Notizen über Vorkommen und systematische Bewertung von Pigmenten in Höheren Pilzen (3)

– Untersuchungen an Boletales aus Amerika –

A. BRESINSKY und H. BESL*

Institut für Botanik der Universität
Postfach 397, D-8400 Regensburg

Eingegangen am 30.10.1978

Bresinsky, A. & H. Besl (1979) – Notes on Occurrence and Taxonomic Evaluation of Pigments in Higher Fungi (3). Investigations on Boletales from America. Z. Mykol. 45(2): 247–264.

K e y W o r d s: *Basidiomycetes, Boletales, Truncocolumella, Boletellus, Phaeogyroporus, Leccinum, Boletinus, Fuscoboletinus, Suillus,* pulvinic acids, gyroporin, gyrocyanin, grevillin, chemotaxonomy.

A b s t r a c t: 135 collections of *Boletales* from America were assayed for their pigments. The expected relationship of the gastroid genus *Truncocolumella* to the *Boletales* could be confirmed by finding pigments of the pulvinic acid type in *T. citrina* and *T. rubra*. However, in the gastroid genus *Alpova* none of the known pigments of the *Boletales* could be detected. The occurrence of pulvinic acids in *Boletellus* tends to show a hiatus between this genus and *Porphyrellus* as well as *Strobilomyces,* which makes it necessary to think over the taxonomic concept of the *Strobilomycetaceae* again. In addition to the two known types how the context of boletes blue, a third one with unknown chemistry is proposed and named as *Porphyrellus*-type. It is discussed whether species with pulvinic acids should be considered as members of the genus *Leccinum*. The pigments within the partly overlapping and partly alternative generic concepts like *Boletinus, Fuscoboletinus* and *Suillus* do not support one or the other proposal of classification. The taxonomic position of the genera *Phaeogyroporus* and *Xanthoconium* has been confirmed, as far as possible on the basis of pigment studies on the limited material. The investigation of known and unknown pigments as tools for evaluation of relationship should be extended on further material. The authors would appreciate mailings of freshly dried or, even better, freeze-dried specimens of all species not yet investigated as well as of *Truncocolumella citrina* and of the following *"Boletus"*-species: *affine, griseus (Boletus!), ornatipes (retipes), pictus, americanus, caerulescens, serotinus* and *chromapes* in larger quantities.

Z u s a m m e n f a s s u n g: 135 Aufsammlungen von *Boletales* aus Amerika werden auf ihre Pigmente untersucht. Die angenommene Verwandtschaft der gastroiden Gattung *Truncocolumella* zu den *Boletales* wird durch das Vorkommen von Pigmenten des Pulvinsäuretyps in *T. citrina* und *T. rubra* unterstrichen. Dagegen wurden in der ebenfalls gastroiden Gattung *Alpova* keine von den bisher bekannten Boletalespigmenten nachgewiesen. Das Vorkommen von Pulvinsäuren in *Boletellus* weist auf einen Hiatus zu *Porphyrellus* und *Strobilomyces* hin, weshalb das Konzept der *Strobilomycetaceae* neu überdacht werden sollte. Zusätzlich zu den bisher bekannten zwei Typen der Blauverfärbung des Fleisches von Boleten wird als dritter der *Porphyrellus*-Typ mit noch unbekanntem Chemismus vorgeschlagen. Es wird die Frage diskutiert, ob die Arten mit Pulvinsäuren im Gattungsverbande von *Leccinum* verbleiben können. Die

* Chemische Analysen durch H. Besl in Zusammenarbeit mit Frl. M. Andreß

Pigmentation der Arten im Verwandtschaftsbereich, der mit den teils überlappenden teils alternativen Gattungskonzepten *Boletinus, Fuscoboletinus* und *Suillus* umschrieben wird, liefert keine eindeutige Bestätigung für den einen oder anderen Systemvorschlag. Die taxonomische Stellung der Gattungen *Phaeogyroporus* und *Xanthoconium* wird, soweit das wenig repräsentative Material es zuläßt, durch die Pigmente bestätigt. Die Zusammenhänge zwischen Pigmentausstattung und verwandtschaftlicher Stellung sollten durch Untersuchung weiteren Materials überprüft werden. Die Autoren sind für Zusendungen von frisch getrockneten oder besser gefriergetrockneten Pilzen aller noch nicht untersuchten Arten sowie, in größerer Menge, von *Truncoculumella citrina* und folgender Boleti dankbar: *affine, griseus, ornatipes (retipes), pictus, americanus, caerulescens, serotinus* und *chromapes.*

Im Jahr 1977 hatte der eine von uns (Bresinsky) Gelegenheit, anläßlich des 1. Internationalen Mykologenkongresses in Tampa, Florida, verschiedene Gebiete der USA zu bereisen. Das Ziel dieser Reisen von insgesamt zwei Monaten Dauer war u. a. die Aufsammlung möglichst vieler Sippen aus dem Verwandtschaftsbereich der *Boletales*, die sich auf Grund unserer Untersuchungen an europäischem Material als Taxon mit charakteristischer Pigmentausstattung (Variegat-, Xerocomsäure etc; Gyroporin und Gyrocyanin etc.; ‚Grevilline) z. T. über die verschiedenen Stufen der Fruchtkörperorganisation hinweg fassen ließen. Die blauen Anlauffarben vieler Röhrenpilze dieses Verwandtschaftsbereiches beruhen auf Oxidation solcher Pigmente. Es wurden insgesamt 133 Aufsammlungen aus den Vereinigten Staaten sowie zusätzlich 2 Proben aus Südamerika, die uns durch Prof. Dr. R. Singer und Dr. W. Bötticher zugingen, bearbeitet (Tab. 1).

1. Untersuchungsmethoden

Die Konservierung des Sammelgutes für die Pigmentuntersuchungen erfolgte in Methanol, dem eine Spur Ascorbinsäure und einige Tropfen HCl zugesetzt wurden. Die Salzsäure zerstört die oxidierenden Enzyme. Die Ascorbinsäure sollte darüber hinaus die Oxidation der sauerstofflabilen Verbindungen einschränken. Diese angewandte Methode hat sich allerdings nur teilweise bewährt und sollte in Zukunft etwas abgewandelt werden. Die Verwendung von Methanol verursacht je nach Wasser- und Säuregehalt Methylierungen unterschiedlichen Ausmaßes. Dementsprechend ist der nachgewiesene Methylester der Variegatsäure wohl durchwegs aus nativer Variegatsäure als Artefakt entstanden. Die aufgesammelten Pilze wurden beschrieben und durch Farbfotos in ihren makroskopischen Merkmalen charakterisiert. Die charakteristischen Farben der Pilze wurden mit Hilfe des Methuen Handbook of Colour (Kornerup & Wanscher 1967) bestimmt, wobei durch Addition mit den Farbfiltern der Chromotaxia von Locquin (1957) ziemlich gute Annäherungen an die verschiedenen Färbungen erreicht werden konnten. Herbarbelege wurden durch Trocknung von Proben nach den üblichen Methoden zum Studium der Mikromerkmale hergestellt. Die Belege werden in der Botanischen Staatssammlung München aufbewahrt. Chemische Aufarbeitung der Pilze und Nachweis der Pigmente erfolgte nach den üblichen Methoden.

2. Typen der Blauverfärbung des Fleisches bei Boletales

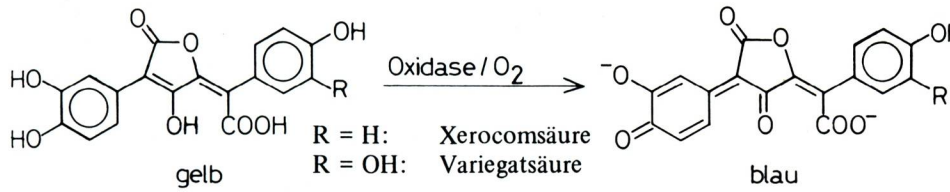
Die Blauverfärbung des Fleisches durch Oxidation bei Luftzutritt, ist bei *Boletales* weit verbreitet. Dank der Untersuchungen von Steglich und seiner Schule (Steglich 1975 und darin zitierte Literatur) ist der Chemismus dieser Farbreaktion für viele Fälle aufgeklärt. Die Kenntnis der Verbreitung von verschiedenen, zu blauen Verbindungen oxidierbaren Pigmenten zusammen mit der Beobachtung von Farbe und Farbveränderungen des Fruchtkörperfleisches ermöglicht die Aufstellung verschiedener Typen.

I. Variegatsäuretyp

Das mehr oder minder deutlich gelb gefärbte Fleisch verfärbt intensiv blau oder graublau, bis es schließlich mehr und mehr zu schmutzigblassen bzw. schmutzigbraunen Tönen entfärbt. Bei intensiv gelber Grundfärbung des Fleisches können durch Überlagerung mit den blauen Anlauffarben auch grünliche Verfärbungen auftreten. Die Bläu-

ungsreaktion wird in vivo durch die Einwirkung von Luftsauerstoff in Gegenwart von Oxidasen ausgelöst. In vitro kann eine Blauverfärbung auch mit Hilfe von Oxidationsmitteln (z. B. $K_3[Fe(CN)_6]/NaHCO_3$) erreicht werden.

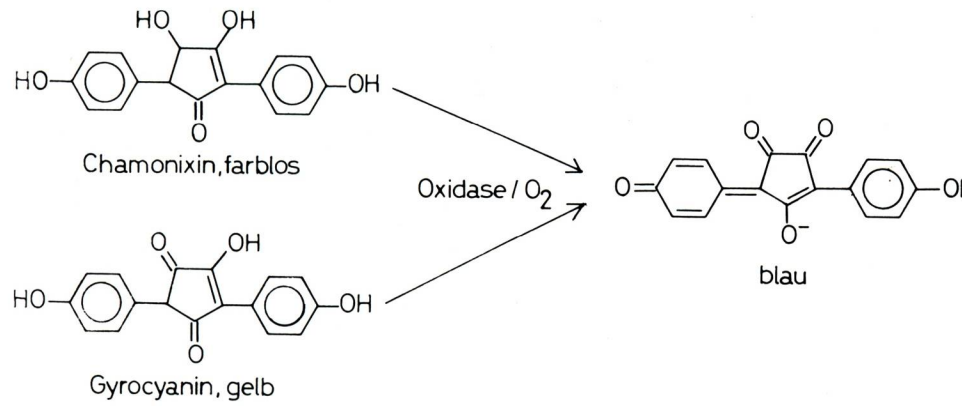
Die Ausgangsverbindung für diese Blauverfärbung ist in erster Linie Variegatsäure (Steglich et al. 1968), teilweise auch Xerocomsäure, wobei, falls Xerocomsäure ausschließlich im Fruchtkörper anwesend ist, die Blauverfärbung wegen des Fehlens von oxidierenden Enzymen bislang noch nicht festgestellt wurde (*Gomphidius*). Vorkommen: Boletaceen, excl. *Gyroporus, Leccinum.* Weiterhin *Boletellus* (nach Singer Vertreter der *Strobilomycetaceae*).



II. Gyrocyanintyp

Das oft weiße, seltener tief gelb gefärbte Fleisch nimmt nach Verletzung eine intensiv kornblumenblaue, preußischblaue oder grünblaue Färbung an, die am Fruchtkörper recht lang erhalten bleibt. Die Verfärbung ist bei *Leccinum,* teilweise auch wie beim folgenden *Porphyrellus*-Typ, durch rötliche Farbveränderungen, die auf einem eigenen Prinzip beruhen müssen, begleitet. Ob dafür Kaffeesäure und/oder 3.4.5-Trihydroxybenzaldehyd, die von Edwards & Elsworthy (1967) aus *Leccinum scabrum* isoliert wurden, verantwortlich gemacht werden können, ist noch ungeklärt. Jedenfalls gelang es nicht, Dopa in rot verfärbenden *Leccinum*-Arten nachzuweisen (eigene Untersuchungen). Die blaue Verfärbung dieses Types kommt durch Oxidation von Gyrocyanin (Besl et al. 1973) oder Chamonixin (Steglich et al. 1977) zustande; das blaue Oxidationsprodukt ist in beiden Fällen das gleiche.

Vorkommen: *Gyroporus cyanescens, Leccinum, Chamonixia*



III. Porphyrellus-Typ

Das Fleisch ist hier zunächst fast rein weiß (gelegentlich etwas gelblich), wird dann

ziemlich rasch grünlichblau bis blau und stellenweise, so besonders über den Röhren, zugleich auch rötlich (z. B. bei *Porphyrellus fumosipes* (Peck) Snell = *P. pseudoscaber* (Secr.) Sing. ssp. *cyaneocinctum* Sing.). In der Aufsammlung Bresinsky 77–47 der oben genannten Art wie auch in allen bisher untersuchten Proben der Gattung konnte das Prinzip dieser Verfärbungen nicht gefunden bzw. chemisch charakterisiert werden.

Dieser Typ ist nach bisheriger Kenntnis auf die Gattung *Porphyrellus* beschränkt. In Europa werden derzeit zwei Arten unterschieden, von denen die eine, *Porphyrellus porphyrosporus* (Fr.) Gilb. im Fleisch grün oder blau anläuft. Für diese Verfärbung dürfte ein gelbes Pigment von bisher unbekannter Struktur verantwortlich sein, das wie folgt charakterisiert ist: R_f-Wert größer als der von Xerocomsäure; $K_3[Fe(CN)_6]/NaHCO_3$ blau, dann braun; HNO_3 dunkelrotbraun; H_2SO_4 olivgrün; $FeCl_3$ dunkelblau; unter Lufteinwirkung auf dem Chromatogramm blaugrün. Die andere Art, *P. pseudoscaber,* wird im Fleisch lediglich rosa, rot oder bräunlich. Das Prinzip der Rotverfärbung des Fleisches, gelegentlich also bei diesem Typ zusätzlich zur Blauverfärbung auftretend, ist noch ungeklärt. Dopa, das in der Gattung *Strobilomyces* die Rotverfärbung des Fleisches und der Röhren bedingt, wurde in *Porphyrellus* noch nicht nachgewiesen (Steglich & Esser 1973).

3. Vorkommen von Thelephorsäure in Boletales

Bisher wurde Thelephorsäure regelmäßig und in hoher Quantität in *Thelephoraceae* und *Bankeraceae* (Bresinsky & Rennschmid 1971), sowie zerstreut in *Punctulariaceae, Coriolaceae* (Thomson 1971), *Paxillaceae* (Gaylord & Brady 1971) und *Boletaceae* (Edwards & Gill 1973, Besl & Bresinsky 1977) nachgewiesen. Es wurde die Vermutung geäußert, die Thelephorsäure entstünde zumindest teilweise als Artefakt bei der Extraktion aus Vorstufen durch Oxidation (Edwards & Gill 1975).

Bei *Thelephoraceae* und *Coriolaceae* könnte es sich allerdings um ein Nekropigment handeln. Im Falle von *Boletus separans* Peck glauben wir an ein natürliches Vorkommen in der Stielrinde des Pilzes. Dieser Röhrling hat einen auffallend lila gefärbten Stiel und auch der braune Hut besitzt einen leichten lila-fleischfarbenen Mischton bzw. die Hutscheibe kann nach Snell & Dick (1970) überhaupt lilafarben sein. Unser Fund stimmt sehr schön mit der Tafel 31 von Snell & Dick (1970) überein. Am mit KOH behandelten Exsikkat verfärbte sich der Stiel grün, der Hut blaugrün. Der Nachweis auf Thelephorsäure war positiv und es ist anzunehmen, daß die beschriebenen Farben und Farbveränderungen auf dieser Verbindung beruhen. Die Hutdeckschicht des Pilzes wird aus blasigen, kurzgliedrigen Elementen aufgebaut, die teilweise auch zystidenähnlich ausgeformt sind und keine Pigmentkristalle tragen. Weitere Thelephorsäurenachweise gelangen aus den Fruchtkörpern von *Omphalotus illudens, Rhizopogon colossus, R. hawkeri,* sowie in Spuren aus *Rhizopogon parksii* und *R. subareolatus.*

4. Boletales mit Lamellenhymenophor und ihre Verbindungen zu typischen Röhrlingen

Wegen des Übergangs zwischen Lamellen- und Röhrenhymenophor innerhalb der *Boletales* spielt die Gattung *Phylloporus* eine wichtige Schlüsselrolle. Besonders interessant in dieser Hinsicht war ein Pilz, der mir von Herrn Thiers nahe Gainesville in Florida unter dem Namen *Phylloporus boletinoides* Smith & Thiers übergeben wurde. Der Pilz stimmte mit Ausnahme eines ganz schwachen bläulichen Anlaufens im weißlichen Hutfleisch mit der Beschreibung von Smith & Thiers (1964) überein. Vom Habitus her hätte man an einen Vertreter der Gattung *Paxillus* denken können, ein

Phylloporus boletinoides Smith & Thiers: Fruchtkörper und Sporen der Aufsammlung 77–32. Maßstab = 10 μm

Eindruck, der durch eingerollten Hutrand und die radiale Ausrichtung von eher lamellenähnlichen Strukturen, trotz ihrer regelmäßigen Querunterteilungen verstärkt wird. Nach dem System von Singer (1975) könnte der Pilz durchaus auch in der Sect. *Veluticipites* in der Gattung *Paxillus* eingeordnet werden. Das Fehlen von Schnallen, die divergierende hymenophorale Trama, die spindeligen, 13,5–19 x 5,5–6 μm messenden Sporen würden dem nicht im Wege stehen.

Die pigmentchemische Untersuchung der Fruchtkörper lieferte keinerlei Hinweise für irgendwelche der bekannten Boletalespigmente, was eher der Situation in Fruchtkörpern von *Paxillus* als der in *Phylloporus* mit der Typusart *Ph. rhodoxanthus* gleichkommt. Wie sich die von uns untersuchte Art zu *Paxillus boletinoides* verhält, konnte nicht geklärt werden. (Singer ordnet diesen Pilz in die Sect. *Parapaxillus,* mit Schnallen an den Hyphensepten und mit Velum; an anderer Stelle schreibt er aber: "the only clampless species is *Paxillus boletinoides"*). Auch eine uns von Singer mit der Bezeichnung *Phylloporus manausensis* Sing. überreichte Aufsammlung in Alkohol aus Südamerika hatte keine pigmentchemischen Gemeinsamkeiten mit *Phylloporus rhodoxanthus;* eine Zerstörung ursprünglich vorhandener Pigmente in der alkoholischen Lösung ist allerdings in beiden Fällen nicht völlig auszuschließen, zumal bei *Ph. boletinoides* ein leichtes Blauen des Fleisches beobachtet wurde. Für *Ph. manausensis* beschreibt Singer (1978) das Fleisch als honigfarben, nie tiefgelb, nicht blauend, wohl aber schwärzend. Gerade die Frage nach der angemessenen generischen Zuordnung zeigt, wie deutlich die Beziehung zwischen *Boletales* mit Röhren- und Lamellenhymenophor

und damit zwischen verschiedenen Familien (in Gestalt einzelner ihrer Vertreter, wie etwa *Phylloporus boletinoides*) zum Ausdruck kommen.

In einer anderen Gruppe von *Boletales* mit Lamellenhymenophor, den Gomphidiaceen, waren unsere Pigmentuntersuchungen mit dem Problem der Artabgrenzung verbunden. Die Aufsammlungen von *Gomphidius* sect. *Gomphidius,* die ich in Colorado und Washington machen konnte, unterscheiden sich vielfach von den mir bekannten Funden des *Gomphidius glutinosus* in Europa durch auffallend rötlich fleischfarbene Töne und Mischtöne etwa wie 5B4+RO5 (77–1)*, 5B5+MO5 (77–19), 5C5+MO5 (77–19). Teilweise wurden auch Hutfarben notiert wie „ähnlich der Hutfarbe von *Suillus luteus*": 6D5, 7D5 (77–95) oder lilaocker ohne rötliche Töne: 6E4, 6E3 (77–22). Die Hutfarben europäischer Fundstücke wurden als lilagraubraun wie 4C4+MO5, 5D5, 6D5+GO5 beschrieben. Wenn man diese Farbbestimmungen miteinander vergleicht, dann ähnelt die Hutfarbe der Kollektionen 77–95 (Minnesota) und 77–22 (Colorado) am ehesten der Hutfarbe unseres europäischen *G. glutinosus,* während die Kollektionen 77–1, 77–19 (beide Colorado) im Hinblick auf die Hutfarbe einem Transitus zu *G. subroseus* mit schön rosenrotem Hut zu entsprechen scheinen. Allerdings waren es gerade diese Kollektionen, bei denen der tiefgelb gefärbte Bereich des Stieles sehr weit gegen die Spitze gezogen war, im Falle der Kollektion 77–19 über 3/4 und mehr des Stieles hinweg. Der Stiel ist damit hier viel stärker gelb eingefärbt als einerseits bei *G. subroseus* und andererseits bei europäischem *Gomphidius glutinosus,* etwa aus der Umgebung von Regensburg, dem locus classicus für die Typusaufsammlung durch Jakob Christian Schaeffer.

Dieser Variabilität in der makroskopisch sichtbaren Pigmentierung, sowohl innerhalb der Art *G. glutinosus* als auch beim Vergleich mit *G. subroseus,* entspricht eine von Aufsammlung zu Aufsammlung verschiedene Zusammensetzung der einzelnen Pulvinsäurederivate. In *G. subroseus* wird die Gomphidsäure nach unseren Untersuchungen durch die isomere Variegatsäure ersetzt. Damit wurde auch erstmals Variegatsäure innerhalb der Gattung *Gomphidius* nachgewiesen. Die Kollektionen von *G. glutinosus* unterscheiden sich u. a. hinsichtlich des Gehaltes von Gomphidsäure und Atromentinsäure, wobei nicht völlig auszuschließen ist, daß die Pigmente mit der gewählten Methode der Konservierung nicht völlig einheitlich erhalten geblieben sind.

Schließlich bleiben als bemerkenswerte Befunde innerhalb der *Paxillaceae* die Nachweise von Variegatsäure und ihrer Derivate in Fruchtkörpern von *Hygrophoropsis* (vgl. auch Edwards 1977) sowie von Gyroporin in Fruchtkörpern von *Omphalotus* zu erwähnen übrig.

5. Umfang der Strobilomycetaceae und deren Abgrenzung gegenüber den Boletaceen

In den mitteleuropäischen Arten der Strobilomycetaceen konnten bislang keine Pulvinsäurederivate nachgewiesen werden, obwohl in *Porphyrellus* eine Blaufärbung des Fleisches beobachtet werden kann (*Porphyrellus*-Typ der Blauverfärbung). Die Untersuchung von Arten aus Nordamerika, die von Singer zu den Strobilomycetaceen gestellt werden, lassen nunmehr die Familie, was ihre Pigmentausstattung betrifft, in einem etwas anderen Lichte erscheinen:

I. Innerhalb der untersuchten Arten der Gattung *Porphyrellus,* die sich auf die beiden Sektionen *Porphyrellus* und *Graciles* verteilen, wurden keinerlei der bisher bekannten

* Zahlen in Klammern = Nummer des Beleges

Boletales-Pigmente nachgewiesen. Dies erstaunte im Fall von *Porphyrellus fumosipes* (Peck) Snell, der von Singer auch als Unterart ssp. *caesiocinctum* von *P. pseudoscaber* gefaßt wird. Auf Grund der äußeren habituellen Erscheinung ähnelt dieser Pilz eher einem *Xerocomus* mit felderig aufgerissener Hutoberfläche. Die starken blauen Anlauffarben, die sich beim Schnitt eines zunächst weißen Fleisches einstellen, haben nach unseren Untersuchungen nichts mit den bisher aufgeklärten Pulvinsäurederivaten zu tun. Die Gattungen *Porphyrellus* und *Strobilomyces* sind durch das Fehlen von typischen Pigmenten der nächstverwandten Boletaceen charakterisiert. Dies ist kein generell gültiges diagnostisches Merkmal gegenüber allen Gattungen der Boletaceen. Die Arten der zu den Boletaceen gestellten Gattungen *Gyroporus, Tylopilus* und *Leccinum* pr. p. akkumulieren in ihren Fruchtkörpern ebenfalls keine typischen Pulvinsäurederivate, sondern anstelle dessen Gyroporin und z. T. Gyrocyanin. Bestehende Probleme der Abgrenzung der Strobilomycetaceen von den Boletaceen werden durch diesen Befund nicht gerade ausgeräumt, und mögliche verwandtschaftliche Beziehungen der glattsporigen Sect. *Porphyrellus* zu *Tylopilus, Leccinum* und *Gyroporus* müssen weiterhin diskutiert werden.

II. Die Gattung *Boletellus,* von Singer den Strobilomycetaceen zugerechnet, enthält in den 4 untersuchten Sektionen und Arten durchwegs Variegatsäure und Variegatorubin, in den Sektionen *Mirabiles* und *Dictyopodes* auch Xerocomsäure (und Atromentinsäure bei *Boletellus mirabilis*). Diese Sonderstellung von *Boletellus* im Hinblick auf die Pigmente und im Vergleich zu *Strobilomyces* wurde schon von Singer 1975 berücksichtigt ("I am certain that modern pigment analysis will confirm (however) that *Strobilomyces* and *Boletellus* are chemotaxonomically different").

Es stellt sich damit die Frage nach der taxonomischen Homogenität der Strobilomycetaceen. Singer betont, daß die Umgrenzung der Strobilomycetaceen keinesfalls in künstlicher Weise durch willkürliche Auswahl eines einzigen Merkmals erfolgte, sondern unter Berücksichtigung (einiger) miteinander weitgehend korrelierter Merkmale, die jedoch nicht in einer durchgehenden Gesamtheit bei den einzelnen Taxa des Verwandtschaftskreises vorkommen. In diesem Sinne werden Verbindungen zwischen *Boletellus* und den übrigen Strobilomycetaceen u. a. auf Grund der Sporenornamentation (geflügelt, geflügelt mit gabeligen Verzweigungen der Flügel, geflügelt mit Netzverbindungen), der starken Netzbildung im oberen Stielbereich und der Sporengröße angenommen. Durch die unterschiedliche Pigmentausstattung ist aber auf der anderen Seite ein ziemlich tiefer Hiatus zwischen *Boletellus* einerseits und *Porphyrellus* wie *Strobilomyces* andererseits gegeben. Außerdem besteht eine unverkennbare Annäherung zumindest einzelner Arten der Gattung *Boletellus* in der Umgrenzung Singers zu Arten des Genus *Xerocomus* innerhalb der Boletaceen im Hinblick auf Pigmentierung, Ultrastruktur der Sporen, Habitus und äußere Morphologie der Fruchtkörper. Nach Singer ist allerdings die Struktur der hymenophoralen Trama bei *Boletellus* und bei den übrigen Strobilomycetaceen von derjenigen bei *Xerocomus* verschieden. .Die Tramahyphen divergieren dort, von einem stärker pigmentierten Mediostratum ausgehend, gegen die beiden Hymenien zweier benachbarter Röhren, so wie dies durch v. Arx 1967 für *Strobilomyces* dargestellt wird. Bei *Xerocomus* dagegen ist die Divergenz der lateralen Hyphen schwächer und die farblichen Unterschiede zwischen Medio- und Lateralstratum kaum ausgeprägt. Ob diese strukturellen Unterschiede der hymenophoralen Trama tatsächlich einen unüberbrückbaren Unterschied zwischen beiden Gattungen begründen, muß wohl noch weiteren Untersuchungen und Diskussionen vorbehalten bleiben. Jedenfalls bleibt der „überlappende Merkmalbestand" von *Boletellus* weiterhin Gegenstand der Diskussion über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Strobilomycetaceen und Boletaceen.

6. Pigmente der Boletaceen-Gattungen Tylopilus, Phaeogyroporus, Gyroporus und Xanthoconium

In dieser Aufstellung sind Gattungen zusammengefaßt, in denen die bisher bekanntgewordenen Boletalespigmente mit Ausnahme gelegentlichen Auftretens von Gyroporin und Gyrocyanin fehlen, oder die, wie *Phaeogyroporus,* verwandtschaftliche Beziehungen zu einzelnen dieser Taxa zeigen. In *Tylopilus plumbeoviolaceus* wurden Spuren von Gyroporin nachgewiesen. Die Untersuchung europäischen Materials von *Tylopilus felleus,* eines Pilzes, der von Singer zusammen mit der erstgenannten Art in die Sektion *Tylopilus* gestellt wurd, ergab bisher keinerlei Anzeichen eines weiteren Vorkommens von Gyroporin in dieser Gattung, obwohl auch hier die Extrakte stets etwas gelb gefärbt waren. Südamerikanisches Material von *Phaeogyroporus* cf. *tropicus,* das als Trockenmaterial untersucht werden konnte, ergab einen tief gelb gefärbten alkoholischen Extrakt. Dieser enthielt keine Pigmente vom Typ des Gyroporins, jedoch Spuren von Variegat- und Xerocomsäure. Der Befund unterstreicht die Ansicht von Singer, daß Phaeogyroporus zwischen den Gattungen *Gyrodon* (mit Pulvinsäurederivaten vom Typ der Variegatsäure) und *Gyroporus* (ohne Pulvinsäurederivate) steht. Die Artbestimmung konnte am Trockenmaterial nicht völlig zweifelsfrei durchgeführt werden. Nach Singer (1964) hat *Ph. beniensis* kleinere Sporen (unser Material: 7–8 x 5,5–6 µm) und *Ph. braunii* engere Poren (unser Material mit Poren am Rande ausgewachsener Exemplare bis zu 1 mm). Die untersuchten Arten der Gattung *Gyroporus* beinhalteten im Unterschied zu *Gyroporus cyanescens* weder Gyroporin noch Gyrocyanin. *Xanthoconium affine,* gekennzeichnet u. a. durch in KOH lebhaft goldgelb pigmentierte Sporen, weißes nicht verfärbendes Fleisch, das allerdings rund um Madengänge intensiv gelb gefärbt war, und schließlich durch ockergelbes Hymenophor, zeigte keinerlei der bisher bekanntgewordenen Pigmente. Die Sonderstellung dieser Gattung wird durch diesen Befund in ähnlicher Weise unterstrichen wie im Falle von *Gyroporus.* Allerdings wäre die Untersuchung weiterer Arten, besonders auch der Typusart, für eine eingehendere pigmentchemische Charakterisierung der Gattung sehr wichtig.

7. Gliederung und verwandtschaftliche Beziehungen der Gattung Leccinum

Die Gattung läßt sich in zwei Gruppen mit unterschiedlichen Pigmenten gliedern.

I. Gruppe: Die Arten dieser Gruppe unterscheiden sich von der folgenden durch intensiv gelbe Farben im Fruchtkörperfleisch, wenn nicht im ganzen Fruchtkörper, so zumindest im Bereich der Stielbasis. Dabei fehlen Anlauffarben, besonders rötlichviolette vollständig. Die Stielornamentation ist nicht schwarz und zeigt auch keinerlei Verfärbungstendenzen dahin. Diese Eigenschaften sind korreliert mit dem Vorkommen von Pulvinsäurederivaten wie Xerocomsäure, Variegatsäure und Variegatorubin. Die Variegatsäure wird hier selten und in geringem Maße zum blauen Anion oxidiert. Es gehören hierher Arten, die wie *L. rubropunctum* und *L. subglabripes* von Smith und Thiers (1971) in die Section *Pseudoleccinum* innerhalb der Gattung *Boletus* oder wie *L. chromapes* in das Genus *Tylopilus* gestellt werden. Bei *L. chromapes* wurde eine der Xerocomsäure verwandte, in ihrer Struktur aber noch nicht aufgeklärte Verbindung als Ursache für die gelbe Farbe der Stielbasis gefunden (Steglich, mündl. Mitteilung).

II. Gruppe: Charakteristisch für diese Gruppe ist Gyroporin (Bresinsky et al. 1974), und Gyrocyanin (v. Massow & Huber, 1977; Steglich et al. 1977), die von den bisher bekanntgewordenen Boletalespigmenten hier als zerstreut auftretend nachgewiesen wurden. Die intensiv tintenblauen Anlauffarben des Fleisches mancher

Arten dürften dementsprechend durch Oxidation des Gyrocyanins zustandekommen (Gyrocyanintyp der Blauverfärbung). Bemerkenswert ist auch der Nachweis von Atromentin, der bei *Leccinum eximium* zusammen mit dem von Gyroporin (Spuren) gelang. Die Gruppe enthält Arten, deren Stielornamentation schwarz ist oder schwarz verfärbt und deren Fleisch teils völlig weiß, teils blaß grau oder gelblich ist. Im Anschnitt stellen sich vielfach ziegelrötliche bis violettliche Anlauffarben ein. Die gelbfleischigen Pilze unterscheiden sich durch diese Farbveränderung des Fleisches von den Arten der ersten Gruppe. Es zählen hierher die Arten der Sect. *Leccinum* sowie *L. rugosiceps* und die Aufsammlungen 77–60* und 77–72* aus Amerika. Die Hutdeckschicht dieser beiden Pilze mit blaßgelblichem Fleisch und den erwähnten ziegelrötlichen Anlauffarben besteht aus kurzgliedrig-breiten, z. T. nahezu kugelförmigen Elementen. Sie dürften mit den bislang nicht untersuchten europäischen Arten *L. crocipodium* (= *L. nigrescens*) und *L. corsicum* sowie mit *L. extremiorientale* nah verwandt sein.

Die taxonomische Konsequenz aus unseren Befunden ist zunächst der notwendig gewordene Ausschluß von *L. rubropunctum* und *L. subglabripes* aus der Sektion *Luteoscabra*. Wenn diese Arten mit intensiv gelbem Fleisch in der Gattung *Leccinum* belassen werden können, dann wohl nur in einer eigenen Sektion. Zur Sect. *Luteoscabra* im engeren Sinne würden dann nur Arten der oben charakterisierten Gruppe II mit gelblicher Färbung im Fruchtkörper zu zählen sein. Über den angemessenen Umfang der Gattung *Leccinum* zu urteilen, ist sehr schwierig. Die makroskopisch-habituellen Merkmale der Fruchtkörper, besonders die Stielornamentation, die Länge der Stiele, die Einbuchtung des Hymenophors rund um den Stiel bei den von Singer dieser Gattung zugerechneten Arten, vermitteln einerseits einen recht einheitlichen Eindruck. Andererseits haben divergierende Merkmale Smith und Thiers (1968) dazu bewogen, *Leccinum chromapes* bei *Tylopilus* (Sporenstaubfarbe!) sowie *L. rubropunctum* und *L. subglabripes* bei *Boletus* zu belassen.

Bei der Heranziehung von Pigmentmerkmalen zur Stützung der einen oder anderen Auffassung, ist zunächst zu klären, ob die Pigmente der oben gekennzeichneten Gruppen I und II nicht einmal untereinander in gleicher Art und gleichem Fruchtkörper vorkommen können, bzw. ob der Pigmentstoffwechsel der Myzelien vom einen zum anderen Typ (z. B. Pigmente Gruppe I→Gruppe II) umgestimmt werden kann. Eine Umlenkung des Stoffwechsels bei *Leccinum* konnte bisher in Kulturversuchen noch nicht direkt bewerkstelligt werden. Das gemeinsame Vorkommen der verschiedenen Pigmente in der gleichen Art wurde in Myzelkulturen von *L. aurantiacum* (Gyroporin und Atromentinsäure) beobachtet. In Fruchtkörpern von *L. scabrum* wurde neben Gyroporin auch Xerocomorubin in Spuren nachgewiesen. Für eine endgültige Identifizierung wird allerdings noch mehr Material benötigt. Myzelkulturen von *Omphalotus (Paxillaceae)* scheiden Gyroporin und Variegatsäure etc. ins Medium. In den Fruchtkörpern von *Suillus serotinus* wurde neben Xerocomsäure und Variegatsäure auch Gyroporin nachgewiesen, und in der näheren Verwandtschaft dieses Pilzes (*S. aeruginascens*) tauchen anstelle oder z. T. mit diesen Verbindungen die Grevilline als weiterer Pigmenttyp auf. Diese Beobachtungen können dahingehend zusammengefaßt werden, daß Gyroporin und Gyrocyanin einerseits, sowie Atromentinsäure, Variegatsäure und Xerocomsäure andererseits dem gleichen Stoffwechselbereich angehören. In den allermeisten Fällen wird der eine oder andere Verbindungstyp ausschließlich akkumuliert, seltener

* Ziffern sind Aufsammlungsnummern Bresinsky 1977

finden sich neben einem hauptsächlich vertretenen Typ auch Komponenten des anderen Typs. Bei *Leccinum* ist die Mischung beider Pigmenttypen im Kulturmedium von Myzelien eindeutig belegt, in Fruchtkörpern noch etwas zweifelhaft.

Ob das Nebeneinander verschiedener Pigmenttypen gerade in Sippen mit relativ ursprünglichen Merkmalen besonders zu erwarten ist, wie bei *Omphalotus* (Lamellenhymenophor, Schnallen, Holzbewohner), muß dahingestellt bleiben. Derzeit lassen sich folgende taxonomische Thesen vertreten:

1. Pilze mit Pigmenten des Typs Gyroporin und/oder Variegatsäure sind auf der Ebene von Taxa höherer Ordnung miteinander verwandt, wenn nicht die übrige Merkmalsstruktur dagegen spricht. Beispiel: *Boletaceae, Boletales.*

2. Die beiden Pigmenttypen Gyroporin und Variegatsäure kennzeichnen bei alternativem Vorkommen jüngere verwandtschaftliche Divergenz innerhalb von Familien oder Gattungen. Beispiel: *Leccinum.*

3.Taxa mit Fruchtkörperpigmenten des Typs Gyroporin einschließlich ihrer pigmentarmen Verwandtschaft sind untereinander näher verwandt, als zu Pilzen mit Fruchtkörperpigmenten des Typs Variegatsäure. In Konsequenz dieser These wird ein näherer verwandtschaftlicher Bezug zwischen *Gyroporus, Chamonixia, Leccinum* und *Tylopilus* angenommen. *Gyroporus* wird wegen Schnallenbildung an den Anfang dieser Reihe gestellt.

Die letzte These ist wohl am ehesten angreifbar. Die unsichere taxonomische Stellung von *Leccinum chromapes, rubropunctum* und *subglabripes* macht dies offenkundig. Da für *chromapes* außer *Leccinum* nur die Gattung *Tylopilus* zur verwandtschaftlich korrekten Einordnung in Betracht gezogen wird, tauchen in der Reihenfolge der unter These 3 genannten Genera auch Sippen mit Pulvinsäurederivaten neben solchen mit Gyroporin auf. Vielleicht lassen sich die Übereinstimmungen in einzelnen Merkmalen (von *chromapes* zu *Tylopilus*-Arten und von *rubropunctum* und *subglabripes* zu *Boletus*-Arten) auch im Sinne von verwandtschaftlichen Beziehungen interpretieren, die zwischen den Gattungen *Boletus, Leccinum* und *Tylopilus* bestehen. Damit müßte These 3 modifiziert oder sogar aufgegeben werden.

8. Boletus-Arten mit unbekannten Pigmenten

Die Gattung *Boletus* ist hinsichtlich der vorkommenden Pulvinsäurederivate recht einheitlich. Variegatsäure ist das Hauptpigment. Ihr Oxidationsprodukt, das Variegatorubin ist ähnlich häufig, während Xerocomsäure, wahrscheinlich wegen zu geringer Konzentration, nur sporadisch nachweisbar ist. Nach dem System von Smith und Thiers (1971) werden zwei Boleti in der eigenen Subsektion *Reticulati* zusammengefaßt und durch die deutliche Gelbverfärbung des Zystideninhaltes in KOH charakterisiert. Diese Sonderstellung beider Arten wird durch das Fehlen der bisher bekannten Boletalespigmente unterstrichen.

Das gelbe Hauptpigment von *B. retipes* besitzt die Summenformel $C_{26}H_{20}O_9$ und geht leicht in braunschwarze Zersetzungsprodukte über (R. Hermann und W. Steglich, unveröffentlicht).

Boletus ornatipes ist durch (gallen)bitteres Fleisch, das durch und durch tief chromgelb gefärbt ist und die Finger beim Berühren ebenfalls tiefgelb färbt, charakterisiert. Eine Blauverfärbung wurde weder beobachtet noch wird sie in der Literatur beschrieben. Die Art ist nach Smith und Thiers von *Boletus retipes,* mit pulverig zerfallender Hutoberfläche trotz vielfacher Synonymisierung verschieden. Auch wird *Boletus retipes*

von Singer in die Gattung *Pulveroboletus* eingereiht, wo unser Pilz, also *Boletus ornatipes,* wegen der lediglich filzigen Hutoberfläche nicht eingefügt werden kann. Allerdings stellt letzterer wegen des Fehlens bekannter Pulvinsäurederivate auch im Gattungsverbande *Boletus* eine Art Fremdkörper dar, und die von Singer vorgenommene Einreihung in die Sektion *Appendiculati* erscheint von daher gesehen nicht recht begründet. Vielmehr ist eine nahe Verwandtschaft zu *Boletus griseus* im Sinne von Smith und Thiers wahrscheinlich. Sie müßte allerdings durch Aufklärung der Pigmente und der an ihrer Synthese beteiligten Intermediärmetaboliten untermauert werden. Jedenfalls wurden in *Boletus griseus* keine der bekannten Pulvinsäurederivate entdeckt, obgleich das Fleisch (in der Nähe von Madengängen) tiefgelb gefärbt ist. *Boletus griseus* gehört nach dem System von Singer zur Sektion *Grisei* innerhalb der Gattung *Boletus*.

9. Die Suilloideae und ihre Pigmente

Die Systematik der *Suilloideae* hat derzeit in hohem Maße als kontrovers zu gelten. Dem System von Singer (1975) stehen die Ansichten von Smith und Thiers (1964) teilweise recht schroff gegenüber. Die von uns untersuchten Arten werden nach Smith und Thiers wie folgt geordnet:

Fuscoboletinus Pomerleau & Smith: Sporenstaub rötlich bis weinfarben.
Sect. *Palustres* (Singer) Smith:
F. paluster (Peck) Pomerleau
Sect. *Fuscoboletinus:*
F. spectabilis (Peck) Pomerleau & Smith
Sect. *Griselli* Smith:
F. aeruginascens (nur europäisches Material untersucht). – *F. grisellus* (Peck) Pomerleau & Smith. – *F. serotinus* (Frost) Smith & Thiers.
Suillus S. F. Gray: Sporenstaub blaß zimtfarben, gelbbraun, dunkelbraun, olivbraun bis oliv.
Sect. *Boletinus* (Kalchbr.) Smith & Thiers. –
S. cavipes (Opat.) Smith & Thiers. – *S. pictus* (Peck) Smith & Thiers. – *S. lakei* (= *amabilis*) (Murr.) Smith & Thiers. – *S. caerulescens* Smith & Thiers. – *S. pseudobrevipes* Smith & Thiers. – *S. grevillei* (Klotzsch) Sing.
Sect.*Suillus*
a) blau verfärbende Arten
S. tomentosus (Kauffman) Sing., Snell & Dick
b) nicht blau verfärbende Arten
aa) mit deutlich vorhandenem Velum
S. americanus (Peck) Snell ex Slipp & Snell. – *S. albidipes* (Peck) Singer. – *S.* No 77–126. – *S. riparius* Thiers. – *S. borealis* Smith, Thiers & Miller. – *S. luteus* (Fr.) S. F. Gray. – *S. cothurnatus* Singer. – *S. acidus* (Peck) Singer. –
bb) Velum fehlend oder rudimentär
S. punctatipes (Snell & Dick) Smith & Thiers. – *S. brevipes* (Peck) Kuntze. – *S. granulatus* (Fr.) Kuntze. – *S. hirtellus* (Peck) Kuntze.

Unsere Befunde zur Pigmentausstattung liefern weder zum einen noch zum anderen Systemvorschlag ein völlig kongruentes Bild. Ohne hier taxonomische Konsequenzen ziehen zu wollen, sollen die in beiden Systemen liegenden Probleme kurz diskutiert werden. Auf Grund unserer Einsicht bestehen sowohl im Falle von *Fuscoboletinus* wie auch im Falle von *Boletinus* Schwierigkeiten einer natürlichen Abgrenzung gegenüber

Suillus. Die relativ große äußere Ähnlichkeit der Fruchtkörper erlaubt die Aufstellung einer Reihe, die nach der Größe und radialen Ausrichtung der Poren geordnet ist: *paluster, cavipes, grisellus, caerulescens, pictus, lakei, spectabilis, serotinus, aeruginascens.* Nach dem Auftreten von Schnallen an den Hyphensepten liegt eine mögliche und von Singer angenommene taxonomische Grenze in dieser Reihe zwischen *cavipes* und *grisellus*. Bei einer Kombination einzelner Merkmale von *Boletinus cavipes* und *Boletinus paluster* ergeben sich auf der anderen Seite gewisse Ähnlichkeiten zu Arten wie *Suillus pictus* und *S. lakei.* Außerdem ist bekannt, daß schnallenlose Suilli (Fruchtkörper) in Myzelkulturen Schnallen an den Hyphensepten ausbilden können. Ob diese Argumente ausreichen, die Gattungsgrenze zwischen *Boletinus* und *Suillus* fallen zu lassen, ist wohl weitgehend Geschmackssache. Nach dem von Smith und Thiers bevorzugten Merkmal der Sporenstaubfarbe bilden auf der anderen Seite *paluster, spectabilis, grisellus, serotinus* und *aeruginascens* eine als *Fuscoboletinus* bezeichnete Gattung, die von *Suillus* mit Arten wie *cavipes, pictus, lakei, spectabilis* und auch *grevillei* unterschieden wird.

Der Aufrechterhaltung einer eigenen Gattung *Fuscoboletinus* in einem Umfang, der *grisellus, serotinus* und *aeruginascens* einschließt, *S. grevillei* aber ausschließt, steht aus europäischer Sicht der Verwandtschaftsverhältnisse *S. aeruginascens* var. *bresadolae* und wohl auch *S. nueschii* entgegen (Bresadola, Taf. 933 u. 904). Es handelt sich hierbei um in der Färbung ausgesprochen intermediäre Formen zwischen *S. aeruginascens* und *S. grevillei;* durch die große Porenweite ist allerdings ein Zusammenhang mit *S. aeruginascens* gegeben. Man darf eine neue Bestimmung der Sporenstaubfarbe dieser „Intermediärformen" mit Spannung erwarten, um zu sehen, wie es sich mit diesem gattungsbestimmenden Merkmal verhält. Nach Singer (1965) ist der Sporenstaub von *S. aeruginascens* var. *bresadolae* wie derjenige von *S. aeruginascens* var. *aeruginascens* gefärbt. Die eine nahe Verwandtschaft ausdrückende Übergangssituation spiegelt sich auch in der Pigmentausstattung wieder. Bei *Suillus aeruginascens* var. *aeruginascens* aus Europa wurde in geringer Menge Variegatsäure zusammen mit gleichzeitig feststellbaren Spuren von Grevillin B und C bestimmt. In *S. aeruginascens* var. *bresadolae* und *S. grevillei* wurden nur Grevilline und zwar in beiden Fällen Grevillin A, B und C festgestellt. Im Material von *S. serotinus* und *S. grisellus* aus Nordamerika wurden Xerocom- und Variegatsäure, aber keine Grevilline nachgewiesen. Da in Kulturen von Myzelien der Grevillinstoffwechsel von Suilli so umgestimmt werden kann, daß ins Kulturmedium anstelle von sonst im Fruchtkörper gebildeten Grevillinen das Pulvinsäurederivat Xerocomsäure angehäuft wird, sind die auftretenden Pigmentunterschiede in der Reihe *grisellus, serotinus, aeruginascens* var. *aeruginascens* und var. *bresadolae,* sowie *S. grevillei* taxonomisch nicht überzubewerten. Auf der Suche nach einem deutlichen Hiatus innerhalb dieser im großen und ganzen doch recht einheitlichen Verwandtschaft haben die Pigmentstrukturen nicht eindeutig Befriedigendes zu bieten.

Unsere Untersuchungen haben aber die weite Verbreitung von Grevillin D in den Subsectionen *Latiporini* und *Angustiporini* bestätigt. Dieses Pigment kommt in *Suillus*-Arten vor, die Mykorrhizapartner von Kiefernarten sind. Im Falle einer Art (*S.* spec. No 77–126) war *Pseudotsuga menziesii* der Mykorrhizapartner. Die fehlenden Nachweise von Grevillinen im Falle von *S. cothurnatus, luteus, brevipes* und *borealis* dürften in der Konservierungsmethode begründet sein; jedenfalls wurden in europäischen Aufsammlungen von *Suillus luteus* Grevillin D und B nachgewiesen. Grevillin D fehlt in der Sektion *Larigni;* es wird hier durch das isomere Grevillin C ersetzt, falls nicht überhaupt der Stoffwechsel bevorzugt in Richtung der Pulvinsäurederivate verläuft.

Von *Suillus riparius* abgesehen, zeichnen sich die Vertreter der Subsection *Hirtellini* (unter Einschluß des an europäischem Material untersuchten *S. plorans*) durch Akkumulation von Pulvinsäurederivaten und Fehlen von Grevillinen im Fruchtkörper aus. Die Zuordnung von *S. riparius* sollte daher neu überdacht werden.

Ausgehend von den Mykorrhizapartnern und der Pigmentausstattung würde sich eine Gattung *Suillus* im weitesten Sinne (unter Einschluß von *Boletinus* und *Fuscoboletinus*) in drei Gruppen einteilen lassen.

I. Mit Ring am Stiel, Mykorrhizabindung an *Larix, Pseudotsuga* oder *Pinus;* Pigmente Grevillin A, B, C (jedoch kein D) und/oder Pulvinsäurederivate wie Xerocomsäure, Variegatsäure, Variegatorubin: *S. cavipes, S. paluster, S. pictus, S. lakei, S. caerulescens, S. spectabilis, S. grisellus, S. aeruginascens, S. grevillei.*

II. Mykorrhizabindung an *Pinus* (oder *Pseudotsuga*); Pigmente Grevillin D z. T. auch A, B und C; keine Pulvinsäurederivate: *Suillus* Subsect. *Latiporini* und Subsect. *Angustiporini;* S. *riparius.*

III. Ohne Ring am Stiel, Mykorrhizabindung an *Pinus;* Pigmente Pulvinsäurederivate wie Xerocom- und Variegatsäure, keine Grevilline. *Suillus* Subsect. *Hirtellini: S. hirtellus, S. tomentosus, S. variegatus, S. plorans.* Auszuschließen *S. riparius.*

10. Gastroide Vertreter der Boletales

Die Untersuchung der Pigmente dieser Gruppe von Pilzen war ein Hauptanliegen, um die angenommenen phylogenetischen Beziehungen der epigäischen und pileaten *Boletales* zu hypogäisch-gastroiden Formen durch weitere gemeinsame Merkmale zu belegen.

Unzweifelhaft mit den typischen Röhrlingen verbunden ist die Gattung *Gastroboletus* mit normalem Röhrlingshabitus der Fruchtkörper, aber dabei unregelmäßiger, nicht streng geotropisch ausgerichteter Anlage der Röhren, so daß eine aktive Ausschleuderung der Sporen aus den Röhren unterbunden wird. An reifen Fruchtkörpern ist das Hymenophor manchmal nur teilweise über der Erdoberfläche angelegt. Durch tiefe Ausbuchtung des Hymenophors rund um den Stiel wird sein oberer Teil mehr und mehr zur Columella. Die verschiedenen Arten zeigen eine Tendenz zur Verkürzung von Stiel und Columella: *G. scabrosus* 7–10 cm, *G. subalpinus* 2–5 cm, *G. turbinatus* 2–4 cm, *G. imbellus* 3 cm, *G. xerocomoides* 1–2,5 cm, *G. amyloideus* 1–2 cm, *G. suilloides* 0,5–1 cm. Färbung und Verfärbung des Fleisches wie auch unterschiedliche Verfärbung der Zystiden mit KOH weisen darauf hin, daß die Gattung *Gastroboletus* wohl von verschiedenen Gattungen und Unterfamilien typischer Boletaceen abzuleiten und damit wohl heterogen ist; von *Leccinum: G. scabrosus;* von *Suillus: G. suilloides* und *G. imbellus;* von *Xerocomus: G. xerocomoides;* von *Boletus* oder *Boletellus: G. subalpinus* (siehe Smith, Singer 1969 und Thiers, Trappe 1969). Eine eingehende Pigmentanalyse aller bisher bekannten Vertreter würde darüber Klarheit verschaffen. Wir konnten nur *Gastroboletus turbinatus* mit gelbem, bei Verletzung blau verfärbendem Fleisch untersuchen. Hauptpigment ist hier Variegatsäure. Sie ist mit geringen Mengen von Xerocomsäure und Variegatorubin vergesellschaftet. Diese Art zeigt recht schön den Übergang der Sporenform von spindeliger zu ellipsoidischer Gestalt (nach Trappe und Thiers neigen die Sporen mehr und mehr zu ellipsoidischer bis länglich-obovater Gestalt, je westlicher die Fundorte auf dem nordamerikanischen Kontinent liegen) sowie die Verstärkung der Sporenwand auf fast 1 μm. Die hier untersuchte Kollektion wurde uns freundlicherweise von Dr. Trappe von einem Fundplatz in Oregon übermittelt. Nach Habitus, Pigmentausstattung und Tramaaufbau ist

G. turbinatus mit den *Boletoideae* (Thiers & Trappe 1969) oder über die Gattung *Boletellus* mit den *Strobilomycetaceae* (Smith & Singer 1959) in Verbindung zu bringen. Auch hier erweist sich wieder die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen zur verwandtschaftlichen Stellung der „Schlüsselgattung" *Boletellus*.

Das Beispiel einer anderen Gattung, nämlich *Truncocolumella,* hat als hypothetisches Zwischenglied bei der verwandtschaftlichen Verknüpfung von Boleten mit der hypogäischen Gattung *Rhizopogon* bereits Eingang in ein Lehrbuch der Mykologie gefunden (Gäumann 1964), nachdem auch schon Smith und Singer (1959) auf diese Beziehungen hingewiesen hatten. Diese Verwandtschaftsbeziehungen werden durch den für Boletaceen charakteristischen Tramaaufbau, der zwischen *Phylloporus*-Typ und *Boletus*-Typ intermediär ist (Smith & Singer 1959), durch Sporenform und Hymenialzystiden (*T. rubra*) sowie durch die hier erstmals vorgelegte Identifizierung der Pigmente als Variegatsäure, Variegatorubin und Xerocomsäure belegt. Der Nachweis dieser Verbindung fiel bei *T. rubra* deutlicher aus als bei *T. citrina*, wo der Hauptanteil des Farbstoffes aus unbekannten gelben, wasserlöslichen Pigmenten besteht.

Die Columella von *Truncocolumella* kann als ein im Zusammenhang mit der Anpassung an die hypogäische Lebensweise stark verkürzter und in den Fruchtkörper einbezogener Stiel interpretiert werden (Gäumann 1964, S. 394, Abb. 1 nach Zeller 1939).

Im Gegensatz zu den Befunden an *Truncocolumella* und an europäischen Aufsammlungen von *Rhizopogon roseolus* (Steglich et al. 1971) und *R. luteolus* (Besl & Bresinsky 1977) konnten bei *Alpova* sowie bei den Aufsammlungen verschiedener *Rhizopogon*-Arten Nordamerikas keine Pulvinsäurederivate identifiziert werden.

Die Aufklärung möglicher Beziehungen zwischen *Alpova* und *Truncocolumella* wird von der Strukturaufklärung der wasserlöslichen gelben Pigmente abhängen.

Vorliegende Arbeit ist durch die Hilfe einer Vielzahl von Personen und Institutionen ermöglicht worden. Die Forschungsreise in die USA (Bresinsky) wurde durch Beihilfen der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Freunde der Universität Regensburg großzügig unterstützt. In den Vereinigten Staaten wurde mir wesentliche Hilfe durch Dr. A. H. Smith, Dr. H. Thiers und Dr. J. Trappe, sowie durch Dr. S. Chilton, Dr. W. G. Cibula, B. Daniels, Dr. J. W. Kimbrough, W. Litten, M. Pearsall, Dr. R. H. Petersen, Dr. E. Stewart zuteil. Dr. R. Singer unterstütze uns durch Übermittlung von Untersuchungsmaterial und durch seine Ermutigung, derartige Studien durchzuführen. Ohne die spontane Hilfsbereitschaft so vieler Kollegen und Freunde in Nordamerika wäre kaum das Untersuchungsmaterial in der angestrebten Reichhaltigkeit zusammengetragen worden. Die Untersuchungen sind im Spannungsfeld von zwei bedeutenden Schulen (Smith und Thiers einerseits; Singer andererseits) durchgeführt worden. Wir haben uns bemüht, die überaus sorgfältigen wie gewichtigen Studien beider Schulen vorurteilsfrei als Diskussionsgrundlage für die Erkenntnis verwandtschaftlicher Zusammenhänge zu nehmen. Wir bitten um Nachsicht dafür, daß unsere Untersuchungen nicht eindeutig stets eine Richtung unterstützen und vielfach eigentlich zeigen, daß die Kenntnis weiterer Merkmale die verwandtschaftlichen Beziehungen in einem komplizierteren Lichte, als bisher angenommen, erscheinen lassen. Die Vernetzung von Merkmalen in unterschiedlicher Kombination in den verschiedenen Sippen und Taxa macht die Aufgabe, in Übereinstimmung mit der Phylogenie zu klassifizieren, schwierig. Wir hoffen, daß diejenigen, die uns unterstützt haben, von den Resultaten nicht zu enttäuscht sind. Unseren Dank für die gewährte Hilfe dürfen wir mit der Bitte um weitere Unterstützung verbinden.
Schließlich haben wir Prof. Dr. W. Steglich für die Teilnahme an einigen der Sammelfahrten, sowie für Anregungen und Hilfe sehr herzlich zu danken.

Literatur

ARX, J. A. v. (1967) – Pilzkunde, Cramer, Lehre.

BESL, H., A. BRESINSKY, W. STEGLICH & K. ZIPFEL (1973) – Über Gyrocyanin, das blauende Prinzip des Kornblumenröhrlings (*Gyroporus cyanescens*), und eine oxidative Ringverengung des Atromentins. Chem. Ber. 106: 3223–3229.

– & A. BRESINSKY (1977) – Notizen über Vorkommen und systematische Bewertung von Pigmenten in Höheren Pilzen (2). Z. Pilzkd. 43: 311–322.

BRESINSKY, A. & A. RENNSCHMID (1971) – Pigmentmerkmale, Organisationsstufen und systematische Gruppen bei Höheren Pilzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84: 313–329.

– H. BESL & W. STEGLICH (1974) – Gyroporin und Atromentinsäure aus Leccinum-aurantiacum-Kulturen. Phytochemistry 13: 271–272.

COKER, W. C. C. & A. H. BEERS (1943) – The Boleti of North Carolina. Nachdruck. Dover, New York.

EDWARDS, R. L. (1977) – Methylvariegatate from the fungus *Hygrophoropsis aurantiaca* (Wulfen ex Fr.). J. Chem. Res. (S), 276.

– & G. C. ELSWORTHY (1967) – The phenolic consituents of *Boletus (Leccinum) scaber*. J. Chem. Soc. (C), 410–411.

– & M. GILL (1973) – 3′, 4′, 4-Trihydroxypulvinone, thelephoric acid, and novel pyrandione and furanone pigments from *Suillus grevillei* (Klotsch) Sing. [*Boletus elegans* (Schum. per Fries)]. J. Chem. Soc. Perkin Trans. I, 1921–1929.

– & M. GILL (1975) – 3-(3,4-Dihydroxyphenyl-)-2,7,8-trihydroxydibenzofuran-1,4-dione, a precursor of Thelephoric acid from the fungus *Suillus grevillei* (Klotsch) Sing. [*Boletus elegans* (Schum. per Fries)]. J. Chem. Soc. Perkin Trans. I, 351–354.

GÄUMANN, E. (1964) – Die Pilze. 2. Aufl., Birkhäuser, Basel u. Stuttgart.

GAYLORD, M. C. & L. R. BRADY (1971) – Comparison of pigments in carpophores and saprophytic cultures of *Paxillus panuoides* and *Paxillus atrotomentosus*. J. Pharm. Sci. 60: 1503–1508.

KORNERUP, A. & J. H. WANSCHER (1967) – Methuen Handbook of Colour. 2. Aufl., Methuen, London.

LOCQUIN, M. (1957) – Chromotaxia, Paris.

MASSOW, F. v. & D. HUBER (1977) – Ein neues System zur Identifizierung mittelpolarer bis lipophiler *Boletales*-Pigmente. J. Chromatogr. 138: 232–237.

SINGER, R. (1964) – Boletes and related groups in South America. VI. The families *Paxillaceae, Gomphidiaceae, Boletaceae* and *Strobilomycetaceae*. Nova Hedwigia 7: 93–132.

– (1965) – Die Röhrlinge 1, in „Die Pilze Mitteleuropas 5". Klinkhardt, Bad Heilbrunn.

– (1975) – The *Agaricales* in Modern Taxonomy, 3. Aufl., Cramer, Vaduz.

– (1977) – The *Boletineae* of Florida. Nachdruck der Originalausgabe 1945–1946 in Bibliotheca Mycologica 58. Cramer, Vaduz.

– (1978) – Notes on Bolete Taxonomy – 2. Persoonia 9: 421–438.

SNELL, W. H. & E. A. DICK (1970) – The Boleti of Northeastern North America. Cramer, Lehre.

SMITH, A. H. & R. SINGER (1959) – Studies on Secotiaceous Fungi 4, *Gastroboletus, Truncocolumella, Chamonixia*. Brittonia 11: 205–223.

– & H. THIERS (1964) – A Contribution toward a Monograph of North American Species of *Suillus*. Ann Arbor.

– & H. THIERS (1968) – Notes on Boletes 1. Mycologia 60: 943–954.

– & H. THIERS (1971) – The Boletes of Michigan. The University of Michigan Press. Ann Arbor.

STEGLICH, W. (1975) – Pilzfarbstoffe. Chemie in unserer Zeit 9: 117–123.

– F. ESSER (1973) – L-3,4-Dihydroxy-phenylalanin aus *Strobilomyces floccopus*. Phytochemistry 12: 1817.

– W. FURTNER & A. PROX (1968) – Neue Pulvinsäure-Derivate aus *Xerocomus chrysenteron* (Bull. ex St. Amans) Quél. und Untersuchungen zur Frage des Vorkommens von Anthrachinonpigmenten bei Boletaceen. Z. Naturforsch. 23b: 1044–1050.

– I. PILS & A. BRESINSKY (1971) – Nachweis und chemotaxonomische Bedeutung von Pulvinsäuren in *Rhizopogon (Gasteromycetes)*. Z. Naturforsch. 26b: 376–377.

– A. THILMANN, H. BESL & A. BRESINSKY (1977) – 2.5-Diarylcyclopentan-1.3-dione aus *Chamonixia caespitosa (Basidiomycetes)*. Z. Naturforsch. 32c: 46–48.

THIERS, H. D. (1975) – California Mushrooms – A Field Guide to the Boletes. Hafner, New York, London.

– & J. M. TRAPPE (1969) – Studies in the Genus *Gastroboletus*. Brittonia 21: 244–254.

THOMSON, R. H. (1971) – Naturally occurring quinones. Academic Press, London and New York.

Tab. 1: Übersicht der nachgewiesenen Pigmente. Pilze geordnet nach dem System von SINGER

	keine bekannten Pigmente	Atromentinsäure	Xerocomsäure	Variegatsäure	Variegatsäure-methylester	Variegatorubin	Gyroporin	Grevillin A	Grevillin B	Grevillin C	Grevillin D	Anhydrogrevillin D	Sonstige Pigmente
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Paxillaceae:													
Hygrophoropsis aurantiaca				+	+	+							a
Paxillus involutus													b
Omphalotus illudens							+						c
Gomphidiaceae:													
Gomphidius glutinosus		+	+										d
Gomphidius subroseus			+	+	+	(+)							
Chroogomphus rutilus			+										e
Chroogomphus tomentosus			+										e
Boletaceae:													
Gyroporus purpurinus	-												
Gyroporus subalbellus	-												
Gyroporus cf. *castaneus*	-												
Phaeogyroporus cf. *tropicus*			(+)	(+)		(+)							
Gyrodon merulioides				+		+							
Boletinus cavipes			+										
Boletinus paluster			+	+		+							
Suillus Sect. Solidipedes:													
Suillus pictus				+	+	+							
Suillus lakei				+		(+)			+	+			
Suillus caerulescens	-												
Suillus spectabilis			+	+	+	+							
Suillus Sect.Larigni:													
Suillus grisellus			+	+	+	+							
Suillus serotinus			+	+		+	+						
Suillus grevillei									+	+			
Suillus Sect. Suillus, Subsect.Latiporini:													
Suillus punctatipes								+	+	+	+	+	
Suillus americanus									+	+	+	+	
Suillus Sect.Suillus, Subsect.Angustiporini:													
Suillus spec. No 77-126									+	+	+		
Suillus granulatus									+	+	+	+	
Suillus cothurnatus	-												
Suillus luteus	-												
Suillus acidus											+	+	
Suillus brevipes									+		+	+	
Suillus borealis	-												
Suillus albidipes											+		
Suillus pseudobrevipes											+		
Suillus Sect.Suillus, Subsect.Hirtellini:													
Suillus hirtellus ssp. *thermophilus*			+	+	+	+							
Suillus tomentosus			+	+	+	+							

a = 3-O-Methylvariegatsäure mit Methylester und Rubin;
b = Involutin, c = Thelephorsäure; d = Gomphidsäure; e = Bovichinone
( ) = nur in Spuren vorhanden

	0 keine bekannten Pigmente	1 Atromentinsäure	2 Xerocomsäure	3 Variegatsäure	4 Variegatsäure-methylester	5 Variegatorubin	6 Gyroporin	7 Grevillin A	8 Grevillin B	9 Grevillin C	10 Grevillin D	11 Anhydrogrevillin D	12 Sonstige Pigmente
Suillus riparius											+	+	
Phylloporus rhodoxanthus				+	+	(+)							
Phylloporus boletinoides	-												
Phylloporus manausensis	-												
Xerocomus illudens ssp. *xanthomycelinus*			+	+	+	+							
Xerocomus chrysenteron				+	+	+							
Chalciporus piperatus			+	+	+	+							
Chalciporus rubinellus						+							
Chalciporus cf. *pseudorubinellus*			+	+		+							
Pulveroboletus, Sect. Sulphurei:													
Pulveroboletus hemichrysus			+	+	+	+							
Pulveroboletus, Sect. Auripori:													
Pulveroboletus auriporus			+	+	+	+							
Boletus, Sect. Boletus:													
Boletus edulis				+									
Boletus fibrillosus			+	+									
Boletus separans													
Boletus spec. No 77-42				+	+	+							
Boletus gertrudiae			+	+	+								
Boletus, Sect. Grisei:													
Boletus griseus	-												
Boletus, Sect. Calopodes:													
Boletus pallidus			+	+	+	(+)							
Boletus, Sect. Appendiculati:													
Boletus auripes			(+)	+	(+)	(+)							
Boletus ornatipes	-												
Boletus, Sect. Subpruinosi:													
Boletus pulverulentus			(+)	+	(+)	+							
Boletus rubellus ssp. *dumetorum*			+	+	+	+							
Boletus fraternus				+	+	+							
Boletus cf. *bicolor*				+		+							
Boletus, Sect. Luridi:													
Boletus luridus			+	+	+	+							
Boletus spec. No 77-55			(+)	+	+	+							
Boletus erythropus		+	(+)	+		(+)							
Boletus rubricitrinus			+	+	+	+							
Boletus miniatoolivaceus			+	+	+	+							
Boletus frostii ssp. *floridanus*			+	+	+	+							
Xanthoconium affine	-												
Tylopilus plumbeoviolaceus							(+)						
Leccinum, Sect. Luteoscabra:													
Leccinum rubropunctum			+	+	+	+							
Leccinum subglabripes ssp. *corrugis*			+	+	+	(+)							
Leccinum rugosiceps	-												
Leccinum spec. No 77-42 u. 77-60							+						
Leccinum, Sect. Leccinum, Subsect. Pseudoscabra													
Leccinum cf. *oxydabile*							+						

c = Thelephorsäure

( ) = nur in Spuren vorhanden

	0 keine bekannten Pigmente	1 Atromentinsäure	2 Xerocomsäure	3 Variegatsäure	4 Variegatsäure-methylester	5 Variegatorubin	6 Gyroporin	7 Grevillin A	8 Grevillin B	9 Grevillin C	10 Grevillin D	11 Anhydrogrevillin D	12 Sonstige Pigmente
Leccinum, Sect. Leccinum, Subsect. Leccinum													
Leccinum scabrum							+						
Leccinum insigne	-												
Leccinum aurantiacum	-												
Leccinum, Sect. Roseoscabra													
Leccinum chromapes													f
Leccinum, Sect. Eximia:													
Leccinum eximium							(+)						g
Strobilomycetaceae:													
Porphyrellus, Sect. Porphyrellus:													
Porphyrellus fumosipes	-												
Porphyrellus, Sect. Graciles:													
Porphyrellus subflavidus	-												
Porphyrellus gracilis	-												
Boletellus, Sect. Boletellus:													
Boletellus ananas				+	+	+							
Boletellus, Sect. Mirabiles:													
Boletellus mirabilis		+	+	+	+	+							
Boletellus, Sect. Chrysenteroidei:													
Boletellus zelleri				+		+							
Boletellus, Sect. Dictyopodes													
Boletellus russellii			+	+	+	+							
Gastroide Boletales:													
Gastroboletus turbinatus			+	+	+	+							
Truncocolumella citrina				+		+							h
Truncocolumella rubra			+	+		+							
Alpova diplophloeus	-												
Alpova cinnamomea	-												
Rhizopogon colossus													c
Rhizopogon idahoensis	-												
Rhizopogon hawkeri													c
Rhizopogon occidentalis	-												
Rhizopogon ochraceorubens	-												
Rhizopogon parksii													(c)
Rhizopogon parksii var. *proximutabilis* Hasford ined.	-												
Rhizopogon cf. *rubescens*	-												
Rhizopogon subareolatus													(c)
Rhizopogon vulgaris	-												
Aphyllophorale Organisationsstufe:													
Coniophora puteana (Fruchtkörper !)	-												

f = der Xerocomsäure verwandte Verbindung unbekannter Struktur
g = Atromentin; h = viel wasserlösliche Pigmente; c = Thelephorsäure
( ) = nur in Spuren vorhanden

Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der **DGfM**.

www.dgfm-ev.de

Über Zobodat werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
  Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
  (Name der Heftreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
  Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
  Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz (CC BY-ND 4.0).

- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die vollständigen Lizenzbedingungen, wovon eine offizielle deutsche Übersetzung existiert. Freigebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: 45_1979

Autor(en)/Author(s): Bresinsky Andreas, Besl Helmut

Artikel/Article: Notizen über Vorkommen und systematische Bewertung von Pigmenten in Höheren Pilzen (3) - Untersuchungen an Boletales aus Amerika 247-264