auf *Megatracholoma colossum* (Fr.) KOST c. n.

Literaturverzeichnis

- AGERER, R. (1980). Contribution to tropical cyphellaceous fungi — II. *Deigloria* gen. nov. — Mycotaxon 12: 185—200.
- BARLA, J.-B. (1887). Liste des champignons, nouvellement observés dans le département des Alpes-Maritimes. — Bull. Soc. Myc. Fr. 3: 195—214.
- (1888). Champignons des Alpes-Maritimes. — Nice.
- BARTNICKI-GARCIA (1973). Fundamental aspects of hyphal morphogenesis. — Symp. Soc. Gen. Microbiol. 23: 245—267.
- BEAUSEIGNEUR, A. (1926). Contributions à la flore mycologique des Landes. — Saint-Sever-sur-Adour.
- BIGEARD, R. & H. GUILLEMIN (1909). Flore des Champignons supérieurs de France I. — Châlons-sur-Saône.
- (1913). Flore des Champignons supérieurs de France II. — Librairie des sciences naturelles. Paris.
- BLYTT, A. (1904). Norge hymenomyceter. — Vidensk. Selsk. Skr. 1 Mat.-nat. 6. Christiania.
- BON, M. (1976). Tricholomes de France et d'Europe IV. — Doc. Myc. 22/23: 165—304.
- BOUDIER, E. (1900). Note sur le *Tricholoma colossum* Fr. et la place qu'il doit occuper dans la classification. — Bull. Soc. Myc. Fr. 16: 18—20.
- (1905—1910). Icones mycologicae ou iconographie des champignons de France. — Paris.

- BRESADOLA, J. (1906). I funghi mangerecci e velenosi. — Trento.
 — (1927). Iconographia Mycologica. — Trento.
- BRITZELMAYR, M. (1879—1892). Hymenomyceten aus Südbayern. — Berlin.
- BRUNSWICK, H. (1924). Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei *Coprinus*. — Goebel, Bot. Abhandl., 6.
- CASCAVILLA, A. (1975). Il genere *Tricholoma*. I. parte. — *Mycologia italiana* 4(2): 7—15.
- CETTO, B. (1978). I funghi dal vero. I. — Trento.
- CHEVASSUT, G. & D. MOUSAIN (1973). La macroflore fongique du pine maritime: essai d'analyse mycosociologique de deux stations de pin maritime dans la région de Montpellier. — *Bull. Soc. Myc.* Fr. 89: 229—251.
- COOKE, M. C. (1871). Handbook of british fungi. — London.
 — (1881—1891). Illustration of british fungi. — London.
- CORNER, E. H. J. (1950). A monograph of *Clavaria* and allied genera. — Reprint 1970. London.
 — (1966). Monograph of cantharelloid fungi. — London.
 — (1970). Supplement to "A monograph of *Clavaria* and allied genera". — Lehre.
- COSTANTIN, J. & DUFOUR, H. (1926). Nouvelle Flore des champignons. — Paris.
- CRAIG, G. D., R. J. NEWSAM & G. GULL (1977). Subhymenial branching and dolipore septation in *Agaricus bisporus*. — *Trans. Br. mycol. Soc.* 69 (2): 337—344.
- ERIKSSON, J. & L. RYVARDEN (1976). The Corticiaceae of North-Europe. — Oslo.
- FAYOD, V. (1889). Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricées. — *Ann. Sc. Nat. Bot.* 7 (9): 181—411.
- FRIES, E. M. (1821). *Systema mycologicum*. — Greifswald.
 — (1836). *Epicrisis systematis mycologici seu synopsis Hymenomycetum*. — Upsala.
 — (1854). *Monographia Armillariarum Sueciae*.
 — (1857). *Monographia Hymenomycetum Sueciae*. — Holmiae.
 — (1867). *Icones selectae Hymenomycetum nondum delineatorum*. — Upsala.
 — (1874). *Hymenomycetes Europaei*. — Upsala.
- GILBERT, E.-J. (1928). La mycologie sur le terrain. — Paris.
- GULDEN, G. (1969). Musseronflora, Slekten *Tricholoma* (Fr.: Fr.) KUMMER s. l. — Oslo.
- GULL, K. (1976). Differentiation of septal ultrastructure according to cell type in the Basidiomycete *Agrocybe praecox*. — *J. Ultrastruct. Res.* 54: 89—94.
- HEIM, R. (1969). Champignons d'Europe. — Paris.
- HENNIG, B. (1940). Zur Frage der Eßbarkeit einiger Pilze. — *Deutsche Blätter f. Pilzk.* N. F. 2: 16.
- HERINK, J. (1965). Ciruvka obrovka — *Tricholoma colossium* (Fr.) QUÉL. v Československa. — *Ceská Mycologie* 19 (4): 19 (4): 197—200.
- IMAZEKI, R. & T. HONGO (1975). Coloured illustrations of fungi of Japan. — Tokyo.
- JAHN, H. (1958). Die braunen, schmierigen Ritterlinge in Westfalen. — *Westf. Pilzbr.* 4: 48—50.
- KALAMEES, K. (1962). Obzor ryadovoh (*Tricholoma*) i blizkih k nim, vstrechayushchihya v Eston skoi SSR. — *Botanitscheskie Issledovania* 2: 153—158.
- KHAN, S. R. & J. K. KIMBROUGH (1979). Ultrastructure of septal pore apparatus in the lamellae of *Nematoloma puiggarii*. — *Can. J. Bot.* 57: 2064—2070.
- KONRAD, P. & A. MAUBLANC (1949). Les Agaricales. — (*Encyclopédie Mycologique* 14). Paris.

- KOST, G. (1979). Vergleichende Merkmalstudien von Arten der Gattungen *Hygrophorus* Fr. und *Tricholoma* (Fr.) STAUDE (Agaricales). — Z. Mycol. 45: 167—189.
- (1981). Vergleichende morphologische, anatomische und feinstrukturelle Merkmalsstudien an Arten der Gattung *Tricholoma* (Fr.) STAUDE, Sektion *Genuina* (Fr.) SACC. — Dissertation, Tübingen.
- KÜHNER, R. (1938). Utilisation du carmin acétique dans la classification des Agarics leucosporés. — Bull. Soc. Linn. Lyon 7: 204—211.
- (1958). Le comportement nucléaire dans les articles du stipe des Agarics. — Ann. Univ. Lyon 10: 5—20.
- (1980). Les Hyménomycètes agaricoides (Agaricales, Tricholomatales, Pluteales, Russulales). — Lyon.
- & H. ROMAGNESI (1953). Flore analytique des champignons supérieurs. — Paris.
- LAGARDE, L. (1902). Champignons du massif du Ventoux. — Bull. Soc. Myc. Fr. 18: 328—378.
- LOCQUIN, M. (1956). Petite Flore des champignons de France I. — Paris.
- MAIRE, L. (1910). Etudes mycologiques sur l'arrondissement de Gray. — Bull. Soc. Myc. Fr. 26: 229—265.
- (1916). Etude synthétique sur le genre *Tricholoma*. — Thèse de l'Université Nancy.
- MAIRE, R. & J. POLITIS (1940). Fungi hellenici, raisonné des champignons connus jusqu'ici en Grèce. — Actes de l'Inst. Botanique de l'Univ. Athènes 1.
- MALENÇON, G. (1931). La série des Asterolesporés. — Trav. crypt. déd. L. Mangin 1: 337—396.
- MC LAUGHLIN, D. J. (1974). Ultrastructural localisation of carbohydrate in the hymenium and subhymenium of *Coprinus*. Evidence for the function of the Golgi apparatus. — Protoplasma 82: 341—364.
- NÜESCH, E. (1923). Die Ritterlinge. — Heilbronn.
- MITCHEL, D. H. & A. H. SMITH (1976). Notes on Colorado fungi II. Species of *Armillaria* (Fr.) KUMMER (Agaricales). — Mycotaxon 4 (2): 513—533.
- OVERWINKLER, F. (1965). Primitive Basidiomyceten. — Sydowia 19: 1—72.
- (1976). Eine agaricoide Gattung der Thelephorales. — Sydowia: 28: 359—361.
- (1977). Das neue System der Basidiomyceten. — In Beiträge zur Biologie Niederer Pflanzen. Herausg. FREY & al.
- (1979). Beziehungen aphyllorphaler zu agaricalen Basidiomyceten. — Beih. Sydowia 8 (Festschrift R. Singer): 276—289.
- (1982). The significance of morphology of the basidium in the phylogeny of Basidiomycetes. — In Basidium and Basidiocarps (ed. WELLS K. & WELLS, E. K.), 9—35.
- (1983). Mündliche Mitteilung.
- PARROT, A. (1958). *Tricholoma colossus*, champignon rare nouveau au Pays basque française. — Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 92 (3/4): 223—230.
- PILÁT, A. (1951). Klíč k urcování našich hub hřibových a bedlovitých. — Prag.
- (1953). Hymenomycetes novi vel minus cogniti Cechoslovaciae II. — Sborník Národního Musea v Praze 9 b (2) Botanika Nr. 1.
- & O. USAK (1952). Nase Houby. — Prag.
- QUÉLET, M. L. (1872). Les champignons du Jura et des Vosges I. suppl. 1. — Mem. Soc. Emul. Montbéliard Ser. II 5: 43—332.
- (1875). Les champignons du Jura et des Vosges III. suppl. 2. — Mem. Soc. Emul. Montbéliard Ser. II 5: 429—556.
- (1886). Enchiridion fungorum in Europe media et praesertim in Gallia vigentium. — Doin, Paris.
- (1888). Flore mycologique de la France et de pays limitrophes. — Paris.

- REIJNDERS, A. F. M. (1963). Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et quelques groupes voisins. — Den Haag.
- RICKEN, A. (1915). Die Blätterpilze. — Leipzig.
- SAUTTER, C. (1978). Vergleichende morphologische Untersuchungen an Polyporaceen. — Dissertation Tübingen.
- SCHAEFFER, J. (1942). Die rotbraunen Ritterlinge. — Deutsche Blätter f. Pilzk. 3. Jhrg. N. F.: 37—40.
- SMITH, A. H. (1979). The Stirps Caligata of *Armillaria* in North America. — Beih. Sydowia 8 (Festschrift R. Singer): 368—377.
- SPURR, A. R. (1969). A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. — J. Ultrast. Res. 26: 31—43.
- STAUDE, F. (1857). Die Schwämme Mitteldeutschlands, insbesondere des Herzogthums Coburg. — Coburg.
- Van der FALK, P. & R. MARCHANT (1978). Hyphal ultrastructure in fruitbody primordia of the Basidiomycetes *Schizophyllum commune* and *Coprinus cinereus*. Protoplasma 95: 57—72.
- VELENOVSKY, J. (-920). České houby. — Prag.
- VESELY, R. (1930). Houby v okolí Soběslave.
- (1938). České houby (Lupenaté).
- WASSER, S. P. & I. M. SOLDATOWA (1977). Wische basidiomizeti stepnoi zonei Ukraini. — Kiew.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Kost Gerhard

Artikel/Article: [Megatracheloma n.gen. Eine neue agaricoide Gattung mit verwandtschaftlichen Beziehungen zu Arten anderer Organisationsstufen der Homobasidiomyceten. 53-74](#)