

Chemosystematik der Coniophoraceae

H. BESL, A. BRESINSKY und A. KÄMMERER

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

Eingegangen am 28.5.1986

Besl, H., Bresinsky, A. & A. Kämmerer (1986): Chemosystematics of the *Coniophoraceae*. Z. Mykol. 52 (2): 277–286.

Key Words: Phylogeny, chemosystematics, pigments, *Boletales*, *Coniophoraceae*, *Paxillaceae*.

Abstract: 13 species of the family *Coniophoraceae* (4 genera: *Coniophora*, *Jaapia*, *Leucogyrophana*, *Serpula*) are characterized by the pigments they produce and by the type of wood decay they cause. Both the pigments and the wood decay indicate a close relationship with the family *Paxillaceae*. As a result the incorporation of the *Coniophoraceae* into the *Boletales* is supported. The consequence of this relationship for the phylogenetic origin of the *Boletales* is discussed.

Zusammenfassung: 13 Arten von insgesamt 4 Gattungen der *Coniophoraceae* (*Coniophora*, *Jaapia*, *Leucogyrophana*, *Serpula*) wurden auf ihre Pigmentproduktion und ihren Holzabbautypus hin untersucht. Dabei ergaben sich auffällige Parallelen zur Familie der *Paxillaceae*, was die Eingliederung der Coniophoraceen in die Ordnung *Boletales* bestätigt. Die Bedeutung der Ergebnisse für die Kenntnis der phylogenetischen Herkunft dieser Ordnung wird diskutiert.

Neuere Bearbeitungen der Basidiomyceten-Ordnung der *Boletales* umfassen diese meist im klassischen Sinn als Zusammenschluß der Familien *Paxillaceae*, *Boletaceae* s. l. und *Gomphidiaceae* (Arpin & Kühner 1977, Pegler & Young 1981, Singer 1981). Dabei ist es unbedeutend, ob dieser Verwandtschaftskreis als Ordnung oder als Unterordnung *Boletineae*, wie bei Singer, verstanden wird. Dagegen schließt Jülich (1982) in seiner umfangreichen Übersicht des Systems der gesamten Basidiomyceten noch weitere Familien, darunter die *Coniophoraceae*, in die Verwandtschaft der Röhrlinge mit ein.

Die Idee, die meist gelb- bis braunsporigen, corticioiden bis merulioiden Coniophoraceen den *Boletales* anzuschließen, ist nicht neu. Sowohl Kühner (1948), als auch Langé & Hansen (1954) stellten eine Beziehung zwischen *Paxillus* und den *Aphyllophorales*, insbesondere den braunsporigen Meruliaceen (heute Gattung *Serpula*) fest. Die Gattung *Meiorganum*, von Heim (1965, 1965a) noch als Bindeglied zwischen den Röhrlingen und den Porlingen verstanden, besitzt nach Ansicht Corners (1971) ein Hymenophor, das ähnlich dem merulioider Pilze aufgebaut ist und damit von den Röhrlingen zu den Coniophoraceen vermittelt. Zusätzlich gelang es Bresinsky (1973, 1974), in Kulturen von *Coniophora puteana* und von *Serpula lacrymans* Hydroxypulvinsäuren nachzuweisen, genau jene Pigmente, die als charakteristisch für die *Boletales* angesehen werden. Neuerdings konnten noch Nilsson & Ginn (1979) bei den Coniophoraceen einen besonderen Braunfäuletyp finden, der auch bei einigen Vertretern der *Paxillaceae* auftrat,

was ein weiteres Argument für die enge Beziehung dieser beiden Familien darstellt. Allgemein gesehen unterstützen diese Befunde das Konzept von Oberwinkler (1977: 71), wonach Sippen im Rang von Ordnungen mehrere Fruchtkörper-Organisationsstufen übergreifen.

Trotz der genannten Hinweise für einen Anschluß der Coniophoraceen an die *Boletales* gibt es auch ablehnende (z. B. Singer 1975: 687) oder vorsichtig-kritische Stimmen (z. B. Oberwinkler 1977: 93). In anderen Fällen wird diese Angliederung zwar voll akzeptiert, dafür jedoch die enge Beziehung der *Coniophoraceae* zu den *Paxillaceae* verworfen. So vermutet Jülich (1982: 68) in den Coniophoraceen einen Seitenweg der Entwicklungslinie von den Boletaceen zu den Rhizopogonaceen.

Durch die Untersuchung der Inhaltsstoffe einer ganzen Reihe von Mycelkulturen von Vertretern der *Coniophoraceae*, die uns größtenteils Prof. Ginn, Ottawa, freundlicherweise überlassen hat, und durch chemotaxonomischen Vergleich vor allem mit den Paxillaceen haben wir versucht, die Beziehung zwischen diesen beiden Familien weiter zu untermauern. Zugleich erhofften wir uns, etwas Licht in die phylogenetische Herkunft der *Boletales* bringen zu können.

Material und Methoden

Herkunft der Kulturstämme:

Coniophora arida (Fr.) Karst. var. *arida*: Nr. 373: Bayern 1980; Nr. 400: Ontario, Kanada, 1970 – *Coniophora arida* var. *suffocata* (Peck) Ginns: Nr. 422, Bayern, 1981 – *Coniophora marmorata* Desm.: Nr. 411: England, 1980 – *Coniophora olivacea* (Pers.) Karst.: Nr. 402: British Columbia, Kanada, 1971; Nr. 405: Quebec, Kanada, 1976 – *Coniophora puteana* (Fr.) Karst.: Nr. 350: Bayern, 1980; Nr. 398: Quebec, Kanada, 1969; Nr. 410: British Columbia, Kanada, 1971 – *Jaapia argillacea* Bres.: Nr. 425: Schweden 1981; Nr. 564: CBS 252.74 – *Leucogyrophana arizonica* Ginns: Nr. 399: New York, USA, 1959; Nr. 404: New York, USA, 1963 – *Leucogyrophana mollusca* (Fr.) Pouz.: Nr. 408: British Columbia, Kanada, 1971; Nr. 447: Bayern, 1983 – *Leucogyrophana olivascens* (Berk. & Curtis) Ginns & Weresub: Nr. 397: Maryland, USA, 1957; Nr. 409: Maryland, USA, 1960 – *Leucogyrophana pinastri* (Fr.) Ginns & Weresub: Nr. 403: Ontario, Kanada, 1955; Nr. 412: Quebec, Kanada, 1973 – *Leucogyrophana romellii* Ginns: Nr. 401: New York, USA, 1965 – *Serpula incrassata* (Berk. & Curtis) Donk: Nr. 406: British Columbia, Kanada, 1976; Nr. 413: British Columbia, Kanada, 1957 – *Serpula himantioides* (Fr.) Karst.: Nr. 555: Bayern, 1985 – *Serpula lacrymans* (Wulf.: Fr.) Karst.: Nr. 389: Bayern, 1981; Nr. 521: Bayern, 1985.

Herkunft der untersuchten Pilzfruchtkörper (Belege im Herbarium des Instituts für Botanik der Universität Regensburg): *Coniophora puteana*: Nr. 167/80, Bayern, Zwieselerwaldhaus, MTB 6945, 15.10.80 – *Serpula himantioides*: Nr. 212/85, Bayern, Frath bei Gotteszell, MTB 7043, 13.10.85 – *Serpula lacrymans*: Nr. 12/85, Bayern, Regensburg, MTB 6938, 7.8.85.

Kulturmethode:

Die Stammhaltung erfolgte bei 4 °C und Dunkelheit auf Mb-Nährmedium (Moser 1959). Zur Gewinnung größerer Pigmentmengen wurden die jeweiligen Pilzstämme in Petrischalen mit Mb-Festmedium vermehrt und anschließend hiermit 1-l-Erlenmeyerkolben mit je 250 ml Mb-Flüssigmedium und Watte als Unterlage beimpft und je nach Pigmentproduktion unterschiedlich lange bei Raumtemperatur und natürlichem Hell-Dunkel-Wechsel inkubiert. Bei sehr geringer Farbstoffproduktion wurde in weiteren Ansätzen dem Kulturmedium 1 mMol N-Cetyl-N,N,N-trimethylammoniumbromid pro 1000 ml zugefügt.

Isolierung der Pigmente:

Diese erfolgte weitgehend nach der kürzlich beschriebenen Methode (Kämmerer & al. 1985). Zur Identifizierung wurden die erhaltenen Pigmente mit authentischen Substanzen cochromatographiert, die Farbreaktionen miteinander verglichen bzw. teilweise Massen- und ¹H-NMR-Spektren angefertigt.

Untersuchung des Fäuletyps:

Hierzu verwendeten wir den Abbau von Cellophan-Folie nach D a n n i n g e r & al. (1979), bzw. den Bavendamm-Test auf extrazelluläre Laccase (siehe N o b l e s 1965).

Ergebnisse

Die Pigmentfunde in den einzelnen Pilzarten werden im folgenden nach Gattungen getrennt zusammengestellt, wobei auch bisherige Literaturangaben mit angeführt sind. Soweit nicht anders angegeben, handelt es sich dabei stets um in Mycelkultur gebildete Pigmente.

C o n i o p h o r a :

- C. arida* var. *arida*: Xerocomsäure
- C. arida* var. *suffocata*: Xerocomsäure (B r i g g s & al. 1975)
- C. marmorata*: Xerocomsäure
- C. olivacea*: Xerocomsäure
- C. puteana*: Atromentinsäure, Xerocomsäure, Variegatsäure, Variegatorubin (B r e s i n s k y 1974, B e s l & B r e s i n s k y 1977)
- C. tomentella* Falck: Xerocomsäure (B r i g g s & al. 1975)

Die Mycelien der *Coniophora*-Arten produzieren unter den angegebenen Kulturbedingungen ebenso vor allem Xerocomsäure, wie auch die überwiegende Mehrheit der *Boletales*-Mycelien. In ihren Fruchtkörpern bilden die Pilze der Gattung *Coniophora* nur sehr wenig extrahierbare Pigmente, so daß die meist nur geringen zur Verfügung stehenden Fruchtkörpermengen für einen exakten Nachweis der Farbstoffe nicht ausreichen. Nur in einem Fall konnte von uns Variegatsäure (in Fruchtkörpern von *C. puteana*) nachgewiesen werden.

J a a p i a

Der einzige untersuchte Vertreter dieser Gattung, *Jaapia argillacea*, bleibt in Mycelkultur farblos; auch durch Anreicherungsverfahren konnten keinerlei Pigmentspuren nachgewiesen werden.

L e u c o g y r o p h a n a

- L. arizonica*: spurenweise Xerocomsäure neben einem gelben, polaren Hauptpigment unbekannter Struktur
- L. mollusca*: Atromentin-, Xerocom-, Variegatsäure, Variegatsäuremethylester, Methylvariegatsäure und deren Methylester
- L. olivascens*: Atromentin-, Xerocom- und Variegatsäure, Atromentin und mehrere Flavo- und Spiromentine
- L. pinastris*: Atromentin-, Xerocom- und Variegatsäure, Chamonixin, Involutin
- L. romellii*: Atromentin- und Xerocomsäure

Die Gattung *Leucogyrophana* besitzt als durchgehendes Merkmal die Fähigkeit zur Bildung von Pulvinsäuren. Darüber hinaus bringen die weiteren Pigmente eine auffällige Heterogenität in diese Pilzgruppe, die soweit geht, daß die einzelnen Arten schon durch einfachen Vergleich ihrer Pigmentzusammensetzung identifiziert werden können. So fallen im Dünnschichtchromatogramm von *L. olivascens* die gelbbraunen bzw. violetten Flavo- und Spiromentine auf, wie sie in ähnlicher Weise für die Kulturen von *Paxillus panuoides* charakteristisch sind (H e r r m a n n & al., in Vorber.). Das Cyclopentan-

Derivat Involutin in *L. pinastri* dürfte abgesehen vom Mycel auch in den Fruchtkörpern gebildet werden, da diese sich nach G i n n s (1978) bei Verletzungen braun verfärben, ebenso wie dies auch bei *Paxillus involutus* zu beobachten ist. *L. mollusca* zeichnet sich durch methylierte Variegatsäuren aus, die auch in gleicher Kombination in *Hygrophoropsis aurantiaca* auftreten.

Serpula

S. himantioides: Xerocom-, Variegatsäure, Variegatorubin

S. incrassata: in Kulturen mit Zusatz von N-Cetyl-N,N,N-trimethylammoniumbromid: Xerocomsäure

S. lacrymans: Atromentin-, Xerocom- und Variegatsäure (B r e s i n s k y 1973), Isoxerocomsäure, deren Rubin und Methylether (unveröff.)

Nachdem bereits K ü h l w e i n (1957) auf die Produktion eines gelben Pigmentes bei Mycelien einiger Coniophoraceen (*S. lacrymans*, *S. himantioides*, *L. pinastri*) und die damit verbundene antibiotische Wirkung hingewiesen hatte, konnte B r e s i n s k y (1973) in den Kulturen des Hausschwamms, *S. lacrymans*, erstmalig Pulvinsäuren nachweisen. Interessant ist in diesem Zusammenhang noch das Auftreten von Isoxerocomsäure, die sehr selten vorkommt und hier erstmalig zweifelsfrei in der Natur festgestellt werden konnte. Bei der Extraktion frischer Fruchtkörper von *S. lacrymans* fällt (neben geringeren Mengen der auch im Mycel gefundenen Atromentin-, Xerocom- und Variegatsäure) als Hauptpigment eine gelbe Verbindung auf, die auch noch aus Fruchtkörpern der chilenischen Art *Paxillus statuum* (Speg.) Horak (G a r r i d o, unveröff.) isoliert werden konnte. Spektroskopische Untersuchungen und die Synthese (B e s l & al., in Vorbereitung.) zeigten, daß es sich bei diesem Pigment um die bereits aus *Polyporus tumulosus* Cooke (C r o w d e n 1967) bekannte 2,4,5-Trihydroxyphenylglyoxylsäure handelt. Da dieser Farbstoff in beiden Fällen nicht in Mycelkultur gebildet wird, liegen hiermit weitere Fälle vor, bei denen die Biosynthese von Inhaltsstoffen im Fruchtkörper und im Mycel verschiedene Wege beschreitet.

Diskussion

A. Systematische Bedeutung der Boletales-Pigmente

In den Vertretern der *Boletales* in der traditionellen Umgrenzung, also den *Paxillaceae*, *Boletaceae* und *Gomphidiaceae*, wurden in großer Regelmäßigkeit Hydroxypulvinsäuren bzw. hierzu biosynthetisch nah verwandte Verbindungen nachgewiesen. Da außerhalb dieser Pilzfamilien, von wenigen Ausnahmen abgesehen, keine der erwähnten Pigmente gefunden wurden, ist es wohl berechtigt, von einer für diese Ordnung charakteristischen Pigmentgruppe zu sprechen. Dem Einwand S i n g e r s (1981: 273), daß von Pilzen außerhalb der *Boletineae* bisher nur sehr wenig „negative“ Nachweise dieser Inhaltsstoffe veröffentlicht worden seien, ist entgegenzuhalten, daß es in der Chemotaxonomie und Naturstoffchemie nicht üblich und auch fast nicht möglich ist, für jede untersuchte Pilzart alle nicht nachgewiesenen Substanzen aufzuzählen. Man kann vielmehr davon ausgehen, daß in den vielen bisher pigmentchemisch bearbeiteten Pilzarten immer dann Pulvinsäuren und deren Derivate fehlen, wenn nicht ausdrücklich deren positiver Nachweis angeführt worden ist. Allein in unserem Labor werden seit ca. 15 Jahren in großem Umfang pigmentierte Pilzfruchtkörper einem entsprechenden Screening unterworfen.

Wie jedes andere Merkmal, so muß auch das Pigmentmerkmal erst eingehend auf seine Verwendbarkeit für systematische Zwecke hin überprüft werden. In keinem Fall ist es ge-

rechtfertigt, allein auf Grund des Vorkommens eines der typischen *Boletales*-Pigmente einen Pilz in diese Ordnung zu überführen. Jeder einzelne derartige Pigmentfund außerhalb der klassischen *Boletales* ist genauestens zu überprüfen. Nur bei weiteren, vom chemischen Merkmal unabhängigen Indizien kann der jeweilige Pilz in diese Ordnung gestellt werden. Einige derartige Fälle sind von K ä m m e r e r & al. (1985) zusammengestellt worden (*Coniophoraceae*, *Rhizopogon*, *Chamonixia*, *Omphalotaceae*, *Thelephorales*, *Albatrellus*). Hiervon können die ersten vier Taxa problemlos den *Boletales* zugeordnet werden. Während für die *Thelephorales* immerhin noch ein gemeinsamer Ursprung mit den *Boletales* denkbar ist, gibt es für die Gattung *Albatrellus* noch keine guten zusätzlichen Hinweise für eine Verwandtschaft mit dieser Ordnung. In jüngster Zeit sind noch die *Sclerodermatales* mit den Gattungen *Scleroderma* und *Pisolithus* in die Reihe der Pilze mit *Boletales*-Pigmenten gestoßen. In ihnen wurde das Pigment Norbadion A nachgewiesen (Gill & Lally 1985), das ein Jahr früher bereits aus Huthäuten von Maronen-Röhrlingen (Steffan & Steglich 1984) isoliert werden konnte.

B. Die *Coniophoraceae* als Familie der *Boletales*

Betrachtet man zusammenfassend die oben angeführten Pigmentfunde, so zeigt es sich, abgesehen von einem „Albino“ (*Jaapia argillacea*), daß innerhalb der *Coniophoraceae* neben der durchgehend vorhandenen Xerocomsäure noch weitere biosynthetisch miteinander verwandte Strukturtypen auftreten. Mit einer ganzen Reihe anderer Argumente dürfte damit die von Bresinsky (1973) vorgeschlagene und von Jülich (1982) durchgeführte Eingliederung der *Coniophoraceae* in die *Boletales* genügend abgesichert sein. Zu den weiteren hierfür sprechenden Merkmalen gehören vor allem die Eigentümlichkeiten der Basidiosporen (siehe Lange & Hansen 1954, Ginns & Kokko 1976, Ginns 1982) und der besondere Braunfäuletyp (Nilsson & Ginns 1979, Danninger & al. 1979), auf den wir in Kapitel D noch kurz eingehen werden. Erwähnenswert ist wohl auch die Beobachtung aus Nordamerika, wo Käfer der Gattung *Eucinetus* (Fam. *Eucinetidae*) an *Coniophora olivacea* leben und andererseits auch typisch für Kremplinge und Röhrlinge sind (Brunns 1983, Wheeler & Hoebecke 1984).

C. Ursprüngliche und abgeleitete Vertreter der *Coniophoraceae*

Daß einfache Hydroxypulvinsäuren (Atromentin-, Xerocom-, Variegatsäure) in nahezu allen Gattungen der *Boletales* auftreten, legt die Vermutung nahe, daß die Fähigkeit zur Biosynthese dieser Pigmente in der Phylogenie dieser Pilzgruppe schon sehr früh entwickelt wurde. Damit könnten Pilze, die nur diese Pulvinsäuren bilden, ein gleichzeitiges Auftreten weiterer primitiver Merkmale vorausgesetzt, als relativ ursprünglich angesehen werden. Eine derartige Kombination ursprünglicher Merkmale haben wir bei der Gattung *Coniophora* vorliegen: Pulvinsäuren als alleinige Pigmente, Vorkommen von Wirtelschnallen und einfacher Fruchtkörpertyp ohne ausgeprägtes Hymenophor (Monografie dieser Gattung: Ginns 1982). Läßt man damit die Gattung *Coniophora* als ursprünglich gelten, so sind die Vertreter von *Leucogyrophana* und auch von *Serpula* deutlich höher entwickelt. Hier läuft eine wesentlich größere Vielfalt an produzierten Pigmenten parallel mit dem Ausbleiben von Wirtelschnallen und einer Ausbildung eines höher entwickelten Hymenophortyps. Ob dabei die auffällige Inhomogenität bezüglich der Pigmentierung ein Ausdruck eines polyphyletischen Charakters ist, wird im folgenden Kapitel zu diskutieren sein.

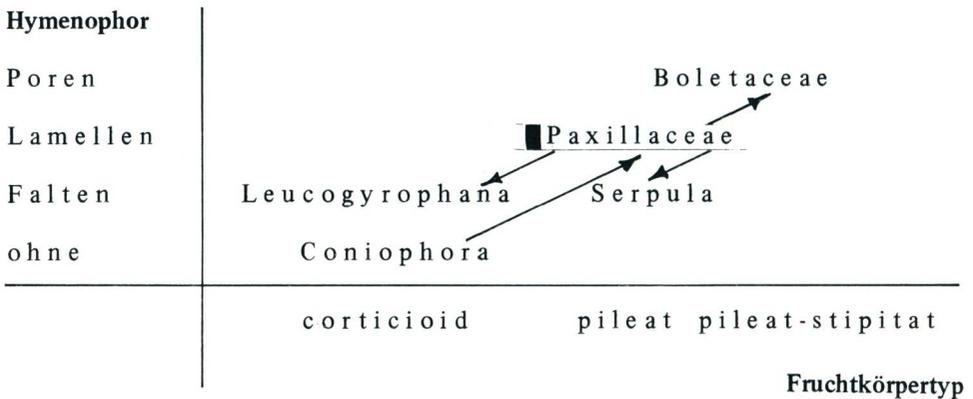
D. Beziehungen *Coniophoraceae* – *Paxillaceae*

Vergleicht man die Merkmale der *Coniophoraceae* mit denen der anderen Familien der

Boletales, so ist eine große Affinität zu den Paxillaceen auffällig. Neben den schon bekannten Sporenmerkmalen sind in unserer Untersuchung mehrere Fälle von übereinstimmender Pigmentproduktion zwischen Arten der Gattung *Leucogyrophana* bzw. *Serpula* und solchen der *Paxillaceae* aufgetreten. Die wichtigsten derartigen Artenpaare sind:

- L. olivascens* – *Paxillus panuoides* (Bildung von Pulvinsäuren sowie von Atromentin bzw. Flavo- und Spiromentinen)
- L. mollusca* – *Hygrophoropsis aurantiaca* (Pulvinsäuren und deren O-Methyl-Derivate)
- L. pinastri* – *Paxillus involutus* bzw. *Gyrodon lividus* (Pulvinsäuren und farblose Cyclopentenone)
- Serpula lacrymans* – *Paxillus statuum* (Fruchtkörper bilden neben Pulvinsäuren das Pigment 2,4,5-Trihydroxyphenylglyoxylsäure)

Diese vier entdeckten Parallelbeziehungen (besonders ausgeprägt bei den beiden ersten Paaren) sprechen für eine sehr enge Verwandtschaft dieser beiden Familien. Will man nicht beide Familien vereinigen, so ist doch entweder *Leucogyrophana* (und damit die Coniophoraceen!) oder die Paxillaceen als polyphyletisch zu betrachten, je nach postulierter Entwicklungsrichtung. Sie wären dann als Formgruppen zu verstehen. Die uns derzeit am plausibelsten erscheinende Möglichkeit für die Erklärung dieser auffälligen Ähnlichkeiten ist im folgenden Schema dargestellt:



Dabei nehmen wir an, daß die Biosynthesewege zu den in den Gattungen *Leucogyrophana* und *Serpula* vorhandenen Pigmenten während der Entwicklung von *Coniophora*-ähnlichen Pilzen zu den Paxillaceen entstanden sind. Die in ihrem Bau sehr einfachen Fruchtkörper der Gattung *Leucogyrophana* wären damit als Reduktionserscheinungen einiger Vertreter der Paxillaceen zu verstehen, als Ausdruck einer ökologischen Anpassung an das Holzsubstrat.

Unabhängig von der postulierten Richtung der phylogenetischen Entwicklung bleibt die Tatsache der sehr engen Verflechtung von *Coniophoraceae* und *Paxillaceae* bestehen. Bereits 1979 stellten Nilsson & Ginn für *Paxillus panuoides* und *Hygrophoropsis aurantiaca* deren Zugehörigkeit zu den Paxillaceen in Zweifel („they are misplaced in the *Paxillaceae*“) und sahen stattdessen eher eine Bindung zu den Coniophoraceen. Sie hatten in allen untersuchten Vertretern der Coniophoraceen (15 Arten) einen besonderen Typ der Braunfäule nachgewiesen, bei dem im Gegensatz zum Normaltyp auch reine Cellulose

angegriffen wird. Genauso verhielten sich auch *Paxillus panuoides* und *Hygrophoropsis aurantiaca*, während *P. atrotomentosus* und *P. involutus* zu keinem Celluloseabbau fähig waren. Mit der vielleicht empfindlicheren Methode nach D a n n i n g e r & al. (1979) konnten wir den „Coniophoraceen-Fäuletyp“ ergänzend auch für *P. atrotomentosus* (K ä m m e r e r & al. 1985) und für *Jaapia argillacea* nachweisen. *P. involutus* als Mykorrhizapilz kann nicht in diese Betrachtungen mit aufgenommen werden.

Auffälligerweise bilden gerade die drei *Leucogyrophana*-Arten, die wegen ihrer Pigmentchemie den Paxillaceen nahestehen, in Kultur reichlich Sklerotien (G i n n s & W e r e s u b 1976). Derartige pseudoparenchymatische Dauerorgane werden auch von *Hygrophoropsis aurantiaca* (K ü h n e r 1946, A n t i b u s 1982) und von *P. involutus* (G r e n v i l l e & al. 1985a) gebildet. In der Entwicklungsweise sehr ähnliche Sklerotien konnten auch für *Pisolithus arhizus* (= *P. tinctorius*) nachgewiesen werden (G r e n v i l l e & al. 1985), was im Hinblick auf die in dieser Pilzart gefundenen *Boletales*-Pigmente (G i l l & L a l l y 1985) bemerkenswert ist.

Die engen Beziehungen zwischen den Paxillaceen und den Coniophoraceen zeigen sich zusätzlich in dem aphyllaphoralen Merkmal der Medaillonschnallen in *P. atrotomentosus* und *P. panuoides* (L a n g e & H a n s e n 1954) sowie in der Ontogenie der Kulturfruchtkörper von *P. panuoides*. Dieser Pilz bildet nach eigenen Beobachtungen auf Mb-Medium in Fembachkolben erst flache, corticioide, dem Medium dicht anliegende Fruchtkörper, die mit der Ausbildung undeutlicher Warzen und Rippen bereits voll fertil sind. Erst mit der weiteren Entwicklung tritt an einem Rand verstärktes Wachstum ein, wobei dieser sich nach oben und schließlich hutförmig über den weiterhin anliegenden Teil des Fruchtkörpers erhebt. Mit dieser Entwicklung vertiefen sich die radial angelegten Falten zu deutlichen Lamellen und geraten durch die Emporwölbung des sich bildenden Hutes an dessen Unterseite. Nach der Haeckelschen Regel deutet dies auf eine Entwicklungsrichtung vom corticioiden und merulioiden zum pileaten Pilz mit Lamellen hin.

E. Phylogenetischer Ursprung der *Boletales*

Eine heute kaum mehr vertretene Theorie leitet die Blätter- und Röhrenpilze von Gastromyceten ab (z. B. S i n g e r 1975, L o h w a g 1924), wobei allerdings der letztere Autor die Gastromyceten aus clavarioiden Pilzen entstanden glaubt. Enge Verbindungen zwischen gestielt-hutförmigen und gastroiden Pilzen sind besonders bei den secotioiden Vertretern sehr augenfällig. Wie aber auch T h i e r s (1984) betont, läßt sich nur die Entwicklungsrichtung von Pilzen mit aktiver Sporenabschleuderung hin zu solchen ohne diese plausibel erklären. Demnach sollten die gastroiden Fruchtkörper die höchste Entwicklungsstufe repräsentieren.

Viele Anhänger (z. B. P e g l e r & Y o u n g 1981, J ü l i c h 1982) besitzt auch heute noch die „*Clavaria*-Theorie“ (z. B. C o r n e r 1972: 25f), die die Paxillaceen wie auch die anderen Blätterpilze über cantharelloide von clavarioiden Pilzen her ableitet. So betrachtet auch K ü h n e r (1980: 900) seine neu geschaffene Familie der *Hygrophoropsidaceae* als Mittler zwischen den *Paxillaceae* und den typischen Blätterpilzen (*Tricholomatales*), während B i g e l o w (1975) die Gattung *Hygrophoropsis* direkt von den Cantharellaceen ableitet. Jegliche Beziehung zwischen den *Boletales* und *Agaricales* bzw. Pilzen aus der *Cantharellus*- oder *Clavaria*-Verwandtschaft ist dagegen aus chemotaxonomischen Gründen unwahrscheinlich. Während in diesen Pilzgruppen als auffällige Pigmente Carotinoide (*Clavaria*, *Cantharellus*, omphaloide Blätterpilze), Pistillarin (*Clavariadelphus*, *Gomphus*, *Ramaria*), Anthrachinone (*Tricholoma*, *Cortinarius*), Betalaine (*Hygrocybe*, *Amanita*) oder Styrylpyrone (*Hypholoma*, *Pholiota*, *Gymnopilus*) auftraten,

um nur einige Beispiele zu nennen, wurde in keinem Fall eine biogenetisch mit den *Boletales*-Pigmenten verwandte Substanz gefunden.

Durch die in Kapitel D dargestellten engen Beziehungen zwischen den Paxillaceen und Coniophoraceen lassen sich dagegen recht zwanglos die *Boletales* von einem *Coniophora*-ähnlichen Vorfahren ableiten. Aus chemotaxonomischer Sicht könnten sogar die *Boletales* und die *Thelephorales* einem gemeinsamen Ursprung zugeordnet werden. Dieser müßte bereits zur Atromentin-Biosynthese befähigt gewesen sein, da in der Ordnung der *Thelephorales* verbreitet Abkömmlinge des Atromentins gefunden werden (z. B. Thelephorsäure, Aurantiacin, Hydnuferugin). Im Gegensatz zu den *Boletales*, wo meist das zentrale Chinongerüst des Atromentins chemisch abgewandelt wurde, bleibt dieses bei den *Thelephorales* weitgehend intakt. Auch in ihrem äußeren Erscheinungsbild kommen sich ursprüngliche Vertreter dieser beiden Ordnungen (z. B. *Coniophora arida*, *Tomentella spec.*) sehr nahe. Trotzdem gibt es bisher noch zu wenig weitere Hinweise, die diese vom Pigmentmerkmal abgeleitete Vermutung bestätigen könnten (siehe z. B. Nannfeldt & Eriksson 1953).

Für einen polyphyletischen Ursprung der *Boletales*, wie er von Heim (1971) angenommen wurde (siehe auch Benedix 1959), sehen wir derzeit keine Hinweise, will man davon absehen, daß mit Sicherheit mehrere Entwicklungslinien innerhalb der *Boletales* von Coniophoraceen oder Paxillaceen zu den Röhrenpilzen existieren. Ein Zwischenglied, das beispielsweise direkt die Coniophoraceen mit den Röhrlingen verbindet, könnte man in der Gattung *Meiorganum* sehen, in der Heim (1965, 1965a) allerdings eine Verbindung zu Porlingen vermutete, für die dann aber Corner (1971) die Beziehung zu merulioiden Pilzen erkannt hatte.

Nachtrag

In einer kürzlich erschienenen Untersuchung von Braunfäule erzeugenden Blätterpilzen stellen Redhead & Ginns (1985) die holzabbauenden Kremplinge in die Gattung *Tapinella* Gilbert. Gleichzeitig sehen sie in der Aufeinanderfolge der Gattungen *Leucogyrophana* – *Pseudomerulius* – *Tapinella* – *Paxillus* eine Evolutionslinie, die die Coniophoraceen mit den klassischen Vertretern der *Boletales* verbindet.

Dank

Für die freundliche Überlassung von Pilzkulturen bzw. von frischem Fruchtkörpermaterial sind wir zu Dank verpflichtet: den Herren Prof. J. H. Ginns (Ottawa), Dr. N. Hallenberg (Göteborg), M. Kronfeldner (Kirchroth-Kösnach) sowie Frau A. Schön (Regensburg). Unser Dank gilt weiterhin Herrn Prof. W. Steglich (Bonn) und seinem Arbeitskreis für die bereitwillige Unterstützung bei der Identifizierung von isolierten Substanzen bzw. bei deren Strukturaufklärung. Herrn G. Kolb danken wir für die geschickte Mitarbeit.

Literatur

- ANTIBUS, R. K. (1982) – Factors affecting sclerotia formation in *Hygrophoropsis aurantiaca*. Mycol. Soc. Am., Newsletter 33, 24.
- ARPIN, N. & R. KÜHNER (1977) – Les grandes lignes de la classification des *Boletales*. Bull. Soc. Linn. Lyon 46, 83–108, 181–208.
- BENEDIX, E. H. (1959) – Das Verhältnis der Boletaceen zu den *Aphyllophorales* und *Agaricales*. Z. Pilzk. 25, 41–50.
- BESL, H. & A. BRESINSKY (1977) – Notizen über Vorkommen und systematische Bewertung von Pigmenten in Höheren Pilzen (2). Z. Pilzk. 43, 311–322.
- BIGELOW, H. E. (1975) – Studies in the *Tricholomataceae*: *Hygrophoropsis*, *Cantharellula*, *Myxomphalia*, *Omphaliaster*. Beih. Nova Hedwigia 51, 61–77.
- BRESINSKY, A. (1973) – Über die Natur einiger Farbstoffe des Hausschwammes (*Serpula lacrymans*). Z. Naturforsch. 28c, 627.
- (1974) – Zur Frage der taxonomischen Relevanz chemischer Merkmale bei höheren Pilzen. Bull. Soc. Linn. Lyon, numéro special, 61–84.
- BRIGGS, L. H., R. C. CAMBIE, I. C. DEAN, S. H. DROMGOOLE, B. J. FERGUS, W. B. INGRAM, K. G. LEWIS, C. W. SMALL, R. THOMAS & D. A. WALKER (1975) – Metabolites of some fungal species. N. Z. J. Sci. 18, 565–576.
- BRUNS, T. D. (1984) – Insect mycophagy in the *Boletales*: Fungivore diversity and the mushroom habitat. In: Q. Wheeler, M. Blackwell (eds.): Fungus-insect relationships. Perspectives in ecology and evolution. Columbia Univ. Press, New York, S. 91–129.
- CORNER, E. J. H. (1971) – Meruloid fungi in Malaysia. Gdns. Bull. Singapore 25, 355–381.
- (1972) – *Boletus* in Malaysia. Government Printing Office, Singapore, 263 S.
- CROWDEN, R. K. (1967) – Biosynthesis of the polyphenolic acid metabolites of *Polyporus tumulosus* Cooke. Can. J. Microbiol. 13, 181–197.
- DANNINGER, E., K. MESSNER, M. ROEHR & H. STACHELBERGER (1979) – Unterscheidung von Weiß- und Braunfäulepilzen durch Kultivierung auf Cellophan. Mater. Org. 14, 287–300.
- GILL, M. & D. A. LALLY (1985) – A naphthalenoid pulvinic acid derivative from the fungus *Pisolithus tinctorius*. Phytochemistry 24, 1351–1354.
- GINNS, J. H. (1978) – *Leucogyrophana* (*Aphyllophorales*): Identification of species. Can. J. Bot. 56, 1953–1973.
- (1982) – A monograph of the genus *Coniophora* (*Aphyllophorales*, *Basidiomycetes*). Opera Bot. 61, 1–61.
- & E. KOKKO (1976) – Basidiospore germ pore and wall structure in *Coniophora* (*Basidiomycetes*: *Aphyllophorales*). Can. J. Bot. 54, 399–401.
- & L. K. WERESUB (1976) – Sclerotium-producing species of *Leucogyrophana* (*Aphyllophorales*). Mem. N.Y. Bot. Gdn. 28, 86–97.
- GRENVILLE, D. J., R. L. PETERSON & Y. PICHE (1985) – The development, structure, and histochemistry of sclerotia of ectomycorrhizal fungi. I. *Pisolithus tinctorius*. Can. J. Bot. 63, 1402–1411.
- , – & – (1985a) – II. *Paxillus involutus*. Can. J. Bot. 63, 1412–1417.
- HEIM, R. (1965) – Sur un phylum reliant les bolets aux polypores. C. R. Acad. Sci. 261, 1717–1720.
- (1965a) – Les Meiorganés, phylum reliant les bolets aux polypores. Rev. Mycol. 30, 307–324.
- (1971) – The interrelationships between the *Agaricales* and the *Gasteromycetes*. In: R. H. Petersen (ed.): Evolution in the higher *Basidiomycetes*. Univ. of Tennessee Press, Knoxville, S. 505–534.
- JÜLICH, W. („1981“, publ. 1982) – Higher taxa of *Basidiomycetes*. Bibliotheca Mycologica 85, 1–486.
- KÄMMERER, A., H. BESL & A. BRESINSKY (1985) – *Omphalotaceae* fam. nov. und *Paxillaceae*, ein chemotaxonomischer Vergleich zweier Pilzfamilien der *Boletales*. Pl. Syst. Evol. 150, 101–117.
- KÜHLWEIN, H. (1957) – Bemerkungen zur Gattung *Merulius*. Z. Pilzk. 23, 90–92.
- KÜHNER, R. (1946) – Recherches morphologiques et caryologiques sur le mycélium de quelques *Agaricales* en culture pure. Bull. Soc. Mycol. Fr. 62, 135–182.
- (1948) – Place des bolets dans l'ensemble des *Basidiomycètes* et rapports des diverses espèces de bolets entre elles. Bull. Soc. Nat. Oyonnax 2, 37–48.
- (1980) – Les *Hyménomycetes* agaricoides. Bull. Soc. Linn. Lyon, numéro special, 1–1027.
- LANGE, M. & L. HANSEN (1954) – The phylogenetic position of *Agaricales*. Bot. Tidsskr. 51, 185–194.

- LOHWAG, H. (1924) – Zur Stellung und Systematik der Gastromyzeten. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 74, 38–55.
- MOSER, M. (1958) – Die künstliche Mykorrhizaimpfung an Forstpflanzen. Forstwiss. Centralbl. 77, 32–40.
- NANNFELDT, J. A. & J. ERIKSSON (1953) – On the hymenomycetous genus *Jaapia* Bres. and its taxonomical position. Svensk Bot. Tidskr. 47, 177–189.
- NILSSON, T. & J. GINNS (1979) – Cellulolytic activity and the taxonomic position of selected brown-rot fungi. Mycologia 71, 170–177.
- NOBLES, M. K. (1965) – Identification of cultures of wood-inhabiting *Hymenomyces*. Can. J. Bot. 43, 1097–1139.
- OBERWINKLER, F. (1977) – Das neue System der Basidiomyceten. In: W. Frey, H. Hurka, F. Oberwinkler (eds.): Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. Fischer, Stuttgart, New York, S. 59–105.
- PEGLER, D. N. & T. W. K. YOUNG (1981) – A natural arrangement of the *Boletales*, with reference to spore morphology. Trans. Br. Mycol. Soc. 76, 103–146.
- REDHEAD, S. A. & J. H. GINNS (1985) – A reappraisal of agaric genera associated with brown rots of wood. Trans. Mycol. Soc. Japan 26, 349–381.
- SINGER, R. (1975) – The *Agaricales* in modern taxonomy. Cramer, Vaduz, 912 S.
- (1981) – Notes on bolete taxonomy – III. Persoonia 11, 269–302.
- STEFFAN, B. & W. STEGLICH (1984) – Die Hutfarbstoffe des Maronenröhrlings (*Xerocomus badius*). Angew. Chem. 96, 435–437.
- THIERS, H. D. (1984) – The secotioid syndrome. Mycologia 76, 1–8.
- WHEELER, Q. D. & E. R. HOEBEKE (1984) – A review of mycophagy in the *Eucinetoida* (*Coleoptera*), with notes on an association of the eucinetoid beetle, *Eucinetus oviformis*, with a *Coniophoraceae* fungus (*Basidiomycetes: Aphyllophorales*). Proc. Entomol. Soc. Wash. 86, 274–277.



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 Hefreihe 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. Freigibiger 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: 1986

Band/Volume: [52_1986](#)

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

Artikel/Article: [Chemosystematik der Coniophoraceae 277-286](#)