Zur Kenntnis der Gattung *Daldinia* in Deutschland und Europa

HARTMUND WOLLWEBER & MARC STADLER

WOLLWEBER, H. & M. STADLER (2001) – Notes on the genus *Daldinia* in Germany and Europe. Z. Mykol. 67(1): 3 – 53.

Key words: Ascomycota, Xylariaceae, *Daldinia*, taxonomy, morphology, ecology, key.

Summary: A comprehensive investigation of the morphology and taxonomy of the genus *Daldinia* (Xylariaceae), supported by chemotaxonomy and PCR-based genetic fingerprinting, revealed the presence of at least nine *Daldinia* spp. in Europe. Among those, seven were found in Germany: *D. caldariorum, D. concentrica, D. fissa, D. loculata, D. petriniae, D. lloydii* (which is herein firstly reported from Germany) *and D. decipiens,* which was only recently described as a new species. *D. childiae* was identified for the first time among specimens collected in Austria and Switzerland. This species is closely related to the recently described *D. pyrenaica*, which occurs in Southwestern Europe. The pantropical *D. eschscholzii* was firstly identified from the Canary Islands, which politically belong to Europe. Based on observations of the authors and recent reports in the literature, the current taxonomy and biogeography of *Daldinia* in Europe is outlined, including a new key to European species and some notes on historical and ecological aspects.

Zusammenfassung: Im Rahmen einer umfassenden Untersuchung zur Morphologie und Taxonomie von *Daldinia* (Xylariaceae) wurde, unterstützt durch Chemotaxonomie und genetische Fingerabdrücke, festgestellt, dass in Europa mindestens neun Arten dieser Gattung vorkommen. Davon sind in Deutschland sieben (*D. caldariorum, D. concentrica, D. fissa, D. loculata, D. petriniae*, die erstmals aus Deutschland berichtete *D. lloydii* und die erst kürzlich gefundene *D. decipiens*) vertreten. Aus Österreich und der Schweiz wurde *D. childiae* erstmals identifiziert, und eine weitere neue Art aus Südwesteuropa wurde als *D. pyrenaica* erkannt. Von den politisch zu Europa gehörenden Kanarischen Inseln wurde außerdem die pantropische *D. eschscholzii* erstmals identifiziert. Aus eigenen Beobachtungen und aktueller Literatur wird ein Überblick über die Taxonomie und Verbreitung der Gattung in Europa gegeben, welcher neben einem neuen Bestimmungsschlüssel für europäische Arten auch historische und ökologische Aspekte mit einschließt.

Anschrift der Autoren: Dr. Hartmund Wollweber, In den Birken 73, 42113 Wuppertal & Dr. Marc Stadler, Bayer AG, PH-R LSC NP, Postfach 101709, 42096 Wuppertal; e-mail: marc.stadler@t-online.de

Widmung: Die vorliegende Arbeit ist Herrn Dr. Siegfried WOIKE gewidmet, der über viele Jahre mit uns die Pilzflora – insbesondere die Ascomycetenflora – des Neandertales und seiner Nachbargebiete beobachtet und untersucht hat. Ihm danken wir auch für viele nützliche Anregungen und vor allem für die zahlreichen Farbfotografien dieser Publikation.

1. Einleitung

1.1. Allgemeines

Unsere Beschäftigung mit der Gattung *Daldinia* begann im Spätsommer 1996 mit einem Massenaspekt von mehr als hundert Fruchtkörpern eines gestielten, kohligen, innen konzentrisch gezonten Kugelpilzes. Diese befanden sich an zwei etwa dreißig jährigen feuergeschädigten *Fagus sylvatica* L. Die Bestimmung mit der zur Verfügung stehenden Literatur führte rasch zu *Daldinia vernicosa* ss. auct. (jetzt gültiger Name *D. fissa*), dem Gestielten – oder wörtlich übersetzt: dem „Gefirnissten" Kohlenkugelpilz. Einige Tage später fand S. Woike ebenfalls an angebrannten Bäumen (*Carpinus betulus* L. und *Corylus avellana* L.), die an einem Wegrand bei Gruiten standen, die gleiche Art, wiederum in großer Stückzahl. Dieser schöne Pyrenomycet wurde 1996 auf der mykologischen Dreiländertagung in Bad Mergentheim ausgelegt und von E. Ludwig gemalt (Abb. 1). Ähnliche Massenaspekte von *D. fissa* an Hainbuche haben auch HÄFFNER (1999) in Rheinland-Pfalz und SULMONT (1972) in der Picardie (Frankreich) beobachtet.

Diese Befunde veranlassten uns, eine Überprüfung unserer Herbaraufsammlungen vorzunehmen. Dabei fanden wir neben der typischen, meist auf Esche vorkommenden *D. concentrica* eine weitere Aufsammlung von *D. fissa* auf Stapelholz von Rotbuche (Wuppertal, 1972) und zwei Belege großer halbkugeliger Fruchtkörper von Birke (Wuppertal, 1969 bzw. 1970) mit relativ kleinen, breit abgerundeten Ascosporen. Letztgenannte Funde konnten zunächst nicht sicher nach den zur damaligen Zeit vorliegenden Monographien von CHILD (1932) bzw. PETRINI & MÜLLER (1986) bestimmt werden. Erst die Revision der Gattung *Daldinia* (JU et al. 1997) führte zur Lösung des Problems: Unsere darauf erfolgte Bestimmung mit *D. loculata* (Lév.)Sacc. wurde von Rogers im Juli 1997 bestätigt. Dieser Erstfund für Europa wurde zusammen mit anderen Erkenntnissen auf Kongressen vorgestellt (STADLER 1998; STADLER et al. 1998). Bei den Arbeiten zur Taxonomie der einheimischen Arten wurden nach und nach viele eigene Aufsammlungen oder Belege, die uns freundlicherweise von verschiedenen Mykologen und Institutionen zur Verfügung gestellt wurden, untersucht und taxonomisch eingeordnet. Besonders aus der Botanischen Staatsammlung München, sowie den Sammlungen von H. Kreisel, L. Krieglsteiner und B. Senn-Irlet erhielten wir eine Fülle von Vergleichsmaterialien. Unter Einbezug weiterer Belege (u.a. aus K, ZT und WSP), mussten wir feststellen, dass bei der Weltmonographie von JU et al. (1997) v.a. bezüglich der Taxonomie und Verbreitung der Gattung in Europa noch viele Fragen ungeklärt blieben. Dies ist nicht verwunderlich angesichts der Tatsache, dass JU et al. (1997) als Frischmaterialien vorwiegend außereuropäische Arten zur Verfügung standen. Aus Europa hatten sie meist nur Herbarmaterialien studiert, anhand derer sie z.B. die Morphologie der Kulturen nicht überprüfen konnten. Die Beschreibung des Anamorphs von *D. fissa* (JU et al. 1999) basierte z.B. auf der Untersuchung einer Kultur aus einem von H.W. in Wuppertal gefundenen Fruchtkörper (Ww 2889).

Parallel zu klassisch-morphologischen Untersuchungen wurden im Rahmen einer interdisziplinären Zusammenarbeit auch weitere Parameter in bezug auf ihre Relevanz für die Taxonomie der

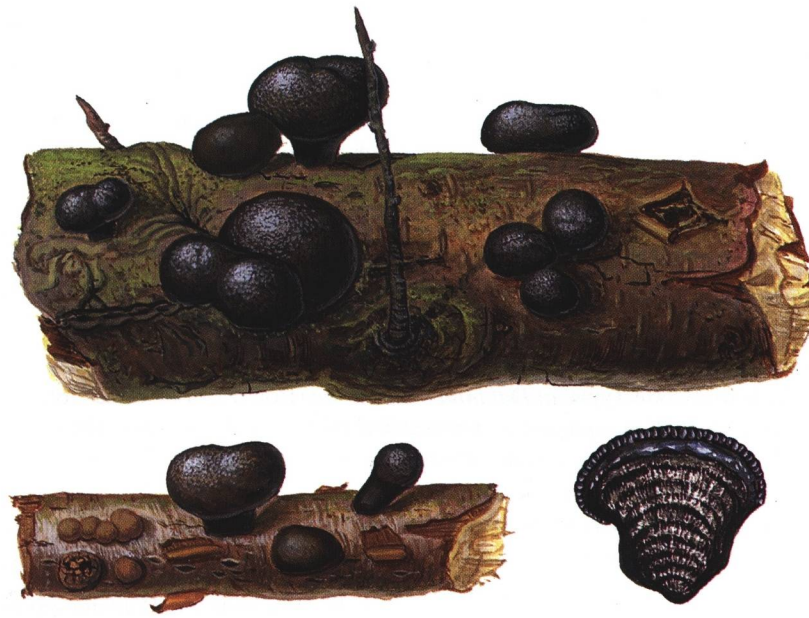


Abb. 1: Aquarell des Habitus von *Daldinia fissa* (Ww 2885). Mit freundlicher Genehmigung des Malers E. Ludwig (Berlin).

Xylariaceae untersucht: a) Chemotaxonomie anhand von mit Hilfe der HPLC erstellten Sekundärstoff-Profilen und b) molekulare Taxonomie unter Einbezug von genetischen Fingerabdrücken auf Basis der PCR. Die Ergebnisse dieser Studien wurden getrennt berichtet (STADLER et al. 2001a, 2000a, 2000b). Sie werden an dieser Stelle nur im Zusammenhang mit morphologischen Daten erwähnt, zu deren Absicherung sie herangezogen wurden.

In der vorliegenden Arbeit soll statt dessen anhand morphologischer, ökologischer und phänologischer Daten auch dem auf diesem Gebiet unerfahrenen Pilzkundler die Möglichkeit gegeben werden, die einzelnen *Daldinia*-Arten kennen zu lernen, um damit zumindest typische, reife und nicht zu alte Fruchtkörper selbst bestimmen zu können. Wie später hoffentlich deutlich wird, existieren auch bei uns weitaus mehr Arten von *Daldinia* als nur die geläufige *D. concentrica*. Viele Herbarbelege sind nach der herkömmlichen Bestimmungsliteratur nicht korrekt benannt. Dabei ist es durchaus möglich, zumindest in gutem Zustand befindliche Aufsammlungen auch ohne die Unterstützung der o.g. molekularbiologischen und chemotaxonomischen Analysen sicher einzuordnen. Wir versuchen außerdem, aus unseren Beobachtungen und aus der aktuellen englischsprachigen Literatur einen Überblick über die Taxonomie, Ökologie und Biogeografie von *Daldinia* in Europa zu geben.

1. 2. Geschichtliches

Pyrenomyceten, die im Inneren eine konzentrische Zonierung aufweisen, sind zunächst in verschiedenen Gattungen wie *Valsa*, *Lycoperdon*, *Sphaeria* oder *Hemisphaeria* zu finden. Erst 1863

wurde von CESATI & DE NOTARIS die Gattung *Daldinia* aufgestellt, die sie zu Ehren des Paters Agostino DALDINI (1817-1895) benannten. Daldini hinterließ 650 Aufsammlungen, darunter auch verschiedene *Daldinia* spp., im Museo Cantonale di Storia Naturale, Lugano, Schweiz (CRIVELLI et al. 1981; RIVA 1984). Der Gattungsname *Daldinia* wurde von SACCARDO (1882) anerkannt und ist heute konserviert. Forscher wie NITSCHKE (1867), FUCKEL (1873), COOKE (1883) und neuerdings auch LAESSØE (1994) wollten die konzentrisch gezonten Pyrenomyceten in die Gattung *Hypoxylon* einbeziehen. Wir folgen hier jedoch der Auffassung von JU et al. (1997), dass der Status von *Daldinia* als separate Gattung schon alleine aufgrund der unterschiedlichen Anatomie der Fruchtkörper – nämlich der inneren Zonierung – gerechtfertigt erscheint. Dies wird im übrigen auch durch die deutlich unterschiedlichen und im Wesentlichen gattungskonstanten Sekundärstoff-Profile von *Daldinia* und *Hypoxylon* in Kultur untermauert (WHALLEY & EDWARDS 1995; STADLER et al. 2000a).

Die ebenfalls konservierte Typusart *Daldinia concentrica* (Bolt.:Fr.) Ces. & de Not. blieb lange Zeit sehr unterschiedlich interpretiert und ist erst seit 1999 wieder eindeutig definiert (siehe 6.1 und ROGERS et al. 1999). Einen aktuellen Bestimmungsschlüssel und weitere Informationen zur Taxonomie und Biologie von *Daldinia* und anderen Gattungen der Xylariaceae (in Englisch) kann man übrigens auch auf der von JU und ROGERS zusammengestellten Internet-Homepage finden (***http://mycology wsu.edu/xylariaceae***).

In der deutschsprachigen Literatur wird nur gelegentlich über Funde von *Daldinia* spp. berichtet. Meist lautete die Diagnose wegen der Zonierung des Entostromas und der „großen" Fruchtkörper *D. concentrica* oder – seltener – *D. vernicosa* ss. auct. (KILLERMANN 1948; PIRK 1964). Im „Verbreitungsatlas der Großpilze Deutschlands (West)" von KRIEGLSTEINER (1993) werden beide Arten aufgeführt, jedoch nicht gesondert kartiert. Dabei hatten bereits PETRINI & MÜLLER (1986) unsere Kenntnis europäischer *Daldinia*-Arten auf fünf erweitert, wenngleich drei davon inzwischen einen anderen Namen tragen und eine weitere als neue Art erkannt werden konnte.

2. Material und Methoden

Abkürzungen:
18S rDNA: Gen kodierend für die kleine ribosomale Untereinheit;
AJSW: Herbar von A.J.S. Whalley, Liverpool, England;
ARDRA: Amplified ribosomal DNA restriction analysis (Restruktionsanalyse der amplifizierten ribosomalen Desoxyribonukleinsäuren);
BNT: 1,1´-Binaphthalene-4,4'-5,5'-tetrol (1);
HPLC: High Performance Liquid Chromatography (Hochleistungs-Flüssigkeitschromatographie);
K: Royal Botanical Gardens, Kew, England;
M: Botanische Staatsammlung München;
PCR: Polymerasen-Kettenreaktion;
R: Herbarium der Universität Regensburg;
WSP: Herbar der Washington State University, Plant Pathology Department, Pullman, USA;
Ww: Herbarium von H.W., hinterlegt im Fuhlrott Museum Wuppertal (auch benutzt als Designationsnummer für untersuchte Belege aus anderen Sammlungen);
ZT: Herbar der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Zürich.

Untersuchte Materialien: Bei den Artbeschreibungen (Kap. 6) wurden vornehmlich die von uns untersuchten Aufsammlungen aus Deutschland und anderen europäischen Ländern aufgelistet.

Uns standen allerdings viele weitere Herbarbelege aus außereuropäischen Ländern sowie Kulturen zur Verfügung, die hier nicht alle aufgeführt sind. Eine komplette Aufstellung dieser Materialien findet sich bei STADLER et al. (2001a). Falls nicht anders angegeben, wurden die Belege im Fuhlrott-Museum, Wuppertal, hinterlegt und können von dort zum Vergleich bezogen werden. Die untersuchten Kulturen stammten zum Teil aus den Sammlungen von ROGERS, inklusive vieler Typusmaterialien. Andere sind in öffentlichen Stammsammlungen (ATCC, CBS, IMI, K, MUCL) hinterlegt (STADLER et al. 2000a).

Lichtmikroskopie: Ascosporen wurden mit Hilfe von Melzers Reagens in 1200facher Vergrößerung unter Ölimmersion beobachtet. Konidiophoren und Konidien wurden in Wasser bei 400 – 1000facher Vergrößerung gemessen. **Herstellung von Kulturen**: Beschreibung siehe JU et al. (1997) bzw. STADLER et al. (2001a). Die zitierten Ergebnisse und Methoden zur **Chemotaxonomie** (HPLC-Analysen von methanolischen Extrakten) und **PCR** Fingerprinting (ARDRA, Minisatelliten-PCR) wurden ausführlich in früheren Veröffentlichungen dargestellt (STADLER et al. 2001a, 2000b). Untersuchung der **KOH-Pigmentreaktion** nach. JU et al. (1997); Erläuterungen s.a. 4.2 und Tab. V: Ein kleines Stück der Oberfläche von nicht zu alten Stromata, welches die pigmentierten Granula enthält, wurde auf einen Objektträger gebracht, pulverisiert und mit 1–2 Tropfen 10%KOH versetzt. Die nach 1–2 Min.auftretende Färbung wurde beobachtet und mit den Farbtafeln von RAYNER (1970), bzw. KORNERUP & WANSCHER (1978) verglichen. Pro Aufsammlung werden mehrere Proben gemacht, auch von Stromata verschiedener Entwicklungszustände.

3. Lebensweise, Entwicklung, Morphologie und diagnostische Eigenschaften

3.1. Lebensweise und Entwicklung

Die europäischen Arten der Gattung *Daldinia* kommen alle auf dikotylen Angiospermen vor. Nur einige außereuropäische Spezies fruktifizieren an Monokotyledonen wie Bambus und Zuckerrohr. Funde von Gymnospermen, Pteridophyten und anderen Gefäßpflanzen sind der Wissenschaft bislang nicht bekannt (JU et al. 1997). Man nimmt, wie auch bei anderen Gattungen der Xylariaceae, an, dass die Mehrzahl der Arten zusammen mit der Entwicklung der Angiospermen im Laufe der Kreidezeit entstanden sein muss, oder zumindest dort begründet lag (ROGERS 2000). Neuere Arbeiten deuten darauf hin, dass die typischen Anamorphe der *Xylariaceae* durchaus außerhalb der Wirtspflanze vorkommen können, auf der diese Pilze ihre Fruchtkörper bilden. Möglicherweise bleiben *Daldinia*-Arten als Saprophyten oder als Endophyten von Nicht-Angiospermen weitgehend unentdeckt und können ohne nachweisbare Schädigung des Wirtes jahrelang in der Wirtspflanze präsent sein. Diese Annahme wird durch Befunde bestärkt (PETRINI & PETRINI 1985; WHALLEY 1996), nach denen *Nodulisporium*, ein charakteristisches Anamorph der Xylariaceae (inkl. *Daldinia*), als Endophyt häufig aus nicht sichtbar geschädigtem Pflanzengewebe isoliert wurde. ROGERS (2000) ist der Auffassung, daß *Daldinia* zu einer Gruppe von Xylariaceae gehört, welche zunächst die noch lebenden Substrate besiedeln und dann nach einer „Dormanzphase" die Wirte rasch kolonisieren und auf ihnen fruktifizieren.

In der Natur erscheinen die Stromata oftmals kurz nach starker Schädigung (Brand!) oder nach dem Absterben der Bäume. Es wird daher postuliert, dass *Daldinia* spp. Erstbesiedler sind, welche die Initialphase einer Pilzsukzession bilden. Dies wird auf eine xerophile Lebensweise zurückgeführt (JU et al. 1997). Auch nach unseren Beobachtungen befindet sich das von den Fruchtkörpern besiedelte Holz oft in luftiger Lage wie an Wald-, Weg- oder Flussrändern. Ebenso zeigen die

Arbeiten von JOHANNESSON (2000), dass zumindest *D. loculata* pyrophil ist (d.h., ihre Fruchtkörper treten bevorzugt nach Feuerschädigung des Substrates auf). Andererseits stammen unsere eigenen Funde von *Daldinia* spp. nicht unbedingt immer von trockenen Standorten, sondern im Gegenteil meist aus regenreichen und humiden Gebieten (Nordostregion der Kanarischen Inseln, niederschlagsreiche Regenwälder auf Kuba, südjapanische Mittelgebirge, West-Pyrenäen, Flussauen der Voralpen und Alpen, Bergisches Land, Sennegebiet u.a.). Es ist also durchaus möglich, dass die *Daldinia*-Fruchtkörper sich für unterschiedliche Überlebensstrategien eignen. Denkbar ist, dass manche *Daldinia* spp. ihre Verbreitungs- und Rekombinationsstadien bevorzugt unter trockenheitsbedingtem Stress (oder Feuer) ausbilden, während die sexuelle und asexuelle Fruktifikation in Zeiten ausreichender Feuchtigkeit unterdrückt ist.

Y.-M. JU (pers. Mitteilung) ist aufgrund des bemerkenswert hohen Artenreichtums in trockenen Gebieten Mexikos (JU et al. 1997) der Auffassung, dass es sich bei *Daldinia* spp. um eine Gruppe von Pilzen handeln könnte, die zwar aus ariden Regionen stammen, aber dann aufgrund ihrer hohen Widerstandskraft sekundär in feuchtere Gebiete eingewandert sind. Auch ROGERS (2000) diskutiert den Artenreichtum der Xylariaceae in tropischen Regenwäldern in einem ähnlichen Zusammenhang. Er bemerkte zudem: „Tropical rain forests are sometimes considered 'museums' for diversity but, if so, they are probably largely short-term 'repositories' or refugia." Dies würde bedeuten, dass sich manche *Daldinia*-Arten im Laufe der Erdgeschichte aufgetretener Klimaschwankungen in feuchtere Regionen zurückgezogen hätten. Leider lässt sich die Entstehungsgeschichte der Gattung aber, auch aufgrund der noch bei vielen Arten ungeklärten Wirtsspezifität, auf Basis des derzeitigen Wissenstandes nicht befriedigend rekonstruieren.

Offenbar handelt es sich bei *Daldinia* um eine sehr anpassungsfähige Gattung von Pyrenomyceten, die auf den Jahre dauernden Prozess der Erschließung toten Holzes als Nahrungsquelle gut eingestellt ist. Am von *Daldinia* spp. befallenen Substrat wird wie bei vielen *Xylariaceae* eine Weißfäule bewirkt, bei der sowohl die Cellulose als auch das Lignin im Laufe der Jahre abgebaut werden. Ein typisches Beispiel dafür ist das sogenannte „Kalico"-Holz der Esche, welches aus dem Abbau durch *D. concentrica* resultiert (JU et al. 1997; PANISSET 1929). Man sieht in dem hellen Eschenholz, das sich unter dem Stroma befindet, längs- und querliegende schwarze Streifen analog dem Muster eines groben Leinenbucheinbandes (Abb. 2).

Die Stromata von *Daldinia* entwickeln sich in der Regel innerhalb weniger Wochen. Dabei bilden sich im Entostroma alternierend halbkreisförmige schmale dunkle bis schwärzliche, meist feste Zonen (Banden) und breite, hellere, weißliche bis graubräunliche und weniger feste Zonen von faseriger Textur. Je nach Art und Entwicklungsgrad kann ein einzelner Fruchtkörper bis zu zwanzig derartiger Zonen enthalten. Kurz vor der Reife sind meist nur die oberen hellen Banden weißlich, so z.B. bei *D. concentrica*. Andere Arten, wie *D. fissa,* weisen bei Reife neben den schwarzen oft nur weiße Banden auf. Dann beobachtet man eine gelatinöse Flüssigkeit – bei *D. fissa* im ganzen Entostroma, bei anderen (wie *D. concentrica*, *D. petriniae*) nur im oberen Teil der Stromata. Für dieses Phänomen wird eine Gelatinisierung eines Teiles der Hyphenelemente der hellen Zonen vermutet (CHILD 1932). Je mehr „gelatinöse" Flüssigkeit das Entostroma enthält, desto löchriger und „zerrissener" wird es nach Austrocknung. Die gelatinöse Flüssigkeit ist auch im Bereich der Perithecienschicht zu finden, die sich im oberen Teil des Entostromas entwickelt. Während der Reife der Ascosporen penetriert die Feuchtigkeit aus dem Inneren auf die Oberfläche der Stromata, so dass sich diese glatt und viskos anfühlen. Für einige Wochen (je nach Art bis zu wenigen Monaten), bekommen sie ein glänzendes lackiertes Aussehen. CHILD (1932)

schildert dazu treffend: *„Laccateness may be defined as a condition of the ectostroma which, as a result of the hardening of a viscous exudation, becomes varnished, has a brilliant sheen, and therefore simulates the appearance of a wet surface"*. Aus unseren Untersuchungen konnten wir dies neben *D. fissa* auch an anderen Arten wie *D. concentrica* und *D. loculata* bestätigen. Im Stadium der asexuellen Reproduktion ist diese „lackierte Oberfläche" allerdings z.T. unter der rotbräunlichen Konidienschicht verborgen und scheint nur an einzelnen Stellen schwarz glänzend durch. Beim Trocknen können die frischen, reifen Stromata mancher Arten erheblich schrumpfen. Dabei faltet sich die Oberfläche unregelmäßig wellenförmig und sieht oft aus, als wäre sie in Schlangenlinien angeordnet. Dieses Phänomen stellt also kein diagnostisches Merkmal dar, sondern ist vielmehr vom Zustand der gefundenen Fruchtkörper abhängig! Beobachtungen an *D. fissa* während der Vegetationsperioden 1999 und 2000 zeigten deutlich, dass die Konsistenz der Fruchtkörper stark von Umwelteinflüssen abhängig sein kann. Während die Stromata dieser Art nach dem Sporenauswurf normalerweise ein sehr löcheriges, fast hohles Entostroma besitzen, wiesen im April gefundene Stromata, die im warmen Vorjahr gewachsen waren, ein sehr festes und kompaktes Entostroma auf. So zeigten sich infertile, ungestielte, halbkugelige Fruchtkörper von 1,2 cm Höhe mit je zwölf alternierenden schwärzlichen und grauschwärzlichen, festen (nicht löcherigen!) Banden, was für die Art sehr untypisch ist. Dieses Beispiel soll aufzeigen, dass die diagnostische Relevanz der Fruchtkörpermorphologie zur Abgrenzung von *Daldinia*-Arten durchaus limitiert ist. Aufgrund der Überbewertung solcher variabler Merkmale hat es in der Vergangenheit auch nicht an Fehlbestimmungen gemangelt.



Abb. 2: Weißfäule im Eschenholz unter *Daldinia concentrica* (Ww 3741): sogenanntes „Kaliko"-Holz. Foto: S. Woike.

Bei vielen *Daldinia* spp. liefert auch die Färbung des Entostromas kein sicheres Bestimmungsmerkmal. Je nach Entwicklungszustand erscheinen z.B. junge Stromata von *D. concentrica* im Inneren mehr schwärzlich und ältere, fertile Fruchtkörper bräunlich bis schwarzbraun. Einige Monate nach dem Sporenabwurf ist das Entostroma gar braun bis weinbraun (Tab. I). Auf Druck zerbröckelt dann das Entostroma zu kohligen Überresten (auf diese Eigenschaft weist der in Deutschland gebräuchliche Name "*Kohliger Kugelpilz*" hin). Eine solche Konsistenz der Stromata ist aber generell bei älteren Exemplaren aller Arten der Gattung zu beobachten, und dasselbe gilt für die schwarzglänzende, an Steinkohle erinnernde Oberfläche. Der deutsche Name ist demnach gattungs- und nicht artspezifisch.

Es hat des Weiteren nicht an Versuchen gefehlt, die Breite der halbkreisförmigen Zonen zu messen und zur Bestimmung der Arten mit heranzuziehen. Offensichtlich sind meisthin die hellen Zonen von lockerer faseriger Textur deutlich breiter als die dunklen Zonen. Die Breite der Zonen kann jedoch je nach Wachstumsbedingungen und Alter stark variieren. Zudem liegen die mehr an der Basis befindlichen Zonen enger zusammen als die unmittelbar unter dem Ektostroma gelegenen. Besser ist es daher, nach PETRINI & MÜLLER (1986) das Verhältnis der Zonenbreiten (helle:dunkle Zonen) anzugeben. Mit einiger Vorsicht (s. Kap. 6) lassen sich auf diesem Wege *D. fissa* und *D. caldariorum* wegen der breiten weißen Zonen von den anderen *Daldinia*-Arten separieren (Tab. II).

Die meisten *Daldinia* spp. der nördlichen Hemisphäre bilden ihre Stromata und asexuellen Stadien im Sommer aus und sind dann im Spätsommer bis Herbst fertil. Unter den europäischen Arten nimmt hierbei *D. concentrica* eine Sonderstellung ein. Ihre Stromata entwickeln sich von Oktober bis März und fruktifizieren schon im April bis Mai (Tab. I).

3.2. Stroma-Oberfläche und Konidienstadien

Wie bei anderen Xylariaceae geht der Hauptfruchtform, dem Ascostroma mit den Perithecien, ein Konidienstadium voraus. Dieses ist auf der Oberfläche der Stromata, und gelegentlich auch auf dem umgebenden Holz und der Rinde zu finden. Die anfangs hyalinen Konidien färben sich bei der Reife bräunlich und verleihen so den Stromata ein mattes und stumpfes Aussehen. Ein schönes Beispiel liefert *D. eschscholzii*, deren Oberflächenfarbe nach HÄFFNER (1999) stark variiert. Die Konidiogenese von *Daldinia* ist, wie wohl auch bei vielen anderen Pyrenomyceten, witterungsabhängig, denn sie dient der schnellen Verbreitung der Art unter geeigneten Umweltbedingungen. Reife, schwarzglänzende *Daldinia*-Stromata (s.o.) können dementsprechend nach einigen Wochen oder Monaten erneut durch Konidienträger besetzt werden, was der Oberfläche wiederum ein mattes Aussehen verleiht. Daraus folgt, dass die Farbe der Stroma-Oberfläche für die Bestimmung kaum herangezogen werden kann, ohne gleichzeitig den Entwicklungszustand des Anamorphs zu berücksichtigen (s.a. Tab. I). Die mikroskopischen Merkmale der Kulturen und der auf den Fruchtkörpern gebildeten Anamorphe werden bei den einzelnen Arten genannt. Heutzutage richtet sich die Einteilung nach dem von JU & ROGERS (1996) in ihrer Weltmonographie von *Hypoxylon* definierten Verzweigungstypen. Das häufigste Anamorph von *Daldinia* ist *Nodulisporium*, (Abb. 14); es können aber auch innerhalb der Gattung andere Verzweigungsmuster auftreten, so z.B. *Sporothrix*, *Virgariella* und *Periconiella.* Manchmal bildet sogar eine Kultur jeweils mehrere der vorgenannten Stadien (s. *D. fissa* in JU et al. 1999). Diese Verzweigungsmuster (inkl. der Kombinationen) sind immer artkonsistent. Auch die Größe und Form der konidiogenen Zellen und der Konidien stellt ein hilfreiches diagnostisches Merkmal dar. So bietet die Morphologie der Anamorphe ein sehr sicheres Trennungsmerkmal zwischen *D. concentrica*/*D. childiae* und *D. eschscholzii* (JU et al. 1997, ROGERS et al. 1999). Dasselbe gilt für *D. pyrenaica* und die ähnliche *D. childiae*. Ein weiteres wichtiges Merkmal ist die Konidiogenese, die bei einzelnen Arten auch (*D. decipiens*) oder sogar bevorzugt (*D. petriniae*) enteroblastisch abläuft, während sie bei der Mehrzahl der Arten holoblastischer Natur ist. Die enteroblastische (annellidische) Konidiogenese ist bei starker Vergrößerung im Lichtmikroskop daran zu erkennen, dass an den konidiogenen Zellen nach der Bildung jeder Konidie jeweils eine ringförmige Narbe entsteht. Eine gelungene Illustration dieses Phänomens findet sich am Beispiel „*D. occidentalis*" (i.e. *D. petriniae*) bei PETRINI & MÜLLER (1986), sowie bei JU et al. (1997). Leider muss hier die Einschränkung folgen, dass die Untersuchung des Anamorphs auf den Fruchtkörpern

Tab. I: Jahreszeitliche Entwicklung von *D. concentrica* (*Fraxinus excelsior*, Neandertal und Wuppertal)

Zeitpunkt (Ww Nr.)	Stromata (Ø, cm)	Oberfläche	Perithecien	Entostroma	
				helle Zonen	dunkle Zonen
19.11.1996 Ww 3038	2,5	matt weinbraun mit Violett-Schimmer	fehlend	grauweißlich	braunschwarz
01.12.1998 Ww 3525	bis 2	matt weinbraun	fehlend	schwarz-grau	schwärzlich
23.02.2000 Ww 3720	bis 4	matt braun (Konidien), nach Trocknung wellig	Anflug von Perithecienbildung	obere Zonen weißlich, gelatinös, untere schwarzgrau	schwärzlich
26.03.1999 Ww 3564	bis 5	„arttypisch" fein bräunlich krakeliert, darunter schwarzglänzend	Anflug von Perithecienbildung	obere Zonen weißlich, gelatinös, untere schwarzgrau	schwärzlich
04.05.1999 Ww 3567	bis 7	glänzend lackiert, krakeliert, ausgestoßene Sporen in langen Fäden	ausgebildet	bräunlich, kompakt	schwarzbraun
03.07.1994 Ww 3527	bis 4	mattbräunlich, fein krakeliertes Netzwerk	ausgebildet	hellbräunlich bis weinbraun glänzend schimmernd, kompakt	braun
04.07.2000 Ww 3749	bis 7	mattbräunlich, fein krakeliertes Netzwerk	ausgebildet gelatinös	hellbräunlich bis weinbraun, glänzend schimmernd, kompakt	braun
20.09.1999 Ww 3612	bis 5	stumpf mattbräunlich, fein krakeliert	ausgebildet	Entostroma brüchig	braun
11.04.2000 Ww 3737*	bis 5	matt schwarz, fast glatt, jedoch mit feinen Ostiolenlöchern durchsetzt	ausgebildet	graubraun, glänzend schimmernd, Entostroma brüchig	dunkel weinbraun

* = (1 Jahr alte Stromata, 70% Gewichtsverlust)

gerade bei älteren Herbarbelegen nicht immer möglich ist, weil die Konidienträger oft nicht mehr gefunden werden können. Am besten vergleicht man diese Merkmale in Kultur. Für die Herstellung von Kulturen aus Ascosporen und Konidien werden vor nicht allzu langer Zeit gesammelte und gut konservierte Fruchtkörper benötigt. Die Kultivierung von *Daldinia* spp. gelang uns manchmal sogar noch aus den Sporen von mehr als zwanzig Jahre alten Herbarmaterialien. Trotzdem ist noch immer das Anamorph vieler *Daldinia* spp. nicht oder ungenügend bekannt.

Tab. II: Ascosporen und Zonierung der europäischen und einiger nichteuropäischer *Daldinia* Arten im Vergleich.

Art	Sporengröße (µm); eigene Beobachtungen	Angaben in der Literatur (µm)	Sporenform	Verhältnis helle: dunkle Banden
***D. caldariorum* Henn.**	8–11.5 x 4–5.5	R: 8–11 (12) x 4–5.5	ellipsoid, Enden breit abgerundet	3,5:1
***D. childiae* Rogers & Ju** (*D. cf. eschscholzii* ss. Petrini & Müller)	(11) 12–15 x 5–7 (8)	R: 12–16 x 5.5–7.5 P: 12–15 x 6–8	asymmetrisch ellipsoid bis ellipsoid, Enden verjüngt	1–3:1
***D. concentrica* (Bolt.) Ces & de Not.**	(12) 13–16 x (5) 6–7.5 (8)	R: 13–17 x 6–7.5 P: 12–16 x 6–8	ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid, Enden verjüngt	1,5–3 (4):1
***D. decipiens* Wollweber & Stadler**	(13) 14–18 (20) x 6,5–10 (11)	R: 14.5–17 x 7.5–9	ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid mit verjüngten Enden. auch eingeschnürt	1–2:1
***D. eschscholzii* (Ehrenb.:Fr.) Rehm**	10–14 x 5–6.5	R: 10–14 (15.5) x 5–6.5	asymmetrisch ellipsoid, an einem oder beiden Enden verjüngt	1.5–3:1
***D. fissa* Lloyd**	(10) 11–15 x 6–8 (9)	R: 11.5–15.5 x 6.5–9 P: 10–15 x 6–9	ellipsoid mit breit abgerundeten Enden	5–8:1
***D. grandis* Child**	16–22 (25) x 7–9	R: 14–22 (25.5) x 7–11	sehr variabel, schmal ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid	2–3:1
***D. lloydii* Ju, Rogers & San Martín**	(11) 12–18 x 6–8 (9)	R: 12–16 x 6–7.5	ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid, Enden verjüngt	1–3:1
***D. loculata* (Lév.) Sacc.**	10–14 (15) x 6–8 (8.5)	R:11–14 (15.5) x 6–8 (8.5)	breit ellipsoid, Enden breit abgerundet	1.5–3:1
***D. petriniae* Ju, Rogers & San Martin** (Syn. *D. occidentalis* ss. Petrini & Müller)	12–15 x 6–7.5 (8)	R:12.5–16.5 x (6) 6.5–7.5 P: 11–14 (17) x 6–8	asymmetrisch ellipsoid, mit verjüngten Enden	2–3:1
***D. pyrenaica* Wollweber & Stadler** (Syn. *D. loculata cf.* ss. Petrini & Müller)	(12) 13–17 (20) x 6–8 (9)	P: 13–16 x 6–8	asymmetrisch ellipsoid, mit verjüngten Enden	2–3:1
***D. singularis* Ju, Vasilyeva & Rogers** (noch nicht in Europa gefunden!)	9.5–11 x 4.5–5.5	R: 9–11 x 4.5–5.5	zylindrisch-ellipsoid bis nierenförmig; Keimspalt nicht über ganze Sporenlänge	1:1

R= Ju et al. (1997); Rogers et al. (1999); P. = Petrini & Müller (1986)

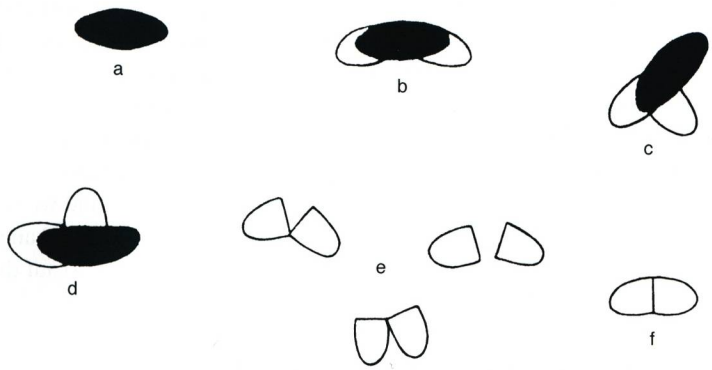


Abb. 3:
Ablösung des Perispors bei Ascosporen von *Daldinia fissa* durch Behandlung mit verdünnter KOH: **a:** Spore: l = 13 µm; **b-d:** Spore mit Perispor; **e-f:** abgelöstes Perispor. Aus RHOADS (1918).

3.3. Perithecien und Ostiolen

Die Perithecien entwickeln sich an den bereits gezonten Fruchtkörpern in der Peripherie des Entostromas und sind zumeist einreihig angeordnet. Einige Arten können nach unseren Beobachtungen – meist im seitlichen Bereich des Ektostromas - wenn auch selten- zwei- und dreireihige Perithecien ausbilden (Abb. 12.2.). Dies ist besonders dann der Fall, wenn das Stroma durch Aggregation etwas deformiert ist und damit von der typischen, halbkugeligen Form abweicht (s.a. Beschreibung von *D. grandis* bei CHILD 1932). Die Perithecien sind zumeist tubulär bis lanzettlich geformt. In ihnen werden die Asci und Ascosporen gebildet. Die Sporen werden bei Reife durch die Ostiolen nach außen abgegeben. Letztere sind entweder nabelförmig eingesenkt oder stehen punkt- bis papillenförmig aus der Oberfläche hervor. Ein solches Aussehen kann artcharakteristisch sein. So erscheinen die Oberflächen einiger Arten, wie *D. concentrica* oder *D. eschscholzii* glatter als die von *D. childiae* und *D. loculata* mit ihren meist punktförmigen Perithecien. Vereinzelt beobachteten wir allerdings, dass Ostiolen auf dem oberen Teil des Stromas fein punktförmig waren, während sie in den seitlichen Bereichen deutlich papillat waren und sogar an eine *Rosellinia* sp. erinnerten (s.a. CHILD 1932 und Abb. 7.2.).

3.4. Asci und Ascosporen

Die unitunikaten Asci sind zylindrisch und lang gestielt . Unter dem Lichtmikroskop sieht man einen ringförmigen Apikalapparat, der sich in Melzers Reagenz blau färbt, und dessen Feinstruktur bei CARROLL (1964) beschrieben wurde. Auch die Größe des Apikalapparates ist für die sichere mikroskopische Bestimmung relevant. Die ausgefallene Ascosporenmasse erscheint purpurschwarz; im Lichtmikroskop variiert die Sporenfarbe von hellbraun bis dunkelbraun. Die Sporen sind mit einem Keimspalt versehen, der meistens über die gesamte Sporenlänge verläuft. Manche Ascosporen enthalten, in Wasser beobachtet, feine Tröpfchen. Unter Zusatz von Melzers Reagenz findet man eine rundliche bis längliche Vakuole, die sogenannte De-BARY-Blase, welche meist im mittleren Bereich der Spore liegt. Die glatten braunen Ascosporen sind von einem hyalinen und glatten Perispor (auch Exospor genannt) umgeben, der sich beim Prozess der Sporenkeimung ablöst (Abb. 3). Die Ablösbarkeit des Perispors in 10% KOH besitzt nach JU et al. (1997) diagnostischen Charakter.

Sporenmaße und -formen von *Daldinia* spp. sind nahezu arttypisch. Die Kombination beider Parameter bildet eine wichtige Hilfe für den Aufbau unseres Schlüssels. Die trotz einer gewissen

Variabilität relativ konstanten Sporenformen können ellipsoid oder asymmetrisch ellipsoid sein. Die Enden der Sporen sind entweder breit abgerundet oder verjüngt. Im Lichtmikroskop können manche Sporen als nur an einem Ende verjüngt erscheinen (wegen der relativen Lage zur Mikroskopierebene), und aus dem gleichen Grund kann die Form von ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid schwanken. Eine Übersicht gibt Tab. II. Für eine sichere Charakterisierung genügt es nach CHILD (1932), ca. 25 Messungen pro Ascocarp vorzunehmen. Allerdings empfehlen wir aus Erfahrung, Proben von verschiedenen Stellen der Stromata (und wo dies möglich ist, sogar von mehreren Fruchtkörpern) zu untersuchen. Die in unserem Schlüssel angegeben Sporenmaße sind unter Zusatz von Melzers Reagenz gemessen, beziehen sich also auf die glatten braunen Sporen und berücksichtigen nicht das variable hyaline Perispor.

3.5. Beobachtungen zur Ökologie und Physiologie

Unsere heutigen Kenntnisse der Ökologie von *Daldinia* spp. sind von JU et al. (1997) und JOHANNESSON (2000) ausführlich zusammengefasst. Wegen der oftmals unsicheren Identität der untersuchten Materialien möchten wir hier die wichtigsten Ergebnisse, ergänzt durch eigene Beobachtungen, wiedergeben.

In ihrer Entwicklung zeigen *Daldinia* spp. ökologisch und physiologisch ein xerophiles Verhalten: Sie speichern Wasser in ihren Stromata und sind daher Sukkulenten vergleichbar. Schon die jungen Fruchtkörper sammeln Feuchtigkeit an und werden in ihrem Inneren mehr oder weniger gelatinös, wodurch die Stromata gegen Austrocknung geschützt werden. Äußerlich sichtbar wird dieses besonders gut während der Zeit der Sporenreife. Von ihrem Substrat entnommene Stromata von *D. concentrica*, die sich in einem Raum mit Zimmertemperatur befinden, emittieren dann ihre Sporen aus den Ostiolen etwa 10 cm weit (nach KILLERMANN 1948 sogar bis zu 15 cm!) in die Umgebung. Die schwarzen Ascosporen sitzen z.T. wie in Fäden aneinandergereiht auf der Oberfläche des Fruchtkörpers und lassen diese pulvrig erscheinen. Auf weißem Papier liegen die Ascosporen etwa 2–3 cm weit in dicker Schicht um das Stroma herum. Es sieht so aus, als seien sie unter Druck herausgeschleudert worden.

Der Sporenabwurf unterliegt einem diurnalen Rhythmus. Er findet nur des Nachts statt; dies gilt sowohl für die freie Natur als auch für Laborbedingungen bei 25°C. Der diurnale Rhythmus der Sporenemission lässt sich, wie wir an *D. concentrica* bestätigen konnten, durch Änderung der Lichtverhältnisse umkehren (INGOLD 1946): Dunkelt man am Tage ab, so werden die Sporen emittiert, beleuchtet man dagegen des Nachts, so stagniert der Sporenabwurf. Eine chronobiologische Sporenemission konnten wir auch an *D. fissa*, *D. petriniae* und *D. childiae* beobachten. Der Sporenabwurf im Labor dauert ca. 20 bis 30 Tage, in der Natur sogar einige Monate. Ein Fruchtkörper mit 20 cm^2 Perithecienoberfläche emittiert nach INGOLD (1946) in den ersten 10 Tagen durchschnittlich ca. 132 Mio. Sporen per diem, das wären in 30 Tagen 2.062 Millionen, entsprechend 0,71 g Sporengewicht. Dabei verliert der Fruchtkörper innerhalb dieses Zeitraumes ungefähr 70% seines Gewichtes. Einen analogen Gewichtsverlust fanden wir auch in der freien Natur, z.B. bei einem reifen Fruchtkörper von *D. concentrica* mit einem Durchmesser von 4,2 cm wog 23 g, während ein etwa gleich großer einjähriger Fruchtkörper, der von dem gleichen Ast entnommen wurde und nicht von Insekten befallen war, nur 8 g schwer war. Der Gewichtsverlust betrug somit ca. 65%. Reduziert man im Laborexperiment das Entostroma unterhalb der Perithecien auf etwa ein Viertel, so ergibt sich eine beträchtlich verminderte Sporenemission. Daraus schloss INGOLD (1946), dass das zonierte Entostroma mit seinem Wasserreservoir für den

selbst in sehr trockenen Perioden lange anhaltenden Sporenabwurf mit verantwortlich ist. Die Sporenemission in der kühleren und feuchteren Nacht begünstigt sehr wahrscheinlich die innerhalb weniger Stunden erfolgende Keimung der Sporen auch in Perioden und Gebieten, in denen wochenlang kein Regen fällt.

Man ist geneigt zu sagen, angebranntes Holz oder Bäume mit einem xerophilen Standort bildeten keine Basis für Wasser ansammelnde *Daldinia* spp. Dies ist jedoch nicht der Fall, denn beim Abbau von Lignin und Cellulose zum weißfaulen Holz entsteht u.a. Wasser, welches in den Stromata gespeichert werden könnte. Im übrigen ist weißfaules Holz immer feuchter als das übrige Holz. Nach dem Abwurf der Sporen lässt sich die Oberfläche, das Ektostroma leicht durchstechen. Es wird durchlöchert und bröckelig.

Daldinia spp. werden gerne von Schnecken und Insekten befallen. Schon RAHM (1946) beschreibt den Befall einer auf Erle vorkommenden Art – vermutlich *D. petriniae* – mit Holzwürmern, aus deren Mageninhalt die Ascosporen identifiziert wurden. In *Daldinia*-Arten, die angebrannte Hölzer besiedeln (wie *D. loculata*) leben pyrophile Insekten (JOHANNESSON et al. 2000).

4. „Molekulare Chemotaxonomie" der Gattung *Daldinia*

4.1. Sekundärmetabolite und Pigmente im Teleomorph und Anamorph

Seit den umfassenden Untersuchungen von WHALLEY & EDWARDS (1995) ist bekannt, dass der Sekundärmetabolismus der Xylariaceae chemotaxonomische Relevanz besitzt. Die von WHALLEY & EDWARDS nicht untersuchten Arten der Gattung *Daldinia* wurden daher einer chemotaxonomischen Studie unter Einbezug von Sekundärstoffprofilen von Extrakten aus Fruchtkörpern und Kulturen unterzogen (STADLER et al. 2001a). Interessanterweise wurden in Kulturen immer andere Hauptmetabolite beobachtet als in den zugehörigen Stromata. Die Sekundärstoffproduktion war innerhalb einer Art weitgehend konstant. Einige charakteristische chemische Strukturen dieser Stoffe sind in Abb. 4 zusammengestellt, und einen Überblick über die Verbreitung dieser Stoffe in *Daldinia* spp. und Verwandtschaftskreis gibt Tab. III.

Daldinia spp. unterscheiden sich von *Hypoxylon*-Arten durch das Fehlen von Mellein-Derivaten in Kultur. Ihre Anamorphe bilden stattdessen bevorzugt Naphthalin- und Chromonderivate, die im Gegensatz zu den bei vielen Xylariaceae vertretenen Melleinen offenbar gattungsspezifisch sind. Melleine kommen dagegen nicht in *Daldinia*, aber in sehr vielen anderen Gattungen der Xylariaceae wie *Hypoxylon* und *Xylaria* vor (WHALLEY & EDWARDS 1995; SCHNEIDER 1996, STADLER et al. 2001).

Im Gegensatz dazu sind die Fruchtkörperpigmente offenbar nicht zur Abtrennung von *Daldinia* von *Hypoxylon* auf Gattungsebene geeignet, sondern eher für die intragenerische Abgrenzung innerhalb beider Gattungen. Zum Beispiel sind die violetten Binaphthyle wie BNT, die typischerweise in allen *Daldinia* spp. als Hauptpigmente auftreten, auch in einigen *Hypoxylon* und *Nemania* spp. vorhanden. Interessanterweise kommen die rötlichen Mitorubrine nur in solchen *Hypoxylon*-Arten vor, die keine Binaphthyle enthalten, während *D. childiae* und *D. pyrenaica* neben diesen auch die gelblichen Azaphilone vom Daldinin-Typ (d.h. mit Mitorubrin chemisch verwandte Stoffe), sowie die ebenfalls gelben Benzophenone vom Daldinal-Typ in hohen Konzentrationen enthalten. Wie im nächsten Absatz beschrieben wird, kann die Präsenz solcher Stoffe auch auf einfacherem Wege ohne großen analytischen Aufwand ermittelt werden. Außer den

Tab. III: Vorkommen charakteristischer Sekundärstoffe bei *Daldinia* spp. und Verwandten

	Stromata					Kulturen	
Gattung/Art	**Binaphthyle (BNT, Daldinol)**	**Daldinine und Daldinale**	**Mitorubrin**	**Concentricol**	**Cytochalasine**	**Naphthaline/ *Chromone***	**Melleine**
Daldinia caldariorum	+	–	–	–	–	+	–
D. childiae	+	++	–	–	–	+	–
D. concentrica	+	–	–	++	–/+	+	–
D. decipiens	+	–	–	–	–	+/E	–
D. eschscholzii	+	–	–	–/(+)/+	++/(+)	+	–
D. fissa	++	–	–	–	–	+	–
D. grandis	+	–	–	–	–	+	–
D. lloydii	+/A	–	–	–	–	n.e.	n.e.
D. loculata	++	–	–	–	–	+	–
D. petriniae	+/A	–	–	–	–	+/E	–
D. pyrenaica	+	++	–	–	–	+	–
D. singularis	+	–	–	–	–	n.e.	n.e.
Hypoxylon spp.	+/–	–	+/–	–	–/C	–	++
Xylaria spp.	–	–	–	–/B	–/C	–	–/D

(+), nicht sicher nachgewiesen; +, nachgewiesen; ++, Hauptmetabolit; -, nicht nachgewiesen; n.e., nicht untersucht; A, Signal überlagert von bislang unbekannter Begleitsubstanz (s. STADLER et al. 2001a); B, ähnliche Inhaltsstoffe von einigen Arten literaturbekannt; C, aus Kulturen, nicht aber aus Fruchtkörpern der betr. Gattung literaturbeschrieben (WHALLEY & EDWARDS 1995); D, von uns nicht sicher nachgewiesen, doch Bildung unter anderen Kulturbedingungen literaturbekannt (SCHNEIDER 1996); E, Bildung in Festmedienkultur. doch nicht in Submerskultur beobachtet (BAUMGARTNER 2001).

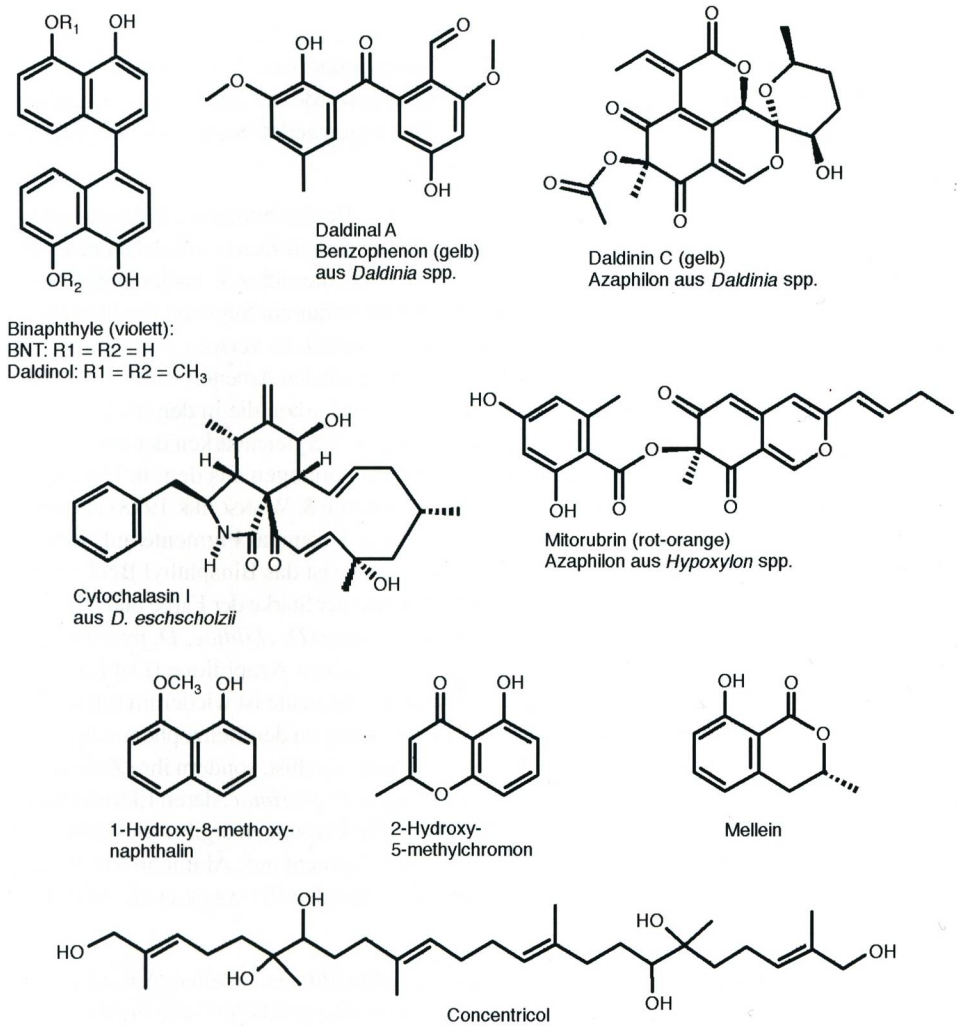


Abb. 4: Chemische Strukturen einiger ausgewählter Sekundärstoffe von *Daldinia* und Verwandtschaftskreis. Verändert aus STADLER et al. (2000a,c). Erläuterungen im Text.

Pigmenten wurden mit den Cytochalasinen (HASHIMOTO & ASAKAWA 1998) und dem erst kürzlich gefundenen Concentricol (STADLER et al. 2000b) weitere Stoffe in den Stromata von *Daldinia* spp. entdeckt, welche nur im ultravioletten Licht sichtbar sind. Auch ihnen kommt chemotaxonomische Relevanz zu, aber wie die oben erwähnten Metabolite aus Kulturen können sie nur mit Hilfe der HPLC nachgewiesen werden. Sie tragen daher wohl nicht zur KOH-Farbreaktion bei.

4.2. Farbreaktion mit Kalilauge (10 % KOH)

Das Ektostroma reifer *Daldinia*-Spezies enthält Pigmente, die in 10% wässriger KOH unterschiedlich gefärbt sind und nach JU et al. (1997) zur artcharakteristischen Unterscheidung von *Daldinia* spp. herangezogen werden können. Systematisch wurde die „KOH-Pigmentreaktion" bereits bei der Gattung *Hypoxylon* (JU & ROGERS 1996) angewendet. So werden drei verschiedenartige Farbgruppen aufgefunden (s. Tab. IV und V).

Mit folgenden Einschränkungen decken sich unsere eigenen Beobachtungen mit denen von JU et al. (1997) beschriebenen: 1.Die Farbreaktion muss sofort nach dem Zusatz von KOH beobachtet werden, denn sie liefert mehr oder weniger starke Färbungen, die sich z.T. nach einiger Zeit ändern oder verschwinden können. 2. Zur Reaktion mit KOH ist nur ein Segment der Stromaoberfläche reifer Fruchtkörper, welches pigmentierte Granula enthält, zu verwenden. Die o.g. Farbgruppen z.B. „purple" (lila-violettlich) sind hier dem Begriff nach den Arbeiten von JU et al. (1997) angepasst. Sie umschreiben jeweils eine Reihe benachbarter Farben die in den mykologischen Farbtafeln von RAYNER (1970) nummeriert sind. Zur besseren Vergleichbarkeit der einzelnen Bezeichnungen werden in Tabelle IV die analogen Farbbezeichnungen aus dem in Deutschland gebräuchlicheren "Methuen Handbook of Colours" (KORNERUP & WANSCHER 1978) aufgeführt. Die meisten *Daldinia* spp. weisen in KOH lila-violettliche Stromata- Pigmente auf, jedoch in unterschiedlicher Konzentration (s. Tab. V). In dieser Gruppe ist das Binaphthyl BNT (Abb. 4) ein Hauptmetabolit, wobei eindeutige Korrelationen zwischen der Stärke der Farbe und dem BNT-Gehalt der Stromata gefunden wurden. In der zweiten Gruppe (*D. childiae, D. pyrenaica)* mit in KOH gelblichen Pigmenten sind vor allem die gelb gefärbten Azaphilone (Daldinine) und Benzophenone (Daldinale) enthalten, und die Intensität der Pigmente ist wiederum mit der Konzentration dieser Stoffe korreliert. Da Azaphilone im Gegensatz zu den Benzophenonen in KOH nicht stabil sind, wird vermutet, dass nicht diese Verbindungen selbst, sondern ihre Zersetzungsprodukte zu der gelb- bis orange-braunen Färbung beitragen. *D. petriniae*, deren Ektostroma mit KOH unregelmäßig schwache lila-violettliche bis lehmgelbe Färbungen ergibt, wies neben BNT in ihren Extrakten ein zusätzliches, bislang unbekanntes Pigment auf. Ähnliche Metabolitenprofile wie bei *D. petriniae* wurden auch bei *D. lloydii* gefunden (STADLER et al. 2001a), was auf die Verwandtschaft beider Arten hindeutet.

Manchmal kann die Pigmentreaktion allerdings auch zu Fehlschlüssen verleiten. Aus älteren Stromata von *D. concentrica* (Ww 3584), deren KOH-Extrakte eine gelbliche Farbe ergaben, waren z.B. keine typischen *Nodulisporium*-Kulturen zu erhalten; stattdessen wurden mehrere Deuteromyceten (*Fusarium*, *Penicillium*) isoliert, die in Reinkultur intensiv gelborange gefärbte Pigmente ins Kulturmedium abgaben! Die betreffenden Fruchtkörper waren also kontaminiert! Bei in besserem Zustand befindlichen Stromata dieser Aufsammlung wurde dagegen neben der typischen violettliche Farbe auch die charakteristischen Kulturen von *D. concentrica* erhalten. Die Aussagekraft der Pigmentfarben steigt daher mit der Qualität des untersuchten Materials, und die Interpretation der Pigmentfarben sollte möglichst an gut erhaltenen, nicht etwa angeschimmelten Exemplaren vorgenommen werden.

4.3. Genetische Fingerprints von *Daldinia* spp.

Zur Untersuchung der genetischen Affinitäten von *Daldinia* und Verwandtschaftskreis wurden zwei verschiedene Techniken des genetischen Fingerprintings angewendet. Anfänglich wurde die Restriktionsanalysen-Technik ARDRA eingesetzt (STADLER et al. 2001a). Bei dieser Methode

Tab. IV: Vergleich der in den Farbatlanten von RAYNER (1970), bzw. Methuens Handbook of Colours (KORNERUP & WANSCHER 1978) angegebenen Farben, sofern bei *Daldinia* vorkommend.

A. Violette Pigmente			
Rayner	**Nr.**	**Methuen**	**Nr.**
purple	35	reddish lilac	14: C4
lilac	54	deep magenta (Daphne)	14: D8
livid violet	79	greyish violet	17: D5
livid purple	81	greyish magenta	14: E5–E6
dark livid	80	dark ruby, burgundy	12: F5–F6
vinaceous grey	116	greyish magenta - dark purple	14: E4–F4
B. Gelbe Pigmente			
Rayner	**Nr.**	**Methuen**	**Nr.**
orange	7	orange; brownish yellow	5: B8–C8
apricot	42	apricot; reddish orange	7: B6
fulvous	43	caramel brown	6: C7
amber	47	dark yellow; curry yellow, brazen yellow	4: C8–C7
brick	59	brownish orange	7: C5
cinnamon	62	cinnamon (brown)	6: D6
honey	64	blonde, bamboo light	4: C5
isabelline	65	cocoa, leather brown tan	5: E5; E6
hazel	88	camel, light brown	6: D4–D5
C. Olivfarbene Pigmente			
Rayner	**Nr.**	**Methuen**	**Nr.**
olivaceous	48	olive brown	4: E5–E7
olivaceous buff	89	absinthe yellow	3; C4–C5
greenish olivaceous	90	olive	3: E5–E7
gray olivaceous	107	olive brown	4: E4

wird die 18S rDNA mit Hilfe spezifischer Primer amplifiziert und das PCR-Produkt mittels verschiedener Restriktionsenzyme, welche jeweils definierte DNA-Bereiche (4 -6 Basenpaare) erkennen und dort spezifisch schneiden, teilverdaut. Die resultierenden Fragmente werden dann mit Hilfe der Elektrophorese nach Größe aufgetrennt, wobei spezifische Muster entstehen. Für eine ausführlichere und anschauliche Beschreibung der Restriktionsanalysentechnik sei auch auf eine kürzlich in dieser Zeitschrift erschienene Veröffentlichung verwiesen (JAROSCH & BRESINSKY 2000). Die ARDRA-Muster wurden mit Hilfe eines elektronischen Bildverarbeitungsprogrammes eingelesen, computergraphisch dargestellt, kombiniert und mit einem speziellen mathematischen Auswerteprogramm nach Ähnlichkeit gruppiert, wodurch eine Art Restriktions-

Tab. V: In KOH lösliche Pigmente von *Daldinia* spp.

Art	lila-violettlich	gelb/ braun	oliv	lehmgelb honigfarben	ungefärbt grauschwarz
D. concentrica					
Konidienstadium	++				
reife Fruchtkörper	+ bis ++				
alte Fruchtkörper					+
D. caldariorum					
reife Fruchtkörper	+++				
alte Fruchtkörper	+				
D. childiae					
Konidienstadium		+++			
reife Fruchtkörper		+++			
alte Fruchtkörper		+			
D. decipiens					
Konidienstadium	++				
reife Fruchtkörper	++				
alte Fruchtkörper	+				
D. eschscholzii					
reife Fruchtkörper	+				+
alte Fruchtkörper					+
D. fissa					
Konidienstadium	+++				
reife Fruchtkörper	+++				
alte Fruchtkörper	+ bis +++				
D. lloydii					
Konidienstadium			++	+	
reife Fruchtkörper			++		
D. loculata					
Konidienstadium	++				
reife Fruchtkörper	++				
alte Fruchtkörper	++				
D. petriniae					
Konidienstadium			+	+	
reife Fruchtkörper	+ bis ++				
alte Fruchtkörper				+	+
D. pyrenaica					
Konidienstadium		+++			
reife Fruchtkörper		+			

Alle Daten beziehen sich auf eigene Beobachtungen.

Stärke der Färbung: + = schwach ; ++ = mittel; +++ = stark.

Mehrfache Nennungen beziehen sich auf unterschiedliche Aufsammlungen.

Einzeldaten siehe STADLER et al. (2001a).

muster-Datenbank entstand. Bei der Untersuchung charakteristischer Belege von *Daldinia* und anderen *Xylariaceae* stellte sich allerdings heraus, dass vor allem diejenigen *Daldinia*-Arten gut von anderen zu unterscheiden waren, deren 18S rDNA eine Insertion enthält. Da statistisch gesehen in längeren Genen mehr Schnittstellen vorhanden sind als dies bei den „herkömmlichen" Genen der Fall ist, entstanden kompliziertere und somit spezifische Muster. Dies hatte z.B. zur Konsequenz, dass sich *D. concentrica* nicht mit Hilfe von ARDRA von den häufigsten einheimischen *Hypoxylon*- und *Xylaria*-Arten unterscheiden ließ, weil alle eine relativ kleines 18S rDNA-Gen besitzen, welches offenbar für die verwendeten Enzyme exakt die gleichen Schnittstellen besitzt. Hingegen lieferten Arten mit durch Insertion „verlängerter" 18S rDNA wie *D. fissa*, *D. loculata* und der Artenkomplex aus *D. childiae* und *D. pyrenaica* jeweils spezifische Muster. Daraufhin wurde eine alternative Technik, nämlich die Minisatelliten-PCR (STADLER et al. 2000a) eingesetzt, die eine wesentlich bessere Auflösung lieferte. Es wurden nahezu artspezifische Muster festgestellt. So waren z.B. die genetischen Fingerprints verschiedene Fruchtkörper und Kulturen von *D. concentrica* (von verschiedenen Herkunftsländern und Wirtspflanzen in Europa) und *D. childiae* (Aufsammlungen aus verschiedenen Kontinenten) jeweils absolut identisch, wogegen es innerhalb von *D. eschscholzii* und *D. fissa* leichte intraspezifische Variationen gab. Interessanterweise wich hier *D. pyrenaica* signifikant von *D. childiae* ab, so dass die Separation der beiden morphologisch geringfügig unterschiedlichen Arten auch über die Minisatelliten-PCR gerechtfertigt werden konnte. Auch *D. decipiens* zeigt nach diesen Ergebnissen spezifische genetische Fingerabdrücke, welche im Einklang mit mikroskopischen Merkmalen der Anamorphe denen von *D. petriniae* ähneln. Weitere Ergebnisse dieser Untersuchungen betreffen vornehmlich außereuropäische Arten und werden hier nicht näher diskutiert.

5. Bestimmungsschlüssel der für in Europa nachgewiesenen Arten der Gattung *Daldinia* (nebst einigen außereuropäischen Verwandten)

1 Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente oliv, gelb, ocker, orangebraun 2

1* Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente lila-violettlich, grau oder fehlend . . . 4

2 (1) Stromaoberfläche bei Reife mit ockerbraunen polygonalen Schuppen besetzt, Stromata 1-2,5 cm ∅, halbkugelig bis oval, meist ohne verjüngte Basis aufsitzend. Ascosporen (11) 12–18 x 6–8 (9) µm, variabel in Größe und Gestalt. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente oliv bis lederfalb. Matrix: *Betula*, Vorkommen: A, CZ, D, RO (USA)
6.7. *D. lloydii* Y.-M. Ju, J.D. Rogers & F. San Martín

2* Stromaoberfläche ohne Schuppen 3

3 (2*) Stromata mittelgroß 1,5–5 cm ∅ x 1~4 cm hoch, mit deutlich abgegrenzter Basis, breit aufsitzend, Oberfläche dicht mit punktförmigen Perithecien besetzt. Ascosporen (11) 12–15 x 5–7 (8) µm, ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid, an den Enden verjüngt. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente honigfarben, ocker bis orangebraun. Matrix: *Quercus, Acer, Fagus, Fraxinus, Carpinus*. Vorkommen: A, CH, F, RO (MEX, USA, JP), in Deutschland noch nicht sicher nachgewiesen **6.3. *D. childiae* J.D. Rogers & Y.-M. Ju**

3* Stromata kleiner 1–2,5 cm ∅, meist höher als breit, subglobos bis clavat, mit stielartiger Basis; Oberfläche mit ausgeprägten Perithecienwölbungen. Ascosporen (12) 13–17 (20) x 6–8 (9) µm, asymmetrisch ellipsoid bis ellipsoid, an den Enden verjüngt. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente honigfarben bis orangebraun. Matrix: *Quercus*, Vorkommen: F, E. **6.10. *D. pyrenaica* M. Stadler & H. Wollweber ined.**

4 (1*) Ascosporen klein, 8,5–11 x 3–5,5 µm 5

4* Ascosporen länger, 10–15 µm 6

5 (4) Stromata klein, 0,4–1 cm Ø, sitzend oder kurz gestielt, Ascosporen 8–11,5 x 4–5,5 µm, ellipsoid, an den Enden breit abgerundet, Keimspalt oft auf der weniger konvexen Seite. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente stark lila-violettlich, Matrix: *Acer, Cytisus, Hibiscus, Ulex.* Vorkommen: E, GB (Mex., Bras., Ind.), vielleicht auch Deutschland (s. 6.2.). **6.2. *D. caldariorum* Henn.**

5* Stromata sehr klein, 3–5 mm Ø x 0,2–4 mm hoch, mit oder ohne Basis, Ascosporen 9–11 x 4,5–5,5 µm, zylindrisch, ellipsoid bis nierenförmig. Keimspalt kürzer als die Sporenlänge. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente lila-violettlich. Matrix *Carpinus cordata*, Vorkommen: RUS (asiatischer Teil), bei Vladivostok, noch nicht in Europa gefunden. ***D. singularis* Y.-M. Ju, L. Vasilyeva & J.D. Rogers**

6 (4*) Sporen ellipsoid, an den Enden breit abgerundet 7

6* Sporen asymmetrisch ellipsoid bis ellipsoid, an den Enden verjüngt 8

7 (6) Stromata meist gestielt, clavat, kreiselförmig bis seltener subglobos; Oberfläche bei Reife lange schwarzglänzend, wie lackiert; mittelgroß, bis 3,5 cm Ø. Entostroma bei Reife gelatinös, später zerrissen, kavernös; helle meist weiße Banden 5–8 x breiter als dunkle Banden. Ascosporen (10) 11–15 x 6–8 (9) µm, ellipsoid, an den Enden breit abgerundet. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente stark lila-violettlich. Matrix: bevorzugt an angebrannten Bäumen, *Aesculus, Betula, Carpinus, Corylus, Fagus, Fraxinus, Quercus, Ulex.* Vorkommen: CH, D, F, GB, PL, S (CDN, USA). **6.6. *D. fissa* Lloyd**

7* Stromata ungestielt, breit aufsitzend, halbkugelig bis länglich oval, kissenförmig, relativ groß (bis 5 cm Ø). Oberfläche bei Reife schwarzglänzend, mit feinen punktförmigen Perithecien besetzt. Ascosporen 10–14 (15) x 6–8 (8,5) µm, ellipsoid, an den Enden breit abgerundet. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente mittelstark lila-violettlich. Matrix: bevorzugt an angebrannten Substraten, vor allem *Betula,* daneben *Alnus, Fagus, Populus, Salix, Sorbus*; Vorkommen: D, GB, S, DK, LV, RUS (USA). **6.8. *D. loculata* (Lév.) Sacc.**

8(6*) Stromata fast glatt, Ostiolen undeutlich, sehr fein (Lupe!), Stromata breit aufsitzend, halbkugelig bis länglich zusammengedrückt, auch mit abgesetzter Basis, 1,5–7 (10) cm lang, 1–4 cm hoch. Ascosporen 10–14 x 5–6,5 µm, ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid, an den Enden verjüngt. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente sehr schwach lila-violettlich, alt ungefärbt. Matrix: tropische Hölzer wie *Laurus, Morus* etc. Vorkommen: in den Tropen und Subtropen, z.B. Afrika inkl. Kanarische Inseln, Süd- und Mittelamerika, südl. USA, Süd-Asien, noch nicht auf dem europäischen Festland nachgewiesen. **6.5. *D. eschscholzii* (Ehrenb.: Fr.) Rehm**

8* Ascosporen größer, 12–16 x 6–8 µm 9

8** Ascosporen länger 10

9 (8*) Stromaoberfläche anfangs glatt, bei Reife oft mit feinen Krakelierungen, raulich durch papillate Ostiolen (Lupe!), Stromata abgeflacht-halbkugelig bis kissenförmig, meist breit, selten mit Basis angewachsen, 2–8 cm lang, 2–4 cm hoch. Ascosporen (12)13–16 x (5) 6–7,5 (8) µm, ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid, an den Enden verjüngt. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente mittelstark lila-violettlich. Matrix: häufig an *Fraxinus*, seltener *Fagus, Populus, Sorbus, Ulmus.* Vorkommen: B, DK, D, F, GB, NL. **6.1. *D. concentrica* (Bolt.: Fr.) Ces. & de Not.**

9* Stromaoberfläche wellig höckerig, narbig bis runzlig. Perithecienwölbungen meist deutlich hervortretend. Stromata halbkugelig bis kissenförmig knollig mit unregelmäßigen Einbuchtungen, einzeln oder aggregiert, breit aufsitzend, oft mit sockelartiger Basis, 1–5 cm Ø x 1–2,5 cm hoch. Ascosporen 12–15 x 6–7,5 (8) µm, ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid, an den Enden verjüngt. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente: nicht immer konstante Farbreaktion, bei Reife schwach bis mittelstark lila-violettlich, später schmutzig lehmfarben, olivgrau bis ungefärbt. Matrix: meist an *Alnus* spp., seltener *Carpinus*, Vorkommen: besonders in den Alpen und Voralpen; A, CH, CZ, D, S (USA).

6.9. *D. petriniae* Y.-M. Ju, J.D. Rogers & F. San Martiin

10 (8**) Sporen (13) 14 –18(20) x 6,5–10 (11) µm, variabel in Größe und Form, ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid, auch eingeschnürt, an den Enden verjüngt. Stromata klein bis mittelgroß, 0,6–2,5 cm Ø, kreiselförmig, gestielt oder mit verjüngter Basis, Perithecienwölbungen deutlich sichtbar. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente mittelstark lila-violettlich. Matrix: *Betula* spp., - Vorkommen: D, S.

6.4. *D. decipiens* H. Wollweber & M. Stadler ined.

10* Ascosporen bis 25 µm lang [15–22 (25) x 7–9 µm]. Stromata groß, halbkugelig bis niedergedrückt halbkugelig, auch mit Basis breit angewachsen, 2,5–8 (14) cm Ø und 1,5–5,5 cm hoch. Oberfläche mit punktförmigen Perithecien dicht besetzt. Mit KOH extrahierbare stromatische Pigmente mittelstark lila-violettlich. Vorkommen: wärmeliebende Art (West-USA, Mexiko, Südamerika; Neuseeland), in Europa bislang kein sicherer Nachweis.

***D. grandis* Child**

Weitere Arten (vornehmlich tropisch) sind bei Ju et al. (1997) aufgeführt.

6. Beschreibung der Arten

6.1. *Daldinia concentrica* (Bolt.: Fr.) Ces & de Not., Comment. Soc. Crittog. ital. 1(4): 197-198 (1863), nom. cons.

Basionym: *Sphaeria concentrica* Bolt., Hist. Fung. Halifax III: 180, Tab. 180 (1789), Bolt: Fr., Syst. Mycol. II: 331 (1823); **Holotyp**: Bolton (1789). Illustrationen auf Tafel 180. Unterstützender Materialbeleg: GB: „Captn. Hope's Pleasure Ground", gesandt von E. Robson an J. Bolton, „on stumps placed for seats" (SUN); **Epityp**: UK., England, Durham, Cassop Vale, Mai 1975, AJSW 234, Holz von *Fraxinus,* K. (Rogers et al. 1999: 502-509); **Synonyme** (Auswahl): *Lycoperdon fraxineum* Hudson, Fl. Angl. ed: 2: 641-642 (1778); *Sphaeria fraxinea* Sibth. Fl. Oxon: 401 (1794); weitere s. Rogers et al. (1999: 509-512); **Ausgewählte Beschreibungen**: Rogers et al. (1999: 509 - 512); Petrini & Müller (1986: 568 - 569); beide Arbeiten mit mikroskopischen Details; **Abbildungen**: Bolton (1789), Lit. s.o. reprint Whalley & Watling (1980: 153, Fig.1); Riva (1984: 153); Lucchini (1997: 122); Courtecuisse & Duhem (1994: Taf. 5); Jordan (1995: 74); Keizer (1998: 82). - Die meisten Abbildungen von *D. concentrica* in der Literatur weisen keine Substrat- und Ortsangaben auf und sind nur anhand einer Untersuchung des Herbarmaterials sicher zuzuordnen. Oftmals wurden wohl andere Arten dargestellt (s.u.).

Beschreibung nach eigenen Funden und untersuchtem Herbarmaterial (Abb. 5)

Stromata 2–7 (8) x 2–6 x 2–4 cm (L x B x H), auf der Rinde oder auf entrindetem Holz breit aufsitzend; Einzelstromata fast halbkugelig, weniger hoch als breit und lang, auch mit seitlichen Einbuchtungen, fast knollig. Zusammengewachsene Stromata kissenförmig, häufig in einer Reihe zusammengedrückt, deutlich weniger breit als lang. Eine verjüngte Basis ist seltener anzutreffen. Die Oberfläche, das Ektostroma und das Entostroma ändern ihr Aussehen während der Entwick-



Abb. 5.1:
Daldinia concentrica: Teilweise aggregierte Stromata an *Fraxinus* (Ww 3564). Foto: S. Woike.



Abb. 5.2:
Daldinia concentrica: Stromata beim Aussporen, ein Stroma (links) mit „Trockensprüngen", 5,5 cm Ø (Ww 3564). Foto: H. Wollweber.

lungszeit (s. Tab. I). Die anfänglich matt weinbraune Oberfläche wird nach einiger Zeit von bräunlichen Konidien besetzt, bekommt bei Sporenreife einen schwarzen Glanz und ist dann nach einigen Monaten wieder stumpf schwarz. Etwa ein bis zwei Monate vor dem Sporenabwurf fängt die bräunliche Oberfläche an, sich zu einem feinen Netzwerk zu krakelieren (Lupe!) und präsentiert sich zur Zeit des Sporenabwurfs schwarzglänzend und fein krakeliert. Ältere Fruchtkörper lassen kaum noch die ursprüngliche Krakelierung erkennen. Zur Zeit des Sporenabwurfs öffnen sich die kaum sichtbaren, schwach papillaten Ostiolen und hinterlassen sehr fein eingesenkte Ostiolenlöcher (Lupe!). Unterhalb des im Vertikalschnitt ca. 0,1 mm hohen Ektostroma liegen die im Querschnitt lanzettlich geformten Perithecien, die in einer Reihe (uniseriat) angeordnet sind. Darunter befinden sich die halbkreisförmig angeordneten hellen und dunklen Zonen (Banden), je 10–20 pro Stroma, wobei die dunklen ca. 0,1–0,6 mm und die hellen 0,5–1 mm Breite aufweisen; Quotient helle:dunkle Banden 1,5–3 (4):1. Kurz vor der Reife sind die Zonen



Abb. 5.3:
Daldinia concentrica: Stroma (6 cm Ø), fein krakelierte Oberfläche (Ww 3302). Foto: S. Woike.



Abb. 5.4:
Daldinia concentrica: Halbiertes Stroma, bei Beginn der Fertilität: 5 cm Ø (Ww 3316).
Foto: S. Woike.

im oberen Teil des Entostroma weißlich, und vor dem Sporenauswurf bildet sich in diesen Zonen und in der Perithecienschicht eine gelatinöse Flüssigkeit. Insgesamt bleibt das Entostroma während der Entwicklungszeit bis zu einigen Monaten nach dem Sporenabwurf kompakt. Durch Trocknung reifer kompakter Stromata bedingt, können auch in der Natur durch den ganzen Fruchtkörper gehende Spannungsrisse entstehen, an denen dieser leicht aufbricht. Dieses Phänomen konnten wir bisher an keiner anderen *Daldinia* sp. beobachten.

Mikroskopische Merkmale: Asci: p. sp. 70–95 x 9–12 µm, Apikalapparat 3–3,5 µm breit, 0,3–0,5 µm hoch, ringförmig, amyloid. **Ascosporen**: (12) 13–16 x (5) 6–7,5 (8) µm, ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid, an den Enden verjüngt, braun bis dunkelbraun, Keimspalt auf der konvexen Seite über die ganze Sporenlänge verlaufend. Gelegentlich ist bei einigen Sporen älterer Fruchtkörper ein gewundener Keimspalt zu sehen. Epispor glatt, Perispor glatt, löst sich ab in

KOH. In Melzers Reagens beobachtet man bei einem Teil der Sporen eine De-Bary-Blase, in Wasser dagegen feine Vakuolen. **Anamorph**: *Nodulisporium* (Definition von JU & ROGERS 1996); die Beschreibungen bei ROGERS et al. (1999) und PETRINI & MÜLLER (1986) stimmen mit unseren Beobachtungen weitgehend überein.

Chemotaxonomie: KOH-Reaktion eines Segments der Oberfläche bei fertilen Stromata: lila-violettlich, schwach bis mittel. Enthält Binaphthyle und Concentricol (STADLER et al. 2000b), vielleicht auch geringe Mengen Cytochalasine.

Genetische Fingerprints: ARDRA-Ergebnisse sind unspezifisch, Minisatelliten-PCR dagegen artspezifisch für alle untersuchten Belege, unabhängig von Wirt und Herkunftsland.

Funddaten: 04.11.79: Wuppertal, MTB 4708, an *Fraxinus excelsior* L., einzelstehender etwa 5 m hoher Stammrest, leg. H.W, Ww 0945; 02.08.97, Wuppertal, MTB 4708, an *Fraxinus excelsior* (Baumhecke am Wegrand), leg. H.W., Ww 3217; Juli 94: Gruiten, Neandertal, ND Bracken, MTB 4707, an *Fraxinus excelsior*, liegender Stamm, leg. S. Woike u. U. & W. Dorra, Ww 3085, Ww 3527; 07.04.98: Gruiten Neandertal, Winkelsmühle, MTB 4707, an *Fraxinus excelsior*, abgebrochener dicker Ast, z.T. in der Luft hängend, leg. H.W., Ww 3302, Ww 3316, Ww 3564; 30.04.2000: dto, gleicher Ast, Ww 3737; 16.09.96: Bielefeld-Brönninghausen, MTB 3917/4, an liegendem *Fagus*-Stamm, leg. I. u. W. Sonneborn, Ww 3080; 13.02.2000: Bergkamen, MTB 4311, an *Fagus sylvatica*, leg. M. Bongards, Ww 3747; 05.04.1998: Belp, CH-Bern, an Holz, leg. B. Senn-Irlet, No 98-05, Ww 3717. Weitere Herbarbelege und Kulturen aus Europa s. STADLER et al. (2001a).

Ökologie und Verbreitung: *D. concentrica* bevorzugt offenbar mildes, atlantisch beeinflusstes Klima und wächst gerne auf Holz an Weg- und Waldrändern, also an exponierten Stellen. Bevorzugte Länder sind England und das westliche Frankreich, Niederlande, Dänemark und Italien. In Deutschland wird die Art nicht oft gefunden, scheint aber im atlantisch beeinflussten Klima des nördlichen Rheinlands häufiger vorzukommen. Viele Funde für Deutschland West (KRIEGLSTEINER 1993) beziehen sich wahrscheinlich auf andere *Daldinia* spp. und sollten kritisch überprüft werden. *D. concentrica* wächst besonders gerne an *Fraxinus* spp., seltener auch an anderen Substraten (s. Tab. VI und VII und ROGERS et al. 1999).

Anmerkungen: *Daldinia concentrica*, die Typusart der Gattung, hat eine bemerkenswerte Interpretations- und Verwechslungsgeschichte hinter sich. Die Art ist gewiss die in der Literatur am häufigsten aufgeführte, ohne dass jedoch die Definition im Sinne von Bolton und Fries sicher nachgewiesen wäre. Schon früh bezogen sich die Benennungen auf ein mit *Fraxinus* assoziiertes Taxon. Einige Beispiele: fide Fries: *Fungus fraxineus* (RAY 1686), *Lycoperdon fraxineum* (HUDSON 1778), *Sphaeria fraxinea* (WITHERING 1796, SOWERBY 1799, SIBTHORP 1794). Die von BOLTON (1789) eingeführte und von FRIES (1823) sanktionierte Bezeichnung *Sphaeria concentrica* führte in der Folgezeit zu zahlreichen Fehlbestimmungen. Schon die Beschreibung BOLTONS über die äußere Form und über das Vorkommen auf „old thorns in Fixby Hall" (möglicherweise *Ulex europaeus* L.) ließen verschiedene Interpretationen der Aufsammlungen BOLTONS zu (z.B. *D. fissa*), während BOLTONS Abbildungen auf den typischen *D. concentrica*-Habitus hinweisen. BOLTON schreibt weiter: dieser „kam mir ferner aus der Grafschaft Durham in sehr vollkommenen Stücken zu". Nun wurde 1997 im Sunderland Museum ein Beleg von *D. concentrica* aufgefunden, den der Mykologe E. Robson, ein Freund Boltons aus Darlington (Durham) an Bolton gesendet hatte, und die dann Bolton mit dem schriftlichen Kommentar: „*Sphaeria concentrica* Mss *Lycoperd. fraxin.* Huds." versehen hat. Sehr wahrscheinlich hat Bolton diese Aufsammlung für die o.g. Abb.180 in „History of Fungusses..." benutzt (LEGG 1997; ROGERS et al. 1999). Mit der Hinterlegung eines Epityps von *Fraxinus* in England (Durham) wurde die heute gültige Interpretation

Tab. VI: Biogeografie und Wirtspezifität von *Daldinia*

Art	Herkunftsländer	Wirtspflanzen
D. caldariorum	**D, E; MEX, UK**	***Acer, Cytisus***, *Hibiscus*, ***Ulex***
D. childiae	**A, CH, F, J, RO, USA;** [1]	***Acer, Carpinus, Quercus, Fraxinus***
D. concentrica	**D, F, I, UK, NL,** DK	***Fraxinus, Fagus, Populus, Ulmus,*** *Sorbus*
D. decipiens	**D, S**	***Betula***
D. eschscholzii	**CU, CI, UK, GUAD, J, TH, PAK, PNG, USA**[1]	***Acer, Laurus, Morus*** (tropische Hölzer)
D. fissa	**D, CH, F, UK, CAN, USA**	***Fagus, Betula, Corylus, Carpinus, Quercus, Ulex. Fraxinus***
D. grandis	**(NZ, MEX,** USA)	nicht sicher in Europa!
D. lloydii	**D, A, CZ, USA**	***Betula***
D. loculata	**D, DK, UK,** S, **RFE, USA**	***Betula, Fagus,*** *Populus*[3], *Sorbus*[3]
D. petriniae	**A, CH, D,** DK, **CZ, RO, S, USA**	***Alnus, Carpinus,*** *Betula*[3]
D. pyrenaica	**E, F**	***Quercus***

A = Österreich, **CAN** = Kanada; **CH** = Schweiz, **CI** = Kanar. Inseln, **CZ** = Tschechische Republik; **D** = Deutschland, **DK** = Dänemark; **E** = Spanien, **F** = Frankreich; **UK** = Großbrittanien; **I** = Italien; **LIB** = Liberia; **MEX** = Mexiko, **NZ** = Neuseeland; **PAK** = Pakistan, **PNG** = Papua Neuguinea, **RFE** = „Russian Far East"; **RO** = Rumänien; **S** = Schweden, **SLO** = Slowakische Republik; **TH** = Thailand; **USA** = United States of America.

1): weitere siehe JU et al. (1997);
2): weitere s. ROGERS et al. (1999) bzw. JU et al. (1997) unter *D. concentrica*;
3): nach JOHANNESSON et al. (2000). Herkunftsländer und Wirtspflanzen der im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Belege sind **fettgedruckt**.

von *D. concentrica* abgesichert (ROGERS et al. 1999). Außerhalb Europas (z.B. USA, Japan) bezeichnete man eine Art als *D. concentrica*, die bis 1999 nicht gültig beschrieben und benannt war, nämlich *D. childiae* Rogers & Ju.

Folgende Arten wurden in Europa nach unseren Erfahrungen häufiger als *D. concentrica* fehlbestimmt:

D. loculata, *D. petriniae, D. decipiens* und gelegentlich *D. fissa*. Für die Praxis der Bestimmung von *D. concentrica* sind folgende Merkmalskombinationen wichtig: Frühe Erscheinungszeit, Wachstum im Herbst/Winter, fertil im April/Mai, sehr feine, netzartige Oberflächenstruktur bei Reife, Sporengröße und Sporenform (im Gegensatz zu *D. loculata/D. fissa* an den Enden verjüngt).

Tab. VII: Besiedlung verschiedener Substrate durch *Daldinia* spp.

Substrat	Gefundene Arten
Acer	*D. caldariorum, D. childiae*
Aesculus	*D. fissa*
Alnus	*D. petriniae; D. loculata*[1)]
Betula	*D. fissa; D. lloydii; D. loculata; D. decipiens; D. petriniae*[2)]
Carpinus	*D. childiae; D. fissa; D. petriniae*
Corylus	*D. fissa*
Cytisus	*D. caldariorum*
Fagus	*D. childiae; D. concentrica; D. fissa; D. loculata*
Fraxinus	*D. concentrica; D. childiae; D. fissa*
Laurus	*D. eschscholzii*
Populus	*D. concentrica; D. loculata*[2)]
Quercus	*D. childiae; D. fissa; D. pyrenaica*
Sorbus	*D. concentrica*[3)]; *D. loculata*[2)]
Ulex	*D. caldariorum; D. fissa*
Ulmus	*D. concentrica*
Bevorzugt an angebrannten Substraten	*D. caldariorum, D. fissa, D. loculata*

1) bislang nur in USA nachgewiesen;
2) ss. JOHANNESSON et al. (2000), von uns nicht bestätigt;
3) ss. ROGERS et al. (1999).

6.2. *Daldinia caldariorum* Henn., Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 40: 158 (1898).

Holotyp: In Berlin durch Kriegsschäden verloren (JU et al. 1997); **Lectotyp**: Berlin, Bot. Garten 1885, P. SYDOW (S, U.S. Dept. of Agriculture); **Synonyme** (fide JU et al. 1997): *Daldinia gollani* Henn., Hedwigia 40:339 (1901), *Hypoxylon hibisci* Henn., Hedwigia 47: 259 (1908); *Daldinia cognata* Har.& Pat. J. Bot (Morot) 17:15 (1903). **Beschreibungen und Abbildungen**: JU et al. (1997), 255-258, Fig. 4, 26, 70; HENNINGS (1898), 158, Taf. II, Fig.14.

Beschreibung nach Herbarmaterial aus Europa und Lit. (Abb. 6)

Stromata klein, (0,2) 0,5–1,2 cm Ø, 0,2–0,7 cm hoch, einzeln oder aggregiert, solitär bis gesellig. Einzelstromata halbkugelig bis abgeflacht kissenförmig, auch mit kurzer stielartiger Basis, breit bis schmal angewachsen. Auf der durch braune Konidien besetzten schwarzen Oberfläche erkennt man kaum die Perithecienwölbungen. Die in der Literatur beschriebene runzlige Oberfläche kommt durch Trocknen und Schrumpfen der Fruchtkörper zustande. Entostroma kompakt bis schwach lokulat und dicht zoniert. Die hellen, anfänglich weißlichen Zonen werden später grau oder hellbraun. Der Quotient der hellen zu den dunklen (schwarzbraunen) Banden beträgt 3–5:1. Die Perithecien sind meist uniseriat angeordnet, aber es können stellenweise auch bi- und sogar triseriate Perithecien beobachtet werden. Die Form der Perithecien ist lanzettlich bis obovoid, wobei beide Formen im gleichen Stroma vorhanden sein können. Die Ostiolen sind schwach papillat.

Mikroskopische Merkmale: Asci: p. Sp. 60–70 x 6–7 µm, Apikalapparat 2,5 µm breit x 0,5 µm hoch, ringförmig, amyloid. **Ascosporen**: 8–11,5 x 4– 5,5 µm, ellipsoid mit breit abgerundeten Enden, Keimspalt in der Mitte oder auf der weniger konvexen Seite über die ganze Sporenlänge



Abb. 6:
Daldinia caldariorum: (leg. A.J.S. Whalley; Ww 3754) auf angebrannter *Ulex*, halbiertes Stroma (Breite: 1,1 cm). Foto: S. Woike.

verlaufend. **Anamorph**: *Nodulisporium*; genaue Beschreibung in WHALLEY & WATLING (1980) als *D. vernicosa*, sowie JU et al. (1997).

Chemotaxonomie: KOH-Reaktion eines Segmentes der Oberfläche lila-violettlich; enthält BNT.

Genetische Fingerprints: ARDRA und Minisatelliten variabel; aufgrund der Tatsache dass nur drei Belege untersucht wurden, bislang nicht sehr aussagekräftig.

Funddaten: 19.11.1988: Barra, Galizien, E-Vigo an *Cytisus*, leg. Martínez Campos, det. J.D. Rogers, ZT; 12.04.1973: Padstow, GB-Cornwall, an *Ulex*, angebrannt, leg. M. C. Clarke, det H.W. & M.S., (K) M 471170; 24.12.75: Glynwood, GB-Bangor an *Ulex*, angebrannt, AJSW 378, als *D. vernicosa*, rev. H.W. & M.S., A.J.S. Whalley, Liverpool. (s. Anmerkungen); 04.10.1975: GB-Burghfield Common, *Ulex*, angebrannt, leg. A.J.S. Whalley, AJSW 344 als *D. vernicosa*, rev. H.W. & M.S.; 20.12.1975: Tunstall Hill, GB-Sunderland an *Ulex*, angebrannt, leg. A.J.S. Whalley, AJSW 369, als *D. vernicosa*, rev. H.W. & M.S.

Eine Aufsammlung vom 06.04.97 an *Acer campestre* L., Wuppertal, MTB 4708, Ww 3102, mit folgenden Daten ordnen wir auch vorläufig der Art *D. caldariorum* zu. Stromata 0,3–0,7 cm Ø, 0,4–1 cm hoch, sitzend bis gestielt. Ektostroma leicht abbröckelnd (da alt), Entostroma mit weißlichen zerschlitzten Banden 1,5–3 mm, schwarze Banden bis 1 mm, Quotient helle : dunkle Banden 3-4:1. Ascosporen 8–9,5 (10) x (4,5) 5–6 µm, elliptisch, an den Enden breit abgerundet. KOH-Reaktion wie oben beschrieben. Dieser Beleg könnte den Erstfund von *D. caldariorum* für Deutschland darstellen. Da wir aber aus den in schlechtem Zustand befindlichen Fruchtkörpern keine Kulturen erhielten und somit zur weiteren Absicherung der Befunde weder die Morphologie des Anamorphes noch genetische Fingerabdrücke untersuchen konnten, betrachten wir die Identifikation von Ww 3102 als vorläufig.

Ökologie und Verbreitung: *D. caldariorum* wurde erstmals von HENNINGS (1898) in einem Farnhaus des Berliner Botanischen Gartens an einem „Stamm" gefunden. Die Art ist sicher wärmeliebend und kommt z.B. in Brasilien (RICK 1906), Indien (THIND & DARGAN 1978) und Mexiko (JU et al. 1997) vor. In Europa liegen Funde aus dem spanischen Galizien auf *Cytisus* und aus England auf angebrannter *Ulex* vor. Morphologisch sind die auf angebrannter *Ulex* fruktifizierenden kleinen Stromata nicht sicher von den Funden aus Mexiko und Spanien zu trennen; lediglich im Anamorph und beim Vergleich der genetischen Fingerprints wurden geringfügige Unterschiede zu den mexikanischen Materialien festgestellt, die möglicherweise auf eine eigene Form hindeuten (JU et al. 1997). Weitere Untersuchungen der Anamorphe und der genetischen Merkmale könnten zur Lösung des Problems beitragen, während Sekundärstoffe und Pigmente in KOH keine Unterschiede ergaben. Für die praktische Feldbeobachtung ist wichtig, dass auf angebrannter *Ulex*

neben *D. caldariorum* häufig eine weitere Art, nämlich *D. fissa* anzutreffen ist. Letztere ist aber anhand der Ascosporengröße und der Konsistenz des Entostromas leicht von *D. caldariorum* abzutrennen (s. Tab. 2). Unsere Revision der Aufsammlung Ww 3753 von WHALLEY & WATLING (1980) bestätigte das Vorkommen beider Arten auf angebrannter *Ulex* und zeigte auf, dass die Autoren seinerzeit eine Mischkollektion beschrieben, von denen die bei der amerikanischen Stammsammlung ATCC hinterlegte Kultur ATCC 36660 allerdings *D. caldariorum* entspricht.

6.3. *Daldinia childiae* J.D. Rogers &.Y.-M. Ju, Mycotaxon 72: 512-513 (1999).

Holotyp: J.D. Rogers, Forêt de Bugangues, F-Pyr.-Atl., Aug..1990 (WSP); **Synonyme**: *D. concentrica* (Bolt.:Fr.) Ces. & de Not. f. *confluens* C.G. LLOYD, Mycol. Writings: 5, Large Pyrenomycetes, 25 (1917); *D. concentrica* (Bolt.: Fr.) Ces de Not. f. *intermedia* C.G. Lloyd, Mycol. Writings: 5, Large Pyrenomycetes, 25 (1917); *D. concentrica* (Bolt.: Fr.) Ces. & de Not. var. *minuta* Waraitch, Indian J. Mycol. Pl. Path.7:16 (1977); **Ausgewählte Beschreibungen**: ROGERS et al. (1999: 512-513, 518); PETRINI & MÜLLER (1986: 569-570) als *D.* cf. *eschscholzii*, beide Arbeiten mit mikroskopischen Details; **Abbildungen**: JU et al. (1997: Abb.6, 27-29, 72) als *D. concentrica.*

Beschreibung nach eigenen Funden und untersuchtem Herbarmaterial (Abb. 7)

Stromata klein bis mittelgroß, 0,5–3 (5) cm Ø, 0,3–3 cm hoch, einzeln oder aggregiert. Als Einzelstromata meist subglobos mit deutlich verjüngter fast stielartiger Basis, wobei der fertile Teil oft krempenförmig über die Basis ragt (umgekehrt gedrungen birnenförmig). Aggregierte Fruchtkörper unregelmäßig längs- bis kissenförmig mit Einbuchtungen. Die von braunen Konidien besetzte Oberfläche ist rau und mit dunklen, bisweilen schwarzen, hervorstehenden Perithecienmündungen nahezu gleichmäßig punktiert. Gelegentlich findet man aggregierte Stromata, deren Perithecien an der Oberfläche deutlich gewölbt bis halbkugelig ja sogar *Rosellinia*-ähnlich ausgebildet sind (Abb. 7.2). Unter der Oberfläche befinden sich, wie auch bei anderen *Daldinia*-Arten orangefarbene bis braune Granula. Das Entostroma ist kompakt, nicht zerrissen und zoniert, wobei die hellen Banden grauweiß, silbergrau bis graubraun und die dunklen schwarzbraun bis schwärzlich gefärbt sind. Quotient der hellen:dunk-len Banden: (1) 2–3:1.

Mikroskopische Merkmale: Asci: p. sp. 90 x 9–10 µm, Apikalapparat 3–4 µm breit, 0,5–0,75 µm hoch amyloid, ringförmig **Ascosporen**: (11) 12–15 x 5–7 (8) µm, ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid mit verjüngten Enden, braun bis dunkelbraun, Keimspalt auf der konvexen Seite über die gesamte Sporenlänge verlaufend. Perispor glatt, löst sich in 10% KOH; Epispor glatt.

Anamorph: *Nodulisporium.* Konidien auf den Stromata: (6) 7–9 x 4–4,5 (5) µm, in Kultur 8–10 x 4–5 µm.

Chemotaxonomie: KOH-Reaktion eines Oberflächensegmentes: gelblich bis orangebraun. Färbung meist stark, alte Stromata schwächer gefärbt. Benzophenone und Azaphilone immer als Hauptprodukte nachweisbar, daneben Binaphthyle.

Genetische Fingerprints: ARDRA: spezifisches Muster, aber identisch mit dem von *D. pyrenaica* (in Übereinstimmung mit dem Sekundärstoffwechsel, s. 6.10. und Tab. III). Minisatelliten-PCR: Alle untersuchten *D. childiae* aus Europa, USA und Japan zeigten einen artcharakteristischen von *D. pyrenaica* signifikant unterschiedlichen genetischen Fingerabdruck..

Funddaten: 15.10.1981: Oloron, Forêt de Bugangues, F-Pyr. Atl., an *Fraxinus*, leg F. Candoussau & L. Petrini als *D. cf. eschscholzii*; ZT; rev. H.W. & M.S.; 12.10.1981, Nay, Saligues de Bourdettes, F-Pyr. Atl., an *Fraxinus*, leg. F. Candoussau & L. Petrini als *D.* cf. *eschscholzii*, ZT, rev. M.S. & H.W.; 30.06.1999: Itxassou, Pas de Roland, F-Pyr. Atl. an *Fraxinus*, Ww 3587, leg. M.S., det. M.S. & H.W.; 21.07.1999: CH-

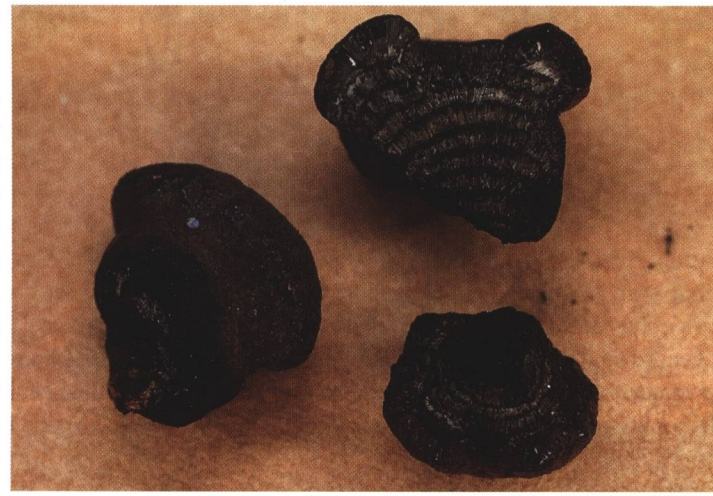


Abb. 7.1:
Daldinia childiae:
Ww 3608 (M.S., St. Louis, USA, *Quercus*), Stroma links: 2 cm Ø
Foto: S. Woike.



Abb. 7.2:
Daldinia childiae:
Stromata links: arttypisch, 1,5 cm Ø, Stromata rechts mit fast rosellinoiden Perithecienwölbungen, an *Fagus*, Erstfund für die Schweiz (leg. R. de Marchi, Ww 3715).
Foto: S. Woike.

Bremgarten-Zopfhau, AG, an FAGUS, Ww 3714, leg. R. de Marchi (Herbar B. Senn-Irlet), det. M.S. & H.W.; 01.09.1999: CH-Birrhard-Rüßhalden, AG, an *Fagus*, Ww 3715 (in dieser Kollektion befindet sich ein aggregierter Frk. mit rosellinoiden Perithecienmündungen), leg. R. de Marchi, (Herb. B. Senn-Irlet), det. M.S. & H.W.; Letztgenannte Funde sind die ersten dieser Art aus der Schweiz. Weitere Funde aus Japan, Österreich, Rumänien und USA s. STADLER et al. (2001a).

Ökologie und Verbreitung: *D. childiae* ist weltweit verbreitet und bevorzugt mildere Klimata. So wurde die Art in Warmgebieten der Schweiz an der Reuß (AG), bei Wien, bei Bukarest, im Pyrenäen-Vorland, in Japan, USA und Mexiko aufgefunden. Aus Deutschland, Großbritannien (ROGERS et al.1999) und den nordischen Staaten (JOHANNESSON et al. 2000) liegen bisher keine Fundmeldungen vor. Die von uns untersuchten Kollektionen wuchsen an *Acer, Carpinus, Fagus, Fraxinus* und *Quercus* spp. Das Wirtspektrum in den mittel- und nordamerikanischen Ländern wurde von JU et al. (1997) als Matrix für *D. concentrica* zusammengefasst. *D. childiae* bildet in

den gemäßigten Zonen im Frühsommer (bis Juni/Juli) Fruchtkörper aus und ist etwa ab August fertil.

Anmerkungen: *Daldinia childiae* liefert ein typisches Beispiel, wie schwierig es ist, eine *Daldinia* sp. nach der Artbeschreibung in verschiedenen Kontinenten sicher zuzuordnen. Bis 1999 wurde diese ubiquitär in wärmeren Bereichen vorkommende Art, insbesondere von amerikanischen Mykologen (CHILD 1932, JU et al. 1997), als *D. concentrica* (Bolt.: Fr.) Ces. & de Not. bezeichnet. Die mit *Fraxinus* assoziierte *D. concentrica* ss. BOLTON und FRIES kam jedoch in England auf *Fraxinus* vor und ist außerhalb Europas noch niemals sicher belegt worden. Andererseits wurde auch *D. childiae* bislang nicht in Großbritannien aufgefunden (s.a. ROGERS et al. 1999, und weiter oben unter *D. concentrica*). Hat man reife Fruchtkörper beider Arten zum Vergleich vorliegen, so sind die Unterschiede auch makroskopisch gut zu erkennen: *D. childiae* hat deutlich hervorstehende fast regelmäßig angeordnete Perithecienmündungen, und ihre Fruchtköper sind kleiner als bei *D. concentrica* (meist bis 3 cm, selten bis 5 cm) und besitzen oft eine deutlich verjüngte, manchmal fast stielartige Basis. Die KOH-Reaktion von *D. childiae* ist gelb bis orangebraun die von *D. concentrica* lila-violettlich.

6.4. *Daldinia decipiens* H. Wollweber & M. Stadler sp. nov. ined. (STADLER et al. 2001c).

Etymologie: täuschend wegen der Ähnlichkeit der Stromata mit anderen *Daldinia* spp. **Holotyp**: Warstein, NSG Hamorsbruch, *Betula carpatica* W. & K., leg. H.W., det. H.W. & M.S. (Publikation in Vorbereitung für Mycotaxon 2001, hinterlegt in M., Ww 3811).

Beschreibung nach Frisch- und Herbarmaterial (Abb. 8, s.a. Tab. IX)

Stromata einzeln oder aggregiert. Einzelstromata meist klein, 0,6–2,5 cm Ø, 0,6–1,5 cm hoch mit deutlich verjüngter Basis, clavat oder mehr oder weniger deutlich gestielt. Stielteil bis 0,8 cm hoch. Zusammengewachsene Stromata bis 2 x 1,5 x 1,5 cm (L. x B. x H.). Oberfläche zunächst rotbraun, später schwarz, uneben. Bei Reife sind die Perithecienwölbungen schwach bis deutlich ausgebildet. Ohne hervortretende Ostiolen. Unter der Oberfläche befinden sich orangebraune Granula. Ektostroma dünn, im Vertikalschnitt bis zu 0,05 mm hoch. Entostroma kompakt, nicht zerrissen, dicht zoniert, auch in dem basisartigen oder gestielten Teil zoniert. Helle Banden hellbraun 0,1–0,6 mm breit, dunkle Banden dunkelbraun bis schwarzbraun, 0,1–0,5 mm breit, wobei die dunklen Banden meist größer als die hellen Banden sind! Der Quotient der hellen zu den dunklen Banden beträgt 0,75–2:1. Perithecien tubulär, lanzettlich bis selten obovoid, 0,2–0,4 mm im Durchmesser und 0,4–0,8 mm hoch. Ascosporen werden im Herbst emittiert.

Mikroskopische Merkmale: Asci: p. sp. 90–110 x 9–10 µm; Apikalapparat 4,5–5 µm breit und 0,5–0,8 µm hoch, ringförmig, amyloid. **Ascosporen**: (13) 14–18 (20) x 6,5–10 (11) µm, variabel in Größe und Form, asymmetrisch ellipsoid bis ellipsoid, manchmal eingeschnürt, Sporen mit verjüngten Enden, mit oder ohne Tröpfchen, dunkelbraun; Perispor löst sich in KOH. Keimspalt gerade auf der konvexen Seite über die ganze Sporenlänge verlaufend. Gelegentlich ist der Keimspalt auch wellig gebogen (sigmoid), liegt dann oft im mittleren Bereich der Spore. Perispor glatt, ablösbar in KOH, Exospor glatt. **Anamorph**: *Nodulisporium*; auch mit annellidischer Konidiogenese.

Chemotaxonomie: Mit KOH extrahierbare Pigmente eines Oberflächensegmentes: lila-violettlich; mittelstark bis stark.



Abb. 8.1:
Daldinia decipiens:
Stromata bei beginnender Sporenreife, linkes Stroma: 0,7 cm Ø (Ww 3811).
Foto: S. Woike.



Abb. 8.2:
Daldinia decipiens:
Stromata nach Überwinterung: 0,7 cm Ø (leg. J. Albers, Ww 3864).
Foto: S. Woike.

Genetische Fingerprints: ARDRA unspezifisch; Minisatelliten PCR ergab einen artspezifischen, *D. petriniae* ähnlichen genetischen Fingerprint.

Funddaten: 05.10.2000: Warstein, Hamorsbruch (MTB 4615), an *Betula carpatica* W. & K., leg. E. & H. Wollweber, Holotyp (s.o.), Ww 3811; 24.01.1999: Wuppertal-Dornap, MTB 4708, an *Betula pendula* Roth, leg. M.S., det. M.S. & H.W., Ww 3542; 31.12.1994: Kropp, S-Schonen an *Betula pendula*, leg. S. Å . Hanson, untersucht von Ju et al. (1999) als "*Daldinia* sp. from Denmark", det. H.W. & M.S., Ww 3699, WSP; 07.03.1998: Buxtehude, Estetal, MTB 2524, an *Betula*, leg. J. Albers & B. Grauwinkel, det. H.W. & M.S. Ww 3864; 30.09.1981: Ostfriesland, Minsener Oog bei Wangerooge, MTB 2214, an *Betula*, leg. B. Grauwinkel, det H.W. & M.S., Ww 3863; 21.03.1998: Hamburg, Fischbekerheide, MTB 2525, an *Betula*, leg. S. Kriese & J. Albers, det. H.W. & M.S., Ww 3865.

Ökologie und Verbreitung: Von *D. decipiens* liegen uns bisher sechs Aufsammlungen vor, die sämtlich von *Betula* stammen. Birken stellen auch ein gute Substrate für weitere *Daldinia* spp. dar: *D. fissa, D. loculata* (beide auch auf angebrannter *Betula*) und *D. lloydii* (s. Tab. IX). Die bisherigen Funde stammen aus dem nördlichen Teil Deutschlands, sowie aus Südschweden.

Anmerkungen: Ju et al. berichteten 1999 kurz über eine Aufsammlung einer relativ großsporigen *Daldinia*-Art auf *Betula* aus der Provinz Schonen (Scania) in Südschweden, die sie mög-

licherweise für eine Variante einer Species aus dem asiatischen Teil Russlands hielten. Eine uns von J. D. Rogers zugesandte Probe des Teleomorphs und des Anamorphs dieser Aufsammlung erwies sich als identisch mit unseren Aufsammlungen von *D. decipiens* aus Deutschland hinsichtlich Morphologie des Teleomorphs und des Anamorphs, der Chemotaxonomie und des genetischen Fingerprints. Auch die uns freundlicherweise durch B. Grauwinkel zugesandten *Daldinia*-Kollektionen an *Betula* aus Norddeutschland stimmen gut mit unseren Aufsammlungen überein. Wir dürfen daher damit rechnen, dass *D. decipiens* in Deutschland noch öfter gefunden wird. Für den Mykologen sind einige Merkmale zur Differenzierung von den o.g. *Daldinia*-Arten an *Betula* charakteristisch: Häufig gestielte Stromata, variable, oft große Ascosporen, entostromatische Zonen kompakt, wobei die dunklen Banden oft ebenso breit wie die hellen sind (s. Tab. II). Bei unseren Untersuchungen großsporiger *Daldinia*-Arten (Sporenlänge >16 µm) wie bei *D. decipiens*, *D. grandis, D. lloydii* fanden wir eine viel größere Varianz bezüglich Größe, Breite und Form als bei den übrigen *Daldinia* spp. Es kann bei den o.g. Arten durchaus vorkommen, dass bei einer Entnahme von Sporen aus den Perithecien hauptsächlich kleine bis mittlere Sporen neben einigen großen aufgefunden werden, während bei einer zweiten Probeentnahme aus dem gleichen Stroma mehr mittlere bis große Sporen zu beobachten sind. Es empfiehlt sich daher, die Messung an mindestens zwei unterschiedlich entnommenen Proben vorzunehmen. Die Etymologie der Art soll dementsprechend auf unsere Annahme hinweisen, dass *D. decipiens* wohl häufiger mit anderen Arten verwechselt wurde. Von der Sporengröße her ist es möglich, sie mit *D. grandis* zu verwechseln, die wiederholt aus Europa berichtet, aber von uns niemals sicher identifiziert wurde. Auffällig sind die ähnlichen genetischen Fingerprints und die ähnlichen Anamorphe von *D. petriniae* und *D. decipiens*, welche beide eine für *Daldinia* etwas unübliche Konidiogenese zeigen. Weitere mögliche Verwandtschaftsbeziehungen werden weiter unten diskutiert (s. 6.7.).

6.5. *Daldinia eschscholzii* (Ehrenb.: Fr.) Rehm, Ann. Mycol. 2:175 (1904)

Holotyp: nach Ju et al. (1997) nicht bekannt; **Basionym**: *Sphaeria concentrica* Bolt.: Fr. *var. eschscholzii* (Ehrenb.: Fr.) Fr., Syst. Mycol. II :331 (1823), fide Ju et al. (1997); **Synonyme** (Auswahl): *Hypoxylon stratosum* Sacc. Syll. Fung. IX:544 (1891), Holotyp: Australien, Gracemere, O' Shenesy, wood, PAD; *Daldinia luzonensis* Rehm, Philippin. J. Sci. Bot. 8: 260 (1930), Lectotyp: Philippinen, Luzon, BPI 716999; **Beschreibungen und Abbildungen:** Ju et al. (1997: 265-267, Fig. 9, 30-32, 73); Häffner. (1999:149-153), mit Abb. u. mikroskop. Details; Van der Gucht (1994: 260-265, Fig.10 c-d,11 a-c), mit Abb. und mikroskopischen Details; Carroll (1964: 303, Fig. 9, 10).

Beschreibung:

D. eschscholzii ist in den Tropen und Subtropen weltweit verbreitet und soll, da sie von uns auch auf den (politisch zu Europa gehörenden) Kanarischen Inseln gefunden wurde, hier kurz beschrieben werden. **Stromata**: 1,5–7 sogar bis 10 x 1–5 x 1–4 cm (L x B x H) halbkugelig bis kissenförmig meist breit aufsitzend, auch mit breiter Basis angewachsen. Oberfläche glatt, jung von violetten bis kupferbraunen bis purpurnen konidiogenen Zellen bedeckt, später schwärzlich glänzend. Entostroma kompakt, bei älteren Fruchtkörpern lokulat, dunkle Banden tiefbraun, helle graubraun. Quotient helle: dunkle Banden 1,5–3:1. Perithecien uniseriat, lanzettlich.

Mikroskopische Merkmale: Asci: p. sp. 70–80 x 7–9 µm, Apikalapparat ringförmig, amyloid. **Ascosporen**: 10–14 x 5–6,5 µm, ellipsoid bis asymmetrisch ellipsoid, meist mit verjüngten Enden. Keimspalt auf der konvexen Seite über die ganze Sporenlänge verlaufend, Perispor glatt, Epispor

glatt. **Anamorph**: *Nodulisporium* mit charakteristischen kleinen Konidien und Konidienträgern; sehr deutlich unterschiedlich zu *D. concentrica*. Beschreibung bei JU et al. (1997).

Chemotaxonomie: KOH-Reaktion eines Oberflächensegments: Bei Reife schwach lila-violettlich, ältere bleigrau bis ungefärbt. BNT immer nachweisbar, einige Aufsammlungen enthalten große Mengen Cytochalasine (einzige *Daldinia*-Art bei der diese Verbindungen sicher nachgewiesen sind!). Concentricol und Binaphthyle kommen ebenfalls vor (STADLER et al. 2000b).

Genetische Fingerprints: In den uns vorliegenden Belegen aus drei Kontinenten und mehreren geographisch isolierten Inselgruppen waren sowohl ARDRA als auch Minisatelliten-PCR etwas variabel. Bei der Minisatelliten-PCR variierten die Hauptsignale, aber es wurden insgesamt artcharakteristische Muster beobachtet. Dies ist möglicherweise ein Hinweis auf Prozesse der Artbildung aufgrund geographischer Isolation.

Funddaten: 16.11.1998: E- Islas Canarias, La Palma, Cubo de La Galga, an der Küstenstraße, umgestürzter Baum von *Laurus azorica*, leg. M.S., det. M.S. & H.W. Ww 3518); Beschreibung weiterer Funde und Kulturen (z.B. aus Cuba, Guadeloupe, Papua Neuguinea, Thailand und USA) s. STADLER et al. (2001a).

Ökologie, Verbreitung und Anmerkungen: *D. eschscholzii* ist wärmeliebend und kommt in der Regel in subtropischen und tropischen Ländern (geographische Breiten zwischen 30° N und 30° S vor, und zwar sowohl in Regenwäldern als auch in trockenen Savannen. Die Funde in Mittel- und Südamerika, im Süden der USA (Florida, Louisiana, Texas), auf den Westindischen Inseln, in Afrika, auf den Kanarischen Inseln, in Asien (Indien, Pakistan, Indonesien, Papua Neuguinea, Taiwan, Japan) und Australien dokumentieren ihre offenbar kosmopolitische Verbreitung. Bereits DENNIS (1963, 1974) betrachtete *D. eschscholzii* treffend als ein tropisches Schwestertaxon zu *D. concentrica* und bezeichnete diese Art übereinstimmend mit anderen Autoren als *D. concentrica* var. *eschscholzii* oder *D. concentrica* var. *microspora* (STARBÄCK 1901; THEISSEN 1909). In der Tat ist es nicht ganz einfach, die beiden Arten zu unterscheiden. Am einfachsten geschieht dies auf Grund der Sporenmaße: *D. eschscholzii* weist kürzere und schmalere Sporen (10–14 x 5–6,5 µm) auf *als D. concentrica* (12–16 x 6–8 µm). Die Art wird hier nicht weiter interpretiert. An dieser Stelle sei nur Folgendes vermerkt: Die kürzlich erschienene populärwissenschaftliche Übersicht von DÄHNCKE (1998) über die Pilze von La Palma enthält – nebst einer (auf die Gattungsmerkmale beschränkten!) Beschreibung – die Abbildung einer „*D. concentrica*" aus den Lorbeerwaldregionen von Los Tilos, unweit des Fundorts unseres Belegs Ww 3518. – Eine in STADLER et al. (2001a) als *D. eschscholzii* beschriebene Aufsammlung aus Jersey (Ww 3378) stellt nach neueren Ergebnissen (BAUMGARTNER 2001) wahrscheinlich ein eigenes, aber nicht sicher von *D. eschscholzii* zu trennendes Taxon dar.

In Tab. VIII sind die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale zur Abgrenzung von *D. concentrica* und *D. eschscholzii* zusammengestellt. Wenn die beiden Arten auch durchaus einige Ähnlichkeiten aufweisen, so kann doch schon das Herkunftsland starke Hinweise auf die Identität geben. Problematisch ist übrigens, dass von den meisten der von uns untersuchten Aufsammlungen die Wirtspflanzen nicht bekannt sind. Des weiteren konnten bislang von keiner der Cytochalasine enthaltenden Stromata Kulturen, Anamorphe oder genetische Fingerprints erhalten werden. Die oben geschilderten Sachverhalte können also nur durch weitergehende Untersuchungen dieser Art, am besten unter Einbezug weiterer Frischfunde von bekannten Substraten, geklärt werden.

Tab. VIII: Vergleich von *Daldinia eschscholzii* mit *D. concentrica*

	D. concentrica	*D. eschscholzii*
Stromata		
Oberfläche	anfangs glatt, später sehr fein krakeliert mit Spannungsrissen	immer glatt
Habitus	abgeflacht halbkugelig, meist sitzend, selten mit breiter Basis angewachsen	abgeflacht halbkugelig, sitzend oder mit breiter Basis angewachsen
Farbe	weinbraun, dann braun, später schwarz	purpurbraun bis kupferbraun, lange anhaltend, später schwarz
Inhaltstoffe	BNT, Concentricol, (STADLER et al. 2000b)	BNT; verschiedene Sippen bilden daneben entweder Concentricol und/oder Cytochalasine (Beziehungen noch ungeklärt)
Mikroskopische Merkmale		
Ascosporen	(12) 13 – 16 x (5) 6 – 7,5 (8) µm, Enden verjüngt	10 – 14 x 5 – 6.5 µm, Enden verjüngt
Konidien	(5,5) 6,5 – 8 (9) x 3.5 – 4.5 µm	4,5 – 6,5 x 2,5 – 3 µm
Entwicklung/Ökologie		
Zeit der Stromareife	April/Mai	wahrscheinlich Sommer/Herbst
Substrat	meist *Fraxinus*, selten auch *Fagus*, *Populus*, *Ulmus*	variabel, bei den meisten Funden unbekannt; z.B. *Laurus*, *Morus*
Verbreitung	Nord-, West- und Zentraleuropa gemäßigte Klimata	Afrika, Asien, Amerika; (sub)tropische Klimata

6.6. *Daldinia fissa* C.G. Lloyd, Mycol. Writings 7:1313, Fig. 2986 (1924).

Holotyp: C.G. Lloyd Herbar 12 382, BPI 716013 (*D. fissa* von R.W. Lowater, Ohio, in Mycol. Writings 7:1313(1924); **Synonyme**: (Auswahl): *Sphaeria concentrica* (Bolt.: Fr.) var. *pedicellata* Pers., Syn. Meth., Fung. **I**: 8 (1801); *Daldinia concentrica* (Bolt.:Fr.) Ces. u. de Not. var. *obovata* (Fr.:Fr.) Sacc., Syll. Fung. **I**; 394(1882); *Sphaeria vernicosa* Schwein., J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 5:9 (1825); *Daldinia vernicosa* (Schwein.) Ces. u. de Not. Comment Soc. Crittog. ital. 1:198 (1863), ungültiger Name, s. Anmerkungen); *Daldinia simulans* Child, Ann. Missouri Bot. Gard. 19: 453 (1932); *Daldinia atra* (Schaeff.)Wöldecke, Die Großpilze Niedersachsens und Bremens 158 (1998), Hannover; **Ausgewählte Beschreibungen**: JU et al. (1997: S. 267-269), SULMONT (1972: 47-52); **Abbildungen**: CETTO (1993: Abb. 2982, typisch, als *D. vernicosa*); LUCCHINI (1997: Nr.123, als *D. vernicosa*); SCHAEFFER (1774: Tafel IV, Tab. CCCXXIX, als *Lycoperdon atrum*, hier reproduziert als Abb. 9); JORDAN (1995: 75, als *D. vernicosa*).

Beschreibung nach eigenen Funden (Abb. 1)

Stromata 0,5–3 (5) x 0,3–2,5 (4,5) x 0,5–2 (3,5) cm, einzeln oder nebeneinander zusammengewachsen auf Holz oder Rinde. Einzelne Stromata häufig kreiselförmig mit deutlich ausgebildeter und regelmäßig bis unregelmäßig verjüngter, fast stielartiger Basis. Gedrängt nebeneinander wachsende Stromata: länglich ellipsoid, clavat bis zusammengedrückt clavat. Zusammengewachsene Stromata unregelmäßig geformt, mit Einbuchtungen. Die jung von braunen Konidien besetzte Ober-

fläche wird bei Reife glänzend schwarz, wie lackiert (vernicos) und ist von sehr feinen Ostiolen besetzt (Lupe!), die sich bei Reife im Zentrum einer winzigen Mammille öffnen und aus denen die Sporen bis zu 10 cm weit herausgeschleudert werden. Schneidet man zu diesem Zeitpunkt den Fruchtkörper durch, so sondert er reichlich gelatinöse Flüssigkeit ab, sowohl im Bereich der Perithecien als auch in dem darunter befindlichen zonierten Entostroma. Die hellen Banden sind dann fast weiß, etwa fünf- bis achtmal größer als die dunklen schwarzen Banden. Nach einigen Wochen trocknet die gelatinöse Flüssigkeit ein. Dabei reißen die weißen Banden und hinterlassen meist ein kavernöses Entostroma. Anzumerken sei, dass man gelegentlich bei alten oder an der Seite gedrängt wachsender Stromata deutlich ausgebildete Perithecienwölbungen findet.

Mikroskopische Merkmale: Asci: p. sp. 80–90 x 9–12 µm, Apikalapparat 3–3,5 µm breit, x 0,5 µm hoch, ringförmig amyloid. **Ascosporen**: (10) 11–15 x 6–8 (9) µm, ellipsoid mit breit abgerundeten Enden, Keimspalt gerade, auf der konvexen Seite über die gesamte Sporenlänge verlaufend. Epispor glatt, Perispor glatt. **Anamorph**: *Nodulisporium*, *Sporothrix* bis *Periconiella* (s. Ju et al. 1999). Als einzige Art der Gattung kann sie drei unterschiedliche Verzweigungsmuster ausbilden, was aber wiederum sehr charakteristisch ist. Konidien auf dem Fruchtkörper (Ww 2885) 8,5–11 x 5–6 µm. Dagegen sind die Konidien der auf *Ulex* vorkommenden Stromata kleiner: 4,5–9 x 3,5–5 µm (Ww 3161).

Chemotaxonomie: KOH-Reaktion eines Segmentes der Oberfläche: lila-violettlich, meist sehr stark, langanhaltend. Immer außerordentlich große Mengen an Binaphthylen nachweisbar.

Genetische Fingerprints: ARDRA zeigt ein spezifisches Muster, wohl auf eine artcharakteristische Insertion in der 18S rDNA zurückzuführen. Minisatelliten-PCR lieferte ebenfalls artcharakteristische Ergebnisse, zusätzlich gewisse Variationsbreite, die auf wirtsspezifische Adaptation hindeuten könnte (Stadler et al. 2000a).

Funddaten: 10.09.1972: Wuppertal, MTB 4708, an *Fagus* (Stapelholz), leg. E. u. H.W., Ww 1360; 04.08.1996: Wuppertal, MTB 4708, an *Fagus sylvatica*, angebrannt, Ww 2855, Ww 2899 (04.09.1996), Ww 3186 (20.09.1997); 09.09.1996: Gruiten, MTB 4708, an *Carpinus betulus*, angebrannt, leg. S. Woike, det. H.W., Ww 2909, Ww 3139 (25.09.1997); 08.10.1997: Gruiten, MTB 4708, an *Corylus,* angebrannt, leg. S. Woike & H.W., Ww 3191; 02.11.1965: Düsseldorf-Gerresheim, MTB 4706, an *Quercus rubra*, leg. S. Woike, det. H.W.; 16.09.1992, GB-New Forest, Shatterford Bottom, an *Ulex,* angebrannt, leg. E. u. H.W., Ww 2042; 24.02.1979, F-Chaumont, an *Betula,* angebrannt, leg. T. R. Lohmeyer und J. Mornand, det. H.W., Ww 3684; 16.08.1960, Neuruppin, Brandenburg, *Fagus sylvatica*, leg. H. Fischer, det. H. Kreisel als *D. vernicosa*, conf. M.S. & H.W., Ww 3832, Herbar H. Kreisel; 30.03.1959, Eberswalde, Brandenburg, *Carpinus betulus*, leg. J. Endtmann, det. H. Kreisel als *D. vernicosa*, conf. M.S. & H.W., Ww 3833, Herbar H. Kreisel; 26.08. und 26.11.1985: Rostock, *Carpinus betulus*, leg. J. Duty, Ww 3834 und Ww 3835, det. M.S. & H.W., Herbar H. Kreisel; 27.10.1957, Oderberg, Brandenburg, an *Quercus petraea*, auf Brandstelle, leg. H. Kreisel, det. M.S. 6 H.W., W3836, Herbar H. Kreisel; 20.09.1978, H-Kecskemet, Pußzta Bugac, an *Betula,* angebrannt, leg. H. Kreisel, det. H. Haas als *D. vernicosa*, conf. M.S. & H.W., Ww 3837, Herbar H. Kreisel; 26.08.1965, Jena, an *Quercus*, leg. H. Kreisel, det. M.S. & H.W., Ww 3838, Herbar H. Kreisel; 19.11.1958, Woldeyk, Mecklenburg, *Fraxinus excelsior*, leg. H. Kreisel, det. M.S. & H.W., Ww 3841, Herbar H. Kreisel; 29.8.1980, PL-Gdansk-Sobiesczewo, *Fraxinus excelsior*, ausgebrannte Stammhöhle, leg. E. Paechnatz, det. M.S. & H.W., Ww 3842, Herbar H. Kreisel; 09.09.1987, Tegernheim b. Regensburg, *Carpinus betulus*, leg. A. Bresinsky, det. M.S. & H.W., Ww 3822, R.

Ökologie und Verbreitung: *D. fissa* ist kein substratspezifisches Taxon und erscheint häufig als „Erstbesiedler" an feuergeschädigten Bäumen. Dies belegen neben eigenen Beobachtungen auch frühere Publikationen (Rhoads 1918; weitere s. Ju et al. 1997 und Johannesson 2000). Nach ca.



Abb. 9: Habitus von *Lycoperdon atrum* (wahrscheinlich syn. *D. fissa*). Reproduktion aus SCHAEFFER (1774), Tafel 329. Foto: C. Volbracht.

vier Jahren war nach unseren Beobachtungen an Ww 2885 das Substrat für erneutes Stromatawachstum erschöpft. In Großbritannien bildet angebrannter Stechginster (*Ulex europaeus*) ein gutes Substrat für *D. fissa* und gelegentlich auch für *D. caldariorum* (s. 6.2.).

Anmerkungen: *D. fissa* wurde in Europa bis 1997 unter dem Namen *D. vernicosa* (Schw.) Ces. & de Not. beschrieben. Dieser Name ist jedoch nicht gültig, weil sein Basionym *Sphaeria vernicosa* Schw. 1825 durch ein Homonym von DC & Lam. (1815) schon vergeben war (fide Ju. et al.1997). Die jetzige Bezeichnung *D. fissa* – der „gespaltene Kohlenkugelpilz" – geht auf einen Fund älterer „atypischer", in der Oberfläche gespaltener Fruchtkörper zurück, den LLOYD (1924) beschrieb und abbildete. Eine gute und typische Abbildung der Art hat unseres Erachtens SCHAEFFER (1774) unter dem Namen *Lycoperdon atrum* (Schaeff.) auf Tafel 329 abgegeben (Reprint s. Abb. 9). Leider ist die Beschreibung der abgebildeten Art (stiellos, oder doch sehr wenig bestielt) abweichend von der Abbildung. In einer Diskussion mit J.D. Rogers kam dieser zu dem Schluss, die Artbezeichnung „*D. atra*" könne nur dann verwendet werden, wenn zu dem Schaefferschen Iconotyp die Herbarkollektion gefunden und eindeutig identifiziert würde. Obwohl verschiedene Kollektionen von *D. fissa* bezüglich Aussehen und Sporengröße eine gewisse Varianz aufweisen und auch die genetischen Fingerprints geringfügig unterschiedlich sind (STADLER et al. 2000a) konnten wir keine abgrenzbare neue Form erkennen. Charakteristische Merkmalskombinationen für die Praxis der Bestimmung: Meist „gestielte" Stromata, deren Oberfläche im Reifezustand lange Zeit wie lackiert aussieht. Das zonierte Entostroma hat außerordentlich große weißliche Banden. Das Innere ist bei Reife gelatinös und wird bei Austrocknung besonders in der Mitte kavernös. Die Sporen sind meist breit abgerundet und ein Oberflächensegment ergibt in KOH eine starke Violettfärbung.

6.7. *Daldinia lloydii* Y.-M. Ju, J.D. Rogers & San Martín, Mycotaxon 61, 273 (1997).

Holotyp: bei Ju et al. (1997) nicht explizit aufgeführt; **Synonym** (fide Ju et al. 1997) *Hypoxylon fissum* C.G. Lloyd, Mycol. Writings **7**, 1121 (1922) (non *Daldinia fissa* Lloyd 1924), Holotyp von *Hypoxylon fissum*: New York, BPI 11522 an *Betula;* **Beschreibung und Abbildungen**: C.G. Lloyd Mycol. Writings **7**, 1121, Fig. 2141 (1922), Ju et al. (1997: 273, Fig.13, 47, 48).

Beschreibung nach Herbarmaterial (Abb. 10; Tab. IX)

Stromata einzeln oder aggregiert. Einzelstromata 1–2,5 x 1–2 x 0,7–1,2 cm (L x B x H), halbkugelig bis kissenförmig, breit aufsitzend oder weniger häufig mit verjüngter Basis angewachsen. Aggregierte Stromata bis 2 x 1,5 x 0,7 cm. Oberfläche schwarz, jung von braunen Konidienträgern bedeckt, wobei bei raschem Wachstum die Oberfläche in weinbraunen feinen polygonalen Schüppchen krakeliert. Perithecienwölbungen deutlich ausgeprägt, ohne hervortretende Ostiolen. Unter der Oberfläche befinden sich rotbraune Granula. Ektostroma dünn, im Vertikalschnitt 0,05–1 mm hoch, schwarz. Entostroma kompakt, nicht zerrissen (alt loculat),dicht zoniert. Jung sind zumindest im oberen Teil des Entostromas weißliche Zonen alternierend mit dunkelbraunen Zonen zu finden. Bei Reife werden die hellen Zonen dunkler, so dass bei manchen Stromata die Zonen weniger farblich kontrastieren. Zur Basis hin ist das Entostroma meist nicht zoniert und weist dann eine senkrechte Faserstruktur auf, die in Einzelfällen sogar bis zur Mitte der Stromata reichen kann. Der Quotient der hellen zu den dunklen Banden beträgt 1–3 :1 (meist nur 1–2 : 1). Die Perithecien sind uniseriat lanzettlich, können aber auch gelegentlich an der Seite des Stromas bi- und sogar triseriat sein und sind dann oval geformt. Fertilität der Ascosporen: Spätsommer bis Herbst.

Mikroskopische Merkmale: Asci: p. sp. 90–110 x 9–10 µm, Apikalapparat 4–5 µm breit und 0,5 µm hoch, ringförmig, amyloid. **Ascosporen**: (11) 12–18 x 6–8 (9) µm (nach Lloyd 1922: 14 –18 x 8 µm), variabel in Größe und Form, asymmetrisch ellipsoid bis ellipsoid, manchmal eingeschnürt, mit verjüngten Enden. Keimspalt gerade, auf der konvexen Seite verlaufend; selten ist er wellig verbogen und liegt dann mehr in der Mitte der Spore, Perispor glatt, löst sich in 10% KOH ab, Epispor glatt **Anamorph**: Konidien 6–7 µm (nach Lloyd), ansonsten nicht bekannt.

Chemotaxonomie: Mit KOH extrahierbare Pigmente eines Oberflächensegmentes olivgrün, mittelstark.

Genetische Fingerprints: nicht bekannt.

Funddaten: Juli 1928: USA Chevry Mt. New Hampshire. an *Betula lutea* Michx., leg. G. Spaulding, det. M.S. & H.W., Ww 3593, M. 171-98/5, früher Herbar Petrak; 12.07.1967, USA, Idaho, bottom of Squaw Creek, an *Betula papyrifera* Marsh., leg. H. Goree (WSP 57303), infertil, det. Ju et al. (1997), Ww 3610; 08.01.1883: RO-„Bad Zaizon bei Kronstadt", an *Betula alba* L., leg. Römer, det. M.S.& H.W., Ww 3547, M. 171/98-6, früher Herbar Fungi Hungaria 261; „Vor 1930": A-Spittal (Drau), an *Betula*, infertile Stromata, leg. G. Niessl von Mayendorf, det. M.S. & H.W., Ww 3594, M. 171-98/8; Sept. 1938: CZ-Bartelsdorf, Mährisch-Weißkirchen (Hranice), an *Betula pendula*, infertile Stromata, leg. F. Petrak Nr.1824, det. M.S. & H.W., Ww 3595, M. 171-98/7; 30.08.1974: Anklam bei Pinnow, Mecklenburg, an *Betula*, leg. H. Kreisel, det. M.S. & H.W., Ww 3827, Herbar H. Kreisel; 6.8.1962: Stralsund, an *Betula*, leg. L. Scheidemann, det. M.S. & H.W., Ww 3829, infertil, Herbar H. Kreisel; 5.8.1965: Wellaune bei Leipzig, an *Betula*, leg. H. Kreisel, det. M.S. & H.W., Ww 3830, Herbar H. Kreisel.

Ökologie und Verbreitung: *Daldinia lloydii* ist eine Art, von der bis 1997 nur zwei ältere Herbaraufsammlungen aus den USA, beide an *Betula,* bekannt waren (Ju et al.1997). Dass diese Art lange übersehen wurde, zeigen unsere Untersuchungen von Belegen aus den Herbarien M und

Tab. IX: *Daldinia* spp. an Birke in Deutschland

Merkmal	***D. lloydii***	***D. decipiens***	***D. fissa***	***D. loculata***
Stromata-Habitus	verjüngte Basis klein	gestielt oder mit verjüngter Basis klein	meist gestielt klein bis mittelgroß	breit angewachsen mittelgroß bis groß
Stromaoberfläche	warzig retikuliert	Perithecien-Mündungen sichtbar	glänzend schwarz, Perithecien-Mündungen nur mit Lupe sichtbar	glänzend schwarz, feine Perithecien-Mündungen sichtbar
Entostroma	kompakt	kompakt	lokulat, zerrissen	anfangs kompakt, später schwach lokulat
Entostromatische Banden hell:dunkel	2–4:1	ca. 1:1	5–8:1	1.5–3:1
Pigmente in KOH	deutlich olivgrün oder alt lehmgelb	deutlich violett	sehr stark violett	mittel stark violett
Ascosporen (µm)	(11) 12–16 x 6–8 (9)	(13) 14–18 (20) x 6,5–10 (11)	(10) 11–15 x 6–8 (9)	10–14 (15) x 6–8 (8,5)
Ascosporen (Form)	ellipsoid, mit verjüngten Enden	ellipsoid, mit verjüngten Enden	breit ellipsoid (Enden abgerundet)	breit ellipsoid (Enden abgerundet)
Konidienstadium	nicht bekannt	*Sporothrix* bis *Nodulisporium* (annellidische Konidiogenese)	variabel (*Nodulisporium*, *Periconiella*, *Sporothrix*), sympodiale Konidiogenese	*Nodulisporium* (sympodiale Konidiogenese)



Abb. 10.1:
Daldinia lloydii:
Halbiertes infertiles Stroma, 2 cm Ø (M., leg. G. Spaulding, Ww 3593).
Foto: S. Woike.



Abb. 10.2:
Daldinia lloydii:
Typische krakelierte Oberfläche des Stromas von Ww 3593.
Foto: S. Woike.

Greifswald (H. Kreisel),von denen sechs weitere Aufsammlungen als *D. lloydii* bestimmt werden konnten. Damit können wir uns jetzt eine deutlichere Vorstellung über die Artabgrenzung, die Ökologie und das Vorkommen machen. Alle Belege kamen an *Betula* spp. in gemäßigten Klimazonen in USA und Europa (Österreich, Deutschland, Rumänien, Tschechien) vor.

Anmerkungen: Für *Daldinia lloydii* wurden auf Grund der US-Herbarkollektionen zwei Charakteristika besonders hervorgehoben: 1. die helleren konzentrischen Zonen sollen dunkler sein als bei anderen *Daldinia*-Taxa und damit weniger Farbkontrast zwischen dunklen und hellen Zonen aufweisen und 2. die ockerfarbene äußere Oberfläche krakeliert zu polygonalen Schüppchen und ist dann einzigartig für dieses *Daldinia*-Taxon (Ju et al.1997). Auch Lloyd (1922) schrieb über seine Aufsammlung von *Hypoxylon fissum* (jetzt *D. lloydii*), frei übersetzt: „die Stromata sind ....schwarz, bei Reife nicht oder nur fein zoniert. Aber in den überwinterten Stromata ist ein schwaches Anzeichen für Zonen vorhanden, und die Art könnte als eine *Daldinia* sp. betrachtet werden. Junge Stromata zeigen bei Konidienwachstum eine rotbraune Schicht, die flächig aufbricht." Auf Grund unserer Beobachtungen können wir sagen: Diese Eigenschaften sind richtig, gelten aber nur für einen bestimmten Entwicklungszustand und müssen selbst dann nicht so ausgeprägt

sein, wie von LLOYD (1922) beschrieben wurde. Zu Punkt 1: Junge Stromata weisen sehr wohl helle weißliche Zonen auf, die während ihrer Entwicklung bräunlich werden, dabei kontrastieren sie meis-tens deutlich mit den dunkelbraunen Zonen. Das Nachdunkeln der hellen Banden während der Entwicklung ist eine Eigenschaft, die man auch bei anderen frisch gefundenen *Daldinia*-Kollektionen beobachten kann. Zu Punkt 2: Auch die feine polygonal schuppige Krakelierung gilt nur für ein bestimmtes Entwicklungsstadium und weicht bei älteren Stromata einer schwarzen Oberfläche, die von den Perithecienwölbungen uneben und raulich ist. Die Krakelierung der rotbraunen konidienbesetzten Oberfläche kommt wahrscheinlich dadurch zustande, dass sich bei guten Wachstumsbedingungen die Perithecienwölbungen rasch ausbilden, dadurch ein Zerreißen der braunen Schicht bewirken, was wiederum das schwarze, darunter befindliche Ektostroma in Form unregelmäßiger netzartiger Linien sichtbar werden lässt (s. Abb. 10.2). Dieses Phänomen kann man, wenn auch in nicht so ausgeprägter Form, bei anderen *Daldinia*-Arten und sogar gelegentlich auch bei der Entwicklung von *Hypoxylon fragiforme* beobachten. Zur Abtrennung von anderen Arten sind die olivgrünliche Färbung eines Oberflächensegmentes von *D. lloydii* mit KOH, die großen, variablen Sporen, sowie die Chemotaxonomie wichtig (Tab. V und IX).

Die Übersicht in Tab. IX zeigt, dass mindestens vier Arten von *Daldinia* in Deutschland an Birke vorkommen. Daneben wurde aus dem benachbarten Dänemark auch *D. petriniae* von diesem Substrat berichtet (JOHANNESSON et al. 2000), was sich durch unsere Untersuchungen bislang aber nicht bestätigen ließ. Sicher ist jedenfalls, dass z. B. *D. concentrica* andere Substrate als Birke bevorzugt und frühere Berichte über Funde dieser Art von *Betula* spp. kritisch zu bewerten sind (s.a. 6.1.). Drei der vier oben genannten Arten scheinen eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Wirtsspezifität zu besitzen, was für *D. loculata* durch die Dissertation von JOHANNESSON (2000) sogar in Form von ökologisch-populationsgenetischen Untersuchungen untermauert wurde. Unter den vier an Birke anzutreffenden Arten hat nur *D. fissa* keine ausgesprochene Wirtsspezifität, findet sich aber wie *D. loculata* häufig auf verbranntem Holz. Dagegen sind *D. decipiens* und *D. lloydii* allgemein seltener und offenbar nicht pyrophil. Aufgrund der gemeinsamen Merkmale (Ascosporenform, Sekundärstoffmuster, Ökologie) scheinen *D. fissa* und *D. loculata* nahe verwandt zu sein, auch wenn sie sich anhand der Morphologie der Stromata problemlos unterscheiden lassen. *D. decipiens* bildet ein sehr ähnliches Anamorph wie *D. petriniae*, die allerdings für eine andere Gattung innerhalb der Betulaceae (*Alnus*) charakteristisch ist. *D. lloydii*, deren Anamorph nicht bekannt ist, besitzt zumindest ähnliche Sekundärstoffe wie *D. petriniae*, die sonst innerhalb der Gattung nicht angetroffen werden. Zusammen mit einer von *Corylus*, ebenfalls einer Gattung der Betulaceae, berichteten „*Daldinia* sp. from Russian Far East" (JU et al. 1999) könnte es sich um einen Komplex von drei oder vier Schwesterarten handeln, die eine Co-Evolution mit dieser Pflanzenfamilie hinter sich haben und im Zuge der adaptiven Radiation entstanden sind.

6.8. *Daldinia loculata* (Lév.) Sacc., Syll. Fung. I: 394 (1882)

Holotyp : USA; Lokalität unbekannt, Holz, PC: Holotyp von *Sphaeria loculata*, fide JU et al.(1997); USA, Black Hills, South Dakota, Holz, H. Schrenk, Miss. Bot. Gard. 43121, als *D. concentrica* von Hill (HBPI 594265), Holotyp von *D. occidentalis*; **Synonyme**: *Sphaeria loculata* Lév., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. III, 3 : 47 (1845);*Daldinia occidentalis* Child, Ann. Miss. Bot. Gard. 19 :453 (1932); **Ausgewählte Beschreibungen**: CHILD (1932), 453-456 als *D. occidentalis* Child; JU et al. (1997), 273-275; **Abbildungen**: SONNEBORN & SONNEBORN (1998: Abb. 65, als *D. concentrica*); GERHARDT (1985: 234, als *D. concentrica*); CHILD (1932: Taf. 27 Nr. 6, 28 Nr. 4, Perithecienmündungen 32 Nr. 4); JU et al. (1997: Fig. 14, 51, 52).



Abb. 11.1:
Daldinia loculata:
Stroma an feuergeschädigter Birke, Breite 4 cm, (leg. I. u. W. Sonneborn, Ww 2887).
Foto: S. Woike.



Abb. 11.2:
Daldinia loculata:
Ww 2987; Stroma rechts halbiert: 2,2 cm breit, links Vergrößerung der Oberfläche (ca. 6x); die punktförmigen Perithecienmündungen sind deutlich zu erkennen.
Foto: S. Woike.

Beschreibung nach eigenen Funden und untersuchtem Herbarmaterial (Abb. 11)

Einzelstromata groß, halbkugelig, niedergedrückt halbkugelig, ca. 3–5 cm Ø, bis breit kissenförmig (1) 2–5 (6) x (1) 2–4 (5) x (1) 2–4 (5) cm (L x B x H), einzeln, seltener aggregiert; auf dem Substrat mit breiter Basis angewachsen. Die anfänglich von braunen Konidien besetzte Oberfläche wird bei Reife glänzend schwarz und ist dann von fast regelmäßig angeordneten hervorstehenden Perithecienmündungen dicht besetzt (s. Abb. bei GERHARDT 1985). Bei gedrängtem Wachstum können sich an der Seite eines Stromas die Perithecien stärker entwickeln; sie sind dann gewölbt bis halbkugelig; die normal uniseriat angeordneten Perithecien können dann bi- und triseriat werden. Die Form der uniseriat angeordneten Perithecien ist lanzettlich, die bi- und triseriaten können daneben auch oval bis rundlich geformt sein. Unterhalb der Perithecienschicht liegen die faserigen hellen und die festeren dunklen Zonen im Breitenverhältnis von 1,5–3:1. Das Entostroma ist jung noch kompakt, später schwach lokulat (Name!).

Mikroskopische Merkmale: Asci: p. sp. 75–85 x 8–10 µm, Apikalapparat 3,5–4,5 µm breit, 0,35–0,45 µm hoch, ringförmig, amyloid. **Ascosporen**: 10–14 (15) x 6–8 (8,5) µm, ellipsoid mit meist breit abgerundeten Enden, Keimspalt gerade auf der mehr konvexen Seite über die gesamte Sporenlänge verlaufend. **Anamorph**: Von allen *Daldinia*-Arten zeigt diese wohl die spärlichste

Konidienbildung in Kultur; im allgemeinen werden in Kultur erst nach einigen Wochen spärlich Konidienträger ausgebildet, die dem *Nodulisporium* – Verzweigungsmuster entsprechen, genauere Beschreibung bei BAUMGARTNER (2001). Konidien auf Stromata: 7–8 x 4–5 µm, elliptisch (Ww 3510).

Chemotaxonomie: KOH-Reaktion eines Segmentes der Oberfläche: lila-violettlich, mittelstark.

Genetische Fingerprints: Die Untersuchung von Kulturen aus Kamtschatka und verschiedenen europäischen Ländern mit Hilfe von ARDRA lieferte artcharakteristische genetische Fingerprints, die auf eine außerordentlich große Insertion in der 18S rDNA hinwiesen (ähnlich wie bei *D. fissa*); Minisatelliten sind derzeit in Untersuchung; darüber wird gesondert berichtet. JOHANNESSON et al. (2000) beschrieben einheitliche DNA-Sequenzdaten (ITS, 5.8 S) von mehr als einhundert Belegen aus Europa und Asien. Morphologie und ARDRA-Fingerprints der als *D. loculata* bezeichneten Kulturen, deren Gensequenzen von JOHANNESSON in Genbank hinterlegt wurden, stimmen mit unseren Belegen aus England überein.

Funddaten: 17.10.70: Wuppertal, MTB 4708, an *Betula pendula*, in der Nähe einer Brandstelle, leg. H.W., Ww 0367; 03.09.69: Wuppertal, MTB 4708, an *Betula pendula*, leg. u. det. H.W., conf. J. D. Rogers, Ww 2886; 16.03.91: Bromsdorffbüschen (Senne) MTB 4218, an *Betula* (angebrannt), leg. I. u. W. Sonneborn, Ww 2987; 09.03.91: Schwarze Berge (Senne), MTB 4218, an *Betula*, leg. I. u. W. Sonneborn, Ww 2991; Mai 1966: Zwillbrocker Venn, WF, an *Betula*, leg. I. u. W. Sonneborn, Ww 3076 und Ww 3079; 06.10.71: Hilden, MTB 4807, an *Betula*, leg. S. Woike, Ww 3086; Juni 1965: Altenberge bei Münster WF, Laubholz, leg. S. Woike, Ww 3078; 22.02.1997: Gruiten, MTB 4708, an *Betula pendula*, leg. u. det. H.W., Ww 3087; 27.08.61: Neukloster, Mecklenburg-Vorpommern, leg. H. Henker & H. Kreisel, det. M.S. & H.W., Ww 3828. Juni 1977: *Betula*, Brandenburg, leg. Bickerich = Ge 77127 (abgebildet in GERHARDT: 1985, S. 234 als *Daldinia concentrica*), rev. H.W. u. M.S., Ww 3888. Weitere untersuchte Kollektionen und Kulturen aus USA, Skandinavien, Großbritannien und Kamtschatka s. STADLER et al. (2001a).

Ökologie und Verbreitung: Eine kürzlich erschienene, umfassende populationsgenetische Studie belegte, dass *D. loculata* eine circumpolar vorkommende Art ist, die bevorzugt auf angebrannten Bäumen, v.a. *Betula*, fruktifiziert (JOHANNESSON et al. 2000), jedoch nicht auf den vorgenannten Wirt beschränkt ist (s. Tab. VI). Diese Art wurde neben dem Vorkommen in Nordamerika (STADLER et al. 2001a, JU et al. 1997) auch in Skandinavien, Großbritannien, Deutschland, dem Baltikum, sowie in Kamtschatka gefunden. Die vor längerer Zeit berichteten Vorkommen in Chile, Tasmanien und Neuseeland (CHILD 1932) bedürfen allerdings der Verifikation.

Anmerkungen: *D. loculata* ist ein älterer Name für *D. occidentalis* Child (JU et al. 1997) und war bis vor kurzem aus Europa nicht bekannt, obwohl sie eigentlich gar nicht so selten vorkommt (s. Funddaten und JOHANNESSON et al. 2000). Die oben angeführten Belege Ww 2886 und Ww 0367 wurden auf dem IMC in Jerusalem vorgestellt (STADLER et al. 1998) und waren zu dieser Zeit Erstfunde für Europa. Die äußere Erscheinung von *D. loculata* (große, meist fast halbkugelige, mit breiter Basis aufsitzende Stromata) hat in der Literatur Anlass zu zahlreichen Verwechslungen mit *D. concentrica* gegeben. Von JU et al. (1997) wurde eine Verwandtschaftsbeziehung zwischen *D. loculata* und *D. grandis* diskutiert, was von uns nicht bestätigt werden kann. Die Ascosporen von *D. loculata* sind nicht nur kleiner, sondern sie sind an den Enden meist breit abgerundet, und auch die Asci sind wesentlich kürzer. *D. grandis* ist wohl eine wärmere Regionen bevorzugende Art aus dem Südwesten der USA, aus Mexiko, Ecuador und Neuseeland (CHILD 1932, JU et al. 1997). Noch keine einzige von uns untersuchte Aufsammlung oder Kultur einer *Daldinia* sp. aus Europa zeigte die typischen Charakteristika der uns freundlicherweise von J.D. Rogers überlassenen Typusmaterialien aus Mexiko bzw. Neuseeland. Gegen die Verwandtschaft beider Arten spricht auch ein Vergleich der Anamorphe (*Virgariella* bei *D. grandis* gegenüber *Nodulisporium* bei *D. loculata*), sowie der genetischen Fingerprints (STADLER et al. 2001a).



Abb. 12.1:
Daldinia petriniae:
Holotyp (leg. L. u. O. Petrini Ww 3297, ZT, Knollige Stromata, Stroma links: 2,5 cm lang, Entostroma des linken Stromas 2,5 cm breit.
Foto: S. Woike.



Abb. 12.2:
Daldinia petriniae:
Holotyp (leg. L. u. O. Petrini Ww 3297, ZT, Perithecien in diesem Stroma uniseriat bis triseriat.
Foto: S. Woike.

6.9. *Daldinia petriniae* Y.-M. Ju, D.R. Rogers & San Martín, Mycotaxon 61, 275-277.

Holotyp: L. u. O. Petrini, CH-Ramosch, Graubünden, *Alnus incana*, 29.08.1986, WSP 69648, ETH Zürich. Falsch angewandter Name: *D. occidentalis* Child ss. PETRINI & MÜLLER 1982: 571; **Beschreibungen**: JU et al. (1997: 275-276, Fig. 15, 56-58). PETRINI & MÜLLER (1986: 571-572, Abb. 43); RAHM (1946: 54-55); **Abbildungen**: BREITENBACH & KRÄNZLIN (1981: Abb. 346); CASPARI et al. (1963: Taf. 5); RÜCKER (1993: 42), GERHARDT (1997: 658); alle als *D. concentrica*; s.a. Anmerkungen.

Beschreibung nach eigenen Funden und untersuchtem Herbarmaterial (Abb. 12)

Stromata: 1–4 x 1–5 x 1–2,5 cm (L x B x H), einzeln oder zusammengewachsen, anfangs fast halbkugelig, dann niedergedrückt halbkugelig bis kissenförmig mit seitlich unregelmäßigen Einbuchtungen. Es gibt auch Formen, die jung fast clavat oder die zusammengewachsen länglich unregelmäßig zusammengedrückt oder fast knollig sind. Die Oberfläche junger, noch nicht reifer Stromata ist schwarz lackiert und wird von rosabraunen Konidien besetzt. Im Verlauf der weiteren Entwicklung wird die Oberfläche rau, und aus den punktförmigen hervorstehenden Ostiolen

werden die Sporen ausgestoßen. Die Stromata sind stiellos oder weisen eine etwas abgesetzt sockelartige Basis auf. Die Perithecien liegen uniseriat, gelegentlich auch bi- und triseriat unter dem Ektostroma (Abb. 12.2). Zur Zeit der Sporenreife werden die oberen Banden des Entostromas gelatinös, sind weißlich und trocknen später zu festen dunkelgrauen bis hellbraunen Zonen aus; das Verhältnis helle:dunkle Banden beträgt ca. 2–3 : 1. Die kompakte, schwach lokulate Struktur des Entostromas wird im Alter brüchig.

Mikroskopische Merkmale: Asci: p. sp. 75–90 x 10–11 µm, Apikalapparat 3,5–4 µm breit. und 0,1 µm hoch, ringförmig, amyloid. **Ascosporen**: 12–15 x 6–7,5(8) µm, asymmetrisch ellipsoid mit verjüngten Enden, Keimspalt gerade, über die ganze Sporenlänge auf der konvexen Seite verlaufend. **Anamorph**: *Sporothrix* oder *Nodulisporium* Verzweigungsmuster (Ju et al. 1997). Als Besonderheit wird bei *D. petriniae* regelmäßig die sonst nur bei *D. decipiens* und einem noch nicht näher definierten Taxon „*Daldinia* sp. from Russian Far East" festgestellte Bildung von Annellokonidien beobachtet (Ju et al. 1999). Die Beobachtung ist nach unseren Erfahrungen im Lichtmikroskop bei 1000facher Vergrößerung der konidiogenen Zellen nicht nur in Kultur, sondern gelegentlich auch direkt an den konidiogenen Stromata möglich.

Chemotaxonomie: KOH-Reaktion eines Oberfächensegments: Nicht immer konstante Farbreaktion: Frische Stromata bei Reife anfangs lila-violettlich, schwach bis mittelstark (+ bis ++), später schmutzig lehmfarben bis olivgrau, bleigrau bis ungefärbt. Die HPLC-Analyse lieferte sehr charakteristische Metabolitenprofile. Außer dem immer vorhandenen BNT wurden bislang unbekannte, chemisch instabile Verbindungen detektiert, die sich sonst nur noch bei *D. lloydii* finden (Stadler et al. 2001a). Das Anamorph bildet in wie bei *D. decipiens* in standardisierter Submerskultur nicht die ansonsten sehr gattungscharakteristischen *Chromon-* und Naphthalinderivate, welche nach neueren Erkenntnissen aber in Festmedienkultur gebildet werden (Baumgartner 2001).

Genetische Fingerprints: ARDRA wie bei den meisten Xylariaceae (d.h., unauffällig); Minisatelliten-PCR Muster spezifisch, und wie Morphologie und Sekundärstoffwechsel ähnlich zu *D. decipiens*.

Funddaten:

A. Frischfunde: 30.08.1998: Hochpillberg, A-Zillertal an *Alnus incana*, leg. U. Helm, det. H.W., Ww 3391; 30.08.1998: Hochpillberg, A-Zillertal an *Alnus incana*, leg. J. Keller, det. H.W., Ww 3392; 01.09.1998: A-Rotholz, Inn-Aue, an *Alnus incana*, leg. E. Wollweber, det. H.W., Ww 3393; 27.08.1998: Wangen im Allgäu, an *Alnus incana*, leg. W. Pohl, det. H.W., Ww 3394; 18.01.2000: CH-Grindelwald, an *Alnus incana*, leg. u. det. H.W., Ww 3712.

B. Untersuchte Herbarbelege (Auswahl): 04.09.1983: Holotyp, Ramosch, CH-Graubünden, an *Alnus incana*, leg. L. u. O. Petrini als *D. occidentalis* Child, ZT, det. Ju et al.(1997), Ww 3297; 31.08.1982: Untervaz, CH-Graubünden, 540 m NN an *Alnus incana*, leg. L. Petrini & A.J.S. Whalley, ZT, det. Ju et al.(1997), Ww 3298; April 1974: Augsburg, Wertachauen, *Alnus incana*, leg. J. Stangl als *D. concentrica*, M. 519/5 det. M.S. & H.W., Ww 3374; 25.10.1987: A-Salzburg, Irlacher Au, an *Alnus cf.*, leg. T.R. Lohmeyer 87/69, det. M.S., H.W. Ww 3688; 28.08.1987: Weingartener Moor an *Alnus glutinosa*, leg. W. Winterhoff, M. 87138, det. M.S. & H.W., Ww 3739; August 1935: Newman Lake, Wa., USA an *Alnus rhombifolia*, leg. C.R. Stillinger als *D. occidentalis*, M. 171-98/17, det. M.S. & H.W., Ww 3577 (Erstfund für Amerika); 13.09.1991: A-Kaprun, Naturreservat Kesselfall, an *Alnus incana*, leg. T. Rücker 174-91/620 (abgebildet in Rücker 1993: 42 als *D. concentrica*), rev. M.S. & H.W. Ww 3814; 28.07.1980: CH-Alpnach, OW, an *Alnus incana*, leg. J. Breitenbach, Nr. 2807-80 BR1 (abgebildet in Breitenbach & Kränzlin 1981: Nr. 346 als *D. concentrica*), rev. H.W. & M.S., Ww 3858; 10.10.1995: Volkach, MTB 6127, *Alnus glutinosa*. leg. L. Krieglsteiner, WU 2855, R., det. M.S. & H.W., Ww 3819. 29.10.1994: Füssing, Innauen, an *Alnus glu-*

tinosa, leg. E. Gerhardt, Ge 94100 (abgebildet in GERHARDT 1997 als C. concentrica), rev. H.W. u. M.S., Ww 3889). 15.2.2000: CH-Sonvico-Pairolo T. (an *Alnus viridis*), 1260 m NN. leg. R. De Marchi, det. M.S. u. H.W. Ww 3752. Weitere s. STADLER et al. (2001a).

Ökologie und Verbreitung: *D. petriniae* kommt bevorzugt in Europa, besonders in den Alpen und im Alpenvorland an *Alnus incana*, die dort eine bach- und flussbegleitende Vegetation bildet, in Höhen von 300-1500 m NN vor. Weitere Wirte sind *Alnus glutinosa*, *A. rhombifolia* (Erstfund für USA; s. STADLER et al. 2001a), *A. viridis* und evtl. gelegentlich *Carpinus*. Die Art wurde laut JOHANNESSON et al. (2000) in Skandinavien auch von *Betula* berichtet (als *D.* cf. *petriniae*); es fehlte dieser Arbeit aber die morphologische Absicherung. Allerdings waren zwei von JOHANNESSON et al. (2000) von *Alnus* spp. isolierte Kulturen mit den unseren weitgehend identisch (STADLER et al. 2001a). Stromata mit reifen Ascosporen findet man im September/Oktober. Im Winter verrotten die Fruchtkörper meist schnell.

Anmerkungen: *D. petriniae* bietet uns wiederum ein gutes Beispiel, wie schwierig *Daldinia* spp. durch Vergleich mit Literaturbeschreibungen und älterem Herbarmaterial zu identifizieren sind. Es ist das Verdienst von JU et al. (1997), diese von PETRINI & MÜLLER (1986) als *D. occidentalis* sehr gut beschriebene Art als neue Species erkannt zu haben. Die unter *D. occidentalis* bei CHILD (1932) aufgeführte Art ist nach JU et al. (1997) weitgehend mit *D. loculata* (s. d.) identisch. In der deutschsprachigen Literatur findet man oft *Alnus* als Substratangabe für *D. concentrica* (CASPARI et al. 1963; KILLERMANN 1948, NITSCHKE 1857; PIRK 1964; RAHM 1946; SCHIEFERDECKER 1954; WINTER 1887). Dabei dürfte es sich weitgehend um *D. petriniae* handeln. Gegenüber großen breit aufsitzenden Stromata von *D. concentrica*, *D. loculata*, *D. childiae* und *D. eschscholzii* (von denen allerdings keine typischerweise auf Erle vorkommt) muss *D. petriniae* abgegrenzt werden. In vielen Fällen gibt es dazu eine einfache Vorsortierung: *D. petriniae* hat eine raue, wellig-höckerige Oberfläche mit hervorstehenden Ostiolen und kommt im Herbst (nicht im Frühsommer) zur Sporenreife. *D. loculata* hat kleinere und breit abgerundete Ascosporen gegenüber den asymmetrisch ellipsoiden und an den Enden verjüngten Sporen von *D. petriniae*. Eine fast glatte Oberflächenstruktur und kürzere Sporen differenzieren *D. eschscholzii* von *D. petriniae*. Auch *D. childiae* mit meist breiter, deutlich abgestutzter Basis und gelblicher KOH-Reaktion eines Oberflächensegmentes liefert uns gute Trennmerkmale gegenüber *D. petriniae*.

6.10. *Daldinia pyrenaica* M. Stadler & H. Wollweber sp. nov. (ined., s. Stadler et al. 2001b)

Etymologie bezieht sich auf den Fundort in den Pyrenäen; **Holotyp**: Senorio de Bertiz, Navarra, Spanien, auf liegendem Stamm von *Quercus petraea*, leg. M.S., Juni 1999, M., Ww 3585 und Ww 3586; **Beschreibung und Abbildungen** inkl. mikroskop. Details s. PETRINI & MÜLLER (1986) als *D.* cf. *loculata*. **Synonym**: *D.* cf. *loculata* (PETRINI & MÜLLER 1986)

Beschreibung nach eigenen Funden und untersuchtem Herbarmaterial (Abb. 13)

Stromata einzeln oder aggregiert, Einzel-Stromata 1–2,5 x 1,5 x 1,5 cm (L x B x H), abgeflacht halbkugelig, sitzend oder mit fast stielartig aufsitzender Basis; aggregierte Stromata bis 6 x 4 x 2,5 cm, unregelmäßig zusammengedrückt, knollig, abgeflacht, fast sitzend oder mit deutlich stielartiger Basis. Oberfläche rotbraun, später schwarz, narbig bis runzelig mit deutlichen Perithecienwölbungen oder (seltener) fein punktierten Ostiolen. Unter der Oberfläche befinden sich matt orangebraune Granula. Beim Trocknen an der Luft werden die anfangs rotbräunlichen jungen Stromata schwarz und sondern neben Tröpfchen einer öligen Flüssigkeit einen süßlichen Duft ab. Mit KOH extrahierbare Pigmente rotbraun, isabellin bis honigfarben. Ostiolen nabelförmig

eingesenkt. Entostroma kompakt, nicht zerrissen, dicht zoniert, die Zonierung ist auch in der stielförmigen Basis vorhanden. Helle Banden seidig glänzend, graubraun, 0,2–0,7 mm breit, dunkle Banden dunkelbraun, 0,2–0,5 mm breit. Der Quotient hellen:dunkle Banden beträgt 1–2:1. Perithecien lanzettlich, selten obovoid, 0,5–1 mm hoch und bis 0,5 mm breit.

Mikroskopische Merkmale: Asci: p. sp. 90–95 x 10–11 µm, Apikalapparat, bis 4 µm breit und 1,5 µm hoch, ringförmig, amyloid. **Ascosporen**: (12) 13–17 (20) x 6–8 (9) µm, asymmetrisch ellipsoid, mit verjüngten Enden, dunkelbraun, Keimspalt gerade, auf der konvexen Seite über die gesamte Sporenlänge verlaufend. Epispor glatt, Perispor glatt, löst sich in KOH ab.

Anamorph *Nodulisporium* oder *Sporothrix* (laut Definition von JU & ROGERS 1996; vgl. auch PETRINI & MÜLLER 1986). Konidienträger bis 100 µm hoch, mit wenigen di- und trichotomen Wirteln besetzt, hyalin bis hellbraun. Konidiogene Zellen 10–30 x 3–4,5 µm; Konidien (sowohl auf den Stromata als auch in der Kultur): 5,5–7 (8) x 4–5 µm, hyalin, glatt bis fein punktiert, ovoid bis tropfenförmig.

Chemotaxonomie: KOH-Reaktion eines Oberflächensegments: gelblich bis orangebraun (s. Tab. IV). Färbung meist stark, +++, alte Stromata meist gelb bis honigfarben. Benzophenone und Azaphilone immer nachweisbar, wie in *D. childiae*.

Genetische Fingerprints: Aufgrund der ARDRA-Ergebnisse konnten die beiden Arten *D. childiae* und *D. pyrenaica* von den anderen *Daldinia* spp. abgetrennt werden, unterschieden sich aber deutlich untereinander in ihren Minisatelliten-PCR-Mustern.

Funddaten: 12.10.1981: Nay, Saligues- les-Bourdettes, F-Pyr.-Atl., unbekanntes Holz, leg. L. Petrini & F. Candoussau (ZT), Ww 3290; 13.10.1981: F-Oloron, Forêt de Bugangues, unbekanntes Holz, leg. L. Petrini & F. Candoussau (ZT), Ww 3291; 01.07.1999: E-Senorio de Bertiz, Navarra, auf liegendem Stamm von *Quercus petraea*, (Abb. 13), Holotyp, leg. M.S., M., Ww 3585 und Ww 3586.

Ökologie und Verbreitung: Die uns vorliegenden Aufsammlungen von *D. pyrenaica* stammen alle aus dem Vorland der Pyrenäen (Navarra in Spanien bzw. Béarn in Frankreich); der Holotyp wurde an *Quercus petraea* gefunden, bei den anderen Funden ist das Substrat unbekannt. Über die Verbreitung und Wirtsspezifität von *D. pyrenaica* lässt sich noch nicht viel aussagen,

Anmerkungen: In den Pyrenäen wurde auch die nahe verwandte *D. childiae* gefunden (s. *D. childiae*: Ww 3587; sowie ROGERS et al. 1999 und PETRINI & MÜLLER 1986, als *D.* cf. *eschscholzii*). Beide vorgenannten Taxa gehören laut ROGERS et al. (1999) zusammen mit *D. mexicana* und *D. bakeri* zu der Gruppe von *Daldinia*-Arten mit gelblichen (honigfarbenen bis isabellinen), KOH-extrahierbaren Stromata-Pigmenten. Diese Färbung ist bei *D. childiae* und *D. pyrenaica* auf das Vorkommen von Azaphilonen (Daldinine) und Benzophenonen (Daldinale) zurückzuführen. Auch genetische Fingerabdrücke deuten stark auf die Verwandtschaft beider Arten hin, wobei sich aber die Minisatelliten PCR gut zur Abgrenzung von *D. pyrenaica* eignet (STADLER et al. 2000a). Bemerkenswerterweise hatten bereits PETRINI & MÜLLER (1986) die Unterschiede in der Morphologie von Teleomorph und Anamorph von *D. childiae* und *D. pyrenaica* festgestellt, ohne jedoch den Status der beiden Taxa als bislang unbeschriebene Arten erkannt zu haben. Morphologisch kann man *D. pyrenaica* von *D. childiae* wie folgt abtrennen: Tendenz zur Bildung einer clavaten, stielartigen Stroma-Basis sowie prominente Perithecienwölbungen, größere Ascosporen und kleinere Konidien bei *D. pyrenaica*. Die Einordnung der hier beschriebenen Funde aus Frankreich durch PETRINI & MÜLLER (1986) als *D.* cf. *loculata* erfolgte noch nicht unter Einbezug der erst später von JU et al. (1997) eingeführten Untersuchung von Fruchtkörperpigmenten. Die Art wurde



Abb. 13.1:
Daldinia pyrenaica:
Holotyp, aggregierte Stromata (6 cm lang).
Foto: S. Woike.

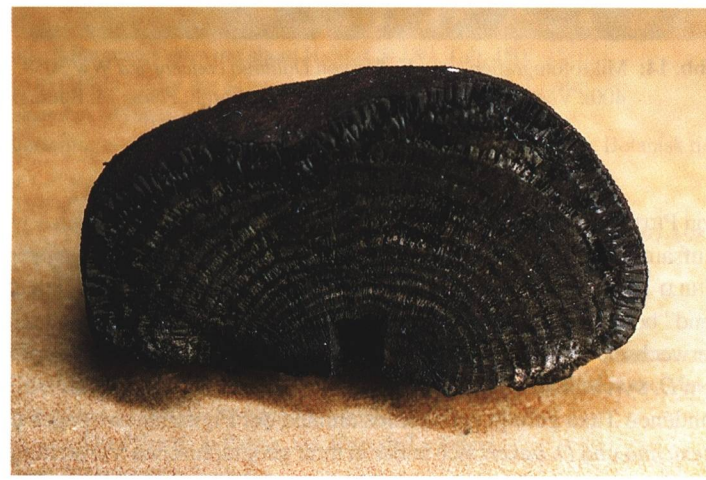


Abb. 13.2:
Daldinia pyrenaica:
Ww 3586, halbiertes Stroma (Breite 2,6 cm).
Foto: S. Woike.



Abb. 13.3:
Daldinia pyrenaica:
Ww 3290 (leg. L. Petrini & F. Candoussau; ZT), halbiertes Stroma (1 cm breit), links mit prominenten Perithecienwölbungen.
Foto: S. Woike.

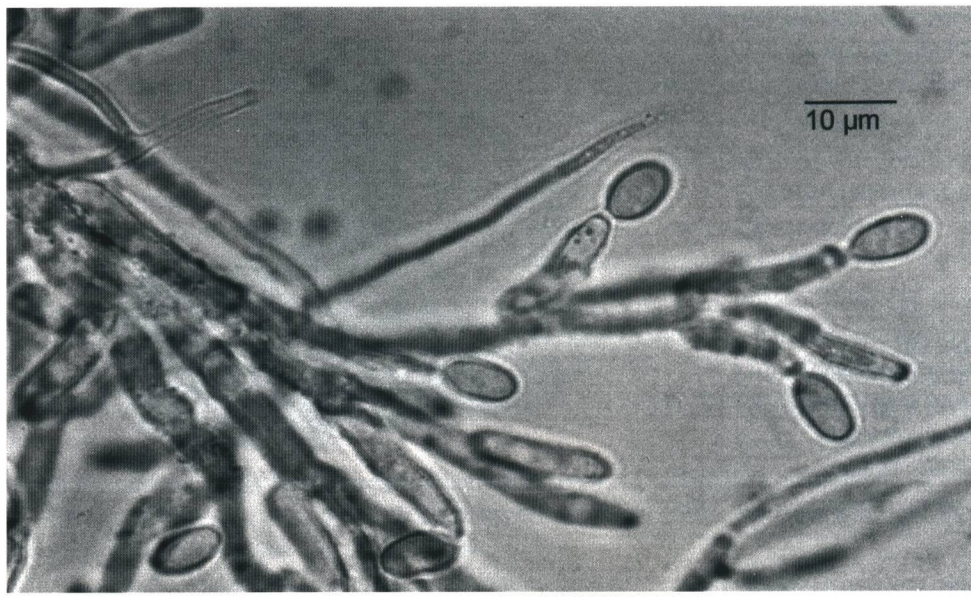


Abb. 14: Mikrofotografien einer Kultur von *Daldinia concentrica* Ww 3038. Phasenkontrastaufnahme bei 400x Vergrößerung: *Nodulisporium*-Anamorph. Fotos: M. Baumgartner/M.S.

von PETRINI und MÜLLER (1986) aufgrund der Präsenz eines Stiels sowie im Vergleich mit einer Aufsammlung einer gestielten *Daldinia sp.* aus subtropischen Gebieten der USA (*D. loculata* ss. CHILD 1932; ist laut JU et al. 1997 synonym zu *D. cudonia*), als „am ehesten zu *D. loculata* passend" befunden. *D. loculata* ss. str. kann allerdings morphologisch schwerlich mit *D. pyrenaica* verwechselt werden und hat außerdem violette KOH-extrahierbarer Pigmente. Die Abgrenzung von *D. pyrenaica* zu vom Habitus ähnlichen, aber bislang ausschließlich außerhalb Europas gefundenen Taxa gelingt problemlos anhand der Pigmente, wogegen die gelb pigmentierten *D. mexicana* und *D. bakeri* sich außer in ihrer geographischen Verbreitung auch morphologisch von *D. pyrenaica* unterscheiden (s. Schlüssel in JU et al. 1997 und ROGERS et al. 1999).

7. Dank

Wir danken herzlich allen unseren Kollegen und Co-Autoren der in dieser Arbeit zitierten Veröffentlichungen über genetische Fingerabdrücke und Sekundärstoffprofile sowie den technischen Mitarbeitern der Instituts für Naturstoff-Forschung (LSC NP) der Bayer AG für die Unterstützung. Vor allem danken wir J.D. Rogers (Pullman, USA) und Y.-M. Ju (Taipei, Taiwan) für viele hilfreiche Diskussionen und die Bereitstellung ihrer Typusmaterialien, H.-V. Tichy (TÜV ISB, Freiburg im Breisgau) und H.-G. Wetzstein (Bayer AG, Animal Health Product and Development) für die Überprüfung unserer Belege mit Hilfe von PCR-Techniken sowie Frau M. Baumgartner für die tatkräftige Unterstützung im Rahmen ihrer Diplomarbeit bei der Bayer AG.

Darüber hinaus danken wir allen Personen und Institutionen, die uns Vergleichsmaterialien zur Verfügung stellten: D. Triebel (Botanische Staatsammlung München/M.), L. Petrini und E. Horak

(ETH Zürich/ZT), E. Woodgyer und B. Spooner (Royal Botanical Gardens Kew, England/ K), A.J.S. Whalley (Universität Liverpool), L. Krieglsteiner (Regensburg) und H. Besl (Universität Regensburg/R), H. Kreisel (Potthagen), B. Senn-Irlet (Univ. Bern) und R. de Marchi (Winterthur, Schweiz), T.R. Lohmeyer (Taching am See), B. Grauwinkel (Berne), J. Albers (Tostedt), M.L. Bongards (Bergkamen), dem Ehepaar Sonneborn (Bielefeld), U. Helm (Grünburg, Österreich), J. Keller (Neuenburg, Schweiz), S. Woike (Haan), E. Wollweber (Wuppertal), W. Pohl (Frankfurt/M.), T. Rücker (Salzburg), F. Kränzlin (Luzern) und E. Gerhardt (Berlin).

Wir sind außerdem besonders C. Volbracht (Hamburg) für die Beschaffung von älterer Literatur und Abbildungen und H. H. Schleich, dem Direktor des Fuhlrott-Museums, Wuppertal, für die Hilfe bei der Beschaffung und dem Versand externer Herbarkollektionen zu Dank verpflichtet.

8. Literatur

BAUMGARTNER, M. (2001) - Diplomarbeit Friedrich Schiller-Universität Jena und Bayer AG.

BECKETT, A. (1976) - Ultrastructural studies on dormant ascospores of *Daldinia concentrica.* Can. J. Bot. **54**: 689-697.

– (1976) - Ultrastructural studies on germinating ascospores of *Daldinia concentrica.* Can. J. Bot. **54**: 698-705.

BOLTON, J. (1789) - An history of fungusses growing about Halifax **3**: 180, Tab. 180.

BREITENBACH, J. & F. KRÄNZLIN (1981) - Pilze der Schweiz, Band 1, Ascomyceten. Luzern.

BULLER, A.H.R. (1909) - Researches of fungi 1, London.

CARROLL, G.C. (1964) - Pyrenomycetes, mainly Xylariaceae, from the South Pacific Islands. Botanisk tidskrift **59**: 301-310.

CASPARI, C., J. POELT & H. JAHN (1963) - Mitteleuropäische Pilze, Hamburg.

CESATI, V. & E.G. DE NOTARIS (1863) - Commentario dell Societa Crittogamologica Italiana **1**: 197-198.

CETTO, B. (1993) - I funghi dal vero **7**. Trento.

CHILD, M. (1932) - The genus *Daldinia.* Ann. Missouri Bot. Gard. **19**: 429 - 496.

COOKE, M.C. (1883) - *Hypoxylon* and its allies. Grevillea **11**: 121-140.

COURTECUISSE, R. &. B. DUHEM (1994) - Guide des Champignons de France et d' Europe. Lausanne.

CRIVELLI, P., O. PETRINI & G. J. SAMUELS (1981) - A list of Daldini's Fungus taxa deposited at the Museo Cantonale di Storia naturale in Lugano, T. (Switzerland). Sydowia **34**: 49-81.

DÄHNCKE, R. M. (1998) - Las setas/Die Pilze en la Palma. Sta. Cruz de La Palma.

DENNIS, R.W.G. (1978) - British Ascomycetes. Vaduz.

– (1963) - Hypoxyloideae of Congo, Bull. Jard. Bot. Etat **33**: 317-343.

– (1974) - Xylariaceae from Papua and New Guinea. Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon, num. spec. **43**: 127-138.

FRIES, E. (1823) - Systema mycologicum **2**: 331.

FUCKEL, L. (1873) - Symbolae Mycologicae Suppl. **2**: 43.

GERHARDT, E. (1985) - Pilze. BLV Intensivführer 2, S. 234. München/Wien/Zürich.

– (1997) - Der große BLV-Pilzführer für unterwegs. München/Wien/Zürich.

HÄFFNER, J. (1999) - *Daldinia eschscholzii* (Ehrenb.: Fr.) Rehm, ein violetter Kugelpilz der Tropen aus Papua Neuguinea. BKPM **12**: 149-153.

HASHIMOTO, T. & Y. ASAKAWA (1998) - Biologically active substances of Japanese inedible mushrooms. Heterocycles **47**: 1110-1121.

HENNINGS, P. (1898) - Die in den Gewächshäusern des Berl. Bot. Gartens gefundenen Pilze. Verh. Bot. V. Prov. Brandenburg **40**.

HUDSON, W. (1778) - Fl. Angl. ed. **2**: 641-642.

INGOLD, C.T. (1933) - Spore discharge in Ascomycetes. I. Pyrenomycetes: New.Phyt. **32**: 175-196.

– (1946) - Spore discharge in *Daldinia concentrica*. Trans. Brit. Mycol. Soc. **29**: 43-51.
JAROSCH, M. & A. BRESINSKY (2000) - Identifizierung von Trockenpilzen durch DNA-Analytik. Z. Mykol. **66(2)**: 193-200.
JOHANNESSON, H. (2000) - Ecology of *Daldinia* spp. with special emphasis on *Daldinia loculata*. Diss. Univ. Uppsala.
JOHANNESSON, H., T. LAESSOE & J. STENLID (2000) - Molecular and morphological investigation of the genus *Daldinia* in Northern Europe. Mycological Research **104**: 275-280.
JORDAN, M. (1995) - The Encyclopedia of Fungi of Britain and Europe. Newton Abbot, Devon.
JU, Y.-M. & J.D. ROGERS (1996) - A revision of the genus *Hypoxylon*. Mycologia Memoir **20**. St. Paul, USA.
JU, Y.-M., J.D. ROGERS & F. SAN MARTÍN (1997) - A revision of the genus *Daldinia*. Mycotaxon **61**: 243-293.
JU, Y.-M., L. VASILYEWA & J.D. ROGERS (1999) - *Daldinia singularis*, sp. nov. from Eastern Russia and notes on some other taxa. Mycotaxon **71**: 405-412.
KEIZER, G. (1998) - Pilze-Encyclopädie, Erlangen.
KILLERMANN, S. (1948) - Die lebendige Holzkohle. Z. Pilzkunde **21** (Neue Folge): 29-31.
KORNERUP, A. & J.H. WANSCHER (1978) - Methuen handbook of colour, 3rd Edition, London.
KRIEGLSTEINER, G.J. (1993) - Verbreitungsatlas der Großpilze Deutschlands (West), Band 2, Schlauchpilze. Stuttgart.
LAESSØE, T. (1994) - Index Ascomycetum 1, Xylariaceae. Systema Ascomycetum **13**: Part 1: 43-112.
LEGG, A.W. (1997) - The significance of Edward Robson's fungal herbarium - a provisional assessment. Vasculum **82**: 69-88.
LLOYD, C.G. (1917) - The large Pyrenomycetes. Mycol. Writings **5**: 1-32, darin: The genus Daldinia, 23-26.
– (1922) - Mycological Notes 66. Mycol. Writings **7**: 1105-1136, darin: p. 1121, fig. 2141.
– (1924) - Mycological Notes 73. Mycol. Writings **7**: 1301-1332, darin: p. 1313, fig. 2986.
LUCCHINI, G. (1997) - I Funghi del Cantone Ticino. Lugano.
MARCHAND, A. (1976) - Champignons du Nord et du Midi **4**, Perpignan.
MARTIN, P. (1969) - Studies in the Xylariaceae: VI. *Daldinia*, *Nummulariola* and their allies. J.S. African Bot. **35**: 267-320.
MORNAND, J. (1978) - La Mycetation carbonicole. Doc. myc. **8**, Fasc. 30-31:13-21.
NITSCHKE,T. (1867) - Pyrenomycetes Germanici 25-26, Breslau.
PANISSET,T.E. (1929) - *Daldinia concentrica* attacking the wood of *Fraxinus excelsior*. Ann. Appl. Biol. **16**: 400-421.
PERSOON, C. H. (1801) - Syn. Meth. Fung., Göttingen.
PETRINI, L.E. & E. MÜLLER (1986) - Haupt- und Nebenfruchtformen europäischer *Hypoxylon*-Arten und verwandter Pilze. Myc. Helv. 1: 501-627.
PETRINI, L.E. & O. PETRINI (1985) - Xylariaceous fungi as endophytes. Sydowia **38**: 216-234.
PIRK, W. (1964) - Zum Vorkommen des Holzkohlenpilzes *Daldinia concentrica*, in Nordwestdeutschland. Westf. Pilzbr. **5**: 72-74.
RAHM, E. (1946) - Holzwürmer als Verbreiter der konzentrischen Kernkeule? Schweiz. Z. Pilzk. **24**: 54-55.
RAY, J. (1686) - Hist. Plant. **I**: 101.
RAYNER, R.W. (1970) - A mycological colour chart, Commonwealth Mycological Institute, Kew, and British Mycological Society.
REHM, H. (1904) - Ascomycetes Americae borealis I (Forts.). Ann. Mycol. **2**:175.
RHOADS, A.S. (1918) - *Daldinia vernicosa* - a pyroxylophilous fungus. Mycologia **10**: 277-284.
RICK, J. (1906) - Pilze aus Rio Grande do Sul (Brasilien). Broteria **5**: 5-53.
RIVA, A. (1984) - Uomini e funghi a cavallo del confine italo-helvetico. Boll. Gr. mic. G. Bresadola, Trento **27(3-4)**: 151-153.
ROGERS, J.D. (2000) - Thoughts and musings on tropical Xylariaceae. Mycological Research **104**: 1412-1420.
ROGERS, J.D., Y.-M. JU, R. WATLING & A. J. S. WHALLEY (1999) - A reinterpretation of *Daldinia concentrica* based upon a recently discovered specimen. Mycotaxon **72**: 507-519.
RÜCKER, T.(1993) - Die Pilze der Hohen Tauern. Innsbruck-Wien.

SACCARDO, F. (1882) - Sylloge Fungorum omnium hucusque cognitum **1**: 393, Padua.

SCHAEFFER, J. (1774) - Fungorum qui in Bavaria et Palatinatu circa Ratisbonam nascuntur 4: 131, Tab. 329.

SCHIEFERDECKER, K. (1954) - Die Schlauchpilze der Flora von Hildesheim. Z. Mus. zu Hildesheim, N.F., Heft **7**: 1-116.

SCHNEIDER, G. (1996): Neue Testsysteme zur Untersuchung antagonistischer Pilze und Sekundärstoffe aus antagonistischen und mykophilen Pilzen. Diss. Univ. Kaiserslautern.

SIBTHORP, J. (1794) - Fl. Oxoniensis: 401.

SONNEBORN, I. & W. SONNEBORN (1998) - Die Pilze des Truppenübungsplatzes Senne: 160-172, in Truppenübungsplatz Senne: Militär und Naturschutz, Herausgeber Regierungspräsident Detmold, Oberfinanzdirektion Münster, Britische Rheinarmee.

SOWERBY, J. (1799) - Engl. Fungi **2**: tab. 160.

STADLER, M. (1998) - Secondary metabolism and genetic fingerprinting in *Daldinia*, *Hypoxylon* and other *Xylariaceae*. Plenarvortrag im Rahmen der Jahrestagung der GfML, Bremen.

STADLER, M., M. BAUMGARTNER, T. GROTHE, A. MÜHLBAUER, S. SEIP & H. WOLLWEBER (2000b) - Concentricol, a taxonomically significant linear triterpenoid from *Daldinia concentrica*. Phytochemistry, in Druck.

STADLER, M., M. BAUMGARTNER & H. WOLLWEBER (2001b) - Three new *Daldinia* species with yellowish stromatal pigments. Eingereicht an Mycotaxon.

STADLER, M., M. BAUMGARTNER, H. WOLLWEBER, Y.-M. JU & J.D. ROGERS (2001c) - *Daldinia decipiens* sp. nov. and notes on some other European *Daldinia* spp. inhabiting Betulaceae. Eingereicht an Mycotaxon.

STADLER, M., H. WOLLWEBER, Y. ASAKAWA, T. HASHIMOTO, J.D. ROGERS, Y.-M. JU, H.-G. WETZSTEIN & H.-V. TICHY (2000a) - Molecular chemotaxonomy of *Daldinia* and other *Xylariaceae*. Plenary lecture. AMC 2000 –2nd Asian-Pacific Mycological Conference on Biodiversity and Biotechnology. Hong Kong, VR China, und Veröffentlichung im Rahmen der Congress proceedings; Mycological Research (im Druck).

STADLER, M., H. WOLLWEBER, T. HENKEL, A. MÜHLBAUER, T. GROTHE, H.-G. WETZSTEIN & H.-V. TICHY (1998) - Secondary metabolism and genetic fingerprinting in *Daldinia*, *Hypoxylon* and other *Xylariaceae*. Poster presentations and abstracts of the Sixth International Mycological Congress (IMC 6), Jerusalem.

STADLER, M., H. WOLLWEBER, A. MÜHLBAUER, T. HENKEL, Y. ASAKAWA, T. HASHIMOTO, J.D. ROGERS, Y.-M. JU, H.-G. WETZSTEIN & H.V. TICHY (2001a) - Secondary metabolite profiles, genetic fingerprints and taxonomy of *Daldinia* and allies. Mycotaxon **77**: 379-429.

STARBÄCK, K. (1901) - Ascomyceten der Regnellschen Expedition II. Bih. Till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar **27**, Afd. III, N° 9: 1-26.

SULMONT, G. (1972) - *Daldinia vernicosa* (Schw.) De Not. récolté en Picardie. Doc. myc.**2**, Fasc. 3: 47-51.

THEISSEN, F. (1909) - Xylariaceae austro-brasilienses. II *Daldinia*. Ann. Myc. **7**: 3-5.

THIND, K.S. & J.S. DARGAN (1978) - Xylariaceae of India. IV. The Genus *Daldinia*. Kavaka **6**: 15-24.

VAN DER GUCHT, K. (1994) - *The Xylariaceae of Papua New Guinea*. Diss. Univ. Gent.

WHALLEY, A.J.S. (1996) - The xylariaceous way of life. Mycolog. Research **100**: 897-923.

WHALLEY, A.J.S. & R.L. EDWARDS (1995) - Secondary metabolites and systematic arrangement within the Xylariaceae. Canad. J. Bot. **73**, suppl. 1, 802-810.

WHALLEY, A.J.S. & R. WATLING (1980) - *Daldinia concentrica* vs. *Daldinia vernicosa*. Trans. Brit. Mycol. Soc.**74**: 399-406.

WINTER, C. (1887) - In Rabenhorst-Winter: Krypt fl.**2**: 866-867, Leipzig.

WITHERING, J. (1796) - Arrang. of Brit. Plants, ed. III + IV: 393.

WÖLDECKE, K. (1998) - Die Großpilze Niedersachsens und Bremens. Naturschutz u. Landschaftspflege in Niedersachsen **39**, Niedersächsisches Landesamt für Ökologie, Hannover.

Eingegangen am 13.1.2001

DGfM Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

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

www.dgfm-ev.de

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

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

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



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

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: 67_2001

Autor(en)/Author(s): Wollweber Hartmund, Stadler Marc

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Gattung Daldinia in Deutschland und Europa 3-53