

Zur Systematik der agaricoiden Hymenomyceten II.* Verwandschaftliche Beziehungen von Megacollybia, Oudemansiella, Strobilurus zu anderen Basidiomyceten, nebst Studien zur Ultrastruktur ihrer Cystiden

K.-H. REXER & G. KOST

Universität Tübingen,
Institut für Biologie I, Lehrstuhl Spezielle Botanik
Auf der Morgenstelle 1, FRG

Eingegangen am 8.9.89

Rexer, K.-H., G. Kost (1989): Taxonomic studies, and ultrastructure of cystidia in *Megacollybia*, *Oudemansiella*, and *Strobilurus*. Z. Mykol. 55(2): 241–252.

Key Words: Taxonomy, morphology, anatomy, cystidia, ultrastructure, scanning electron-, transmission electron microscopy, *Basidiomycetes*, *Agaricales*, *Tricholomatales*, *Xerulaceae*, *Physalacriaceae*, *Cyphella*, *Hydropus*, *Marasmius*, *Megacollybia*, *Megatracholoma*, *Oudemansiella*, *Strobilurus*, *Trogia*, *Xerula*.

Abstract: The mechanism of excretion of the oily substance has been studied by scanning and transmission electron microscopy in *Oudemansiella radicata*, *Strobilurus esculentus*, *S. tenacellus*. This type of cystidia is absent in *Megacollybia platyphylla*.

The taxonomic position of *M. platyphylla*, *O. melanotricha*, *O. mucida*, *O. radicata*, *S. esculentus* and the intergeneric relationships between the species studied are discussed in detail. Some new characteristics are used to circumscribe the *Xerulaceae*.

Similarities and differences between the genera of the *Xerulaceae* are discussed in comparison with the *Tricholomataceae*, *Marasmiaceae*, *Physalacriaceae*, and species of *Cyphella* and *Trogia* ss. Corner. Corresponding characteristics between species with different types of fruiting bodies (corticoid, cyphelloid, clavarioid) are shown and evaluated systematically.

Zusammenfassung: In den Gattungen *Oudemansiella* und *Strobilurus* wurde mit Hilfe des Raster- und Transmissionselektronenmikroskops die Ultrastruktur der Exsudatausscheidung der Cystiden untersucht. Bei *S. tenacellus* und *O. radicata* wurde der Ausschleusungsmechanismus dargestellt.

Die systematische Position der Arten *Megacollybia platyphylla*, *O. melanotricha*, *O. mucida*, *O. radicata*, *S. esculentus* wird diskutiert. Es werden außerdem diejenigen Merkmale herausgestellt, welche die Zugehörigkeit dieser Gattungen zu der Familie der *Xerulaceae* erkennen lassen.

Desweiteren werden mögliche verwandschaftliche Beziehungen zu Arten mit corticioider, cyphelloider und clavarioider Fruchtkörperorganisation aufgezeigt. Übereinstimmungen und Unterschiede der Mitglieder der *Xerulaceae* gegenüber den *Tricholomataceae*, *Marasmiaceae*, *Physalacriaceae*, und Arten von *Cyphella* und *Trogia* ss. Corner werden dargestellt und bewertet.

* Herrn Dr. H. Haas zu seinem 85. Geburtstag gewidmet.

Die systematische Stellung von Blätterpilzen mit weißem Sporenpulver ist seit langem umstritten. Sie werden von Singer (1986) auf sieben Familien verteilt. Die Familie der *Tricholomataceae* ist dabei die bei weitem umfangreichste. In ihr sind Arten mit Unterschieden in Entwicklung, anatomischem Aufbau, Hymeniumstruktur und Lebensweise zusammengefaßt. Die anderen Familien werden gegen die *Tricholomataceae* vor allem dadurch abgegrenzt, daß ihre Leitmerkmale innerhalb der Ritterlingsartigen nicht auftreten. Daraus folgt, daß Arten, die nicht in eine der anderen Familien mit weißsporigen Blätterpilzen passen, hier eingeordnet werden.

Kühner schlug die Ordnung der Tricholomatales vor und gliederte sie in mehrere Familien. Dadurch wurden einige verwandtschaftliche Gruppen klarer und taxonomisch richtiger gefaßt. Das eigentliche Problem – die künstliche Zusammenfassung weißsporiger Blätterpilze in einer Verwandtschaftsgruppe – wird dadurch allerdings nur auf das höhere taxonomische Niveau einer Ordnung transferiert.

Die von Jülich (1981) vorgeschlagene Aufsplitterung der agaricoiden Weißsporer in Kleinfamilien ist in den meisten Fällen auch nicht sinnvoller, da keine zusätzliche Information über verwandtschaftliche Beziehungen hinzugefügt wurde.

Um diese zweifellos künstliche Gruppe weißsporiger Blätterpilze in natürlich verwandte Taxa aufzuteilen, bzw. Arten daraus anderen Taxa angliedern zu können, müssen neue Merkmale dieser Organismen gefunden und bisher unberücksichtigte Merkmalsbereiche erschlossen werden. Dabei gebührt vor allem den ontogenetisch frühen Stadien der Pilze mehr Beachtung.

Material und Methoden

Transmissionselektronenmikroskopie

Zur Präparation wurde stets Frischmaterial verwendet, das mit 2 % Glutaraldehyd in 0,1 M Cacodylat-Puffer (pH 7,2) vorfixiert wurde. Danach erfolgte eine Fixierung mit Osmiumtetroxid (1 %), eine Entwässerung in einer aufsteigenden Acetonreihe und eine Einbettung in ERL (Spurr 1969). Geschnitten wurde mit dem Ultramikrotom Ultracut E von Reichert & Jung. Die Ultradünnschnitte wurden mit Bleicitrat nach Reynolds (1963) nachkontrastiert und mit einem Zeiss EM 9 S-2 untersucht.

Rasterelektronenmikroskopie

Das mit 2,5 % Glutaraldehyd in 6mM Phosphatpuffer (pH 7,2) nach Sörensen vorfixierte Frischmaterial wurde in 1 % Osmiumtetroxid fixiert und in einer aufsteigenden Alkoholreihe entwässert (Sautter 1978). Nach Kritisches-Punkt-Trocknung wurde das Material mit einer Gold-Palladium-Legierung besputtert und in einem Cambridge Stereoscan 250 MK2 analysiert.

Ergebnisse

Bei allen Arten der Gattungen *Oudemansiella* und *Strobilurus* treten Hymenialcystiden auf, die eine stark lichtbrechende Substanz am Cystidenscheitel ausscheiden. Dieser „ölige“ Tropfen verschwindet \pm langsam in Wasser, hingegen rasch in KOH; sein zweifelsfreier Nachweis gelingt erst, wenn man bei der lichtmikroskopischen Analyse auf ein flüssiges Medium zwischen Objektträger und Deckglas verzichtet und das Präparat „in Luft“ beobachtet.

Die Arten der Gattung *Oudemansiella* besitzen zwei morphologisch unterschiedliche Cystidentypen: 1. exkretorisch aktive Pleurocystiden (Abb. 1a, 2d) und 2. inaktive Cheilocystiden, die bei manchen Arten mit Cystiden des 1. Typs untermischt sein können (Abb. 1b, d; Rexer & Kost 1989). Die ultrastrukturellen Untersuchungen konzentrierten sich auf die exkretorisch aktiven Hymenialcystiden.

Schon mit Hilfe des Lichtmikroskops wurde bei *S. esculentus* am Übergang von der verdickten seitlichen Wand zu dem dünnwandigen Apex der Cystide ein aufgefaserter Wandbereich beobachtet (Rexer & Kost 1989). Im TEM erkennt man, wie in diesem Spitzenbereich der Cystide die äußeren Wandschichten sich ablösen (Abb. 2b) und die elektronenoptische Transparenz sich ändert. Die abgelösten Wandschichten umgeben die Cystidenspitze unregelmäßig.

Bei der feinstrukturellen Untersuchung von *S. tenacellus* (Pers.: Fr.) Sing., einer mit *S. esculentus* eng verwandten Art, wurde belegt und dargestellt, daß nur im Spitzenbereich der Cystide Stoffe durch die Wand nach außen geschleust werden. Im Cytoplasma der Cystidenspitze sind ungewöhnlich viele Membranen und Vesikel erkennbar. Zur Zellwand hin wird der Inhalt der Vesikel immer elektronendichter (Abb. 2a). Die Vesikel verschmelzen mit dem Plasmalemma und entlassen ihren Inhalt nach außen (Abb. 2a). Die elektronendichte Substanz wandert durch die Zellwand und bildet zunächst kleine dunkle Tröpfchen, die sich dann zu größeren Aggregaten vereinigen (Abb. 2a). Mit dem Ausscheiden des Exsudats löst sich auch Wandmaterial von der Spitze der Zelle ab und kompartimentiert die ausgeschiedene Substanz (Abb. 2a). Der apicale Exsudattropfen erhält durch das Ansammeln der Exkretionströpfchen in den entstehenden Zwischenräumen eine schollige bis blasige Struktur. Die Wand der Cystidenspitze wird durch diesen Vorgang immer dünner.

Der gleiche Ausscheidungsmechanismus wurde auch bei den Cystiden von *O. radicata* (Abb. 2c-e) gefunden. Bei dieser Art lösen sich lediglich weniger Wandschichten ab, wodurch der apicale Exsudattropfen schwach kompartimentiert ist.

Die Exsudat ausscheidenden Cystiden von *O. mucida* und *O. melanotricha* stimmen, soweit gleiche Entwicklungsstadien untersucht werden konnten, in ihrer Ultrastruktur mit den Hymenialcystiden von *S. tenacellus* und *O. radicata* überein.

Kristalle auf dem Cystidenapex, die im LM häufig zu beobachten waren, konnten im TEM nicht wieder entdeckt werden. Sie haben sich vermutlich während der Präparation abgelöst.

Bei *Megacollybia platyphylla* konnten sowohl mit LM als auch mit TEM keine Exsudat ausscheidenden Cystiden festgestellt werden.

Sporen: Die dickwandigen Sporen von *O. mucida* erscheinen zwar im LM glatt, zeigen aber im TEM und SEM eine raue Oberfläche (Abb. 1c). Inwieweit diese Oberflächenstrukturen natürlich sind oder ob sich eine glatte, schleimige Oberfläche durch die Präparation diese feine raue Struktur erhält (Pegler & Young 1986), kann nicht entschieden werden.

Diskussion

Die Ausscheidung von Exsudat an der Spitze der Cystiden wurde ultrastrukturell bestätigt und zusätzliche Information über den Ausschleusungsmechanismus konnte gewonnen werden. Die untersuchten Cystiden der Gattungen *Strobilurus* und *Oudemansiella* stimmten in Bau und Funktion überein.

Trotz einer Reihe von Untersuchungen zur Ultrastruktur von Cystiden (Clemençon 1972 a 1972 b, Dörfelt 1981 c, Gull & Newsam 1975, Setliff 1979, Thaler & Gailhofer 1981, Thielke 1972, 1982) zeigen lediglich die Angaben von Clemençon (1972 a) zu *Baeospora myosura* (Fr.) Sing. Übereinstimmungen mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit. Mit einer etwas anderen Präparationsmethode wies auch Clemençon (1972 a) nach, daß in Vesikeln eine elektronen-dichte Substanz gebildet wird,

auf gleiche Weise nach außen gelangt und sich auflagert. Ob dies als ein Hinweis auf eine nähere Verwandtschaft dieser Art zu den untersuchten Organismen gewertet werden darf, kann erst nach eingehenderen Studien z.B. der Morphologie und Anatomie von *B. myosura* geklärt werden.

Verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Gattungen *Megacollybia*, *Oudemansiella*, *Strobilurus*

Nachdem die Morphologie und Anatomie der Fruchtkörper dieser Arten erarbeitet (Rexer & Kost 1989) und die übereinstimmende Feinstruktur der Cystiden dargestellt wurde, ist es nun möglich, weitergehende systematische Schlußfolgerungen zu ziehen.

Diejenigen Merkmale, die für die Charakterisierung der Gattungen oder Arten benutzt wurden, werden als abgeleitet von einem Merkmalsgrundbestand interpretiert (Rexer & Kost 1989), der für eine größere natürliche Verwandtschaftsgruppe typisch ist. Innerhalb dieser erweist sich *Strobilurus* als eine Gattung, die Arten mit vielen ursprünglichen Merkmalen dieser Verwandtschaft enthält. Das Substrat – Zapfen von *Gymnospermae* und *Magnolia fraseri* – kann als Hinweis auf ein hohes phylogenetisches Alter gewertet werden. Dieser Gattung verwandtschaftlich am nächsten stehen die Arten der Gattung *Oudemansiella* Subg. *Xerula*, von denen einzelne Arten auch noch Gymnospermenholz verwerten können. Die *Oudemansiella*-Arten haben sich allerdings mit sehr divergierender Fruchtkörpermorphologie weiterentwickelt (Knecht 1959, 1964). Hemiangiocarpe Fruchtkörperentwicklung mit Velumbildung, Aufbau mächtiger Schleimschichten, verdickte und strukturierte Sporenwände, Guttationstropfen produzierende Setae sind sicherlich Anpassungen an die speziellen Standorte und Substrate, welche die Arten dieser Gattung besiedeln.

Die gegenüber allen anderen Arten dieser Gruppe abweichende Morphologie von *Megacollybia platyphylla* (weitläufiges, morphologisch stark strukturiertes Rhizomorphengeflecht, sehr dickwandige, optisch aktive Stieltramahyphen, nicht verschleimte Cutis) muß wohl als abgeleitet gedeutet werden. Mit Kristallschopf versehene Cystiden werden bei dieser Art nicht ausgebildet (Knecht 1967), hingegen sind die Oberflächen der Hyphen der Rindenschicht, die den zentralen Strang der Rhizomorphen umhüllt, von kristallinem Material bedeckt, so daß die Zwischenräume fast ausgefüllt sind.

Diese Interpretation der Verwandtschaftsverhältnisse, beruhend auf morphologische Daten, wird zusätzlich durch chemotaxonomische Merkmale unterstützt.

Aus Kulturfiltraten von *Oudemansiella mucida* (Schröd.: Fr.) v. Hoehnel wurde Oudemansin (Anke & al. 1979) und Mucidin (Musilek & al. 1969, Subik & al. 1974) isoliert. Eine ganz ähnliche, ebenfalls antibiotisch wirksame Substanzgruppe sind die Strobilurine, die erstmals aus Kulturfiltraten von *Strobilurus tenacellus* (Pers.: Fr.) Sing. isoliert wurden (Anke & al. 1977). Später konnte nachgewiesen werden, daß Mucidin mit Strobilurin A identisch ist (v. Jago & al. 1986). Schließlich wurden auch bei den Arten *O. longipes* (Bull.) Moser [= *O. pudens* (Pers.) Pegler] und *O. melanotricha* (Dörfelt) Moser Antibiotika aus dieser Stoffgruppe nachgewiesen (Anke & al. 1983). Außerdem tritt Strobilurin A auch in Kulturfiltraten verschiedener Arten der Gattung *Mycena*, bei *Hydropus scabripes* (Murr.) Sing. und *Cyphellopsis anomala* (Pers. Fr.) Donk (Bäuerle 1979, 1981, Schramm & al. 1978) auf.

Taxonomische Beziehungen von *Strobilurus*, *Oudemansiella* und *Megacollybia* zu anderen Genera

Die charakteristischen Merkmale der Gattung *Tricholoma* (Kost 1978, 1981) weichen stark von den Merkmalen der untersuchten Arten ab (Tab. 1). Auf Grund dieser Unterschiede der untersuchten Gattungen zu der Gattung *Tricholoma* ist eine nahe Verwandtschaft der Taxa nicht gegeben, und somit eine Zuordnung der Gattungen zu der Familie der *Tricholomataceae* nicht zu akzeptieren.

Dagegen ist die Ähnlichkeit mit Arten der Gattung *Marasmius* Fr. deutlicher, so daß Kühner (1980) diese Gruppe in die Familie der *Marasmiaceae* einreicht.

- Innerhalb der Gattung *Marasmius* treten Arten mit dickwandigen, exkretorischen Cystiden auf.
- Die Sporen sind farblos hyalin, nicht amyloid.
- Die Huthaut ist hymeniform.
- Die Pilze leben auf ± abgestorbenem, pflanzlichen Material.

Weitere Untersuchungen müssen zeigen, zu welchen Vertretern der *Marasmiaceae* tatsächlich verwandtschaftliche Beziehungen bestehen.

Redhead (1987) erweiterte die von Jülich (1981) aufgestellte Familie der *Xerulaceae* und griff dabei das von Corner (1966) eingeführte Merkmal des sarcodimitischen Trambaus als Familiencharakteristikum auf. Die von ihm anerkannte Gattung *Xerula* Mre., die er über *Hydropus* (Kühn.) Sing. ex Sing. und *Trogia* Fr. an ursprüngliche Gruppen anbindet, nimmt dabei eine zentrale Stellung für die Ableitung von *Strobilurus*, *Oudemansiella*, *Mycenella* (Lge.) Sing. und *Dactylosporina* (Clem.) Dörfelt ein. Da aber vor allem *Strobilurus* ursprüngliche Merkmale besitzt, erscheint die Ableitung dieser Gattung von *Xerula* unter phylogentischen Gesichtspunkten nicht vertretbar.

Da sich innerhalb der Basidiomyceten natürliche Verwandtschaftsgruppen über mehrere Fruchtkörperorganisationstypen erstrecken können (Oberwinkler 1977), müssen auch Basidiomyceten mit anderen Fruchtkörpertypen als agaricoide auf eine mögliche Verwandtschaft überprüft werden.

Die von Corner (1966) neu definierte Gattung *Trogia* Fr. umfaßt Arten, die auf Grund des sarcodimitischen Hyphensystems und des Besitzes von vergleichbaren Cystiden verwandtschaftliche Beziehungen zu den bearbeiteten Arten aufweisen. Somit ist auch eine Anbindung von Arten mit mycenoiden Fruchtkörpern gegeben.

Außerdem bestehen Ähnlichkeiten zwischen Arten der Gattung *Strobilurus* und den Vertretern der Familie der *Physalacriaceae* Corner (Oberwinkler, mündliche Mitteilung).

Corner (1970) stellte diese Familie für die Arten der Gattungen *Physalacria* Peck, *Hormomitaria* Corner und *Pseudotyphula* Corner auf. Die Fruchtkörper dieser Arten sind clavarioid, wobei ein steriler Stielteil von einem fertilen Kopfteil deutlich abgesetzt ist. Als Familienmerkmale stellt Corner (1970), ergänzt nach Berthier (1985) heraus:

- Sporen farblos hyalin, glatt, inamyloid
- Hymenium sich nicht verdickend, oft an der Basis des Kopfteils steril
- Oleocystiden im Hymenium häufig, mit cyanophilem Cystidenscheitel
- Stielaußenseite mit Caulocystiden
- Hyphensystem monomitisch, an der Stieloberfläche meist verklebt, in der Trama des Kopfteils verschleimt
- Fruchtkörper gestielt, mit kopfiger, hohler Anschwellung, einfach (= unverzweigt), klein bis winzig,
- auf Pflanzenteilen wachsend (nicht auf Erde)

Agerer (1980) erweiterte die Familie um die Arten der cyphelloiden Gattung *Deigloria* Agerer, die abgesehen vom Fruchtkörpertyp und nicht cyanophilem Cystidenscheitel gut mit den oben angeführten Familienmerkmalen übereinstimmen.

Ein Bindeglied zwischen den clavarioiden, mit hohler kopfiger Anschwellung versehenen Fruchtkörpern der Gattung *Physalacria* und den cyphelloiden Fruchtkörpern der Gattung *Deigloria* ist *Ph. subpeltata* Redhead. Die Fruchtkörper dieser Art sind solide, gestielt-discoide mit dem Hymenium nach oben, also negativ geotrop (Redhead 1979, Agerer 1980).

Bei *P. inflata* (Schw.) PK. und *P. tropica* Corner ist die Stieloberfläche von einer Schicht Caulocystiden bedeckt, die in ihrer Form unregelmäßig keulig gestaltet und nicht selten mit Auswüchsen (Rameales-Struktur nach Corner 1970, Singer 1986). Beide Autoren weisen darauf hin, daß manche Arten der Gattung *Marasmius* ähnlich aufgebaut sind. Innerhalb der Gattung *Strobilurus* wurden solche Strukturen bisher nicht gefunden. Anderen Arten der Gattung *Physalacria* fehlt eine solche Stielaußenbekleidung.

Statt dessen entwachsen den Stielcortexhyphen von z. B. *P. indica* Chandrashekar & Natarajan 1979 seitlich Caulocystiden, die den Oleocystiden des Hymeniums stark ähneln. Diese Cystiden sind bauchig-kopfig, etwas dickwandig und stimmen in ihrer Morphologie und Entstehung nahezu vollständig mit den Caulocystiden von *S. esculentus* überein.

Auf Caulocystiden von *P. cryptomeriae* Berthier & Rogerson fand Berthier (1981) apicale Exsudatropfen, wie sie auch für die untersuchten Arten typisch sind.

Die bei *P. tropica* auftretenden sterilen Oberflächen an der Unterseite der hohlen, kopfigen Anschwellung der Fruchtkörper (Corner 1950) zeigen in ihrem Aufbau extreme Übereinstimmung mit der Struktur der Huthaut von *S. tenacellus*.

Corner (1970) betrachtet die Physalacriaceae als basale Gruppe einer „*Physalacria-Marasmius*-Verwandtschaft, deren Ursprung er in tropischen stereoiden Formen vermutete.

Singer (1986) dagegen betrachtet die Familie als reduzierte Gruppe mit agaricoiden Ahnen und reiht sie daher in die Familie der Tricholomataceae trib. Marasmieae ein. Singer vermutet, wie Corner, enge Beziehungen zu Vertretern der Gattung *Marasmius*. Im Zusammenhang mit der Gattung *Deigloria* diskutiert er dabei Ähnlichkeiten zu Arten der sect. Neosessiles der Gattung *Marasmius*. Bei einigen Arten, z. B. *Marasmius paulensis* Sing., treten auch Oleocystiden auf, wie sie hier bereits mehrfach beschrieben wurden. „Broom-cells“, also ± globose bis pyriforme Zellen mit apicalen fingerigen Auswüchsen, die bisweilen verdickte Wände aufweisen, kommen innerhalb der *Physalacriaceae* ss. Berthier nicht vor; die Außenseite der cyphelloiden Fruchtkörper der Arten der Gattung *Deigloria* sind jedoch in den meisten Fällen von solchen Zellen bedeckt.

Nach Oberwinkler (1977) könnte eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen *Cyphella digitalis* (A. & S.) Fr. und den Arten der Gattung *Oudemansiella* bestehen.

Dieser auf Tannenholz (*Abies alba*) wachsende cyphelloide Pilz bildet große, runde, inamyloide, glatte bisweilen dickwandige Sporen auf sehr großen (bis 110 µm Länge) Basidien in einem sich verdickenden Subhymenium ohne Hymenialcystiden (Agerer 1976). Die Außenseite der Fruchtkörperschüssel ist von braun pigmentierten, dickwandigen, terminal leicht angeschwollenen, trichodermartig angeordneten Randhaaren bedeckt. Die Tramahyphen sind nicht aufgeblasen. Im Bereich nahe der Randhaare sind sie epimembranär braun pigmentiert (Agerer 1976).

Auffallend ist die Übereinstimmung der Sporen- und Basidienmorphologie, der Hymenialstrukturen und verschleimender Tramateile zwischen *C. digitalis* und z. B. *O. mucida*. Allerdings fehlen *C. digitalis* jegliche Hymenialcystiden. Die Außenbekleidung des cyphelloiden Fruchtkörpers weicht von allen Oberflächenstrukturen der untersuchten *Oudemansiella*-Arten ab. Auch eine epimembranäre Pigmentierung fehlt bei Arten der Gattung *Oudemansiella*. Deswegen sind die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den untersuchten Arten unsicher. Es zeichnet sich damit eine Verwandtschaftsgruppe über mehrere Fruchtkörperorganisationsstufen ab, wie sie Corner schon 1970 vermutete.

Auch Basidiomyceten mit krustigen Fruchtkörpern können zu diesem Verwandtschaftskreis gestellt werden (Kost 1984). Die Gattungen *Hyphoderma* Wallr., *Hyphodontia* J. Erikss., *Resinicium* Parm. und *Schizopora* Velen. enthalten Arten, welche die wichtigsten Gruppenmerkmale (Exsudat ausscheidende Cystiden; farblose, hyaline, inamyloide Sporen; Saprophyten auf Holz) in sich vereinen.

Als stark abgeleitete Art muß *Megatracholoma colossum* (Fr.) Kost zu dieser natürlichen Verwandtschaft als zugehörig angesehen werden. Zu den Verwandtschaftsmerkmalen, die auch bei den corticoiden Vertretern zu finden sind, können bei dieser agaricoiden Art zusätzlich Charakteristika des Fruchtkörperbaus und seiner Ontogenie herangezogen werden (Kost 1984). Die trichodermale Huthaut kann als weiterentwickeltes Hymeniderm verstanden werden. In den frühen Stadien der Fruchtkörperontogenie bildet diese Art auch eine die Fruchtkörperinitiale einhüllende Außenschicht, die der Scheide der *Oudemansiella*-Arten und der primären Außenschicht der *Strobilurus*-Arten homolog sein könnte. Die Fruchtkörperhyphen von *M. colossum*, die ihr Lumen erst in einem gewissen Abstand vergrößern, gleichen in diesem Merkmal den dickwandigen Hyphen eines wohlausgebildeten sarcodimitischen Hyphensystems. Auch der wurzelnde, tief in den Boden eingesenkte Stiel kann für diese Interpretation der Verwandtschaftsverhältnisse mit herangezogen werden. Allerdings wäre dann zu erwarten, daß es sich nicht um eine mykorrhizabildende Art handelt, sondern sie, wie die anderen Arten dieser Verwandtschaft, holzspezifisch als Saprophyt oder als Wurzelparasit bei *Pinus* wächst.

Die *Xerulaceae*, wie sie Redhead (1987) neu faßte, gründen sich im wesentlichen nur auf das Merkmal des sarcodimitischen Hyphenaufbaus in den Fruchtkörpern. Durch genaue Analyse unterschiedlicher Tramabereiche der Fruchtkörper konnten die natürliche Verwandtschaft der *Xerulaceae*, die bisher nur auf sehr schmaler Datenbasis ruhte, bestätigt werden. Weiterhin wurden die Beziehungen der untersuchten Gattungen innerhalb der Familie der *Xerulaceae* präzisiert.

Danksagung: Prof. F. Oberwinkler sei an dieser Stelle für viele Hilfen, Hinweise und Diskussionsbereitschaft herzlich gedankt. Für die Möglichkeit der Benutzung des Rasterelektronenmikroskops möchten sich die Autoren bei Prof. Bardele (Zoologisches Institut, Universität Tübingen) und Herrn Schoppmann danken. Frau Specht sei für photographische Arbeiten, Frau Süßbrich für technische Assistenz am Transmissionselektronenmikroskop auf diese Weise nochmals Dank gesagt.

Tabelle 1

Merkmale	Strobilurus esulentus					Oudemansiella melanorrhiza (Xerula)		Oudemansiella radicata (Xerula)		Oudemansiella mucida (Mucidula)		Megacollybia platyphylla (div. Genera)		Tricholoma flavovirens	
	Sporen (µm)	5-7(8)x3-4	groß	dünn	9-12x10-11	groß	dünn	12-15x9-11	groß	dünn/dick	14-18x13-16	7-9(11)x5,5-7	groß	dünn	6-8x3-5
Apiculus		groß	dünn		groß	dünn		groß	dünn		groß	dünn		normal	normal
Sporenwand		-	-		(+)	(+)		(+)		(+)		-		-	dünn
Sporenw. cyanophil		-	-		+	+		+		+		(+)		-	-
Sporenw. metachrom.		ellipsoid	keulig		keulig	keulig		breitellipsoid		keulig		breitellipsoid		ellipsoid	tonnenförmig
Sporenform		dick	dick		dick	dick		dick		dick		dick		normal	normal
Basidenform		19-24	47-63		47-63	11-15		60-75		68-80		42-56		25-35	25-35
Sterigmen		4,5-5	11-15		11-15	4,2		15-19		18-24		9-13		4,5-5	4,5-5
Basidienlänge (µm)		4,3	4,2		4,2	4,2		3,9		3,5		4,4		6	6
Basidienbreite (µm)		verdickend	regulär		regulär	regulär		verdickend		regulär		verdickend		nicht verd.	nicht verd.
B.-Länge/B.-Breite		regulär	regulär		regulär	regulär		regulär		regulär		regulär		bilateral	bilateral
Hymenium		± regulär	± regulär		± regulär	± regulär		± regulär		± regulär		± regulär		regulär	regulär
Lamellentrama jung		+	+		+	+		+		+		+		(+)	(+)
Lamellentrama alt		+	+		+	+		(+)		-		(+)		(+)	(+)
Pleurocystiden (P)		+	+		+	+		-		P		-		-	-
Cheilocystiden (Ch)		+	+		+	+		P, Ch		+		-		-	-
Caulocystiden (Ca)		+	+		+	+		+		+		+		-	-
Dermatocystiden (D)		+	+		+	+		+		+		+		-	-
Exsudat		P, Ch, Ca, D	P, Ch, Ca, D		P, Ch, Ca, D	P, Ch, Ca, D		+		+		+		-	-
Cystiden metachrom.		+	+		+	+		+		+		+		-	-
Hypthen metachrom.		+	+		+	+		+		+		+		-	-
Huthaut		hymeniform	hymeniform		hymeniform	hymeniform		hymeniform		+		jg. hymenif.		Cutis	Cutis
Huthaut, verschleimt		+	+		+	+		+		+		-		+	+
Pigmentverteilung		vakuolär	interparietal		vakuolär	interparietal		vakuolär		kaum		vakuolär		vakuolär	vakuolär
		Kristalle	Kristalle		Kristalle	Kristalle		Kristalle		pigmentiert		interparietal		epiparietal	epiparietal
Konnektivhyphen		+	+		+	+		+		-		+		plasmatisch	plasmatisch
Fundamentahyphen		± spindelrig	± spindelrig		± spindelrig	± spindelrig		± spindelrig		+		spindelrig		wurstförmig	wurstförmig
Saffhyphen		+	+		+	+		+		+		+		(+)	(+)
Schnallen		-	+		+	+		+		±		+		-	-
Pseudorhiza		-	+		+	+		+		±		+		±	±
Rhizomorphen		-	+		+	+		-		±		+		-	-
Primordiale Hüllschicht		+	+		+	+		+		+		-		-	-
Hymenialanlage		gymnocarp	gymnocarp		gymnocarp	gymnocarp		gymnocarp		bivelangiocarp		gymnocarp		gymnocarp	gymnocarp
Substrat		Zapfen	Zapfen		Holz (Abies)	Holz (Abies)		Holz (Fagus)		Holz (Fagus)		Holz		Mykorrhiza	Mykorrhiza

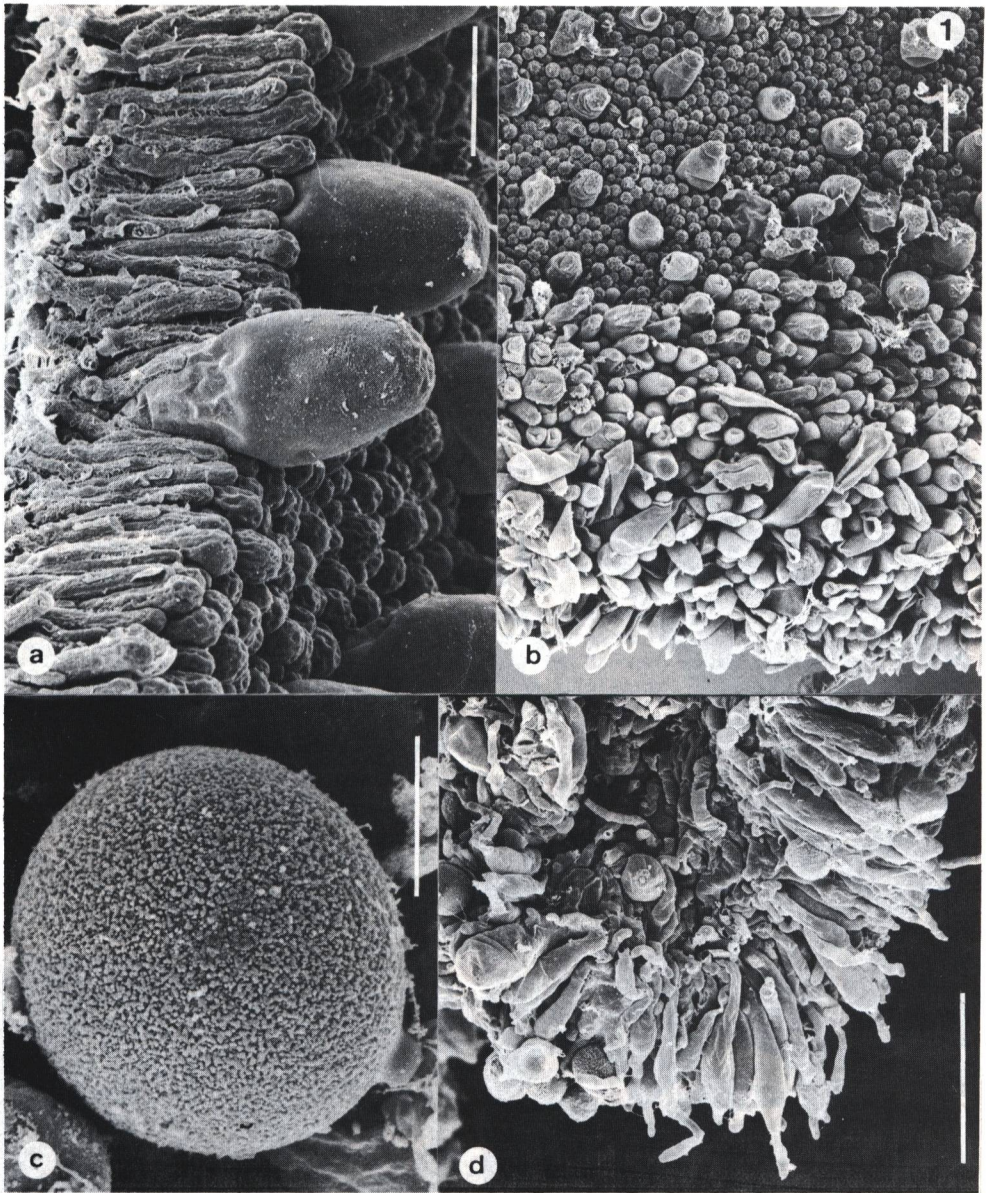
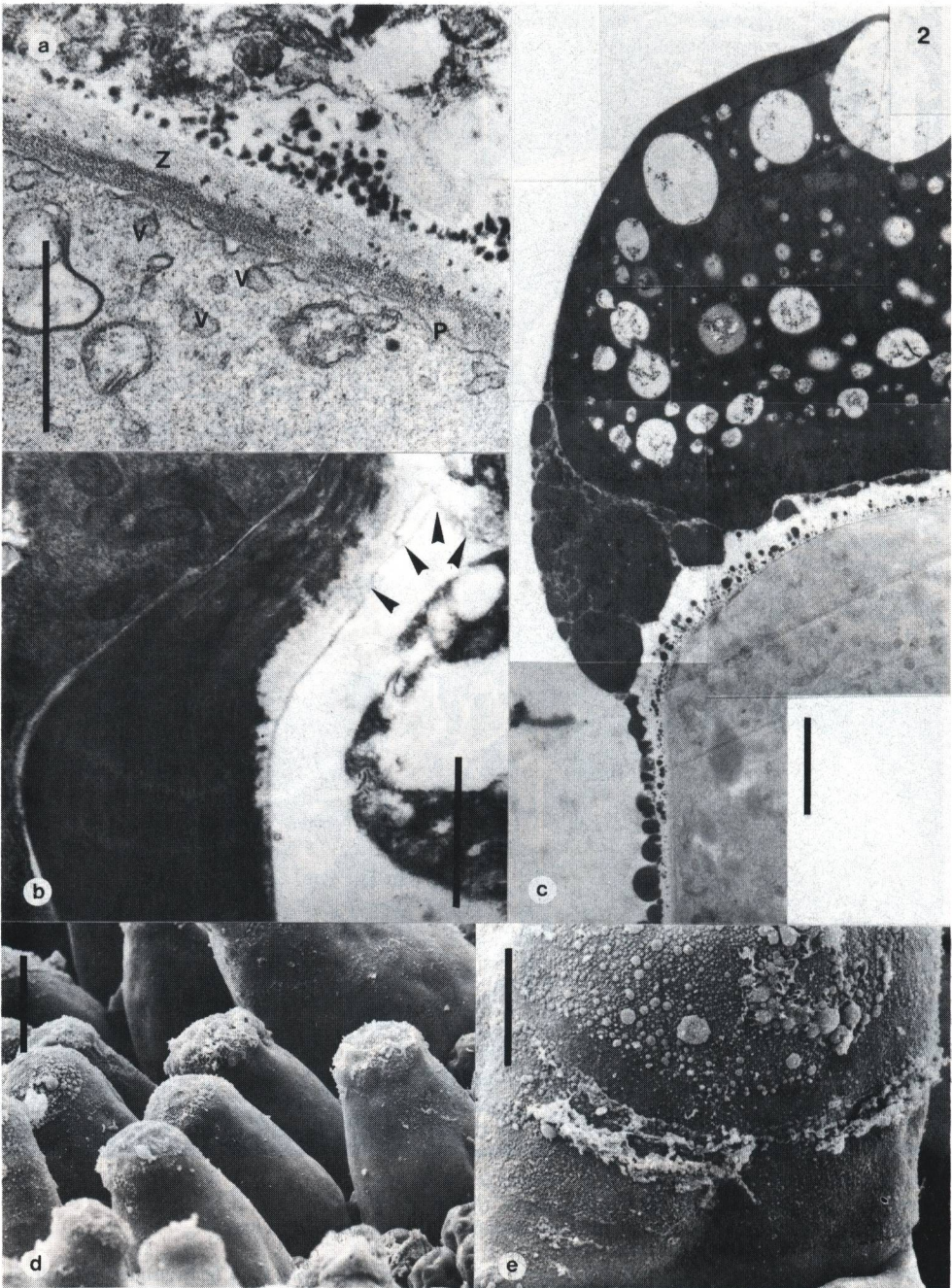


Abb. 1: *Oudemansiella radicata* (a, b), *O. mucida* (c, d)
a) Aufsicht auf das Hymenium mit Pleurocystiden. (Meßstrich = 20 µm)
b) Aufsicht über den sterilen Bereich der Lamellenschneide. (Meßstrich = 40 µm)
c) Spore mit strukturierter Oberfläche. (Meßstrich = 5 µm)
d) Bruch durch eine Lamellenschneide eines jungen Fruchtkörpers; zwei Typen von Cheilocystiden. (Meßstrich = 40 µm)

Fig. 1: *Oudemansiella radicata* (a, b), *O. mucida* (c, d)
a) Top view of the hymenium with pleurocystidia. (bar = 20 µm)
b) Top view of the sterile area of the lamella edge. (bar = 40 µm)
c) Spore with sculptured surface. (bar = 5 µm)
d) Cut through the edge of the lamellae of a young fruiting body, two type of cheilocystidia. (bar = 40 µm)



Literatur

- AGERER, R. (1976) – *Cyphella digitalis* A. & S. ex Fr. – Ein schüsselförmiger Basidiomycet. – Z. Pilzk. 42: 39–44.
- (1980) – Contribution to Neotropical Fungi – II. *Deigloria* gen. nov. (*Physalacriaceae*). – Mycotaxon 12: 185–200.
- ANKE, T., H. BESL, U. MOCEK & W. STEGLICH (1983) – Antibiotics from Basidiomycetes: XVIII. Strobilurin C and Oudemansin B, two new antifungal metabolites from *Xerula* species (*Agaricales*). – J. Antibiotics 36: 661–666.
- H.-J. HECHT, G. SCHRAMM & W. STEGLICH (1979) – Antibiotics from Basidiomycetes: IX. Oudemansin, an antifungal antibiotic from *Oudemansiella mucida* (Schrad. : Fr.) v. Hoehnel (*Agaricales*). – J. Antibiotics 32: 1112–1117.
- F. OBERWINKLER, W. STEGLICH & G. SCHRAMM (1977) – The strobilurins, new antifungal antibiotics from the Basidiomycete *Strobilurus tenacellus* (Pers.: Fr.) Sing. – J. Antibiotics 30: 806–810.
- BÄUERLE, J. (1979) – Antibiotika aus der Gattung *Mycena* (Pers. ex Fr.) und *Hydropus scabripes* (Murrill) Sing. – Diplomarbeit Univ. Tübingen.
- (1981) – Antibiotika aus Basidiomyceten der Gattungen *Clitopilus*, *Hohenbuehelia*, *Hemimycena* und *Mycena* (*Agaricales*). – Diss. Tübingen.
- BERTHIER, J. (1985) – Les *Physalacriaceae* du Globe (Hyménomycètes clavarioides). – Bibliotheca Mycologica 98: 1–128.
- & C. T. ROGERSON (1981) – A new North American species: *Physalacria cryptomeriae*. – Mycologia 73: 643–648.
- CHANDRASHEKARA, K. V. & K. NATARAJAN (1979) – A new species of *Physalacria* from South India. – Mycologia 71: 876–880.
- CLÉMENTON, H. (1972) – Die excretorischen Zystiden von *Baeospora myosura* (*Agaricales*). – Z. Pilzk. 38: 55–71.
- (1972) – Die Phaeocystiden von *Fayodia deusta* (*Agaricales*). – Z. Pilzk. 38: 73–87.
- CORNER, E. J. H. (1950) – A monograph of *Clavaria* and allied genera. – Ann. Bot. (London) Mem. 1: 1–740.
- (1966) – A monograph of cantharelloid Fungi. – Oxford University Press London.
- (1970) – Supplement to „A monograph of *Clavaria* and allied genera“. – Beih. Nova Hedwigia 33: 1–299.

Abb. 2: Ultrastruktur der Exsudatbildung am Cystidenapex:

- a) *Strobilurus tenacellus*: Anliefern des Exsudats in Vesikeln und Ausschleusen durch die Zellwand mit anschließender Aggregation außerhalb der Zelle. (Meßstrich = 0,5 µm)
- b) *S. esculentus*: Übergang zwischen der verdickten Cystidenwand und dem dünnwandigen Cystidenseitel; Ablösen von Wandmaterial (Pfeile). (Meßstrich = 1 µm)
- Oudemansiella radicata* c) – d)
- c) Gesamtansicht einer Cystidenspitze mit apical ausgeschiedenen Exsudattröpfchen, die sich zu einer Kappe aus elektronendichtem Material zusammenlagern. (Meßstrich = 5 µm)
- d) Dichtstehende Hymenialcystiden (SEM). (Meßstrich = 10 µm)
- e) Oberfläche einer Cystidenspitze mit apical ausgeschiedenen Exsudattröpfchen und einem Kranz abgelösten Wandmaterials (SEM). (Meßstrich = 5 µm)
- P: Plasmalemma; Z: Zellwand; V: Vesikel

Fig. 2; Formation of exsudat at the apex:

- a) *Strobilurus tenacellus*: The exsudat is transported inside the cell packed in vesicles. After the transudation the exsudat aggregates in the apex of the cystidium. (bar = 0,5 µm)
- b) *S. esculentus*: Transition between the thickened cell wall of the cystidium and the thin-walled apex; cell wall material is peeling off (arrows). (bar = 1 µm)
- Oudemansiella radicata* c) – d)
- c) Apex of a cystidium; numerous apically exuded droplets of the exudate, which aggregate and fuse to form a drop covering the apex. (bar = 5 µm)
- d) numerous hymenial cystidia (SEM). (bar = 10 µm)
- e) Surface of the apex of a cystidium; most of exudate is washed off during the preparation procedure, but a ring of the peeled cell wall material remained and some droplets of exsudat. (bar = 5 µm)
- P: plasmalemma; Z: cell wall; V: vesicle

- DÖRFELT, H. (1981) – Untersuchungen zur submikroskopischen Struktur von *Xerula melanotricha*. – Nova Hedwigia 35: 433–452.
- GULL, K. & R. J. NEWSAM (1975) – Ultrastructural organization in the Basidiomycete *Agrocybe praecox*. – J. Gen. Microbiol. 91: 74–78.
- JAGOW, G. VON, G. W. GRIBBLE & B. L. TRUMPOWER (1986) – Mucidin and strobilurin A are identical and inhibit electron transfer in the cytochrome bc₁ complex of the mitochondrial respiratory chain at the same site as myxothiazol. – Biochemistry 25: 775–780.
- JÜLICH, W. (1981) – Higher taxa of Basidiomycetes. – Bibliotheca Mycologica 85, Cramer Vaduz.
- KNECHT, J. (1959) – Zur Anatomie und Physiologie der Gattung *Oudemansiella* Speg. – Schw. Z. Pilzk. 37: 105–112.
- (1964) – Untersuchungen in der Gattung *Oudemansiella* Speg. I. – Schw. Z. Pilzk. 42: 17–28.
 - (1967) – Zur Stellung von *Oudemansiella platyphylla* (Pers. ex Fr.) Mos. und Vergleich mit *Oudemansiella radicata* (Relh. ex Fr.) Bours und *Tricholomopsis rutilans* (Schff. ex Fr.) Sing. – Schweiz. Z. Pilzk. 45: 177–188.
- KOST, G. (1978) – Vergleichende Merkmalsstudien von Arten der Gattungen *Hygrophorus* Fr. und *Tricholoma* (Fr.) Staude (Agaricales). – Z. Mykol. 45: 167–189.
- (1981) – Vergleichende morphologische, anatomische und feinstrukturelle Merkmalsstudien an Arten der Gattung *Tricholoma* (Fr.) Staude, Section Genuina (Fr.) Sacc. – Diss. Tübingen.
 - (1984) – *Megatracholoma* nov. gen. Eine neue agaricoide Gattung mit verwandtschaftlichen Beziehungen zu Arten anderer Organisationsstufen der Homobasidiomyceten. – Sydowia 37: 53–74.
- KÜHNER, R. (1980) – Les Hyménomycètes agaricoides (Agaricales, Tricholomatales, Pluteales, Russulales), étude générale et classification. – Bull. Soc. Linnéenne de Lyon, numéro spécial.
- MUSILEK, V., J. CERNA, V. SASEK, M. SEMERDZIEVA & M. VONDRACEK (1969) – Antifungal antibiotic from the basidiomycete *Oudemansiella mucida*. I. Isolation and cultivation of a producing strain. – Folia Microbiol. 14: 377–387.
- OBERWINKLER, F. (1977) – Das neue System der Basidiomyceten. – In: Frey, Hurka & Oberwinkler (eds): Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. Fischer Verlag Stuttgart. S. 59–105.
- PEGLER, D. N. & T. W. K. YOUNG (1986) – Classification of *Oudemansiella* (Basidiomycota: Tricholomataceae) with special reference to spore structure. – Trans. Br. Mycol. Soc. 87: 583–602.
- REDHEAD, S. A. (1979) – *Physalacria subpeltata* sp. nov. from Hawaii. – Mycotaxon 10: 46–48.
- (1987) – The *Xerulaceae* (Basidiomycetes), a family with sarcodimitic tissues. – Can. J. Bot. 65: 1551–1562.
- REXER, K.-H. & G. KOST (1989) – Zur Systematik der agaricoiden Hymenomyceten. I. Zur Morphologie, Anatomie und Ontogenese der Fruchtkörper von *Megacollihya*, *Oudemansiella*, *Strobilurus*. – Z. Mykol. 55(2): 207–240.
- REYNOLDS, E. S. (1963) – The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. – J. Cell Biol. 17: 208–212.
- SAUTTER, C. (1978) – Vergleichende morphologische und anatomische Untersuchungen an Polyporaceen. – Dis. Tübingen.
- SCHRAMM, G., W. STEGLICH, T. ANKE & F. OBERWINKLER (1978) – Antibiotica aus Basidiomyceten. III. Strobilurin A und B, antifungische Stoffwechselprodukte aus *Strobilurus tenacellus*. – Chem. Ber. 111: 2779–2784.
- SETLIFF, C. (1979) – Light- and electron-microscopic studies of cystidia in *Phanerochaete chrysosporium*. – Mycologia 71: 1244–1247.
- SINGER, R. (1986) – The Agaricales in modern taxonomy. – 4ed. Koeltz Königstein.
- SPURR, A. R. (1969) – A low viscosity epoxid embedding medium for electron microscopy. – J. Ultrastr. Res. 26: 31–43.
- SUBIK, J., M. BEHUN, P. SMIGAN & V. MUSILEK (1974) – Mode of action of mucidin, a new antifungal antibiotic produced by the basidiomycete *Oudemansiella mucida*. – Biochim. Biophys. Acta 343: 363–370.
- THALER, I. & M. GAILHOFER (1981) – Die Feinstruktur der Chrysocystiden von *Hypholoma fasciculare* (Basidiomycetes, Agaricales). – Protoplasma 108: 289–300.
- THIELKE, CH. (1972) – Zisternenaggregate bei Höheren Pilzen. – Protoplasma 75: 335–339.
- (1982) – Membranaggregate und Filamente in den Zystiden von *Volvariella bombycina*. – Z. Mykol. 49: 257–264.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

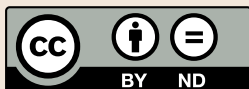
Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

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. Freigegebiger 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: 1989

Band/Volume: [55_1989](#)

Autor(en)/Author(s): Rexer Karl-Heinz, Kost Gerhard

Artikel/Article: [Zur Systematik der agaricoiden Hymenomyceten II. Verwandschaftliche Beziehungen von Megacollybia, Oudemansiella, Strobilurus zu anderen Basidiomyceten, nebst Studien zur Ultrastruktur ihrer Cystiden 241-252](#)