

Agaricales oder *Boletales*? Molekularbiologische Befunde zur Zuordnung einiger umstrittener Taxa

MANFRED BINDER, HELMUT BESL & ANDREAS BRESINSKY

Binder, M., H. Besl & A. Bresinsky (1997) - *Agaricales* or *Boletales*? Molecular evidence towards the classification of some controversial taxa. *Z. Mykol.* 63/2: 189 - 196.

Key Words: *Agaricales*, *Boletales*, *Omphalotaceae*, *Paxillaceae*, *Leratia*, *Hygrophoropsis*, *Ripartites*, 28S rDNA sequences, phylogenetic analysis.

Summary: Some controversial groups of fungi, so far not clearly assignable to the *Agaricales* or to the *Boletales*, were investigated on a molecular basis. For each taxon, a part of the 28S rRNA gene was enzymatically amplified and sequenced subsequently. Corresponding sequences of *Agaricales* and *Russulales* not examined in this study were downloaded from GenBank and used as references for the following phylogenetic analysis. According to the results, *Leratia*, *Ripartites* and the *Omphalotaceae* belong to the *Agaricales*, the affiliation of *Hygrophoropsis* to the *Boletales* is confirmed. For the *Omphalotaceae*, data inferred from molecular and chemosystematic studies are discussed in detail.

Zusammenfassung: In der vorliegenden Arbeit wurden einige Pilzgruppen molekularbiologisch untersucht, die bisher weder den *Agaricales* noch den *Boletales* eindeutig zuzuordnen waren. Dazu wurde jeweils ein Abschnitt des 28S rRNA-Genes enzymatisch amplifiziert und sequenziert. Bei der nachfolgenden phylogenetischen Auswertung der Sequenzdaten dienten die entsprechenden Sequenzen der bei GenBank verfügbaren Vertreter der *Agaricales* und *Russulales* als Referenzen. Gemäß den Resultaten sind *Leratia*, *Ripartites* und die *Omphalotaceae* innerhalb der *Agaricales* einzuordnen, die Zugehörigkeit von *Hygrophoropsis* zu den *Boletales* wird dagegen bestätigt. Für die *Omphalotaceae* werden die molekularbiologischen Ergebnisse zusammen mit den pigmentchemischen Befunden eingehender diskutiert.

Einleitung

Chemosystematisch gelten Pulvinsäurederivate als Leitpigmente der *Boletales*, da sie bisher kaum bei einer anderen Pilzgruppe nachgewiesen werden konnten (BESL et al. 1986). Die Vorstufe für den Biosyntheseweg der Pulvinsäuren ist das Terphenylchinon Atromentin (GILL & STEGLICH 1987), von dem sich auch die Thelephorsäure ableiten läßt. Infolge der zentralen biogenetischen Stellung der Terphenylchinone konnten verwandtschaftliche Rückschlüsse auf andere Ordnungen getroffen werden. Die in Frage kommenden *Thelephorales* enthalten teilweise Atromentin und

Atromentinester, verbreitet aber Thelephorsäure. Auch einige Vertreter der Gattung *Albatrellus* Gray („*Scutigerales*“) bilden Atromentin und das Cyclopentenon Gyroporin (KÄMMERER et al. 1985).

Taxa, die aufgrund neuerer Untersuchungen zur Anatomie und/oder Chemosystematik in den Verwandtschaftskreis der *Boletales* zu stellen sind, stehen häufig in der Diskussion. Während die taxonomische Einordnung einiger gastroider Gattungen wie *Rhizopogon* Fr. & Nordh. und *Melanogaster* Corda innerhalb der *Boletales* weitestgehend Zustimmung findet (BRUNS et al. 1989, BESL et al. 1996), wird der Anschluß bestimmter Pilze mit lamelligem Hymenophor im Bereich der *Paxillaceae* Lotsy eher als problematisch betrachtet. So führt BAS (1988) die Gattungen *Ripartites* Karst., *Hygrophoropsis* (Schroet.) Mre. und die Familie der *Omphalotaceae* Brsky. mit den Gattungen *Omphalotus* Fayod und *Lampteromyces* Sing. nach morphologischen und anatomischen Gesichtspunkten innerhalb der *Tricholomataceae* Heim ex Pouz., da er in diesem Fall chemotaxonomische Merkmale für überbewertet hält. SINGER (1986) hingegen klassifiziert *Ripartites*, *Hygrophoropsis* und die *Omphalotaceae* innerhalb den *Paxillaceae*.

Große Gemeinsamkeiten zwischen den beiden genannten Familien bestehen zumindest in der Pigmentbiosynthese. In Kulturen von *Omphalotus olearius* (DC.: Fr.) Sing. konnten neben Atromentin, Atromentinester und Thelephorsäure auch geringe Mengen der Pulvinsäuren Atromentin-, Xerocom- und Variegatsäure sowie Gyroporin nachgewiesen werden (KÄMMERER et al. 1985). Das gleichzeitige Auftreten von Sesquiterpenen (Illudoide) und der Holzabbautyp (Weißfäuleerreger) unterscheidet jedoch die *Omphalotaceae* grundsätzlich von den *Paxillaceae*. BRESINSKY (1996) unterstreicht die Eigenständigkeit der *Omphalotaceae*, weist aber darauf hin, daß sie nicht unbedingt in den *Boletales* verankert sind.

DNA-analytische Verfahren tragen in letzter Zeit vermehrt zur Aufklärung verwandtschaftlicher Beziehungen umstrittener Pilzgruppen bei. Ein rDNA-Screening sollte in diesem Fall helfen, bestehende systematische Konzepte z. B. die von BAS und SINGER zu vergleichen.

In der vorliegenden Arbeit wurden neben den angesprochenen Taxa auch die secotioiden Gattungen *Leratia* Pat. und *Weraroa* Sing. molekularbiologisch untersucht. Dazu wurde jeweils ein 1500 bp langer Abschnitt des 28S rRNA-Genes enzymatisch amplifiziert und davon 900 b sequenziert. Bei der nachfolgenden phylogenetischen Auswertung der Sequenzdaten dienten die entsprechenden Sequenzen von 22 Vertretern der *Agaricales* und *Russulales*, die von GenBank bezogen wurden, als Referenzen.

Material und Methoden

Von GenBank entnommene Arten und deren Accession Nr.:

Agaricus campestris L., U85273; *Clitocybe lateritia* Fauvre, U66431; *Cortinarius stuntzii* Peck, U11917; *Cystoderma granulorum* (Batsch: Fr.) Fayod, U85299; *Cystolepiota cystidiosa* Smith, U85298; *C. cystophora* Malenon & Bertault, U85297; *Hebeloma crustuliniforme* (Bull.) Qué., U11918; *Lactarius corrugis* Peck, U11919; *Lepiota felina* (Pers.) Karst., U85295; *L. subincarnata* Lange, U85294; *Leucocoprinus birnbaumii* (Corda) Sing., U85288; *L. longistriatus* (Peck) Sacc., U85287; *Macrolepiota gracilentia* (Krombh.) S. Wasser, U85279; *M. procera* (Scop.: Fr.) Sing., U85275; *Pleurotus dryinus* (Pers.: Fr.) Kumm., U04158; *P. ostreatus* (Jacq.: Fr.) Kumm., U04160; *P. pulmonarius* (Fr.) Qué., U04157; *Russula mairei* Sing., U11926; *Tricholoma atroviolaceum* Murr., U76457; *T. focale* (Fr.) Ricken, U76460; *T. imbricatum* (Fr.: Fr.) Kumm., U76458; *T. portentosum* (Fr.) Qué., U76464.

Folgende Arten wurden sequenziert (Art, Stamm, Datum, Fundort, leg./det.):

Boletus satanas Lenz, Bs2, 12.8.1995, Zellingen, L. Krieglsteiner; *Hygrophoropsis aurantiaca* (Wulf.: Fr.) Mre., Ha1, 13.9.1995, Siegenburg, M. Binder; *Lampteromyces japonicus* (Kawamura) Sing., 456, 5.9.1983, Japan, A. Bresinsky; *Leratia similis* Pat., 389, 26.5.1995, Neukaledonien, A. Bresinsky; *L. smaragdina* Pat., 332, 15.5.1995, Neukaledonien, A. Bresinsky; *Omphalotus olearius* (DC.: Fr.) Sing., CBS 141.34, 6.1934, USA, L. Overholts; *Ripartites metrodii* Huijsman, Rme1, 23.9.1996, Bernhardswald, H. Besl; *Tapinella atrotomentosa* (Batsch: Fr.) Sutara, 310, 20.7.1977, Viergstetten, A. Bresinsky; *Weraroa virescens* (Massee) Sing. & Smith, 289, 7.5.1995, Neuseeland, A. Bresinsky.

DNA-Isolierung aus Kulturen, Frischmaterial und Herbarbelegen

Die Kultivierung der Mycelien erfolgte auf Moser b-Medium (MOSER 1960) bei 23°C im Dauerdunkel. Zur DNA-Isolierung reichte der Bewuchs einer halben Petrischale, der mit einem sterilen Skalpell abgetragen wurde. Von Frischmaterial wurden möglichst steril jeweils 300 mg entnommen und verarbeitet (FISCHER 1995). Auch aus Herbarbelegen konnte Gesamt-DNA gewonnen werden. Dafür reichten 30 mg als Ausgangsmenge.

Die DNA-Extraktion entsprach im wesentlichen dem Verfahren von LEE & TAYLOR (1990). Ein zusätzlicher Reinigungsschritt mit Chloroform und anschließend mehrmaliges Waschen mit 70% EtOH (-20°C) erwies sich oftmals als hilfreich. Die DNA-Pellets wurden des weiteren luftgetrocknet. Die DNA-Präzipitate wurden in 100 µl TE-Puffer (10 mM Tris-HCl, 1 mM EDTA, pH 8,0) resuspendiert. Die Qualität der DNA wurde auf 1% Agarose-Gelen (Molecular Biology Certified Agarose, Biorad) überprüft.

PCR (Polymerase Chain Reaction) und Cycle Sequencing

Die 5' - 3' Sequenzen der in dieser Arbeit verwendeten Primer sind (VILGALYS, pers. Mitt.):

LR0R: ACC CGC TGA ACT TAA GC

LR5: TCC TGA GGG AAA CTT CG

LR7: TAC TAC CAC CAA GAT CT

Zur DNA-Amplifizierung mit *Taq*-Polymerase wurden die DNA-Stammlösungen 1:1000 verdünnt. Der gewünschte 28S rDNA-Abschnitt mit einer Länge von 1500 Basenpaaren (bp) konnte mit Hilfe der Oligonukleotide LR0R und LR7 enzymatisch vervielfältigt werden. Der Reaktionsansatz entsprach dem von FISCHER (1995).

Für die nachfolgende Sequenzreaktion wurden die PCR-Produkte über QIAquick Zentrifugationssäulchen (Qiagen) gemäß Vorschrift gereinigt und mit 50 µl Tris-HCl (10 mM, pH 8,0) eluiert. Das Cycle Sequencing wurde mit dem ABI PRISM Dye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Perkin Elmer) durchgeführt. Der Reaktionsansatz umfaßte 2 µl Terminator Ready Reaction Mix, 8 pmol je Primer und 3,5 µl PCR-Produkt LR0R-LR7. Das Endvolumen von 11 µl wurde mit H₂O bidest. eingestellt. Abschließend wurden die Ansätze mit einem Tropfen Mineralöl (Sigma) überschichtet, um Evaporation zu verhindern.

Die Programmierung des Thermocyclers (Biometra, TRIO) war wie folgt festgelegt: Denaturierung bei 96°C, 2 min; Annealing bei 47°C für LR0R und 49°C für LR5, 15 sec; Extension bei 60°C, 4 min. Diese Parameter waren in einer Schleife programmiert, die 25 mal durchlaufen wurde. Die gereinigten Ansätze wurden zur Auftragssequenzierung an das Uniklinikum Regensburg gegeben.

Phylogenetische Auswertung

Insgesamt wurden mit den Primern LR0R und LR5 pro Art ca. 900 Basen (b) sequenziert. Die ermittelten Sequenzen werden bei der Genome Sequence Data Base (GenBank) hinterlegt. Dem automatischen Alignment auf einem Power Macintosh 7500 mit Clustal W (THOMPSON et al. 1994) folgte eine nochmalige Korrektur per Hand. Platzhalter (gaps), die aufgrund von Insertionen und Deletionen eingefügt werden, wurden als fehlende Daten gewertet. Die weitere Verrechnung des Datensatzes erfolgte mit Komponenten des PHYLIP 3.5c Paketes (FELSENSTEIN 1993). Mit DNADIST wurden paarweise Distanzen aus den aufeinander ausgerichteten Sequenzen gebildet, wobei der Kimura 2-Parameter aktiv und das Verhältnis von Transition zu Transversion mit 1,5 vorgegeben waren. Die Distanzmatrix, welche die Unähnlichkeit der Arten widerspiegelt, bildete die Grundlage für die Auswertung mit dem Distanzmatrixprogramm NEIGHBOR (Neighbor-joining).

Zusätzlich wurde eine parsimonische Analyse mit PAUP 3.1.1 (SWOFFORD 1993) erstellt. Bei der heuristischen Suche mit 300 Replikaten waren die Optionen „branch and bound“ und „TBR branch swapping“ aktiv. Die Bootstrap Analyse (FELSENSTEIN 1985) wurde mit 500 Durchläufen vollzogen.

Ergebnisse und Diskussion

Die phylogenetische Auswertung mit PAUP ergab 12 gleichwertige parsimonische Cladogramme mit einer Länge von 716 Schritten, die nur geringe topologische Unterschiede zur Neighbor-Joining Auswertung zeigten. Die in der Bootstrap-Analyse erhaltenen Werte für stärker unterstützte Gruppen wurden deshalb auf den Neighbor-Joining-Baum übertragen (Abb. 1). Die in die Berechnung eingeschlossenen 31 Pilzarten bildeten acht Gruppierungen, die sich nach bestehenden systematisch/taxonomischen Konzepten in einzelne Familien gliedern lassen: *Strophariaceae* Sing. & Smith, *Cortinariaceae* Heim ex Pouz., *Tricholomataceae* Heim ex Pouz., *Omphalotaceae* Brsky., *Agaricaceae* Fr., *Pleurotaceae* Kühner, *Russulaceae* Lotsy, *Paxillaceae* Lotsy und *Boletaceae* Chev. Diese Gruppen sind zur besseren Übersicht mit verschiedenen Grauschattierungen unterlegt und werden im folgenden näher besprochen. Vorab ist allgemein anzumerken, daß eine größere Anzahl von Vertretern eines Taxons, die je nach Fragestellung ausgewählt werden, eine deutlich bessere Auflösung der auf Sequenzanalysen basierenden verwandtschaftlichen Verhältnisse erbringen kann. Da 28S rDNA-Sequenzen bisher nur im begrenzten Maße bei GenBank vorliegen und die dazugehörigen Veröffentlichungen erst eingereicht oder im Druck sind, soll sich die Diskussion hauptsächlich auf diejenigen Taxa beschränken, die Gegenstand dieser Studie waren.

Der verwandtschaftliche Anschluß der secotioiden Gattung *Leratia* (Abb. 2 und 3) war bisher ungewiß. Die in Neukaledonien endemischen Arten *Leratia similis* und *L. smaragdina* ähneln sehr stark am Boden liegenden Beeren. Diese Anpassung wird als Koevolution mit Fruchtauben zur ornitochoren Verbreitung ihrer Sporen gedeutet. Eine hypothetische Beziehung zu den *Boletales*, wie von HEIM (1971) angenommen, konnte in der vorliegenden Untersuchung nicht bestätigt werden. Es zeigte sich vielmehr eine Verwandtschaft zu der ebenfalls secotioiden Art *Weraroa virescens*, die mit den *Strophariaceae* in Verbindung gebracht wird (SINGER & SMITH 1958). Aufgrund der vorliegenden Daten lassen sich keine weiteren Aussagen über die Abgrenzung zu der im Cladogramm anschließenden Gruppe der *Cortinariaceae* mit *Hebeloma crustuliniforme* und *Cortinarius stuntzii* treffen. Zur endgültigen systematischen Einordnung der Gattungen *Leratia* und *Weraroa* sind jedoch weitere Sequenzanalysen in Vorbereitung.

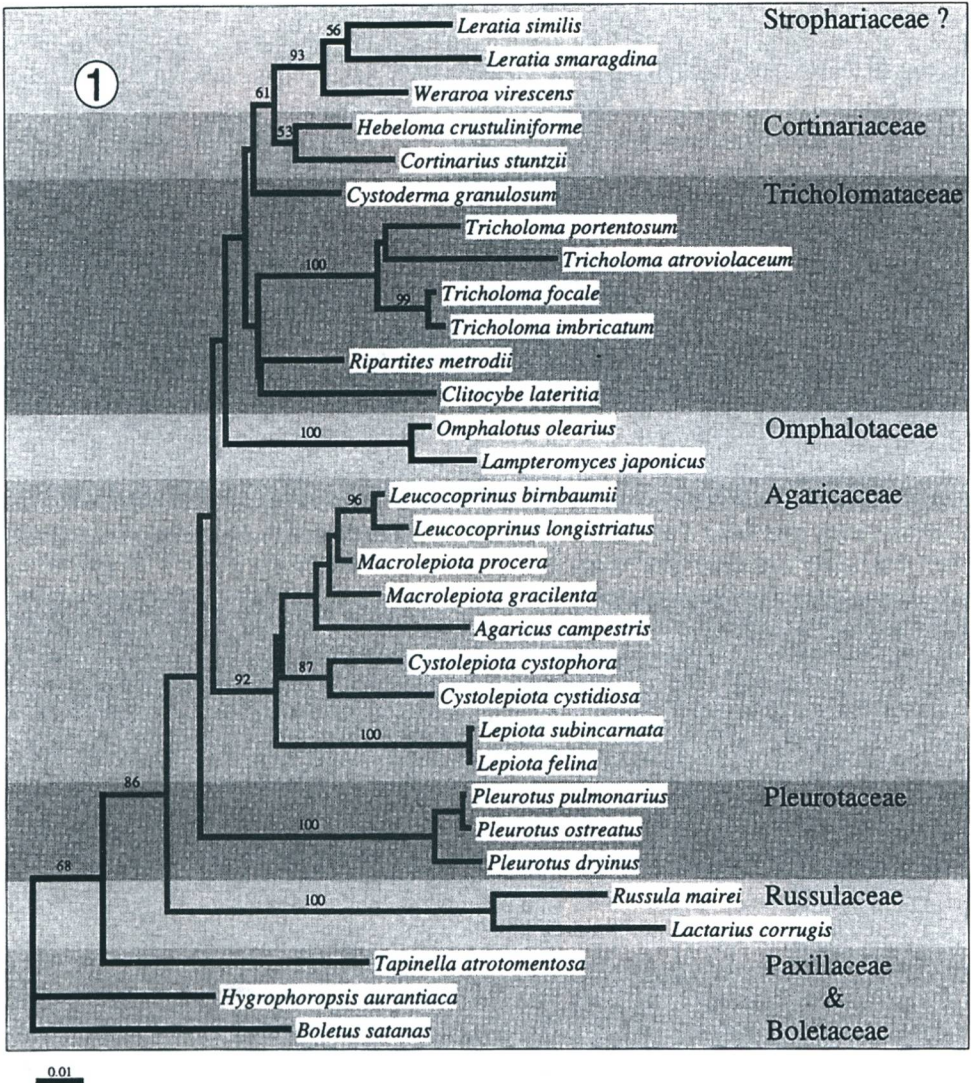


Abb. 1: Phylogenetische Auswertung der einbezogenen Vertreter der Agaricales, Boletales und Russulales mit Neighbor-Joining. Die Berechnung basiert auf der Sequenzierung von 900 b vom 5' Ende des 28S rRNA-Genes ab Basenposition 68. Bootstrap-Werte über 50% sind auf den jeweiligen Ästen angegeben. Schwarze Äste zeigen die in dieser Arbeit untersuchten Arten, graue Äste die von GenBank bezogenen Arten. Zur besseren Übersicht sind die angenommenen Grenzen der einzelnen Familien mit verschiedenen Grauschattierungen unterlegt. Der Maßbalken entspricht einer Distanz von 1%.

Im folgenden schließen sich die *Tricholomataceae* an. Während die Stellung von *Cystoderma granulorum* aufgrund der wenigen einbezogenen Arten unsicher bleibt, zeigt sich ein mit 100% stark unterstütztes Cluster, gebildet durch *Tricholoma portentosum*, *T. atroviolaceum*, *T. focale* und *T. imbricatum*. Neben *Clitocybe lateritia* befindet sich auch *Ripartites metrodii* innerhalb

der *Tricholomataceae*. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu den Befunden von MACHOL & SINGER (1971), die *Ripartites* nach einer bayesischen Analyse in die *Paxillaceae* stellten. Auch die klassische Einteilung in Farbsporer (*Agaricaceae*) und Weißsporer (*Tricholomataceae*) kann hier nicht angewendet werden, da *Ripartites* warzige, erdbraune Sporen besitzt. Erste Voruntersuchungen durch Restriktionsanalysen (RFLP) weisen auf eine engere Beziehung von *Ripartites* zur Gattung *Lepista* (Fr.) W. G. Smith hin, deren Vertreter nur schwach gefärbte, aber ebenfalls warzig ornamentierte Sporen besitzen (Daten nicht gezeigt). Zudem konnten in einer chemotaxonomischen Untersuchung weder in Fruchtkörpern noch in Mycelkulturen von *Ripartites* Pigmente vom *Boletales*-Typ nachgewiesen werden (BESL, unveröff.).

In der anschließenden Gruppe, den *Omphalotaceae*, wurden vor allem anatomische Merkmale kontrovers diskutiert. Während BRESINSKY & BESL (1979) die *Omphalotaceae* aufgrund der Struktur der Lamellentrama und den stark cyanophilen Sporen in die Nähe der *Paxillaceae* stellen, synonymisiert CORNER (1981) *Omphalotus* und *Lampteromyces* mit *Pleurotus* (Fr.) Quél. Dagegen schließt BAS (1988) *Omphalotus* und zusätzlich auch *Hygrophoropsis* in die *Tricholomataceae* ein. Im Cladogramm wird die eigenständige Position von *Omphalotus olearius* und *Lampteromyces japonicus* durch einen Bootstrap-Wert von 100% angezeigt. Anhand der einbezogenen Arten wird keine Verwandtschaft zu den *Tricholomataceae*, den *Agaricaceae*, dargestellt durch *Leucocoprinus birnbaumii*, *L. longistriatus*, *Macrolepiota procera*, *M. gracilentia*, *Agaricus campestris*, *Cystolepiota cystophora*, *C. cystidiosa*, *Lepiota subincarnata*, *L. felina*, und den *Pleurotaceae* mit *Pleurotus pulmonarius*, *P. ostreatus* und *P. dryinus* offensichtlich. Trotz der morphologischen, anatomischen und pigmentchemischen Ähnlichkeit von *Omphalotus* und *Hygrophoropsis* wird eine engere Verwandtschaft zwischen beiden Gattungen nicht bestätigt.

Hygrophoropsis steht innerhalb der *Paxillaceae* zusammen mit *Tapinella atrotomentosa*, den *Boletaceae* - durch *Boletus satanas* vertreten - genähert. Zu dieser Thematik ist eine weitere Arbeit (M. Jarosch) in Vorbereitung. Ferner grenzen die *Russulaceae*, repräsentiert durch *Russula mairei* und *Lactarius corrugis*, die *Agaricales* von den *Boletales* im Cladogramm ab.

Die *Omphalotaceae* sind trotz einiger chemischer Übereinstimmungen von den *Paxillaceae* verschieden (BRESINSKY & BESL 1979), denn sie produzieren darüber hinaus Sesquiterpene vom Typ der Illudoide. Sesquiterpene diese Typs findet man auch bei anderen Basidiomyceten, die teils den *Agaricales*, teils den *Aphyllophorales* angehören. Hier unterscheidet sich der Biosyntheseweg jedoch deutlich von dem der *Omphalotaceae* (NAIR et al. 1983). Wie eingangs erwähnt, wurde auch Atromentin in Kulturen von *Omphalotus* und *Lampteromyces* nachgewiesen. Da Atromentin die Grundlage für die Biosynthese verschiedener Pigmente bildet, muß es, wie wahrscheinlich alle Terphenylchinone, als sehr ursprünglicher Metabolit betrachtet werden. Zusammen mit Atromentin und Atromentinester stellt ein weiteres Terphenylchinon, die Thelephorsäure, den Hauptbestand der Pigmente der *Thelephorales* dar. Thelephorsäure konnte jedoch auch in *Tapinella atrotomentosa* (GAYLORD & BRADY 1971) und sogar in *Trametes versicolor* (L.) Pil. (SAWADA 1952) gefunden werden. Das ebenfalls in den *Omphalotaceae* vorkommende Cyclopentenon Gyroporin findet sich auch bei *Albatrellus*, *Chamonixia* Roll., *Gyroporus cyanescens* (Bull.: Fr.) Quél. und einigen *Leccinum*-Arten wieder (BRESINSKY 1996). Die gleichzeitige Anwesenheit von Sesquiterpenen und Pulvinsäurederivaten bei den *Omphalotaceae* ist im Pilzreich bisher einmalig. Während freie Sesquiterpene in den *Boletales* fehlen, sind Pulvinsäuren wie Atromentin-, Xerocom- und Variegatsäure für diese Ordnung kennzeichnend.

Am Beispiel *Omphalotus* und *Hygrophoropsis* wird deutlich, daß die systematische Einordnung bestimmter Pilzgruppen, aufgrund von nicht eindeutigen morphologischen und anatomischen



Abb. 2: Fruchtkörper von *Leratia similis*. Dia: A. Bresinsky

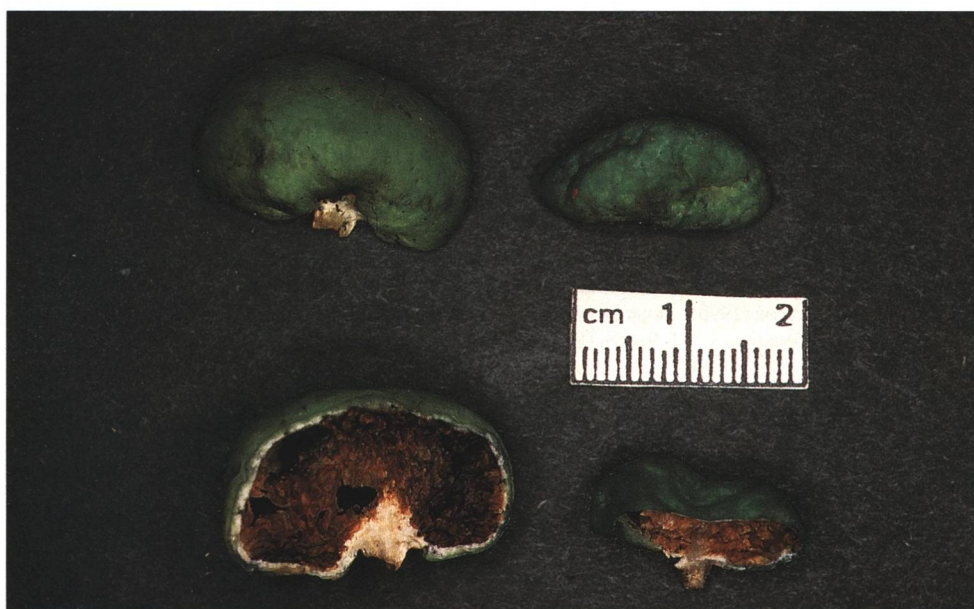


Abb. 3: Fruchtkörper von *L. smaragdina*. Dia: A. Bresinsky

Merkmale, auch weiterhin erschwert bleiben wird. Hilfreich würde eine allgemeine Anerkennung der Tatsache sein, daß innerhalb der *Agaricales*, der *Boletales* und der *Russulales* verschiedene Organisationsstufen in der Fruchtkörpermorphologie durchlaufen worden sind (HIBBETT et al. 1997). So ist es auch in Zukunft wichtig, vor allem die Zugehörigkeit von Pilzen mit agaricoiden Hymenophor zu den *Boletales* zu prüfen und somit eine genauere Abgrenzung gegenüber anderen Ordnungen zu ermöglichen.

Dank

Unser Dank gilt Herrn Dr. Michael Fischer für die Durchsicht einzelner Textpassagen, sowie Frau Dipl. Biol. Margit Jarosch für das Überlassen der Sequenz von *Hygrophoropsis aurantiaca*. Diese Arbeit wurde mit Personalmitteln (BR 217/12-2) der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) gefördert.

Literatur

- BAS, C. (1988) - Orders and families in agarics and boleti. In: BAS, C., TH.W. KUYPER, M.E. NOORDELOOS & E.C. VELLINGA (Eds.): Flora Agaricina Neerlandica **1**: 40-49. A.A. Balkema. Rotterdam, Brookfield.
- BESL, H., A. BRESINSKY & A. KÄMMERER (1986) - Chemosystematik der *Coniophoraceae*. Z. Mykol. **52**: 277-286.
- BESL, H., R. DORSCH & M. FISCHER (1996) - Zur verwandtschaftlichen Stellung der Gattung *Melanogaster* (*Melanogastraceae*, *Basidiomycetes*). Z. Mykol. **62**: 195-199.
- BRESINSKY, A. (1996) - Abstammung, Phylogenie und Verwandtschaft im Pilzreich. Z. Mykol. **62**: 147-168.
- BRESINSKY, A. & H. BESL (1979) - Zum verwandtschaftlichen Anschluß von *Omphalotus*. Sydowia, Beih. **8**: 98-109.
- BRUNS, T.D., R. FOGEL, T.J. WHITE & J.D. PALMER (1989) - Accelerated evolution of a false-truffle from a mushroom ancestor. Nature **339**: 140-142.
- CORNER, E.J.H. (1981) - The agaric genera *Lentinus*, *Panus* und *Pleurotus*. Nova Hedwigia, Beih. **69**: 1-169.
- FELSENSTEIN, J. (1985) - Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution **39**: 783-791.
- (1993) - PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.5c. Distributed by the author. Department of Genetics, University of Washington, Seattle.
- FISCHER, M. (1995) - Zur Systematik der *Boletales*: Isolierung und Kennzeichnung von DNA aus Fruchtkörpern und Mycelkulturen. Z. Mykol. **61**: 245-260.
- GAYLORD, M.C. & L.R. BRADY (1971) - Comparism of pigments in carpophores and saprophytic cultures of *Paxillus panuoides* and *Paxillus atrotomentosus*. J. Pharm. Sci. **60**: 1503-1508.
- GILL, M. & W. STEGLICH (1987) - Pigments of Fungi (Macromycetes). Prog. Chem. Org. Nat. Prod. **51**: 1-317.
- HEIM, R. (1971) - The interrelationships between the *Agaricales* and *Gasteromycetes*. In: PETERSEN, R. (Ed.): Evolution in the higher basidiomycetes, 505-534. University of Tennessee Press. Knoxville.
- HIBBETT, D.S., E.L. PINE, E. LANGER, G. LANGER & M.J. DONOGUE (1997) - Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences. Mycologia, eingereicht.
- 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.
- LEE, S.B. & J.W. TAYLOR (1990) - Isolation of DNA from fungal mycelia and single cells. In: INNIS, M.A., D.H. GELFAND, J.J. SNINSKY & T.J. WHITE (Eds.): PCR protocols, a guide to methods and applications, 282-287. Academic Press, San Diego, California.
- MACHOL, R.E. & R. SINGER (1971) - Bayesian analysis of generic relations in *Agaricales*. Nova Hedwigia **21**: 753-787.
- MOSER, M. (1960) - Die Gattung *Phlegmacium* (Schleimköpfe). J. Klinkhardt. Bad Heilbrunn, Österreich.
- NAIR, M.S.R., S.T. CAREY & C.T. ROGERSON (1983) - Illudoids from *Omphalotus olivascens* and *Clitocybe subilludens*. Mycologia **75**: 920-922.
- SAWADA, M. (1952) - Studies on pigments in fungi. I. On the distribution of telephoric acid in fungi. J. Japan. Forest Soc. **34**: 110-113.
- SINGER, R. (1986) - The *Agaricales* in Modern Taxonomy. 4. Aufl. Koeltz, Königstein.
- SINGER, R. & A.H. SMITH (1958) - Studies on secotiaceous fungi. III. The genus *Weraroa*. Bull. Torrey Bot. Club **85**: 324-334.
- SWOFFORD, D.L. (1993) - PAUP: phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1. Smithsonian Institution, Washington, D. C.
- THOMPSON, J.D., D.G. HIGGINS & T.J. GIBSON, (1994) - CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucl. Acids Res. **22**: 4673-4680.
- VILGALYS, R. - Conserved primer sequences for PCR amplification and sequencing from nuclear ribosomal RNA. Updates distributed by the author. Botany Dept., Duke University, Durham.

Eingegangen: 17. Oktober 1997



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: 1997

Band/Volume: [63_1997](#)

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

Artikel/Article: [Agaricales oder Boletales? Molekularbiologische Befunde zur Zuordnung einiger umstrittener Taxa 189-196](#)