

**Deutsche Gesellschaft für Mykologie**

---

Beiheft zur

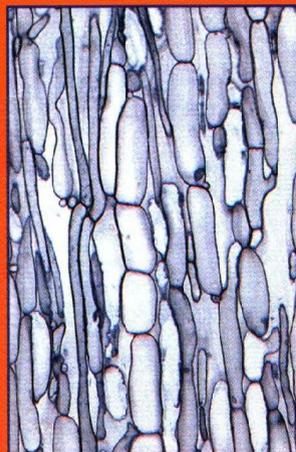
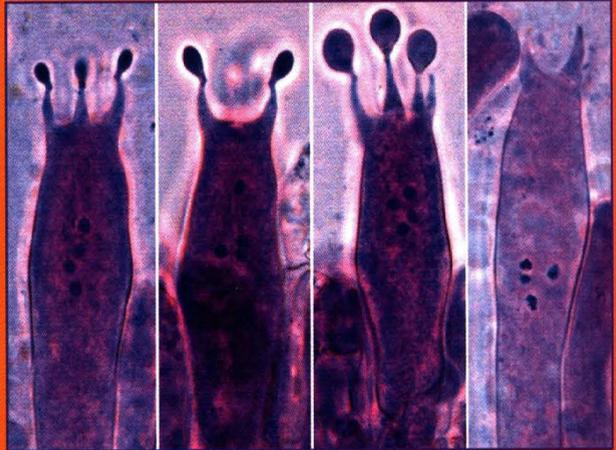
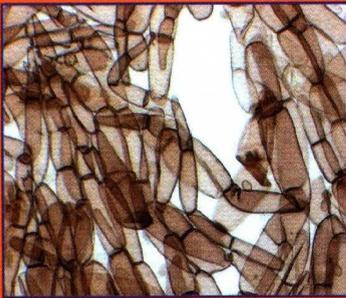
Zeitschrift für Mykologie

---

**Band 12**

**HEINZ CLÉMENÇON**

**Großpilze im Mikroskop**



**Deutsche Gesellschaft für Mykologie**

---

**Beiheft zur  
Zeitschrift für Mykologie**

**Band 12**

---

**HEINZ CLÉMENÇON**

# **Großpilze im Mikroskop**

**Ein Leitfaden für mikroskopierfreudige Pilzliebhaber**

**Eine Anregung für pilzfreudige Mikroskopie-Liebhaber**

## **Impressum:**

- Autor:** Prof. Dr. Heinz Clémenton  
Musée botanique cantonal  
14bis, Avenue de Cour  
**CH – 1007 Lausanne – SCHWEIZ**
- Redaktion:** Prof. Dr. R. Agerer, München  
Dr. H. Schmid, Eching
- Layout:** IHW-Verlag, Eching
- Produktion:** Berchtesgadener Anzeiger  
Griesstätter Str. 1  
D – 83471 Berchtesgaden
- Bezug:** Wolfgang Thrun  
Schatzmeister der DGfM  
Postfach 700447  
D – 81304 München  
Telefax: +89 76977474  
E-mail: schatzmeister@dgfm-ev.de

© 2012

Quonia proprietatis iura reservantur et vindicantur  
All rights reserved  
Alle Rechte vorbehalten

## Vorwort

Ein tieferes Verständnis von Großpilzen umfasst nicht nur eine korrekte Artbestimmung und das Auflisten gefundener Arten, sondern auch Kenntnisnahme von deren Ökologie, Struktur und anderen Teildisziplinen; ein solches gründliches Kennenlernen ist Clémentons Anliegen. In einer Zeit der triumphierenden Molekularbiologen ist eine erneute Betonung von Morphologie und Anatomie für das Gleichgewicht der Disziplinen wesentlich. Feldmykologen sind gewohnt, mit etwas Erfahrung unterschiedliche Entwicklungsstadien mit oft verschiedenem Äußeren als Angehörige einer Art zu erkennen. Diese Fruchtkörperstadien sind das Resultat einer differenzierten Entwicklung durch Zellstreckung aus einem kaum Millimeter-großen Primordium. Wie vor allem der Niederländer A.F.M. Reijnders (1899–2002), der einzige Mykologe dreier Jahrhunderte, gezeigt hat, lassen sich in dieser Entwicklung Gesetzmäßigkeiten erkennen, die auch systematische Bedeutung haben. Seine Arbeiten und die früherer Mykologen sind durch zahllose Abbildungen mäßig vergrößerter Mikrotomschnitte von Paraffinpräparaten schwarz-weiß illustriert.

Heinz Clémenton hat sich in jahrzehntelanger Arbeit in das umfangreichere Feld der „*Anatomie der Hymenomyceten*“ (jetzt Agaricomycetidae) vertieft und darüber 1997 eine ausführliche deutschsprachige Monographie publiziert, gefolgt 2004 von einer zusammen mit Valerie und Ernest Emmet überarbeiteten englischen Version „*Cytology and plectology of the Hymenomycetes*“. Er verwendet differenziert gefärbte dünnere Schnitte von Material in Methacrylateinbettung und daneben schematische Darstellungen, um Zusammenhänge deutlich zu machen. Das Werk ist sehr reich schwarz-weiß illustriert, auch mit vielen Abbildungen aus der Literatur. Im Jahr 2009 hat er im IHW-Verlag ein Methodenbüchlein „*Methods for working with macrofungi: Laboratory cultivation and preparation of larger fungi for light microscopy*“ herausgebracht, das für das methodische Verständnis des hier vorliegenden Werkes unentbehrlich ist.

In diesem neuen Werk präsentiert Clémenton zahlreiche farbige Bilder meist von sehr dünnen Schnitten bei mehr oder weniger starker Vergrößerung, die besonders instruktiv sind. Für die Präparations- und Färbemethodik wird auf das genannte Büchlein verwiesen. Exemplarisch werden einzelne Arten abgehandelt: *Russula ochroleuca*, *Lactarius deterrimus*, *Laccaria amethystina*, *Rhodocollybia butyracea*, *Megacollybia platyphylla*, *Armillaria mellea* Komplex, *Gymnopilus penetrans* und *Calocera viscosa*. Die gelungene farbige Wiedergabe ist in diesem Projekt ganz wesentlich, nicht nur wegen des verbesserten Kontrasts, sondern auch um bestimmte Zellelemente als solche zu charakterisieren und einen verschieden gefärbten gelatinösen Hintergrund sichtbar zu machen. Hier wird z.B. deutlich, was die Eigenschaft hygrophan auf anatomischem Niveau bedeutet. Neben diesem Hauptaugenmerk auf die morphologischen Details kommen auch taxonomisch-nomenklatorische Gesichtspunkte und „allerlei Wissenswertes“ nicht zu kurz.

Wahrscheinlich werden sich nicht allzu viele Mykologen der Mühe solch aufwendiger Methoden unterziehen, um ihre Pilze zu fotografieren. Aber für viele werden die prächtigen Illustrationen von Strukturen, die sonst nur vom bloßen Auge oder mit einer guten Lupe betrachtet werden, das morphologische Verständnis vertiefen. Dafür gebührt dem Autor unser Dank.

## Inhaltsverzeichnis

Einleitung .....	5
Der Ockertäubling, <i>Russula ochroleuca</i> (Pers.) Fr. ....	7
Ein Reizker: <i>Lactarius deterrimus</i> Gröger .....	29
Der Violette Lacktrichterling, <i>Laccaria amethystina</i> (Huds.) Cooke .....	51
Der Butterrübling, <i>Rhodocollybia butyracea</i> (Bull.) Lennox .....	67
Der Breitblättrige Samtrübling, <i>Megacollybia platyphylla</i> (Pers.) Kotlaba & Pouzar .....	89
Beringte Hallimasche aus dem « <i>Armillaria mellea</i> Komplex» .....	111
Der Gefleckte Flämmling, <i>Gymnopilus penetrans</i> (Fr.) Murrill .....	133
Der Klebrige Hörnling, <i>Calocera viscosa</i> (Pers.) Fr. ....	153
Literaturverzeichnis .....	165
Sachregister .....	173

## Einleitung

Was sind «Grosspilze»? Pilze, gross genug um in Wald und Wiese leicht gesehen zu werden. Also Fliegenpilze, Milchlinge, Steinpilze, Pfifferlinge, Porlinge, Stäublinge, Erdsterne, Morcheln, Becherlinge, Trüffeln und manch andere; die Auswahl ist riesengross, über 5000 Arten allein in Europa (so genau weiss man das nicht). Allerdings ist die Zahl der **häufigen** Grosspilze um einiges geringer, und die Zahl der **leicht erkennbaren häufigen** Grosspilze schrumpft nochmals beträchtlich. Aber es bleiben immer noch genug um manche Abende am Mikroskop zu verbringen und dabei die wichtigsten Grundbegriffe der Anatomie der Grosspilze zu erarbeiten.

Vorderhand werden nur acht Pilze dargestellt; weitere interessante, häufige, leicht erkennbare oder im Handel erhältliche Arten, wie etwa der Fliegenpilz, die Herbststropete oder ein Vertreter aus der Gruppe der Steinpilze konnten aus Platzgründen nicht aufgenommen werden; aber es ist nicht ausgeschlossen, dass solche Pilze in einer weiteren Veröffentlichung Platz finden werden, falls das vorliegende Beiheft eine gute Aufnahme findet.

**Ein Wort für Pilzliebhaber** – Mykologie ist weit mehr als Pilze bei einem Namen nennen. Jeder Pilzname ist nur ein Tor, das Zugang zu einem Lebewesen bietet, das einen Weg zur Mykologie öffnet. Das so verbreitete und beliebte «Pilze bestimmen» ist nur ein Schlüssel zu diesem Tor. Aber leider bleiben viele «Pilzbestimmer» auf der Schwelle dieses Tores stehen. Ein Pilzliebhaber, genauer gesagt ein Pilzbestimmer, hat mir mal gesagt «Ich will wissen wie der Pilz heisst. Alles andere ist mir egal.» Jammerschade, denn so werden ein grosser Aufwand und eine wachsende Erfahrung fast nutzlos verpufft.

Dieses Beiheft möchte Pilzliebhaber ermutigen über das «Pilze bestimmen» hinaus zu gehen und einige häufige Grosspilze Europas näher kennen zu lernen. Dies ist nur ein erster Schritt zur Mykologie, denn Entwicklungsmorphologie, Ökologie, Physiologie, Biochemie, Genetik, Populationsgenetik und Phylogenie sind weitere Disziplinen der Mykologie, die aber hier meist nicht berücksichtigt werden können.

Pilznamen werden oft geändert; aber die Pilze hinter den Namen bleiben die gleichen. Deshalb spielt es für dieses Buch keine Rolle, ob ein Pilz nun so oder so genannt wird, so lange jedermann weiss worum es sich etwa handelt. Und es spielt auch keine grosse Rolle, ob der untersuchte Pilz haargenau richtig bestimmt wurde, oder ob es sich um eine ähnliche, nahe verwandte Art handelt. Dadurch unterscheidet sich dieser Leitfaden grundlegend von der Bestimmungsliteratur. «Man muss die Pilze nicht bestimmen, man muss sie kennen» soll mal ein bedeutender Mykologe gesagt haben. Es ist wohl klar, dass «kennen» nicht gleichbedeutend mit «benennen» ist. Mit dem «Kennen» beginnt die Mykologie, mit dem blossen «Benennen» lässt man sie stehen.

**Ein Wort für Mikroskopie-Liebhaber** – Es gibt vielerlei Literatur mit Anregungen zum Untersuchen kleinster Objekte; man denke nur an die Bücher des Kosmos-Verlages in Stuttgart (Das grosse Kosmos-Buch der Mikroskopie; Das Leben im Wassertropfen) und an die Zeitschrift Mikrokosmos vom gleichen Verlag. So interessant und meist auch hervorragend gestaltet diese Quellen sind, die Grosspilze nehmen trotz ihrer Artenvielfalt und ökologischen Bedeutung nur einen kleinen Platz in der ungeheuren Anzahl biologischer Objekte ein, die sich dem Mikroskopie-Liebhaber anbieten. Man denke nur an die Cyanobakterien, Amöben, Ciliaten, Euglenen, Dinoflagellaten, Kieselaugen, Zieralgen, Milben, Bärtierchen, Copepoden, Phyllopoden, Nematoden und Rädertierchen, die alle ihren speziellen und unwiderstehlichen Reiz ausüben, kaum hat man begonnen, sich in die Welt der Kleinlebewesen einzuarbeiten. Es ist deshalb verständlich, dass

diese Literatur kaum geeignet ist, dem Mikroskopie-Liebhaber eine befriedigende Einführung in die Anatomie der Grosspilze zu bieten.

Die hier behandelten Pilze sind so ausgewählt, dass auch der Mikroskopiker ohne mykologische Erfahrung mit einer nicht allzu geringen Wahrscheinlichkeit das richtige Objekt untersucht. Auch hier gilt, was bereits oben gesagt wurde, nämlich dass es keine grosse Rolle spielt, ob der untersuchte Pilz haargenau richtig bestimmt wurde, oder ob es sich um eine ähnliche, nahe verwandte Art handelt.

Der vorliegende Leitfaden soll zu einer vermehrten Beschäftigung mit Pilzen anregen und dazu beitragen eine Lücke zu schliessen; die Lücke wirklich ausfüllen kann er nicht. Mit dem Mikroskopieren der Pilze beginnt die Mykologie, mit dem blossen Sammeln zum Essen oder zum Bestimmen lässt man sie beiseite.

**Gross oder groß?** – Walter Pätzold belehrte mich mal, dass «-oss» mit offenem, kurzem o ausgesprochen wird, «-oß» hingegen mit langem geschlossenem; ähnlich wie Fluss und Fuß. Nach dieser Regel sollte man also Großpilze schreiben, wie auch großsporig besser als grosssporig ist. Umso mehr, als lange Zeit «-sss-» und «-mmm-» nicht gestattet waren und durch «-ss-» und «-mm-» ersetzt wurden. Wendet man diese Regel auf grosssporig an, so erhält man «grossporig», was heute «großporig» bedeutet. Das ist deutsche Rechtschreibung. In der Schweiz hingegen gibt es offiziell kein «ß», wohl deswegen nicht, weil es in der französischen, italienischen und rätoromanischen Schweiz nie ein «ß» gab und wohl auch nie geben wird, und weil sich die deutschsprachigen Schweizer mit den anderssprachigen Schweizern solidarisch fühlen (oder doch so tun als ob). «Gross» ist ein Helvetismus, und da ich in der Schweiz aufgewachsen bin, ist mir «ß» fremd geblieben. Und so habe ich denn im ganzen Manuskript nie «ß» gebraucht (oder nur ganz ausnahmsweise zu meiner Belustigung). Ich bitte die «ß-gewohnten» Leser um Nachsicht.

Übrigens konnte ich mal in einem deutschsprachigen aber in Frankreich gedruckten Reiseprospekt «Zimmer mit großem Bett» lesen. So fremd ist das «ß» auch in der helvetischen Rechtschreibung. Und es würde mir im Herzen weh tun, wenn die Grosspilze Großpilze würden ...

**Hinweis** – In den Legenden zu den Abbildungen sind die verwendeten Präparationstechniken angegeben; meist handelt es sich um Färbemethoden. Allerdings ohne jegliche Anleitung, wie diese Färbungen durchgeführt werden müssen. Diese (und andere) Methoden werden in meinem Heft «Methods for Working with Macrofungi» ausführlich beschrieben. Es ist 2009 im IHW-Verlag erschienen, umfasst 88 Seiten und ist reich illustriert.

## Dank

Ich danke Herrn Dr. H. Schmid für seine geduldige, aufbauende und reibungslose Zusammenarbeit und für die gekonnte Seitengestaltung. Sein Engagement hat mir viel geholfen und war massgebend für die Fertigstellung des Beiheftes.

## Der Ockertäubling, *Russula ochroleuca* (Pers.) Fr.

Dieser Täubling, auch **Zitronentäubling** genannt, ist ein häufiger Bewohner unserer Wälder und tritt vom Spätsommer bis zum Spätherbst oft in lockeren Scharen auf. Er unterscheidet sich von ähnlichen gelben Arten durch fast weisse Lamellen und Stiel, mässig scharfes, im Alter schwach grauendes bis bräunendes Fleisch. Die nächst verwandte Art, *Russula fellea* (Fr.) Fr., hat viel schärferes, nicht verfärbendes Fleisch und zeigt Cystiden in der Huthaut, die der *Russula ochroleuca* fehlen.

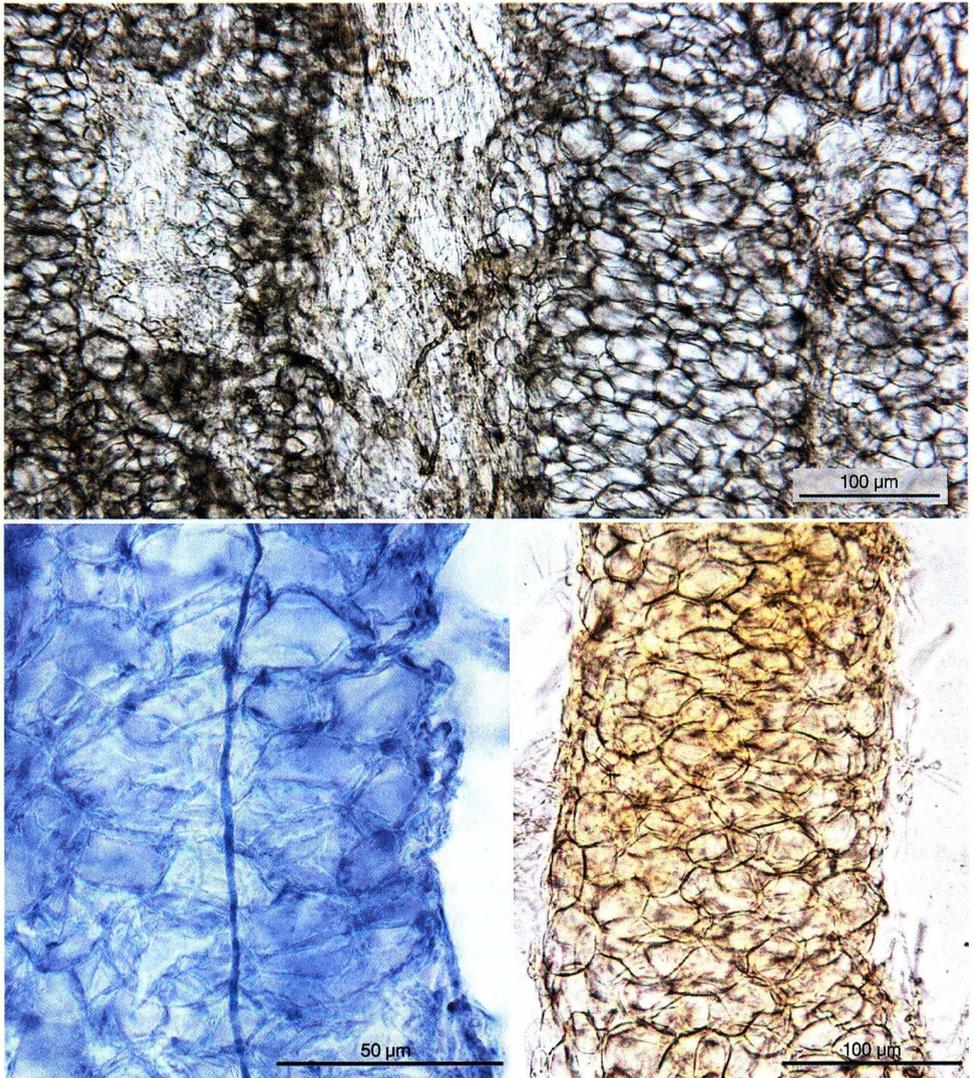


**Abb. 1:** *Russula ochroleuca*. Fruchtkörper am natürlichen Standort und Aussehen des heteromeren Stielgeflechtes bei Lupenvergrößerung. **Rechts oben:** Aufsicht auf die Rindenzone eines quer geschnittenen Stieles. Die dunklen Flecken sind quer geschnittene Kolonnen aus Sphaerocysten, eingebettet in einem opak weisslich erscheinenden Hyphengeflecht. **Rechts unten:** Aufsicht auf einen Längsschnitt durch die Rindenzone eines Stieles. Die Kolonnen aus Sphaerocysten erscheinen als unregelmässig geformte, dunklere Säulen.

**Das mykologische Umfeld des Ockertäublings** – In Europa kommen etwa 150 verschiedene Täublinge vor (je nach Artauffassung deutlich weniger oder mehr), die alle der Gattung *Russula* angehören. Die eng verwandte Schwestergattung *Lactarius*, die Milchlinge, umfasst rund 100 europäische Arten und unterscheidet sich von den Täublingen (fast) nur durch das Auftreten eines Saftes («Milch», Latex), der aus frischen Fruchtkörpern bei Verletzung ausfliesst. Diese rein makroskopische Unterscheidung ist historisch begründet und stösst in Europa auf keine grossen Schwierigkeiten; aber auf weltweiter Basis (rund 1200 Arten) und unter Berücksichtigung der mikroskopischen und molekular-taxonomischen Daten wird die Abgrenzung der Milchlinge von den Täublingen oft recht problematisch. Die Täublinge und Milchlinge werden in der Familie *Russulaceae* zusammengefasst, zu der noch einige wenige Pilze mit Fruchtkörpern ohne Lamellen gestellt werden. Auf diese wird hier nicht eingegangen.

**Morphologische Gemeinsamkeiten der Russulaceen** – Es gibt drei grundlegende morphologische Eigenschaften, deren gleichzeitiges Auftreten die Familie der Russulaceen von allen

andern Blätterpilzen unterscheidet: Das **heteromere Fruchtkörpergeflecht** (Abb. 2); die mit einer **amyloiden** Masse überzogenen **Sporenornamente** (Abb. 3); und die **Gloeocystiden**, die nur bei ganz wenigen Arten fehlen (Abb. 4-6). Keine dieser Eigenschaften kommt ausschliesslich bei den Täublingen und Milchlingen vor (heteromeres Geflecht findet man auch bei einigen Pilzen ohne Lamellen, amyloid ornamentierte Sporen sieht man auch bei andern Blätterpilzen, und



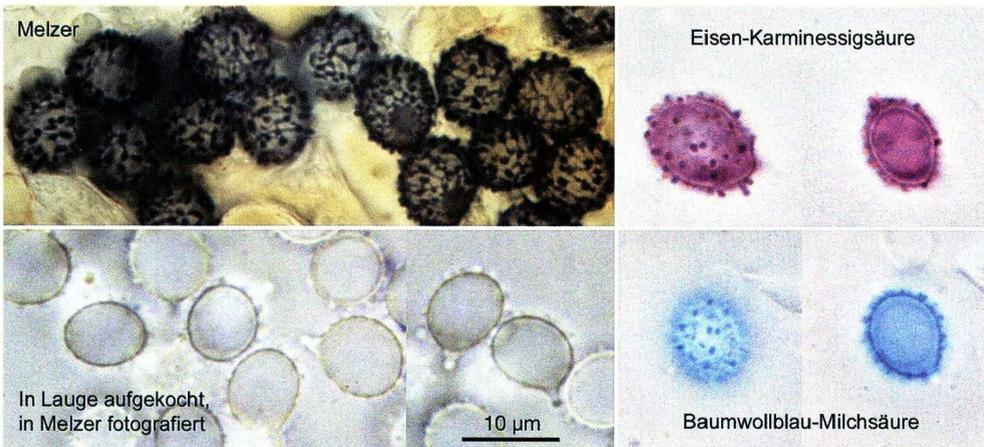
**Abb. 2:** Die heteromere Trama des Stieles von *Russula ochroleuca* ist aus Hyphen und Sphaerocystenkolonnen aufgebaut. **Oben:** ungefärbter Handschnitt. Die helleren Stellen zwischen den Kolonnen bestehen aus mehr oder weniger vertikal laufenden Hyphen. **Unten links:** Mit Baumwollblau gefärbter Handschnitt. In der Achse der Kolonnen liegt oft eine Sekrethyphe, meist eine Thrombopler wie in diesem Bild. **Unten rechts:** Eine durch sanftes Klopfen und Drücken auf das Deckglas frei gelegte Kolonne von Sphaerocysten aus einem Handschnitt längs durch den Stiel.

Gloeocystiden sind bei vielen andern Basidiomyceten recht häufig); aber zusammen genommen sind sie kennzeichnend für diese beiden Blätterpilzgattungen.

Zuerst zeigen uns einige Untersuchungen am Ockertäubling diese drei Grundeigenschaften der Russulaceen. Dann untersuchen wir die weiteren Strukturen dieses Pilzes.

Das **heteromere Fruchtkörpergeflecht** besteht aus Hyphen und blasigen Zellen, die **Sphaerocysten** genannt werden, obwohl sie quasi nie kugelig sind. Im Stiel und Hut bilden die Sphaerocysten lange Kolonnen, in den Lamellen auch Nester blasiger Zellen, und im Stielmark kommen auch vereinzelt Sphaerocysten vor, oft als Endzellen generativer Hyphen.

Die **Sporen** sind in Masse weiss bis ocker gefärbt und tragen auf ihrer Oberfläche feine Warzen oder Stacheln, die oft durch Kreten mehr oder weniger vollständig netzartig verbunden sind. Diese «Sporenornamente» bestehen aus einer harten «Fundamental-Ornamentation», die ganz oder teilweise von einer gallertigen Masse bedeckt ist, und die in Melzer's Jodlösung fast schwarz wird (Abb. 3 oben links). Die dunkle Farbreaktion mit Jod wird «amyloid» genannt, da sie an Stärke (Amylon) erinnert. Die amyloide, gallertige, die harten Warzen überziehende Masse löst sich bei einer milden Behandlung mit Kali- oder Natronlauge auf (kurzes Aufkochen in 5%iger Lauge), aber die Fundamental-Ornamentation bleibt dabei bestehen. Die Sporen zeigen dann immer noch die Ornamentation, aber die amyloide Reaktion ist verschwunden (Abb. 3 unten links). Längere Behandlung mit stärkerer Lauge (20%ig, 24 h bei 90-95°C) löst auch die Funda-

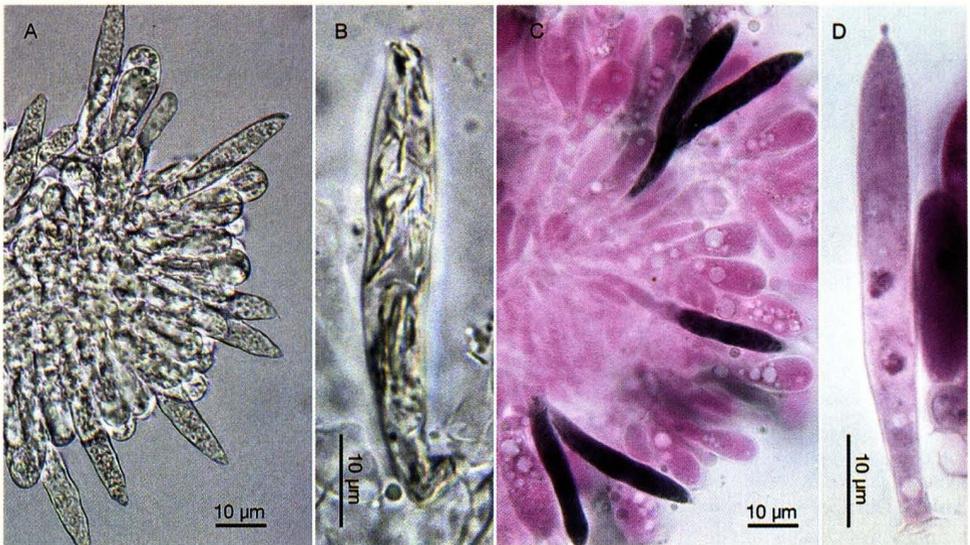


**Abb. 3:** Die Sporen der Russulaceae tragen eine charakteristischen «Ornamentation», die in Melzer's Jodlösung schwärzlich wird (sie ist «amyloid»). Die Warzen bestehen aus einer harten «Fundamental-Ornamentation», die von einer gallertigen Substanz überzogen ist. Es ist diese Gallerte, die mit Jodlösungen dunkel wird; die Fundamental-Ornamentation selbst bleibt in Jod unveränderlich. Die amyloide Substanz lässt sich auch mit Eisen-Karminessigsäure und Baumwollblau färben, aber die feinen Verbindungen zwischen den Warzen werden nicht oder nur schwach dargestellt. Die amyloide Gallerte kann durch kurzes Aufkochen in 5%iger Kali- oder Natronlauge völlig aufgelöst werden, die Fundamental-Ornamentation jedoch widersteht dieser Behandlung. Werden solchermassen geätzte Sporen in Melzer's Jodlösung untersucht, so sehen wir die nackte, inamyloide, farblose Grundstruktur der Sporenornamentation (Foto unten links). Werden die Sporen in 20%iger (oder stärkerer) Lauge 24 h bei 90-95°C geätzt, so lösen sich auch die harten Warzen auf. Übrig bleibt dann nur noch die resistente, glatte Innenschicht der Sporenwand (nicht gezeigt). – *Russula ochroleuca*.

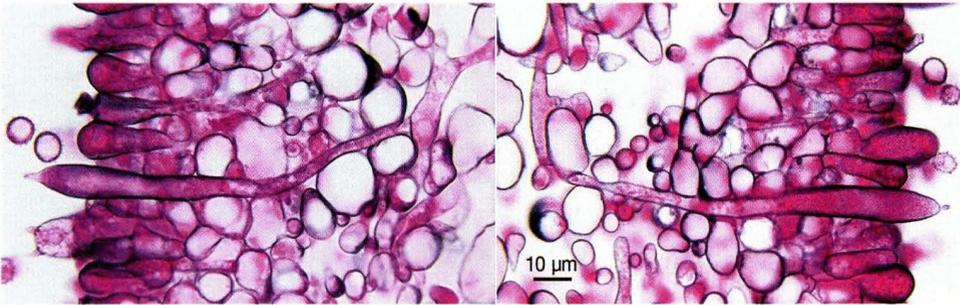
mental-Ornamentation auf, und es bleibt nur die alkali-resistente, glatte Innenschicht der Sporenwand übrig.

Es muss betont werden, dass die Täublinge und Milchlinge nicht die einzigen Lamellenpilze mit amyloiden Sporenornamentationen sind. Und es muss auch gesagt werden, dass die amyloide Reaktion der Pilze grundlegend verschieden von der amyloiden Reaktion gewisser kranker Gewebe ist, wie sie etwa bei Alzheimer's und Parkinson's Krankheiten beim Menschen auftreten. Bei *Russula* und *Lactarius* sind die reagierenden Substanzen Polysaccharide, bei kranken Menschen sind es Peptide oder Proteine.

Die **Gloeocystiden** (Abb. 4,5) sind mit einem fein tropfig-heterogenen Inhalt gefüllt und werden oft **Macrozystiden** genannt, eine völlig überflüssige Bezeichnung, die nur historisches Interesse hat. Gloeocystiden enthalten meist zwei Zellkerne, weshalb angenommen wird, dass sie lebende Zellen sind. Zudem produzieren sie grosse Mengen sekundärer Metabolite, die sich im Zellinnern sichtbar anhäufen und deren Gesamtheit Deuteroplasma genannt wird. Dieses Deuteroplasma reagiert oft mit einer dunklen Farbreaktion, wenn die Gloeocystiden in einer Lösung von Vanillin (oder einem andern Aldehyd wie Piperonal, Benzaldehyd oder Zimtaldehyd) in Schwefelsäure von etwa 70 Volumenprozenten untersucht werden. In Sulfovanillin (oder Sulfo Piperonal, Sulfo benzaldehyd oder Sulfozimtaldehyd) stark dunkel reagierende Gloeocystiden werden vor



**Abb. 4: Gloeocystiden der Russulaceae.** – **A:** Die Gloeocystiden sind farblos und zeigen im lebenden Zustand einen fein tropfigen bis körnigen Inhalt (in Wasser). – **B:** Tote Cystiden zeigen sehr oft Kristalle im Innern (Trockenmaterial in Glycerinlanze). – **C:** Die Gloeocystiden färben sich in einer Lösung von Vanillin in Schwefelsäure («Sulfovanillin», SV) dunkel purpurgrau. Dies ist eine charakteristische Reaktion, die bei vielen Russulaceae auftritt. Der Cystideninhalt ist das Produkt einer Endo-Sekretion und ist biologisch gesehen ein Deuteroplasma. Die rosa Färbung der Basidien ist eine normale Reaktion des «Sulfovanillins» mit Proteinen und hat keine taxonomische Bedeutung. Sie dient als Kontrolle der Wirksamkeit der SV-Lösung. – **D:** Die Färbung mit Eisen-Karminessigsäure zeigt, dass die Cystiden zwei Kerne enthalten. Das apikale Zipfelchen ist charakteristisch für die Gloeocystiden (nicht nur der Russulaceen), obwohl es bei manchen fehlt. – *Russula ochroleuca*.



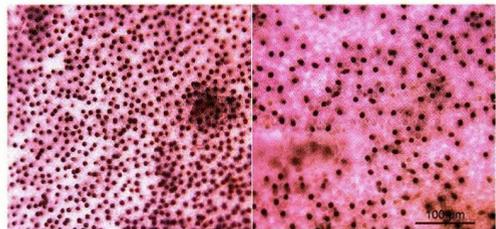
**Abb. 5:** Gloeocystiden der Russulaceae wurzeln tief in der Lamellentrama, weit unter dem Niveau der Basidien. Deshalb wurden sie von Romagnesi 1944 «Macrozystiden» genannt. Dabei hatte er übersehen, dass dieser Cystidentyp bereits seit dem 19. Jahrhundert Gloeocystide genannt wird, damals allerdings nur bei den Nicht-Blätterpilzen, die von Romagnesi nicht untersucht wurden. In der Folge entstand eine jahrzehntelange Verwirrung um die Bezeichnung Macrozystide, besonders bei den Leuten, die Krustenpilze studierten. Erst gegen Ende des 20. Jahrhunderts setzte sich die Erkenntnis durch, dass Macrozystide ein völlig überflüssiger Begriff ist, der aber unglücklicherweise immer noch im Gebrauch ist. – *Russula ochroleuca*. - Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.

allein bei scharf bis beissend scharf schmeckenden Russulaceen angetroffen, so dass angenommen wird, dass das Deuteroplasma für diesen Geschmack verantwortlich ist. Die Gloeocystiden dienen wohl der Abschreckung kleiner Tierchen (vielleicht Milben und Springschwänze), die sich mit den proteinreichen Basidien ernähren möchten (NAKAMORI & SUZUKI 2007).

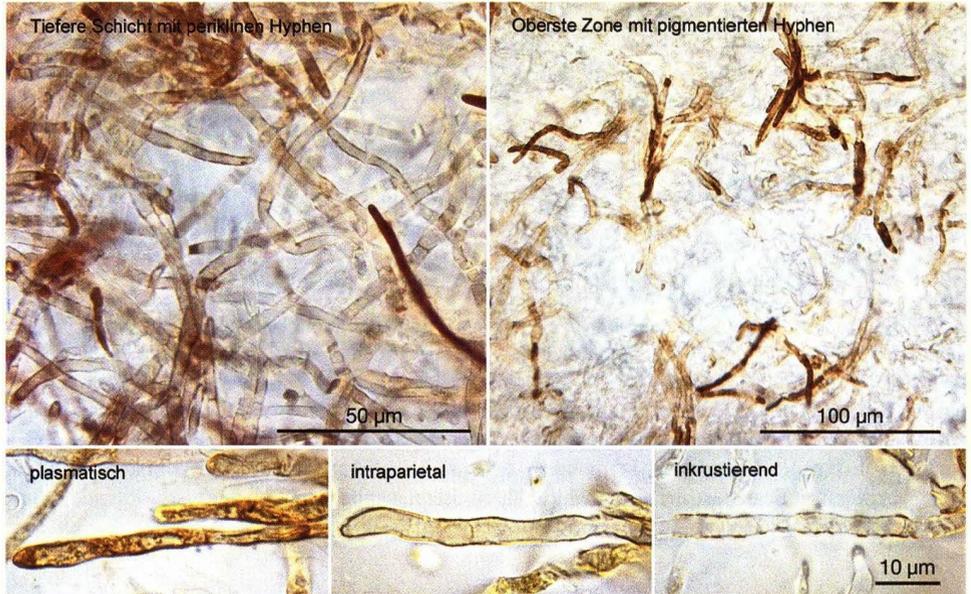
Die Zahl der Gloeocystiden auf einer Lamelle bleibt während der Entfaltung des Hutes ungefähr konstant, während die Zahl der Basidien stetig zunimmt, da laufend neue Basidien zwischen die bereits vorhandenen eingeschoben werden. Dies führt dazu, dass sich das Hymenium fortwährend ausdehnt und damit der mittlere Abstand zwischen den Cystiden stetig zunimmt (Abb. 6).

Der biologische Sinn des Ganzen ist offensichtlich: Die Cystiden sind eine Schutzeinrichtung gegen Tierfrass. Nicht gegen grosse Tiere wie Schnecken, aber gegen kleine wie Springschwänze und Milben. Bei jungen Ockertäublingen stehen sie dicht (etwa 5000 Cystiden/mm<sup>2</sup>), und in ihrem Schutz entwickeln sich die Basidien. Bei reifen und alten Täublingen hingegen stehen sie weit weniger dicht (etwa 1280 Cystiden/mm<sup>2</sup>) und erlauben so einen ungehinderten Sporenab-sprung. Werden alte Täublinge von Kleintieren befallen, so ist der Schaden weniger schwerwiegend, denn erstens hat der Pilz bereits sporuliert und zweitens lebt er sowieso nur noch eine kurze Zeit.

Die **Huthaut** ist gelatinös und kann vom Hutrand her bis etwa zur Hälfte abgezogen werden. Ein kleines Stück abgezogener Huthaut, nur wenige Quadratmillimeter gross, wird mit der Oberfläche nach oben auf einem Objektträger ausgebreitet und mit Glycerinlauge oder 5%iger Ammoniaklösung bedeckt (Abb. 7).

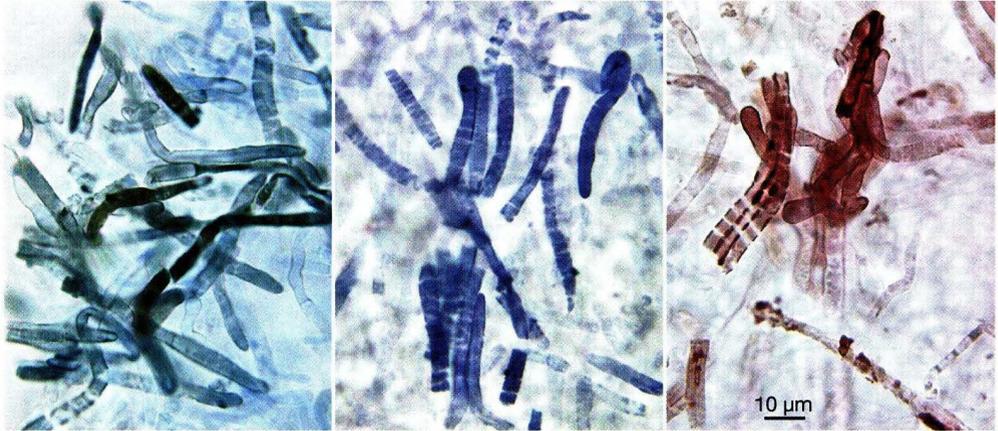


**Abb. 6:** Die Gloeocystiden eines jungen Fruchtkörpers (links) stehen bedeutend enger zusammen, als die eines reifen Pilzes. Das Hymenium wird durch ständig neu gebildete Basidien gedehnt, wodurch die in ihrer Zahl etwa konstant bleibenden Cystiden voneinander entfernt werden. – *Russula ochroleuca*, Aufsicht auf zwei Lamellen in «Sulfovanillin».



**Abb. 7:** Huthaut und Pigment der *Russula ochroleuca*. **Oben links:** Die periklinen Hyphen laufen kreuz und quer in einer Gallerte. Rechts im Bild und unscharf fotografiert eine darüber liegende Pigmenthyphye. **Oben rechts** Pigmenthyphen in der äussersten Zone der Huthaut. **Unten** die drei Etappen der transparietalen Sekretion der gelb gefärbten Masse. – Abgezogene Huthaut mit der Oberseite nach oben in alkalischer Lösung montiert.

Trockenmaterial eignet sich ebensogut wie Frischmaterial, nur kann die Huthaut nicht abgezogen, sondern sie muss mit einer neuen (!) Skalpellklinge möglichst dünn tangential abgeschnitten werden. Luftblasen können nach dem Auflegen des Deckglases durch kurzes Aufkochen mit einem Feuerzeug entfernt werden. Dies schadet dem Pigment des Ockertäublings nicht; aber die Pigmente der meisten anderen Täublinge werden dadurch zerstört. Dieses Präparat (Mykologen nennen es «Skalp») zeigt, dass die tieferen Schichten der Huthaut aus farblosen, liegenden (= periklinen), kreuz und quer locker verwobenen Hyphen bestehen, während die oberflächlichen Zonen einige pigmentierte Hyphen und gelegentlich auch einige lose Pigmentbrocken enthalten. Das Pigment ist in Wasser und in Laugen unlöslich und erscheint in alkalischem Milieu (Glycerinlauge, Ammoniak) gelbbraun, in Wasser jedoch heller gelb. Es entsteht im Cytoplasma und wird von da zuerst *in* die Hyphenwand und dann weiter *auf* die Hyphenwand transportiert (transparietale Sekretion). Die Huthaut ist frei von Sphaerocysten; etwaige in den tiefsten Schichten des Präparates sichtbare Sphaerocysten stammen von Fragmenten der Huttrama, die beim Ablösen der Huthaut mitgerissen (oder mit abgeschnitten) wurden. Die Huthautgallerte ist farblos und in diesem einfachen Präparat nicht ohne weiteres erkennbar. Ausser den pigmentierten Hyphen gibt es im Gegensatz zu vielen anderen Täublingen keine weiteren Elemente (z.B. Dermatocystiden) in der Huthaut des Ockertäublings. Aber kleine Fremdkörper wie Sporen anderer Pilze, Klümpchen oder Splitter aus dem Boden, angeflogene Pollenkörner oder sogar einige Grünalgen können in den obersten Schichten der Huthaut eingelagert sein. In der obersten Zone der Huthaut befinden sich einige sekretorische Hyphen, die eine gelb-braune Substanz ausscheiden, die zuerst im Cytoplasma (**Pigment plasma-**



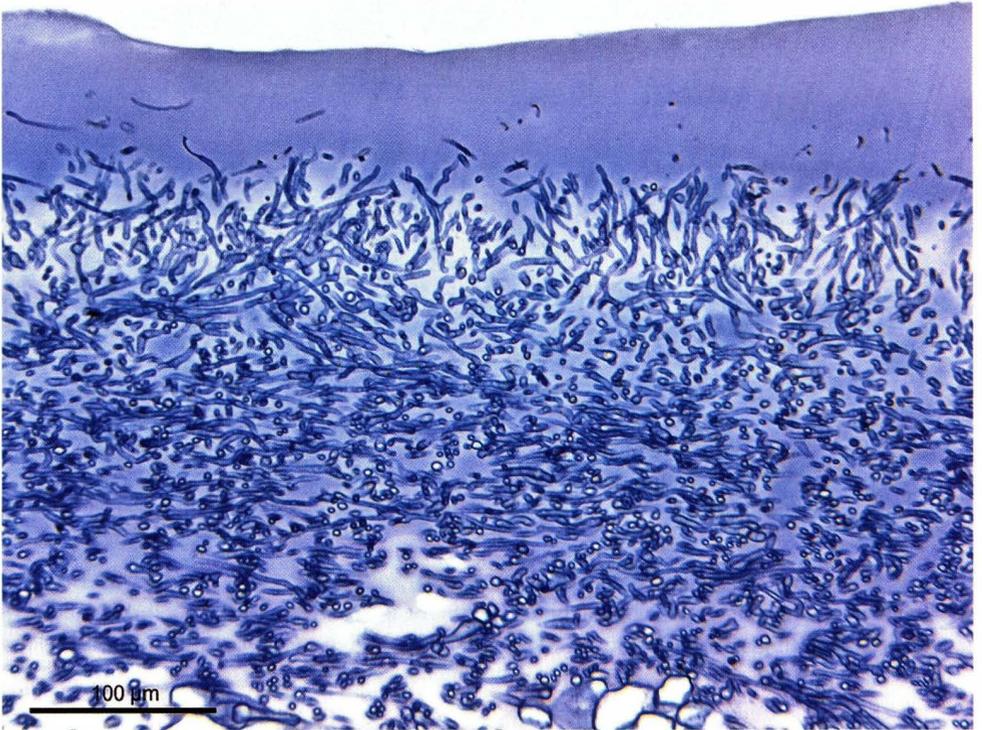
**Abb. 8:** Die pigmentierte Masse ist schwach cyanophil (Baumwollblau), orthochromatisch (blau in Toluidinblau) und färbt sich mit Karbolfuchsin säureresistent an (die Färbung wird durch 3-4%ige Salzsäure nicht entfärbt). – Huthaut. Von links nach rechts: Baumwollblau - Toluidinblau - Karbolfuchsin-HCl.

fisch), dann in der Masse der Hyphenwand (**Pigment intraparietal**), und schliesslich als Belag auf den Hyphen auftritt, wo sie oft Schollen bildet (**Pigment inkrustierend**). Die gelb-braune Masse kann mit Baumwollblau, Toluidinblau und Karbolfuchsin, aber weder mit Sulfovanillin, noch mit Kongorot angefärbt werden (Abb. 8).

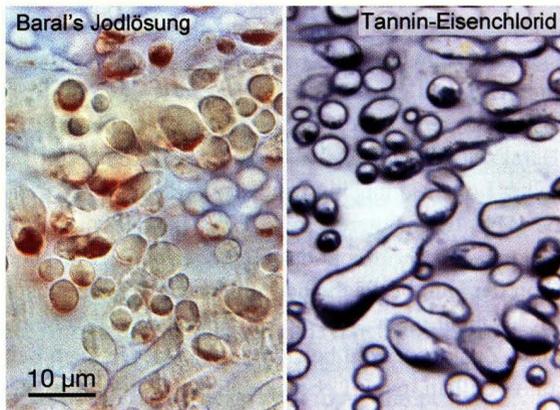
Die genaue Anatomie der Huthaut wird erst in Querschnitten erkennbar (Abb. 9). Man kann versuchen Handschnitte zu machen (Trockenmaterial eignet sich besser, da das gelatinöse Frischmaterial der Klinge ausweicht); aber Mikrotomschnitte durch fixiertes und eingebettetes Material sind weitaus besser. Die tiefere, aus farblosen, periklinen (= etwa parallel zur Oberfläche liegend) Hyphen bestehende Schicht ist etwa 150–160 µm dick. Darüber liegt eine etwa 50–70 µm dicke, etwas lockerer gewobene Übergangszone, in der sich die Hyphen mehr und mehr aufrichten, bis sie schliesslich in der obersten Zone vorwiegend antiklinal ausgerichtet sind. Diese Zonen gehen fließend ineinander über. Das Ganze ist in einer strukturlosen Gallerte eingebettet, die auch eine dicke, fast hyphenfreie Schicht oben auf der Huthaut bildet. Unten gegen die Huttrama ist die Huthaut unregelmässig abgegrenzt.

Bei einigen, jedoch lange nicht allen Ockertäublingen wurden in den tiefen Lagen der Huthaut Einlagerungen von **Glykogen** in den Hyphen gefunden (Abb. 10). Dieses kann an der rot-braunen Färbung mit Baral'scher Jodlösung, an der Schwarzfärbung mit der Tannin-Eisenchlorid Reaktion und anhand seiner Lokalisierung innerhalb der Zellen erkannt werden. Man beachte, dass sich das Glykogen in der Abb. 10 im unteren Teil der Zellen angesammelt hat. Dies ist eine Folge der «Glykogenflucht» (auch «Alkoholflucht des Glykogens» genannt) und ist ein Fixierungsartefakt. Die von oben (von der Hutoberfläche her) eindringende Fixierlösung schiebt das Glykogen vor sich her, bis dieses nicht mehr ausweichen kann. Diese Erscheinung ist den Anatomen unter den Medizinern und Zoologen wohl bekannt, da Glykogen auch bei Mensch und anderen Wirbeltieren vorkommt, vor allem in der Leber und in den Muskeln.

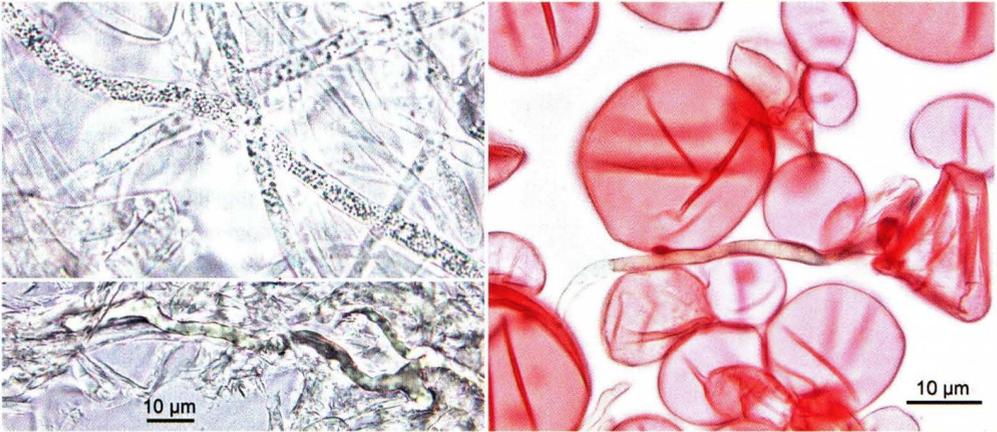
Die **heteromere Trama des Hutes** kann in Quetschpräparaten untersucht werden. Diese zeigen Sphaerocysten, generative Hyphen, Gloeopleren und Thrombopleren, können aber nicht viel über die räumliche Anordnung dieser Elemente aussagen (Abb. 11,12).



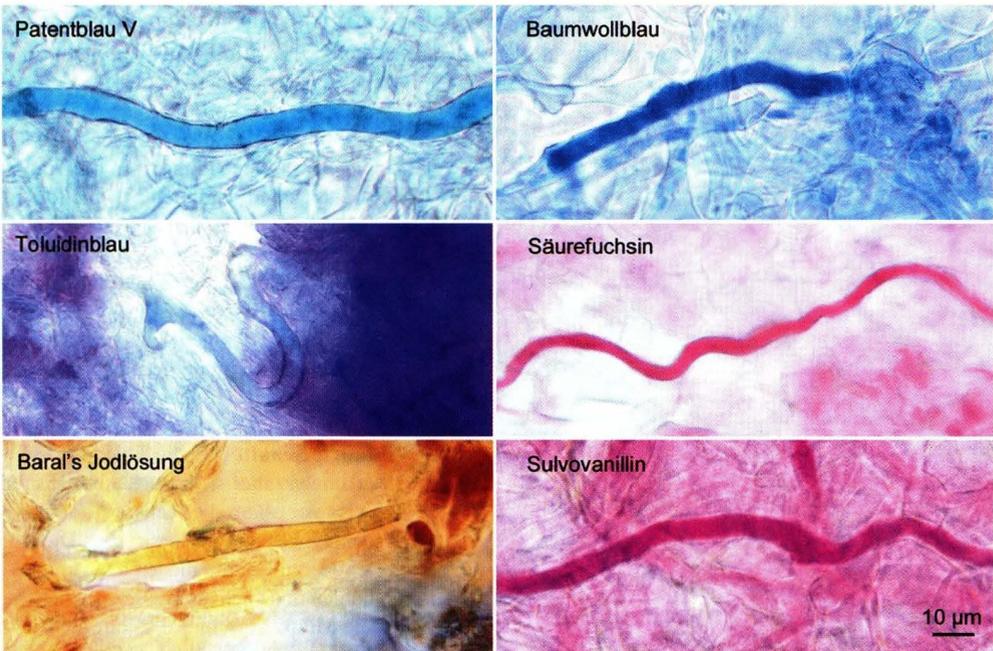
**Abb. 9: Perradialer Querschnitt durch die gelatinöse Huthaut** des Ockertäublings, *Russula ochroleuca*, nach Färbung der Gallerte und der Hyphenwände. Die tiefere Zone aus liegenden Hyphen geht oben in ein **Ixotrichoderm** aus aufsteigenden Hyphen über. Dieses ist von einer fast hyphenfreien Gallerte überlagert. Ganz unten am Bildrand einige Sphaerocysten der Huttrama. – Mikrotomschnitt 10 μm; Hämatoxylin 0.1% - Phosphormolybdänsäure 0.5% - Hämatoxylin 0.1% (in dieser Reihenfolge, jeweils nachher mit destilliertem Wasser gespült).



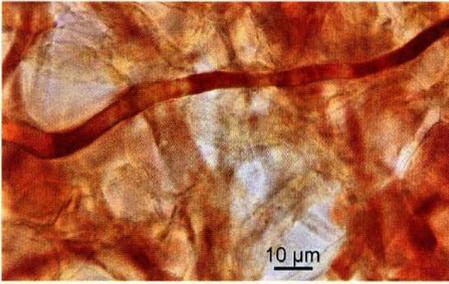
**Abb. 10:** In den unteren Schichten der Huthaut des Ockertäublings wird gelegentlich Glykogen in den Hyphen abgelagert. – Mikrotomschnitte fixierten Materials.



**Abb. 11:** Die drei Hyphenarten und die Sphaerocysten der Huttrama des Ockertäublings, Quetschpräparate. **Links oben:** Leer erscheinende generative Hyphen und Gloeocysten mit tropfigem Inhalt; Frischmaterial in Wasser gequetscht. **Links Unten:** Thromboplere; Trockenmaterial in Glycerinlauge gequetscht. **Rechts:** Eine ungefärbte Thromboplere umgeben von zerknitterten Sphaerocysten. Frischmaterial mit SDS-Kongorot gefärbt.



**Abb. 12:** Thromboporen der Huttrama des Ockertäublings in verschiedenen Färbelösungen. Auffallend ist die sehr geringe Anfärbung durch Toluidinblau. Das Deuteroplasma ist weder amyloid noch dextrinoid. Die rote Färbung in Sulfovanillin deutet auf die Anwesenheit von Proteinen.



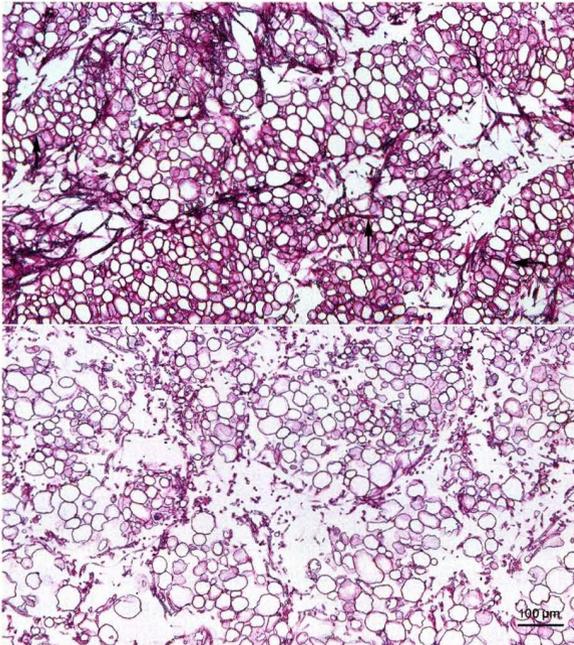
**Abb. 13:** Die Huttrama der *Russula ochroleuca* ist reich an Glykogen, das in Hyphen abgelagert wird und mit Baral's Jodlösung rostbraun wird.

Baral's Jodlösung ruft in der Huttrama des Ockertäublings eine dunkelbraune Färbung hervor. Das Mikroskop zeigt, dass einzelne Hyphen streckenweise Einlagerungen zeigen, die aufgrund ihrer intensiv rostbraunen Verfärbung mit Jod und auch der dunklen Reaktion mit Tannin - Eisenchlorid als Kohlenhydrate, wahrscheinlich Glykogene, angesprochen werden können (Abb. 13). Diese befinden sich in manchen generativen Hyphen und einigen Thrombopleren, aber kaum in den Gloeopleuren und nicht in den Sphaerocysten.

Ausser in der Huttrama kommen Glykogene auch oft in den unteren Schichten der Huthaut und sehr häufig auch im Subhymenium der Lamellen des Ockertäublings vor, wie weiter unten dargestellt wird.

Genauere Auskünfte über die Anatomie der Huttrama können nur anhand perradialer und radialer Mikrotomschnitte von fixiertem und eingebettetem Material gewonnen werden, denn die Hyphen und Sphaerocysten (ob einzeln oder in Kolonnen vorkommend) sind so locker verteilt und lassen so grosse Lücken offen, dass die Architektur der Trama in Quetschpräparaten unweigerlich verloren geht. Auch Handschnitte durch nicht eingebettetes Material sind ungeeignet, da die Hyphen und Sphaerocysten nicht an Ort und Stelle gehalten werden, wie dies bei eingebettetem Material der Fall ist.

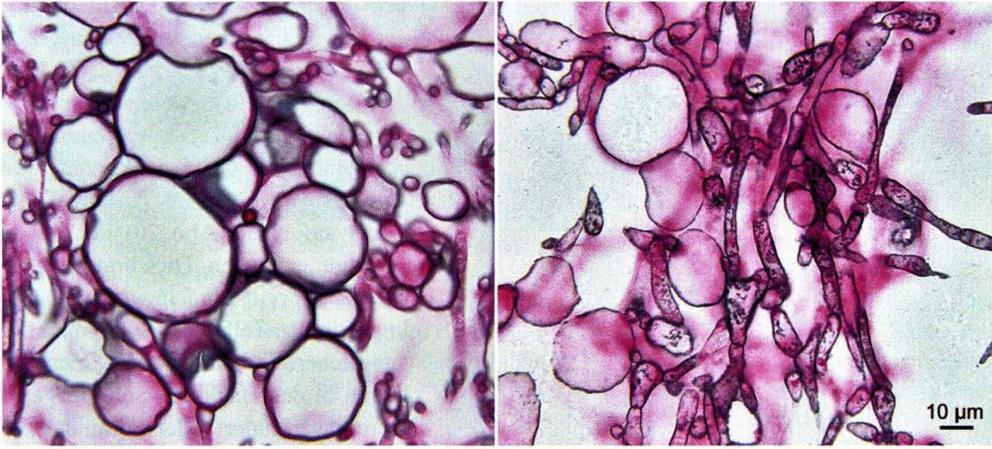
Die Übersichtsbilder der Abb. 14 zeigen einen radialen (entlang dem Hutradius) und einen perradialen Schnitt (quer zum Hutradius) durch die Huttrama eines Ockertäublings.



**Abb. 14:** Bau der Huttrama eines Ockertäublings. Die Sphaerocystenkolonnen liegen vorwiegend radial in der Trama, so dass sie im **radialen Schnitt (oben)** oft längs geschnitten sind. In einigen sieht man die zentrale Hyphe (**Pfeile**); zwei davon sind rot gefärbte Thrombopleren. Die allgemeine von rechts oben nach links unten geneigte Richtung entspricht der Neigung der Hutoberfläche an dieser Stelle (Huthaut oben ausserhalb des Bildes). Der **quer zum Radius geführte Schnitt** lässt die Kolonnen kaum erkennen (aber siehe auch Abb. 15). Er zeigt vor allem die lockere Anordnung der Hyphen und Sphaerocysten. Die vielen leeren Räume dienen als Atmungshöhlen und auch als Wasserspeicher.

Mikrotomschnitte, Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin. Die Sphaerocysten im unteren Bild sind leicht geschrumpft (Fixierungsartefakt).

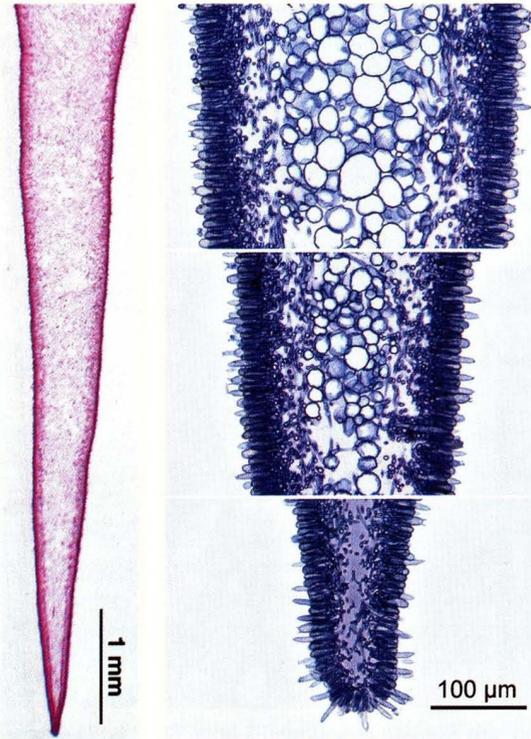
Gelegentlich findet man Querschnitte intakter Sphaerocystenkolonnen natürlich auch in per-radialen Schnitten; eine wird in der Abb. 15 links gezeigt. Das Glykogen in den generativen Hyphen wird nach der Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin schwarz dargestellt. In der Abb. 15 rechts liegt es in fein verteilter Form vor. Die «Glykogenflucht» trat nicht auf, da der Pilz in Aldehyd-Gasen bei etwa 45°C fixiert wurde (locker gebaute Geflechte werden von den Gasen rasch durchdrungen; es bildet sich keine langsam in das Geflecht eindringende Fixierfront, wie sie bei der Verwendung flüssiger Fixiermittel auftritt).



**Abb. 15:** Einzelheiten der Huttrama-Architektur von *Russula ochroleuca*. **Links:** Quer geschnittene Sphaerocystenkolonne mit zentraler, rot gefärbter Thromboplere in einem perradialen Schnitt durch die Huttrama. **Rechts:** Generative Hyphen mit fein verteiltem Glykogen (Fixierung mit Aldehyd-Gasen) und einige Sphaerocysten in einem radialen Schnitt durch die Huttrama. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.

Die **Lamellen** des Ockertäublings haben wie die der meisten Blätterpilze einen keilförmigen Querschnitt, um den herab sinkenden Sporen möglichst freie Bahn zu schaffen. Die Abb. 16 zeigt einen 6,35 mm hohen perradialen Querschnitt einer Lamelle (es fehlen oben nur rund 0,2 mm bis zum Lamellengrund). Der mittlere Winkel des Keils beträgt rund 8,5° und die Neigung des Hymeniums schwankt etwa zwischen 2,5° und 5,5° (Abweichung von der Senkrechten).

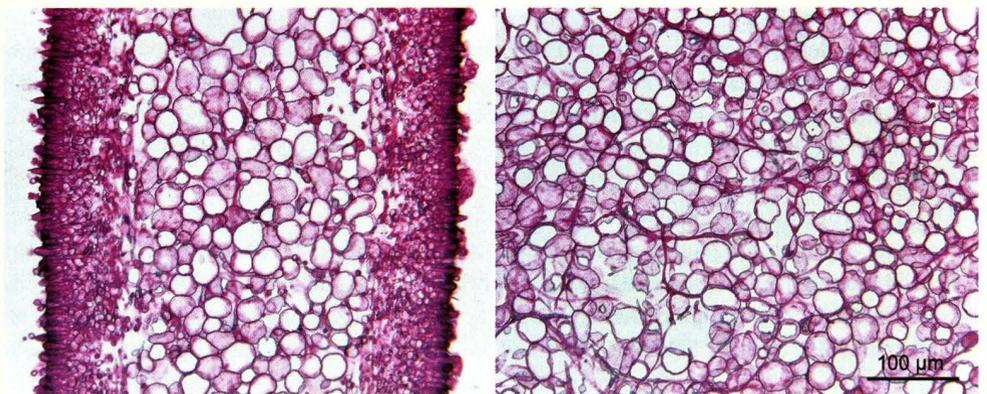
Die Keilform wird durch Einlagerung verschieden grosser **Sphaerocysten** in verschiedener Anzahl erreicht. Die Abb. 17 zeigt drei Ausschnitte aus der Lamelle eines andern Fruchtkörpers. Das obere Bild stammt aus dem oberen Drittel, das mittlere Bild aus dem unteren Drittel der Lamelle, und das dritte Bild zeigt die Lamellenschneide. Die Sphaerocysten sind auf das Mediostratum beschränkt und fehlen über der Schneide. Während des Aufschirmens des Hutes wächst auch die Fläche des Hymeniums durch Einschieben neuer Basidien, und gleichzeitig werden im **Mediostratum** stets neue, kleine Sphaerocysten gebildet, die sich dann ausdehnen. In der reifen Lamelle besteht der grösste Teil des Volumens der Trama aus Sphaerocysten (Abb. 18). Zwischen den Sphaerocysten kommen vereinzelte generative Hyphen, Thrombopleren und Gloeopleren vor, aber die Mehrzahl dieser Hyphen befindet sich zwischen dem Mediostratum (die Hauptmasse der Sphaerocysten) und den beiden Hymenien. In der Tat werden die meisten Hyphen im Laufe der Entwicklung von den



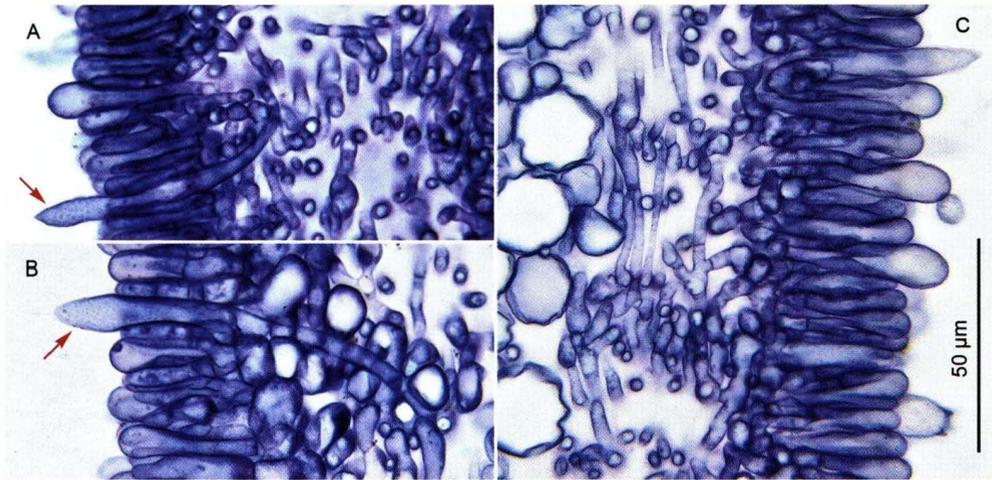
**Abb. 16 (links):** Ein Schnitt quer zum Hutradius zeigt die Keilform der Lamellen. – **Abb. 17 (rechts):** Bau der Lamellentrama oben, etwa in der Mitte und an der Lamellenschnaide.

sich ausdehnenden Sphaerocysten nach links und rechts abgedrängt. Bei manchen Täublingen bildet sich so links und rechts des Mediostratums eine deutliche Lage dünner, von oben nach unten laufender Hyphen, das **Hymenopodium** (Abb. 19 rechts), das aber beim Ockertäubling mancherorts fehlt. Die seitlichen generativen Hyphen bilden ein lockeres, aus kurzen und dicken Zellen aufgebautes **Subhymenium**, aus dem die Basidien, nicht aber die Cystiden entspringen (Abb. 19). Das Subhymenium ist schwammartig locker aus kurzen, unregelmässig turgeszent geschwollenen Zellen aufgebaut (Abb. 20) und lässt die Basidien entstehen. Dies braucht Energie, die in Form von fein verteiltem Glykogen in den Zellen des Subhymeniums gespeichert ist; seltener findet man Glykogen in den Basidien. Sorgfältige Fixierung verhindert (oder vermindert) die in der Abb. 10 beschriebene Glykogenflucht.

Das Glykogen kann auch einfach in einem Quetschpräparat in Baral's Jodlösung nachgewiesen werden (Abb. 21).



**Abb. 18:** Das **Mediostratum der Lamellen** des Ockertäublings besteht vorwiegend aus mehr oder weniger runden Sphaerocysten. In beiden Schnitten sieht man auch einige rot gefärbte Thrombopleren und einige dünne generative Hyphen mit (fast) farblosem Inhalt. Die Gloeopleren sind nicht erkennbar. Im perradialen Schnitt (links) sieht man besonders schön das kleinzellige Subhymenium. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.



**Abb. 19:** Lamelle des Ockertäublings im perradialen Schnitt. **A,B:** Die Wurzeln der Gloeocystiden sind nicht immer, wie man spontan annehmen könnte, absteigend nach aussen-unten (absteigender Pfeil), sondern oft etwa horizontal und oft sogar aufsteigend nach aussen-oben orientiert (aufsteigender Pfeil). Dies hängt damit zusammen, dass die generativen Hyphen der Lamellentrama in allen Richtungen des Raumes laufen. **C:** Kleinzelliges Subhymenium und herablaufende Hyphen eines schwach entwickelten Hymenopodiums. – Im Bild A zeigt die leicht rötliche Farbe das Vorkommen einer Gallerte an; Schnitt nahe der Lamellenschneide. – Die empfindlichen Sphaerocysten des Mediostratum wurden während der Entwässerung für die Einbettung in Methacrylat leicht zerknittert. – Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin.

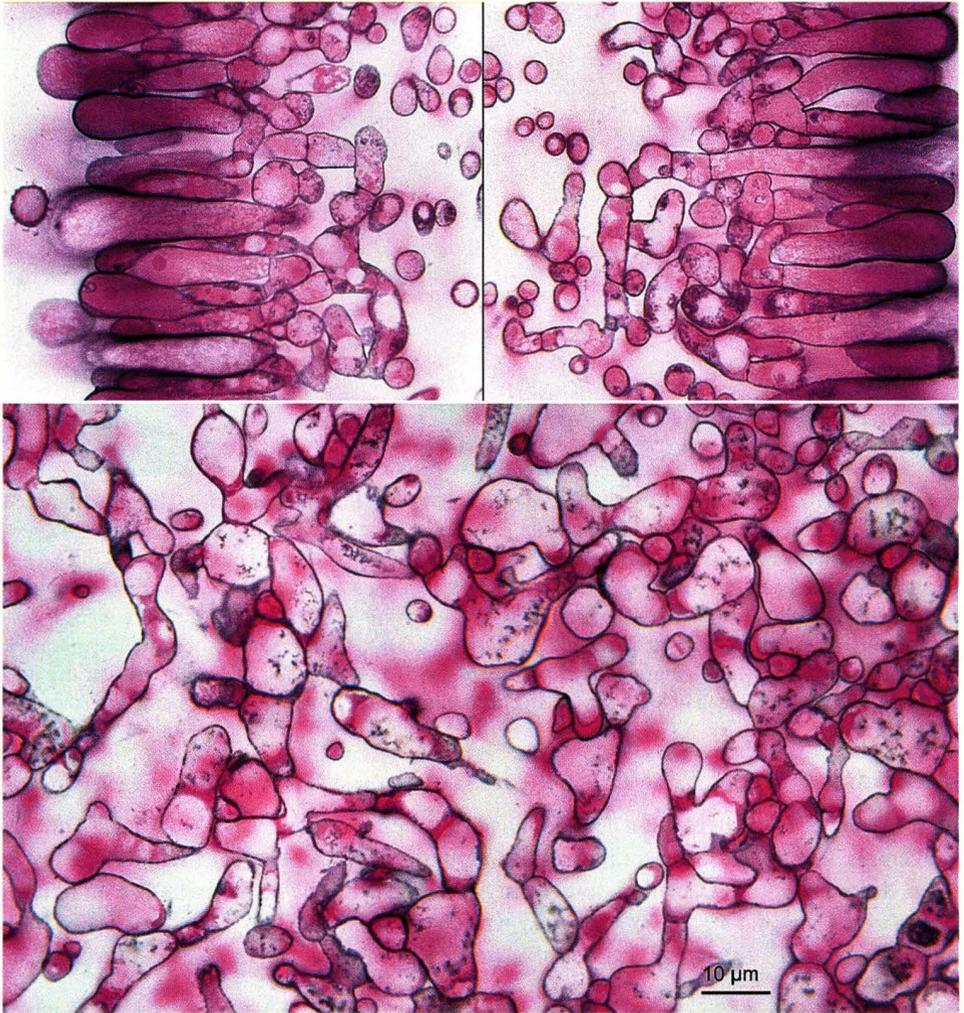
Die **Hyphen der Lamellentrama** der Täublinge sind dieselben wie die der Huttrama (Abb. 22): zweikernige, schnallenlose generative Hyphen, farblose Thrombopleren und feinkörnige Gloeopleren, deren Inhalt (das Deuteroplasma) beim Absterben der Zelle kristallisiert und im fixierten und gefärbten Zustand einen grobkörnigen, stark veränderten Anblick bietet. Das gleiche Verhalten zeigt auch der Inhalt der Gloeocystiden und zeigt damit die Homologie der Cystiden mit den Gloeopleren an.

**Oktaedrische Kristalle** sind bei vielen Basidiomyceten sehr häufig, aber bei den Täublingen eher selten. Sie bestehen wahrscheinlich aus Proteinen, aber der eindeutige Nachweis muss für die Täublinge noch erbracht werden. Die Abb. 22 zeigt einen Kristall in einer Gloeoplere, die Abb. 23 einen Kristall in einer generativen Hyph.

Die **Basidien** der Täublinge werden in taxonomischen Werken kaum je abgebildet. Eine Ausnahme bildet der Band 6 der «Pilze der Schweiz» (KRÄNZLIN 2005), wo wir auch Zeichnungen der Basidien des Ockertäublings und die Angabe «mit (2) 4 Sterigmen» finden. Die Sterigmen stehen, wie das bei vielen Täublingen der Fall ist, etwas gedrängter zusammen, als bei vielen andern Basidiomyceten, so dass das charakteristische Bild einer unter dem Scheitel deutlich blasig erweiterten Basidie entsteht. Ähnlich geformte Basidien finden wir auch bei nicht mit den Täublingen verwandten Dachpilzen (*Pluteus*) und Scheidlingen (*Volvariella*).

Die Basidien enthalten recht viel Öl, von dem auch etwas in die Sporen gelangt (Abb. 24).

Lipide, meist Öle, sind in Basidien und Sporen sehr vieler Pilze vorhanden und dienen wohl als Energiereserven und als Reservestoffe, unter anderem auch für Wasser (!), das bei trockener



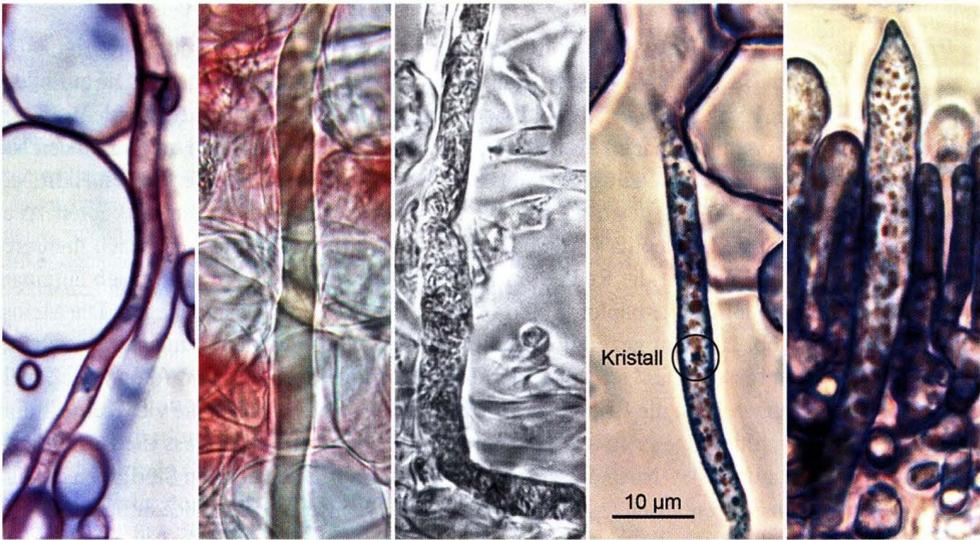
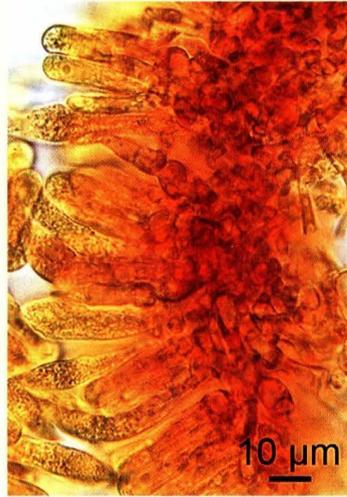
**Abb. 20: Das Subhymenium des Ockertäublings.** – **Oben:** Quer zum Hutradius geschnittene Lamellen. **Unten:** Parallel zum Hymenium geführter Flächenschnitt. Beide Schnittebenen zeigen ein schwammiges, nicht gelatinöses, aus kurzcelligen Physalohyphen locker gefügtes Geflecht. Die feinen, grauen Einschlüsse bestehen aus Glykogen. Wände dunkelgrau, Cytoplasma rot. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.

Witterung dazu beitragen kann, den Luftraum zwischen den Lamellen feucht zu halten, um den Sporensprung zu ermöglichen (bei der Veratmung der Fette und Öle entsteht viel Wasser; pro 10 g Fett etwa 11 ml Wasser).

Glykogen, ein weiterer Reservestoff, ist in den Basidien und Sporen des Ockertäublings nicht oder nur in geringen Mengen nachweisbar.

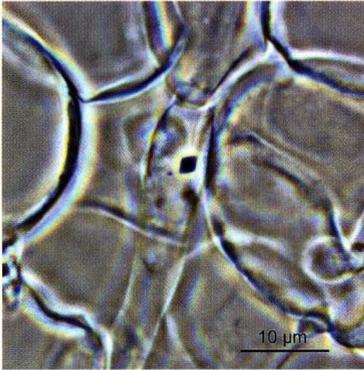
**Abb. 21:**

Das Glykogen im Subhymenium wird durch seine rotbraune Reaktion mit Jod sichtbar und kontrastiert gut mit den nur gelb werdenden Basidien des Hymeniums. – *Russula ochroleuca*, Quetschpräparat in Barral's Jodlösung.

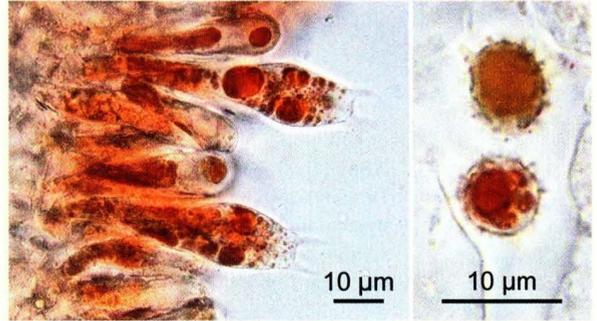


**Generative Hyphe    Thromboplere    Tote Gloeoplere    Fixierte Gloeoplere    Fixierte Cystide**

**Abb. 22: Hyphen der Lamellentrama der *Russula ochroleuca*.** – **Generative Hyphe:** Mikrotomschnitt gefärbt mit Aluminium-Zirkonium Hämatoxylin. Die beiden Kerne blau; im unteren Kern das kleine, stärker gefärbte Kernkörperchen (Nukleolus). Ganz oben täuscht eine eng anliegende, quer geschnittene Hyphe eine Schnalle vor. – **Thromboplere** aus einem Quetschpräparat in SDS-Kongorot. Das Deuteroplasma bleibt ungefärbt. – **Tote Gloeoplere:** Quetschpräparat in alkalischer Lösung. Deuteroplasma fein kristallin. – **Fixierte Gloeoplere** und **Cystide:** Mikrotomschnitte gefärbt mit der Sequenz Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin; Phasenkontrast. Das Deuteroplasma ist durch das Fixieren, Entwässern und Einbetten in Methacrylat stark verändert worden (man vergleiche auch mit den Abb. 4 und 11). Im Kreis ein blau gefärbter (Protein-)Kristall. Die Cystide wurde hier abgebildet um zu zeigen, dass deren Inhalt dem der Gloeopleren (fast) gleich ist. Sie ist die gloeoplere Endzelle einer generativen Hyphe. – Die Skala gilt für alle Fotografien.



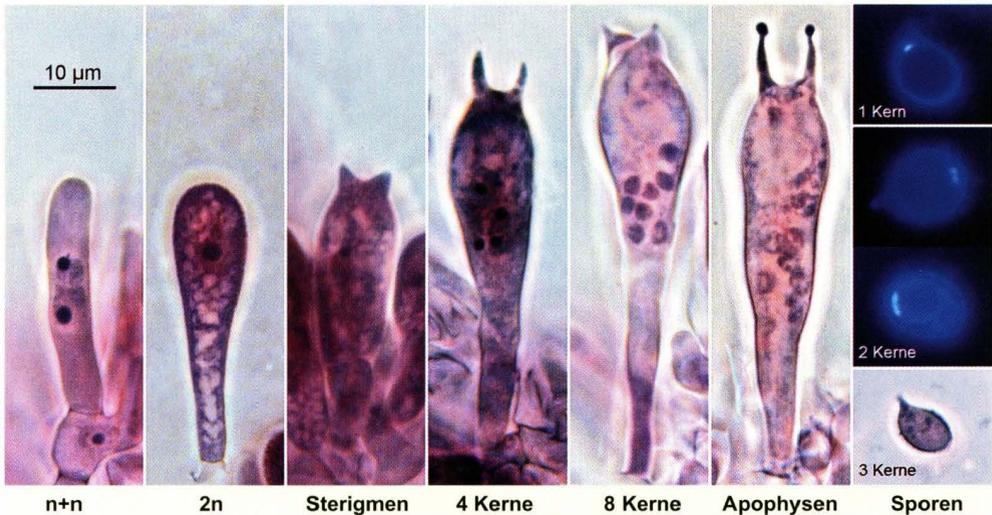
**Abb. 23:** Ein **oktaedrischer** (Protein-) **Kristall** in einer generativen Hyphe der Lamellentrama des Ockertäublings. – Ungefärbter Mikrotomschnitt, Phasenkontrast.



**Abb. 24:** Sudan III in Lactophenol gelöst färbt Öltropfen in den Basidien und Sporen an.

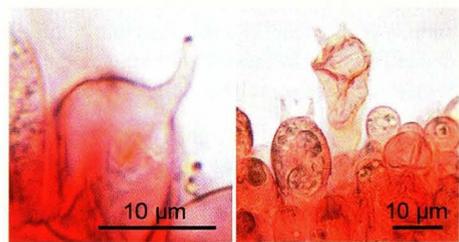
Einige Stationen aus der **Entwicklung der Basidien** sind in den Abb. 25 und 26 gezeigt. – Die jungen dikaryotischen Basidiolen ( $n+n$ ) sind zylindrisch mit abgerundetem Scheitel. Die auffallend dunklen, kreisrunden Flecken in der Abb. 25 sind nicht die Kerne, sondern die Nukleoli (Kernkörperchen); das Chromatin erscheint als heller Hof und dunklere Schatten um und neben den Nukleoli. – Nach der Kernverschmelzung liegt ein diploider Kern in der Mitte der oberen Hälfte der Basidiolen, die nun keulenförmig geworden ist. Das Zytoplasma zeigt viele kleine Vakuolen. Auch hier ist der stark gefärbte Nukleolus vom hellen Hof des Chromatins umgeben. Nach mehreren Stunden in diesem Stadium tritt die Reduktionsteilung (Meiose) auf, die in zwei rasch aufeinander folgenden Kernteilungen vier haploide Kerne liefert, die alle in der Basidie liegen. Die Meiose selbst wird in der Abb. 25 nicht gezeigt. – Kurz nach der Meiose beginnen meist vier, seltener zwei Sterigmen zu sprossen. Die vier Kerne der dritten Basidie von links sind fotografisch nicht erfasst worden. – Nun wachsen die Basidie und die Sterigmen stark, während die vier Kerne immer noch in der Basidienmitte liegen, wo sie sich nun ein drittes Mal teilen, so dass die Basidie bald acht haploide Kerne aufweist. – Nach der dritten Kernteilung spriessen auf den Sterigmen die jungen, asymmetrischen Sporenblasen (= Apophysen). Diese wachsen zu einer beachtlichen Grösse heran, bevor die Kerne durch die Sterigmen in die jungen Sporen wandern (nicht gezeigt). Die meisten Sporen erhalten 2 Kerne, die dicht nebeneinander der Sporenwand anliegen. Da der Ockertäubling auch einige einkernige und einige wenige dreikernige Sporen hat, darf angenommen werden, dass die acht Kerne der Basidie nicht regelmässig, sondern zufällig auf die jungen Sporen verteilt werden. Vor dem Sporenabsprung wird die Sterigmenspitze mit einem Pfropfen verschlossen, der mit Kongorot färbbar ist; und nachdem die Sporen von den Sterigmen abgesprungen sind, fällt die Basidie zusammen und ist nicht mehr funktionsfähig (Abb. 26).

Dieser Entwicklungsgang kommt nicht bei allen Täublingen vor, ja er stellt vielleicht sogar die Ausnahme dar. DUNCAN & GALBRAITH (1972) fanden, dass bei *Russula emetica* und *Russula flava* die vier Kerne nach der zweiten Kernteilung in die Apophysen wandern und dass die dritte Kernteilung in den jungen Sporen stattfindet, worauf je ein Kern aus jeder Spore in die Basidie zurück wandert und dort verkümmert.



**Abb. 25: Phasen aus der Basidien-Entwicklung** des Ockertäublings. Karminessigsäure, Phasenkontrast. **n+n**: Basidiole mit 2 haploiden Kernen. **2n**: Diploider Kern nach Kernverschmelzung. **Sterigmen**: Aus sprossen der Sterigmen (zwei der vier Sterigmen liegen ausserhalb der Abbildungsebene). **4 Kerne**: Vier haploide Kerne nach der Meiose. Die Sterigmen sind länger geworden (zwei der vier Sterigmen liegen ausserhalb der Abbildungsebene). **8 Kerne**: Nach der dritten Kernteilung in der Basidie liegen acht haploide Kerne etwa in der Mitte der Basidie. Diese hat ausnahmsweise nur 2 Sterigmen. **Apophysen**: Die Sterigmen haben asymmetrische Apophysen (= junge Sporenblasen) gebildet; zwei der vier Sterigmen liegen ausserhalb der Abbildungsebene. Die acht Kerne haben sich nur schwach gefärbt. – **Sporen** sind meist zweikernig, DAPI - UV Fluoreszenz. Die beiden Kerne liegen dicht nebeneinander. Einige wenige einkernige und sehr wenige dreikernige Sporen kommen auch vor. Die abgebildete dreikernige Spore ist noch unreif und während der Präparation vom Sterigma getrennt worden.

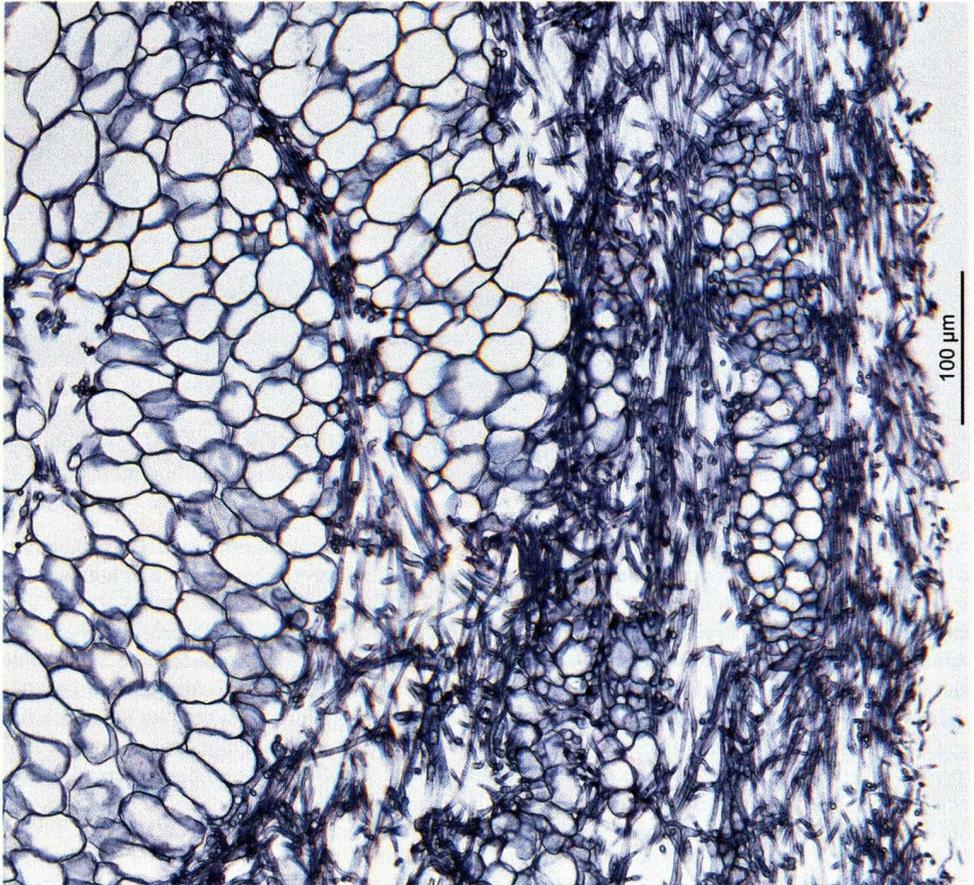
Der **Stiel** ist wie der Hut aus generativen Hyphen, Thrombopleren, Gloeopleren und Sphaerocystenkolonnen gebaut (Abb. 27,28), aber die Stielrinde (Stipitipellis) ist nicht gelatinös und enthält nur sehr wenige pigmentierte Hyphen. Die Stielbasis zeigt bisweilen ockerbraune Töne, die durch ein Pigment in den oberflächlichen Hyphen hervorgerufen werden (Abb. 29,30).



**Abb. 26:** Sterigma-Pfropf und welke Basidie. Ockertäubling, SDS-Kongorot.

### Allerlei Wissenswertes

Täublinge bilden **Mykorrhizen** mit verschiedenen Bäumen, so auch der Ockertäubling. Diese für den Pilz lebensnotwendige, enge anatomische und physiologische Verbindung seines Myceliums mit den Enden der Feinwurzeln eines Baumes besteht aus einem die Baumwurzel eng umkleidenden «**Mantel**», aus dem viele Hyphen nach innen auswachsen und sich zwischen den äusseren Zellen der Wurzel ausbreiten. Diese Hyphen bilden ein räumliches Netz um die äusseren Wurzelzellen, das nach seinem Entdecker **Hartigches Netz** genannt wird. Es sorgt für die nötigen

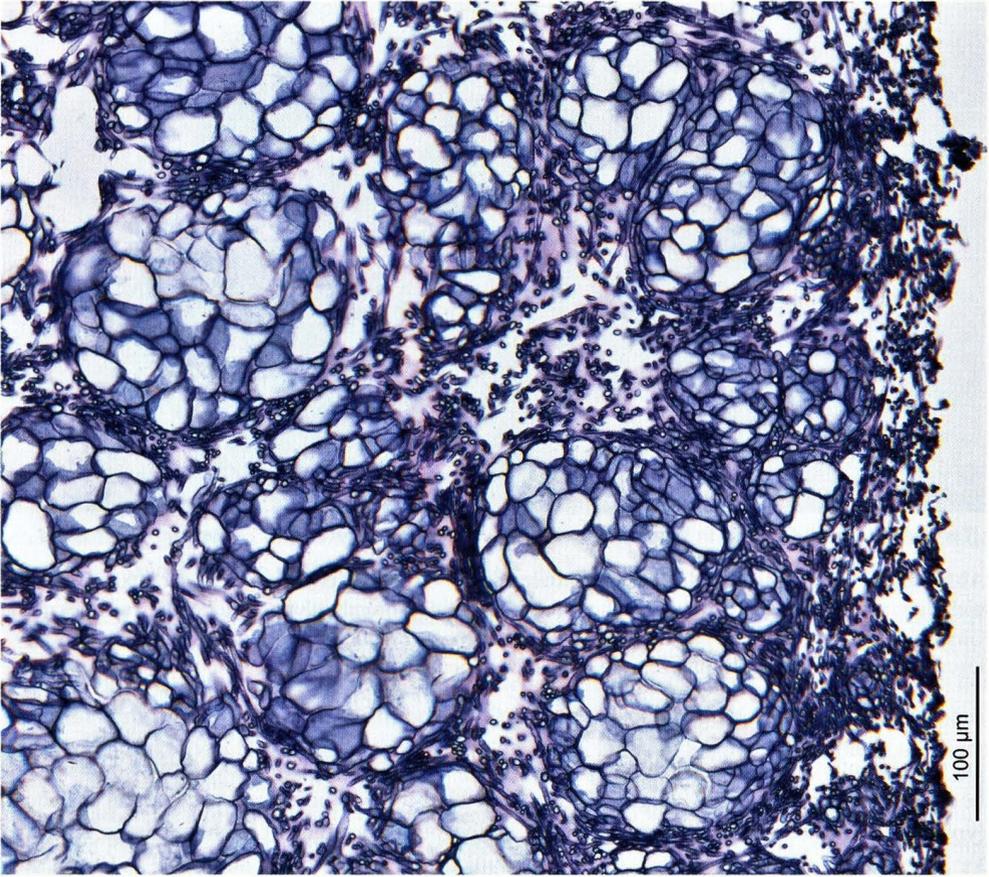


**Abb. 27:** Längsschnitt durch die Randzone des Stieles des Ockertäublings. Die Stielrinde (rechts) ist aus dünnen Hyphen locker geflochten und nicht gelatinös. Zwischen den Sphaerocystenkolonnen liegen viele dünne Hyphen. In diesem Bild können die Hyphenarten nicht erkannt werden. - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure.

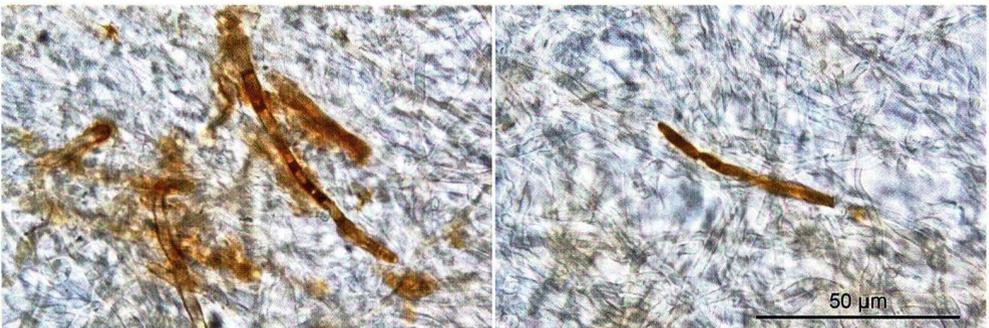
Kontakte zwischen Pilz und Baum und ermöglicht einen Stoffaustausch. So gebaute Mykorrhizen werden wegen des äusseren Mantels **Ektomykorrhizen** genannt.

Der Ockertäubling bildet mit mehreren Bäumen Ektomykorrhizen; die häufigsten sind die Weisstanne, Fichte, Föhre, Lärche, Buche, Hainbuche, Stieleiche und die Hängebirke. Die Form und die mikroskopischen Einzelheiten der Mykorrhiza sind von Baum zu Baum etwas verschieden, und die Farbe scheint vom Substrat (Erde) beeinflusst zu werden; aber im Grossen und Ganzen teilen all die verschiedenen Ektomykorrhizen des Ockertäublings einige charakteristische Eigenschaften. PILLUKAT & AGERER (1992) beschreiben und illustrieren die makroskopische und mikroskopische Morphologie der Mykorrhiza des Ockertäublings an der Weisstanne sehr ausführlich und besprechen die abweichenden Formen an den andern oben genannten Bäumen.

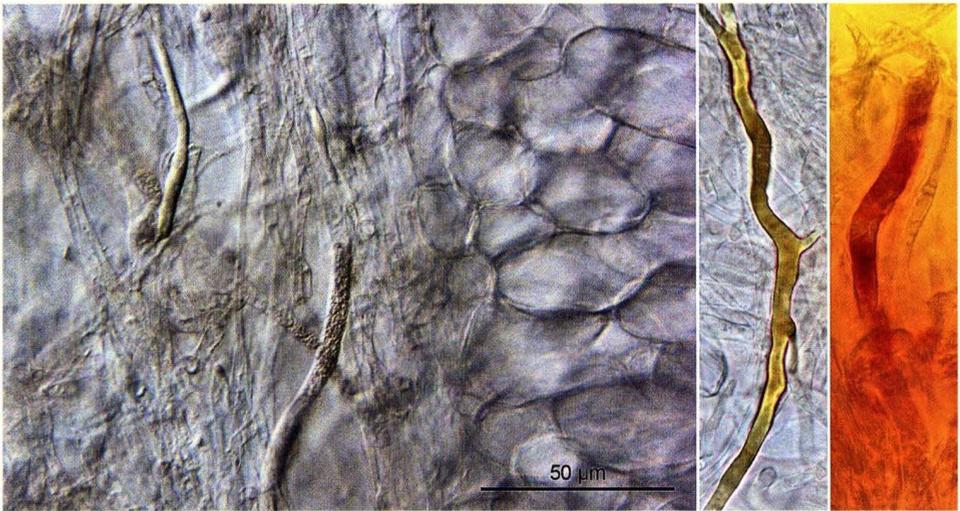
Nach PILLUKAT & AGERER (1992) sind die Mykorrhizen 5–24 mm lang und 0,2–1,3 mm dick; aber diese Dimensionen sind stark von der Baumart und vom Alter der Mykorrhizen abhängig. Sie



**Abb. 28:** Querschnitt durch die Randzone des Stieles des Ockertäublings; Stielrinde rechts. Die Sphaerocysten werden gegen die Stielrinde zu kleiner und die Kolonnen dünner. Die Hyphenarten können in diesem Bild nicht unterschieden werden. Die leicht rötlich gefärbten Zonen sind schwach gelatinös. – Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin - Kupfersulfat.



**Abb. 29:** Nur in der oft leicht ockerlichen Zone über der Stielbasis befinden sich einige pigmentierte Hyphen in der Stielrinde. – Quetschpräparat in Glycerin-Lauge.



**Tangentialer Handschnitt in Wasser, schiefe Beleuchtung, ungefärbt**

**Melzer**

**Baral**

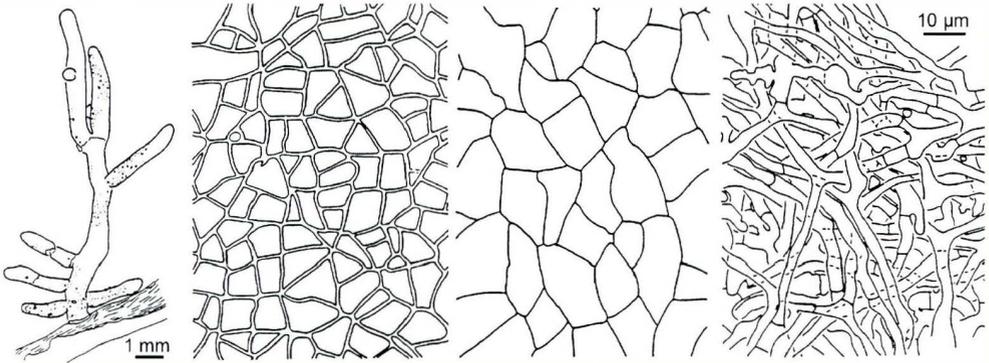
**Abb. 30: Die Hyphen des Stieles.** Im tangentialen Schnitt in Wasser erkennt man in der linken Bildhälfte viele leer erscheinende generative Hyphen, links oben eine Thromboplere, in der Mitte zwei gekreuzte Gloeopleren und rechts eine Kolonne von Sphaerocysten. – Thrombopleren erscheinen in Melzer's Jodlösung gelb. – Baral's Jodlösung zeigt in einigen wenigen Hyphen Glykogen an.

sind gelb bis orangebraun oder olivbraun mit einer weisslichen bis hellgelben Spitze. Die Oberfläche ist glatt, trägt aber einige wenige farblose bis gelbliche, kurze und kaum verzweigte, abstehende Hyphen und zeigt zuweilen zitronen- bis dunkelgelbe, punktförmige, oft leicht erhabene Wärzchen. Der **Mantel** ist nur 30–50 µm dick und besteht aus drei Schichten. Die äusserste, 5–10 µm dicke Schicht ist lückenlos pseudoparenchymatisch aus vieleckigen, flachen Zellen mit verdickter, gelber Wand gefügt. Darunter liegt eine 20–30 µm dicke, ebenfalls lückenlos pseudoparenchymatische Schicht aus eckigen aber weniger flachen Zellen mit dünner bis nur leicht verdickter, farbloser Wand; und die innerste Schicht misst 5–20 µm und ist aus dünnwandigen, verzweigten Hyphen locker geflochten. Das **Hartigsche Netz** dringt 2–4 Zellschichten tief in die Wurzelepidermis der Nadelhölzer, aber nur 1 bis 2 Zellschichten tief in die Wurzeln der Laubhölzer.

Da ich keine eigenen Bilder zur Mykorrhiza des Ockertäublings habe, erlaube ich mir, die von Angela Pillukat gemachten Zeichnungen hier zu gebrauchen (Abb. 31).

**Gast oder Parasit?** Dass Mykorrhizen nicht immer nur von einem einzigen Pilz gebildet werden, ist seit einiger Zeit bekannt (z.B. AGERER 1990). Die Mykorrhizen des Ockertäublings (und einiger anderer Täublinge) können vom Ascomyceten *Leucoscypha leucotricha* besiedelt werden, wodurch sie dicker und länger werden (BRAND 1991, 1992). Die ökologisch-physiologische Rolle dieses Zweitpilzes ist unbekannt, umso mehr, als *Leucoscypha* Fruchtkörper auf Erde oder faulender Laubstreu auftreten und als saprotroph gelten.

**Rhizomorphen** an der Stielbasis der Täublingen sind äusserst selten; aber an den Mykorrhizen treten sie gelegentlich, wenn auch immer noch selten, auf. «Rhizomorphen im eigentlichen Sinne wurden keine gefunden» schreiben PILLUKAT & AGERER (1992), die zahlreiche Mykorrhizen des



**Abb. 31:** Ektomykorrhiza des Ockertäublings an der Weisstanne (*Abies alba*); Habitus und die drei Schichten des Mantels. – Nach Angela Pillukat aus PILLUKAT & AGERER 1992, leicht verändert.

Ockertäublings untersucht; aber AGERER (1986) beschreibt kleine, gut entwickelte Rhizomorphen an einer Mykorrhiza dieses Pilzes. Diese sind einfach gebaute Hyphenbündel ohne Rinde und mit einer oder nur sehr wenigen Röhrenhyphen im Innern.

Die **Pigmente** des Ockertäublings – Der Farbstoff der gelben Flügel des Zitronenfalters wird Xanthopterin genannt, eine Wortzusammensetzung aus xanthos = gelb und pteron = Flügel (WIELAND & SCHÖPF 1925). In den folgenden Jahrzehnten wurde entdeckt, dass Pterinpigmente in der Natur weit verbreitet sind und bei Würmern, Insekten (z.B. auch die gelben Farben der Wespen), Wirbeltieren, Bakterien, Pilzen und Pflanzen vorkommen, aber am Wortstamm «-pter» ist in den meisten Fällen festgehalten worden. Pterinpigmente sind in verschiedenen Schattierungen gelb, rot oder blau, zeigen im UV-Licht eine starke Fluoreszenz und werden in mehrere Gruppen aufgeteilt. Die Pterinpigmente der Täublinge werden Russuapteridine oder auch Lumazine genannt. Chemisch verwandte und physiologisch wichtige Substanzen sind die Folsäure (Vitamin B11, gelb) und das ebenfalls gelbe Riboflavin (Vitamin B2). Die gelben Pigmente des Ockertäublings sind **Russuapteridingelb V** und **Riboflavin**. Die Huthäute von 6 kg frischen Ockertäublingen ergaben 7 mg Russuapteridingelb V, und 100 g getrocknete Ockertäublinge enthielten 6 mg Riboflavin (ITEN & al. 1984).

Ganz anders zusammengesetzt ist das gelbe Pigment der Aussenschicht der Mykorrhiza des Ockertäublings. Es färbt sich in 15%iger Kalilauge rot, so wie das auch die ockerliche Stielbasis der Basidiome tut (nur ganz frisches Material verwenden!). Das verantwortliche Pigment ist **Ochroleucin** (SONTAG & al. 2006), das sich auch «in Teilen der Huthaut» findet (BEENKEN 2004: 375). Man darf nicht den naheliegenden Fehler machen, die gelben Huthauptpigmente Ochroleucin nennen zu wollen.

**Was sagt die Molekular-taxonomie dazu?** – Wegen der heteromeren, aus Hyphen und Sphaerocysten aufgebauten Trama und dem Vorkommen von Gloeocystiden wurden die Täublinge und Milchlinge schon seit Beginn des 20. Jahrhunderts als besondere, abseits stehende Lamellenpilze aufgefasst. Neuere, auf DNA-Analysen basierende Untersuchungen haben diese Auffassung nicht nur bestätigt, sondern sie haben die Täublinge und Milchlinge als selbständige Gruppe ganz aus den eigentlichen Lamellenpilzen entfernt (MONCALVO & al. 2002, HIBBETT & BINDER 2002, HIBBETT & al. 2005).

Eine weitere, ebenfalls aus der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts stammende Idee wurde durch die Molekular-taxonomie glänzend bestätigt: eine ganze Reihe trüffelähnlicher, unterirdischer Gasteromyceten haben sich als nahe Verwandte der Täublinge und Milchlinge erwiesen. Vor der Zeit der DNA-Analysen stritten sich die Mykologen über den Sinn dieser Verwandtschaft: haben sich die Täublinge und Milchlinge aus versteckt lebenden Bauchpilzen entwickelt und sind ans Tageslicht getreten? Oder sind einige Täublinge und Milchlinge in den Untergrund gegangen? Die Morphologie alleine konnte diese Fragen nicht beantworten, aber die DNA-Analysen zeigten eindeutig, dass die betreffenden unterirdischen Bauchpilze moderne, von den Täublingen und Milchlingen stammende Pilze sind, die sich in den Boden zurückgezogen haben (HIBBETT & BINDER 2002, HIBBETT & al. 2005). Die betreffenden Bauchpilze sind aber so selten oder exotisch, dass sie hier nicht weiter behandelt werden (*Macowanites*, *Arcangeliella*, *Zelleromyces*, *Gymnomyces* usw.).



Abb. 32: Ein Parasit täuscht ein Velum universale vor.

**Ein Parasit täuscht ein Velum vor.** – Im Jahr 1951 beschrieb CERNOHOR-SKY *Russula adela*, ein Täubling mit vermeintlichem Velum universale, doch im Jahr 1963 vermuteten LOHWAG & RICEK, dass es sich bei diesem Velum um einen Parasiten handelt.

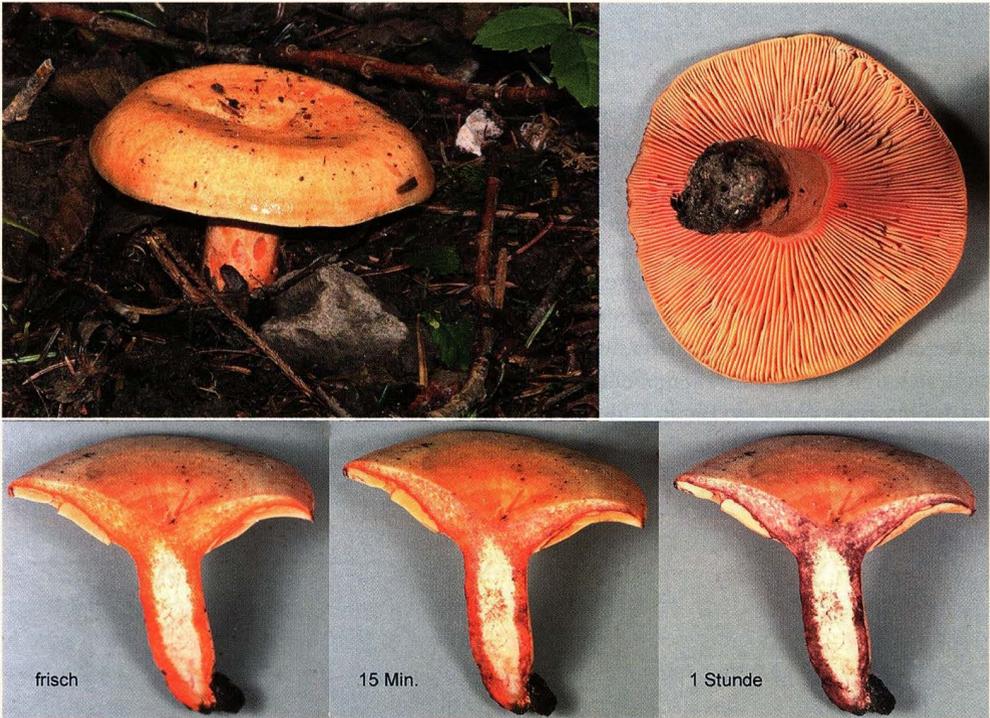
Im Schweizerischen Emmental ist ein solcher Parasit recht häufig und kommt meist auf *Russula ochroleuca* vor (Abb. 32), bisweilen aber auch auf andern Täublingen. Es ist ungewiss, welchen Täubling CERNOHOR-SKY vor sich

hatte; und die systematische Stellung des Parasiten liegt noch völlig im dunkeln. Man weiss auch nicht, ob es sich immer um den gleichen Parasiten handelt, oder ob da verschiedene Pilze im Spiel sind.

DNA-Analysen könnten da helfen.

## Ein Reizker: *Lactarius deterrimus* Gröger

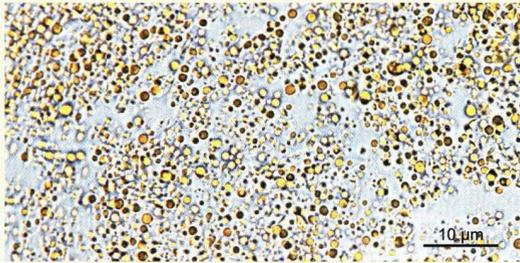
Reizker sind Milchlinge mit orange-rottem bis braunrotem Latex («Milch»), die aufgrund dieser Eigenschaft zur Sektion *Deliciosi* (auch *Dapetes* genannt) der Gattung *Lactarius* zusammengefasst werden. In Mitteleuropa werden heute 7 Arten unterschieden (HEILMANN-CLAUSEN, VERBEKEN & VESTERHOLT 2000; HORAK 2005), von denen der Fichtenreizker *Lactarius deterrimus* in Mitteleuropa wohl die häufigste ist. Obwohl hier in erster Linie der Fichtenreizker dargestellt ist, können die andern Reizker ebenso gut unsern Zwecken dienen.



**Abb. 33:** Der Fichtenreizker, *Lactarius deterrimus*, ist einer der häufigsten Reizker unserer Wälder. Verletzt «blutet» er mit einem orange-roten Latex, der aber nach etwa 1 Stunde einen trüb weinroten Ton annimmt. Man beachte, dass der Latex vor allem in der Stielrinde und über den Lamellen konzentriert ist.

Der **Latex** ist eine orange, trübe, dicke Flüssigkeit. Der ausgetretene Latex des Fichtenreizkers beginnt sich nach etwa 15–20 Minuten nach weinrot zu verfärben, während der Latex des echten Reizkers (*Lactarius deliciosus*) etwa zwei Stunden lang unverändert bleibt. Nach mehreren Stunden wird der Latex beider Arten graugrün. Der Latex des Fichtenreizkers ist mild aber schwach bitter. Das Mikroskop zeigt eine Aufschwemmung vieler verschieden grosser, gelb-orange gefärbter Tröpfchen (Abb. 34).

**Die Hyphen des Fichtenreizkers.** – Die Basidiome (Fruchtkörper) sind aus generativen Hyphen, Sekrethyphen und grossen «Sphaerocysten» aufgebaut (Abb. 35). Solchermassen zusam-



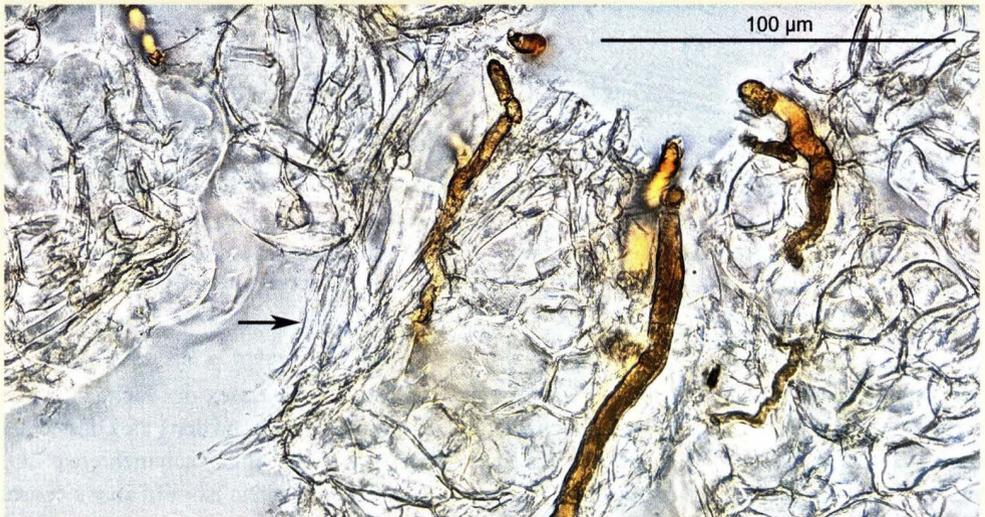
**Abb. 34:** Der Latex des Fichtentreizkers besteht aus einer Aufschwemmung kleinster, blass orange gefärbter Tröpfchen.

mengesetzte Geflechte werden **heteromer** genannt. Unter den Blätterpilzen kommen sie nur bei den Täublingen und Milchlingen vor.

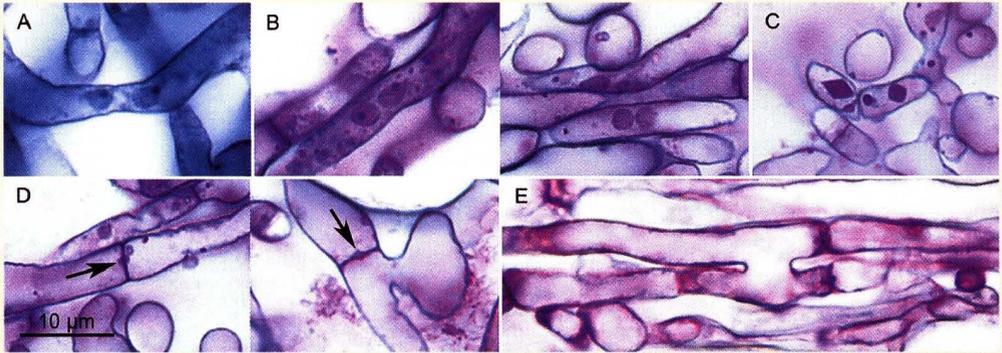
Die **generativen Hyphen** sind stark verzweigt und bilden ein lockeres dreidimensionales Netz. Sie sind paarkernig, enthalten hier und da einen oktaedrischen Proteinkristall und selten einige feine Körnchen eines Polysaccharides (wahrscheinlich ein Glycogen) und lassen bisweilen die Doliporus-Kappen erkennen

(Abb. 36). Schnallen fehlen an allen Septen. Hier und da findet man H-förmige Querverbindungen. Diese erhöhen die Festigkeit des Geflechtes, da sie verhindern, dass die verbundenen Hyphen aneinander vorbei gleiten.

Der Latex ist in speziellen **Sekrethyphen** enthalten, die **Laticiferen** genannt werden. Oft liest man auch Lactiferen, aber dieser Ausdruck sollte vermieden werden, denn er bedeutet «Milchmacher»; aber echte Milch haben nur Säugetiere. Die Laticiferen sind zwei- bis mehrkernig (Abb. 37E), und deshalb wird angenommen, dass es sich um lebende Hyphen handelt. Der Inhalt der Laticiferen, das **heteromorphe Deuteroplasma**, wird dunkelbraun in starker Schwefelsäure (konzentriert oder mindestens 70%ig; WEISS 1885; CLÉMENÇON 1994), braun in Goldchlorid, Kaliumpermanganat und Jodlösungen (Melzer, Baral, Chlorzinkjod; Abb. 37F), in Lösungen von Vanillin in Schwefelsäure («Sulfovanillin») blaugrau (Abb. 37B); aber es bleibt ungefärbt in Silberamin, Patent-



**Abb. 35:** Die drei Hyphenarten des Fichtentreizkers in einem Quetschpräparat. – Dünne generative Hyphen (Pfeil), dunkle Sekrethyphen (Laticiferen) und geballte Sphaerocysten, durch gegenseitigen Druck verformt. – Hutgeflecht, Trockenmaterial (verhindert das störende Ausfließen des Latex aus den Sekrethyphen), in Glycerin-Natronlauge aufgequollen und zwischen Objektträger und Deckglas gequetscht.

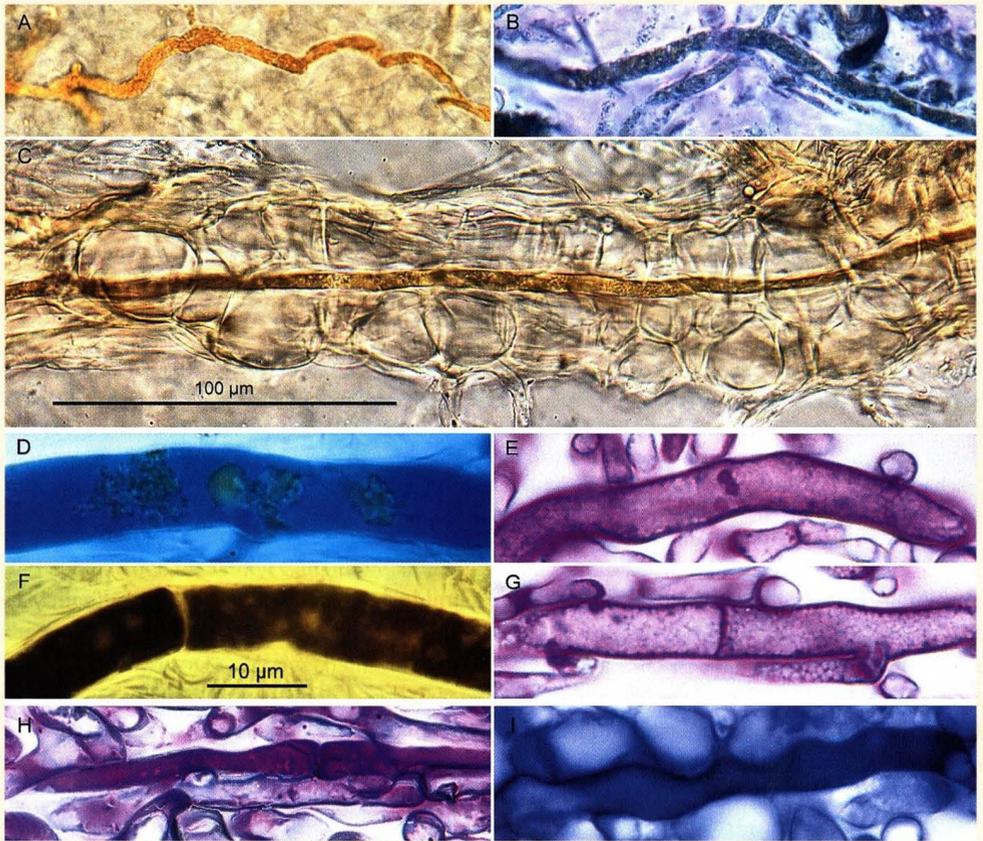


**Abb. 36:** Generative Hyphen des Fichtenreizkers. **A,B:** Kernpaare, Chromatin strukturlos homogen, Nukleoli dunkel. In B sind einige sehr kleine, dunkel gefärbte Glycogen-Körnchen sichtbar. **C:** Oktaedrische Proteinkristalle. **D:** Doliporus-Kappen (Pfeile). Der Doliporus selbst bleibt unsichtbar. **E:** H-förmige Querverbindungen erhöhen die mechanische Stabilität des Geflechtes. – Aldehyd-Fixierung, Mikrotomschnitte nach Einbettung in Methacrylat. A: Eisenchlorid-Haematoxylin. B-E: Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat; Proteine rot, Wände und Glycogen dunkelgrau bis schwarz.

blau V und Toluidinblau. Baumwollblau färbt den strukturlosen Hyphensaft der Laticiferen stark blau, lässt aber das gelbe Deuteroplasma ungefärbt (d.h. es bleibt gelb oder erscheint durch Farbüberlagerung grünlich; Abb. 37D). Laticiferen solchen Verhaltens werden «Deterrimus-Typ» genannt (CLÉMENÇON 1997). Es ist ein weit verbreiteter Irrtum, Laticiferen seien querwandlos, um das Ausfließen des Deuteroplasmas (des Latex) zu erleichtern. Zwar sind Querwände selten, besonders in älteren Fruchtkörpern, aber bei vielen Milchlingen können sie doch gefunden werden (Abb. 37F,G; CLÉMENÇON 1997: 81). Ob die Hyphenwand elastisch und durch den Innendruck der Laticifere gedehnt ist (z.B. WEISS 1885) sollte neu untersucht werden. Sekret-hyphen befinden sich oft in der Achse einer Sphaerocysten-Kolonie (Abb. 37C). **Homogenes Deuteroplasma** ist selten und auf kurze Hyphenabschnitte generativer Hyphen oder auch von Laticiferen beschränkt (Abb. 37H,I). Es gleicht stark dem Hypheninhalt der Thrombopleren und färbt sich auch stark mit Baumwollblau, aber es ist unbekannt, ob es flüssig oder gallertig ist, und deshalb sollte man die Bezeichnung Thrombopleren mit Vorbehalt auf diese Hyphenabschnitte des Fichtenreizkers anwenden. Bei anderen Milchlingen mag das vielleicht anders sein (BASSO 1999: 42).

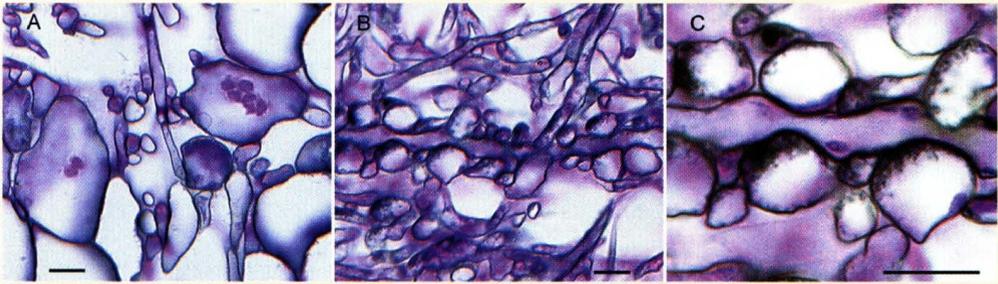
Die **Sphaerocysten** bilden eng zu säulenartigen Komplexen zusammengedrückte Kolonnen in deren Achsen meist eine Hyphe liegt (Abb. 37C, 39). Diese zentrale Hyphe ist oft eine Sekret-hyphe, aber in manchen Kolonnen befindet sich eine leere Zentralhyphe. Durch gegenseitigen Druck werden die Sphaerocysten verformt und meist auch abgeflacht, so dass sie allermeist nicht kugelig sind, wie deren Bezeichnung vermuten lässt. Die Sphaerocysten-Komplexe werden bisweilen Sphaerocystennester genannt. Beim Fichtenreizker finden sich gut ausgebildete Sphaerocysten-Kolonnen mit grossen Sphaerocysten nur in der Huttrama und im Stielgeflecht. Die grossen Sphaerocysten des Hutes und des Stieles sind mehrkernig (Abb. 38A). In der Lamellentrama befinden sich lange, dünne Kolonnen kleiner Sphaerocysten, die sich um eine zentrale Hyphe scharen. Sie enthalten bisweilen Glykogen (Abb. 38B,C).

Die **Huthaut** des Fichtenreizkers ist eine Ixocutis. Sie ist etwa 100–200 µm dick und gelatinös, der Hut bei feuchtem Wetter deshalb schmierig. Die gelatinöse Masse ist oben weniger konzentriert und dünnflüssiger als in den tieferen Schichten, die mit Tannin-Eisenchlorid stärker und mit Hä-

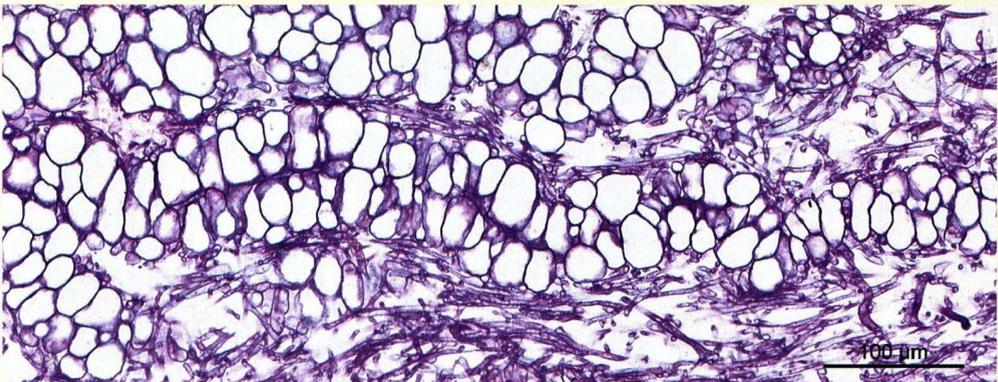


**Abb. 37:** Sekrethyphen des Fichtenreizkers – **A - G:** Laticiferen mit heterogenem Deuteroplasma: **A:** In Milchsäure bleiben Form und Farbe erhalten. **B:** In Sulfovanillin wird das Deuteroplasma bläulich grau. **C:** Eine Sekrethyphe in der Achse einer Sphaerocysten-Kolonie. In Glycerin-Natronlauge leicht gequetschtes Trockenmaterial. **D:** Baumwollblau färbt den Hyphensaft blau, lässt aber die festeren Bestandteile des Deuteroplasmas ungefärbt, das durch Farbüberlagerung leicht grünlich erscheint. **E:** Ein Kernpaar. **F:** In Melzer's Jodlösung wird das Deuteroplasma dunkelbraun. Die Hyphenwand und die Septe bleiben ungefärbt. **G:** Septe sind in den Laticiferen spärlich vorhanden. Man beachte auch die Verzweigung der Laticifere. – **H,I:** Sekrethyphen mit homogenem Deuteroplasma. **H:** Das homogene Deuteroplasma weist einige kleine Einschlüsse auf. Die Hyphe ist septiert. **I:** Eine Sekrethyphe mit homogenem Deuteroplasma in der Achse einer Sphaerocysten-Kolonie. – E,G,H,I: Mikrotomschnitte nach Aldehydfixierung und Einbettung in Methacrylat. E,G,H Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat; Proteine und homogenes Deuteroplasma rot, Wände dunkel grau. I: Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.

matoxylin-Phosphormolybdänsäure blauer angefärbt werden (Abb. 40). Die Hyphen der Huthaut sind zylindrisch und dünnwandig. Sie tragen keine Schnallen, und die Hyphenzellen sind meist zweikernig. Die Hyphen sind in der gelatinösen Grundmasse ungleich verteilt; von aussen nach innen nimmt ihre Häufigkeit zu. Viele Hyphen verlaufen etwa parallel zur Hutoberfläche, allerdings oft mit grossen Abweichungen, besonders in den mittleren und äusseren Zonen der Ixocutis. Sie sind meist nicht radial ausgerichtet, obwohl stellenweise in den tieferen Schichten mehr oder we-



**Abb. 38:** Sphaerocysten des Fichtenreizkers. **A:** Grosse, vielkernige, stark verformte Sphaerocysten aus der Huttrama. Da die Kerne knapp unter der Zellwand liegen, sind in der linken Zelle nur zwei Kerne erfasst worden. **B:** Kleine, nur wenig verformte Sphaerocysten aus der Lamellentrama, um eine dicke Zentralhyph geschart. Man beachte, dass die Bilder A und B gleich stark vergrössert sind. **C:** Ausschnitt aus dem Bild B, die dunkel angefärbten Glycogen-Ablagerungen zeigend. – Die Massstäbe zeigen je 10 µm. – Mikrotomschnitte, Aldehyd-Fixierung, Einbettung in Methacrylat. Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat; Proteine und Kerne rot, Wände und Glycogen dunkelgrau bis schwarz.

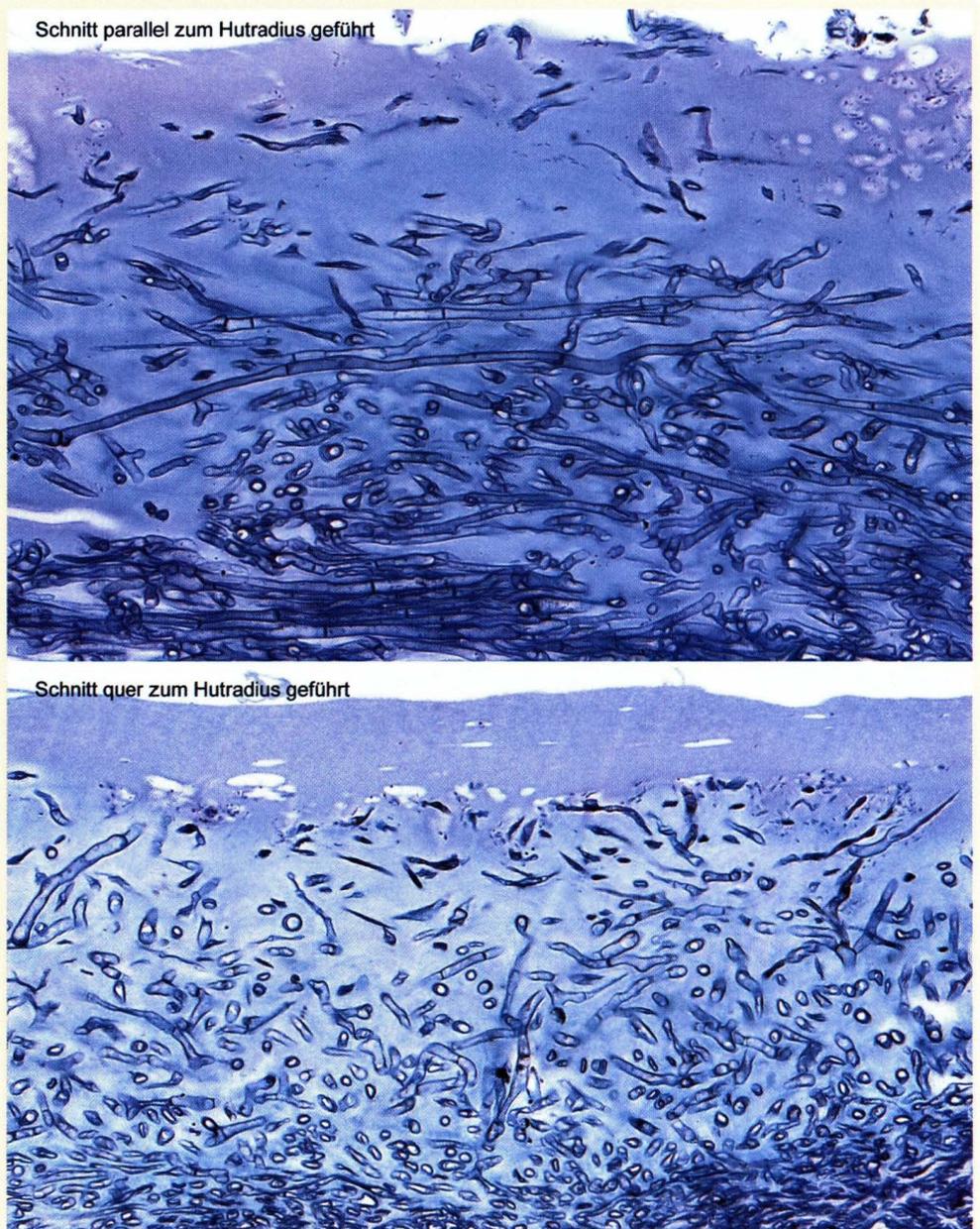


**Abb. 39:** Eine lange Kolonne grosser, verformter Sphaerocysten im Hutgeflecht über den Lamellen, parallel zum Hutradius geschnitten. Die Kolonne und die umliegenden generativen Hyphen sind ungefähr radial ausgerichtet. – Mikrotomschnitt, Aldehyd-Fixierung, Einbettung in Methacrylat. Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat; Proteine rot, Wände dunkelgrau bis schwarz.

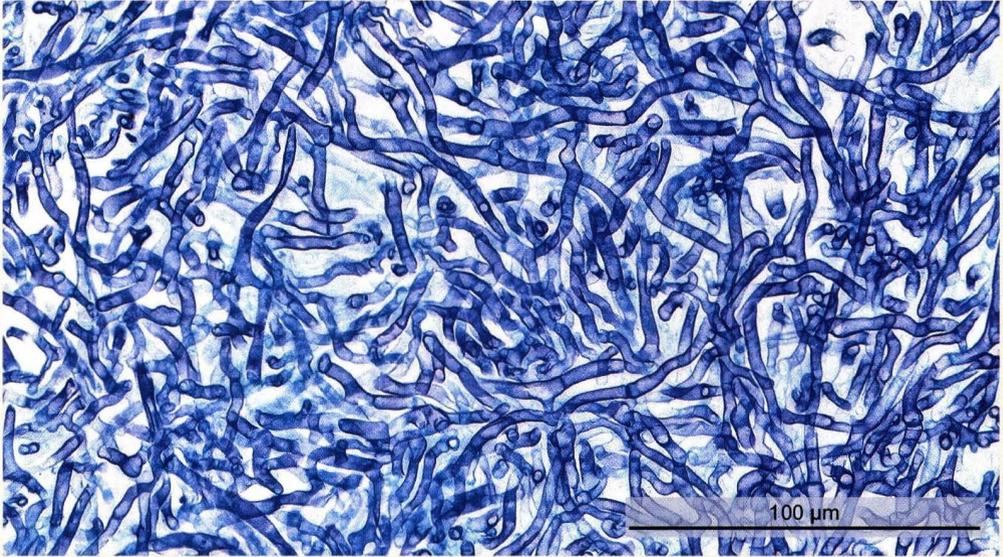
niger parallele Hyphen radial laufen. In der äusseren Schicht sind viele Hyphen zusammengefallen. In der Ixocutis kommen weder Sekrethyphen, noch Sphaerocysten oder Cystiden vor.

Das **Hutgeflecht**, das «Fleisch» des Hutes, ist locker gebaut und weist Hohlräume und «nekrotische Zonen» auf (Abb. 42,43). Die Hyphen und Sphaerocysten-Kolonnen verlaufen leicht gewunden, sind aber nicht verflochten. Nur über den Lamellen nehmen sie eine stärker radiale Ausrichtung an (Abb. 39, 43). Mit Ausnahme der grossen Höhlen ist das Geflecht ein wenig gelatinös, was aber nur nach Anfärbung sichtbar wird (Abb. 44).

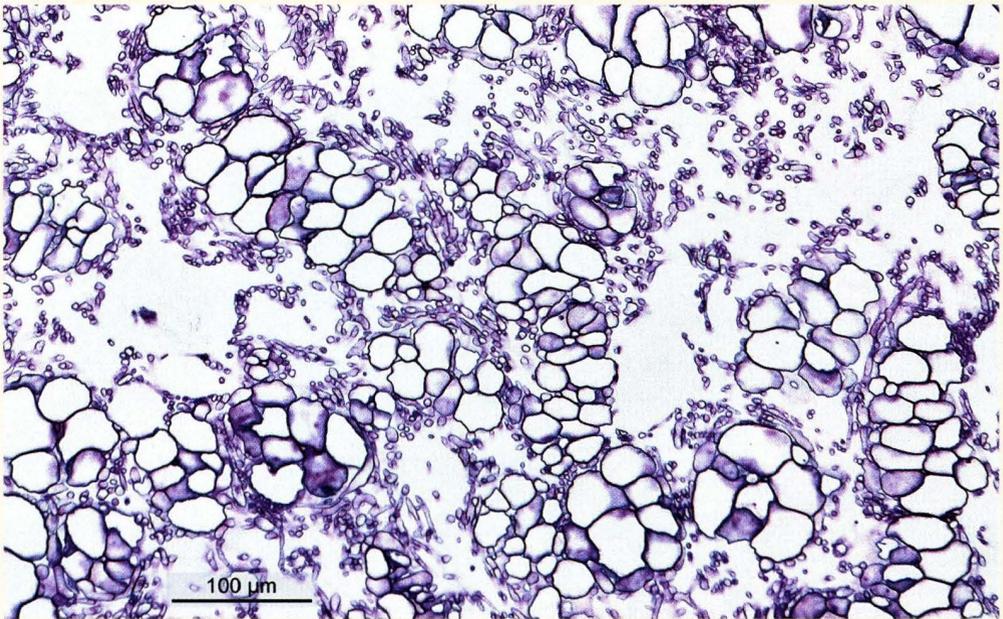
Die **Stielrinde** ist etwa 40–60 µm dick, stark gelatinös und aus dünnen geliferen Hyphen aufgebaut. Das **Stielgeflecht** ist ähnlich gebaut wie das Hutgeflecht. Es weist wie dieses grosse Hohlräume auf und ist ebenfalls leicht gelatinös. Die generativen Hyphen und die Sphaerocysten-



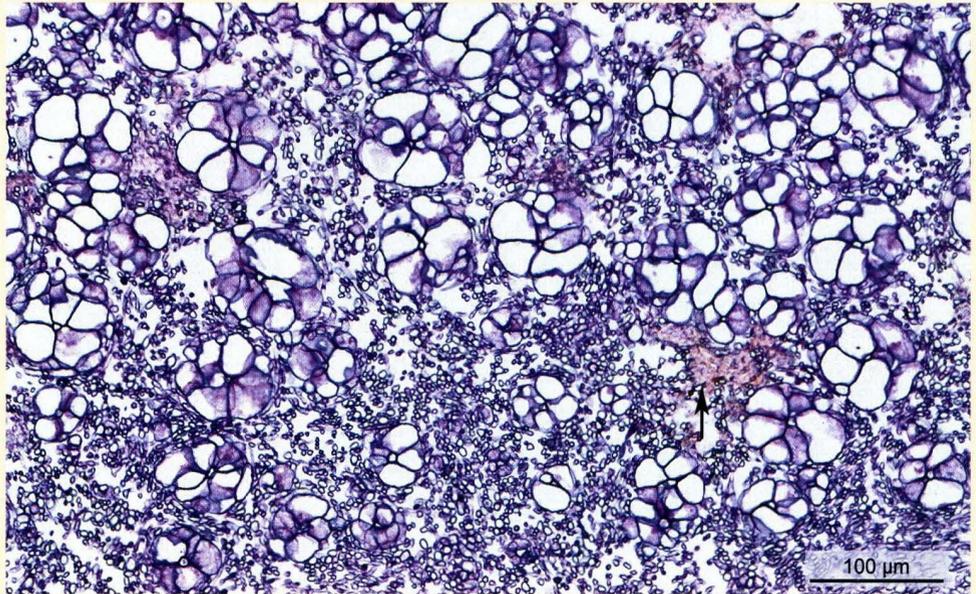
**Abb. 40:** Die Ixocutis des Fichtenreizers ist etwa 100 bis 200  $\mu\text{m}$  dick. In den oberen Bereichen sind die Hyphen sehr locker gepackt und öfters auch kollabiert. In den tiefsten Zonen der Huthaut verlaufen sie oft mehr oder weniger parallel zum Hutradius. Die gelatinöse Masse der äusseren Zone erscheint in einem etwas anderen Farbton, was auf ein weniger konzentriertes oder leicht anders zusammengesetztes Gel hindeutet. In beiden Bildern sind rechts oben einige Bakterienkolonien sichtbar. – Mikrotomschnitte nach Aldehyd-Fixierung und Einbettung in Methacrylat. Die Sequenz Haematoxylin - Phosphormolybdän-säure - Hämatoxylin färbt nur die Hyphenwände und die gelatinöse Masse.



**Abb. 41:** Flächenschnitt (parallel zur Hutoberfläche) in etwa halber Dicke der Ixocutis des Fichtenreizkers. In dieser Zone sind die Hyphen locker wirr angeordnet. Der Klarheit halber wurde die gelatinöse Masse nicht angefärbt; Wände und Hypheninhalt blau. – Mikrotomschnitt 7 µm, mit Toluidinblau gefärbt.



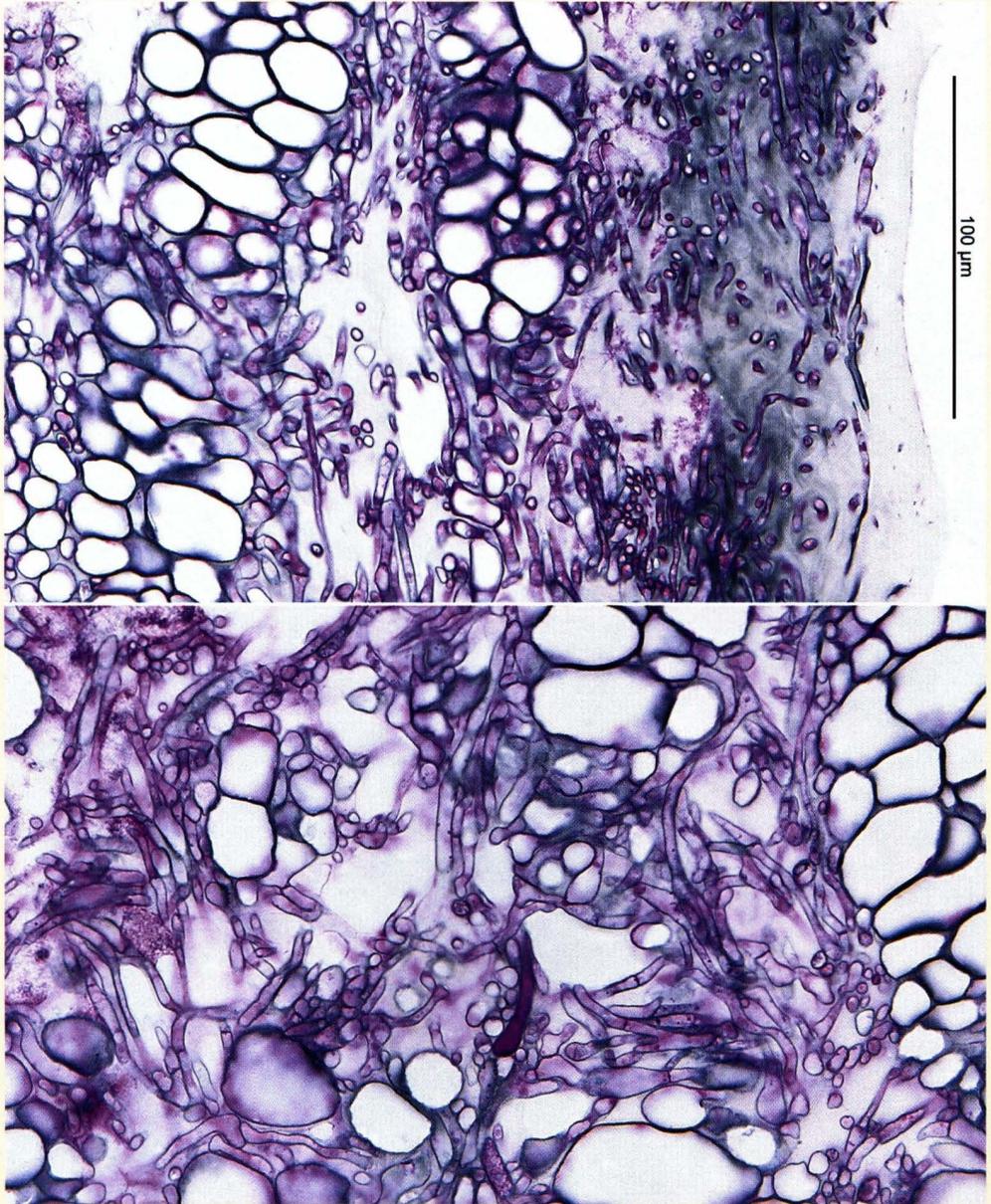
**Abb. 42:** Schnitt durch die Huttrama, quer zum Hutradius, etwa halbwegs zwischen der Huthaut und den Lamellen. Die Trama ist auffallend stark gelockert, und die Hyphen und Sphaerocysten-Kolonnen sind sehr oft nicht radial ausgerichtet. – Mikrotomschnitt, mit Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat gefärbt.



**Abb. 43:** Schnitt durch die Huttrama, quer zum Hutradius, knapp über den Lamellen. Die Trama ist viel dichter als weiter oben im Hut (vgl. Abb. 42), und die Hyphen und Sphaerocysten-Kolonnen sind meist radial ausgerichtet, daher im Bild quer geschnitten. Der **Pfeil** zeigt eine leicht anders gefärbte «nekrotische Zone» (vgl. Abb. 56). – Mikrotomschnitt, mit Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat gefärbt.



**Abb. 44:** Obschon das Hutgeflecht des Fichtenreizkers makroskopisch nicht gelatinös erscheint, lässt sich mit einer geeigneten Färbung eine leichte Verschleimung feststellen. Die lilarote Färbung zeigt, dass die Hyphen in einer dünnen gelatinösen Masse eingebettet sind. Die leeren Höhlen und die Sphaerocysten kontrastieren stark mit der Hintergrundfärbung. – Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin.



**Abb. 45:** Längsschnitte durch den Stiel des Fichtenreizkers. Oben: Unter einer dünnen, gelatinösen Rinde sind die Hyphen und Sphaerocysten-Kolonnen etwas stärker vertikal ausgerichtet als in der Mitte der Stieltrama (unteres Bild). Das Hyphensegment mit stark rot gefärbtem, homogenem Deuteroplasma unter der Mitte des unteren Bildes ist vielleicht eine Thrombopore. – Mikrotomschnitt, Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat. Die Skala gilt für beide Bilder.

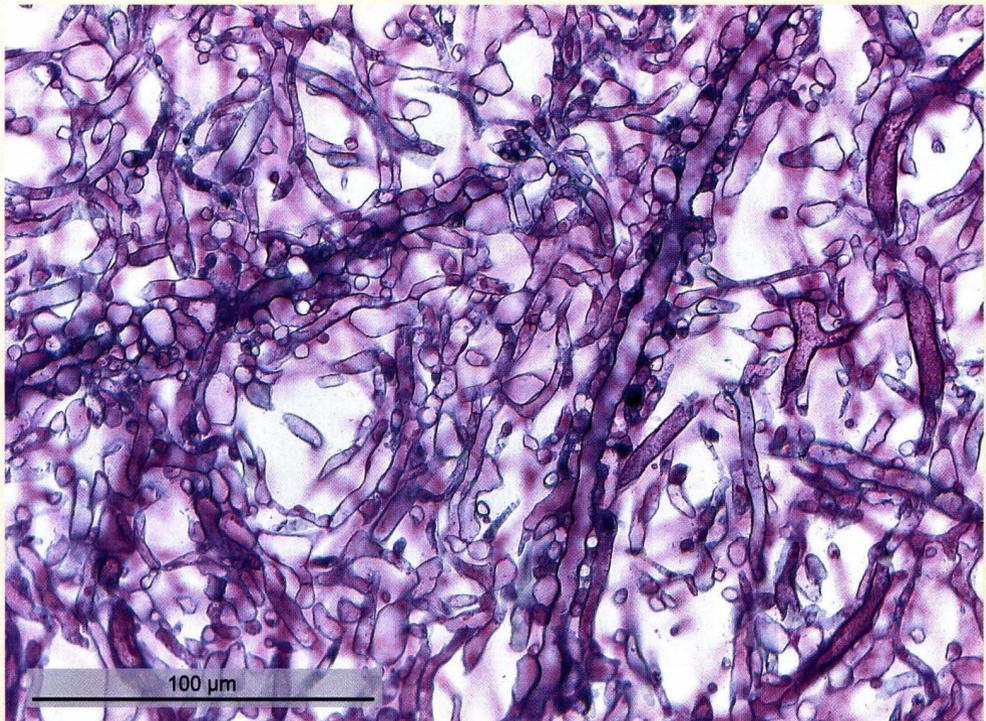


**Abb. 46:** Die Lamellentrama des Fichtenreizkers ist locker verwoben, ohne gut ausgebildetes Subhymenium. Die waagrecht Pfeile zeigen auf Laticiferen (die obere quer geschnitten), die senkrechten Pfeile auf quer geschnittene Kolonnen kleiner Sphaerocysten. Die schwarzen Flecken rechts neben der längs geschnittenen Laticifere sind Glycogen. Bei Cy sieht man eine schlanke, spitze Cystide. – Mikrotomschnitt, quer zum Hutradius geführt, gefärbt mit der Sequenz Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.

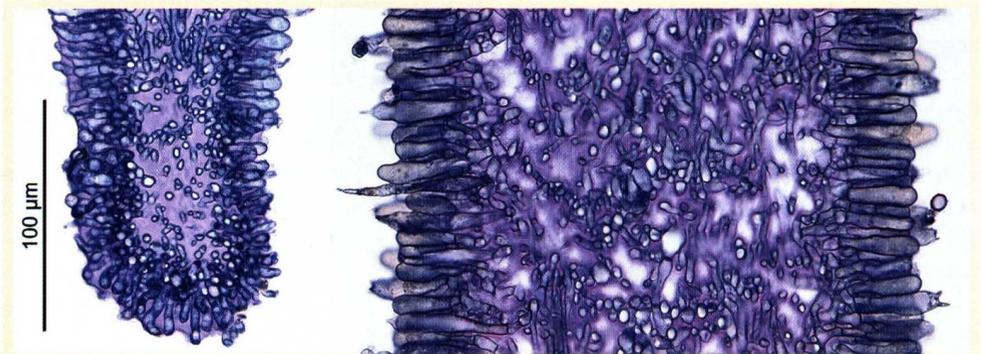
Kolonnen laufen in allen Richtungen, wenn auch die Vertikale etwas bevorzugt ist, vor allem unter der Rinde. Sogar «nekrotische Zonen» kommen im Stiel vor.

Die **Lamellentrama** der Milchlinge wird von SINGER (1986: 829) als «subregulär bis subirregulär und mit Laticiferen untermischt, und in sehr wenigen Fällen auch mit Sphaerocysten» angegeben. In der Lamellentrama des Fichtenreizkers sind die generativen Hyphen locker verwoben und das Subhymenium ist nur schwach ausgebildet. Laticiferen sind häufig und oft von zahlreichen Sphaerocysten umgeben, die aber alle klein bleiben. Entgegen SINGER's Aussage sind Sphaerocysten bei manchen Milchlingen recht häufig (HEILMANN-CLAUSEN, VERBEKEN & VESTERHOLT, 2000; und eigene, unveröffentlichte Beobachtungen).

Die Hyphen der Lamellentrama sind von einer Schleimhülle umgeben, die stellenweise so dick wird, dass eine zusammenhängende Masse entsteht (Abb. 48). Diese weist dort Lücken auf, wo die Hyphen weit auseinander stehen, aber in der Lamellenschneide findet man keine Löcher. In der Lamellenschneide verlaufen die Hyphen parallel zur Schneide, wie das bei vielen andern Lamellenpilzen auch der Fall ist.



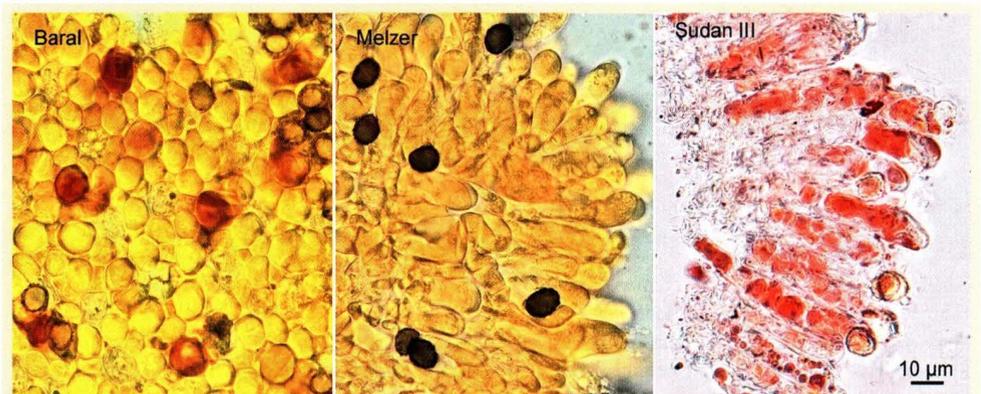
**Abb. 47:** Ein parallel zu den Hymenien (eigentlich: parallel zur Mittelebene zwischen den Hymenien) geführter Schnitt durch die Lamellentrama des Fichtenreizkers zeigt die locker verwobenen generativen Hyphen, einige schräge nach unten-links verlaufende Hyphen (Laticiferen?) von denen zwei von kleinen Sphaerocysten umgeben sind. In einigen Zellen ist Glycogen schwarz angefärbt worden. Der Hypheninhalt der beiden von Sphaerocysten umgebenen Hyphen ist nicht angefärbt worden, im Gegensatz zur Laticifere rechts im Bild, die aber nur abschnittsweise sichtbar ist. – Mikrotomschnitt, gefärbt mit der Sequenz Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.



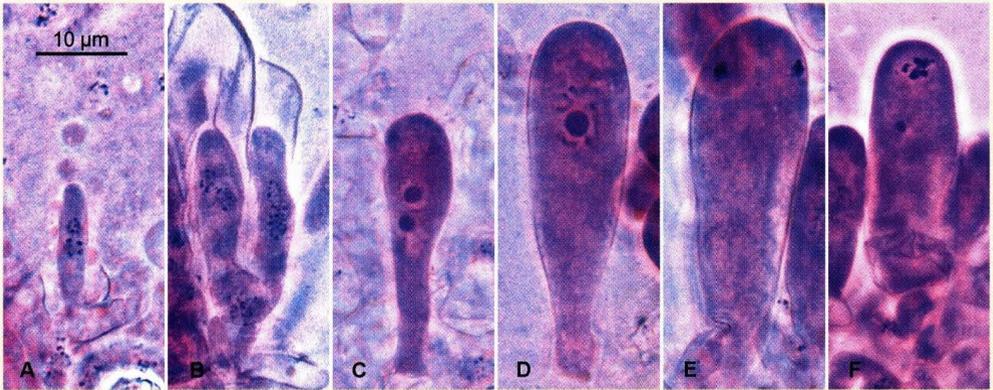
**Abb. 48:** Die schleimig-gelatinöse Masse in der Lamellentrama des Fichtenreizers ist in der Lamellenmitte löcherig, in der Schneide hingegen zusammenhängend. Beide Bilder in gleicher Vergrößerung. Man beachte auch, dass die kleinen Zellen der Schneide (die Paracystiden) auch aussen von Schleim bedeckt sind. – Mikrotomschnitt quer zum Hutradius geführt, mit der Sequenz Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin gefärbt.

Die **Basidien** des Fichtenreizers tragen, wie die aller Milchlinge, keine Schnallen an ihrer Basis. Sie wurzeln verschieden tief in der Lamellentrama (Abb. 46,48) und sind meist viersporig. Sie sind reich an Lipiden und einige enthalten Glycogen (Abb. 49).

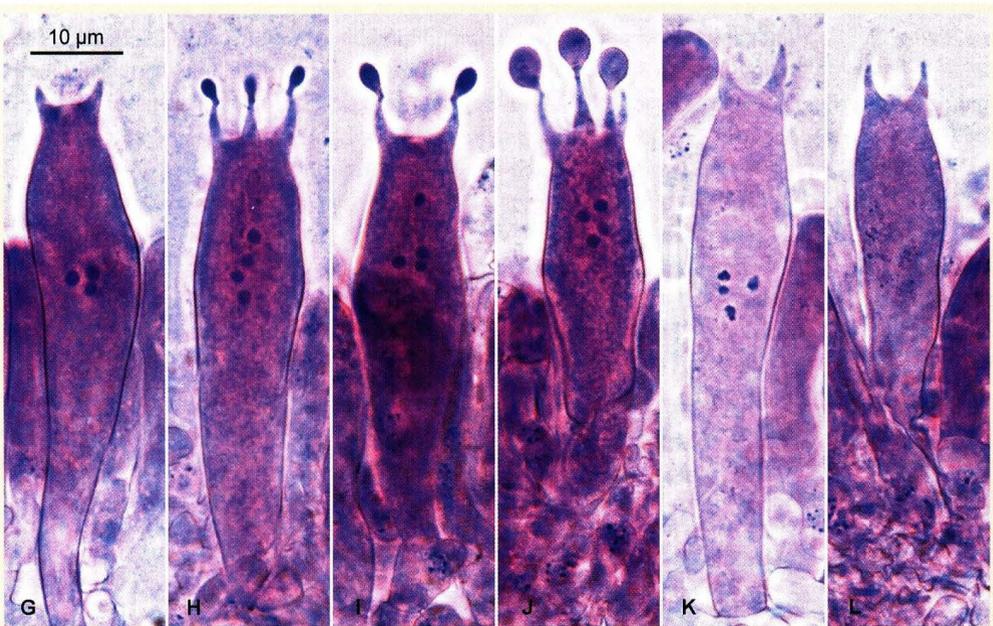
Die **Entwicklung der Basidien** folgt dem allgemeinen Schema: Kernverschmelzung in der jungen Basidie, Reduktionsteilung der Kerne mit anschließender dritter Kernteilung, Kernwanderung in der Basidie und durch das Sterigma in die Sporenanlagen, aber einige Einzelheiten sind noch unbekannt. Der Ort der dritten Kernteilung ist nicht klar ersichtlich: Entweder findet sie in der Basidie statt, und es wandert dann je ein Kern in die jungen Sporen, so dass vier Kerne in der Basidie zurück bleiben, oder die dritte Kernteilung findet in den jungen Sporen statt, wonach dann aus jeder Spore ein Kern zurück in die Basidie wandert. Meine Beobachtungen deuten auf die Möglichkeit, dass sich die vier aus der zweiten Teilung hervorgegangenen Kern in der Basidie



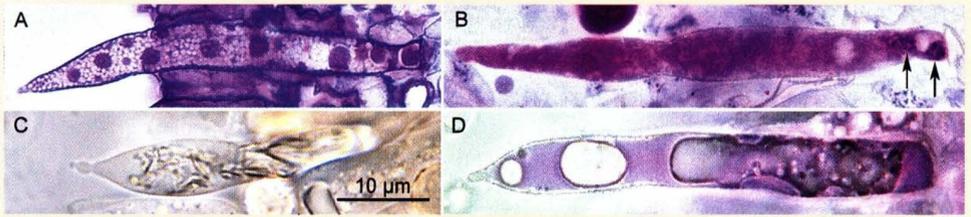
**Abb. 49:** Glycogen in den Basidien wird durch die rotbraune Färbung mit Baral's Jodlösung angezeigt, aber nicht mit Melzer's Jodlösung. Lipide färben sich rot mit Sudan III.



**Abb. 50 A-F:** Erste Stufen der Basidienentwicklung. **A,B:** junge, zweikernige Basidiolen; Kerne granulär; **C:** Ältere, zweikernige Basidiolen mit grossen Nukleolen; der helle Hof um die Nukleolen entsprechen dem ganzen Kern; **D:** Diploide Basidie, Prophase der ersten Kernteilung. Kern mit grossem, zentralen Nukleolus und einigen peripheren Chromosomen; **E:** Ende der ersten Kernteilung. Die Teilung verlief quer zur Achse der Basidie (Chiasibasidie); **F:** Die beiden zweiten Kernteilungen liegen ebenfalls im Basidiumscheitel und sind quer zur Basidien-Achse orientiert.



**Abb. 50 G-L:** Spätere Stadien der Basidienentwicklung. **G:** Die vier Kerne sind in den Bauch der Basidie gewandert (nur drei Kerne sichtbar), und die Sterigmen sprossen am Basidiumscheitel (nur zwei sichtbar, die beiden andern liegen ausserhalb der Abbildungsebene); **H:** Die voll ausgebildeten Sterigmen sprossen mit asymmetrischen Apophysen. Die vier Kerne liegen immer noch im Bauch der Basidie, haben aber ihre Wanderung zum Scheitel begonnen; **I:** Die Apophysen sind gewachsen, die Kerne wandern zum Basidiumscheitel; **J:** In der mittleren Sporenanlage ist ein Kern sichtbar, aber im Basidienbauch liegen immer noch vier Kerne; **K,L:** Zwei tote Basidien mit je vier verkümmerten, sich auflösenden Kernen. – Der Ort der dritten Kernteilung ist nicht klar ersichtlich: siehe Diskussion im Text.



**Abb. 51:** Gloeocystiden («Macrocytisten») des Fichtenreizkers. **A:** Im Mikrotomschnitt nach Einbettung in Methacrylat erscheint das Deuteroplasma stark verändert. In einer fein wabigen Grundstruktur haben sich intensiv färbare Kugeln gebildet (Artefakt, Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Haematoxylin - Kupfersulfat). **B:** Die Kerne befinden sich im basalen Teil der Cystide (Eisen - Karminessigsäure). **C:** Tote Cystide in Glycerinlauge. **D:** In Sulfovanillin wird der Zellsaft rot, das Deuteroplasma blass grau und stark verformt.

asynchron teilen (so dass kurzzeitig fünfkernige Basidien entstehen können), worauf der neue Kern jeweils sofort in eine Sporenanlage wandert.

Die **Cystiden** der Milchlinge sind endo-sekretorisch und reichern ein tropfig-körniges Deuteroplasma an, das mit Lösungen von Aldehyden in Schwefelsäure (z.B. Vanillin in 70%iger Schwefelsäure) eine schwach grau-blaue Farbreaktion gibt, ähnlich wie der Inhalt der Laticiferen. Diese Reaktion tritt nur bei frischem Material und auch da nicht bei allen Cystiden auf, bei Trockenmaterial versagt sie. Der Saft in dem die Teilchen des Deuteroplasmas aufgeschwemmt sind, wird mit diesem Reagens rot gefärbt. Das ist eine Reaktion der Proteine und kann auch in den Basidien gesehen werden. Diese Cystiden wurzeln in der Lamellentrama und zeigen an ihrer Basis meist 2 Kerne. Das Zipfelchen an der Spitze wird **Schizopapille** genannt. Diese Cystiden werden allgemein **Macrocytisten** genannt, doch ist diese Bezeichnung nicht problemlos, da sie von verschiedenen Mykologen falsch angewendet wurde (Besprechung bei CLÉMENÇON 1997: 526-530; 2004: 200). Die Macrocytisten sind echte **Gloeocystiden**, und eine eigene Bezeichnung ist kaum gerechtfertigt.

**Pseudocystiden** sind stumpf abgerundete Laticiferen, die in das Hymenium eindringen und die Basidien nur wenig überragen. Ihr Deuteroplasma verändert sich sehr stark beim Trocknen und sieht dann in Laugen dem Inhalt der Thrombopleren täuschend ähnlich (Abb. 52).

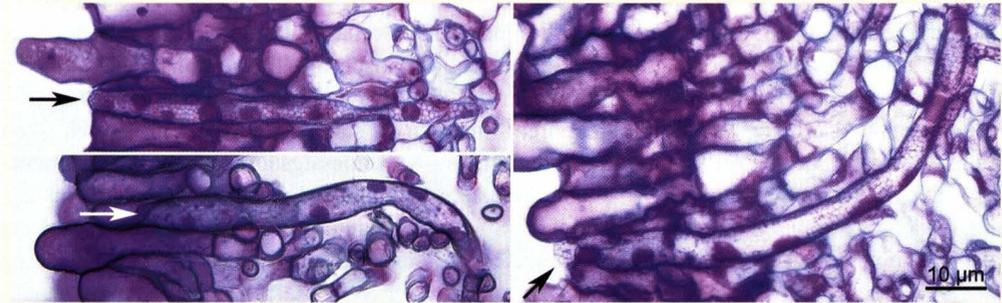
Da Laticiferen nur wenige Septen haben, wird oft angenommen, eine Pseudocystide hätte keine basale Septe (z.B. HEILMANN-CLAUSEN, VERBEKEN & VESTERHOLT 2000: 19) und könne so von der Gloeocystide unterschieden werden, die an ihrer Basis stets eine Septe zeigt. Dieses Kriterium ist aber unsicher, da viele Milchlinge, unter anderem auch der Fichtenreizker, sehr wohl septierte Laticiferen haben.

Beim Fichtenreizker sind die Pseudocystiden im Lamellengrund zwischen zwei Lamellen besonders häufig.

**Paracystiden** sind kleine, keulige oder verbogene Zellen der Lamellenschneide, die sich nicht zu Basidien entwickeln (Abb. 48,54). Eine dünne Schleimschicht überzieht die Paracystiden (Abb. 54 links im linken Bild), aber es ist



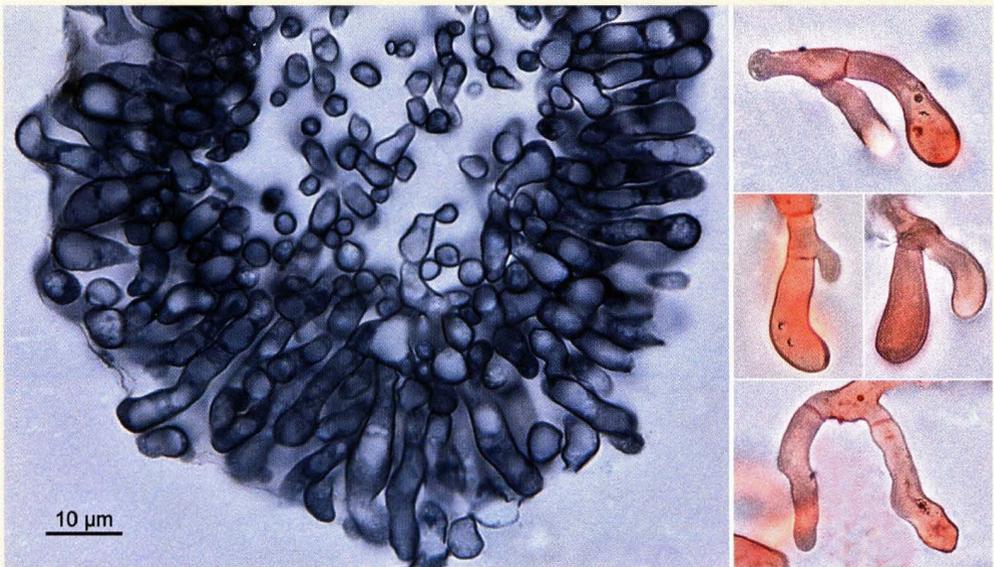
**Abb. 52:** Eine Pseudocystide mit stark verändertem, den Thrombopleren ähnlichen Deuteroplasma. Trockenmaterial in Glycerinlauge aufgeweicht.



**Abb. 53:** Pseudocystiden (Pfeile) in Mikrotomschnitten von fixiertem und in Methacrylat eingebettetem Material. Die Scheitel sind abgerundet und überragen die Basidien nicht oder nur wenig. Das Deuteroplasma ist stark verändert worden. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.

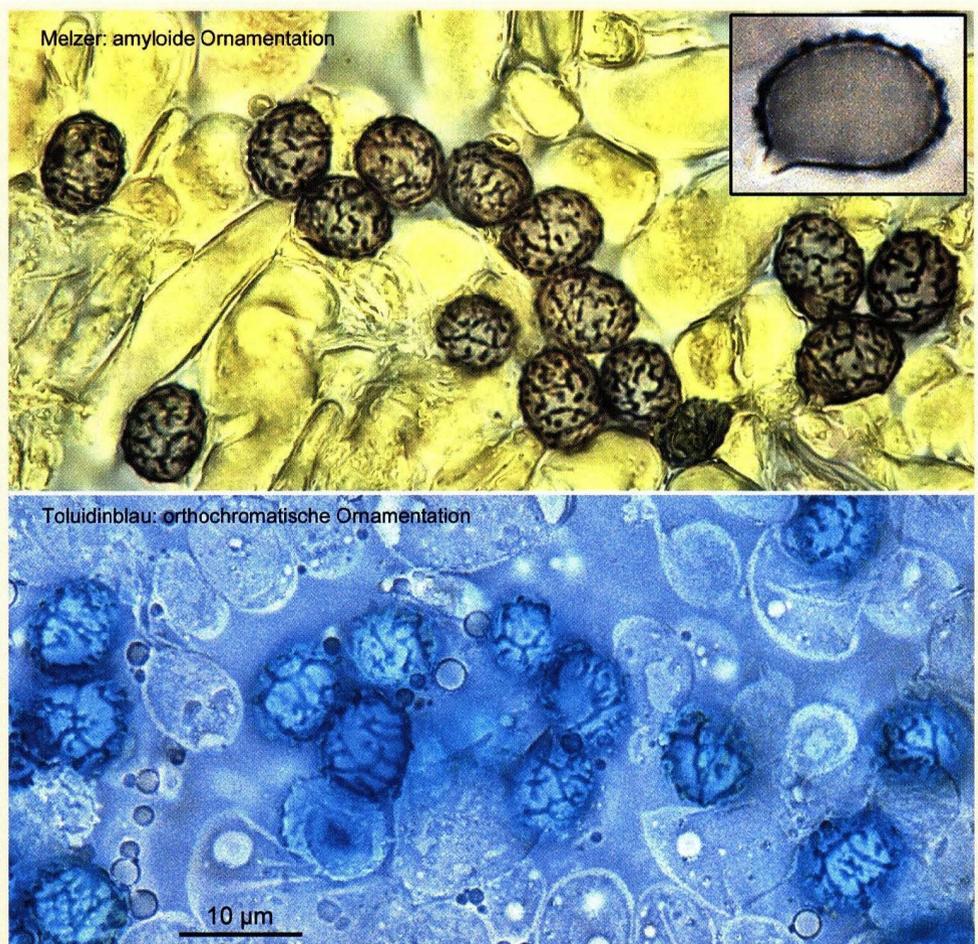
unbekannt, ob sich diese Schicht über die ganze Länge der Schneide erstreckt. Die Paracystiden sind weder sekretorisch, noch exkretorisch. Sie sind zweikernig (Abb. 54 rechts im linken Bild).

Die **Sporen** des Fichtenreizkers tragen (wie die aller Milchlinge und Täublinge) Ornamente, die aus einer farblosen, harten «Fundamentalornamentation» bestehen, die mit einer ebenfalls farblosen, aber gallertigen Masse überzogen ist. Diese Gallerte kann mit Jodlösungen und mit Toluidinblau stark gefärbt werden (Abb. 55), aber die Fundamentalornamentation bleibt in solchen Präparaten schlecht sichtbar, da sie recht niedrig ist (bei manch andern Milchlingen und auch bei vielen Täublingen ist die Fundamentalornamentation hoch genug um gesehen zu werden; vgl.



**Abb. 54:** **Links:** Die Paracystiden des Fichtenreizkers greifen beidseitig der Schneide ein wenig auf die Lamellenseiten über. Sie sind oft von einer dünnen Schleimschicht bedeckt. Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat. – **Rechts:** Durch Quetschen isolierte und mit SDS-Kongorot gefärbte Paracystiden. – Die Skala gilt für beide Bilder.

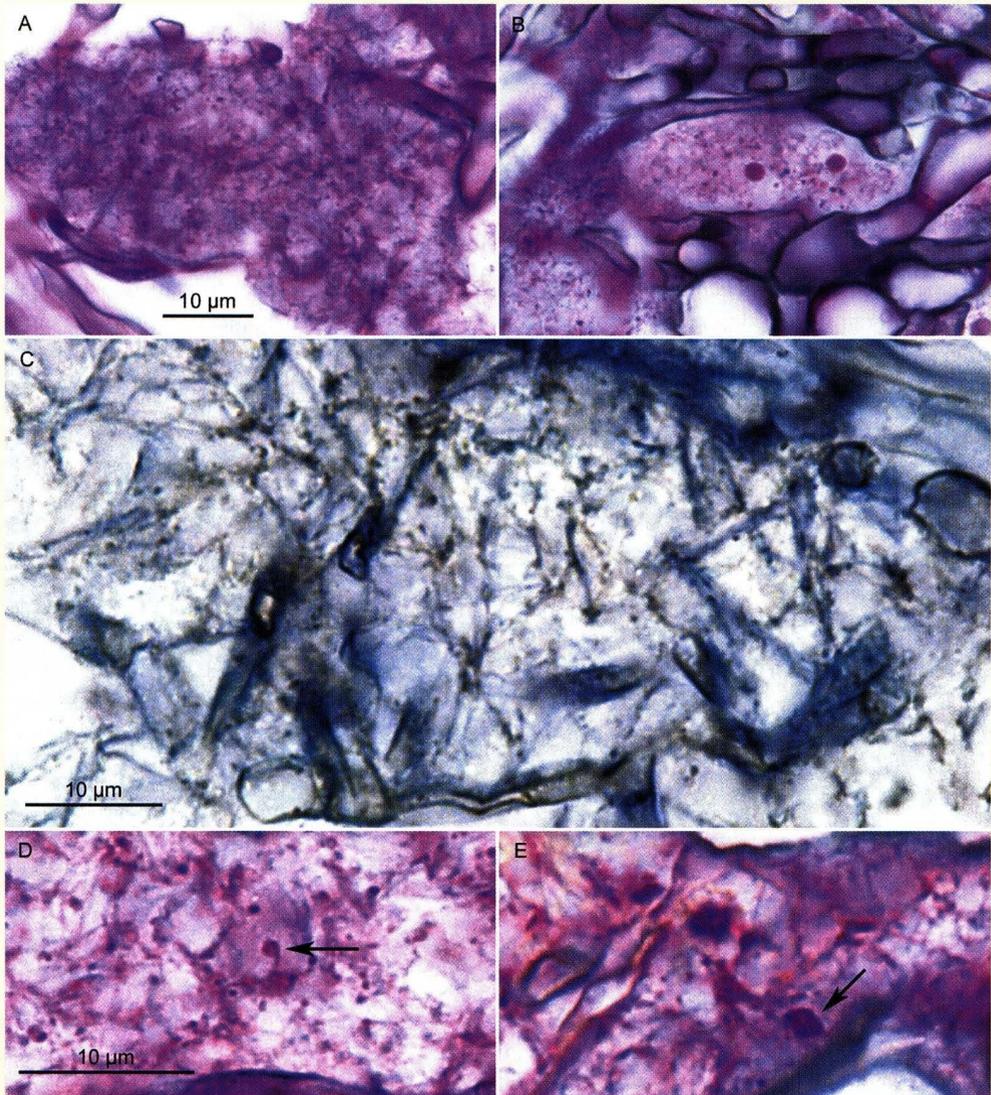
CLÉMENÇON 1997). Dreimaliges kurzes Aufkochen der Sporen in 4-5% Kalilauge unter dem Deckglas löst die amyloide Gallerte, lässt aber die Fundamentalornamentation bestehen. Diese färbt sich nicht mit Melzers Jodlösung, aber stark orthochromatisch mit Toluidinblau (wie auch die ganze Sporenwand). Baumwollblau färbt weder die Wand, noch die Ornamentation reifer Sporen nennenswert an. Die Wand junger Sporen hingegen ist stark cyanophil, d.h. sie wird von Baumwollblau stark gefärbt. SDS-Kongorot und Eisen-Karminessigsäure färben die Ornamente nicht. Die Sporenwand unter der Ornamentation ist zweischichtig. Die innere Schicht ist inamyloid, die äussere amyloid. Deshalb erscheint die Sporenwand unter der Ornamentation in Melzers Lösung blass grau. Diese Schicht ist am Apikulus unterbrochen (Einsatzbild, Abb. 55). Behandlung mit 20-30%iger Kalilauge bei 90-100°C während mehrerer Stunden löst auch die Fundamentalornamentation. Was übrig bleibt ist die alkaliresistente Wand, das Eusporium. Die meisten Sporen des Fichtenreizkers sind einkernig, nur wenige sind zweikernig.



**Abb. 55:** Die Sporen des Fichtenreizkers tragen eine Ornamentation, die in Melzers Jodlösung fast schwarz (amyloid) und in Toluidinblau stark blau (orthochromatisch) gefärbt wird. – Das Einsatzbild zeigt die zwei Wandschichten.

## Offene Fragen

**Nekrotische Zonen** – An manchen Stellen im Hut und im Stiel findet man leicht gelbliche Massen mit linearen und körnigen bis kugeligen Einschlüssen (Abb. 43 Pfeil; 56). Sie erinnern an Bakterienkolonien, aber die Einschlüsse sprechen dagegen. Die parallelen Linien sind Überreste von Hyphenwänden (Abb. 56C), und die rot färbbaren oktaedrischen Kristalle sind freige-

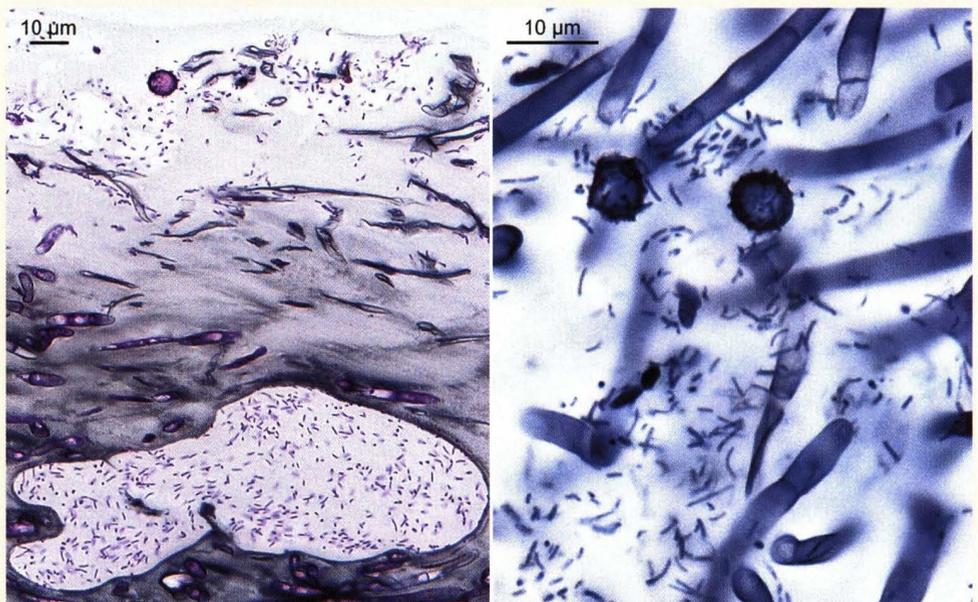


**Abb. 56:** Nekrotische Zonen im Hut und Stiel des Fichtenreizkers. **A,B:** Zwei nekrotische Zonen in ihrer ganzen Ausdehnung. **C:** Überreste von Hyphenwänden, stärker vergrößert. **D,E:** Oktaedrische Kristalle in nekrotischen Zonen. – A,B,C aus dem Hut; D,E aus dem Stiel. – A,B,D,E: Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat. C: Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.

setzte Proteinkristalle (Abb. 56D,E). Deshalb nehme ich an, dass es sich um aufgelöste Hyphen handelt. Wer oder was die Nekrosen auslöst ist unbekannt, ebenso wie deren Vorkommen in anderen Individuen des Fichtenreizkers. In den Lamellen fand ich keine nekrotische Zonen.

**Bakterien** siedeln sich in vielen Blätterpilzen an, besonders gerne auf und in schleimigen Schichten. Nur wenige sind taxonomisch bestimmt worden (Angaben bei CLÉMENÇON 1997). Die Bakterien des Fichtenreizkers wurden nicht identifiziert und ihre Wechselwirkungen mit dem Pilz nie untersucht. Man weiss auch nicht, ob es sich immer um die gleichen Bakterien handelt.

**Thrombopleren** werden von BASSO (1999: 42) im allgemein gehaltenen Abschnitt «Microscopical characters» zwar erwähnt, aber dann in den Artbeschreibungen nie gebraucht. HEILMANN-CLAUSEN & al. (2000), KÜHNER (1980) und SINGER (1986) erwähnen nie Thrombopleren in ihren Besprechungen der Sekrethyphen der Milchlinge. NUYTINCK, WANG & VERBEKEN (2006) haben asiatisches Trockenmaterial rotmilchender Reizker untersucht und festgestellt, dass der Inhalt der Pseudocystiden stark lichtbrechend und ockerlich ist, und den sie gelegentlich «oleiferic» nennen (Oleiferen ist eine alte, irreführende Bezeichnung für Thrombopleren). Der Inhalt der Laticiferen und der Pseudocystiden verändert sich sehr stark beim Trocknen der Pilze; und in Lauge untersuchtes Trockenmaterial zeigt ein ganz anderes Deuteroplasma: anstelle eines tropfigen Inhaltes sieht man nun eine ockergelbe, stark lichtbrechende, unregelmässig zerklüftete Masse, die stark dem Inhalt der Thrombopleren gleicht. Ich neige zur Ansicht, dass Thrombopleren, d.h. tote Hyphen mit einem **gallertigen**, lichtbrechenden, homogenen Inhalt, bei lebenden Milchlingen fehlen oder sehr selten sind. Wie die Abb. 37D zeigt, färbt sich der homogene Zellsaft der Laticiferen stark blau mit Baum-

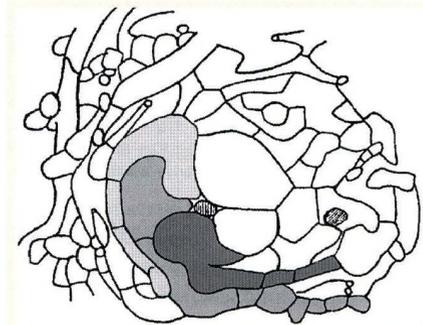


**Abb. 57:** Im Schleim und in der Gallerte der Huthaut des Fichtenreizkers leben zahlreiche Bakterien unbekannter Identität. **Links:** Querschnitt durch die Huthaut mit zahlreichen Bakterien in der äusseren Schleimschicht und mit einer grossen blasenförmigen Kolonie in den tieferen, mehr gallertigen Schichten. Die rote Kugel ist eine im Hutschleim gefangene Spore. Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat. **Rechts:** Tangentialer Flachschnitt der Schleimsicht mit vielen Bakterien und zwei Sporen. Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.

wollblau, so wie es auch der Inhalt der Thrombopleren tut. Und dies könnte beim örtlichen Fehlen der Kügelchen des Latex eine Thromboplere vortäuschen. Die oben beschriebenen oder abgebildeten Hyphen mit stark färbbarem, homogenem Inhalt (Abb. 37H,I) wurden in fixiertem und in Methacrylat eingebettetem, oder in getrocknetem Material gefunden, und es war deshalb nicht möglich zu prüfen, ob ihr Inhalt gallertig und tot ist. Die Frage des Vorkommens von Thrombopleren bei Milchlingen sollte anhand von Frischmaterial neu untersucht werden.

Die **Zentralhyphe** in den Sphaerocysten-Kolonnen des Fichtenreizkers ist oft eine Sekrethyphe mit heterogenem (Abb. 37C) oder homogenem Deuteroplasma (Abb. 37I); aber viele Zentralhyphen sehen leer aus. Die zentrale Hyphe gleicht bisweilen einer Laticifere und wurde oft als solche aufgefasst (z.B. OEHM 1931), aber KÜHNER (1980: 587) schreibt „... die Zentralhyphe ... ist nach unseren Beobachtungen nie eine Laticifere“. Da Kühner ein zuverlässiger Beobachter ist, sollte dieser Frage erneut nachgegangen werden, umso mehr, als auch REIJNDERS (1976) derselben Meinung ist. Er begründet seine Auffassung mit der Beobachtung, dass die Zentralhyphe dünner als die Laticiferen und zudem septiert seien, und dass sie sich in den Sphaerocysten-Kolonnen häufig auflösen. Da REIJNDERS (1976: 77) annimmt, dass die Sphaerocysten durch die Zentralhyphe induziert werden, nennt er diese «hypha inductrice», also etwa **Induktionshyphe**. Ein Jahr später stellt der selbe Autor fest, dass es bisher unmöglich war, irgend eine Form der Induktion seitens der Zentralhyphe zu beweisen (REIJNDERS 1977: 346); und er schreibt in der gleichen Veröffentlichung einige Zeilen weiter unten, dass die Sphaerocysten «... are deposited by a hypha coiled spirally around the central hypha (... durch eine spiralg um die Zentralhyphe gewundene Hyphe angelegt werden)». Diese letzte Aussage ist insofern ungenau, als dass es sich nicht um eine einzige, sondern um mehrere spiralgige Hyphen handelt, so wie er das 16 Jahre später richtigstellte: «In *Lactarius long* columns occur, consisting of a central hypha entwined by a number of coiling hyphae which give rise to inflated cells (Bei *Lactarius* kommen lange Kolonnen vor, die aus einer Zentralhyphe bestehen, um die sich eine Anzahl Hyphen winden und dabei die aufgeblasenen Zellen entstehen lassen)» (REIJNDERS 1993: 257). Dass es sich um mehrere spiralgige Hyphen handelt geht bereits aus der Zeichnung von ROUGE (1907) hervor (Abb. 58), und in meinen Mikrotomschnitten kann das wiederholt gesehen werden.

Spiralförmiges Hyphenwachstum findet man bei frei wachsenden Hyphen, die sich in einem Gradienten eines Stoffes mit Wachstumshormon-ähnlichen Eigenschaften befinden und die deshalb auf die Quelle dieses Stoffes zu wachsen; z.B. Hyphen, die spiralg auf eine Konidie oder Spore zu wachsen. MESKAUSKAS, McNULTY & MOORE (2004) schreiben: «The trajectory of a hyphal tip that is approaching another hypha under the influence of an autotropism strongly depends on the angle of approach. An acute approach angle may cause the approaching hyphal tip to curl around its target in a spiral» (Der Weg einer Hyphenspitze, die sich einer anderen Hyphe [der gleichen Art] unter dem Einfluss eines Autotropismus nähert hängt stark vom Winkel dieses Weges ab. Ein Winkel von weniger als  $90^\circ$  [zum Radius des Gradienten] kann verursachen, dass die sich nähernde Hyphe in einer



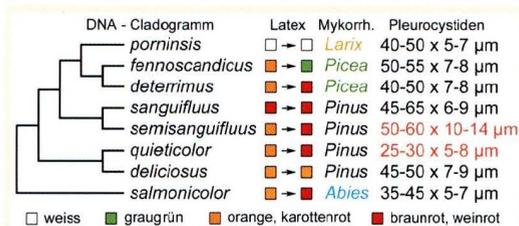
**Abb. 58:** Querschnitt durch eine Sphaerocysten-Kolonne mit einer Zentralhyphe (schraffiert) und spiralgigen Hyphen, deren Endzellen zu Sphaerocysten werden. Drei solche Hyphen grau hervorgehoben, Nach ROUGE (1907), graue Markierung nachträglich angebracht. - *Lactarius sanguifluus*.

Spirale ihrem Ziel nähert). Diese Aussage beruht auf einem Computermodell, aber Beobachtungen an Kulturen in Petrischalen gelangen zum gleichen Ergebnis. Wenn eine nicht keimende Konidie auf einem Agarnährboden hormonähnliche Lockstoffe ausscheidet, so entsteht durch Diffusion dieses Stoffes in den Agar ein Konzentrationsgefälle mit der höchsten Konzentration nahe der Konidie. Wächst eine physiologisch geeignete Hyphe schräge in diesen Gradienten, so biegt sie sich (bei positivem Chemotropismus) in Richtung der höheren Konzentration (z.B. nach rechts, wenn die Quelle des Lockstoffes rechts liegt). Dadurch wächst sie in eine Zone mit erhöhter Konzentration, und das Spiel setzt sich fort, solange rechts der Hyphe eine höhere Konzentration als links vorliegt. Und da der Konzentrationsunterschied zwischen der linken und rechten Seite der Hyphe umso grösser ist, je näher sich die Hyphenspitze an der Lockstoffquelle befindet, wird die Ablenkung der Wachstumsrichtung immer grösser, und es entsteht eine logarithmische Spirale. Dies bedingt allerdings, dass der Lockstoffgradient einen stabilen Träger hat, wie etwa Agar. Die Färbung mit der Sequenz Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin erlaubt, eine gallertige oder schleimige Substanz in der Trama des Fichtenreizkers nachzuweisen, die einen Lockstoffgradienten tragen könnte (Abb. 44).

Diese Beobachtungen sind zwar kein Beweis für REIJNDERS' Hypothese der Induktionshyphe, aber sie erhöhen ihre Wahrscheinlichkeit stark. REIJNDERS konnte das nicht wissen, denn seine Präparate zeigten diesen möglichen Lockstoffträger in der Trama der Milchlinge und Täublinge nicht.

## Allerlei Wissenswertes

**Geschichtliches** – Rund anderthalb Jahrhunderte lang, bis zum Jahr 1950, wurden nur zwei Blutreizker unterschieden: der eine mit anfangs orangerotem Latex wurde *Lactarius deliciosus*, der andere mit anfangs blutrotem Latex wurde *Lactarius sanguifluus* genannt; und da der erste sehr viel häufiger als der zweite war, wurden fast alle Blutreizker «über den Daumen gepeilt» einfach als *Lactarius deliciosus* angesprochen, eine Bezeichnung, die in weiten Kreisen volkstümlicher Mykologie noch jahrzehntelang als einziger



**Abb. 59:** Summarische Übersicht der acht mitteleuropäischen Reizker der Gruppe *Deliciosi*, und einige Eigenschaften, die sie zu unterscheiden erlauben. Das DNA-Cladogramm spiegelt die phylogenetischen Verwandtschaften wider und beruht auf den Resultaten von Nuytinck & Verbeken (2007). Die Kolonne «Latex» kodiert die Farbe des frischen Latex (links) und dessen Farbe nach etwa einer Stunde. Die Kolonne «Mykorrh.» gibt den vorherrschenden oder ausschliesslichen Mykorrhiza-Partner an, und die Länge der Pleurocystiden erlaubt, zwei nach Latex und Mykorrhiza nicht unterscheidbare Arten zu trennen.

Name für «rotmilchende» Milchlinge gebraucht wurde. Dann kamen 1950 *Lactarius semisanguifluus* und 1953 *Lactarius salmonicolor* dazu, so dass einige Jahre lang 4 Blutreizker unterschieden wurden (MOSER 1955), die auch in die Amateurliteratur Eingang fanden (z.B. PETER 1960). Der im Jahr 1958 eingeführte *Lactarius quieticolor* galt noch im Bestimmungsbuch von MOSER (1983) als «ungenügend geklärt» und wurde in der Folge oft übergangen, wohingegen der 1968 vorgestellte *Lactarius deterrimus* sofort angenommen wurde. In der Tat ist der in Mitteleuropa jahrzehntelang als «*Lactarius deliciosus*» bestimmte Pilz allermeist *Lactarius deterrimus* und vom echten *Lactarius deliciosus* sowohl ökologisch als auch durch rascher

verfärbenden Latex verschieden. Und der erst 1998 als selbständige Art erkannte, nordeuropäische *Lactarius fenoscandicus* unterscheidet sich von *Lactarius deterrimus* durch deutlich kürzere Sporen.

All die oben genannten Blutreizker haben orangeroten oder blutroten Latex, aber es gibt auch Blutreizker mit mehr oder weniger blauem Latex, deren Status jedoch umstritten und deren Nomenklatur oft noch unklar sind (Diskussionen in BASSO 1999, NUYTINCK & VERBEKEN 2005, 2007 und NUYTINCK, VERBEKEN & MILLER 2007).

Es kam als eine nur milde Überraschung, dass *Lactarius porninsis* mit dem Aussehen eines Blutreizers aber mit weissem Latex nach dessen DNA-Profil ebenfalls zur Gruppe der «rotmilchenden» Reizker gehört (NUYTINCK & VERBEKEN 2007).

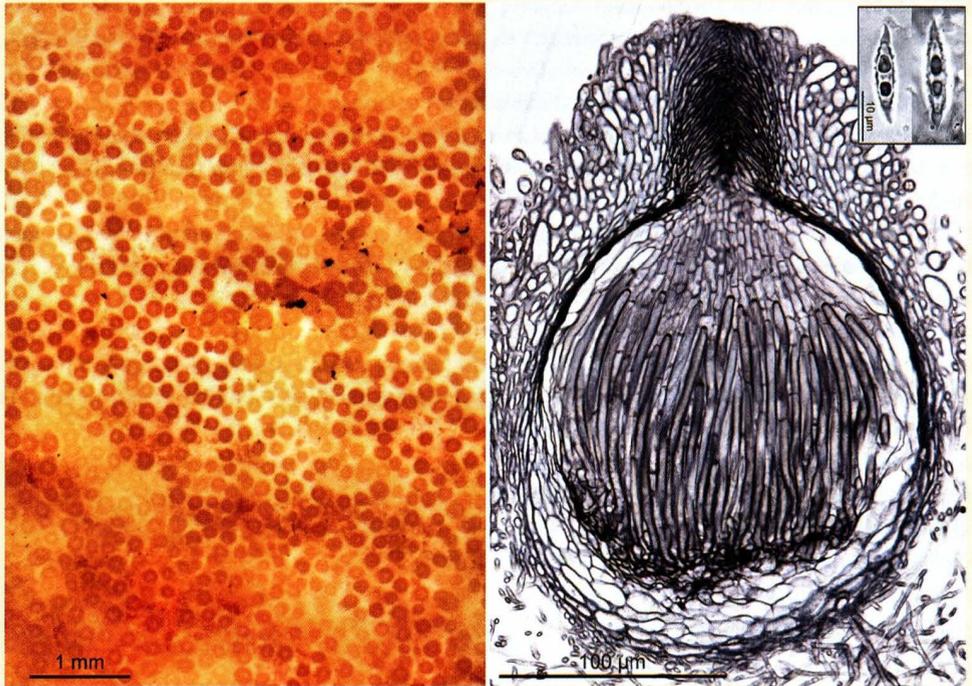
Die **Farbstoffe** der rotmilchenden Reizker sind Azulen-Verbindungen (z.B. KUOL & al. 1985). Seit Jahrhunderten wird die Kamille als Heilpflanze genutzt und daraus das flüchtige Kamillenöl gewonnen. Obschon die Kamille keine blauen Substanzen enthält, ist Kamillenöl blau gefärbt, da bei der Gewinnung (Wasserdampfdestillation) das blaue Chamazulen entsteht («Kamille» stammt von *Chamomilla*, ein alter Gattungsname der Kamille; azul = blau). Azulene sind dem Chamazulen verwandte Stoffe und bei manchen Pflanzen verbreitet, aber sie sind nicht immer blau.

Die Azulene der *Deliciosi* sind mild bakterizid aber nicht fungizid (z.B. ANKE & al. 1989; DULGER & al. 2002). Die in der Huthaut wachsenden Bakterien sind wohl vor diesen Substanzen durch ihren Standort (oder durch ihre Abwehrmechanismen) geschützt, aber die **parasitischen Pilze**, die man bisweilen auf den *Deliciosi* sehen kann, werden durch die Azulene nicht gehemmt. Am auffälligsten dieser Pilze sind wohl die *Hypomyces*-Arten. Sie unterdrücken die Bildung der Lamellen, an deren Stelle sie ein ausgedehntes Geflecht mit vielen eingesenkten Fruchtkörpern bilden (Abb. 60,61).



Abb. 60: *Lactarius deterrimus*, parasitiert vom Ascomyceten *Hypomyces lateritius*.

Ein Wort zur **Terminologie der Cystiden der Lamellenschneide** – Im Jahr 1922 führte BULLER die Bezeichnungen «**Cheilocystide**» für die auf der Lamellenschneide sitzenden und «**Pleurocystide**» für die auf den Lamellenflächen sitzenden Cystiden ein (cheilos = Lippe, pleuro = Seite), und eine Zeit lang wurden alle diese Cystiden nach ihrem Vorkommen auf der Lamelle benannt, ungeachtet ihrer Cytologie. Diese wurde dann von ROMAGNESI (1944) in einer Arbeit berücksichtigt, in der auch die «**Macrocytide**» der Russulaceen durch ihren auffallenden Inhalt definiert und beschrieben wurde. Eine solche konnte sich auf den Lamellenflächen oder auf den Schneiden befinden. Werden Bullers topografische und Romagnesis morphologische Terminologien zusammengebracht, so kann man bei den Täublingen und Milchlingen **Cheilomacrocytiden** und **Pleuromacrocytiden** unterscheiden, was viele Autoren auch tun.



**Abb. 61:** *Hypomyces lateritius* auf dem Fichtenreizker. **Links:** Jeder orangefarbene Fleck entspricht einem eingesenkten Fruchtkörper. Zwischen den Flecken erkennt man die blasse Masse des parasitischen Mycels auf der Unterseite des Hutes. **Rechts:** Längsschnitt durch einen Fruchtkörper (Perithecium) des Parasiten. In der Kapsel sind die ungleich langen, zylindrischen Asci sichtbar, aber deren Sporen können bei dieser Vergrößerung nicht erkannt werden. Auf dem Scheitel des Peritheciums befindet sich der mit Schleim (dunkle Masse) gefüllte Kanal, durch den die Sporen entlassen werden. Mikrotomschnitt, mit Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat gefärbt. – Einsatzbild: Zwei Sporen.

Dann hatte SINGER (zuletzt in seinem Buch von 1986) begonnen, die Cheilocystiden auf die blasigen, dünnwandigen, sterilen Zellen der Lamellenschneide zu beschränken; und so war eine Cheilomacrocystide in seiner Terminologie keine Cheilocystide mehr. Ähnliches gilt auch für die Risspilze, die an der Schneide sowohl dickwandige, als auch dünnwandige Cystiden haben. In Bullers Terminologie sind beide Cheilocystiden, und einige Zeit lang sprach man von dimorphen Cheilocystiden - ein Unsinn.

HEILMANN-CLAUSEN, VERBEKEN & VESTERHOLT (2000) nennen die Macrocystiden der Lamellenschneiden Cheilomacrocystiden und die kleinen, dünnwandigen Cystiden ohne besonderen Inhalt **Paracystiden**, so wie das auch KUYPER (1986) für *Inocybe* tut. Der Begriff Paracystide wurde von HUIJSMAN (1955) in eben diesem Sinn eingeführt.

NUYTINCK, WANG & VERBEKEN (2006) brauchen nun an Stelle von «Paracystide» die Bezeichnung **Cheiloleptocystide**, wiederum eine Kombination der topografischen und der morphologischen Terminologie (lepto = zart).

Also: Cheilocystide ss. Singer = Paracystide ss. Heilmann-Clausen, Verbeken & Vesterholt = Cheiloleptocystide ss. Nuytinck, Wang & Verbeken, aber nicht immer Cheilocystide ss. Buller.

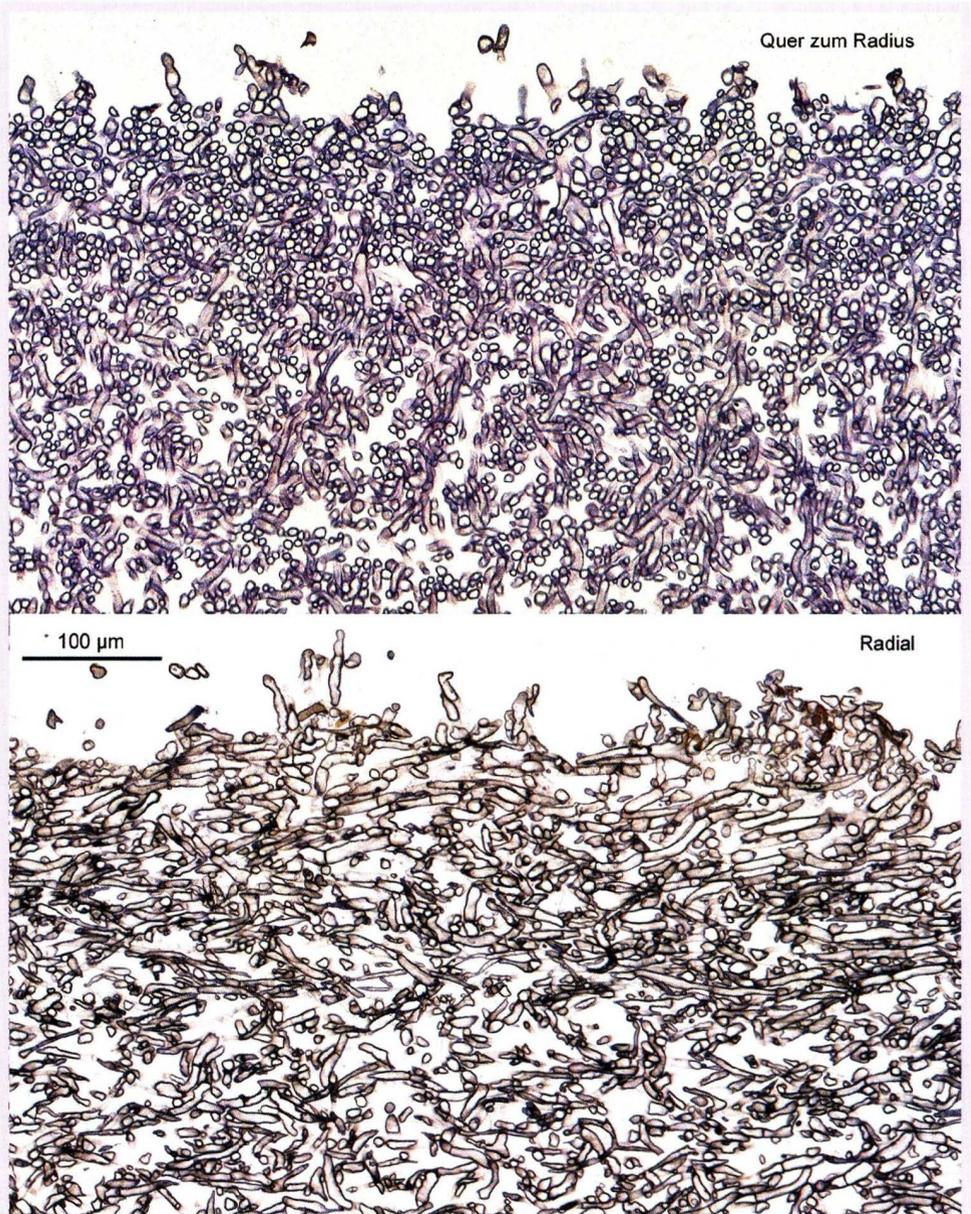
## Der Violette Lacktrichterling, *Laccaria amethystina* (Huds.) Cooke

Die Gattung *Laccaria*, die Lacktrichterlinge, umfasst weltweit rund zwei Dutzend Arten, davon etwa die Hälfte in Europa. Der Gattungsname macht manchen Pilzkenner stutzig, denn diese Pilze sind alles andere als «lackiert», sondern ausgesprochen rau und matt; und sie sind mit den echten Trichterlingen (*Clitocybe*-Arten) überhaupt nicht verwandt. Aber die meisten (europäischen) Arten sind rotbraun bis ziegelrot, und diese Farbe hatte der Gattung anno 1883 ihren Namen eingetragen. Nach der Farbe eines im 18. und 19. Jahrhundert weit verbreiteten Siegellackes, der das rotbraune, harzige Exkret der asiatischen Schildlaus *Laccifer lacca* enthielt.



**Abb. 62:** Der Violette Lacktrichterling hat im jungen und feuchten Zustand einen matten, intensiv violetten Hut, der später durch Wasserverlust stark verblasst (Exemplar ganz rechts) und der im Alter in der Mitte blass graulich ocker wird. Auch die Lamellen und der Stiel sind violett, aber letzterer ist blass überfasert. Die Stielbasis ist von einem dünnen, blass violetten Mycelfilz überzogen, der bei den beiden Pilzen ganz links besonders gut sichtbar ist.

Die rotbraunen Arten sind nicht leicht zu unterscheiden, aber der Violette Lacktrichterling ist leicht kenntlich und in unseren Wäldern sehr häufig. Er bildet Mykorrhizen mit Laub- und Nadelbäumen. Nach SINGER (1986) können die Mycelien der Lacktrichterlinge auch ohne Bäume längere Zeit am Leben bleiben und so die Aufforstung nach Rodungen oder Bränden begünstigen. Der Violette Lacktrichterling hat **keine Huthaut** (Pileipellis). Die Huttrama ist unter der Hutoberfläche lediglich etwas dichter und stellenweise äusserst leicht gelatinös (nur mit speziellen Färbemethoden in Mikrotomschnitten erkennbar), und die Hyphen sind bisweilen etwas stärker radial orientiert als in den tieferen Zonen; aber die Unterschiede sind so gering, dass keine auch

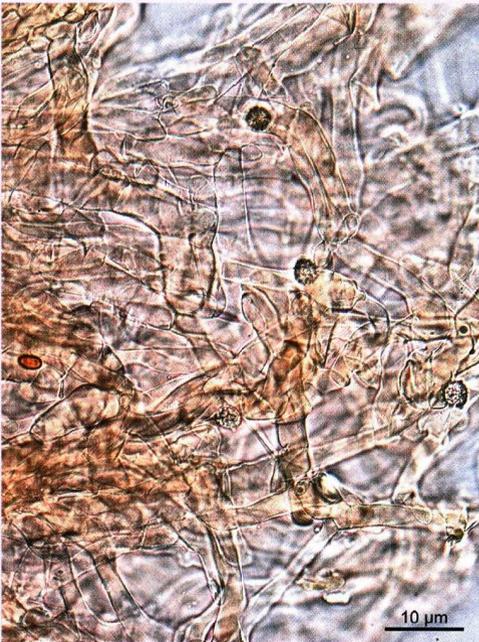


**Abb. 63:** Die Hutoberfläche des Violetten Lacktrichterlings ist so wenig von den tieferen Schichten der Huttrama verschieden, dass keine Huthaut (Pileipellis) erkannt werden kann. Der Hut ist nackt. – **Oben:** Quer zum Hutradius geschnitten, gefärbt mit der Sequenz Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin. Zwischen den obersten Hyphen kann stellenweise eine leicht gefärbte, sehr dünne gelatinöse Masse gesehen werden. – **Unten:** Parallel zum Hutradius geschnitten, die Sequenz Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat färbt nur die Hyphenwände. – In beiden Bildern sieht man einige aufrecht abstehende Hyphenenden, die so weit voneinander entfernt sind, dass sie bei weitem keine gut differenzierte Schicht bilden.

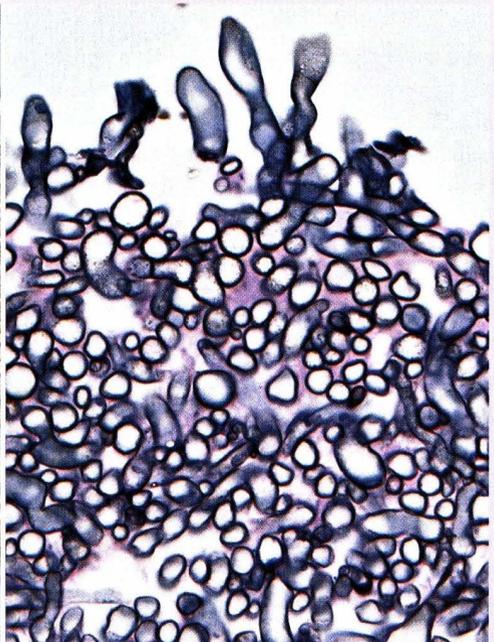
nur einigermaßen abgrenzbare Hutdeckschicht erkannt werden kann. Es ist deshalb unangebracht von einer Cutis oder einem Cortex zu sprechen, da diese Begriffe eine deutlich erkennbare Strukturveränderung der Hutdeckschicht gegenüber der Huttrama ausdrücken. Der ältere Hut des Violetten Lacktrichterlings ist über weite Strecken nackt, und die bloss gelegte Huttrama ist ungeschützt dem Wasserverlust, den Parasiten und winzigen Pilzfressern preisgegeben (ob der Hut chemisch geschützt ist entzieht sich unseren Kenntnissen).

Auf dem Hut stehen vereinzelte aufrechte Zellen oder kurze Hyphenenden. Diese werden gegen die Hutmitte zahlreicher und bilden da oft winzige, spitze Büschel, aber diese Strukturen reichen beim Violetten Lacktrichterling bei weitem nicht, eine differenzierte Huthaut zu bilden.

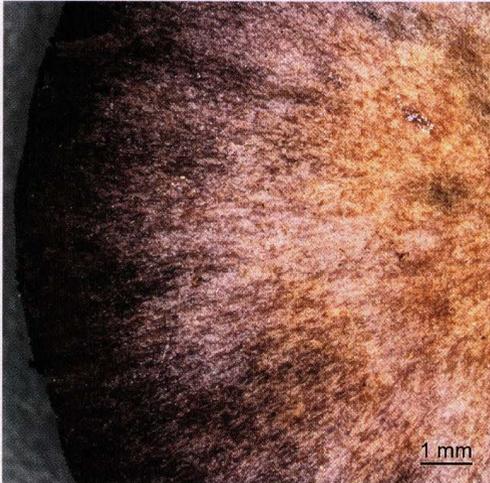
Ein «Skalp» des Hutes (Abb. 64) zeigt die lockere Huttrama mit den wirr verwobenen Hyphen und meist auch einige auf dem Hut gestrandete Partikel (hier drei stachelige *Laccaria*-Sporen und eine braune Fremdspore). In solchen Präparaten ist die sehr dünne gelatinöse Masse nicht erkennbar. Das Pigment erscheint bei dieser Vergrößerung diffus und ist trotz der intensiven violetten Färbung des Hutes nur schwach erkennbar. Die dünne, gelatinöse Masse in der Oberschicht des Hutes kann mit der Sequenz Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin angefärbt werden (Abb. 65); aber sie kann makroskopisch überhaupt nicht erkannt werden. Sie lässt sich auch mit der sonst recht empfindlichen Tannin-Eisenchlorid-Reaktion nicht nachweisen.



**Abb. 64:** Tangentialer Schnitt der Hutoberfläche («Skalp») in alkalischer Lösung fotografiert. Die Hyphen sind nicht radial angeordnet sondern wirr verwoben. Links in der Mitte eine braune Fremdspore, rechts einige stachelige, farblose *Laccaria*-Sporen. Das Pigment ist nur diffus erkennbar.



**Abb. 65:** Perradialer (quer zum Hutradius geführter) Querschnitt durch die oberste Zone des Hutes mit einigen aufrechten Hyphenenden. Zwischen den quer geschnittenen Hyphen der Huttrama wurde eine dünne, stellenweise lückenhafte, gelatinöse Masse mit Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin lilafarbig angefärbt.



**Abb. 66:** Die Hüte des Violetten Lacktrichterlings verblassen recht schnell durch Wasserverlust (die hellen Streifen) und durch Verlust des violetten Pigmentes. Dadurch wird das braune Pigment sichtbar.

geflochten (Abb. 63, 68). Alle Hyphen tragen an fast allen Septen Schnallen. Thrombopleren Hyphen oder Zellen kommen nicht vor oder sind in alten Basidiomen doch recht selten. Diese Architektur gilt als primitiv, da jede morphologische Differenzierung fehlt (KÜHNER 1980). Bei feuchten und ganz jungen Fruchtkörpern sind die grossen Lücken zwischen den Hyphen mit Wasser gefüllt, das aber bald durch die locker geflochtene Hutoberfläche verdunstet. Dadurch dringt Luft in die Trama und füllt die Lücken zwischen den Hyphen aus. Dies bedeutet zwar eine gewisse Gefahr für das Überleben des Fruchtkörpers, der leichter verdorrt als gelatinöse Pilze, aber es sichert eine genügende Sauerstoffversorgung. Viele Hutpilze, auch solche mit einer gut ausgebildeten Huthaut, besitzen luftgefüllte Lücken zwischen den Hyphen der Huttrama. Es ist erstaunlich, dass KÜHNER (1980: 815) die Huttrama als «regulär» angibt. Dies wird durch die Abb. 63 und 68 widerlegt.

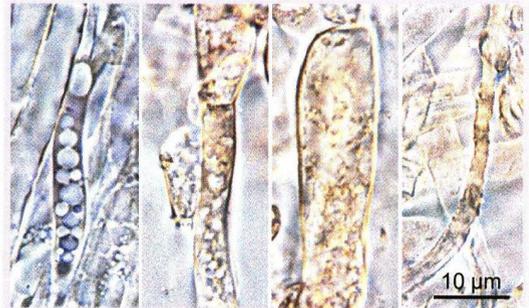
Der **Stiel** ist ähnlich wie der Hut aus kurzzeiligen, schwach turgeszent erweiterten, dünnwandigen Hyphen aufgebaut, aber die Hyphen laufen parallel und fast geradlinig

Beim Trocknen des Hutes entstehen die charakteristischen radialen hellen Streifen, da hier das Hutgeflecht infolge Wasserverlust das Licht stärker reflektiert. Eine solcher Hut wird **hygrophan** genannt (Abb. 66). Unabhängig davon verblassen ältere Hüte von ihrer Mitte her zu ocker oder beige, da das violette Pigment verschwindet.

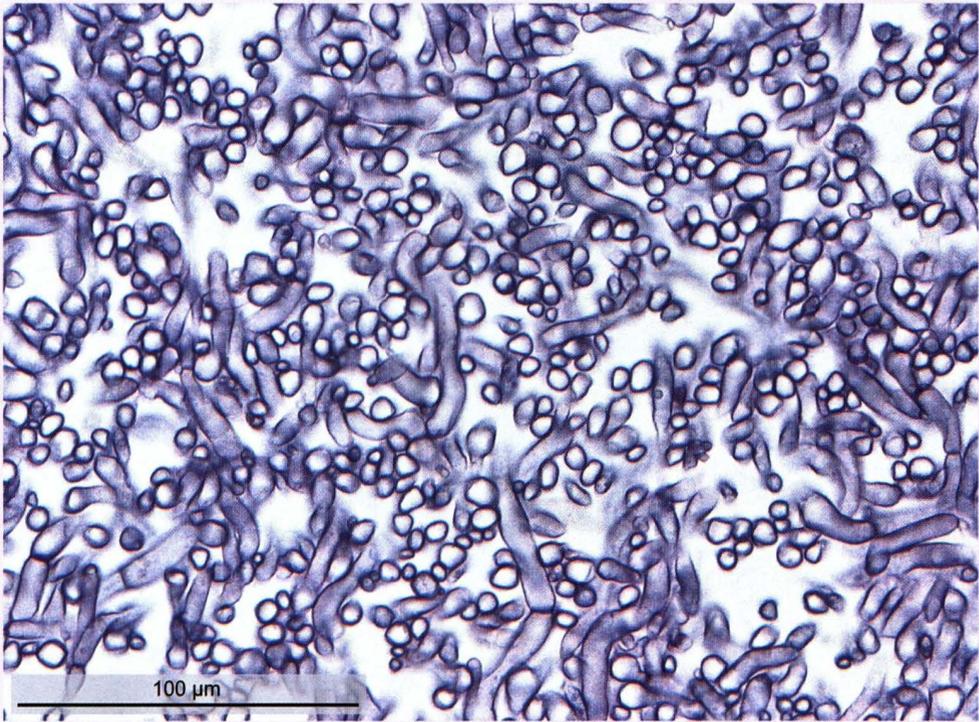
Das **violette Pigment**, bei jungen Hüten und Lamellen so auffallend, ist im Mikroskop nur schwer erkennbar. Es kommt in den Hyphenzellen vor, sowohl im Zytoplasma, als auch in den Vakuolen.

Das **braune Pigment** ist vorwiegend in den Hyphenwänden lokalisiert (intraparietal), kommt aber auch im Zytoplasma vor. Selten sieht man einige unauffällige, farblose Inkrusten (Abb. 67).

Die **Huttrama** ist nicht gelatinös und aus kurzzeiligen, dünnwandigen Hyphen locker



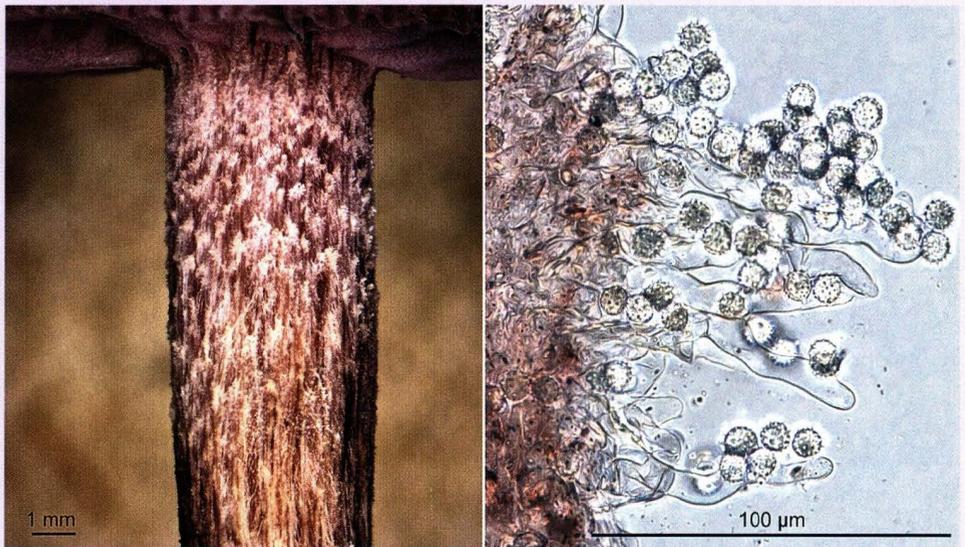
**Abb. 67:** Die Pigmente des Violetten Lacktrichterlings. In jungen und dunkel violetten Basidiomen kann mit Mühe ein plasmatisches oder vakuoläres violettes Pigment gesehen werden, das in älteren Fruchtkörpern einem hell braunen, cytoplasmatischen oder intraparietalen Farbstoff weicht. Einige wenige Hyphen der Huttrama zeigen auch eine farblose, schollige Inkrustation. – Erstes Bild links: Das violette "plasmatische" Pigment lässt die farblosen Vakuolen stark hervortreten. Lamellentrama, junger Fruchtkörper. Die drei anderen Bilder aus der ockerfarbenen Mitte des Hutes der Abb. 66. Das Zytoplasma und die Hyphenwände sind hell ocker gefärbt. Die Inkrusten im letzten Bild sind praktisch farblos. – Farbkontraste elektronisch verstärkt.



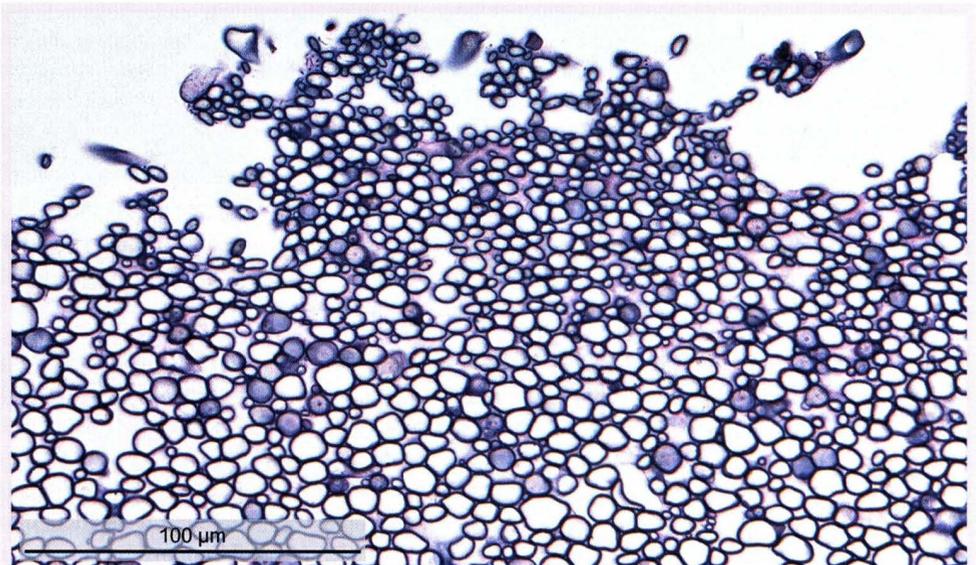
**Abb. 68:** Perradialer (quer zum Hutradius geführter) Schnitt durch den Hut des Violetten Lacktrichterlings, etwa halbwegs zwischen der Hutoberfläche und den Lamellen. Die Trama ist aus leicht turgeszent erweiterten, an den Septen schwach eingeschnürten Hyphen locker geflochten. Zwar herrschen die radial laufenden (und deshalb quer geschnittenen) Hyphen vor, aber die Trama muss dennoch irregulär genannt werden, da die in andern Richtungen laufenden Hyphen doch recht zahlreich sind. Die Trama ist nicht gelatinös. – Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin. Nur die Wände gefärbt.

von unten nach oben (Abb. 71). Der Violette Lacktrichterling hat fast keine Stielrinde. Die Stieloberfläche ist lediglich etwas dichter und nur stellenweise äusserst leicht gelatinös, ähnlich wie die Hutoberfläche (Abb. 70). Makroskopisch ist der Stiel trocken.

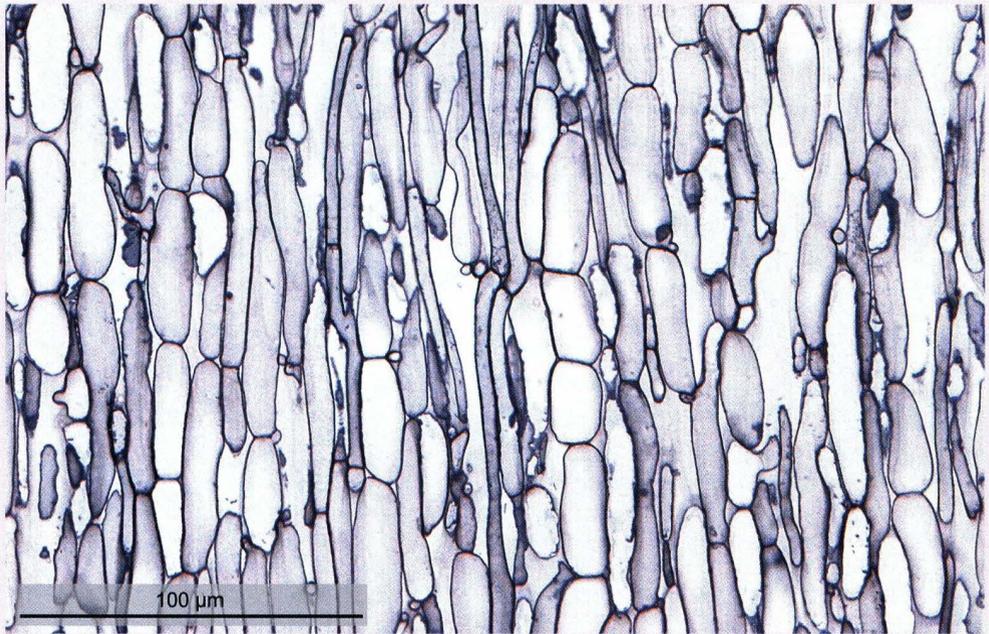
Beim aufmerksamen Betrachten der **Lamellen** mit einer starken Lupe und bei guter Beleuchtung erkennt man die Vierergruppen der Sporen, die im starken Licht weiss aufleuchten (Abb. 74). Jede Vierergruppe entspricht einer reifen Basidie. Nun fällt auf, dass das Feld dieser Sporen, das fertile Hymenium, rund 1/3 mm über der Lamellenschneide aufhört, so dass eine **sterile Zone** die Schneide umgibt (Abb. 74). Blickt man direkt auf die Schneide, so dass links und rechts (im Bild oben und unten) der Schneide die beiden Lamellenflächen liegen, so kann man feststellen, dass auch an der extremen Schneide keine Sporen produziert werden (Abb. 74 unten). Sterile Zellen der Lamellenschneide sind stellenweise sehr häufig (Abb. 74, rechts unten im oberen Bild), fehlen aber oft streckenweise, auch da, wo die Schneide steril ist. Ein Schnitt durch die Lamelle, quer zum Hutradius geführt, zeigt, dass in der sporenfreien Zone ein Hymenium vorkommt, aber dass die Basidien keine Sporen führen (Abb. 75). Diese sterile Schneide entsteht vor allem durch das Fehlen fertiler Basidien, weniger durch das Auftreten von Cheilocystiden. Bei manchen andern



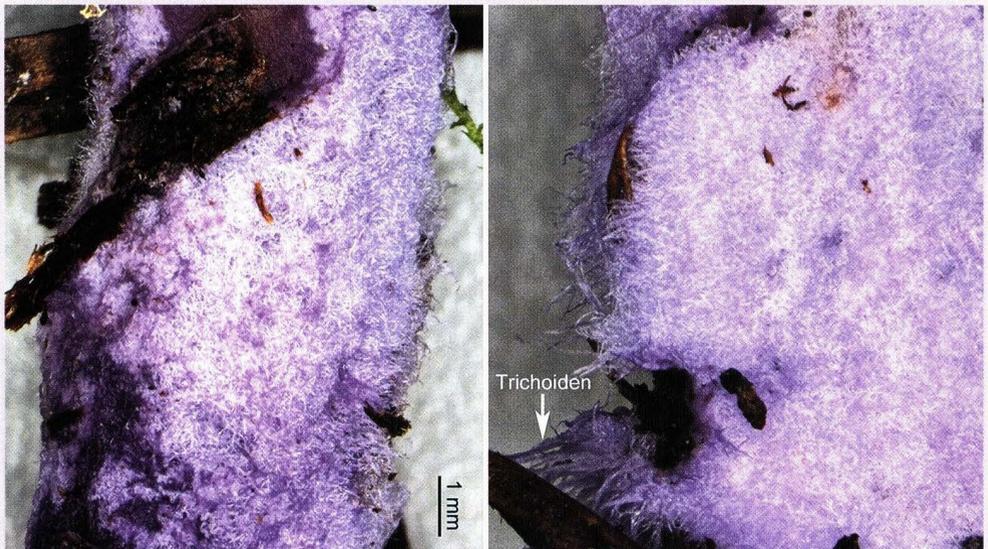
**Abb. 69:** Links: Unter den Lamellen ist der Stiel faserig-flockig bekleidet. Diese Flocken haben viele herabsinkende Sporen aufgefangen und erscheinen deshalb hell. Unter diesem flockigen „Hals“ sieht man die längsfaserige Stieloberfläche. Rechts: Die Faserflocken werden aus büscheligen, abstehenden, dünnwandigen, farblosen Hyphenenden und sehr kurzen Hyphen gebildet. Sie haben viele stachelige, kugelige, farblose Sporen aufgefangen. – Handschnitt in 4% NaOH mit 20% Glycerin.



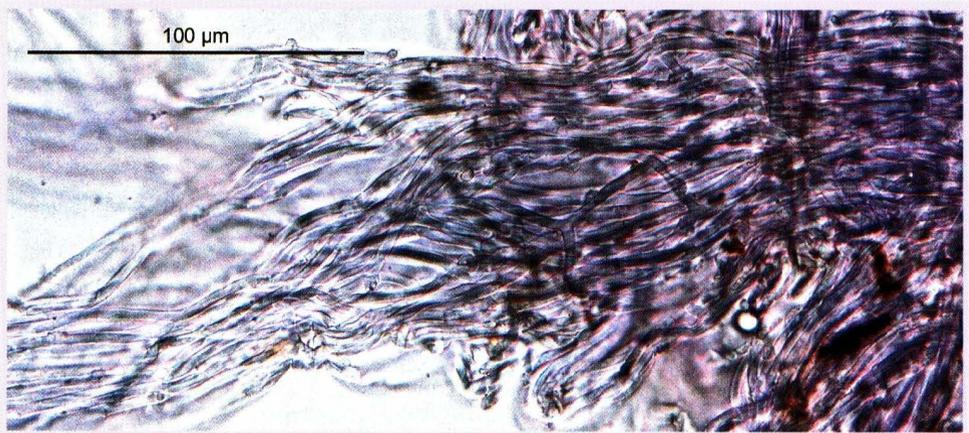
**Abb. 70:** Querschnitt durch den Rand eines Stieles des Violetten Lacktrichterlings. Eine gut differenzierte Rinde fehlt. Die Stieltrama wird lediglich dichter und die Hyphen etwas dünner als weiter innen im Stiel. Stellenweise ist das äusserste Geflecht leicht gelatinös (die lila gefärbten Stellen zwischen den Hyphen), was aber makroskopisch nicht erkennbar ist. – Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin. Nur Wände und Gallerten gefärbt.



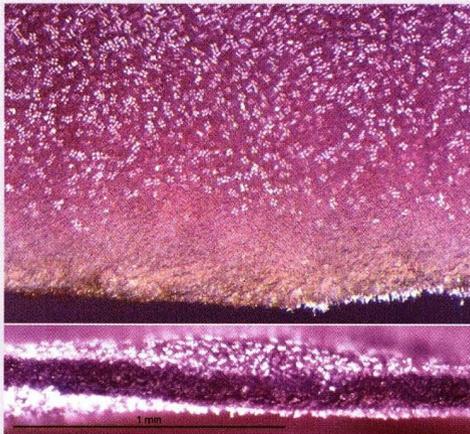
**Abb. 71:** Längsschnitt durch den Stiel eines Violetten Lacktrichterlings, knapp unter dessen Oberfläche. Die Trama ist aus kurzzelligen, turgeszent erweiterten (an den Septen eingeschnürten) Physalohyphen aufgebaut, zwischen denen sich dünne, zylindrische generative Hyphen befinden. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin. Nur die Wände gefärbt.



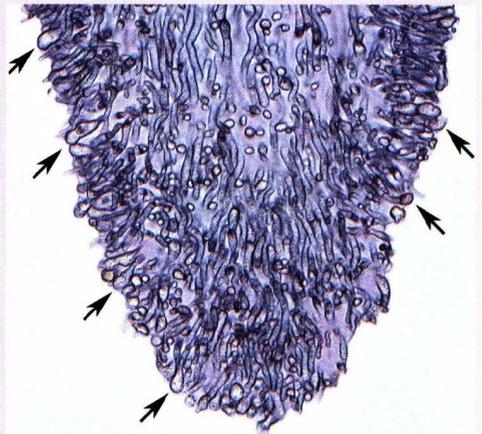
**Abb. 72:** Der Basalfilz an der Stielbasis ist bei jungen Fruchtkörpern lila-violett gefärbt und bildet oft spitz auslaufende **Trichoiden**, die nur aus generativen Hyphen bestehen, und die im Gegensatz zu Rhizomorphen keine innere Differenzierung zeigen.



**Abb. 73:** Eine Trichoide von der Stielbasis eines Violetten Lacktrichterlings zwischen Objektträger und Deckglas leicht gequetscht. Dadurch sind die Hyphen ein wenig voneinander entfernt worden. Diese Trichoiden zeigen keinerlei Differenzierungen, haben weder Röhrenhyphen noch Sekrethyphen, und unterscheiden sich dadurch von Rhizomorphen (die bei diesem Pilz fehlen). – In NaOH 4% mit 20% Glycerin fotografiert.



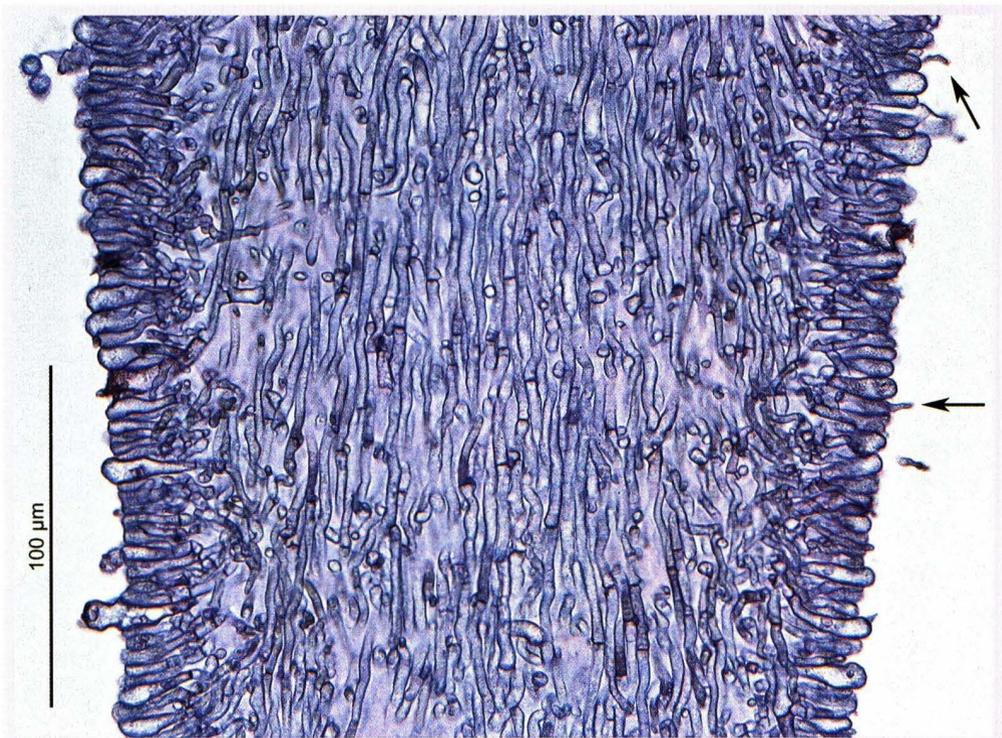
**Abb. 74:** Blick durch die Binokularlupe auf die sterile Lamellenschnede. Die Sporen und die Cheilocystiden (rechts unten im oberen Bild) leuchten weiss auf. **Oben:** Blick auf die Lamellenfläche. **Unten:** Direktaufsicht auf die Schnede.



**Abb. 75:** Schnitt durch die sterile Lamellenschnede. Das Hymenium reicht weit hinab, aber dessen Basidien, einige durch Pfeile markiert, tragen keine Sporen. Die Färbung zeigt auch, dass die Trama gelatinös ist. – Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin.

Blätterpilzen, z.B. vielen Egerlingen, Schirmlingen oder Wulstlingen, ist die Lamellenschneide steril wegen des massenhaften Auftretens voluminöser Cheilocystiden, so dass für Basidien kein Platz mehr da ist. Nicht so bei *Laccaria amethystina*.

Die **Lamellentrama** wird in (fast) allen Veröffentlichungen «regulär» genannt, was nur eine erste Annäherung ist (z.B. KÜHNER 1980: 815; MOSER 1983; SINGER 1986: 233; HORAK 2005; MycoKey 3.1, 2008; MUELLER 1992 «parallel or rarely subparallel»). In der Tat erscheint die Trama in Handschnitten ausgesprochen regulär, da die von oben nach unten verlaufenden Hyphen zahlreich sind; und da diese Schnitte dick sind, ergibt sich ein «optischer Mittelwert», der die stark abweichenden Hyphen maskiert. Die viel dünneren und präziseren Mikrotomschnitte hingegen lassen mühelos erkennen, dass die Lamellentrama subregulär ist und viele eingestreute irreguläre Hyphen enthält (Abb. 76). Am besten wird dies in parahymenialen Schnitten sichtbar



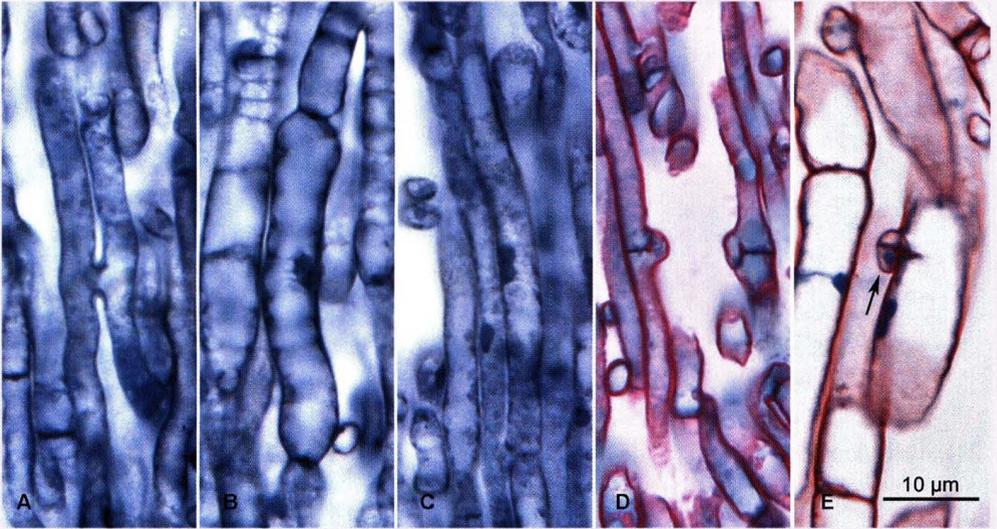
**Abb. 76:** Perradialer Schnitt durch eine Lamelle des Violetten Lacktrichterlings. Die meisten Hyphen laufen subregulär von oben nach unten, aber dazwischen liegen viele irregulär verlaufende Hyphen, was durch die vielen quer geschnittenen Hyphen angezeigt wird. Die Hyphen sind nur schwach turgeszent erweitert und an den Septen nicht oder nur wenig eingeschnürt, und sie tragen Schnallen. Die Durchmesser variieren nur wenig; und Sekrethyphen fehlen (oder sind sehr selten). Das Subhymenium ist locker wirt und kaum von der Trama abgesetzt. Die Trama ist schwach gelatinös, was aber makroskopisch nicht festgestellt werden kann; und die gelatinöse Masse zwischen den Hyphen ist künstlich blass lilablau angefärbt worden. Die **Pfeile** weisen auf unscheinbare, wurmförmige **Pleurocystiden** hin, die in Quetschpräparaten derart leicht übersehen werden, dass sie in vielen Veröffentlichungen in Abrede gestellt werden. – Die Sequenz Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin ist die beste bisher bekannt gewordene Methode, die es erlaubt, die gelatinöse Masse anzufärben.



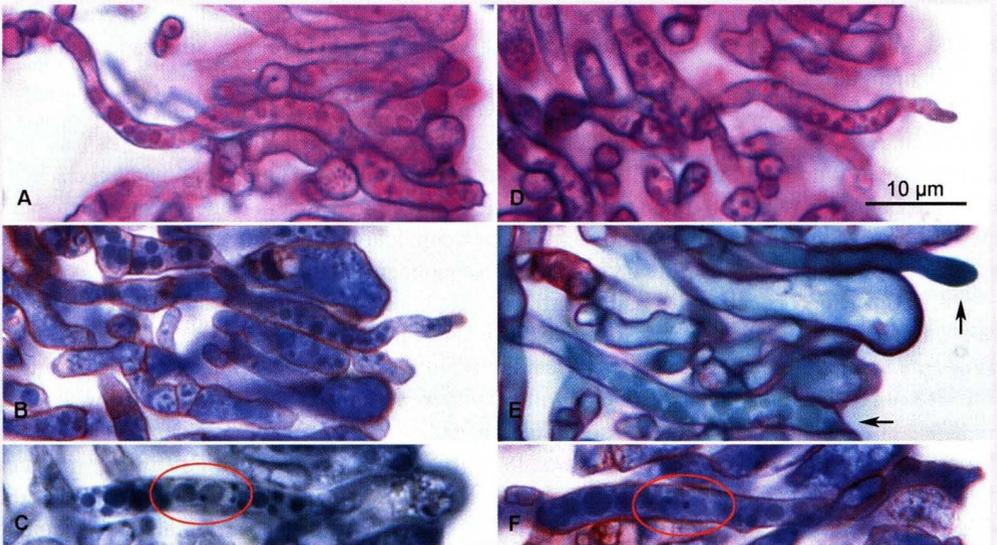
**Abb. 77:** Im parahymenialen Schnitt (parallel zum Hymenium) wird besonders deutlich, dass die Lamellentrama des Violetten Lacktrichterlings viele von der senkrechten Richtung stark abweichende Hyphen enthält. Es sind diese Hyphen in der Abb. 76 mehr oder weniger quer geschnitten erscheinen. Die gelatinöse Masse zwischen den Hyphen und der Hypheninhalt wurden nicht angefärbt. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.

(Abb. 77). Die Hyphen der Lamellentrama und des Subhymeniums sind in eine **dünne gelatinöse Masse** eingebettet, die aber die Lamelle makroskopisch nicht gelatinös erscheinen lässt. Sie kann auch in Handschnitten nicht erkannt werden; und die üblichen Färbemethoden versagen auch an Mikrotomschnitten (Abb. 77). Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass sie in der Literatur nirgends erwähnt wird. Aber die ungewöhnliche Sequenz Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin färbt diese gelatinöse Masse gut an, so dass sie blass lila-blau erscheint (Abb. 76).

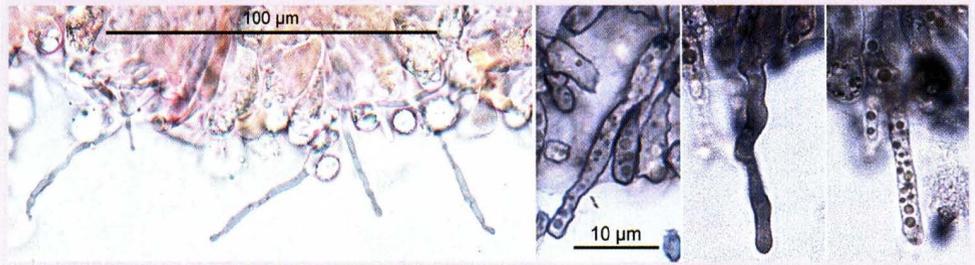
Die **Hyphen** der Lamellentrama sind zylindrisch bis leicht turgeszent erweitert (und dann an den Septen leicht eingeschnürt) und tragen an den Septen **Schnallen**. Überraschenderweise gibt es Schnallen, die in der Richtung zur Lamellenschneide hin offen sind, als auch solche, die in der Gegenrichtung, also zum Hut hin, offen sind (Abb. 78D); so als ob es sowohl hinauf als auch hinab wachsende Hyphen in der Lamellentrama gäbe. Die biologische Bedeutung dieser Tatsache ist unbekannt. Zusätzlich zu diesen echten Schnallen treten auch einige **Pseudoschnallen** auf, die keine Verbindung mit der hinteren Zelle haben und die deshalb einen Zellkern gefangen halten (Abb. 78E; CLÉMENÇON 1997). In der Lamellentrama können auch einige H-Verbindungen zwischen zwei benachbarten Hyphen gesehen werden (Abb. 78A).



**Abb. 78:** Hyphen aus der Lamellentrama der *Laccaria amethystina*. **A:** H-Verbindung; **B,C:** Dikaryotische Zellen, in b leicht turgeszent erweitert; **D:** Gegenläufige Schnallen; **E:** Pseudoschnalle mit gefangenem Kern (**Pfeil**). – A,B,C: Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat; D,E: Aluminium-Zirkonium-Hämatoxylin.



**Abb. 79:** Pleurocystiden der *Laccaria amethystina*. Der tropfige, schon von KÜHNER (1980) erwähnte Inhalt lässt sie gut erkennen. Der **senkrechte Pfeil** weist auf eine Cystide, deren Tropfen im obersten Teil zusammengelassen sind; der **waagrechte Pfeil** bezeichnet eine «cystide include» mit tropfigem Inhalt. Die roten Ellipsen umkreisen zwei Kerne mit je einem Nukleolus. – A,D: Säurefuchsin - Tannin-Eisenchlorid; B,F: Aluminium-Zirkonium-Hämatoxylin; C: Eisenchlorid-Hämatoxylin; E: Amidoblack-Tannin-Eisenchlorid-Safranin.



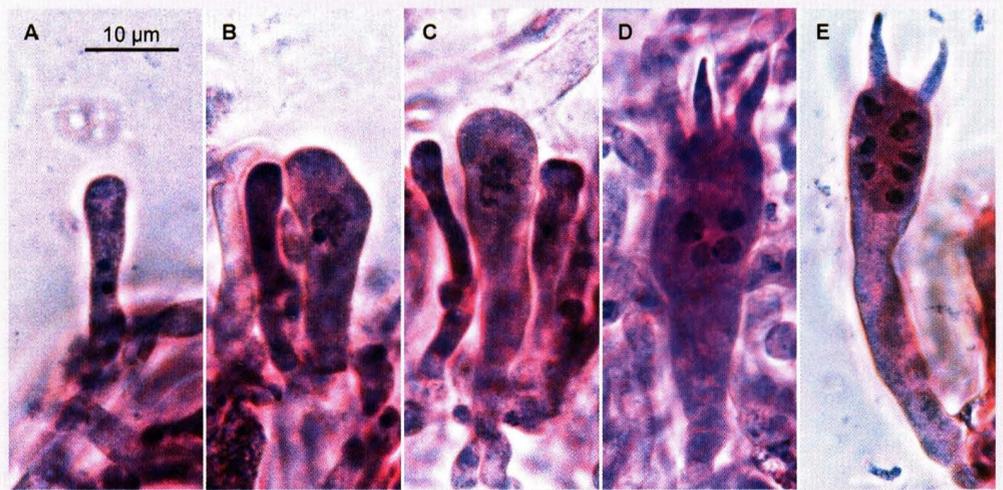
**Abb. 80:** Fadenförmige Cheilocystiden überragen die Lamellenschneide. **Links:** Trockenmaterial in Glycerinlauge. Die unscharfen hellen Flecken sind Sporen ausserhalb der Tiefenschärfe. **Rechts:** Mikrotom-schnitte gefärbt mit Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin. Der Inhalt ist meist tropfig, bisweilen aber auch homogen.

**Cystiden** kommen sowohl auf den Lamellenflächen (Pleurocystiden), als auch an den Schneiden (Cheilocystiden) vor. Die Cheilocystiden sind den meisten Mykologen aufgefallen, aber nach SINGER (1986), MUELLER (1992) und VELLINGA (1995) sollen den Lacktrichterlingen Pleurocystiden fehlen. KÜHNER (1980: 816) jedoch schreibt «Selon SINGER, il n'y a pas de vraies cystides chez les *Laccaria*; signalons cependant que, dans le sous-hyménium de *L. amethystina*, on peut repérer d'assez nombreuses hyphes filiformes, contenant une file de gouttelettes peu réfringentes, hyphes qui se terminent dans l'hyménium en cystides incluses (Nach SINGER gibt es bei *Laccaria* keine echten Cystiden; trotzdem können im Subhymenium von *L. amethystina* ziemlich viele fadenförmige Hyphen gesehen werden, die eine Reihe schwach lichtbrechender Tröpfchen enthalten, und die im Hymenium eingeschlossene Cystiden bilden)». In der Tat sind die Pleurocystiden meist so kurz, dass sie die Basidien nicht oder nur wenig überragen; und sie sind zudem so dünn, dass sie nicht auffallen.

Die Cystiden sind dikaryotisch und deshalb wohl lebend (Abb. 79 C,F); und sie sind endosekretorisch. Das Sekret ist tropfenförmig, kann aber stellenweise zusammenfliessen. Es lässt sich mit Patentblau V und mit Sulfovanillin nicht anfärben. In alkalischen Quetschpräparaten erscheint ihr Inhalt homogen (Abb. 80 links), aber in fixiertem und eingebettetem Material zeigt sich meist die tropfige Struktur (Abb. 79; Abb. 80 rechts). Quetschpräparate in Baumwollblau (in Milchsäure gelöst) zeigen leicht blau gefärbte Cystiden mit homogenem Inhalt.

Reife **Basidien** bedecken die Lamellenflächen und den hohlen Bogen am Grunde zwischen zwei Lamellen, fehlen aber auf der Schneide (Abb. 74,75). Sie sind viersporig und tragen an ihrer Basis eine Schalle. Wie bei den meisten Basidiomyceten, so tritt auch bei den Lacktrichterlingen eine **dritte Kernteilung** nach den beiden meiotischen Teilungen auf. Wo diese dritte Teilung stattfindet, ob in der Basidie (SHIH & al. 1986; TOMMERUP & al. 1991) oder in den jungen Sporen (MUELLER & al. 1993; MUELLER & AMMIRATI 1993; HORTON 2006), ist noch umstritten. MUELLER (1992) berichtet, dass die dritte Kernteilung in der Regel in den Sporen stattfindet, räumt aber die Möglichkeit ein, dass sie gelegentlich auch in den Basidien auftritt. Aber keine der genannten Arbeiten untersuchte die Kernverhältnisse der *Laccaria amethystina*.

In meinen Präparaten von *Laccaria amethystina* fand ich etliche achtkernige Basidien (Abb. 81E), was darauf hindeutet, dass die dritte Kernteilung in der Basidie stattfindet. Aber diese Präparate enthielten auch eine grosse Zahl kollabierter, toter Basidien mit 4 bis 6 Kernen; und nach HORTON (2006) sporulieren achtkernige Basidien nicht, sondern sie sterben ab. Die Entwicklung der Basidien und der Sporen des Violetten Lacktrichterlings müssen besser untersucht werden.



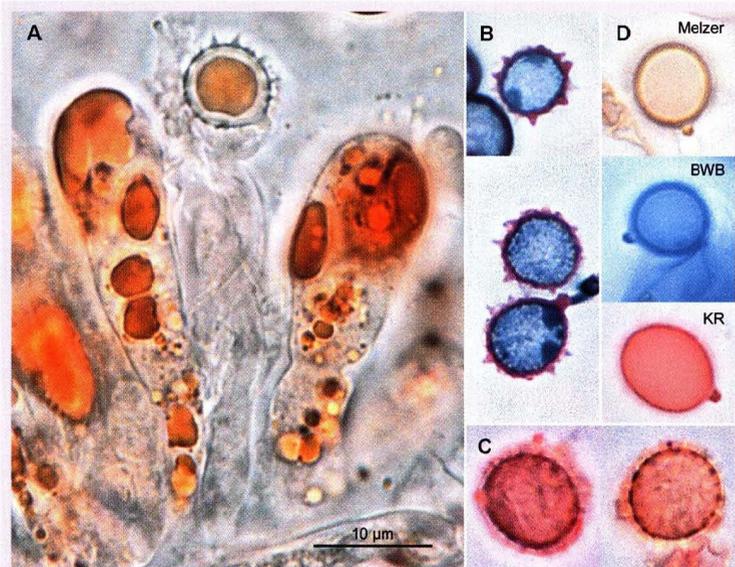
**Abb. 81:** Stadien aus der Entwicklung der Basidien des Violetten Lacktrichterlings. **A:** Dikaryotische Basidiole, beide Kerne haploid; **B:** Basidiole mit einem diploiden Kern nach der Verschmelzung der beiden haploiden Kerne. **C:** Prophase der ersten meiotischen Kernteilung, Chromosomen erkennbar. **D:** Vier haploide Kerne nach der zweiten Kernteilung. **E:** Acht haploide Kerne nach der dritten Kernteilung. Nur 2 der 4 Sterigmen liegen in der Abbildungsebene. – Fixiert mit Alkohol-Eisessig, gefärbt mit Eisen-Karminessigsäure, fotografiert in Hoyers Medium. Phasenkontrast. Die Bilder D und E wurden aus Aufnahmen in verschiedenen Abbildungsebenen zusammengesetzt.

Die Basidien sind reich an Fetten, die mit Sudan III gefärbt werden können. Dies ist auch bei vielen andern Blätterpilzen der Fall.

Die **Sporen** der *Laccaria*-Arten haben eine einmalige Wandstruktur unter den Blätterpilzen. Sie sind mit isolierten, spitz kegelförmigen, inamyloiden Stacheln besetzt, die sich mit keinem der üblichen Farbstoffen anfärben lassen (Baumwollblau, Toluidinblau, Kongorot, Eosin, Eisen-Karminessigsäure, Karbolfuchsin). In Mikrotomschnitten hingegen können sie mit der Sequenz Tannin - Eisenchlorid - Safranin rot gefärbt werden, was darauf hinweist, dass sie aus Kohlenhydraten bestehen (Abb. 82B). Das Einmalige dieser Stacheln wird im Elektronenmikroskop sichtbar: sie sind aus vielen, nur etwa 0,01 µm dicken, zylindrischen Röhrchen zusammengesetzt, die wie die Haare eines spitzen Pinsels zu einem konischen Bündel zusammengefügt sind (BESSON 1971). Die Stacheln entstehen im Innern einer schleimigen Schicht, die von einer etwa 0,02 µm dünnen Haut überzogen ist (BESSON 1971). Diese Schleimschicht ist nur bei jungen Sporen sichtbar, manchmal sogar im Lichtmikroskop (Abb. 82C); bei reifen Sporen ist sie spurlos verschwunden. Die Stacheln sind demnach eine Bildung des Myxosporiums (vgl. CLÉMENÇON 1997) und somit in Kalilauge und Natronlauge löslich. Die solchermaßen freigelegte alkaliresistente Sporenwand, das Eusporium, lässt sich nun leicht mit Melzer, Baumwollblau und Kongorot färben (Abb. 82D).

Wie die Basidien, so enthalten auch die Sporen reichlich Lipide (Abb. 82A). Die Sporen von *Laccaria amethystina* sind zweikernig.

Die Sporen der Lacktrichterlinge sind farblos, das Sporenpulver deshalb im Allgemeinen weiss, wie das schon von SCHÄFFER 1762 gezeigt wurde («Tafel XIII, Abb. IX»); aber *Laccaria amethystina* soll als einziger europäischer Lacktrichterling auch blass lila getöntes Sporenpulver haben können.



**Abb. 82:** Die Sporen des Violetten Lacktrichterlings nach verschiedenen Behandlungen. – **A:** Sudan III färbt die Lipide in den Sporen. Die Spore trägt isoliert stehende, konische Stacheln. Rechts unten der Apiculus. **B:** Drei Sporen in einem Mikrotomschnitt, gefärbt mit Amidoblack 10B - Tannin - Eisenchlorid - Safranin. Sporenwand samt den Stacheln rot, Zytoplasma blau, Kerne dunkelblau. **C:** Eine junge Spore mit SDS-Kongorot gefärbt. Das schleimige Myxosporium ist noch vorhanden und blass angefärbt. In diesem entstehen die konischen Stacheln. **D:** Eine Spore nach einem Aufenthalt von 2 Stunden in 10% NaOH bei 90°C. Die Stacheln (das Myxosporium) sind aufgelöst worden; das glatte, frei gelegte Eusporium (die eigentliche Sporenwand) färbt sich rot mit SDS-Kongorot.

## Allerlei Wissenswertes

**Geschichtliches** – Die Tafel XIII (S. 65 oben), «Der dreyzehende Blätterschwamm», des im Jahr 1762 erschienenen Werkes «Natürlich ausgemahlte Abbildungen Bayrischer und Pfälzischer Schwämme, welche um Regensburg wachsen» von JACOB CHRISTIAN SCHÄFFER. SCHÄFFER glaubte, eine einzige, sehr veränderliche Pilzart vor sich zu haben, und diese Meinung hielt sich bis in das 20. Jahrhundert hinein. Schäffer verzichtete darauf diesen Pilz zu benennen und schrieb «Hat in Bayern keinen Namen». Und so kommt es denn, dass eine recht gute Farbtabelle von Lacktrichterlingen veröffentlicht wurde, ganze 10 Jahre bevor diese Pilze den Sammel-Namen *Agaricus lacca-tus* erhielten (SCOPOLI 1772, Flora Carniolica, Wien). Trotz der Tatsache, dass bereits 1778 HUDSON in seiner Flora Anglica (London) den Violetten Lacktrichterling als selbständige Art *Agaricus amethystinus* betrachtete, waren die meisten Mykologen bis weit ins 20. Jahrhundert hinein der Ansicht, dieser Pilz sei eine blosse Farbvariante des Roten Lacktrichterlings *Laccaria laccata*.

Der Gattungsname *Laccaria*, wohl vom Artnamen *laccata* abgeleitet, wurde erst im Jahr 1883 von BERKELEY & BROOME vorgeschlagen. Aber trotzdem glaubten etliche Mykologen bis weit

ins 20. Jahrhundert hinein, diese Pilze in der Gattung *Clitocybe* führen zu müssen, so auch RICKEN (1915), NÜESCH (1926) und BRESADOLA (1937).

**Systematik** – Seit FRIES im Jahr 1821 die Lacktrichterlinge in seinem «Tribus VIII, Clitocybe» einreichte, wurden diese Pilze jahrzehntelang in der Familie *Tricholomataceae* geführt, wie das auch SINGER (1986), MUELLER (1992) und sogar noch HORAK (2005) taten, obwohl JÜLICH schon 1981 diese Pilze in eine eigene Familie stellte, die er *Laccariaceae* nannte. Diese Abtrennung war mykologisch völlig richtig, berücksichtigte aber die von SINGER & SMITH (1960) und PEGLER & YOUNG (1979) vermutete enge Verwandtschaft der Lacktrichterlinge mit dem hypogäischen Gasteromyceten *Hydnangium* nicht. KÜHNER (1980) trug dieser Verwandtschaft Rechnung und verwies *Laccaria* in die bereits 1928 von GÄUMANN & DODGE eingeführte Familie *Hydnangiaceae*. DNA-Analysen (MUELLER & AMMIRATI 1993; MATHENY & 24 weitere Autoren 2006) und die elektronenoptisch erkennbare Feinstruktur der Sporenwand (MUELLER, VON HOFSTEN, AXÉ & STRACK 1993) bestätigen diese systematische Stellung. Die molekularen Analysen erlaubten auch eine Rekonstruktion der Stammesgeschichte, aus der hervorgeht, dass *Hydnangium* eine phylogenetische Weiterentwicklung von *Laccaria* darstellt.

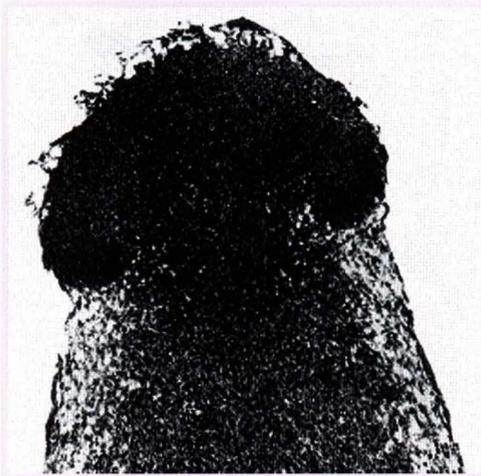


**Abb. 84:** Der Gasteromycet *Hydnangium carneum* ist eine phylogenetische Weiterentwicklung von *Laccaria*, Beispiel einer «Gasteromycetation».

Foto: Dr. Uwe Lindemann

terminologie von CLÉMENÇON (1997) präzisiert werden. Gestützt auf BEER (1911) nennt REIJNDERS (1963) diese Entwicklung «monovelangiocarp (hypovelangiocarp)». Licht- und rasterelektronenmikroskopische Bilder einiger Entwicklungsstadien von *Laccaria bicolor* findet man bei MASSICOTTE & al. (2005).

Die **Fruchtkörperentwicklung** der Lacktrichterlinge wurde nur summarisch untersucht (nur *Laccaria bicolor* und *L. laccata* s.l.), wobei festgestellt wurde, dass junge Primordien von einem flüchtigen Velum überzogen sind (Abb. 85), das aber bald verschwindet und beim reifen Basidiom keine Spuren hinterlässt. Da die Entstehung dieses Velums nicht genau bekannt ist kann auch die Fruchtkörperentwicklung nicht genauer mit der Terminologie von CLÉMENÇON (1997) präzisiert werden. Gestützt auf BEER (1911) nennt REIJNDERS (1963) diese Entwicklung «monovelangiocarp (hypovelangiocarp)». Licht- und rasterelektronenmikroskopische Bilder einiger Entwicklungsstadien von *Laccaria bicolor* findet man bei MASSICOTTE & al. (2005).



**Abb. 85:** Älteres Primordium von «*Laccaria lac-cata*» mit seinem «Velum universale». Durchmesser des Hutes etwa 0,6 mm. Nach BEER 1911, verändert.

**Kulturen** können im Laboratorium sowohl von Sporen, als auch von Geflechts-Transplantaten erhalten werden (FRIES 1977, MUELLER 1992). Auf Malzextrakt ist das Mycelium von *Laccaria amethystina* weiss, auf Kartoffelextrakt-Glucose hingegen violett und entspricht der Farbe des Filzes auf der Stielbasis. Auf beiden Nährböden hat das Mycelium einen dumpfen, schimmelartigen Geruch und bildet keinerlei Sporen.

**Konfrontationsversuche** mit einkernigen Keimmycelien verschiedener Aufsammlungen von *Laccaria amethystina* zeigten bisher keine «Kryptospezies» auf, so dass diese Art auch genetisch gut umschrieben ist (MUELLER 1992). Demgegenüber steht die Tatsache, dass Bestände von *Laccaria amethystina* eine grosse **genetische Diversität** in der Mikrosatelliten-DNA zeigen können, die das System der sexu-

ellen Kompatibilität der Mycelien nicht direkt beeinflussen (GHERBI & al. 1999). Diese Autoren analysierten 634 Fruchtkörper und fanden 388 verschiedene Genotypen. Die meisten Genets waren nur wenige Quadratzentimeter gross und produzierten nur 1 bis 3 Fruchtkörper; und pro Quadratmeter traten bis 130 verschiedene Genotypen auf.

Die **Lebensweise** des Violetten Lacktrichterlings ist insofern ungewöhnlich, als dass dieser Pilz nach MEYER (1963) und SINGER (1986) **fakultative Mykorrhizen** bildet. *Laccaria amethystina* kommt vorzugsweise in Buchenbeständen vor, aber er ist befähigt, mit mehreren Bäumen Mykorrhizen zu bilden (ROY & al. 2008). Da sein Mycelium aber auch ohne pflanzlichen Partner leben kann, kann er auch im Laboratorium auf künstlichen Nährböden als Mycelkultur gehalten werden, wo er aber weder Sporen noch Fruchtkörper bildet. Es ist möglich im Laboratorium künstliche Mykorrhizen zu erhalten, wenn sein Mycelium mit einer geeigneten Pflanze (z.B. *Fagus*) zusammengebracht wird (BRAND & AGERER 1986). Die natürliche Mykorrhiza mit *Fagus silvatica* wurde von MEYER (1963) und von BRAND & AGERER (1986) lichtmikroskopisch genau beschrieben. Ganze Mykorrhizen werden bis  $6 \times 0,55$  mm gross und besitzen lebhaft blauviolette Spitzen.

Angesichts der symbiotischen Lebensweise der Lacktrichterlinge kommt es als eine Überraschung, dass der Violette Lacktrichterling ein «Ammoniakpilz» ist (IMAMURA 2001). SAGARA (1975) führte die Ammoniakpilze als chemo-ökologische Gruppe erdbewohnender Pilze ein, deren Fruchtkörperbildung durch die Zugabe von etwa 100–200 g Ammoniak-Salzen oder Harnstoff pro Quadratmeter im Laufe der folgenden 12–18 Monate stark gefördert wird. Die mit Harnstoff gedüngten Probenflächen von je rund einem halben Quadratmeter produzierten etwa 16 mal mehr Fruchtkörper des Violetten Lacktrichterlings, als nicht gedüngte Flächen. Die biologische Bedeutung dieser Förderung bleibt aber noch unklar.

## Der Butterrübling, *Rhodocollybia butyracea* (Bull.) Lennox

Vom Sommer bis zum Spätherbst findet man diesen leicht kenntlichen und häufigen Pilz in unseren Wäldern. Die gedrängten, blassen Lamellen, der seicht längsfurchige, hohle, unten blasig erweiterte Stiel und der besonders in der Mitte leicht fettig anfühlende, wie mit Butter eingeschmierte Hut sind gute Erkennungsmerkmale. Da sein Sporenpulver blass ocker mit einem leichten rosa Schein ist, wird dieser Pilz auch Butter-Rosaspörrübling genannt (die Farbe ist etwa M10 Y30 in der CMYK-Notation; "rosa" ist weit übertrieben).



Abb. 86: Der Butterrübling ist ein weit verbreiteter Bodenbewohner der Laub- und Nadelwälder.

Die **schwach schmierige Hutdeckschicht** ist keine wohl definierte Huthaut, sondern lediglich eine dichter verwobene und schwach gelatinöse Zone des Hutgeflechtes. Diese ist auf der Hutmitte am dicksten und wird gegen den Hutrand dünner; der Hutrand selbst ist nicht gelatinös. Da diese Zone unten allmählich in das nicht gelatinöse Hutgeflecht übergeht, liegt keine Pileipellis, sondern eine gelatinöse Rinde, ein «Ixocortex» vor. Die Hyphen liegen etwa parallel zur Hutoberfläche, und deshalb wird diese Rinde bisweilen auch «Ixocutis» genannt (ANTONÍN & NOORDELOOS 1997). Die obersten Hyphen der gelatinösen Rinde sind lockerer angeordnet und dünner als die darunter liegenden Hyphen (Abb. 87). Ein quer zum Hutradius geführter (perradialer) Schnitt zeigt die unregelmässige Dicke des Ixocortex und den allmählichen Übergang in das nicht gelatinöse Hutgeflecht (Abb. 88). Die Hyphen scheinen alle quer geschnitten zu sein, aber in Wirklichkeit sind viele Hyphen schief geschnitten, da ihr Verlauf nicht immer radial ist. Dies wird in der Abb. 89 deutlich, die auch die unterschiedlichen Dicken der Hutdeckschicht entlang des Hutradius zeigt.

Im Mikroskop kann das **Pigment** der Hutdeckschicht nur an den dunkelsten Stellen des Hutes erkannt werden. Es befindet sich in den tieferen Zonen des Ixocortex oder knapp darunter. NOOR-

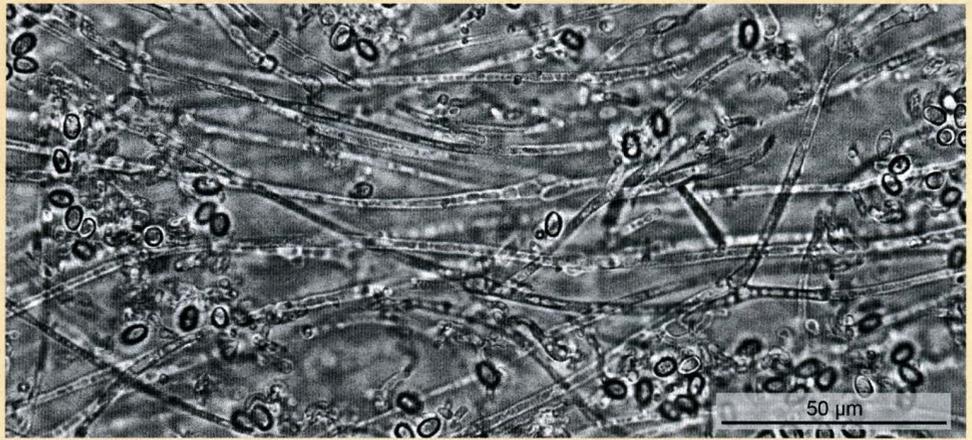


Abb. 87: Abgezogene Hutdeckschicht des Butterrölllings, mit in der gelatinösen Masse gefangenen Sporen.

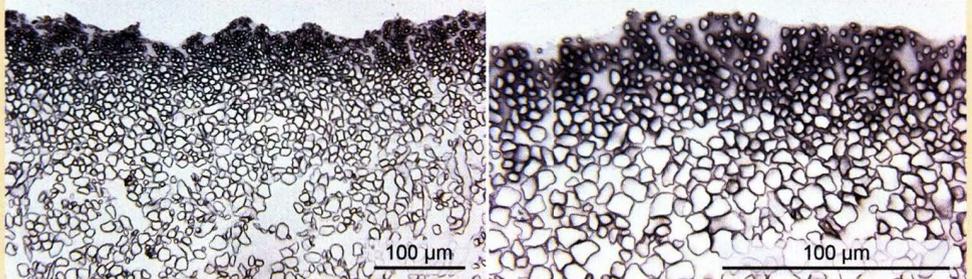
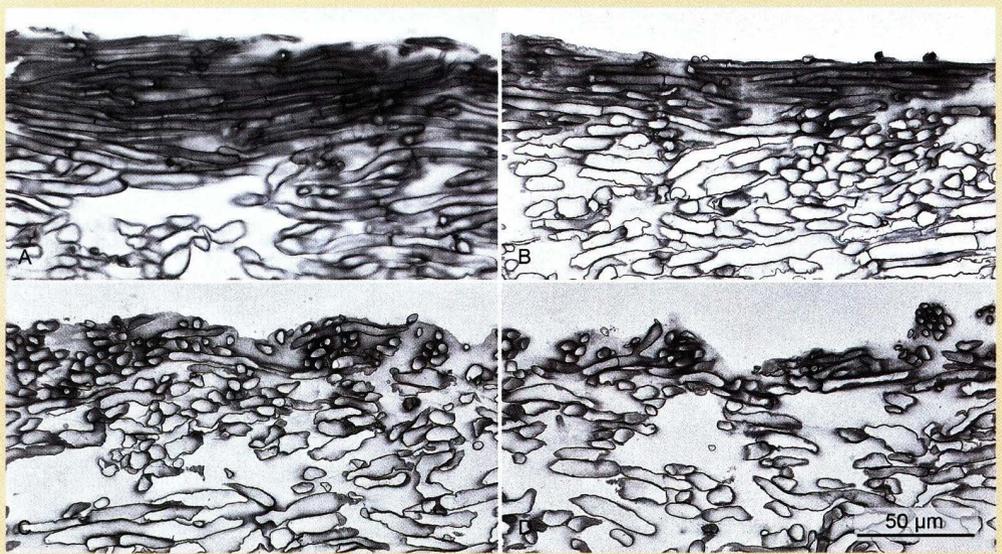


Abb. 88: Perradiale Querschnitte durch die Hutrinde und das obere Hutgeflecht des Butterrölllings, etwa im halben Hutradius. Diese Hutrinde ist nur eine schwach gelatinöse, etwas dichtere Zone des Hutgeflechtes, ein «Ixocortex», wird aber auch als «Ixocutis» gewertet. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.

DELOOS (1995) und ANTONÍN & NOORDELOOS (1997) beschreiben die Hyphen der Hutoberfläche mit gelb-braunen Wänden; aber diese Färbung ist schwer erkennbar. Hie und da trifft man auf ein zerrissen-inkrustiertes, blass bräunliches Pigment; und öfters sieht man ein braunes interzelluläres Pigment (Abb. 90). Es scheint, dass das Pigment in der Zelle synthetisiert, in die Zellwand eingebaut und schliesslich auf deren Oberfläche abgelagert wird, wie das auch von andern Pilzen bekannt geworden ist. Aber diese Vermutung wurde beim Butterröllling noch nicht geprüft.

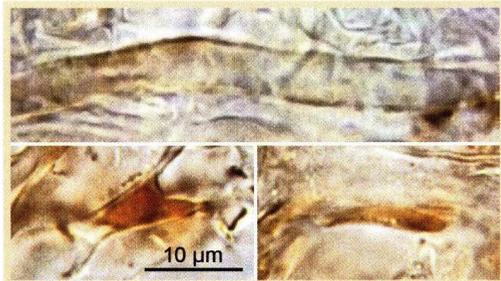
Die **Huttrama** ist locker schwammig aus turgeszent erweiterten Hyphen (Physalohyphen) aufgebaut. Unter der Rinde und über den Lamellen ist das Geflecht engmaschig, dazwischen und besonders gegen die Hutmitte zu sind die Maschen deutlich grösser. Im Hutrand sind die Hyphen weniger stark bis gar nicht turgeszent erweitert und meist ungefähr radial ausgerichtet. Die Höhlen und Maschen sind nicht gelatinös, und mit zunehmendem Alter werden sie grösser, was zum Aufschirmen des Hutes beiträgt. Die meisten Septen tragen Schnallen.

Unter der Hutrinde und über den Lamellen enthalten manche Hyphen Glykogen (Abb. 91). Proteinkristalle und thromboplere Hyphen sind selten (Abb. 92).



**Abb. 89:** Radiale Schnitte durch den Ixocortex des Butterröblings. A nahe der Hutmitte, D nahe dem Hutrand, B und C intermediär. Je näher dem Hutrand, desto dünner der Cortex und desto spärlicher die Hyphen, die zudem mehr und mehr von der radialen Richtung abweichen. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin, Graustufenbild. Die Hyphen des Hutgeflechtes sind leicht geschrumpft.

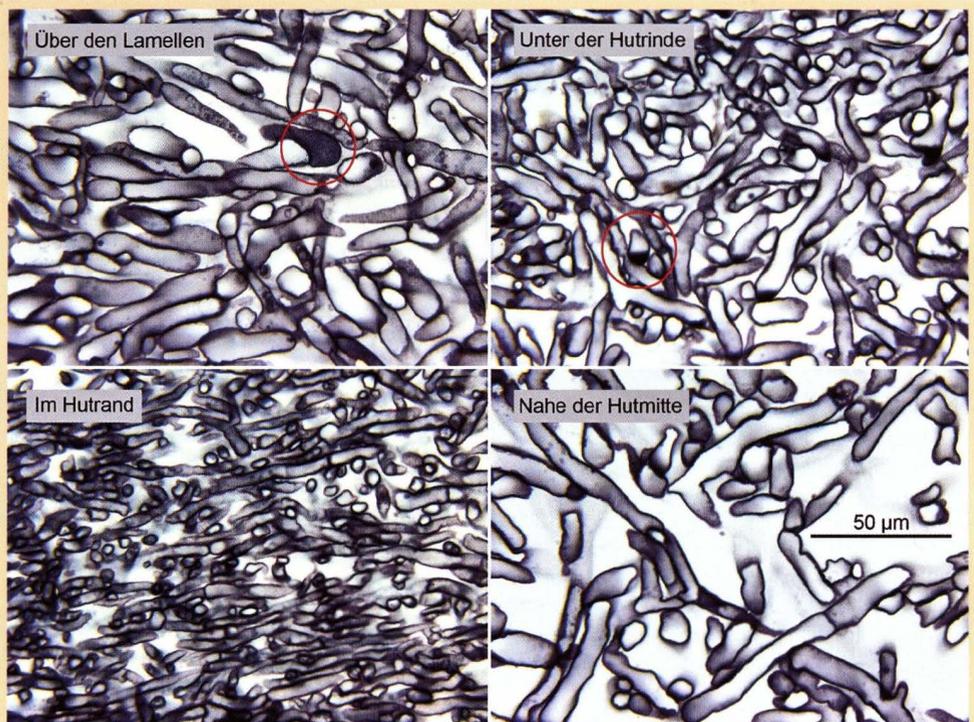
Die **Stielrinde** des Butterröblings ist nicht brüsk vom Stielgeflecht abgesetzt, sondern besteht nur aus einer dichteren Aussenzone. Im **Stielgeflecht** sind Thrombopleren und farblos inkrustierte, dickwandig erscheinende Hyphen eingestreut. Die Hyphen liegen in einer gallertigen Masse (Abb. 93), die zwar die Hyphen zusammenhält, die aber makroskopisch so unauffällig ist, dass sich das Stielgeflecht nicht gelatinös anfühlt. Diese Masse lässt sich mit der Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin Färbung nicht darstellen (Abb. 94), wohl aber mit der Sequenz Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin (CLÉMENÇON 2009).



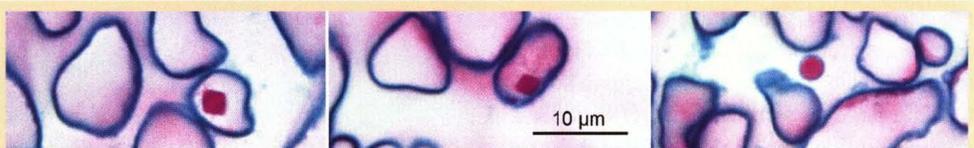
**Abb. 90:** Inkrustierendes (oben) und intrazelluläres Pigment der Hutdeckschicht des Butterröblings.

Die im Querschnitt und nach Färbung dickwandig und dunkel erscheinenden Hyphen sind nicht eigentlich dickwandig, sondern mit einer farblosen Masse inkrustiert, die wahrscheinlich aus Kohlenhydraten besteht, da sie sich mit der Tannin-Eisen-Reaktion stark anfärbt. Gefärbte Längsschnitte zeigen, dass diese Krusten oft schollig zerrissen sind, wie wir das von vielen braunen, der Hyphenwand aufgelagerten Pigmenten her kennen. Da diese Krusten ein anderes Färbverhalten zeigen als die gallertige Masse zwischen den Hyphen, haben sie wohl eine andere chemische Struktur.

Die Hyphen des Stieles enthalten bisweilen vereinzelte Proteinkristalle. Die dünneren Hyphen sind meist zweikernig, die dickeren mehrkernig. Manche Septen tragen Schnallen.



**Abb. 91:** Hutgeflecht des Butterröhlings im radialen Schnitt. Über den Lamellen und unter der Hutrinde ist die Trama aus Physalohyphen dichtmaschig geflochten; nahe der Hutmitte sind die Maschen weitlumig, und im Hutrand sind die Hyphen nicht oder nur wenig turgeszent erweitert und bilden keine Maschen. In den roten Kreisen sieht man Zellen mit eingelagertem Glykogen. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.

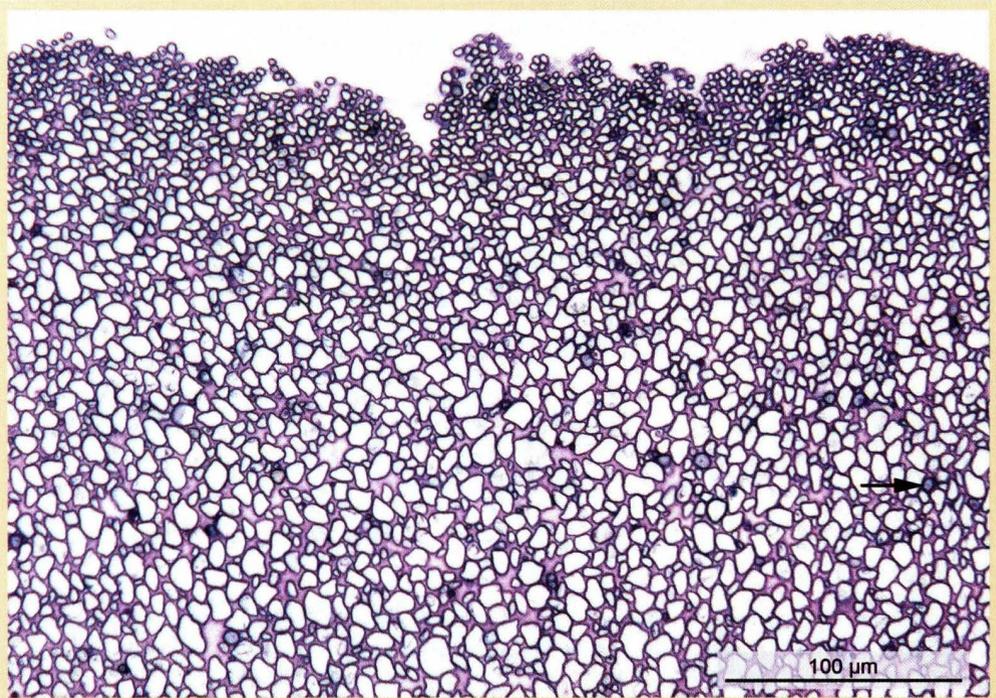


**Abb. 92:** Zwei Proteinkristalle und eine dünne Thromboplere in der Huttrama des Butterröhlings, quer zum Radius geschnitten. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Azur A.

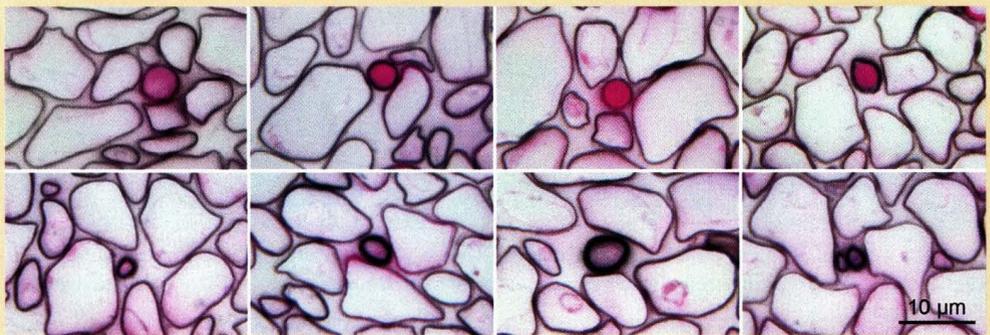
Auf der **Stieloberfläche** bilden einige Hyphen fingerförmige, oft verzweigte bis korallenartige, abstehende Auswüchse, die im Quetschpräparat und in den Querschnitten nur schwer zu sehen sind. Die Längsschnitte hingegen zeigen sie oft schön.

Die **Thrombopleren** lassen sich am besten in Quetschpräparaten untersuchen. Ihr Inhalt, das Deuteroplasma, ist nicht immer homogen, wie das bei den meisten thrombopleren Hyphen der Fall ist. Ungefärbt sind sie fast farblos. Das in der Abb. 98 dargestellte Verhalten in Jodlösungen (Baral und Melzer) und in Farblösungen entspricht dem üblichen Verhalten der Thrombopleren. Die auffallenden Löcher (oder Einschlüsse?) der mit Eosin gefärbten Hyphe sind unbekannter Natur

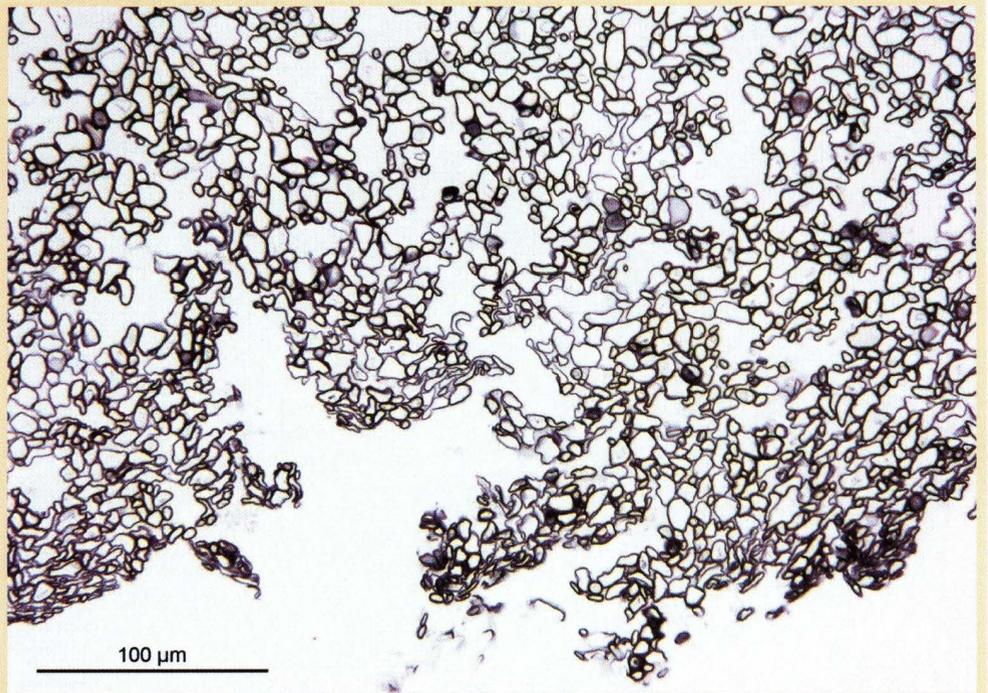
und sollten elektronenoptisch untersucht werden (man vergleiche mit den Abb. 115 E,F, Thrombopleren in den Rhizomorphen).



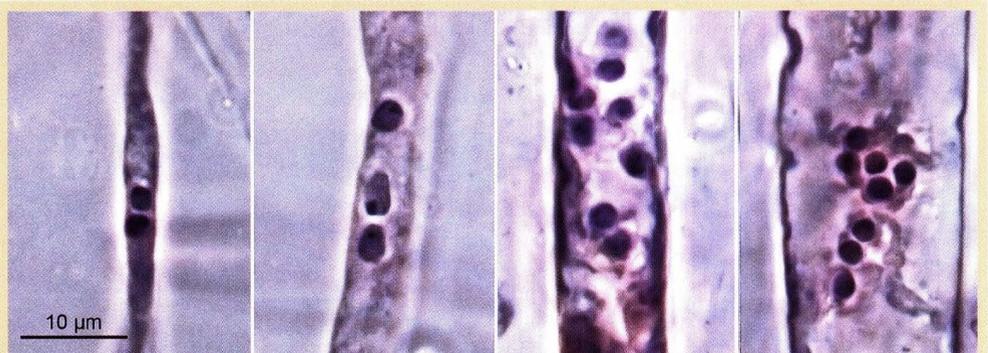
**Abb. 93:** Querschnitt durch den Stiel des Butterröblings. Die Rinde geht allmählich in das Stielgeflecht über. Die weiten Hyphen des Stieles sind auffallend «unrund». Zwischen ihnen befindet sich eine gallertige Masse, hier rosa angefärbt. Verstreut sind zahlreiche inkrustierte Hyphen, die nach der Anfärbung dunkler erscheinen (eine mit einem **Pfeil** markiert). Thrombopleren nicht sichtbar. – Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin.



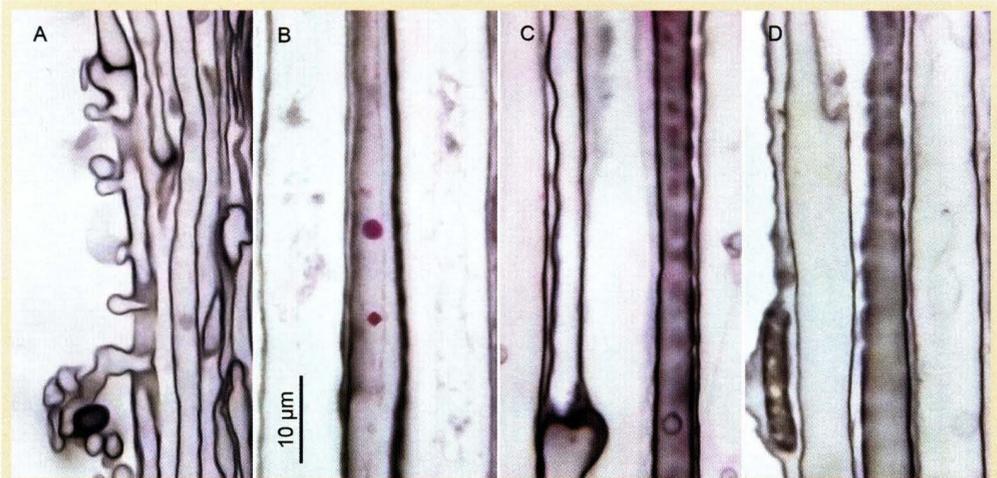
**Abb. 94:** Dünnwandige und inkrustierte, dickwandig erscheinende Hyphen sowie Thrombopleren mit rot angefärbtem Deuteroplasma im Querschnitt durch den Stiel des Butterröblings. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin. Die gallertige Masse zwischen den Hyphen wird mit dieser Methode nicht angefärbt.



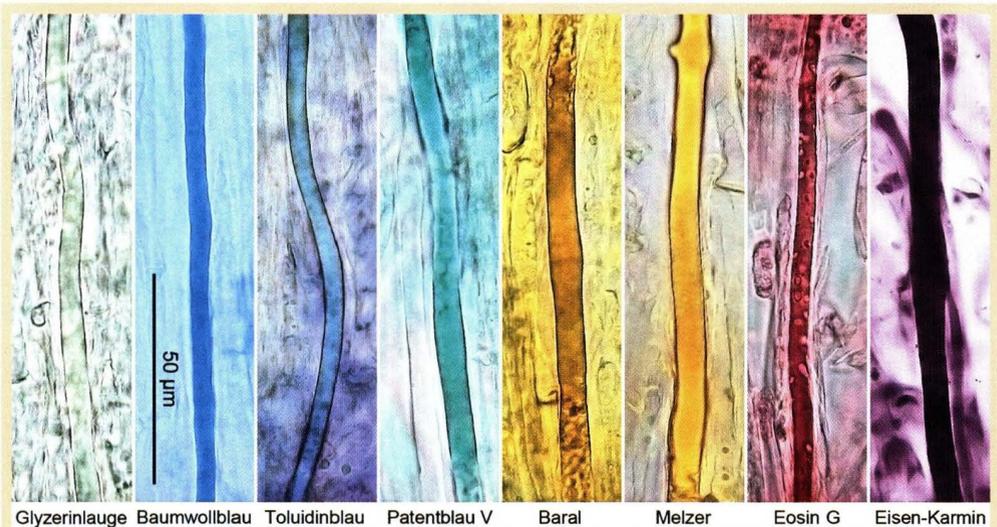
**Abb. 95:** Der Stiel des Butterrübblings ist hohl bis ausgestopft; das Bild zeigt die Innenseite der Stielröhre, gegen den Hohlraum des Stieles. Das Geflecht ist aufgelockert, und es ist keine Abschluss-Schicht vorhanden. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin. Die gallertige Masse zwischen den Hyphen wird mit dieser Methode nicht angefärbt.



**Abb. 96:** Hyphen aus dem Stiel des Butterrübblings. Die dünnen Hyphen sind meist paarkernig, die dickeren mehrkernig bis vielkernig. In einigen Kernen sieht man den Nukleolus. – Eisen-Karminessigsäure; Phasenkontrast.

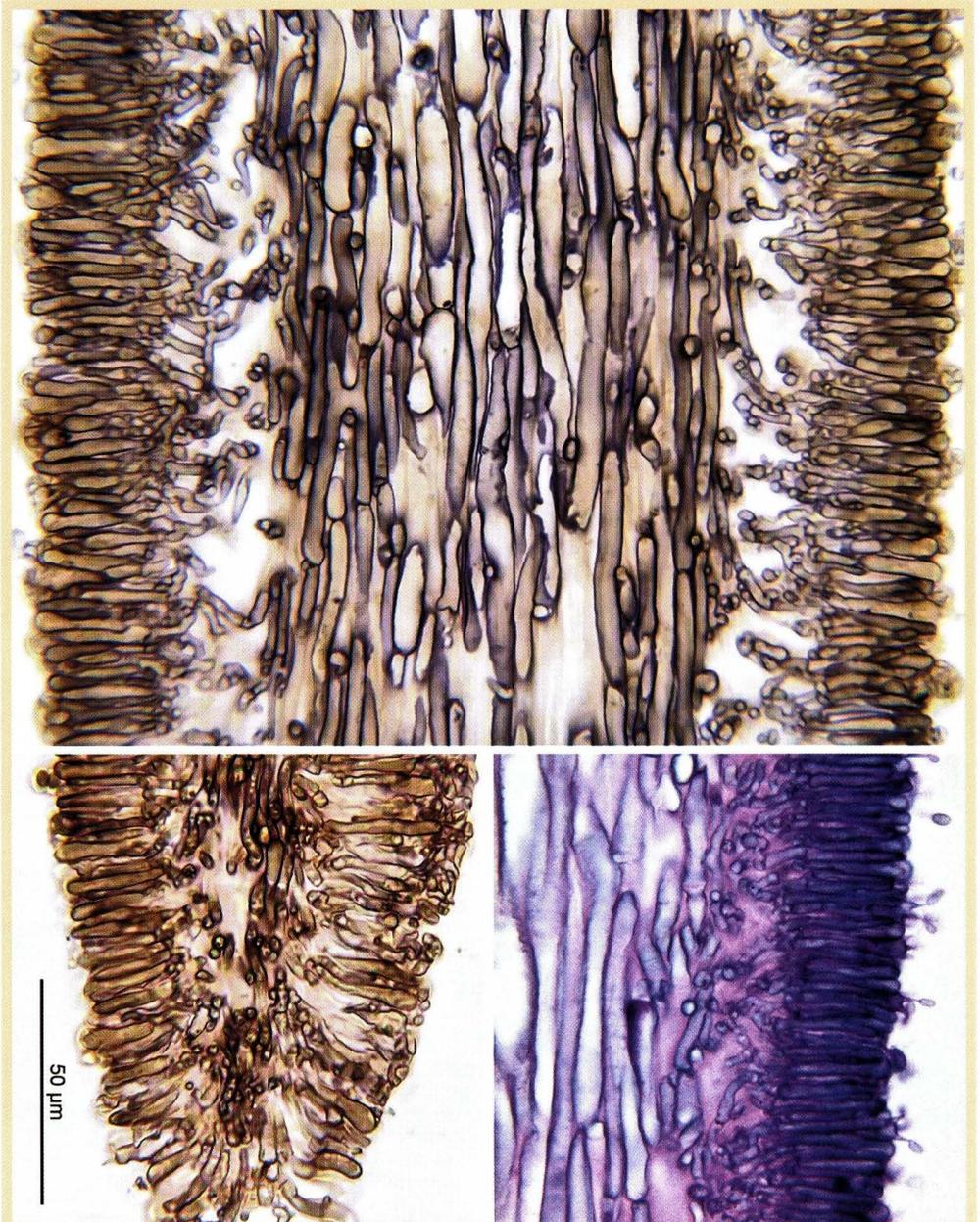


**Abb. 97:** Der Stiel des Butterröblings, Längsschnitte. **A:** Hyphen der Stieloberfläche mit Auswüchsen. Die auffallende, dunkle Zelle am unteren Bildrand ist eine dickwandige, auf dem Stiel gestrandete Spore. **B:** Kern und Proteinkristall. **C:** Links unten eine Schnalle, rechts eine schollig inkrustierte Hyphe. **D:** Inkrustierte Hyphen. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat. Die Skala gilt für alle Bilder.



**Abb. 98:** Thromboporen aus dem Stiel des Butterröblings, in verschiedenen Lösungen fotografiert.

Die **Lamellentrama** besteht aus dünnwandigen, turgeszent erweiterten Hyphen mit Schnallen an den Querwänden. Sie laufen unregelmässig flach-wellig vom Lamellengrund zur Lamellenschneide, so dass sie im Schnitt quer zum Hutradius meist schief getroffen werden. Dadurch erscheint das Bild der Lamellentrama im Mikrotomschnitt auffallend unregelmässig. Zudem treten oft überraschend grosse, leere Lücken auf. In der Mitte der Lamellentrama (im Mediostratum)

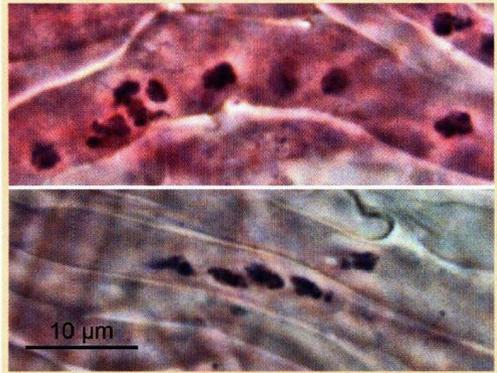


**Abb. 99:** Die subreguläre Lamellentrama des Butterröhlings besteht aus leicht verwobenen Physalohyphen und geht beidseitig in ein lockeres, aus dünnen und verzweigten Hyphen bestehendes Subhymenium über. Zwischen den Physalohyphen sieht man die Querschnitte einiger mehr oder weniger quer laufenden Hyphen; in der Lamellenschneide sind diese häufiger. Das Subhymenium ist gelatinös, im Bild unten rechts rosa gefärbt. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin färbt die gelatinöse Masse nicht an (oben und unten links); aber diese wird durch die Sequenz Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin rosa getönt.

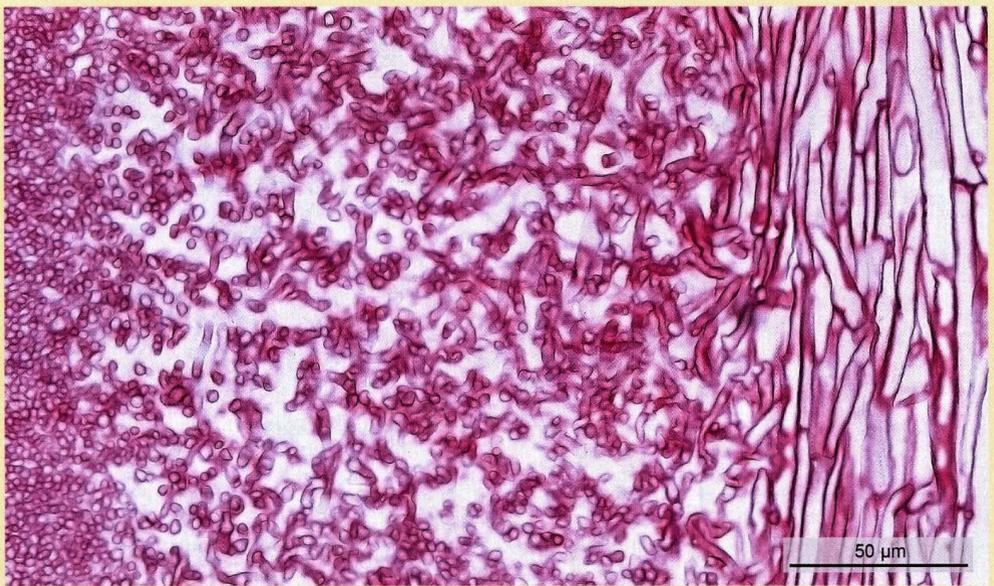
haben die Physalohyphen einen deutlich größeren Durchmesser als links und rechts (Lateralstrata), aber der Übergang ist fließend. In der Lamellentrama befinden sich auch einige mehr oder weniger quer laufende Hyphen, die im Schnitt quer zum Hutradius als runde Kreise oder Ellipsen erscheinen. Diese Hyphen werden zur Schneide hin häufiger, während die herablaufenden Hyphen des Mediostratums spärlicher werden, bis kurz vor der Schneide nur noch einige dünnere Hyphen der Lateralstrata zu finden sind. In der Schneide selbst fehlen herablaufende Hyphe (fast) völlig. Das ist bei vielen Lamellenpilzen der Fall.

Das **Subhymenium** ist auffallend locker geflochten und zeigt grosse Zwischenräume, die eine gelatinöse Masse enthalten. Diese wird mit der Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin-Färbung ebenso wenig erfasst wie die Gallerte der Huttrama.

Das **Hymenium** des Butterröblings bildet zwar eine palisadenähnliche Schicht, aber diese ist nicht überall eben, oder die Basidien sind nicht streng parallel ausgerichtet. Zudem werden diese gegen die Schneide zu mehr und mehr verbogen und weichen mehr oder weniger von der gleich-



**Abb. 100:** Die voluminösen Hyphen der Lamellentrama sind mehrkernig. – Eisen-Karminessigsäure, Phasenkontrast.



**Abb. 101:** Dieser fast parallel zum Hymenium geführte Flächenschnitt zeigt das lockere, kleinhyphige Subhymenium, links in das Hymenium (quer geschnittene Basidien-Basen), rechts in die Lamellentrama übergehend. Die gallertige Masse und die Zellinhalte sind nicht angefärbt worden. – Tannin - Eisenchlorid - Safranin.

mässig keuligen Form ab. Deshalb erscheinen die Hymenien im perradialen Schnitt nicht immer regelmässig (Abb. 99).

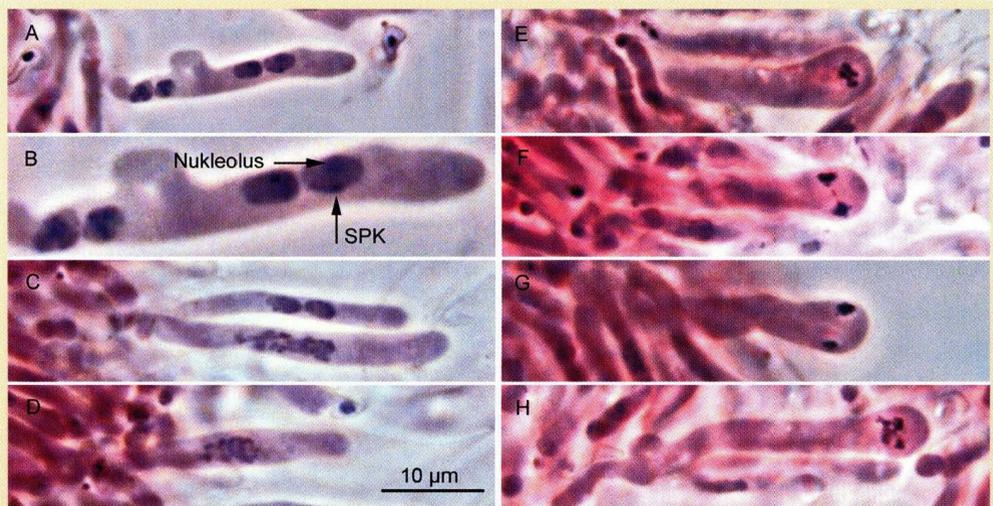
Wie bei den meisten Hymenomyceten ist auch beim Butterrübling das Hymenium aus Büscheln von Basidien in verschiedenen Entwicklungsphasen zusammengesetzt (Abb. 102).

Die **Entwicklung der Basidien** ist in den Abb. 103, 104 dargestellt. Wie bei fast allen Lamellenpilzen finden wir auch beim Butterrübling drei Kernteilungen während der Sporenbildung. Der Entwicklungsgang entspricht dem **Muster B** nach DUNCAN & GALBRAITH (1972): Die dritte Kernteilung findet in den Sterigmen oder an deren Basis statt. Je ein Kern wandert in die Sporen, der andere in die Basidie, wo er verkümmert.

**Cystiden** werden von einigen älteren Autoren angegeben, von andern nicht. So bildet BRESADOLA in seiner *Iconographia Mycologica* Tafel 200 (1927) eine spindelige Cystide ab und schreibt dazu, dass Cystiden selten seien; aber RICKEN (*Die Blätterpilze*, 1915) schreibt schlicht «Cyst. fehlen». Auch bei neueren Autoren kann eine gewisse Unbeständigkeit festgestellt werden. Zwar sind sich alle Autoren einig, dass Cystiden an den Lamellenflächen (Pleurocystiden) fehlen, aber über das Auftreten von Cystiden an den Schneiden (Cheilocystiden) herrscht Unsicherheit. So schreibt ROUX (2006) vorsichtigerweise «Cheilocystides absentes sur notre récolte» (Cheilocystiden bei unserer Aufsammlung abwesend); während GRÖGER (2006) festhält, dass «Cheiloz spärlich ausgebildet (L-Schneide fertil oder heteromorph), keulig-gelappt» sind. ANTONÍN &



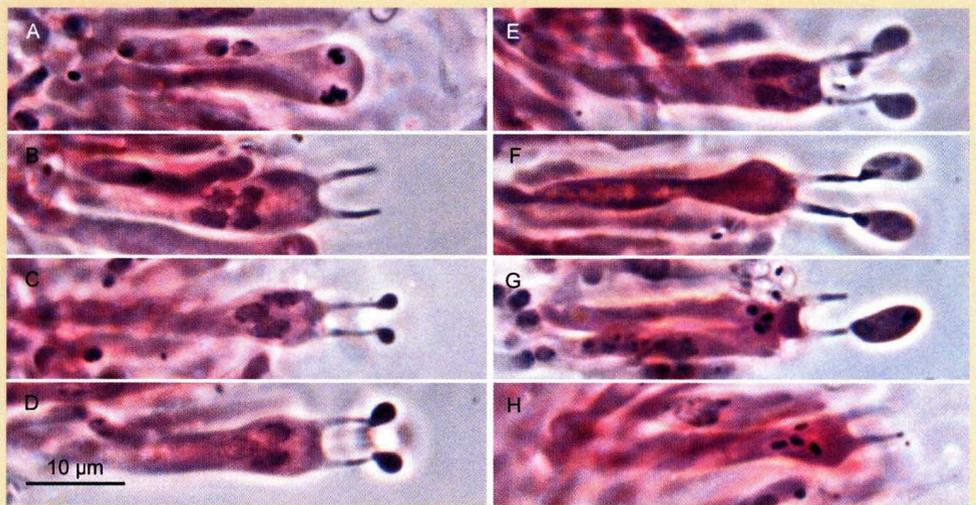
**Abb. 102:** Das Hymenium des Butterrüblings ist aus ineinandergreifenden Büscheln von Basidien in verschiedenen Entwicklungsphasen zusammengesetzt. Diese «Kandelaber-Struktur» ist bei den Hymenomyceten weit verbreitet; aber es gibt auch andere Architekturen, besonders bei den Rindenpilzen und den Keulenpilzen. – Eine Lamelle wurde mit Aldehyden fixiert und die Basidienbüschel durch Quetschen eines kleinen Stückchens einer Lamelle zwischen Deckglas und Objektträger in einem Tropfen SDS-Kongorot voneinander getrennt.



**Abb. 103:** Die ersten Stadien der Basidienentwicklung des Butterröblings. **A bis D: Kernverschmelzung (Karyogamie).** **A,B:** Die Basidiolen ist die Endzelle einer Hyphe. Die beiden Kerne sind noch im vegetativen Stadium: Die Kernmasse (Chromatin) ist noch homogen; Nukleolus und Spindelpolkörper (SPK) sind gut sichtbar. Der grosse Bogen ist die Schnalle; sie verbindet die Basidiolen mit der sie tragenden Zelle, die ebenfalls zweikernig ist. **B** in doppelter Vergrößerung. **C:** Etwas ältere Stadien. In der oberen Basidiolen haben die Kerne begonnen sich zu vergrössern; ihr Chromatin ist bereits aufgelockert. In der unteren Basidiolen sind noch beide Kerne getrennt, überlappen sich aber; sie haben bereits Chromosomen gebildet. **D:** Die beiden Kerne sind verschmolzen und bilden einen grossen diploiden Kern mit Chromosomen (erstes Stadium der Reduktionsteilung). **E bis H:** Reduktionsteilung (Meiose). **E:** Chromosomen vor dem Auseinanderweichen. **F:** Ende der ersten Teilung. Von der Teilungsspindel bleibt nur die zentrale Achse übrig. **G:** Die beiden Kerne nach der ersten Teilung. **H:** Zweite Kernteilung. Die beiden Kerne teilen sich gleichzeitig; ihre Spindeln kreuzen sich. Das ist charakteristisch für eine Chiasmatid. – Alkohol-Eisessig, Hydrolyse mit Schwefelsäure, dann mit Eisenchlorid gebeizt und mit Karminessigsäure gefärbt. Phasenkontrast.

NOORDELOOS (1997) schreiben, dass Cheilocystiden selten bis einigermaßen häufig aber unauffällig seien («Cheilocystidia sparse to fairly abundant, inconspicuous»). Eine aufschlussreiche Beobachtung hat SINGER (1986: 314) festgehalten (allerdings für seine damalige Auffassung der Gattung *Collybia*, die auch den Butterröbling einschloss): «Cheilocystidia absent, or present, and then often inconspicuous and appearing on mature specimens» (Cheilocystiden fehlend, oder vorhanden und dann oft unauffällig und bei reifen Stücken auftretend). Das Auftreten von Cheilocystiden beim Butterröbling scheint also variabel und vom Alter der Fruchtkörper abhängig zu sein. Dies erinnert an die bei andern Lamellenpilzen (*Strobilurus*, *Clitopilus*, *Lyophyllum*) gemachte Beobachtung, dass sich die Basidien der Lamellenschneide bei alten oder längere Zeit in Schachteln aufbewahrten Fruchtkörpern verformen, und die dann oft für Cheilocystiden gehalten werden (CLÉMENÇON 2005a). Ich vermute, dass dies auch beim Butterröbling so sein könnte (Abb. 105).

Die **Sporen** des Butterröblings (wie auch die anderer *Rhodocollybia*-Arten) haben die sonderbare Eigenschaft, **nach dem Sporenabsprung eine dicke Schicht einer dextrinoiden Substanz an die**

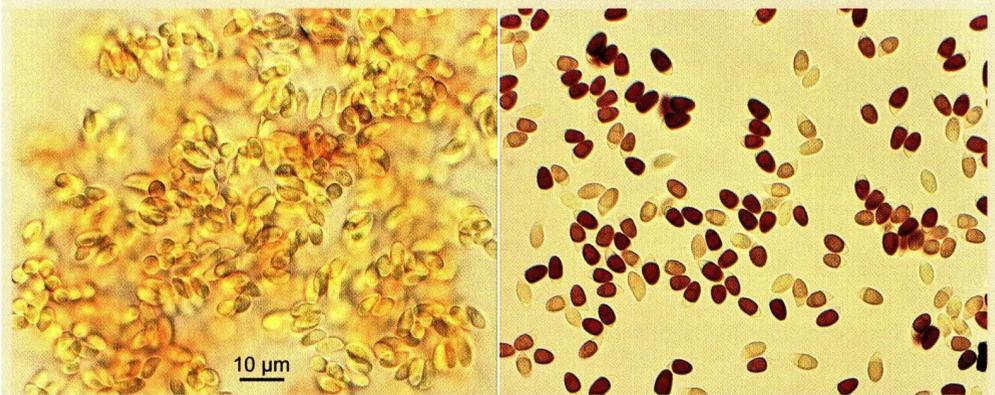


**Abb. 104:** Die weiteren Stadien der Basidienentwicklung des Butterröhlings. **A:** Die 4 Kerne nach der zweiten Kernteilung sind stark kompaktiert und liegen im Basidienscheitel. **B:** Die Kerne sind gegen die Basidienmitte gewandert und haben ihre Masse aufgelockert. Die Basidie hat durch Sprossung die Sterigmen gebildet. **C:** Die Kerne wandern wieder zum Scheitel der Basidie; auf den Sterigmen sind die Apophysen entstanden. **D:** Die Apophysen vergrößern sich und sind asymmetrisch. **E:** Die Kerne nehmen eine lange Tropfenform an, und ihre Spitzen reichen in die Basen der Sterigmen. Die Apophysen sind gewachsen; ihre Asymmetrie ist gut erkennbar. **F:** Die nun fadenförmigen Kerne wandern durch die Sterigmen in die noch mehr gewachsenen Sporenanlagen ein. Die Basidie ist nur teilweise sichtbar; sie enthält keine Kerne mehr. **G,H:** Nach einer dritten Kernteilung (in den Sterigmen oder in den jungen Sporen) wandern von den nun acht Kernen vier wieder in die Basidie zurück, wo sie verkümmern. Die meisten Sporen sind einkernig. Im Bild H sind alle vier Sporen von den Sterigmen gesprungen. – Alkohol-Eisessig, Hydrolyse mit Schwefelsäure, dann mit Eisenchlorid gebeizt und mit Karminessigsäure gefärbt. Phasenkontrast.



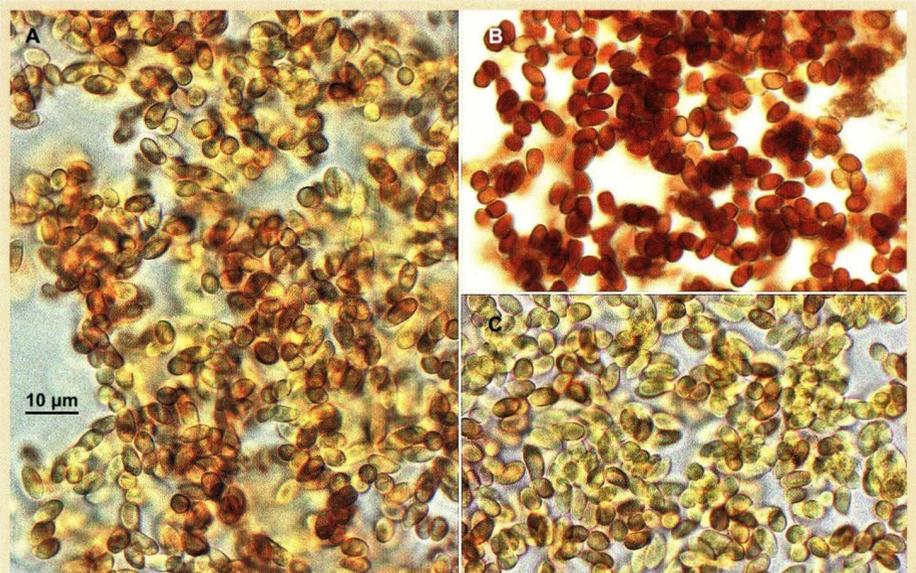
**Abb. 105:** Nahe der Lamellenschneide treten bei alten oder lange in Schachteln aufbewahrten Basidien deformierte Basidien auf, die leicht für Cheilocystiden gehalten werden können. Dies würde die widersprüchlichen Angaben zum Vorkommen von Cystiden beim Butterröhlings erklären. – Aldehyd-fixiertes Material in Glycerinlauge fotografiert. Phasenkontrast.

**Innenseite ihrer Sporenwand anzulagern**, sofern sie feucht gehalten werden, was z.B. auf der gelatinösen Huthaut oder in einer mit nassem Papier ausgekleideten Petrischale der Fall ist. Frisches, nur wenige Stunden altes Sporenpulver (auf einem Objektträger aufgefangen) besteht ausschliesslich aus dünnwandigen, inamyloiden Sporen. Frisches, aber über eine längere Zeitdauer gesammeltes Sporenpulver hingegen enthält neben dünnwandigen, inamyloiden Sporen auch dickwandige, dextrinoide Sporen (Abb. 106). Der Anteil solcher Sporen wird von NOORDELOOS (1995) mit 5%-95% angegeben. Dieser Anteil hängt viel weniger von der Aufsammlung als von der Dauer des absprengens ab.



**Abb. 106:** Nachreifung der abgesprungenen Sporen des Butterröblings. Der Anteil dextrinoide Sporen steigt mit zunehmendem Alter des Sporenpulvers. Wird dieses nur während wenigen Stunden aufgefangen (bis maximal etwa 10 h, linkes Bild), so enthält es fast keine dextrinoide Sporen. Wird der Hut hingegen länger auf dem Objektträger gelassen (hier 19 h, rechtes Bild), so treten dickwandige, dextrinoide Sporen und alle Zwischenformen zu den dünnwandigen, inamyloiden Sporen auf. Die zuerst abgesprungenen Sporen haben auf dem Objektträger eine dicke Wandschicht gebildet, die später dextrinoid wurde. Die später abgesprungenen Sporen haben eine dicke Wandschicht gebildet, die noch nicht dextrinoid werden konnte, und die zuletzt abgesprungenen Sporen haben die Nachreifung noch nicht begonnen und sind dünnwandig und inamyloid geblieben. Deshalb sieht man im 19 h alten Sporenpulver alle Entwicklungsstadien der Nachreifung. – Die beiden Sporenpulver wurden unmittelbar nach der Ernte in Melzers Jodlösung untersucht.

Wird ein frisches Sporenpulver ohne dextrinoide Sporen nach dem Entfernen des Hutes in einer feuchten Kammer aufbewahrt, so beginnen die zuerst abgesprungenen Sporen nach etwa 10-12 Stunden ihre Wand zu verdicken, die später abgesprungenen entsprechend später. So nimmt der Anteil der dickwandigen, dextrinoiden Sporen im Sporenpulver stetig zu, bis über Nacht fast alle Sporen ihre Wand verändert haben (Abb. 107). Eigenartigerweise bleibt oft an einem oder an beiden Sporenden eine kleine Kalotte unveränderter Sporenwand übrig. Der biologische Sinn dieser Erscheinung ist unklar; einige Mykologen sprechen von Chlamydo-sporen oder «resting spores», andere von einer «Nachreifung» der Wand nach dem Absprung. Untersuchungen zum Überleben und zur Keimrate solcher Sporen und zum Mechanismus der Nachreifung (woher kommen das Material und die nötige Energie?) wurden nicht gemacht. BAERISWYL & CLÉMENÇON (1986) haben diese Sporenwand mit dem Elektronenmikroskop untersucht ohne Angaben zur Entstehung der dextrinoiden Anlagerung zu machen.



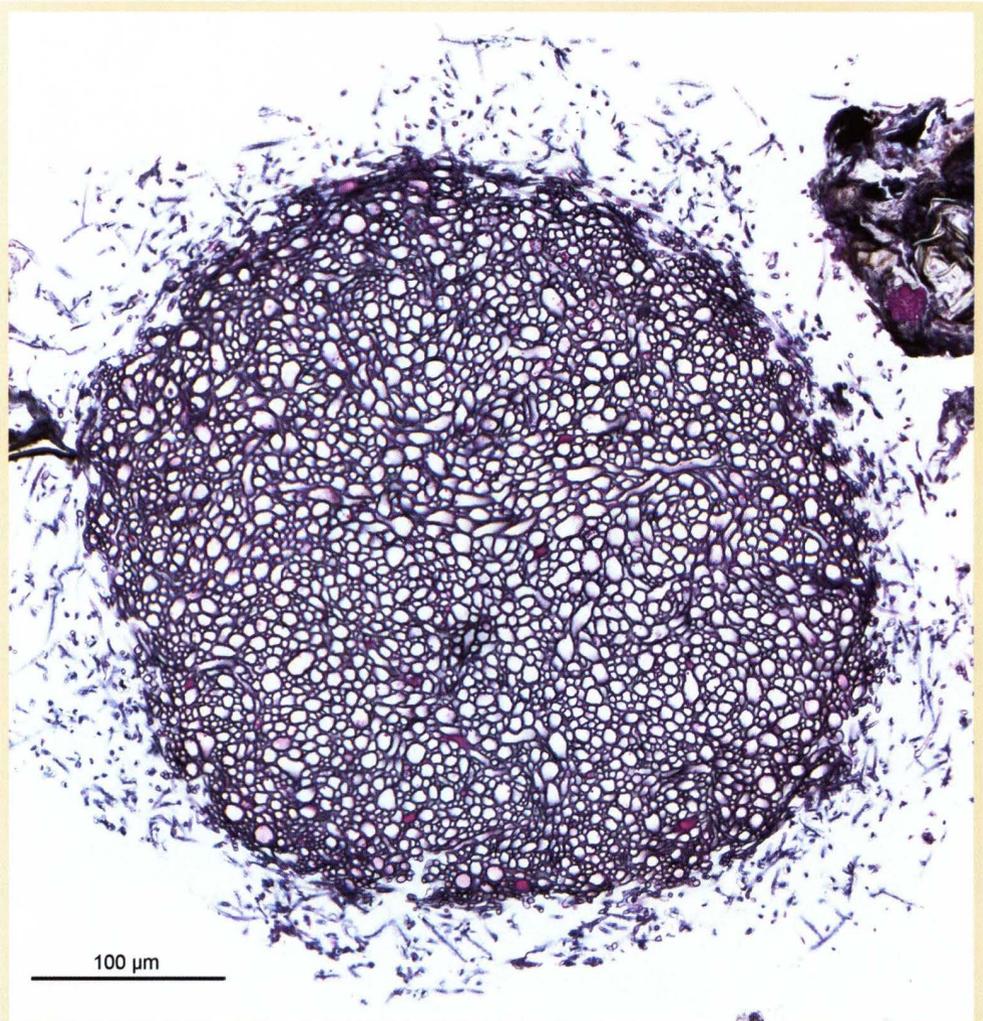
**Abb. 107:** Die Nachreifung der Sporenwand im Sporenpulver findet nur in feuchter Umgebung statt. Dieses Sporenpulver wurde während 10 h gesammelt und dann gleich in Melzers Jodlösung untersucht; es sind noch keine voll dextrinoide Sporen vorhanden (A). Anschließend wurde ein Teil dieses Pulvers in einer feuchten Kammer 12 Stunden lang aufbewahrt, ein anderer Teil wurde ebenso lange trocken aufbewahrt. Alle feucht gehaltenen Sporen wurden dextrinoid (B), aber keine des trocken gehaltenen Pulvers zeigte die Nachreifung (C).

**Rhizomorphen** an der Stielbasis des Butterröhlings werden in keiner mir zugänglichen Literatur erwähnt, obschon sie in der Laub- oder Nadelstreu gut entwickelt sind (Abb. 108).

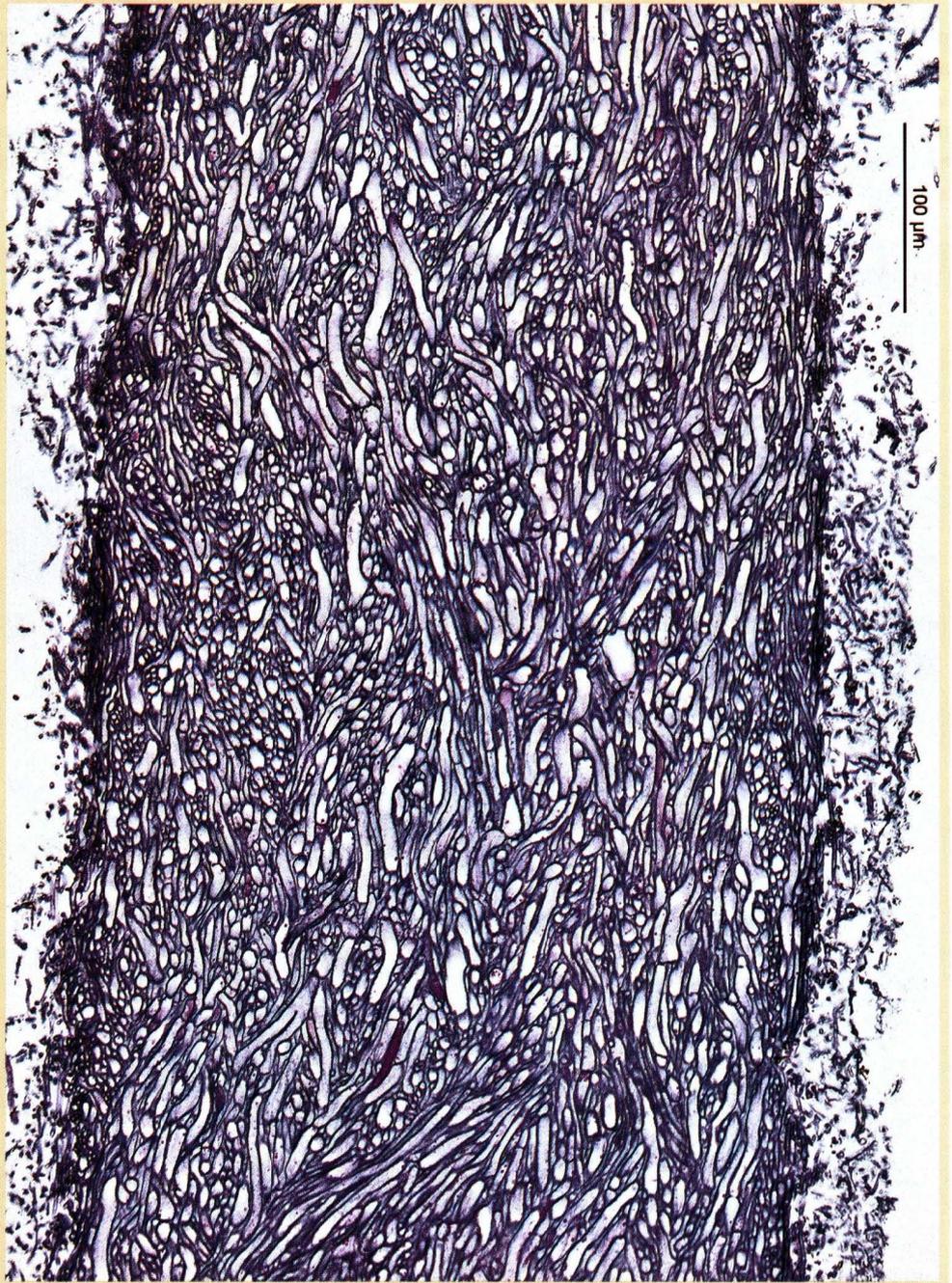


**Abb. 108:** Weisse Rhizomorphen in der Laubstreu und an der Stielbasis des Butterröhlings.

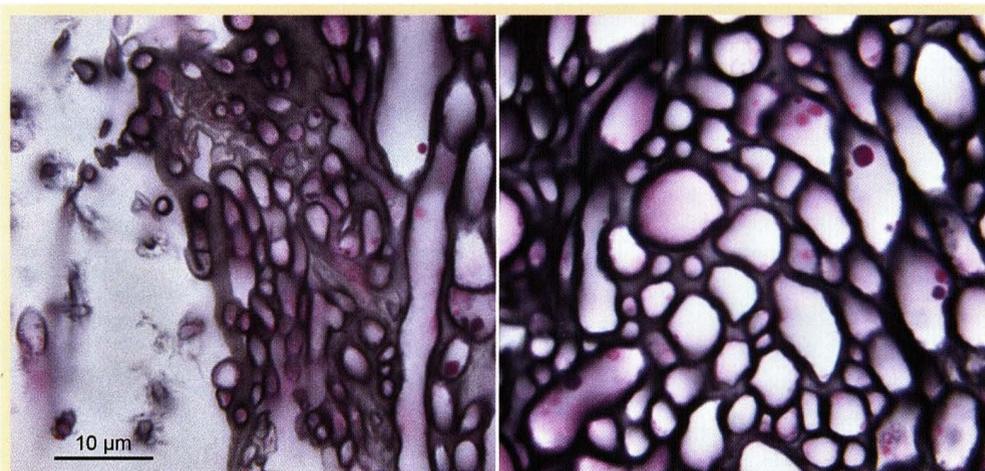
Die Rhizomorphen des Butterrüblings sind wie die der meisten Blätterpilze aus dünnen generativen Hyphen mit Schnallen, weitleumigen Röhrenhyphen mit Proteinkristallen und teilweise abgebauten Querwänden und aus Thrombopleren aufgebaut (Abb. 109, 110). Faserhyphen fehlen. Die Hyphen sind eng verwoben und liegen in einer gallertigen, schwer färbaren Masse, die nur in den wenigen Lücken zwischen den Hyphen erkennbar wird (Abb. 111). Die Hyphen halten die allgemeine Längsrichtung nur annähernd ein; stellenweise liegen sie sogar quer. Eine gut abgrenzbare Rinde fehlt, aber die äussersten Schichten bestehen vorwiegend aus dünnen Hyphen.



**Abb. 109:** Rhizomorphe des Butterrüblings im Querschnitt. Rechts oben im Bild und am linken Bildrand knapp über der Mitte je ein Stücklein Substrat. – Die Rhizomorphe ist aus sehr verschieden dicken Hyphen dicht geflochten und von einer lockeren Hyphenhülle umspinnen. Einige wenige Thrombopleren mit rot gefärbtem Inhalt sind über den ganzen Querschnitt verteilt. Eine gut abgegrenzte Rinde fehlt, aber die dünnen Hyphen sind an der Rhizomorphen-Oberfläche häufiger als im Innern. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.



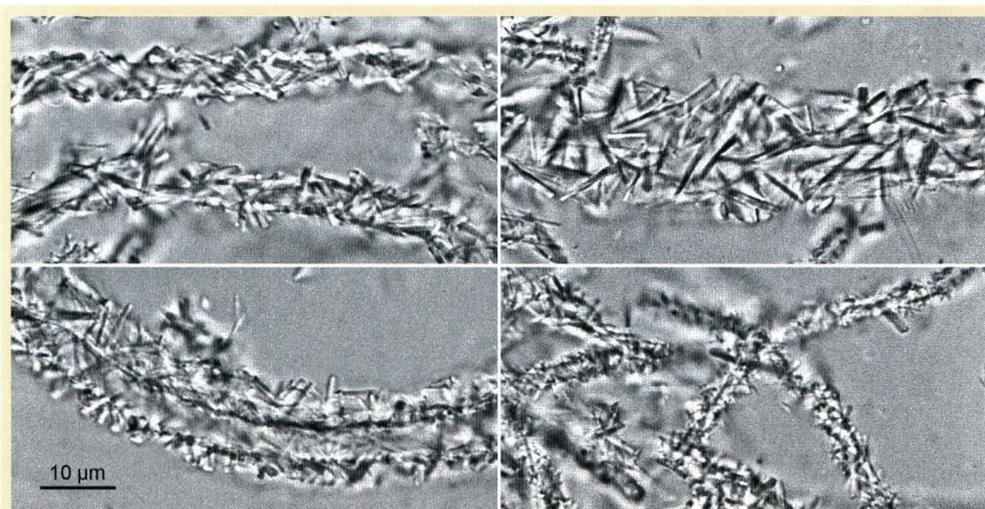
**Abb. 110:** Rhizomorfe des Butterrüblings im Längsschnitt. Die undeutlich bündelweise vorwiegend längs gerichtet verwobene Struktur, die etwas dichtere Aussenschicht unter der lockeren Hyphenhülle und eine rot gefärbte Thrombopore können gut erkannt werden. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.



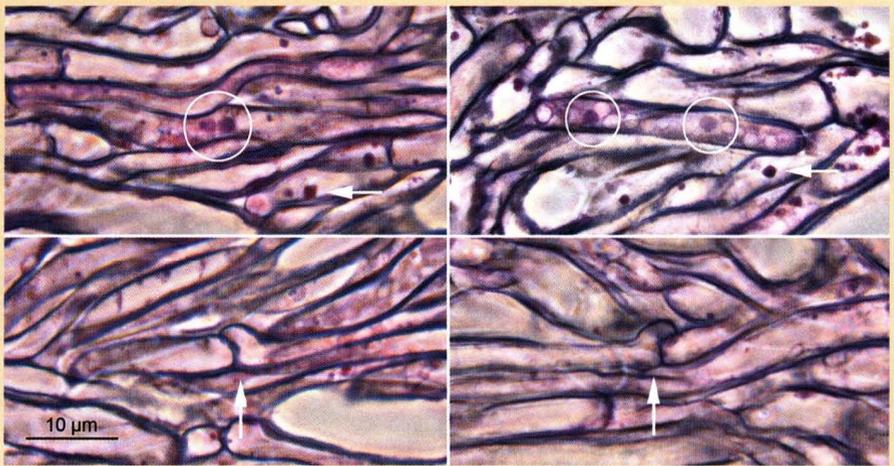
**Abb. 111:** Die Rinde (links, Längsschnitt) und das Geflecht (rechts, Querschnitt) der Rhizomorfe sind stellenweise deutlich gelatinös. Die Schnitte sind etwas überfärbt, damit die graue Farbe der gelatinösen Masse besser erkennbar wird.

Das Ganze ist von einer lockeren Hülle aus sehr dünnen Hyphen umspunnen, die zahlreiche farblose, stäbchenförmige Kristalle tragen (Abb. 112).

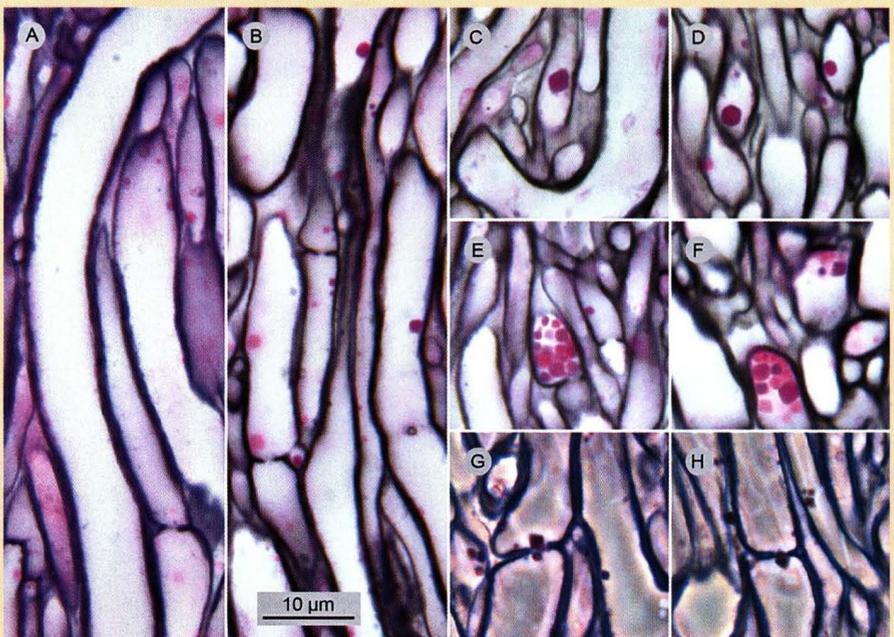
Die **generativen Hyphen** enthalten meist zwei Kerne und tragen an den Septen Schnallen. Diese zeigen oft in entgegengesetzten Richtungen, was darauf hinweist, dass ihre Wachstumsrichtungen entgegengesetzt sein könnten (Abb. 113). Solche «backward growing hyphae» wurden auch von AGERER (1999, 2004) und CLÉMENÇON (2008) bei andern Pilzen beobachtet. Gelegent-



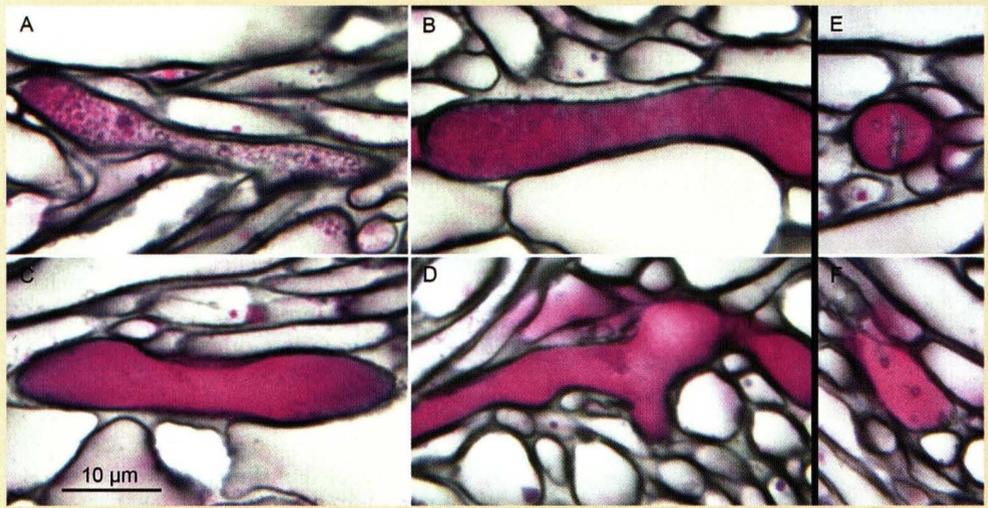
**Abb. 112:** In der lockeren Hülle der Rhizomorfe befinden sich viele mit stäbchenförmigen Kristallen dicht besetzte Hyphen verschiedenen Durchmessers.



**Abb. 113:** Generative Hyphen mit Kernen (Ringe), oktaedrischen Proteinkristallen (waagrechte Pfeile) und entgegengesetzt orientierten Schnallen (senkrechte Pfeile) in einer Rhizomorphe des Butterröhlings. Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin. Phasenkontrast.



**Abb. 114:** Röhrenhyphen mit durchbrochenen Septen (A, B) und oktaedrischen Proteinkristallen sehr verschiedener Grössen. In D sieht man einen Oktaeder in der Sechseck-Projektion. Anhäufungen von Oktaedern an den Septen sind oft anzutreffen (E, F). Grössere Oktaeder findet man bisweilen in der Öffnung einer Querwand stecken (G, H). Die Bilder E – H deuten auf einen Materialfluss in den Röhrenhyphen, wobei die Septen wie Siebe wirken. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat. – A bis F Hellfeld; G, H Phasenkontrast.



**Abb. 115:** Thromboporen in einer Rhizomorfe des Butterröblings in verschiedenen Zuständen. – **A:** Beginnende Ausscheidung des Sekretes (meromorphes Stadium). **B:** Verdichtung des Sekretes. Links noch meromorph, rechts bereits thrombomorph. **C,D:** Homogenes Sekret; aber nicht überall gleich dicht (D); **E,F:** In einigen Thromboporen kommen kleine Einschlüsse vor, deren Peripherie mit der verwendeten Färbung dunkel wie eine Zellwand wird, und die deshalb aus Kohlenhydraten bestehen könnten. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.

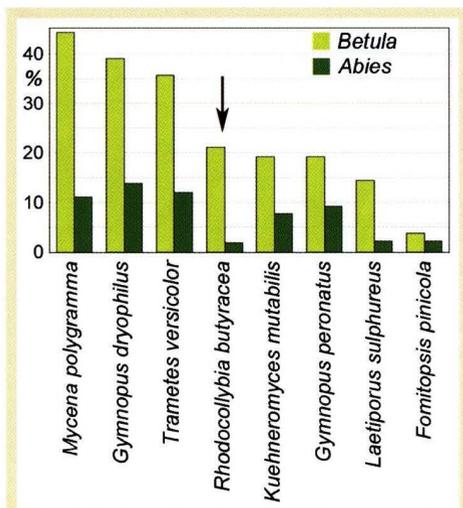
lich enthalten die dickeren generativen Hyphen auch einige oktaedrische, mit Säurefuchsin stark rot färbbare Kristalle, die wohl aus Protein(en) bestehen.

Die **Thromboporen** in den Rhizomorphen der *Rhodocollybia butyracea* sind meist mit einem homogenen Endosekret (Deuteroplasma) gefüllt; aber einige zeigen verschiedene Stadien der Ausscheidung des Deuteroplasmas. Die ausgeschiedene Masse färbt sich stark mit Säurefuchsin und ist zuerst in Form einzelner kleinen Klümpchen vorhanden. Mit zunehmender Ausscheidung nimmt deren Zahl zu und sie fließen zu grösseren Klumpen und schliesslich zu einer homogenen Masse zusammen. Diese kann die ganze Hyphenzelle oder nur einen Teil der Zelle einnehmen. Diese Entwicklungsgeschichte trifft auf die Thromboporen allgemein zu und wurde bei manchen andern Pilzen ebenso beobachtet.

Eine rätselhafte Erscheinung sind die kleinen Einschlüsse im homogenen Deuteroplasma einiger Thromboporen. Deren Wand wird mit der Tannin - Eisenchlorid Reaktion grau bis schwärzlich gefärbt, was auf einen beachtlich hohen Gehalt an Kohlenhydraten schliessen lässt. Solche Einschlüsse wurden in den Thromboporen verschiedener Blätterpilze beobachtet (CLÉMENÇON, unveröffentlicht). Bei *Ossicaulis lignatilis* sind diese Strukturen besonders gross und häufig, so dass es gelang, sie als Hyphen zu identifizieren, die aus den umgebenden generativen Hyphen der Rhizomorfe in die Thromboporen eindringen und die sich dann darin ausbreiten (CLÉMENÇON 2005b).

## Allerlei Wissenswertes

**Die Lebensweise** des Butterrüblings – *Rhodocollybia butyracea* gilt fast in der gesamten Literatur als Nadel- und **Laubstreu abbauender Pilz**, der sowohl Zellulose als auch Lignin verwerten kann (OSONO & TAKEDA 2006). Er ist zwar nicht der beste Laubstreu-Abbauer, erreicht aber doch fast die Hälfte der höchsten gefundenen Aktivitäten (Abb. 116). Die Grafik zeigt auch, dass Laub viel rascher abgebaut wird als Nadelstreu. Er wächst auch gut in Reinkulturen auf den üblichen Nährböden und sterilisierter Laubstreu.



**Abb. 116:** Prozentualer Gewichtsverlust von Laubstreu (*Betula*) und Nadelstreu (*Abies*) nach 6 Monaten Inkubation mit verschiedenen Basidiomyceten bei 20°C in Dunkelheit. Nach den Angaben von OSONO & TAKEDA 2006.

Ökologische Beobachtungen in der Natur und physiologische Versuche im Laboratorium haben wiederholt die saprotrophe Lebensweise dieses Pilzes bestätigt (z.B. GOURBIÈRE 1983, RAYNER & BODDY 1988, STRAATSMAN, AYER & EGLI 2001, HUMPHREY, FERRIS & QUINE 2003, OSONO & TAKEDA 2006, OSONO 2007, SNAJDRA & al. 2008). Aber es gibt auch drei Hinweise, wonach der Butterrübling vielleicht Ektomykorrhizen mit Kiefern bilden kann (MCARDEL 1932, PERA & ALVAREZ 1995, MLECZKO 2004). Dies wird jedoch von RINALDI, COMANDINI & KUYPER (2008) als sehr unwahrscheinlich angesehen und klar abgelehnt.

Der Butterrübling nützt nicht nur die Nadel- und Laubstreu als Nährsubstrat, er kann auch die in grossen Mengen anfallenden **Pollenkörner** angreifen und deren Inhalt verdauen (HUTCHISON & BARRON 1997). Die Menge des anfallenden Pollens beträgt etwa 80 kg pro Jahr und Hektare Wald und liefert da rund 1,6 kg Stickstoff (DOSKEY & UGOAGWU 1989). Stickstoff ist in der

Laubstreu und im Holz eine Mangelware, und so haben manche Pilze die Fähigkeit entwickelt, lebenden Pollen anzugreifen und so ihren Bedarf an Stickstoff (und wohl auch an andern Stoffen wie Fette und Vitamine) aus dem Zytoplasma des Pollens wenigstens teilweise zu decken. HUTCHISON & BARRON (1997) prüften 162 saprotrophe Pilze (darunter Zygomyceten, Deuteromyceten, Ascomyceten und Basidiomyceten) und fanden, dass 32 Arten den Pollen regelmässig und stark parasitieren; alle ausser einer Art waren Basidiomyceten. Und 13 weitere Pilze griffen den Pollen schwach oder nur gelegentlich an; 12 davon waren Basidiomyceten. Man darf also die Bedeutung des Pollenanfluges für die Pilze und damit für die Waldökologie nicht unterschätzen. Der Butterrübling ist ein guter Verwerter der Laubstreu und des darauf gestrandeten Pollens.

Nicht nur Pollenkörner, sondern auch Hefen, "Luftalgen" und Cyanobakterien können dem Butterrübling als Nahrungsquellen dienen. Dieses Verhalten wurde zwar in Laborkulturen gefunden (HUTCHISON & BARRON 1996, 1997), aber da sich Hefen, "Luftalgen" und Cyanobakterien auf Blattoberflächen ansiedeln können, sind diese Mikroorganismen wohl auch in der Blattstreu vorhanden. Die getesteten Hefen waren Arten der Gattungen *Candida*, *Cryptococcus*, *Pichia*, *Rhodotorula* und *Sporidiobolus*; die "Luftalge" war eine auf Rinden verbreitete *Protococcus*-Art, und das Cyanobakterium war *Synechococcus elongatus*. Diese Mikroorganismen wurden auf

Agarnährböden in Petrischalen als kleine Kolonien gezüchtet und der Agar mit dem Mycelium des Butterrüblings beimpft. Hyphen des Pilzes wuchsen gezielt auf die Kolonien zu und drangen in diese ein. Die Autoren vermuten eine chemische Anlockung des Pilzes durch die Mikroorganismen. In den Kolonien entwickelte der Pilz koralloid verzweigte Hyphen. Diese griffen die Mikroorganismen an und lösten sie auf. Die freigesetzten Substanzen wurden vermutlich vom Pilz aufgenommen. *Rhodocollybia butyracea* ist nicht der einzige Pilz mit solchem Verhalten; 30 andere Basidiomyceten verwerteten die Algen und 100 weitere Basidiomyceten parasitierten Hefen (HUTCHISON & BARRON 1996, 1997).

Der Butterrübling muss sich gegen Feinde und Konkurrenten wehren. MIER & al. (1996) fanden, dass *Rhodocollybia butyracea* für Insekten giftig ist, wie dies 78 weitere von den 179 geprüften Asco- und Basidiomyceten sind. Testobjekte waren die Fliege *Drosophila melanogaster* und der Falter *Spodoptera littoralis*. Die Autoren dieser Studie waren mehr daran interessiert, neue Insektizide zu finden («these fungi would be a valuable source for new candidate insecticides»), als die Biologie der Pilze zu erforschen, und so erklärt es sich denn, dass zwei Insekten gebraucht wurden, die keinerlei ökologische Beziehungen zu den Pilzen haben. Ähnliches gilt auch für die Autoren, die beim Butterrübling ein mässig wirksames **Antimykotikum** gegen den humanpathogenen Pilz *Aspergillus fumigatus* gefunden haben (SUAY & al. 2000). Im Konkurrenzkampf mit andern saprotrophen Pilzen schneidet der Butterrübling jedoch meist schlecht ab. So wird er in Laborversuchen unter anderem auch vom Grünblättrigen Schwefelkopf (*Hypholoma fasciculare*) und vom Breitblättrigen Samtrübling (*Megacollybia platyphylla*) verdrängt (DOWSON, RAYNER & BODDY 1988). Es kommt wohl nicht von ungefähr, dass diese beiden Blätterpilze sehr häufig in unsern Wäldern anzutreffen sind.

**Zur mykologischen Geschichte** des Butterrüblings – Anno 1792 veröffentlichte der französische Botaniker und Mykologe **PIERRE BULLIARD** eine ausführliche Beschreibung und eine sehr gute Farbtafel eines Pilzes, den er wegen des fettig anfühlenden Hutes *Agaricus butyraceus* nannte (butyron = Butter). Damals wurden alle Lamellenpilze in die Riesengattung *Agaricus* gestellt, die so viele Arten umfasste, dass sie von **E.M. FRIES** 1821 in mehrere «Tribus» unterteilt wurde, darunter auch die Tribus *Collybia*, in der sich auch «*Agaricus (Collybia) butyraceus*» befand. Diese dreiteilige Notation wurde auf die Dauer schwerfällig, und so schrieben denn in den Jahren 1857 **FRIEDRICH STAUDE** und 1871 **PAUL KUMMER** nur noch *Collybia butyracea*. Und so blieb es jahrzehntelang, in einigen Büchern sogar bis gegen das Ende des 20. Jahrhunderts. Zwar hatte **ROLF SINGER** schon 1939 in der Schweizerischen Zeitschrift für Pilzkunde seine Gattung *Rhodocollybia* für den «rosa»-



sporigen Gefleckten Rübbling (*Rhodocollybia maculata*) vorgeschlagen; aber diese Gattung wurde von den damaligen Mykologen abgelehnt, nicht zuletzt auch von SINGER selbst, der mir 1976 vertraulich sagte “das war eine Jugendsünde”. Nun, 1979 wurde diese Gattung von der amerikanischen Mykologin JOANNE WILLIAMS LENNOX wieder aufgenommen und der Butterrübbling darin untergebracht, der seither *Rhodocollybia butyracea* heisst (sagen Sie bitte butyrácea, nicht butyracééa). Die Gattung *Rhodocollybia* wurde molekular-taxonomisch bestätigt (WILSON & DESJARDIN 2005) und ist auch in die moderne Bestimmungsliteratur eingeflossen.

## Der Breitblättrige Samträubling, *Megacollybia platyphylla* (Pers.) Kotlaba & Pouzar

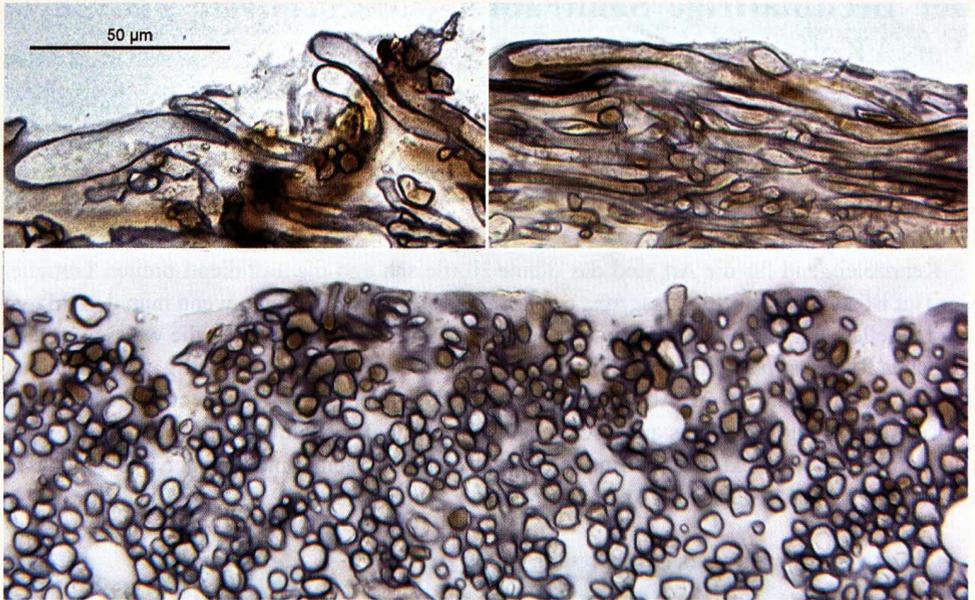
Schon früh im Jahr, bisweilen bereits ab Mai, findet man diesen leicht kenntlichen und sehr häufigen Pilz in unseren Wäldern, und er zieht sich oft bis in den Oktober hinein. In manchen Büchern heisst er Breitblättriger Rübbling, aber dieser Name wird heute vermieden, da die «Rüblinge» der älteren Literatur in mehrere Gattungen aufgeteilt werden mussten. Ein anderer Name ist auch Gemeines Breitblatt.

Kennzeichnend für die Art sind das dünne Hutfleisch und die auffallend breiten Lamellen. Der Hut ist so dünnfleischig, dass man das Licht durchschimmern sieht, wenn man den Pilz von den Lamellen her gegen eine Lichtquelle betrachtet. Die Art ist auch durch die weissen, schnurähnlichen Rhizomorphen an der Stielbasis ausgezeichnet, die man aber sorgfältig ausgraben muss, da sie sonst leicht abreißen (Abb. 117). Im Mikroskop fallen die ausserordentlich langen **Spindelhyphen** auf, die allerdings auch bei andern Pilzgattungen zu finden sind. Bei älteren Pilzen haben diese eine verdickte Wand. Eine solche, aus dickwandigen Spindelhyphen und generativen Hyphen aufgebaute Trama wird «**sarkodimitisch**» genannt (Abb. 121,124,125,128).

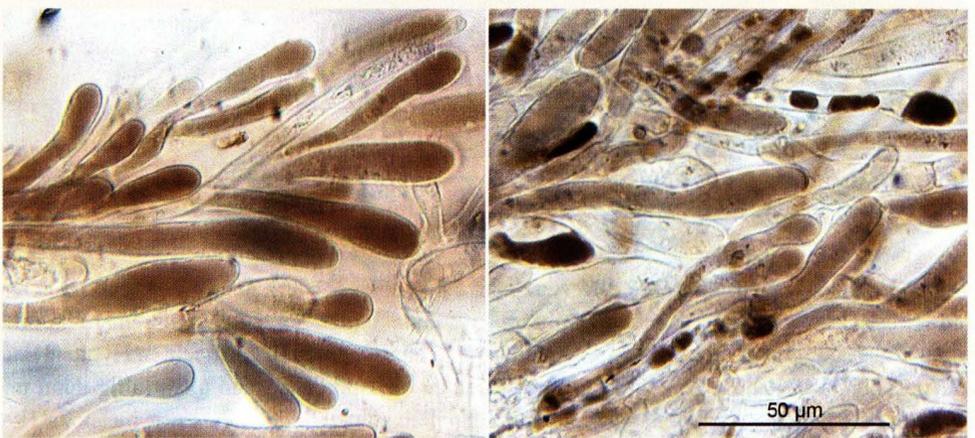


Abb. 117: Basidiome des Breitblättrigen Samträublings wurzeln oft tief in der Laubstreu und zeigen die Rhizomorphen (rechtes Bild) erst nach sorgfältigem Ausgraben.

Die **Hutdeckschicht ist keine differenzierte Pileipellis**, sondern nur eine graduell dichtere und etwas stärker gelatinöse Zone der Huttrama aus radial laufenden Hyphen mit einem braunen intrazellulären Pigment und keuligen, liegenden bis mehr oder weniger aufrechten Hyphen-Endzellen (Abb. 118,119). In der Hutdeckschicht bleiben die Spindelhyphen unauffällig dünn und kurz, oder sie fehlen ganz. Die Hyphen tragen Schnallen an den Septen, die zwar meist zur Hutmitte hin offen sind, da die Hyphen radial dem Hutrand zuwachsen, aber gelegentlich sieht man eine entgegengesetzt orientierte Schnalle. Ob dies bedeutet, dass die Hyphe in entgegengesetzter Richtung wuchs, steht nicht fest. Das **Pigment** der Hutdeckschicht ist im Zellsaft der Vakuole gelöst und wird deshalb «**vakuolär**» genannt (Abb. 119). Bei trockenem Wetter und in toten Zellen kann es aber körnig werden. Lebende Zellen eignen sich zur **Plasmolyse**: ein Stücklein frischer Huthaut wird auf einem Objektträger in einen Tropfen starker Zuckerlösung gelegt (die genaue Konzentration spielt keine grosse Rolle) und nach 5–10 Minuten mit einem Deckglas bedeckt. Im Mikroskop erkennt man dann, dass die gefärbten Vakuolen geschrumpft sind, da die Zuckerlösung



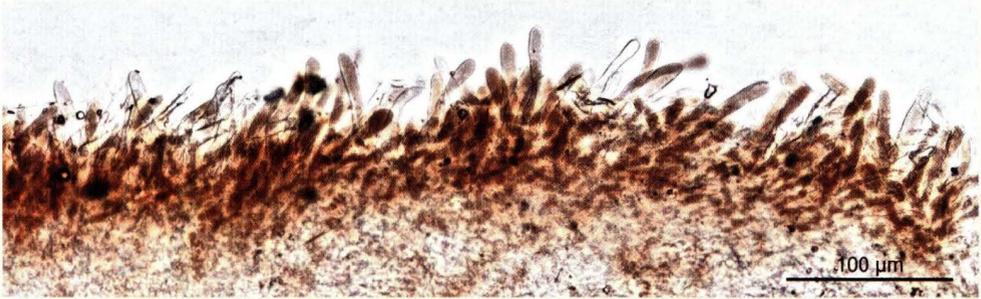
**Abb. 118:** Hutdeckschicht der *Megacollybia platyphylla*, zwei radiale und ein perradialer Schnitt. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin. Wände fast schwarz, Gallerte hellgrau, Zellinhalt nicht angefärbt, braunes Pigment unverändert.



**Wasser**

**Zuckerlösung**

**Abb. 119:** Vakuoläres Pigment in den keuligen Endzellen der Hutdeckschicht des Breitblättrigen Samträublings. In Wasser sind die Vakuolen in ihrer normalen Form zu sehen; in der Zuckerlösung sind sie in den lebenden Zellen stark zusammengezogen, wodurch sie auch dunkler erscheinen. Die nicht plasmolysierten Zellen sind tot.

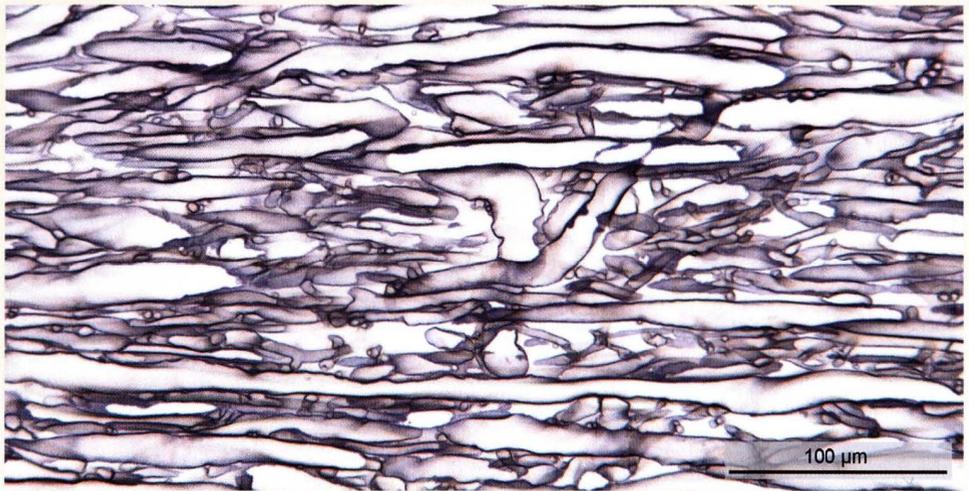


**Abb. 120:** Der Scheitel eines jungen Hutes von 29 mm Durchmesser trägt aufrechte, unregelmässig zylindrische bis leicht keulige, gedrängt stehende Endzellen. Solche Strukturen sind kein Hymeniderm. – Handschnitt.

ihnen Wasser entzogen hat. Gleichzeitig wird der Farbton dunkler, da die Pigmentkonzentration erhöht wurde. Diese Plasmolyse gelingt nur mit lebenden Zellen, so dass es nicht überraschen sollte, wenn nicht alle Vakuolen eines Präparates schrumpfen (Die Plasmolyse spielte in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts eine grosse Rolle in der Zellphysiologie und gehört zum Grundwissen jedes Biologen).

Die Hutdeckschicht des Breitblättrigen Samträublings bedarf einer **Diskussion**, da die Meinungen über ihre Struktur und taxonomische Bedeutung in der Literatur ziemlich weit auseinandergehen. Die Endzellen der oberflächlichen Hyphen sind bei jungen Basidiomen in der Hutmitte oft gedrängt aufrecht stehend, so dass kleine, mehr oder weniger geschlossene Felder oder Flecken etwa paralleler, zylindrischer bis keuliger, verschieden langer Zellen entstehen (Abb. 120). Diese Flecken wurden von MOSER (1955) als ein Hymeniderm interpretiert, was ihn veranlasste, den Breitblättrigen Samträubling in die Gattung *Oudemansiella* zu stellen, deren Arten alle ein echtes, ausgedehntes Hymeniderm besitzen. Und seit KOTLABA & POUZAR (1972) die Hutdeckschicht auf der Hutmitte junger Fruchtkörper ebenfalls als hymeniform angegeben hatten und dies (zusammen mit den Spindelhyphen und den Rhizomorphen) zur Abgrenzung ihrer Gattung *Megacollybia* von *Tricholomopsis* benutzten, beschrieben verschiedene moderne Autoren die Hutdeckschicht des Breitblättrigen Samträublings als zerrissenes oder gedehntes Hymeniderm oder als «cutis, when young at centre a hymeniderm» (z.B. REXER & KOST 1989; BOEKHOUT 1999). MOSER (1983) fand sich in seiner Auffassung von 1955 bestätigt, aber er “degradierte” die Gattung *Megacollybia* zu einer Untergattung von *Oudemansiella* und blieb so seiner ursprünglichen Meinung treu. SINGER (1986: 252) jedoch widersetzte sich dieser Ansicht: «The epicutis ... is by no means hymeniform nor comparable with that of *Oudemansiella*, but the filamentous hyphae end up in locally often rather dense, dermatocystidioid, swollen, terminal cells. (Die Epicutis ist in keiner Weise weder hymeniform noch mit der von *Oudemansiella* vergleichbar, sondern die fadenförmigen Hyphen enden in lokal oft recht gedrängten, dermatocystidenartigen, angeschwollenen Endzellen)», und auf meine Frage, warum denn Moser den Breitblättrigen Samträubling zu *Oudemansiella* zieht sagte er lakonisch «Moser hat nie die Huthaut dieses Pilzes untersucht». Kurz darauf fragte ich Moser, warum Singer diesen Pilz zu *Tricholomopsis* stellt, und bekam zur Antwort «Singer hat nie die Huthaut dieses Pilzes untersucht» ...

Um mit diesem Gegensatz ins Reine zu kommen, untersuchte ich eine Anzahl Primordien verschiedener Grössen und auch zwei grössere, junge, noch kaum sporulierenden Fruchtkörper.



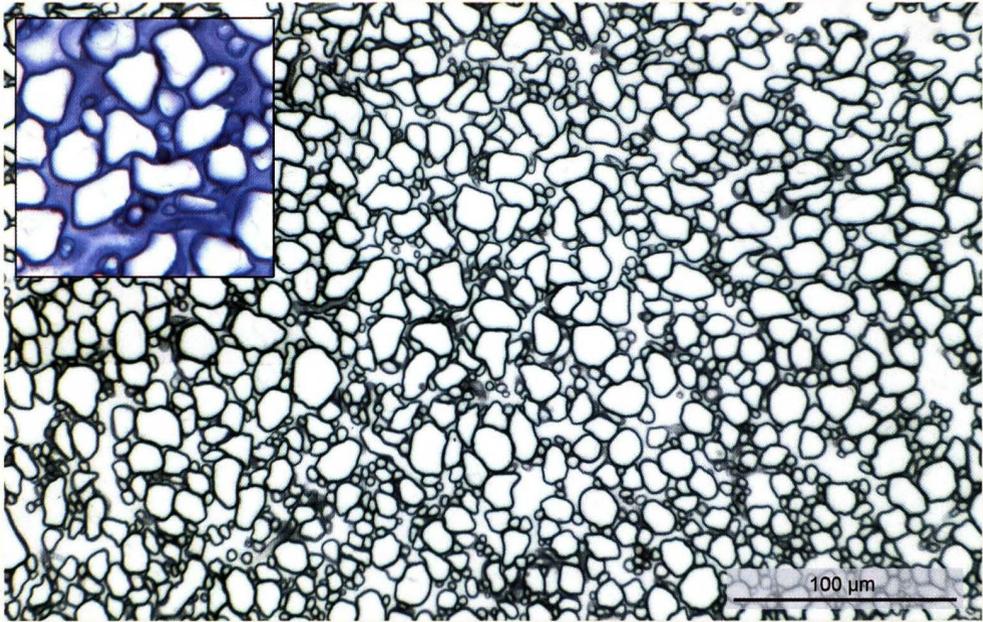
**Abb. 121:** Die sarkodimitische Huttrama des Breitblättrigen Samtrüblings. Radialer Schnitt, Hutrand links. Die voluminösen Hyphen sind Spindelhyphen, die meist mehr oder weniger radial laufen; aber es gibt auch Abweichungen von dieser Richtung. Zwischen den Spindelhyphen sieht man die dünnen generativen Hyphen, die oft auch quer liegen. Sie werden oft auch «dünnwandige Konnektivhyphen» genannt. – Tannin - Eisensulfat - Hämatoxylin - Kupfersulfat. Nur die Wände wurden angefärbt.

Zwar sah ich gelegentlich Gruppen aufrecht stehender Endzellen (Abb. 120), doch **nirgends fand ich eine hymeniforme Huthaut**. Nach meinen Beobachtungen zu schliessen, hielten Moser, Kotlaba und Pouzar die Felder keuliger Endzellen für ein Hymeniderm. Aber diese Felder sind viel zu unregelmässig strukturiert um als Hymeniderm angesehen zu werden, wie das SINGER (1986) trefflich sagte.

KÜHNER (1980) zitiert zwar die Ansicht von KOTLABA & POUZAR (1972), enthält sich aber einer Stellungnahme. HUGHES & al. (2007) gehen dem Problem aus dem Weg und sprechen von einer aus liegenden Hyphen bestehenden Hutdeckschicht mit keuligen «pileipellis terminal cells», die vereinzelt oder in kleinen Gruppen vorkommen. Nie haben HUGHES & al. ein Hymeniderm beobachtet. Ich stimme den Auffassungen von SINGER (1986) und HUGHES & al. (2007) zu und begrüsse die Ausdrucksweise von HUGHES & al., wobei ich die keuligen Zellen der Hutdeckschicht schlicht **Endzellen** nenne, da eine gut abgegrenzte Pileipellis fehlt.

Die **Huttrama** (das Hutgeflecht) ist sarkodimitisch mit meist radial laufenden Spindelhyphen und dazwischen liegenden, dünnen, gewundenen generativen Hyphen (Abb. 121, 122). Trotz der scheinbar nicht gelatinösen Trama befindet sich zwischen den Huthyphen eine dünne, aber gut färbare gelatinöse Masse (Abb. 122, Einsatzbild).

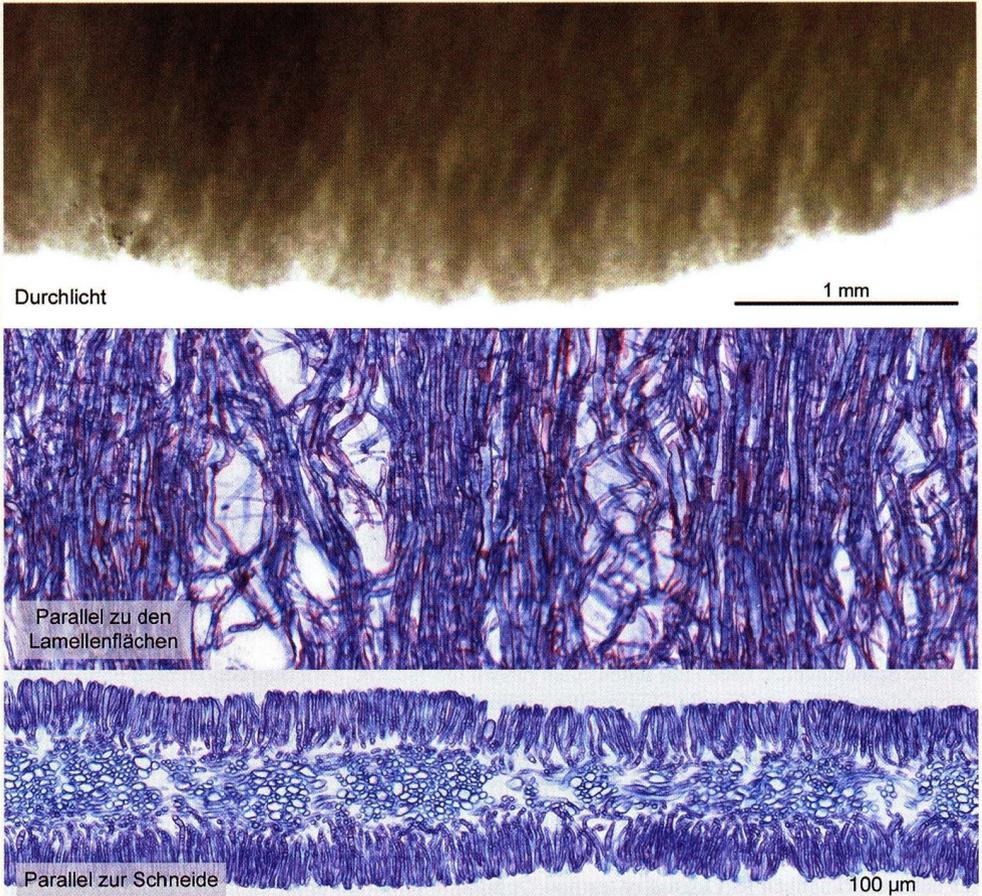
Die **Lamellentrama** ist nicht so einfach gebaut, wie mehrere Autoren das angeben. KNECHT (1967) zeichnet und beschreibt eine «fast reguläre» Lamellentrama; SINGER (1986) bleibt rätselhaft und widersprüchlich mit seiner Aussage «hymenophoral trama regular or subregular, consisting of rather long, sometimes even voluminous hyphae which are strongly interwoven to subparallel (Hymenophoraltrama regulär oder subregulär, aus eher langen, oft sogar voluminösen Hyphen bestehend, die stark verwoben bis subparallel sind)»; BOEKHOUT (1999) und LÆSSØE & PETERSEN (2008) schreiben «hymenophoral trama regular». HUGHES & al. (2007) halten fest «In



**Abb. 122:** Die sarkodimitische Huttrama des Breitblättrigen Samtrüblings, quer zum Radius geschnitten. Die Spindelhyphen haben nur selten einen runden Querschnitt. Zwischen den Hyphen befindet sich eine gelatinöse Masse. – Tannin - Eisensulfat - Hämatoxylin - Kupfersulfat. Nur die Wände wurden angefärbt. – **Einsatzbild:** Hyphenwände und die gelatinöse Masse zwischen den Hyphen lilablau gefärbt. – Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin; stärker vergrößert.

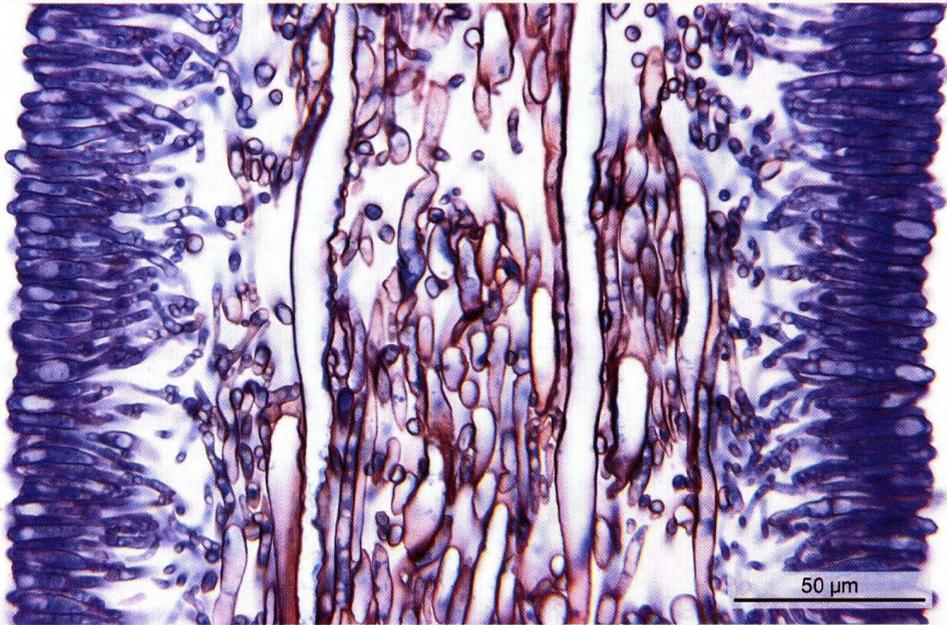
all examined basidiomata, the lamellar trama exhibits large areas of intricately interwoven hyphae» und fahren sarkastisch fort «usually termed “regular”» (In allen untersuchten Fruchtkörpern enthält die Lamellentrama grosse Gebiete kompliziert verwobener Hyphen, üblicherweise “regulär” genannt). REXER & KOST (1989) sagen aus, dass die «Lamellentrama-Anordnung ± regulär» sei und die «Lamellentrama voll entwickelt aus parallel verlaufenden Hyphen» bestehe; später jedoch wird diese Aussage erweitert durch den Zusatz «daneben wird die Lamellentrama von einem lockeren Konnektivhyphengeflecht durchzogen». KÜHNER (1980: 774) beschreibt die Lamellentrama korrekt: «... la chair et la trame des lames sont d’un type particulièrement évolué. Les hyphes fondamentales, qui sont disposées de façon très régulières dans la chair piléique et dans la trame des lames, sont à base d’articles de fort calibre, X 22–38 µm et remarquablement longs ... et les hyphes connectives forment un ensemble enchevêtré, ne suivant donc absolument pas le parcours des hyphes fondamentales. (... die Huttrama und die Lamellentrama gehören einem besonders hoch entwickelten Typ an. Die Fundamentalhyphen, sehr regelmässig im Hutfleisch und in der Lamellentrama angeordnet, sind besonders dick, bis 22–38 µm und bemerkenswert lang ... die Konnektivhyphen bilden ein verwobenes System und folgen in keiner Weise dem Verlauf der Fundamentalhyphen)». Die Fundamentalhyphen entsprechen den spindeligen Hyphen, die Konnektivhyphen den gewundenen generativen Hyphen.

Die Lamellentrama ist eine Fortsetzung der Huttrama, wobei die Spindelhyphen meist etwa parallel zueinander vom Lamellengrund bis fast zur Schneide laufen. Oben, gegen den Hut, sind die



**Abb. 123:** In der Lamellentrama von *Megacollybia platyphylla* treten knapp über der Schneide Kolonnen paralleler Hyphen und dazwischen Zonen irregulär angeordneter Hyphen auf. Eine durchleuchtete Lamelle (oben) zeigt die Kolonnen als dunklere Schatten. Im Längsschnitt parallel zu den Lamellenflächen (Mitte) sind drei Kolonnen und drei Zonen irregulärer Anordnung sichtbar, und im Querschnitt entlang der Schneide (unten) sieht man die Kolonnen als Gruppierungen weitlumiger Hyphen. – Durchlicht in Wasser fotografiert. Der Längsschnitt wurde mit Aluminium-Zirkonium-Hämatoxylin, der Querschnitt mit Toluidinblau gefärbt.

Hyphen locker wirt verwoben, weiter unten werden sie mehr und mehr regulär, wobei die Spindelhyphen zusammen mit den generativen Hyphen gegen die Schneide zu Kolonnen dicht gedrängter Hyphen bilden, zwischen denen sich locker wirtthyphige Lücken befinden. Dies sind die «large areas of intricately interwoven hyphae» von HUGHES & al. (2007). Die dichten Kolonnen sind im Auflicht schon bei der unverletzten Lamelle als hellere senkrechte Streifen, im Durchlicht als dunklere Streifen sichtbar (Abb. 123 oben). Liegt ein Lamellenquerschnitt (quer zum Hutradius geführt) gänzlich in einer solchen Kolonne, so glaubt man, eine reguläre Trama vor sich zu haben. Die Kolonnen treten in Flächenschnitten (parallel zum Hymenium geführt, Abb. 123 Mitte) und auch in paracialen, parallel zur Schneide geführten Schnitten deutlich hervor (Abb. 123 unten).



**Abb. 124:** Ein quer zum Hutradius geführter Schnitt durch eine Lamelle. Die Trama besteht aus voluminösen, von oben nach unten wachsenden Spindelhyphen und vielen dünnen, wirr laufenden «Konnektivhyphen», die hier oft quer geschnitten sind. Das Subhymenium ist ebenfalls locker gebaut und besteht aus dünnen, verzweigten Hyphen. Die Wände der Hyphen der Lamellentrama sind stärker rot gefärbt als die Wände der Subhymenialhyphen und der Basidien, was anzeigt, dass sie etwas dicker sind. – Aluminium - Zirkonium - Hämatoxylin. Wände rot, Zellinhalt blau. Die gelatinöse Masse bleibt unsichtbar.

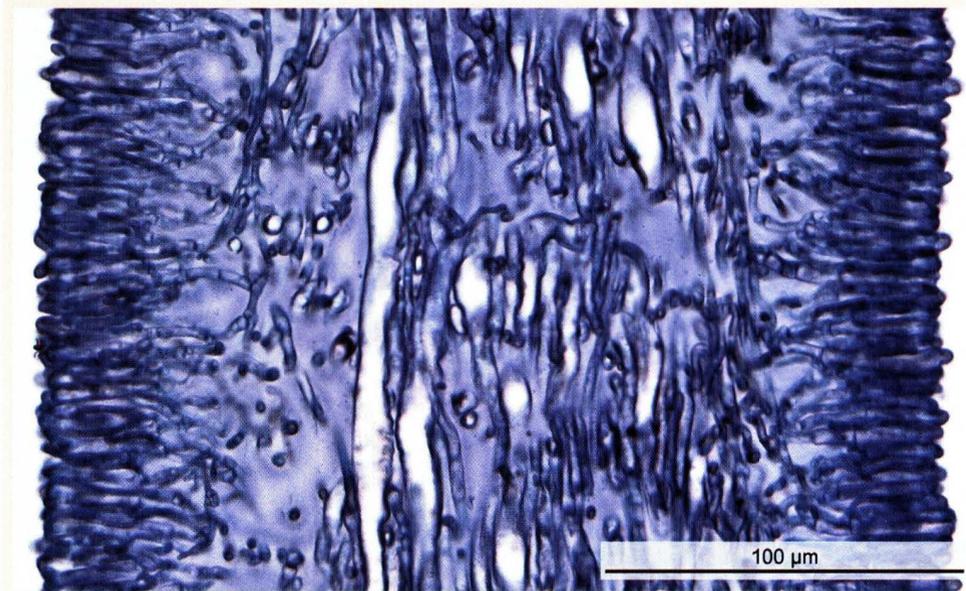
Bei genauem Betrachten eines perradialen Schnittes sieht man die dünnen, nicht von oben nach unten laufenden Hyphen sehr wohl, die verraten, dass die Lamellentrama nicht regulär ist (Abb. 124). Diese heterogene Architektur wird wohl der Grund für die verschiedenen Angaben zur Struktur der Lamellentrama sein, die wir weiter oben zitiert haben. Das Subhymenium ist sehr locker verzweigt (Abb. 124).

Lamellentrama und Subhymenium sind gelatinös, aber die gelatinöse Masse kann nur nach spezieller Färbung mit der Sequenz Hämatoxylin - Phosphormolybdänsäure - Hämatoxylin gesehen werden (Abb. 125). Sie lässt sich nicht mit der üblichen Tannin-Eisen-Reaktion darstellen.

Weder der Hut noch die Lamellen vermitteln den Anblick oder das Gefühl eines gelatinösen Pilzes; aber die mikroskopische Analyse zeigt bei richtiger Färbung, dass doch eine gelatinöse Masse die Hyphen zusammenhält.

Entgegen einer oft geäußerten Meinung, die Lamellentrama des Breitblättrigen Samtrüblings sei regulär, zeigt die Abb. 126, dass dies an vielen Orten nicht der Fall ist, wie bereits KÜHNER (1980) und HUGHES (2007) festgehalten haben. Am klarsten sieht man das in parahymenialen Schnitten nach reiner Wandfärbung.

**Thromboplere Hyphen**, früher auch Oleiferen genannt, sind in der Lamellentrama eher selten. Sie sind farblos, können aber mit Baumwollblau und mit Eisen-Karminessigsäure gefärbt werden. In Jodlösungen werden sie durch Anreicherung des Jodes dunkelgelb, aber sie zeigen



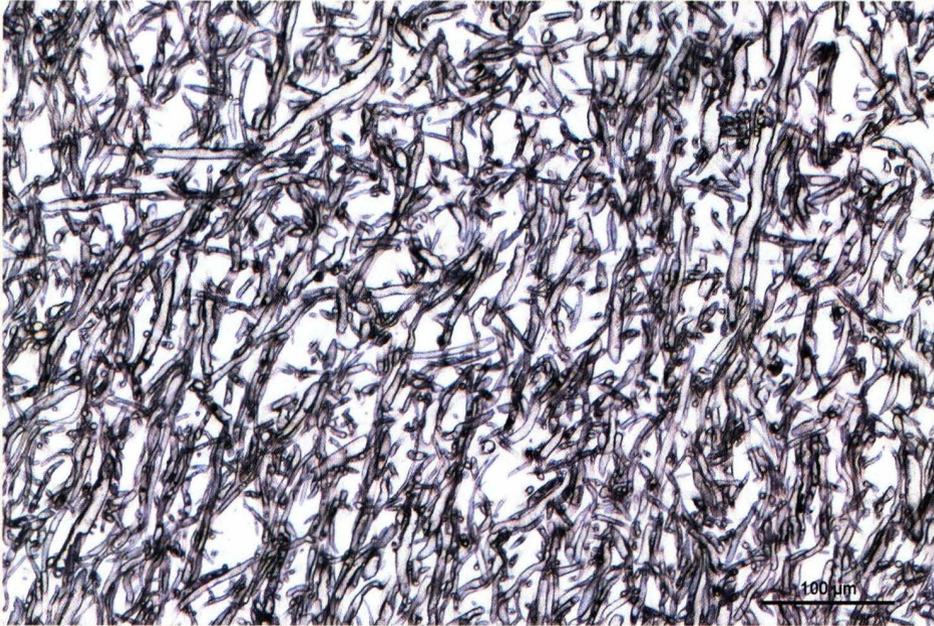
**Abb. 125:** Die Hyphen der Lamellentrama und des Subhymeniums sind in einer gelatinösen Masse eingebettet, die mit den üblichen Färbungen nicht sichtbar gemacht werden kann. Die ungewöhnliche Sequenz Haematoxylin - Phosphormolybdänsäure - Haematoxylin färbt sie zuerst rotlila an, ein Farbton, der beim Entwässern des Schnittes und Einschliessen in ein wasserfreies Einschlussmittel nach blau umschlägt. Die weiten Spindelhyphen fallen besonders stark auf, da ihr Inhalt mit dieser Färbung farblos bleibt.

keine besondere Farbreaktion (Abb. 127; vergleiche auch Abb. 129). Stellenweise dringen die Endzellen der Thrombopleren in das Hymenium zwischen die Basidien, ohne diese jedoch zu übergipfeln. Solche Zellen können zu den Pseudocystiden gezählt werden. Es gibt jedoch weite Strecken oder vielleicht sogar ganze Lamellen ohne solche Pseudocystiden. Echte Cystiden fehlen auf den Lamellenflächen des Breitblättrigen Samträublings.

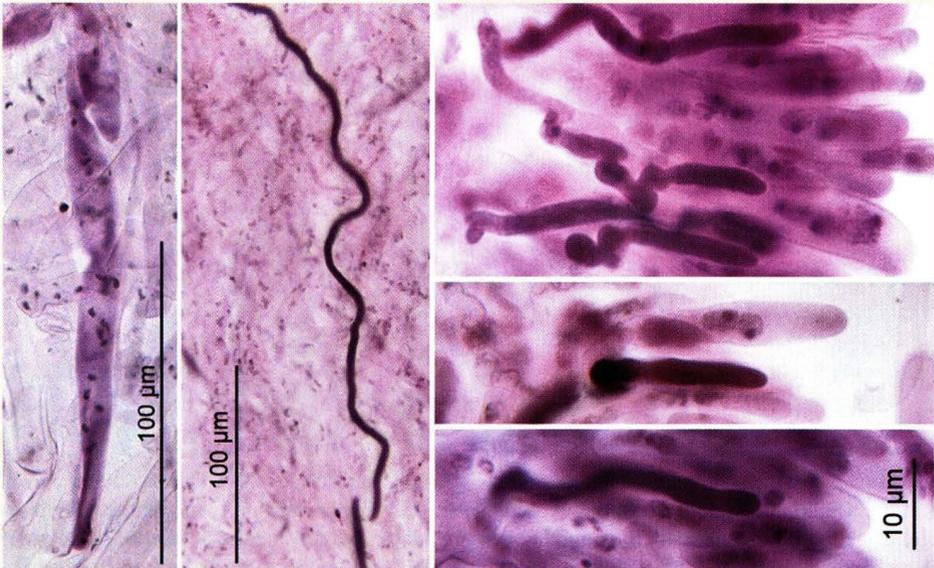
Die **Stieltrama** des Breitblättrigen Samträublings ist ähnlich wie die Huttrama aus Spindelhyphen und dünnen generativen Hyphen gebaut, alle in einer dünnen gelatinösen Masse eingebettet (Abb. 128). Eine differenzierte Stielrinde fehlt; es kommt lediglich eine etwas dichtere Zone vor, ähnlich wie die Hutdeckschicht.

Trotzdem sich der Stiel trocken anfühlt, ist eine dünne, gelatinöse Masse vorhanden, die besonders in der Randzone nach künstlicher Färbung gut sichtbar ist. Diese Masse reduziert den Wasserverlust durch Herabsetzung der Verdunstung, und die unregelmässigen Höhlen in der Grundmasse dienen wohl als Wasserspeicher (Abb. 128). Die Oberfläche des Stieles trägt dünnwandige, keulenförmige **Caulocystiden**, die unter den Lamellen besonders häufig sind (Abb. 129 F). Im Stiel sind blind endende Hyphen (Abb. 129 D) besonders leicht zu finden, aber sie kommen auch im Hut vor. Die Trama alter Stiel wird zäh, was darauf zurückzuführen ist, dass die Wände der Spindelhyphen dicker werden (Abb. 129 E).

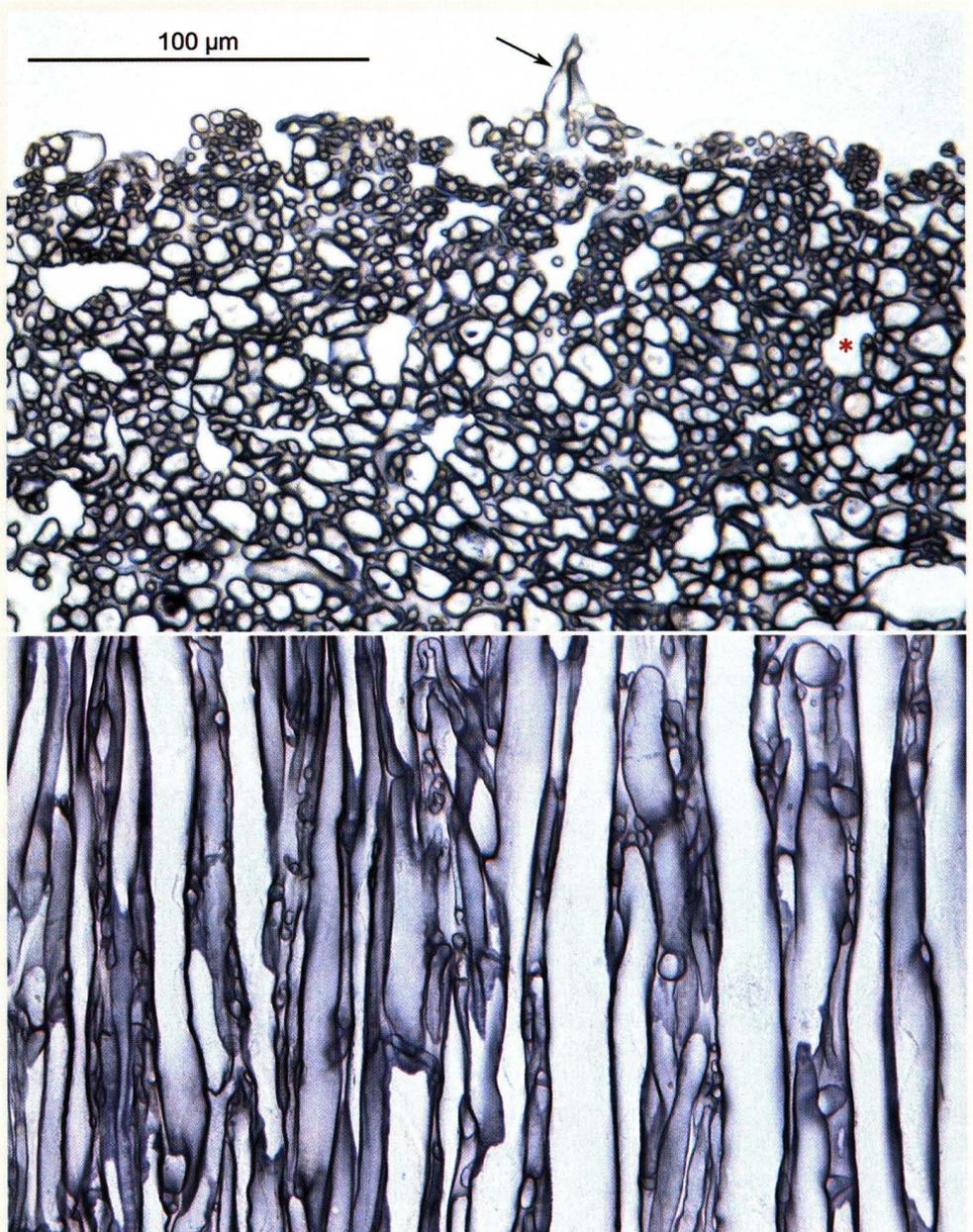
Wie im Hut und in den Lamellen, so befinden sich auch im Stiel einige farblose Thrombopleren (Abb. 129 A-C). Ihr Inhalt, das Deuteroplasma, ist homogen stark lichtbrechend und cyanophil, d.h. er färbt sich mit Baumwollblau blau an. In Jodlösungen nimmt das Deuteroplasma Jod auf



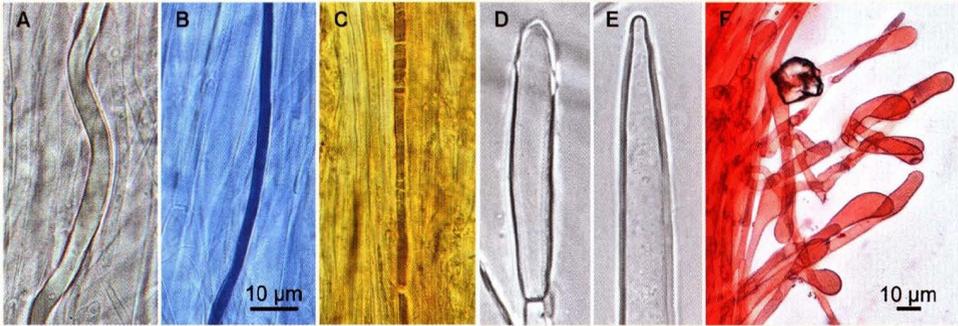
**Abb. 126:** Ein Schnitt parallel zur Lamellenfläche durch die Lamellentrama zeigt «grosse Gebiete kompliziert verwobener Hyphen» (HUGHES & al. 2007), die nun wirklich nicht «regulär» genannt werden können. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat, nur die Hyphenwände angefärbt.



**Abb. 127:** Quetschpräparat einer mit Eisen-Karminessigsäure gefärbten Lamelle. **Links:** Eine vielkernige Spindelhyphye. **Mitte:** Eine Thromboplere. **Rechts:** Pseudocystiden (thromboplere Hyphen-Endzellen) im Hymenium. In den Basidien erkennt man die Kerne und deren Nukleoli.



**Abb. 128:** Querschnitt und Längsschnitt durch den Stiel des Breitblättrigen Samträublings, knapp unter den Lamellen. Die Trama besteht aus weiten Spindelhyphen und dünnen, gewundenen «Konnektivhyphen». Eine Rinde fehlt. In der künstlich grau gefärbten gelatinösen Masse sind grössere, unregelmässig geformte Höhlen vorhanden (eine mit einem Stern markiert) Der **Pfeil** zeigt auf eine angeschnittene Zelle der feinen Bereifung des Stieles unter den Lamellen. Die rechte Seite dieser Zelle ist mit Schleim bedeckt. Die zerklüftete Oberfläche erscheint makroskopisch als feine Streifung auf dem Stiel. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.



**Abb. 129:** Zur Anatomie des Stieles. **A-C:** Thrombopleren in Glycerinlauge, Baumwollblau und in Baral'scher Jodlösung. **D:** Blind endende Hyphe. **E:** Ende einer Spindelhyphe mit verdickter Wand, aus dem zähen Stiel eines alten Basidioms. **F:** Caulocystiden in SDS-Kongorot. Oben im Bild liegt ein kleines Steinchen.

und wird dadurch gelbbraun, aber es findet keine spezifische Farbreaktion statt. Das Deuteroplasma ist gallertig und bricht bei Dehnung und oft auch beim Quetschen der Präparate quer durch, wie das in der Abb. 129 C sichtbar ist.

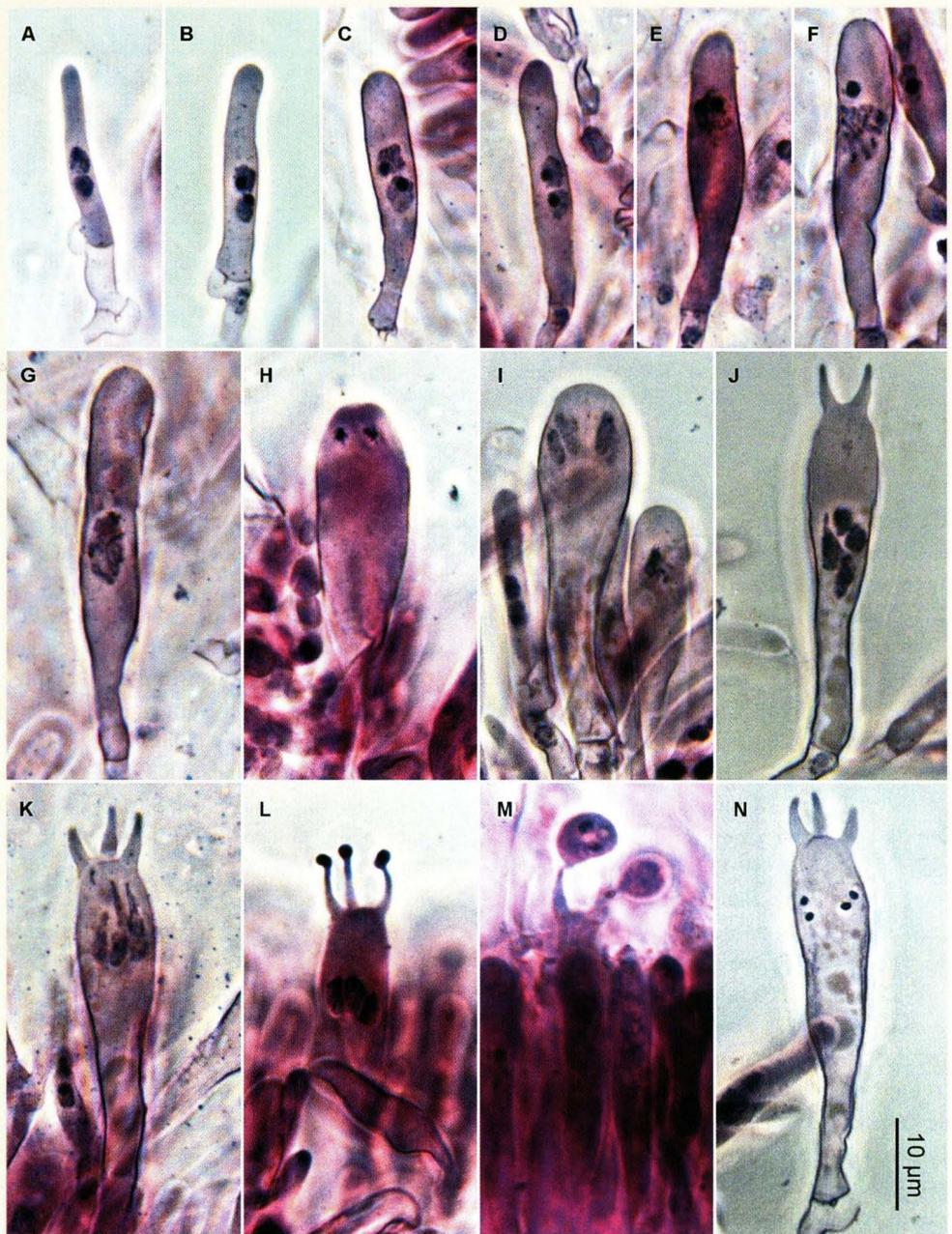
Die **Basidien** des Breitblättrigen Samträublings sind viersporig. Die Abb. 130 hält einige Phasen ihrer Entwicklung fest. A-D: Zweikernige Basidiolen zunehmenden Alters. Die Kerne sind haploid. Nukleoli kompakt dunkel. E: Kernverschmelzung; Kern diploid. F,G: Prophase der ersten meiotischen Teilung. Chromosomen und zwei Nukleoli sichtbar. H: Zwei Kerne nach der ersten Teilung. I: Vier Kerne nach der zweiten Teilung. J: Die Kerne sind zur Basidienmitte hinabgestiegen. Die Sterigmen haben sich geformt (2 ausserhalb der Abbildungsebene). K: Die Kerne steigen auf und wandern auf die Sterigmen zu. Sie sind lang ausgezogen. L: Auf den Sterigmen bilden sich die asymmetrischen Sporenanlagen (die Apophysen). Bei dieser Basidie liegen die Kerne noch in der Mitte. M: Der eingewanderte Kern teilt sich in der jungen Spore. Die drei andern Sporen liegen ausserhalb der Abbildungsebene. Das ist das normale Ende der Basidienentwicklung, und die Sporen bleiben zweikernig. N: Selten wandern je ein Kern aus den vier Sporen in die Basidie zurück, wo sie verkümmern.

Gleich oder doch sehr ähnlich wie *Megacollybia platyphylla* verhalten sich auch *Amanita rubescens*, *Flammulina velutipes*, *Tricholoma columbetta* und *Hypholoma fasciculare*, um nur vier weitere Arten zu nennen.

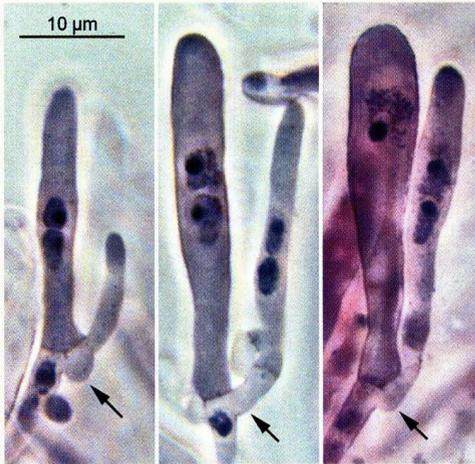
Im Hymenium werden während langer Zeit immer neue Basidien gebildet, die sich zwischen die bestehenden Basidien einschieben. Dadurch werden die Flächen auf den Lamellenseiten (die Hymenien) stetig vergrößert. Der Mechanismus ist recht einfach (Abb. 131): Die Schnallen an den Basidien wachsen aus, und aus den unter den Basidien liegenden Zellen wandern zwei genetisch verschiedene aber kompatible Kerne in die Auswüchse ein. Dieser Prozess kann sich mehrere Male wiederholen. Dabei entstehen kandelaberähnliche Büschel von Basidien in verschiedenen Entwicklungsstadien.

Die Basidien enthalten ein Glycogen, das sich in Baral'scher Jodlösung rotbraun färbt, und Fette, die sich mit Sudan III rot anfärben lassen (Abb. 132).

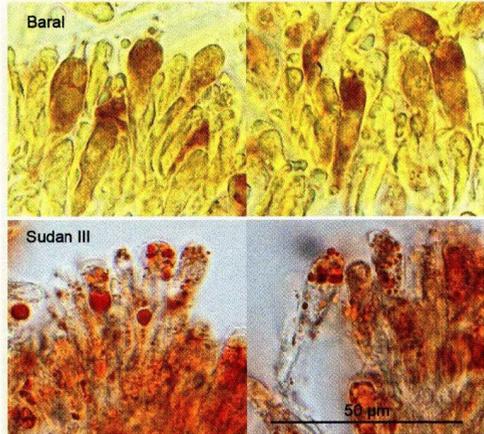
Die abgesprungenen **Sporen** (aus einem Sporenpulver) des Breitblättrigen Samträublings sind allermeist zweikernig, selten einkernig. Die Wand ist dünn, glatt, einfach, weist keine besonderen



**Abb. 130:** Phasen aus der Basidienentwicklung der *Megacollybia platyphylla*. Erklärung im Text. – Alkohol-Eisessig - Eisen-Karminessigsäure. Phasenkontrast.



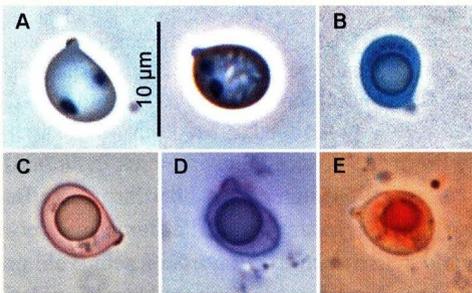
**Abb. 131:** Durch Auswachsen der basalen Schnalle an den Basidien (Pfeile) entstehen neue Basidien.



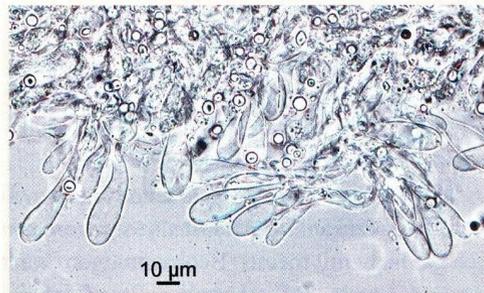
**Abb. 132:** Reservestoffe in der Basidie sind Glycogen (oder ein ähnliches Kohlenhydrat, in Baral rostbraun) und Lipide (in Sudan III rot).

Strukturen auf und reagiert nicht mit Jod (sie ist inamyloid). Baumwollblau färbt nicht, Toluidinblau färbt blass stumpf lila-blau, und Kongorot färbt die Wand blass rot. Im Zytoplasma sind beträchtliche Mengen Öl gespeichert, das sich mit Sudan III rot anfärben lässt. Da Pigmente weder in der Wand noch im Innern der Spore vorkommen ist das Sporenpulver weiss.

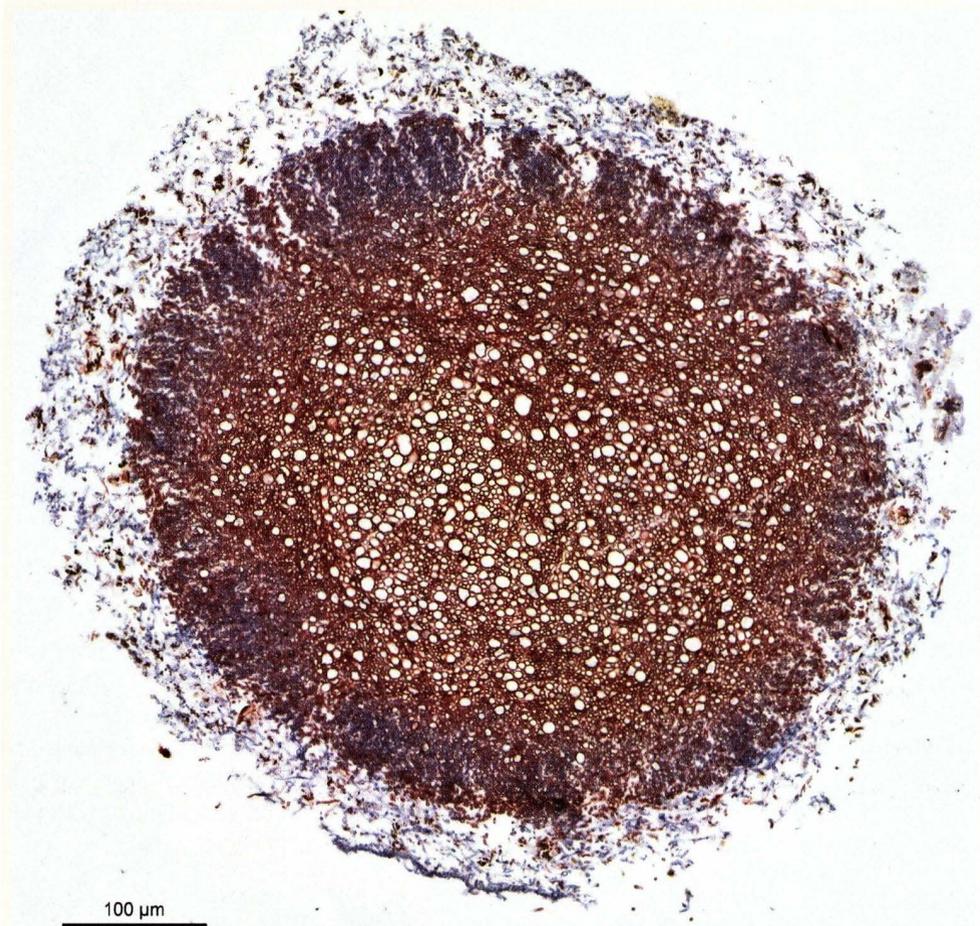
**Cystiden** kommen nur an der Lamellenschneide vor. Sie sind blasig-keulig, dünnwandig und mehrkernig (Abb. 134). Die meisten Fruchtkörper besitzen farblose Cheilocystiden, aber bisweilen findet man auch solche mit braunen Cystiden, wodurch die Lamellenschneide braun gefärbt erscheint. Der taxonomische Wert solcher Cystiden ist noch umstritten.



**Abb. 133:** Die Sporen der *Megacollybia platyphylla* sind zweikernig (A, Eisen-Karminessigsäure, Phasenkontrast) und enthalten einen, seltener mehrere Öltröpfen (B-E). B: Baumwollblau färbt das Zytoplasma aber nicht die Wand, diese ist acyanophil. C: Kongorot färbt die Wand blass rot. D: In Toluidinblau wird die Wand stumpf lilablau. E: Sudan III färbt den Öltröpfen.



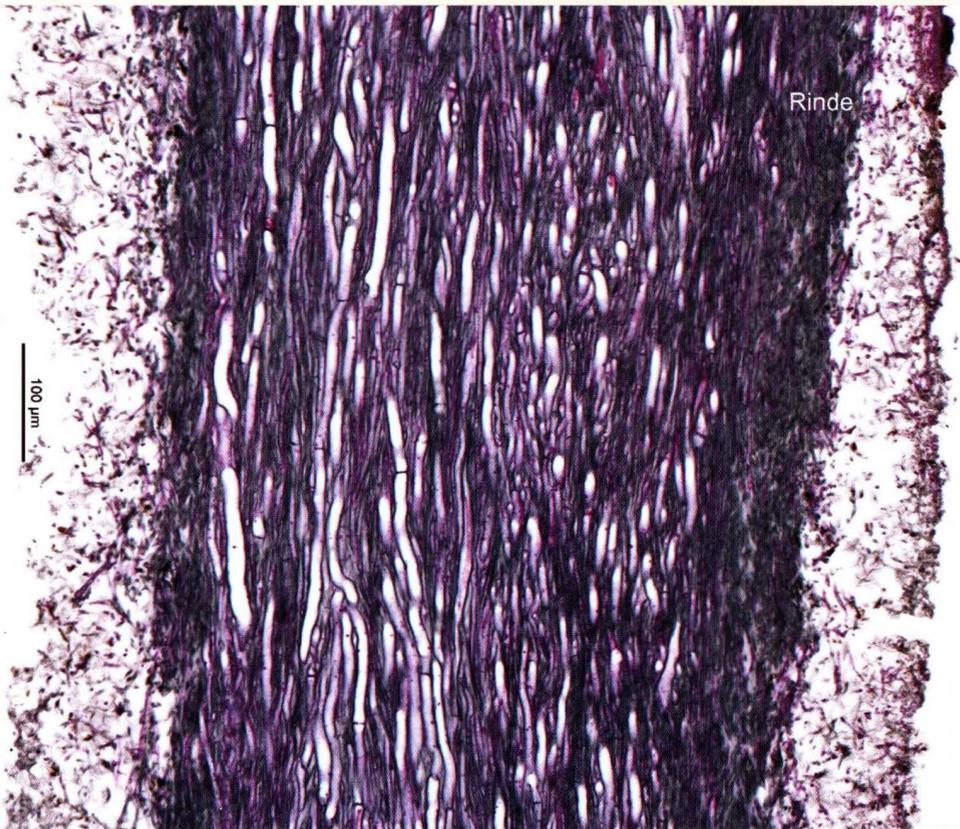
**Abb. 134:** Quetschpräparat in alkalischer Lösung einer Lamellenschneide der *Megacollybia platyphylla* mit zahlreichen blasigen, dünnwandigen, farblosen Cheilocystiden. Diese können, wie die sehr ähnlich gestalteten Endzellen der Hutdeckschicht, einen braunen, im Saft der Vakuole gelösten Farbstoff enthalten, der meist nur in älteren Fruchtkörpern auftritt.



**Abb. 135:** Ein Querschnitt durch eine Rhizomorfe des Breitblättrigen Samträublings zeigt eine dicke, sehr lockere Hyphenhülle über einer dichten, stellenweise radial gespaltenen Rinde, die ein weites Mark mit zahlreichen dicken Röhrenhyphen umgibt. – Aluminium-Zirkonium-Hämatoxylin.

Die **Rhizomorphen** wurden von BRENDA TOWNSEND (1954) untersucht, aber ihre kurze Beschreibung (zusammengefasst als «showing zones of similar hyphae arranged differently») deckt sich gar nicht mit meinen Beobachtungen, kommen doch in diesen Rhizomorphen sehr wohl generative Hyphen, Röhrenhyphen, Faserhyphen und Thrombopleren, als auch stellenweise gelatinöse Zonen und viele Kristalle vor. All diese Hyphen laufen leicht verwoben längsweise etwa parallel zur Rhizomorphenachse, nur die dünnen Hyphen der sehr lockeren Hyphenhülle sind wirr und weitmaschig verflochten. Ich kann mir nicht erklären, wie TOWNSEND all dies übersehen konnte; aber leider habe ich ihre Ansicht in meinem Buch (CLÉMENÇON 1997) übernommen. Erst in meinem zweiten Buch (CLÉMENÇON 2004) habe ich den wahren Sachverhalt geschildert.

Die **Röhrenhyphen** (Abb. 135, 136, 137) sind auf das Mark beschränkt und da regellos verteilt. Sie sind nicht spindelförmig, aber an den Septen leicht eingeschnürt, und die Septen sind oft

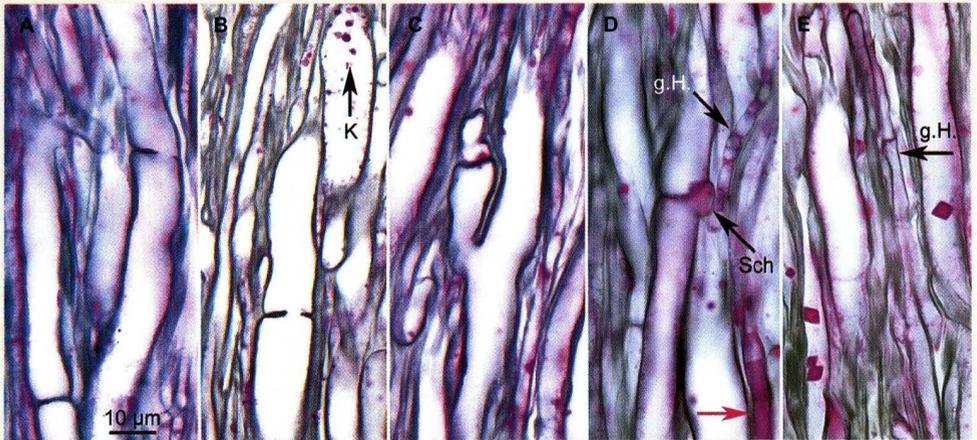


**Abb. 136:** Im Längsschnitt einer Rhizomorpe der *Megacollybia platyphylla* erkennt man viele weite Röhrenhyphen eingebettet in einem Geflecht dünner Hyphen, das von einer dünneren Rinde ohne Röhrenhyphen umgeben ist. Aussen fällt die sehr lockere Hyphenhülle auf. – Säurefuchsin - Tannin-Eisenchlorid - Hämatoxylin.

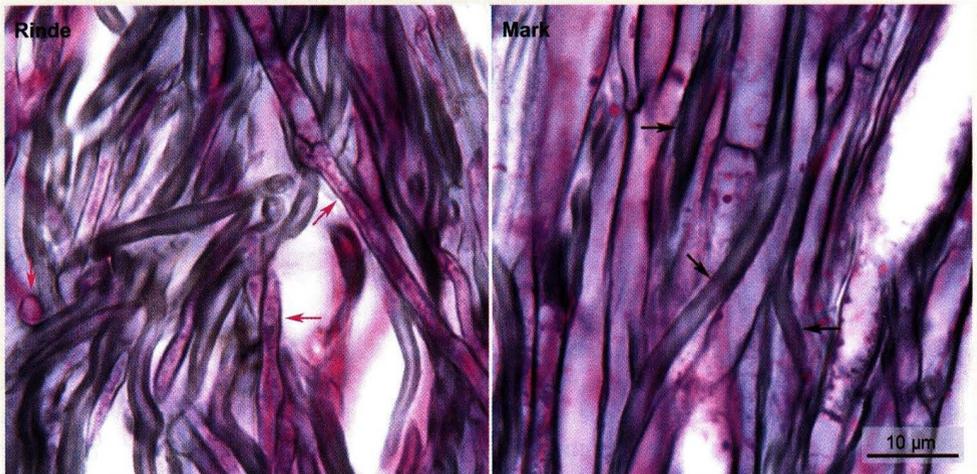
teilweise abgebaut. Die meisten Röhrenhyphen enthalten kein Cytoplasma mehr, dafür aber kleine, stark färbare Kristalle, die wahrscheinlich aus Proteinen bestehen. Bisweilen sind die Röhrenhyphen verzweigt, und sie tragen oft Schnallen an den Septen, die aber schwer zu sehen sind. Gelegentlich tritt auch eine H-Verbindung zwischen zwei Röhrenhyphen auf. Weitlumige, leere Hyphen mit Proteinkristallen und teilweise abgebauten Septen sind typische Röhrenhyphen, wie sie in den Rhizomorphen vieler Basidiomyceten vorkommen.

Die **Faserhyphen** (dünne, dickwandige, nicht oder kaum septierte Hyphen ohne Inhalt und mit mechanischer Funktion) sind häufig in der Rinde und werden nach innen immer spärlicher (Abb. 138). So schaffen sie eine recht stabile Aussenschicht. Ihre Wand ist inamyloid (keine Reaktion mit Jodlösungen), färbt sich weder mit Baumwollblau, noch mit Toluidinblau und nur schwach mit Kongorot.

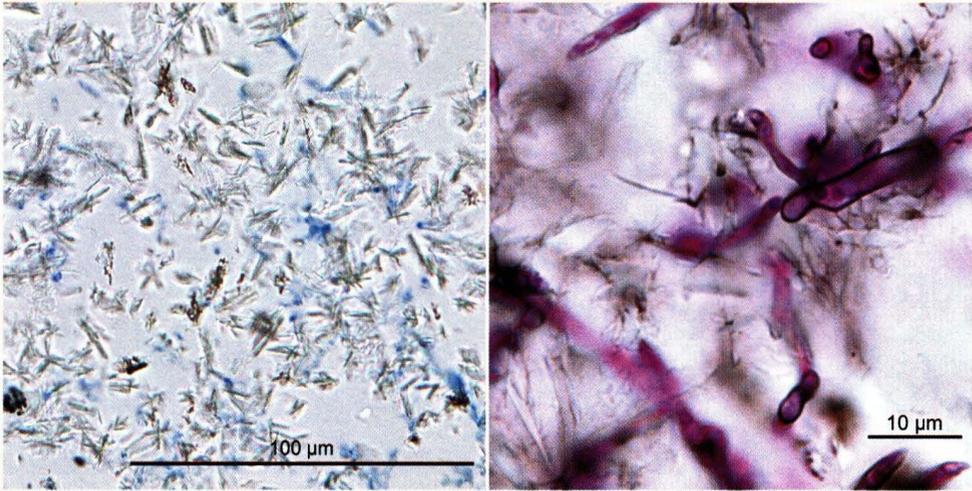
Die **generativen Hyphen** der Rhizomorpe sind dünnwandig und enthalten ein Cytoplasma und zwei Kerne pro Hyphenzelle. An den Septen tragen sie Schnallen (Abb. 138). Sie sind in den Rhizomorphen der *Megacollybia platyphylla* nicht häufig und müssen gesucht werden.



**Abb. 137:** Röhrenhyphen. **A,B:** Ganze und teilweise abgebaute Septen. **C:** Verzweigte Röhrenhyphe. **D:** Röhrenhyphe mit Schnalle. **E:** Rot gefärbte Proteinkristalle in Röhrenhyphen. – **K:** Kristallsand, Proteinkristalle. **g.H.:** generative Hyphen. **Sch:** Schnalle. **Roter Pfeil:** Thrombotischer Hyphenabschnitt. – Säurefuchsin - Tannin-Eisenchlorid - Hämatoxylin.



**Abb. 138:** Faserhyphen (dickwandig grau; **schwarze Pfeile**) und generative Hyphen (**rote Pfeile**) in einer Rhizomorfe des Breitblättrigen Samtrüblings, im Längsschnitt. Die schräg liegende generative Hyphe in der Rinde zeigt eine grosse Schnalle. Im Mark ist rechts eine schief angeschnittene Röhrenhyphe sichtbar. – Säurefuchsin - Tannin-Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.



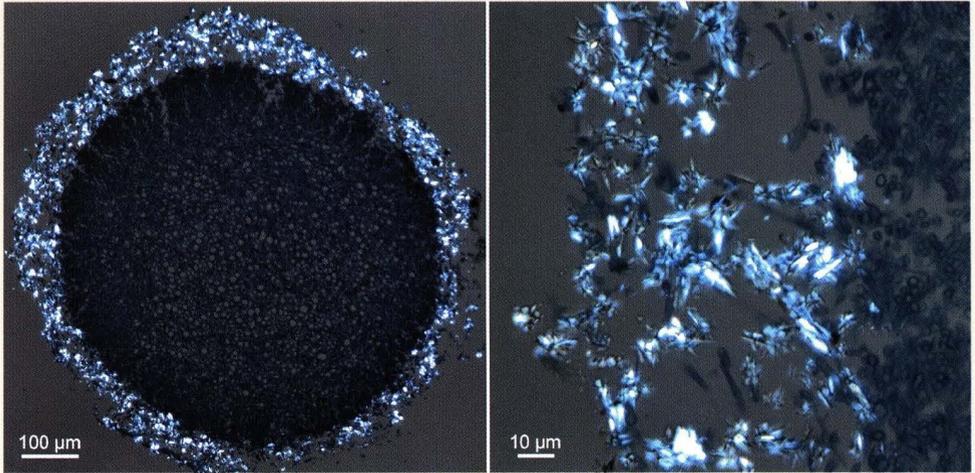
**Abb. 139:** Tangentiale Schnitte durch die äussere lockere Hülle der Rhizomorpe mit vielen eingelagerten Kristallen. Das Übersichtsbild links wurde mit Azur A gefärbt, deshalb sind die wenigen generativen Hyphen blau. Im Bild rechts wurde der Schnitt mit Säurefuchsin - Tannin-Eisenchlorid - Hämatoxylin gefärbt. In der Hyphe oben rechts zwei Kerne.

Die **lockere Hülle** der Rhizomorpe besteht aus sehr weitmaschig verwobenen, dünnwandigen generativen Hyphen, die stellenweise leicht blasig aufgetrieben sind. In den Lücken zwischen den Hyphen sind zahlreiche farblose, im polarisierten Licht weiss aufleuchtende **Kristalle** eingelagert. Sie bestehen wahrscheinlich aus anorganischem Material, aber die chemische Zusammensetzung ist unbekannt.

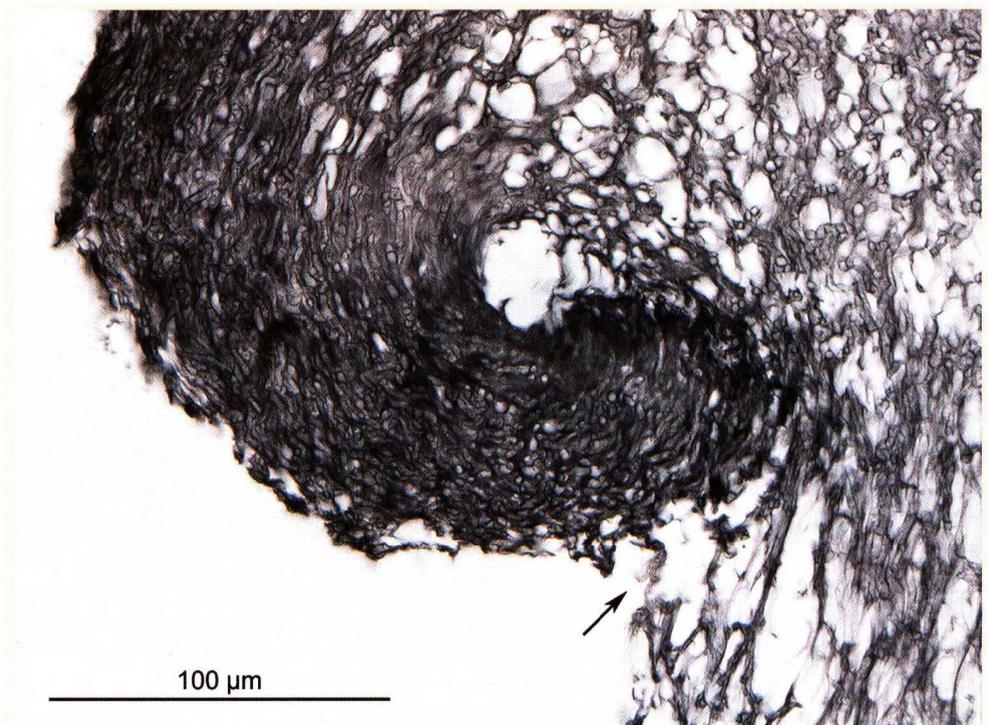
Die **Fruchtkörperentwicklung** ist nach REINDERS (1963) «parfaitement gymnocarpe», nach BOEKHOUT (1999) dagegen «paravelangiocarpic». Demnach sollte also dieser Pilz entweder gar kein Velum besitzen (gymnocarp), oder ein Velum partiale entwickeln, das sich im jungen Zustand vom Hutrand zum Stiel spannt (paravelangiocarp). SINGER (1986) nimmt eine Zwischenstellung ein und schreibt «slightly paravelangiocarpous».

Serienschnitte durch junge Primordien verschiedener Entwicklungsstufen zeigen, dass sich der junge Hutrand mehr und mehr einrollt und gegen den Stiel wächst, bis er diesen schliesslich berührt und sogar dessen lockere Oberflächenschicht zusammendrückt (Abb. 141). Dadurch kann der Eindruck eines Partialvelums entstehen. Später löst sich der Hutrand wieder vom Stiel, ohne dass irgendwelche Spuren eines Velums sichtbar wären. Zu keiner Zeit ist ein Deckgeflecht entstanden, weder aus der Hutoberfläche, noch aus dem Stiel. *Megacollybia platyphylla* ist gymnocarp und, wie viele gymnocarpe Pilze, kurzzeitig claustropileat (CLÉMENÇON 1997, 2004). Es ist denkbar, dass Bilder wie die Abb. 141 dazu verleitet haben, eine «temporäre Paravelangiocarpie» anzunehmen.

Da alle von mir in der Natur gesammelten Primordien abgestorben waren, kann ich keine lückenlose Serie gut erhaltener Stadien zeigen, und ich beschränke mich auf ein einziges Bild, das zwar nicht schön ist, das aber das Wesentliche zeigt. Die grossen Lücken im Geflecht sind nach dem Absterben des Pilzes entstanden. Es ist eine Tatsache, dass von vielen gesunden aber nahe beieinander stehenden Primordien eines Blätterpilzes nur eines oder nur wenige zur vollen Entfaltung gelangen, und dass die übrigen bald absterben.



**Abb. 140:** Die Kristalle der lockeren Hülle leuchten im polarisierten Licht. Querschnitt mit Azur A gefärbt.



**Abb. 141:** Abgestorbenes Primordium mit eingerolltem und dem Stiel angedrücktem Hutrand. Der Pfeil weist auf ein vermeintliches Velum parziale hin. – Tannin-Eisenchlorid - Hämatoxylin.

## Allerlei Wissenswertes

**Systematik und Taxonomie** – Kaum ein anderer Pilz wurde so oft in verschiedene Gattungen verwiesen wie der Breitblättrige Samtrübling. Ursprünglich von PERSOON 1796 in der allumfassenden Gattung *Agaricus* beschrieben, wurde er 1871 von KUMMER zu *Collybia* gestellt; und so blieb es jahrzehntlang, besonders auch weil RICKEN mit seinen «Blätterpilzen» (1915) und seinem «Vademecum» (1920) für weite Verbreitung dieser Auffassung sorgte. Und da der französische Mykologe ROBERT KÜHNER stark von RICKEN beeinflusst war (wie er mir einmal mündlich mitteilte), ging der Name *Collybia platyphylla* in KÜHNER & ROMAGNESI's einflussreiche «Flore analytique des champignons supérieurs» von 1953 ein. Aber damit war der österreichische Mykologe M. MOSER gar nicht einverstanden, der diesen Pilz in der «Kleinen Kryptogamenflora» von 1955 zu *Oudemansiella* zog. Die Folge war, dass beide Namen, *Collybia platyphylla* und *Oudemansiella platyphylla* jahrelang gleichzeitig gebraucht wurden; natürlich von verschiedenen Leuten. Dazu kam, dass die englisch schreibenden Autoren den Breitblättrigen Samtrübling fast ausnahmslos *Tricholomopsis platyphylla* nannten, so wie viele das heute noch tun, weil SINGER anno 1939 dachte, dieser Pilz sei mit dem Purpurfilzigen Holzritterling *Tricholomopsis rutilans* verwandt. Zwar hatte SINGER diese Auffassung in der Schweizerischen Zeitschrift für Pilzkunde veröffentlicht und 1986 in seinem Buch «The Agaricales in Modern Taxonomy» bestätigt, aber dies hatte kaum Einfluss auf die deutsch oder französisch sprechenden Mykologen. SINGER verteidigte mir gegenüber seine Auffassung mit der mündlichen Bemerkung «Wenn du so viele Pilze gesehen hättest wie ich, so würdest du mir glauben»!

Im Jahr 1972 schufen KOTLABA & POUZAR speziell für den «Breitblättrigen» die Gattung *Megacollybia*, die rasch angenommen wurde und die weite Verbreitung fand. In der Gattungsdiagnose wurden als wichtigste Merkmale eine angeblich hymeniforme Huthaut der jungen Fruchtkörper und die Spindelhyphen mit verdickten Wänden genannt.

Um das taxonomische Seilziehen noch etwas zu würzen, stellten sowohl MALENÇON & BERTAULT 1975 als auch LUDWIG 2001 den «Breitblättrigen» in die Gattung *Clitocybula*. Zwar wurde die nahe Verwandtschaft des «Breitblättrigen» mit dieser Gattung molekular-taxonomisch bestätigt (MONCALVO & al. 2002), aber der Pilz wurde in der Gattung *Megacollybia* gelassen, unter anderem wegen seiner inamyloiden Sporen. KÜHNER hatte anno 1980 den Breitblättrigen Samtrübling wegen des Vorkommens der spindeligen Hyphen in die Gattung *Hydropus* gestellt, womit aber SINGER gar nicht einverstanden war (mündliche Mitteilung). Es ist in diesem Zusammenhang auffallend, dass SINGER in seinem monumentalen Werk von 1986 die spindeligen Hyphen von *Megacollybia platyphylla* (= seine *Tricholomopsis platyphylla*) nicht erwähnt, obschon KNECHT (1967), KOTLABA & POUZAR (1972) und auch KÜHNER (1980) nachdrücklich darauf aufmerksam gemacht haben, und die heute ein wichtiges Gattungsmerkmal darstellen. Als ich ihn mal danach fragte, antwortete er: «Wenn dieser Pilz spindelige Hyphen hätte, so wäre er ein *Hydropus*.» Dabei war ihm sichtlich unbehaglich, und so vermute ich, dass er darum wusste, nur schon weil er bei anderer Gelegenheit zeigte, dass er KÜHNERS Buch gut kannte. Aber da der Name *Tricholomopsis platyphylla* weite Verbreitung fand, hat SINGER ihn immer wieder verteidigt. Dass der Breitblättrige Samtrübling keine *Tricholomopsis*-Art ist, wird auch molekular-taxonomisch bestätigt (MONCALVO & al. 2002). *Tricholomopsis* und *Megacollybia* werden heute (2010) im Index of Fungi und in der Funga Nordica (KNUDSEN & VESTERHOLT edit. 2008) sogar in zwei verschiedenen Familien geführt, was den molekularen Daten entspricht; aber die Namen und Abgrenzungen der Familien sind noch instabil.

Jahrzehntlang glaubten die Mykologen, dass *Megacollybia platyphylla* ein leicht kenntlicher, weltweit verbreiteter Pilz und die einzige Art seiner Gattung sei. Während meines Aufenthaltes in Japan 1988/89 zeigte mir T. HONGO einen Pilz, den er *Megacollybia platyphylla* nannte. Da dieser Pilz tief genabelte Hüte wie ein Trichterling (*Clitocybe*) hatte, war ich etwas überrascht und sagte nein, was einer Majestätsbeleidigung gleichkam und entsprechende Folgen hatte. An nähernd denselben Effekt hatte meine Bemerkung anlässlich einer Zusammenkunft in Japan, wo die Chemie dieses Pilzes besprochen wurde, aber die anwesenden Mykologen wurden doch etwas unsicher. Nun wurde am 30. Juni 2008 eine weltumspannende monographische Studie der Gattung *Megacollybia* veröffentlicht, verfasst von 15 Autoren und auf morphologischen und molekularen Daten fussend (HUGHES & al., Reports of The Tottori Mycological Institute, Japan, Nr. 45, S. 1-57). In dieser Arbeit werden acht *Megacollybia*-Arten unterschieden, sieben davon neu. Und zu meiner grossen Freude wird die japanische Art als *Megacollybia clitocyboidea* vom «Breitblättrigen» abgetrennt.

Ob ausser dem «Breitblättrigen» noch weitere Arten in Europa vorkommen muss nun geprüft werden. Insbesondere die Frage nach der **Bedeutung der braunen Lamellenschneiden**, die bisweilen bei unserem «Breitblättrigen» vorkommen (Abb. 142), verdient genauer untersucht zu werden. Im "Moser" (Röhrlinge und Blätterpilze, 5. Auflage 1983) liest man «bisweilen Schneide braun bewimpert»; aber im "Horak" (Röhrlinge und Blätterpilze in Europa, 2005) wurde diese Bemerkung fallen gelassen. Die ausgezeichnete Flora Agaricina Neerlandica hält im Band 4 fest, dass die Schneide gleichfarbig bis blass braun ist («Lamellae ... with concolorous to pale brown, crenulate edge»). KÜHNER & ROMAGNESI (Flore analytique 1953 S. 93) und KÜHNER (Les Hyménomycètes agaricoïdes, 1980 S. 774) sind etwas ausführlicher und geben für die Cystiden der Lamellenschneide ein braunes, in der Vakuole gelöstes Pigment an («arête couverte de poils renflés-piriformes parfois colorés de bistre»; «Sur l'arête des lames ... des poiles ... souvent incolores, à vakuoles brunes dans certaines formes ...»).



**Abb. 142:** Gelegentlich sind die Cheilocystiden des Breitblättrigen Samtrüblings durch ein vakuoläres Pigment braun gefärbt.

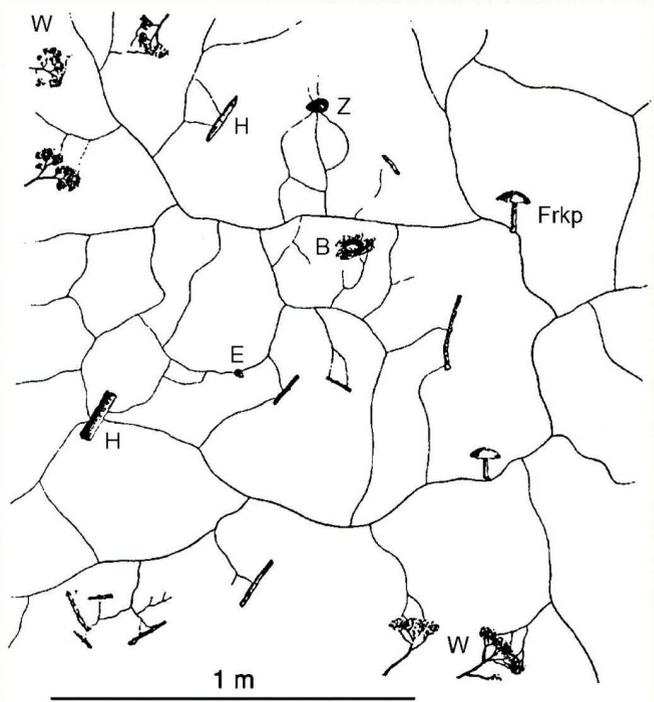
In der oben genannten, weltumspannenden Monographie der Gattung *Megacollybia* werden braune Lamellenschneiden ebenfalls erwähnt (aus dem englischen übersetzt): «Zwei Fälle brauner Lamellenschneiden wurden festgestellt. In einem Fall (*M. marginata*) sind die Lamellen zart und gut abgesetzt dunkel olivbraun oder olivschwarz berandet. Dies wird durch «stark pigmentierte Cheilocystiden» verursacht. Im andern Fall (*M. platyphylla*) ist die zarte Schneide purpur, und die Cheilocystiden erscheinen farblos, und das berandete Aussehen könnte die Folge von Frost oder Berührung sein.» Es scheint also einfach zu sein, die neue Art *Megacollybia marginata* von *Megacollybia platyphylla* mit brauner Schneide abzutrennen, man braucht ja nur die Cheilocystiden im Mikroskop zu untersuchen. Aber etwas später in der gleichen Veröffentlichung wird die Sache schon etwas ungemütlicher, steht da doch in der Beschreibung von *M. marginata* zu lesen, dass die Cheilocystiden fast farblos sind, in Masse jedoch blass rosa bis blass bräunlich erscheinen. Welch ein Widerspruch zu den früher genannten «stark pigmentierten Cheilocysti-

den»! Die Abtrennung der beiden Arten scheint durch molekulartaxonomische Daten gestützt zu werden, wenn auch nur schwach. Die Frage der vakuolären Pigmentation der Cheilocystiden muss besser untersucht werden.

Nach seiner **Lebensweise** ist der Breitblättrige Samtrübling ein saprotropher Verwerter toter Pflanzenresten (Abb. 143) und ruft im Holz eine Weissfäule hervor (THOMPSON & RAYNER 1982). Er bevorzugt Laubholz, kommt aber gelegentlich auch auf Nadelholz vor. Im Innern der kleinen Substratstücke lebt ein Mycelium, das vorwiegend aus vegetativen Hyphen besteht und dessen Funktion der Substratabbau ist. Beim Verlassen der Substratstücke bildet der Pilz die Rhizomorphen aus, die den Boden oder die Laubstreu auf der Suche nach neuen Substraten durchziehen, in denen sich der Pilz dann als Mycelium ausbreitet um sie zu verwerten. In grösseren Substraten, wie Baumstrünke, können auch Rhizomorphen auftreten. Während die Fruchtkörper eine kurze Lebensdauer haben

wächst das System der Rhizomorphen jahrelang weiter und kann nach THOMPSON & RAYNER (1983) eine Gesamtlänge von über 300 m erreichen. Nach den gleichen Autoren wächst das Rhizomorphennetz vorwiegend an dessen Peripherie mit einer Zuwachsrate von etwa 1 m pro Jahr, während innere Teile inaktiv werden und absterben können.

Wenn der Breitblättrige Samtrübling bei seiner Ausbreitung in der Erde oder in der Laubstreu auf andere Pilze trifft, so kommt es allermeist zu einer heftigen Auseinandersetzung. Der Ausgang des chemischen Kampfes ist nicht dem Zufall überlassen. Stösst der Breitblättrige Samtrübling auf den Fuchsiges Röteltrichterling (*Lepista flaccida*), den Nebelgrauen Trichterling (*Clitocybe nebularis*), den Butterrübling (*Rhodocollybia butyracea*), den Gefleckten Rötelrübling (*Rhodocollybia maculata*) oder den Behangenen Mürbling (*Psathyrella candolleana*), so siegt er und ersetzt ihn, wenigstens stellenweise, im Substrat (DOWSON, RAYNER & BODDY 1988). Stösst der Breitblättrige Samtrübling aber auf den Grünblättrigen Schwefelkopf (*Hypholoma fasciculare*), den Specht-Tintling (*Coprinopsis picacea*) oder den Weißmilchenden Helmling (*Mycena galopus*), so wird er besiegt. Mit der Stinkmorchel (*Phallus impudicus*) geht der Kampf unentschieden aus, denn beide Pilze halten sich gegenseitig in Schach (DOWSON, RAYNER & BODDY 1988).



**Abb. 143:** Die Rhizomorphen bilden in der Laubstreu ein ausgedehntes Netzwerk und besiedeln verschiedene nicht zusammenhängende Substrate: W Wurzeln, B Blätter, E Eicheln, H Holz, Z Zapfen, und sie bilden auch Fruchtkörper Frkp. – Nach BULLER 1971.

Interessanterweise kommt es auch zum Kampf zwischen zwei genetisch verschiedenen Individuen des Breitblättrigen Samträublings (THOMPSON & RAYNER 1982). Nachdem zu Beginn des letzten Jahrhunderts entdeckt wurde wie zwei Keimmycelien der gleichen Pilzart miteinander verschmelzen und ein sekundäres, heterokaryotisches Mycel bilden können, und nachdem entdeckt wurde, dass sogar sekundäre Mycelien mit einem Keimmycel verschmelzen können, so nahm man allgemein an, dass auch zwei sekundäre Mycelien verschmelzen und eine neue Einheit bilden können, sofern sie der gleichen Pilzart angehören. Es hat sich aber seit den Jahren 1979-1981 immer wieder erwiesen, dass natürliche sekundäre Mycelien gegenseitige antagonistische Reaktionen zeigen, wenn sie im Laboratorium miteinander in Kontakt gebracht werden (RAYNER & TODD 1979; TODD & RAYNER 1980; WILLIAMS, TODD & RAYNER 1981). Dies wurde auch für den Breitblättrigen Samträubling nachgewiesen, wobei aus einem Eichenwald nur von 20.8 ha 113 sekundäre Mycelien in Kultur genommen werden konnten, die 22 verschiedenen gegenseitig antagonistischen Typen angehörten (THOMPSON & RAYNER 1982). Die Mycelien hemmten sich gegenseitig auf Distanz so, dass eine mehrere Millimeter breite, klare Zone zwischen ihnen entstand. Diese Hemmung wurde in verschiedenem Maße von Pigmentbildung begleitet, deren physiologische Wirkung jedoch noch unklar ist. Durch diese Hemmung wurde jede Bildung einer neuen Einheit und jeder Genaustausch verhindert. Die Samträubling-Population in jenem Eichenwald bestand damit aus wenigstens 22 genetisch verschiedenen Individuen, die sich nicht leiden mochten. Die gleiche Studie zeigte auch, dass *Megacollybia platyphylla* eine bifaktorielle, **tetrapolare Inkompatibilität** besitzt (siehe CLÉMENÇON 1997), die dann von PETERSEN & GORDON (1994) bestätigt wurde.

**Essbarkeit** – In der älteren europäischen Literatur wird der Breitblättrige Samträubling meist als «essbar» (z.B. KÜHNER & ROMAGNESI 1953: Flore analytique; HAAS & GOSSNER 1955: Pilze Mitteleuropas; PETER 1960: Pilzbuch der Büchergilde), bisweilen auch als «verdächtig» (z.B. RICKEN 1915: Blätterpilze) bezeichnet. Die neuere Literatur ist vorsichtiger und schreibt oft «kein Speisepilz» (z.B. BREITENBACH & KRÄNZLIN 1991: Pilze der Schweiz Band 3; WINKLER 1996: 2000 Pilze einfach bestimmen) oder reiht ihn gar bei den Giftpilzen ein (z.B. BRESINSKY & BESL 1985: Giftpilze). Im Jahr 1960 gingen ein guter Pilzkenner und ich in den Wald speziell um den Breitblättrigen zu sammeln, da wir einen Selbstversuch machen wollten. Zu Hause bereiteten wir ein Pilzgericht zu, das nur diesen Pilz enthielt und assen es. Der Geschmack war «pilzig» mit einer deutlichen bitteren Komponente; und wir zeigten nicht die geringsten Vergiftungserscheinungen. Aber dann veröffentlichten GOOS & SCHOOP (1980) und Goos (1984) Berichte über recht schwere Vergiftungen mit «*Tricholomopsis*» *platyphylla* in Nordamerika; und dies verunsicherte die europäischen Mykologen. Die bereits oben erwähnte weltweite Studie zur Taxonomie der Gattung *Megacollybia* (HUGHES & al., Reports of The Tottori Mycological Institute, Japan, Nr. 45, S. 1-57) scheint die Lösung dieses Widerspruches zu enthalten: *Megacollybia platyphylla* kommt in den USA gar nicht vor! An deren Stelle findet man in Amerika 5 bisher verkannte Arten, die ihrerseits nicht in Europa vorkommen. Diese Arten sind sowohl durch molekular-taxonomische Unterschiede, als auch durch sexuelle Unverträglichkeit vom Breitblättrigen Samträubling getrennt. Die «*Tricholomopsis*» *platyphylla* von GOOS & SCHOOP war also gar nicht unser Pilz. Da aber nicht ausgeschlossen werden kann, dass doch gelegentlich amerikanische Arten in Europa auftauchen, ist es wohl besser, diesen Pilz nicht zu essen.

## Beringte Hallimasche aus dem «*Armillaria mellea* Komplex»

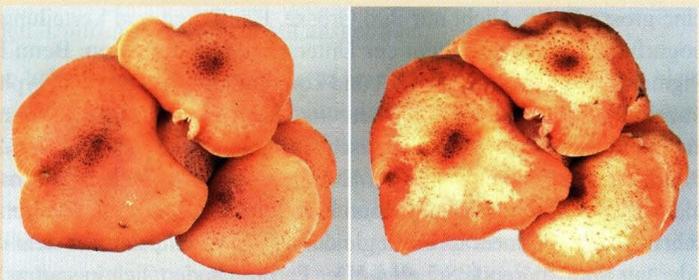
Hallimasche treten oft massenweise in unsern Wäldern auf und bilden häufig grosse Büschel brauner Pilze. Sie unterscheiden sich von andern büscheligen Pilzen (Stockschwämmchen, Schwefelköpfe und Schüpplinge) durch ihre im Mikroskop (fast) farblosen Sporen, die in Masse ein weisses Sporenpulver geben. Zudem haben Stockschwämmchen und Schwefelköpfe keine Schüppchen auf dem Hut.



Abb. 144. Die beringten Hallimasche wachsen oft in grossen Büscheln, wie der hier gezeigte Dunkle Hallimasch (*Armillaria ostoyae*).

Die Hüte sind **hygrophan**: im durchfeuchteten Zustand erscheinen sie dunkler und mit durchscheinend gerieftem Rand. Beim Trocknen hellt sich die Farbe auf, ähnlich wie Fliesspapier beim Trocknen heller wird, und der Rand verliert schliesslich seine dunkleren radialen Streifen. Die Lamellen sind bei jungen Hüten hell oder weiss, werden aber mit zunehmendem Alter dunkler ockerbräunlich bis rosabräunlich und oft rostfleckig.

Abb. 145. Die Hüte sind hygrophan und beginnen von der Mitte her zu trocknen, was an der helleren Färbung erkennbar ist. Die kleinen dunklen Schüppchen sind Reste der Äusseren Hülle («Velum universale»). Das Bild zeigt *Armillaria cepistipes*.





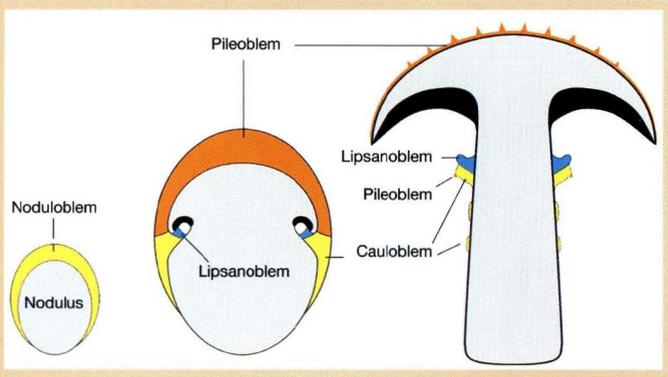
**Abb. 146:** Der Zwiebelfüssige Hallimasch (*Armillaria cepistipes*) zeigt die altersbedingte Verfärbung der Lamellen und hell ockerliche Reste des Cauloblems auf dem Stiel. Die dunklen Punkte auf dem Ring stammen vom Pileoblem.

Ganz junge Pilze zeigen zwischen dem Hutrand und dem Stiel einen faserigen bis häutigen Verschluss, das «Velum parziale», das bei Primordien vom Stiel her in die Hymenialhöhle hinein wächst. Die braune Äussere Hülle, das «Velum universale» bildet die Schuppen auf dem Hut und hinterlässt oft auch Spuren auf den Resten der Innern Hülle, wie sie in der Abb. 146 gesehen werden können (auf der Kante des Ringes).

**Die Hüllen der Fruchtkörper.** Die Schuppen auf dem Hut, der Ring und die Flocken auf dem Stiel sind Reste einer ursprünglichen, die sehr junge Fruchtkörperanlage total umschliessenden Hülle (Noduloblem), aus der sehr bald ein Pileoblem auf dem Hut, ein Cauloblem auf dem Stiel und ein Lipsanoblem zwischen dem Hutrand und dem Stiel hervorgehen. Pileoblem und Cauloblem bilden zusammen die Äussere Hülle («Velum universale»), das Cauloblem und das Lipsanoblem die Innere Hülle («Velum parziale»).

Die dunklen **Schuppen auf dem Hut** sind Reste des Pileoblems (Teil des «Velum universale»; siehe die Beschreibung der Fruchtkörperentwicklung). Sie spielen bei der Artbestimmung eine grosse Rolle. Nicht nur ihre Grösse, Häufigkeit und Verteilung, sondern vor allem die Topografie der **Pigmente** dient der Unterscheidung der Arten. Beim Dunklen Hallimasch ist das Pigment ausschliesslich parietal und kommt nur in und auf der Hyphenwand vor (Abb. 148); intrazelluläres Pigment fehlt (bei den vier andern europäischen beringten Hallimaschen findet man auch ein vakuoläres bis plasmatisches Pigment, und der *Armillaria mellea* fehlt ein parietales Pigment). Die Hyphenwände der Hutschuppen des Dunklen Hallimasches erscheinen in Laugen mehr oder weniger stark gelbbraun bis rostbraun, was besonders schön in Quetschpräparaten zu sehen ist. Das Pigment ist meist gleichmässig verteilt, seltener sieht man eine Unregelmässigkeit oder gar inkrustierende Schollen. Der Farbton ändert sich in sauren Lösungen.

**Abb. 147:** Schema der Fruchtkörperentwicklung der beringten Hallimasche und Identifikation der Komponenten der Hüllflechte. Pileoblem, Lipsanoblem und Cauloblem gehen aus dem Noduloblem hervor. Cauloblem und Lipsanoblem bilden zusammen den Ring, der auch Reste des Pileoblems tragen kann. Möglicherweise kann das Cauloblem auch den Hutrand überwachsen und blasse Schuppen bilden.



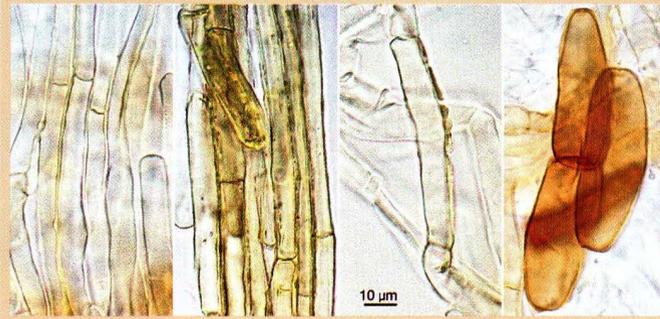
**Abb. 148:** Das Pigment der Hutschuppen von *Armillaria ostoyae* ist parietal, meist gleichmässig, bisweilen auch schollig. In Laugen (Glycerin-NaOH) nimmt es einen kräftigen, mehr rostbraunen, in Säuren (Lactoglycerin) einen mehr purpurnich braunen Ton an.

Die blassen **Flocken auf dem Stiel** sind Reste des Cauloblems (Teil des «Velum universale»), das vielleicht stellenweise vom herab gewachsenen Pileoblem bedeckt ist; aber dieser Punkt bedarf noch der Klärung. Die Hyphen des Cauloblems von *Armillaria ostoyae* sind vorwiegend farblos (Abb. 149), die von *Armillaria cepistipes* parietal gelb gefärbt (Abb. 150).

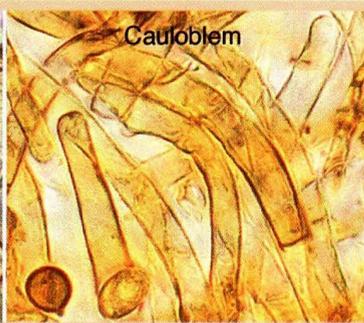
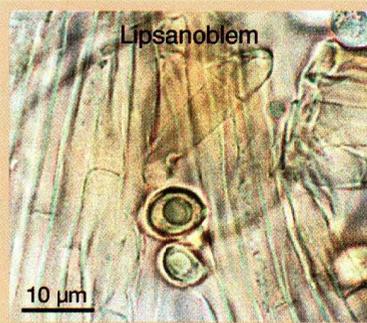
**Der Ring** ist ein zusammengesetztes Organ. Die Unterseite stammt wie die Flocken auf dem Stiel vom Cauloblem, seine Oberseite aber vom Lipsanoblem, und die dunklen Schüppchen auf dem Ring werden wahrscheinlich vom Pileoblem gebildet, aber das muss noch besser untersucht werden.

Der Ring ist nicht bei allen *Armillaria*-Art gleich gut ausgebildet.

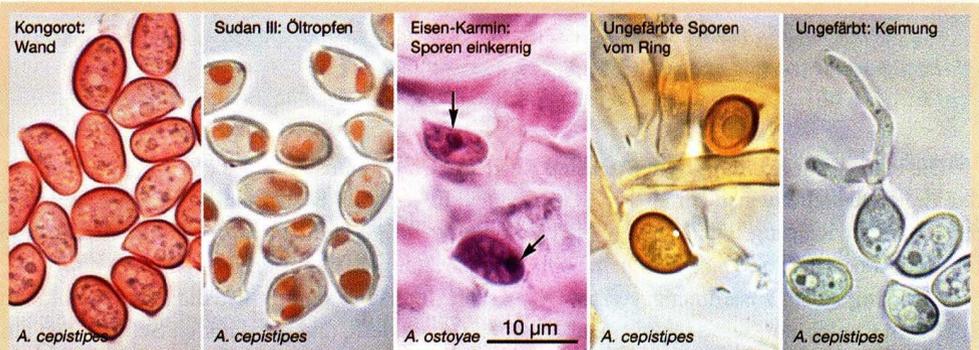
Die **Sporen** der Hallimasche haben eine lichtoptisch glatte, leicht verdickte, farblose bis blass gelbliche Wand ohne Keimporus; aber die Wand kann nachträglich bedeutend dicker werden und auch dunkler gefärbt sein, besonders, wenn die Sporen auf dem Hut oder auf dem Ring liegen. Frisches Sporenpulver ist weiss bis blass crème und wird beim Aufbewahren langsam etwas dunkler. Die Sporenwand ist inamyloid, aber der Sporenhalt färbt sich gelb in Melzers Lösung. In Toluidinblau und Baumwollblau färbt sich die Wand frisch abgesprungener Sporen nicht oder nur selten, stärker nach Behandlung von Trockenmaterial mit Alkali. In SDS-Kongorot wird die



**Abb. 149:** Die Hyphen der Flokken auf dem Stiel (Cauloblem) von *Armillaria ostoyae* sind vorwiegend zylindrisch, farblos, glatt und oft zu dünnen Strängen verklebt. Einige Hyphen haben verdickte und gelbliche Wände; und bisweilen sieht man auch farblos bis gelblich inkrustierte Hyphen. Schnallen fehlen. Ob die braunen, blasigen Zellen vom Cauloblem oder vom Pileoblem stammen ist unbekannt.



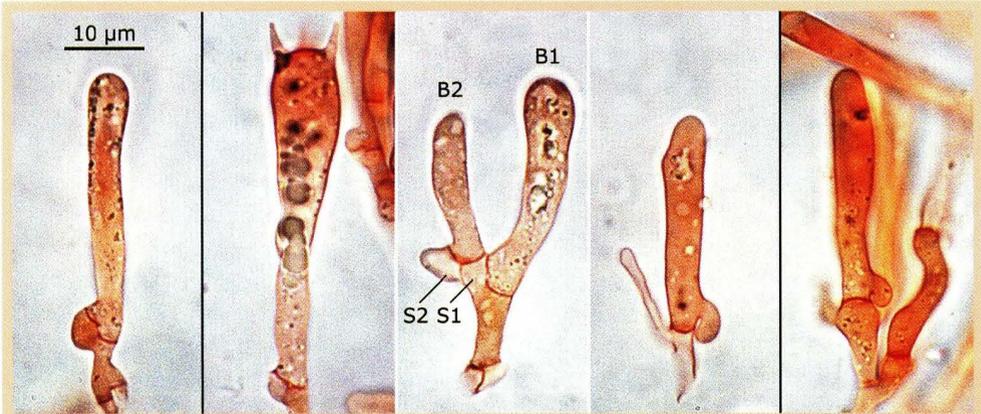
**Abb. 150:** Der Ring von *Armillaria cepistipes*. Das Lipsanoblem bildet die Oberseite, das Cauloblem die Unterseite des Ringes. Die auf dem Ring gestrandeten Sporen haben eine verdickte, farblose oder gelbbraune Wand (vgl. Abb. 151).



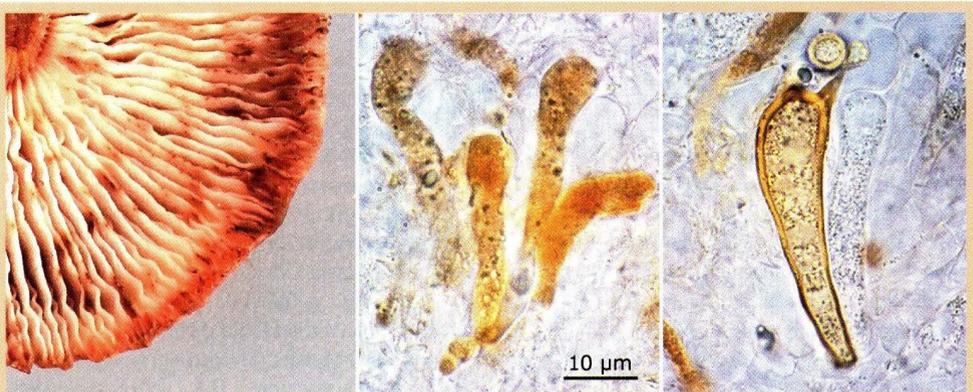
**Abb. 151.** Hallimasch-Sporen. Die braunen Sporen wurden trotz der intensiven Farbe nicht künstlich gefärbt, sondern sie lagen auf dem Ring. Die gekeimte Spore ist eine von vielen aus einem frischen Sporenpulver, das über Nacht feucht gehalten wurde.

Wand rot, und auch der Apikulus färbt sich gut. Die Sporen enthalten 1-2 Öltropfen, die sich nach etwa 10 Minuten in Sudan III, gelöst in 50% Chloralhydrat, gut färben. Reife Sporen sind einkernig, unreife können vorübergehend zweikernig sein.

Die **Basidien** sind schlank keulig und viersporig. Ihre Basis hat eine gewisse taxonomische Bedeutung: Bei *Armillaria mellea* fehlt eine Schnalle; die andern europäischen Arten können eine basale **Schnalle** oder **Pseudoschnalle** ausbilden, jedoch bisweilen nicht bei allen Basidien. Die



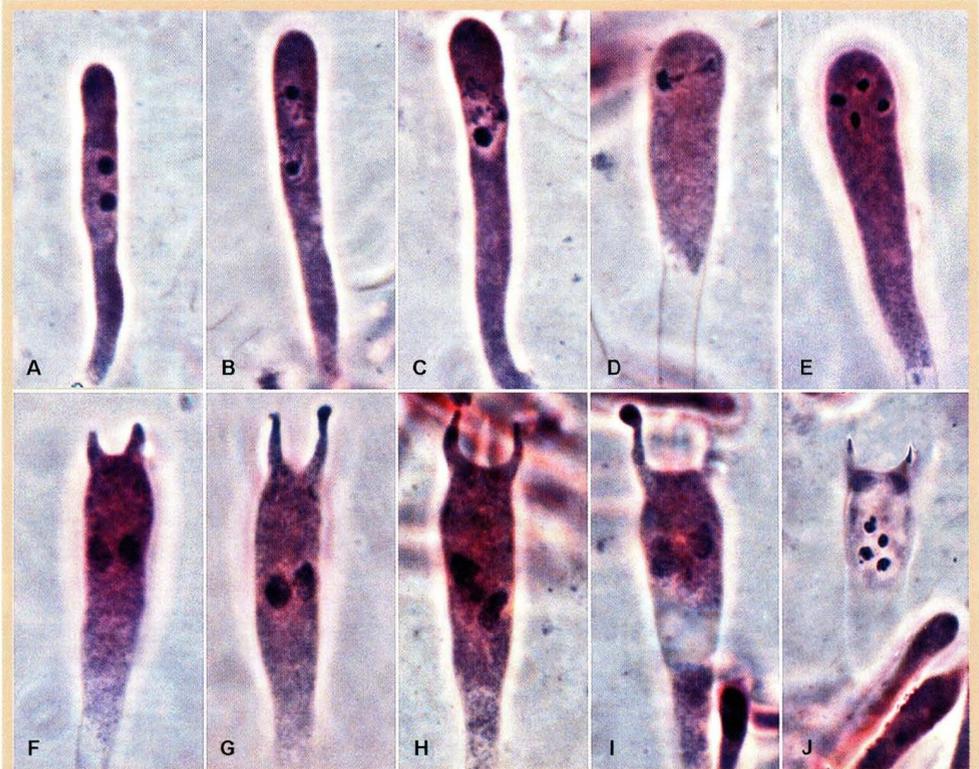
**Abb. 152:** Schnallen und Pseudoschnallen. **Links:** Echte Schnallen an der Basis einer Basidiole und einer Basidie, diese mit grossen Öltröpfen (*Armillaria ostoyae*). **Mitte:** Neubildung von Basidiolen aus Schnallen. Zur Basidiole B1 gehört die Schnalle S1, die zur Basidiole B2 ausgewachsen ist, zu der die Schnalle S2 gehört. Diese hat gerade begonnen eine weitere Basidiole zu bilden (*Armillaria ostoyae*). **Rechts:** Zwei Basidiolen mit je einer Pseudoschnalle (*Armillaria cepistipes*). SDS-Kongorot.



**Abb. 153.** Diese *Armillaria cepistipes* hatte weisse Lamellen und wurde über Nacht auf einem Objektträger zum Absporen aufgestellt. Am nächsten Morgen waren die Lamellen rötlich ocker und hatten Rostflecken. Das Mikroskop zeigte dann viele Basidien mit einem plasmatischen Nekropigment und auch etliche Sklerobasidien mit gelber Wand.

Schnallen können mit einer neuen Basidiole «keimen», die ihrerseits wieder eine Schnalle bildet. So entstehen zwischen den älteren Basidien fortwährend neue Basidien, was zu einem Flächenwachstum des Hymeniums führt. Wie viele andere Basidien, so enthalten auch die Hallimasch-Basidien Öltröpfen, die mit Sudan III gefärbt werden können. Eine lichtoptisch erkennbare siderophile Granulation fehlt.

Eine sonderbare Erscheinung sind die **Sklerobasidien** mit verdickten Wänden. Sogar die Wände der Sterigmen und der darauf sitzenden Sporen sind verdickt. Einige Sklerobasidien legen eine oder zwei Querwände an und können in zwei bis drei Zellen zerfallen. Frisch gesammelte Hallimasche zeigen keine oder nur wenige Sklerobasidien, die meist nach längerem Liegen der



**Abb. 154.** Einige Stadien aus der Entwicklung der Basidie, Alkohol- Eisessig, Eisen - Karminessigsäure. Phasenkontrast. *Armillaria ostoyae*. – **A:** Basidiole mit zwei haploiden Kernen. Die grossen, dunklen Körper sind die Nukleoli, die Kernsubstanz (Chromatin) ist als hellerer Hof sichtbar. **B:** Bereits vor der Kernverschmelzung werden die Chromosomen sichtbar. **C:** Diploider Kern in der Prophase der ersten Kernteilung. **D:** Erste Kernteilung, etwa quer zur Längsachse der Basidie (diese Orientierung definiert die «Chiasmobasidie»). **E:** Gleich darauf erfolgte die zweite Kernteilung. Die vier haploiden Kerne sind sehr dicht und klein. **F:** Die Kerne sind gegen die Zellmitte gewandert und die Sterigmen haben begonnen zu wachsen. **G:** Auf den Sterigmen erscheinen die Apophysen (= erste Blasen, die später zu Sporen werden). **H,I:** Die Kerne wandern nach oben. **J:** Nach der dritten Kernteilung in den Sporen (nicht gezeigt) sind vier Kerne in die Basidie zurück gewandert und lösen sich dort auf. Die Sporen sind bereits von den Sterigmen abgesprungen.

Pilze auftreten, z.B. in Hüten, die über Nacht zum Absporen aufgestellt wurden. Die biologische Bedeutung der Sklerobasidien ist unbekannt. Bei längerem Liegen können bei manchen Hallimaschen **rostfarbige Flecken** auf den Lamellen auftreten. Das Mikroskop zeigt in solchen Flecken Basidien mit einem braunen **Nekropigment** und häufig auch Sklerobasidien.

**Kernverhalten der Basidien.** Von den etwa 40 beschriebenen Arten sind nur sehr wenige karyologisch erforscht worden. Die Basidiolen von *Armillaria mellea* besitzen von Anfang an nur einen einzigen, dafür aber diploiden Kern; die Basidiolen der vier andern europäischen Arten besitzen zuerst zwei haploide Kerne, die jedoch später zu einem diploiden Kern verschmelzen. Nach zwei Teilungen des diploiden Kernes (Reduktionsteilungen) liegen vier haploide Kerne im oberen Teil der Basidie. Diese wandern zur Basidienmitte hinab; die Sterigmen beginnen zu

spriessen und bilden die Apophysen. Dann wandern die vier haploiden Kerne in die jungen Sporen ein, wo sie sich noch einmal teilen (dritte Kernteilung der Sporenentwicklung). Je einer der beiden Kerne wandert in die Basidie zurück, so dass die reife Basidie wieder 4 haploide Kerne besitzt, die nach dem Sporenabsprung verkümmern. Nicht ganz alle Basidien eines Fruchtkörpers verhalten sich so, was zur Folge hat, dass das Sporenpulver neben vielen einkernigen auch einige wenige zweikernige oder kernlose Sporen enthält. Alle Sporenkerne sind mit ganz wenigen Ausnahmen haploid. – Wahrscheinlich gibt es noch manch andere Entwicklungsgänge bei den Hallimaschen. So hat z.B. die japanische *Armillaria mellea* diploide Kerne in den Sporen.

**Marginalzellen** (Cheilocystiden) kommen bei allen europäischen Hallimaschen vor, aber sie werden gerne übersehen, da sie in manchen Bestimmungsbüchern nicht erwähnt werden. HORAK (2005) schreibt sogar "Zyst. fehlend"; aber BREITENBACH & KRÄNZLIN (1991) bilden sie ab. Alle sind dünnwandig und ohne besonders auffallenden Zellinhalt. Sie sind vielgestaltig gestreckt bis blasig und tragen oft fingerförmige Auswüchse. Bisweilen sind die grösseren, keuligen bis spindeligen Marginalzellen durch eine oder wenige Querwände in mehrere Zellen aufgeteilt. Zum Teil enthalten sie Öltropfen. In der Taxonomie der Hallimasche werden sie kaum je gebraucht; aber weltweit umfassende Studien der Cheilocystiden der etwa 40 Arten fehlen.

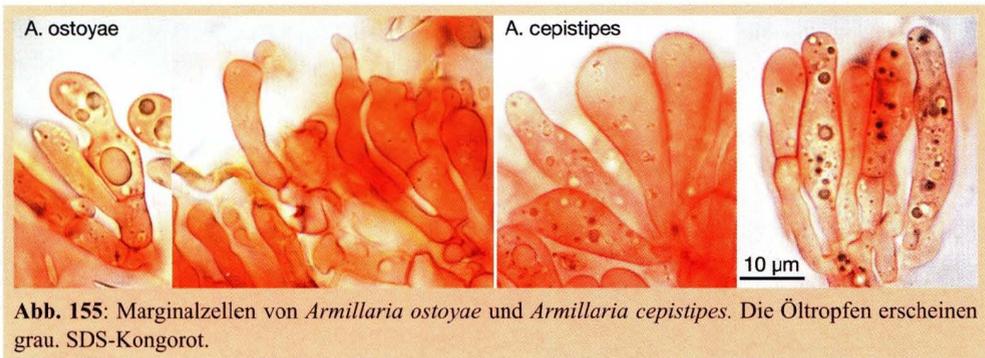


Abb. 155: Marginalzellen von *Armillaria ostoyae* und *Armillaria cepistipes*. Die Öltropfen erscheinen grau. SDS-Kongorot.

Die **Huttrama** der voll entfalteten Hallimasche ist locker gebaut und zeigt viele grosse Hohlräume (Abb. 158). Die Hyphen laufen bogenförmig entlang dem Hutradius, weichen aber lokal oft bedeutend von der allgemeinen Richtung ab. Sie sind dünnwandig, glatt und farblos; Schnallen fehlen an den meisten Septen. Die dünneren Hyphen sind zylindrisch, die dickeren mehr oder weniger turgeszent erweitert. Die Huttrama führt auch einige **Thrombopleren**, die mit Baumwollblau stark (Abb. 156, *Armillaria ostoyae*), mit Patentblau V und Eosin G nur schwach gefärbt werden können.

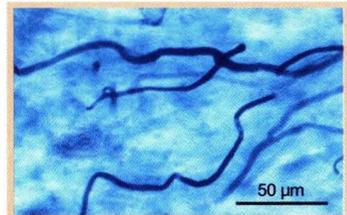
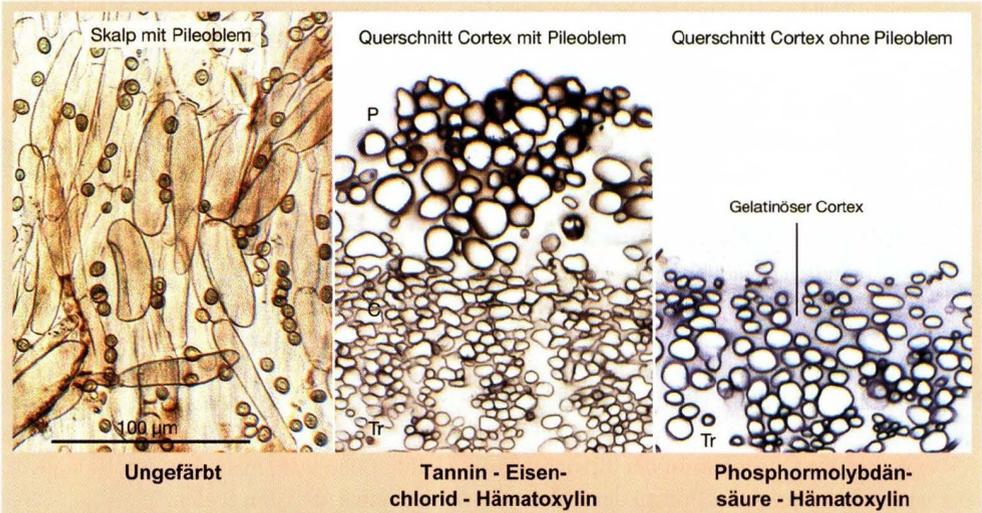
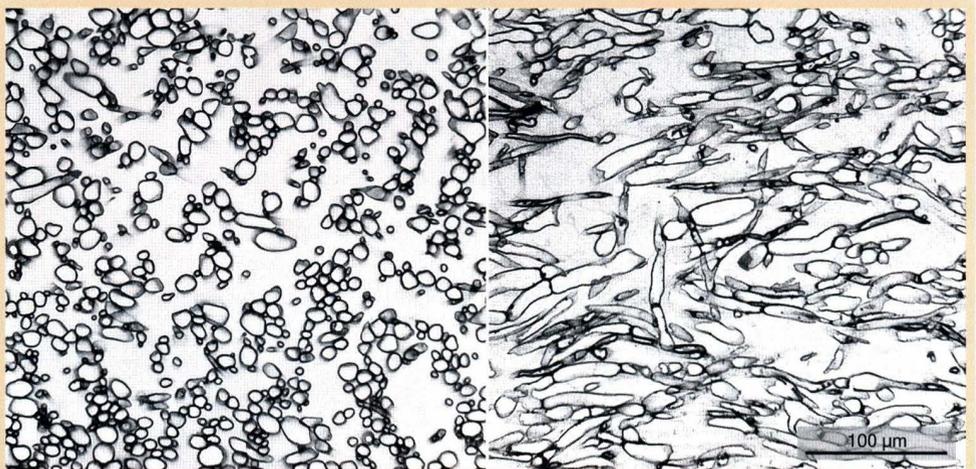


Abb. 156: Thrombopleren in der Huttrama, mit Baumwollblau gefärbt.

Die **Hutdeckschichten** der Hallimasche bestehen aus einem schwach gelatinösen Cortex mit überlagertem Pileoblem, das über dem Hutrand dünn sein kann oder sogar fehlt (Abb. 157). Der Cortex ist keine Huthaut, keine Pileipellis, sondern nur eine etwas dichtere Zone der Huttrama und unscharf von dieser abgegrenzt. Diese Zone ist bereits in Primordien als stark färbbare Schicht direkt unter dem Pileoblem erkennbar, wo sie allerdings noch nicht merklich gelatinös ist.



**Abb. 157:** Hutdeckschichten der *Armillaria cepistipes*. Anstelle einer Pileipellis finden wir einen Cortex (C) in der Form einer etwas dichteren, leicht gelatinösen Zone der Huttrama (Tr). Der Cortex ist an vielen Stellen von den turgeszenten Hyphen des Pileoblems (P) überlagert.



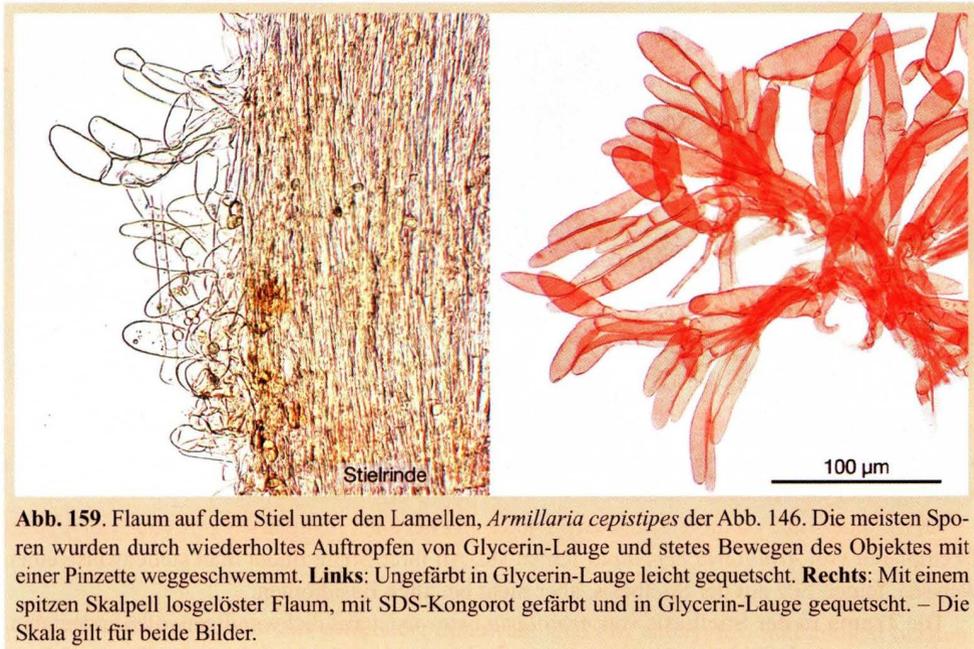
**Abb. 158:** Huttrama, *Armillaria cepistipes*. **Links:** Schnitt quer zum Hutradius, die meisten Hyphen quer geschnitten. **Rechts:** Schnitt entlang dem Hutradius, die meisten Hyphen etwa längs geschnitten. Man beachte die grossen Hohlräume zwischen den Hyphen. Diese dienen der Atmung und als Raum für die Wasserreserve («Schwamm»). Hutmitte rechts ausserhalb des Bildes. Man beachte die allgemeine Tendenz einer leichten Neigung nach links unten, entsprechend der Krümmung des Hutes. – Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin.

Das Pileoblem entspringt dem primordialen Hutcortex; aber die Hyphen legen sich bald der Hutoberfläche an und wachsen radial dem Hut entlang. Sie sind typisch turgeszent erweitert und meist auch stärker pigmentiert als die Hyphen der darunter liegenden Geflechte. Es sind dies die

Hyphen, die auch die Hutschuppen bilden. Bei *Armillaria ostoyae* ist das Pileoblem stärker entwickelt als bei *Armillaria cepistipes*.

Manche Autoren, so auch SINGER (1986), nennen den Cortex eine Ixocutis (oder Cutis) und das Pileoblem eine «scaly top layer» («schuppige Oberschicht»); und bisweilen wird auch das Pileoblem Cutis genannt. Da der Cortex nicht klar von der Huttrama verschieden ist, sollten die Bezeichnungen Cutis und Ixocutis nicht verwendet werden.

Der **Flaum auf dem Stiel unter den Lamellen** ist in der Abb. 146 beim grössten Pilz gut sichtbar. Er besteht aus kurzen, farblosen, dünnwandigen, zylindrischen bis turgeszenten Hyphen mit einigen blasigen bis kugeligen Endzellen. Die Hyphen entspringen der Stielrinde; Schnallen fehlen. Bei reifen Pilzen sammeln sich auf dem Flaum zahlreiche Sporen an, die bei der mikroskopischen Untersuchung störend wirken können. Durch wiederholtes Auswaschen können sie grösstenteils entfernt werden.



**Abb. 159.** Flaum auf dem Stiel unter den Lamellen, *Armillaria cepistipes* der Abb. 146. Die meisten Sporen wurden durch wiederholtes Auftropfen von Glycerin-Lauge und stetes Bewegen des Objektes mit einer Pinzette weggeschwemmt. **Links:** Ungefärbt in Glycerin-Lauge leicht gequetscht. **Rechts:** Mit einem spitzen Skalpell losgelöster Flaum, mit SDS-Kongorot gefärbt und in Glycerin-Lauge gequetscht. – Die Skala gilt für beide Bilder.

Die **Stielrinde** besteht aus parallel ausgerichteten, längs laufenden Hyphen. Diese sind auf der Oberfläche fast zylindrisch und durch ein parietales oder inkrustierendes Pigment braun gefärbt. An der Oberfläche sieht man blasige bis vielgestaltige Endzellen, die auch in kleinen Nestern auftreten können. Gegen innen werden die Hyphen blasser und dicker. Schnallen an den Septen sind selten. Thromboplenen mit braunem bis blass oliv-bräunlichem, gallertigem Inhalt sind häufig.

Die **Stielbasis** von *Armillaria ostoyae* ist von einem dichten Filz kurzer, brauner **Trichoiden** besetzt, die aus parallelen, dünnwandigen bis mässig dickwandigen, zylindrischen, miteinander verklebten Hyphen zusammengesetzt sind. Sie sind oft verzweigt und laufen in eine dünne Spitze aus, die oft aus einer einzigen Hyphe besteht. Mit Ausnahme der Spitze sind die Hyphen der Trichoiden intraparietal braun pigmentiert. Das Pigment ist in Laugen mehr rost- bis gelbbraun, in Säuren mehr purpurnlich braun. Die Trichoiden sind auffallend brüchig, so dass in den mikrosko-



**Abb. 160.** Stielrinde aus halber Höhe zwischen Basis und Ring, in Glycerin-Lauge stark gequetscht. **A** Oberfläche, bis **D** immer tiefere Lagen, *Armillaria ostoyae*. An der Oberfläche sind die Hyphen am dünnsten, fast zylindrisch, deutlich inkrustiert und stark gefärbt; und einige tragen leicht angeschwollene Endzellen. Stellenweise treten blasig-vielgestaltige Endzellen auch in Nestern auf (nicht abgebildet). Mit zunehmender Tiefe werden die Hyphen dicker und gleichzeitig blasser. Schnallen kommen vor, sind aber selten. Die Rinde enthält einige braune Thromboporen (B, D), deren gallertiger Inhalt bei starkem Quetschen quer reissen kann (D).

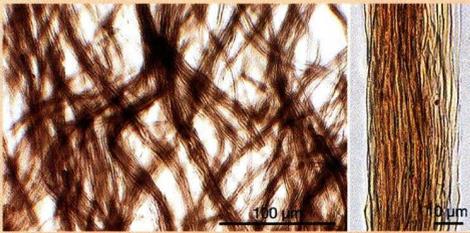
pischen Präparate die meisten Spitzen abgebrochen sind. Auf der Rinde der Stielbasis befinden sich einige blasige Zellen zwischen den Trichoiden, einzeln oder in kleinen Gruppen wie sie auch sonst auf dem ganzen Stiel vorkommen.

Es ist unbekannt, ob diese Trichoiden immer und bei allen Armillarien auftreten. Bei meinen Exemplaren von *Armillaria cepistipes* fehlen sie. An ihrer Stelle findet man stellenweise einen weissen, feinen Filz auf der Stielbasis, aber nicht bei allen Basidiomen.

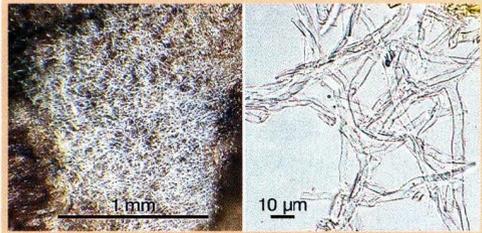
**Die Trama in der Stielbasis** von *Armillaria ostoyae* ist aus dickwandigen, oft verzweigten, mit Kongorot stark färbbaren Hyphen wirr geflochten und wird von vielen sehr dünnen, mässig bis auffallend dickwandigen, nur schwach oder gar nicht rot färbbaren, hie und da verzweigten **Geisselhyphen** durchzogen. Dadurch ist die Trama recht zähe und kann kaum gequetscht werden, sondern sie muss für die Untersuchung wie die Trama eines Porlings mit feinen Nadeln zerzupft werden.

Die Geisselhyphen sind die sehr lang geisselförmig ausgezogenen Enden oder Verzweigungen der viel breiteren, dickwandigen und stärker färbbaren Hyphen. Sie sind in grösseren Abständen durch feine Septen quer geteilt. Da diese Querwände einen zentralen Porus besitzen, sind sie keine sekundäre Septen, wodurch sich die Geisselhyphen von den Faserhyphen unterscheiden. Eine solche Struktur der Stielbasis ist selten, wenn nicht gar einmalig.

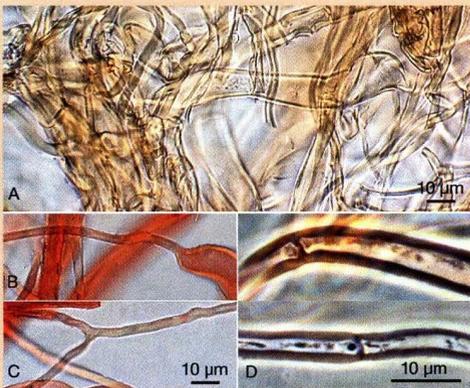
*Armillaria cepistipes* hat eine ähnlich gebaute aber weniger zähe Trama in der Stielbasis. Die Hyphen sind deutlich dünnwandiger und die Geisselhyphen bedeutend weniger zahlreich als bei *A. ostoyae*.



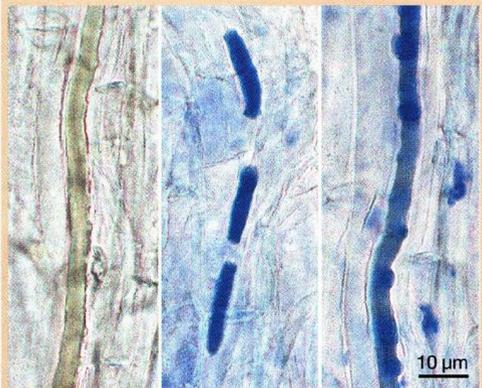
**Abb. 161:** Die braunen Trichoiden auf der Stielbasis von *Armillaria ostoyae* bilden einen dichten Filz.



**Abb. 162:** Auf der Stielbasis von *Armillaria cepitipes* liegt stellenweise ein dichter, weisser Filz.



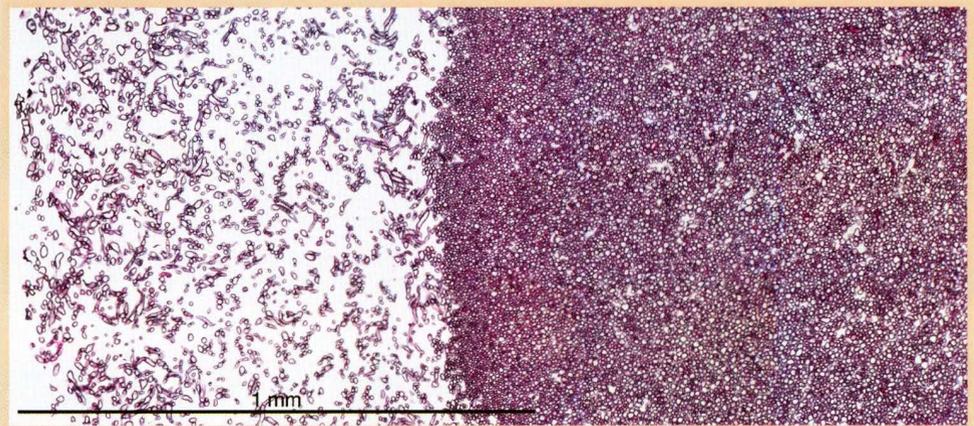
**Abb. 163:** Die Trama der Stielbasis, *Armillaria ostoyae*. – **A:** Längsschnitt, leicht gequetscht. **B:** Ursprung einer Geisselhyphe. Kongorot. **C:** Verzweigung einer Geisselhyphe. Kongorot. **D:** Zwei Geisselhyphen mit Septen mit einem zentralen Porus, Phasenkontrast.



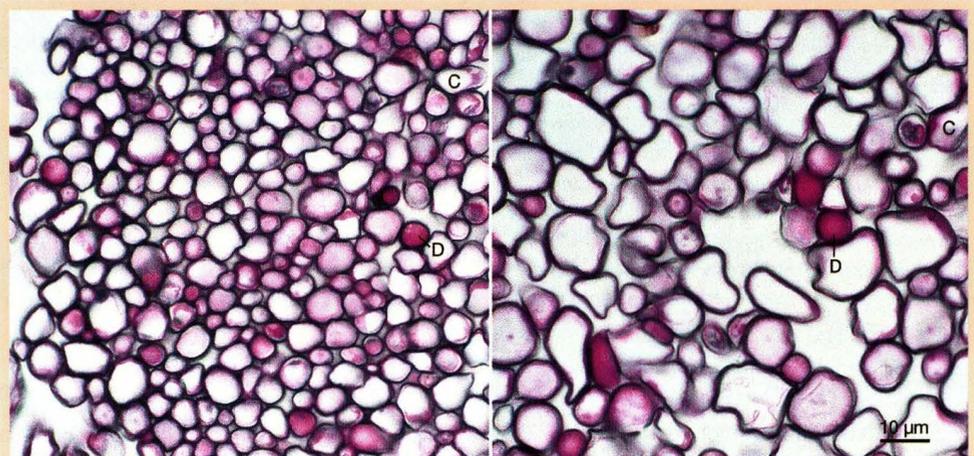
**Abb. 164:** In der Stieltrama von *Armillaria ostoyae* sind blasse Thromboporen eingebettet, die mit Baumwollblau gefärbt werden können. Der Inhalt zerreißt während des Wachstums des Stieles; und die dunkleren Knöpfe entstehen beim Erhitzen in der Farblösung.

Die **Stieltrama** besteht aus parallelen, dünnwandigen Physalohyphen und einigen blassen Thromboporen, deren Inhalt (Deuteroplasma) mit Baumwollblau gefärbt werden kann. Wenn sich der Stiel streckt, so werden die Thromboporen in die Länge gezogen, und das gallertige Deuteroplasma zerreißt quer zur Längsachse. Die Hyphenwand bleibt in den mit Baumwollblau gefärbten Präparaten im Mikroskop im Hellfeld unsichtbar. Am besten färbt man während einiger Stunden bei Raumtemperatur, denn beim Erhitzen in der Farblösung platzen die Wände an vielen Stellen und das Deuteroplasma tritt knopfförmig aus. Gegen die Stielrinde und nahe der Stielbasis sind die Thromboporen dunkler braun gefärbt. Dickwandige, dünne Hyphen sind im unteren Teil des Stieles spärlich vorhanden und werden im oberen Teil noch spärlicher. Sie erinnern an die Geisselhyphen der Stielbasis.

Ein **Querschnitt durch den Stiel** eines jungen Basidioms zeigt das mächtige Cauloblem aus sehr locker geflochtenen Physalohyphen über einer dichten Rinde, die ohne erkennbare Abgrenzung in die Stieltrama übergeht. In der Rinde und in der Stieltrama sind zahlreiche Thromboporen sichtbar.



**Abb. 165:** Übersichtsbild eines Querschnitts durch den Stiel eines jungen Basidioms von *Armillaria ostoyae*. Das lockere Cauloblem bedeckt den dichten Stielcortex, der fließend in die Stieltrama übergeht. Die roten Punkte sind quer geschnittene Thrombopleren. – Mikrotomschnitt, Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.



**Abb. 166:** Rinde und Mark des Stieles von *Armillaria ostoyae*. Cytoplasma (C) der generativen Hyphen und Deuteroplasma (D) der Thrombopleren rot. – Ausschnitte aus der Abb. 165.

In den **Thrombopleren** werden bei stärkster Vergrößerung im Deuteroplasma nach Färbung mit Säurefuchsin oft hellere Blasen und Gänge sichtbar, deren Entstehung, Struktur und Bedeutung noch weitgehend unbekannt sind. Sie können auch in Thrombopleren anderer Pilze gesehen werden (z.B. CLÉMENÇON 2005), aber ob alle diese Strukturen homolog sind ist fraglich. Zuweilen zeigen die Gänge nach Tannin-Eisenchlorid eine feine graue Grenzlinie, die Polysaccharide anzuzeigen scheint, aber die Frage nach einer Hyphenwand kann nur mit dem Elektronenmikroskop beantwortet werden. Geplatzte Thrombopleren entlassen ihr Deuteroplasma entweder knopfförmig (Abb. 164), oder ihr Inhalt fließt in den Raum zwischen den Hyphen (Abb. 167), aber dieser Vorgang ist nicht häufig.

**Kristalle** treten bisweilen in den dickeren Hyphen des Stieles auf. Sie sind mit Säurefuchsin und Amidoblack 10B gut färbbar. Solche Kristalle sind von vielen Pilzen bekannt geworden und werden seit BAMBEKE (1902) allgemein für Proteinkristalle gehalten (auch soll Amidoblack 10B Proteine spezifisch anfärben).

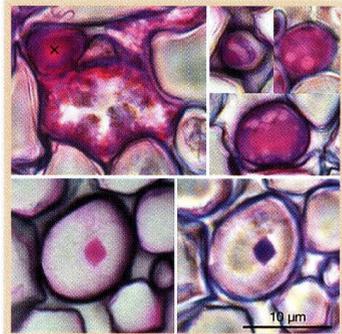
Die **Lamellentrama** der Hallimasche wird von verschiedenen Autoren mehr oder weniger summarisch beschrieben. KÜHNER (1980), SINGER (1986) und TERMORSHUIZEN (1995) geben ein breites, reguläres bis subreguläres Mediostratum an, das beidseitig in eine schmale Zone leicht nach aussen divergierender Hyphen übergeht. KÜHNER (1980) stellt aber fest, dass das Mediostratum nur über der Lamellenschneide mehr oder weniger regulär, sonst aber eher irregulär ist. Die Lamellen der Primordien haben eine divergierende Trama. In der Tat verändert sich die Architektur der Lamellentrama mit der fortschreitenden Entwicklung der Fruchtkörper, wie das bei (fast) allen Lamellenpilzen der Fall ist; und sie verändert sich auch mit zunehmender Entfernung vom Lamellengrund in Richtung Schneide. Die obigen summarischen Beschreibungen der Lamellentrama wurden nach perradialen Schnitten (quer zum Hutradius) gemacht; aber solche Schnitte geben keine Auskunft über die Struktur *entlang* des Radius vom Stiel zum Hutrand. Diese Struktur ist nötig zum richtigen Verständnis der Lamellentrama, aber parahymeniale Schnitte (zwischen den beiden Hymenien parallel zur Mittelebene der Lamelle) sind von Hand nur schwer zu machen, so dass sie fast immer vernachlässigt werden.

Die Bilder 168 und 169 zeigen klar, dass die Lamellentrama der reifen Hallimasche weder regulär noch subregulär genannt werden kann. Dies scheint nur in dicken perradialen Handschnitten so, weil da die grossen Hohlräume durch darunter und darüber liegende Hyphen optisch ausgefüllt werden und die in der parahymenialen Ebene schräge bis horizontal laufenden Hyphen nicht als solche erkannt werden. Nur KÜHNER (1980) hatte geschrieben, dass diese Trama nicht subregulär und schon gar nicht regulär ist.

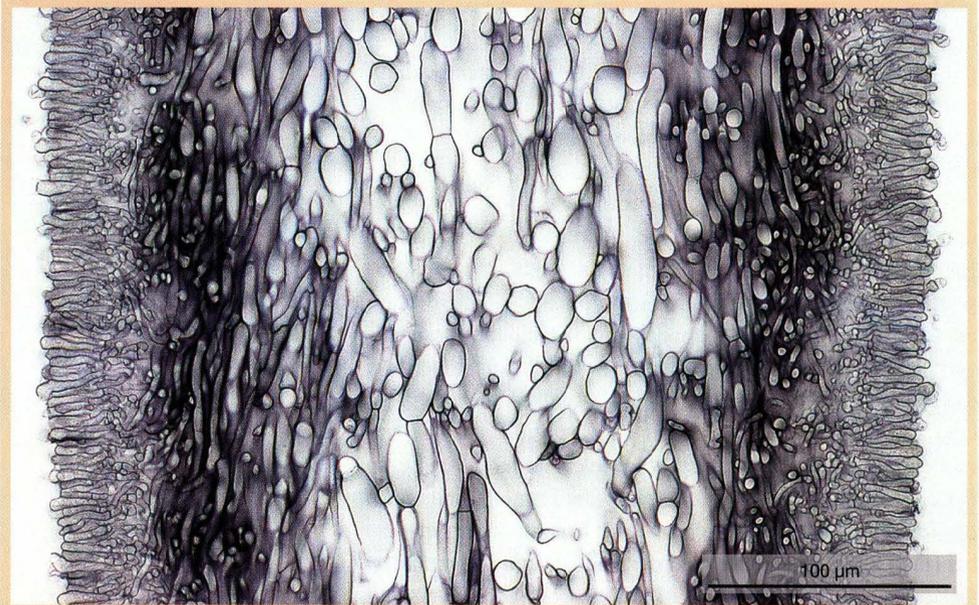
Übereinstimmend mit manch anderen Lamellenpilzen ist die Lamellentrama in und knapp über der Schneide bidirektional, aus herablaufenden Hyphen und parallel zur Schneide laufenden Hyphen zusammengesetzt. Da die Schneide nicht wie der Rest der Lamelle verdickt ist (was zum keilförmigen Querschnitt führt), so fehlen hier turgeszente Physalohyphen.

Wie viele andere Pilze auch, so zeigen die Lamellen junger Primordien eine noch völlig undifferenzierte Trama aus divergierenden generativen Hyphen; aber schon früh ist die Zone der auseinander strebenden Hyphen auf die Lamellenschneide beschränkt, so dass etwas grössere Primordien schon eine subreguläre bis irregulär-bidirektionale Lamellentrama besitzen. Diese besteht zuerst nur aus generativen Hyphen, aber bald treten auch vereinzelte turgeszente Hyphen auf.

Die **Rhizomorphen** der Hallimasche wurden wiederholt mikroskopisch untersucht; aber die Resultate der verschiedenen Autoren weichen in wichtigen Punkten voneinander ab. Die Anatomie der Rhizomorphen verändert sich im Laufe ihrer Entwicklung stark; dünne Äste haben eine wesentlich einfachere Struktur als dicke Äste des gleichen Systems (ein solches System ist in der



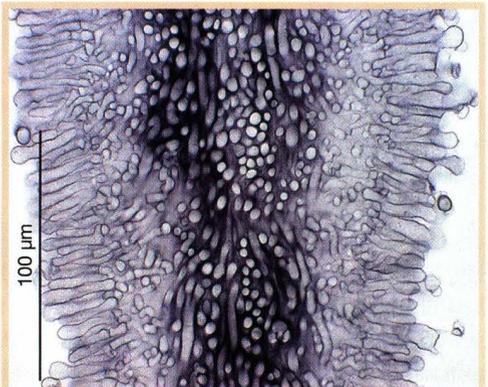
**Abb. 167:** Oben links: Ein Teil des Inhaltes einer geplatzten Thrombopore hat sich in den Raum zwischen Hyphen ergossen. Oben rechts: Drei Thromboporen mit Vakuolen oder hellen Einschlüssen unbekannter Natur im Deuteroplasma. Unten: Seltener findet man in den grösseren generativen Hyphen oktaedrische Proteinkristalle. *Armillaria ostoyae*, Stiel. Säurefuchsin, Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin. Phasenkontrast; unten links Hellfeld.



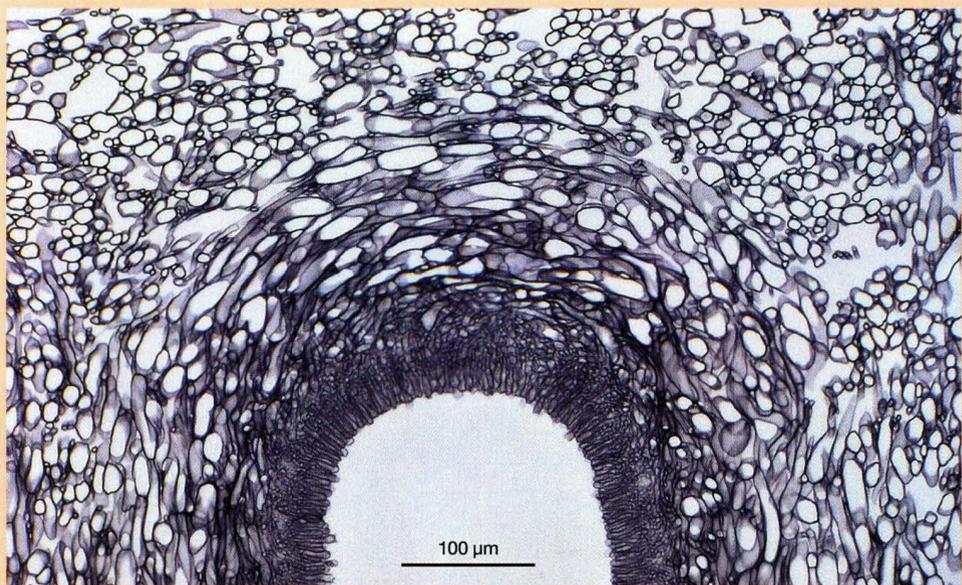
**Abb. 168:** Perradialer Schnitt durch eine Lamelle, *Armillaria ostoyae*. Das Mediostratum besteht aus blaugelben Hyphen, die zwar vorwiegend von oben nach unten laufen, die aber weder eine reguläre, noch eine subreguläre Trama bilden. Zwischen den Hyphen befinden sich zahlreiche Hohlräume. Links und rechts sieht man die gelatinösen Lateralstrata mit dünnen, bisweilen leicht nach aussen-unten laufenden Hyphen, die beidseitig ein kleinzelliges, dünnhyphiges, weniger stark gelatinöses Subhymenium unter den Hymenien bilden. – Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin (nur Wände und Gallerten gefärbt).



**Abb. 169:** Auch der parahymeniale Schnitt durch die Lamellentrama zeigt, dass diese weder regulär noch subregulär ist. Schneide weit unterhalb des Bildes. – *Armillaria ostoyae*, Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin.



**Abb. 170:** Knapp über der Schneide ist die Lamellentrama bidirektional und stark gelatinös. Perradialer Schnitt. – *Armillaria ostoyae*, Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin.



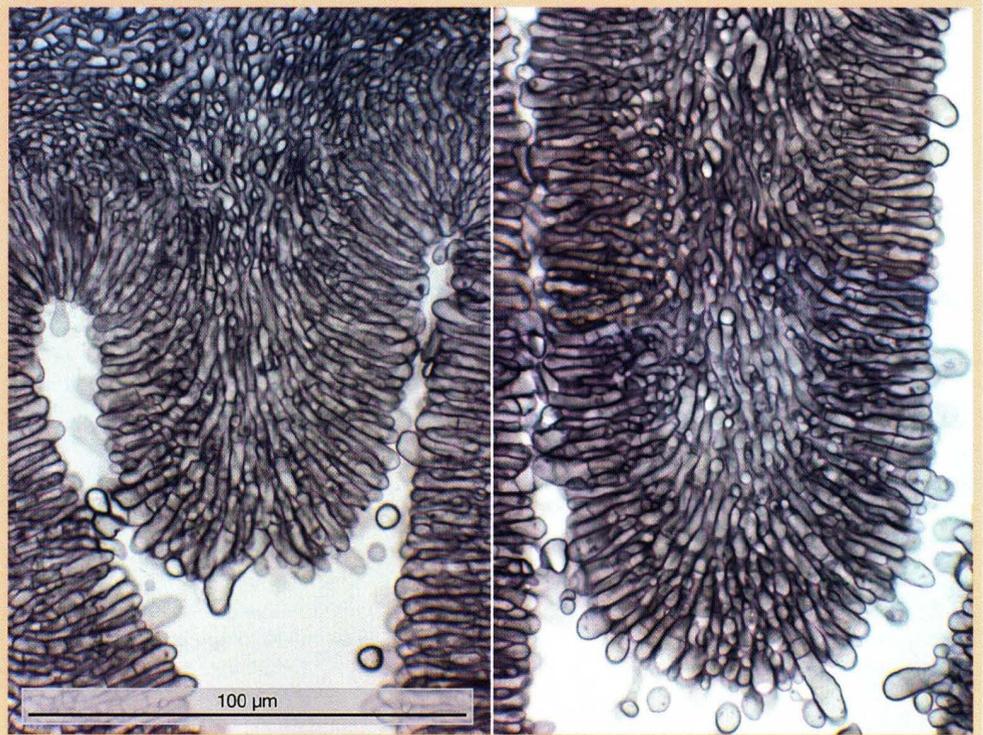
**Abb. 171:** Das Lateralstratum und ein Teil des Mediostratums setzen sich über dem Lamellengrund von einer Lamelle zur anderen fort. Im oberen Teil des Bildes sieht man die mit Hohlräumen durchsetzte Huttrama. – *Armillaria ostoyae*, Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin.

Abb. 173 abgebildet); es treten lokale Abweichungen auf, die leicht übersehen werden können; und verschiedene Arten haben leicht verschiedene Rhizomorphen.

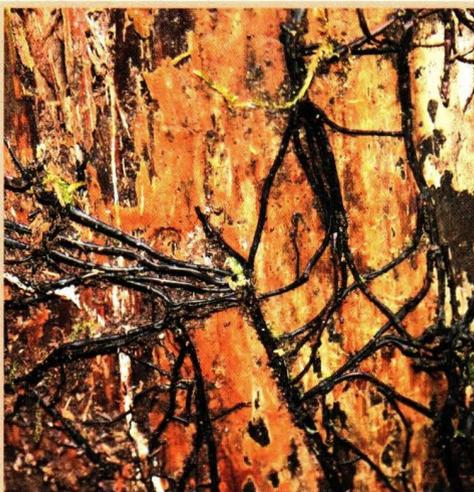
Die schwärzliche **Rinde** der Rhizomorphen besteht aus längs laufenden, parallelen, zylindrischen Hyphen mit sehr dicken, in der Masse braun gefärbten Wänden (Schicht 1 der Abb. 174). Sie kann kaum geschnitten und auch nur schlecht gequetscht werden. Nach Innen werden die braunen Hyphen weiträumiger und etwas weniger dickwandig und bilden die verklebte Schicht 2, die weiter innen in eine schwammige, aus verklebten Faserhyphen gebaute Schicht 3 übergeht. Darunter findet man das hauptsächlich aus Faserhyphen bestehende Mark. Diese Architektur ist charakteristisch für eine reife Rhizomorphe mit sekundärem Mark (Das primäre Mark besteht aus dünnwandigen, weiten Hyphen, die durch Faserhyphen ersetzt werden, die aus der Rinde in das Innere der Rhizomorphe wachsen).

Das locker filzige **Mark** der Rhizomorphen besteht aus vielen blass ockerfarbigen Faserhyphen, einigen Röhrenhyphen, generativen Hyphen und wenigen Thrombopleren. Eingestreut kommen auch zusammengefallene Reste der Hyphen des primären Markes vor. In einigen Thrombopleren alter, dicker Rhizomorphen liegen zahlreiche interne Hyphen, deren biologische Bedeutung unbekannt ist (ähnliche Hyphen wurden auch in den Thrombopleren der Rhizomorphen anderer Pilze gefunden, z.B. CLÉMENÇON 2005). Die inneren Hyphen stammen von generativen Hyphen, die sich dicht knäuelartig um die Thrombopleren winden und auffallende Nester bilden. Aber auch Nester ohne Thrombopleren sind in das Mark eingestreut.

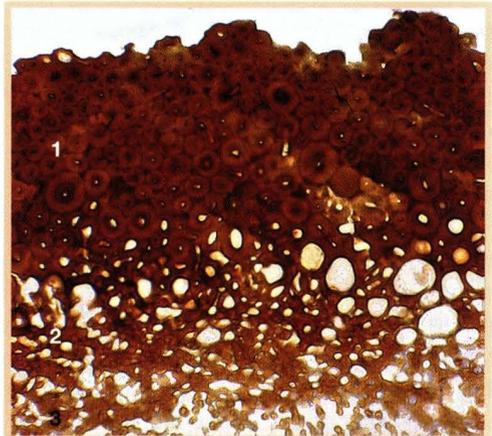
**Bakterien** leben oft in der Trama oder auf der Oberfläche mancher Lamellenpilze (CLÉMENÇON 1997, 2004). Ihr Nachweis gelingt am besten mit Kulturen, auf die hier nicht eingegangen wird. In dünnen Schnitten werden sie durch Toluidinblau, Methylenblau oder Eisenhämatoxylin



**Abb. 172:** Embryonale Lamellen aus einem älteren Primordium mit einem Hut von etwa 5 mm Durchmesser. Die sehr kleine Lamelle links besteht nur aus divergierenden Hyphen; die etwas grössere (und auch ältere) Lamelle rechts hat oben bereits eine irreguläre Trama entwickelt. – *Armillaria ostoyae*, Tannin-Eisenchlorid-Hämatoxylin.

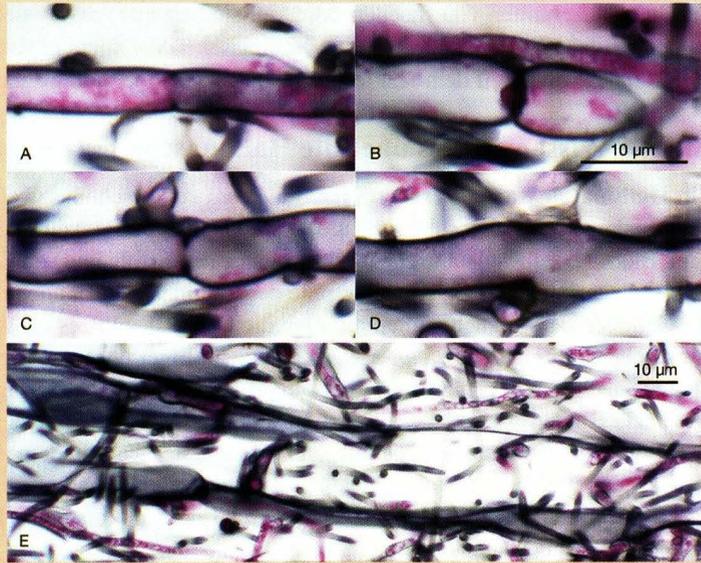


**Abb. 173:** Lebende Rhizomorphen von *Armillaria ostoyae* auf einem entrindeten *Picea*-Stamm.



**Abb. 174:** Ungefärbter Querschnitt durch die Rinde einer Rhizomorfe von *Armillaria ostoyae* aus der Abb. 173. Unten die Faserhyphen des Markes M, teilweise verklebt.

**Abb. 175:** Röhrenhyphen (A-D), Faserhyphen, generative Hyphen und Reste des primären Markes (E) im Mark der Rhizomorphe von *Armillaria ostoyae*. **A:** Röhrenhyphe mit Rest-Zytoplasma und stark reduzierter Querwand. **B:** Ein Proteinkristall steckt im Porus der Querwand einer Röhrenhyphe. Über der Röhrenhyphe und dieser anliegend eine generative Hyphe. **C,D:** Leere Röhrenhyphen mit reduzierter Querwand. **E:** Flachgedrückte Reste der Hyphen des primären Markes und viele Faserhyphen. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.



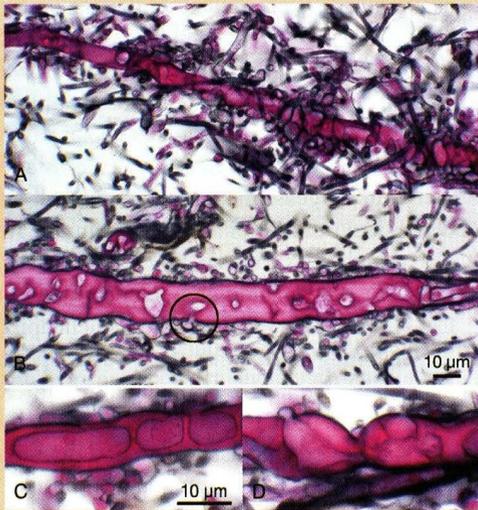
**Abb. 176:** Thrombopleren und generative Hyphen im Mark der Rhizomorphe von *Armillaria ostoyae*.

**A:** Knäuel generativer Hyphen umwinden eine Thromboplere.

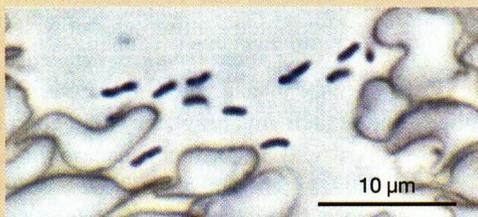
**B:** Längsschnitt mit internen, haustorienähnlichen Hyphen. Im Kreis sieht man, wie eine Hyphe in die Thromboplere eindringt.

**C:** Interne Hyphen mit besonders deutlicher Wand und einem Zellkern im grösseren Abschnitt. Rechts oben durchbrechen zwei generative Hyphen die Wand der Thromboplere und wachsen im Deuteroplasma aus.

**D:** Zwei generative Hyphen dringen in die Thromboplere ein. Unten eine generative Hyphe. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin. Zytoplasma und Deuteroplasma rot, Wände grau.



**Abb. 177:** Bakterien unbekannter Identität in der Hutdeckschicht von *Armillaria cepistipes*. – Eisenhämatoxylin.



stark angefärbt. Am geeignetsten sind Mikrotomschnitte von fixiertem und eingebettetem Material. In Handschnitten von frischem Material sind sie nur schwer sichtbar. Wie bei den meisten Lamellenpilzen treten sie auch bei den Hallimaschen vor allem in alten Fruchtkörpern auf. Es ist unbekannt ob diese auf dem Hut lebenden Bakterien eine biologische Bedeutung haben.

## Allerlei Wissenswertes über die Hallimasche

**Ein Hallimasch war der erste** im Laboratorium zu Forschungszwecken erfolgreich kultivierte Lamellenpilz. Die Laborkulturen wurden von OSCAR BREFELD durchgeführt und 1877 veröffentlicht. BREFELD selbst glaubte zunächst nicht an einen Erfolg und war dann umso mehr überrascht, als das Experiment gelang (Orthographie des Originals): «Mit unendlich geringem Vertrauen in ein Gelingen der Versuche unternahm ich die Cultur des Pilzes. ... Wider alles Erwarten ist die künstliche Cultur des *Agaricus melleus* gelungen. Einer unserer Pilzriesen ist von der einzelnen Spore ausgehend im Gange der morphologischen Differenzirung Zug um Zug verfolgt worden. Das letzte Hinderniss, welches die Grösse, die massigen Formen eines Pilzes seither der exacten Methode entgegengesetzten, ist nunmehr in einem ersten Fall, in dem *Agaricus melleus*, siegreich überwunden worden.» (Damals hiessen alle beringten Hallimasche einfach noch *Agaricus melleus* ...). BREFELD beschrieb das Mycelium, die braunen Krusten und die Entwicklung der Rhizomorphen mit beachtenswerter Genauigkeit.

**Ein Hallimasch war der erste** bekannt gewordene Lamellenpilz mit Mycelbasidien. Die Laborkulturen wurden von KNIEP gemacht und die Mycelbasidien 1911 beschrieben. Diese entstanden aus einkernigen Hyphenzellen und zeigten eine Reduktionsteilung (Meiose) mit anschliessender Mitose, so dass sie 8 Kerne enthielten bevor die Sterigmen sprossen und sich die Sporen bildeten.

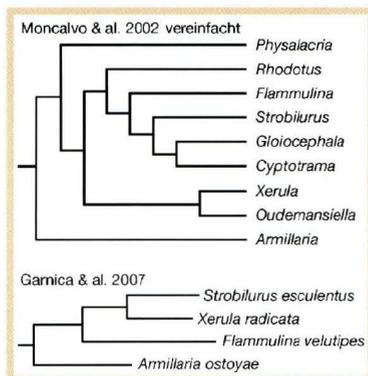
**Ein Hallimasch war der erste** bekannt gewordene diploide Lamellenpilz. KNIEPS Mycelbasidien waren der erste Hinweis, dass das Hallimasch-Mycelium diploide Kerne hat, aber diese Erkenntnis wurde von der nur drei Jahre später gemachten, damals sensationellen Entdeckung der genetischen Verschiedenheit des Zweikernstadiums der Basidiomyceten in den Schatten gestellt und geriet in Vergessenheit. Es dauerte mehr als 6 Jahrzehnte bis die Diploidie der Hallimasche wiederentdeckt und in einer Serie mehrerer Arbeiten erhärtet wurde (KORHONEN & HINTIKKA 1974, ULLRICH & ANDERSON 1978, KORHONEN 1980, PEABODY & PEABODY 1984, LAMOURE & GUILLAUMIN 1985). Diploide Lamellenpilze sind immer noch eine Seltenheit.

**Ein Hallimasch war der erste** Lamellenpilz, dessen Rhizomorphen untersucht wurden; sogar die Bezeichnung «Rhizomorpha» wurde speziell für die Hallimasche geprägt. Die Rhizomorphen haben bereits im 18. Jahrhundert das Interesse der Gelehrten erregt, als der Florentiner Botaniker P.A. MICHELI 1729 auf die braunen, unter Baumrinden lebenden Stränge aufmerksam machte und 1732 der deutsche Arzt und Botaniker J.C. BUXBAUM vermutete, dass daraus die Hallimasche wachsen. Diese Vermutung wurde aber erst 1874 von J.A.R. HARTIG anhand weiterer Beobachtungen in der Natur und 1877 von J.O. BREFELD mit Pilzkulturen im Laboratorium bestätigt.

**Taxonomie** – Bis zum Jahr 1978 glaubten die Mykologen nur einen einzigen, allerdings recht veränderlichen beringten Hallimasch mit weltweiter Verbreitung vor sich zu haben, den sie *Armillaria mellea*, oder auch *Armillariella mellea* nannten. Aber dann zeigte der finnische Mykologe K. KORHONEN anhand von Kulturversuchen, dass allein in Europa mindestens fünf genetisch isolierte und sexuell unverträgliche Arten vorkommen, die er aber nicht mit Namen belegte, sondern die er Art A, B, C, D, und E nannte. In der Folge wurden in Amerika, Asien, Afrika und Australien immer mehr Arten auf diese Weise entdeckt, und die Mykologen strengten sich an, diese auch morphologisch unterscheiden zu können und ihnen gültige Namen zu geben. Heute

sind weltweit etwa 40 verschiedene Hallimasche bekannt geworden (WATLING & al. 1991; VOLK & BURDSALL 1995); in Mitteleuropa blieben es fünf (dazu kommen noch zwei ringlose bei uns heimische Arten). Allerdings ist das Erkennen dieser Arten oft eine recht knifflige Sache.

**Systematik** – Die traditionelle Systematik rechnet die Hallimasche aufgrund der farblosen Sporen ohne Keimporus und der nicht freien Lamellen zur Familie *Tricholomataceae*, und so wird es auch in den meisten Bestimmungsbüchern gehandhabt. Seit etwa 1980 werden sie auch in die Familie *Marasmiaceae* gestellt, vor allem von französischen Autoren. Aber molekular-taxonomische Analysen zeigen, dass die Hallimasche nicht mit den Marasmien verwandt, sondern eher zu *Flammulina*, *Strobilurus*, *Xerula* und *Oudemansiella* zu ziehen sind (MONCALVO & al. 2002 «*Phy-salacriaceae*»; GARNICA & al. 2007; MATHENY & al. 2007). Innerhalb dieses Verwandtschaftskreises bilden sie eine selbständige Gruppe, die den Status einer eigenen Familie verdient. Bereits 1876 hatte ROZE im Bulletin de la Société botanique de France die systematische Eigenständigkeit der Hallimasche erkannt und sie *Armillariées* genannt. Auf dieser Basis schlug JÜLICH 1981 formal die Familie *Armillariaceae* vor. Auch WATLING, KILE & BURDSALL befürworteten anno 1991 eine eigene Familie.



**Nomenklatur – *Armillaria* oder *Armillariella*?** – SINGER (1986 und die früheren Auflagen seines Buches) verteidigte mit Nachdruck den Gebrauch des Namens *Armillariella* für die Hallimasche und wurde darin von MOSER in seinem Bestimmungsbuch (1983) gefolgt. Dies hatte zur Folge, dass der Name *Armillaria* für einen ganz anderen Pilz zur Verfügung stand und gebraucht wurde, der damals *Armillaria luteovirens* genannt wurde. Als sich dann die Überzeugung durchsetzte, dass die Hallimasche nicht *Armillariella*, sondern *Armillaria* genannt werden sollen, musste auch die Art *luteovirens* neu benannt werden, da sie nicht mehr *Armillaria* genannt werden durfte. Und so heisst denn dieser nicht mit den Hallimaschen verwandte Art heute *Floccularia straminea* (*luteovirens* ist synonym geworden). – **cepaestipes, cepestipes, cepistipes?** Als der tschechische Mykologe VELENOVSKY im Jahr 1920 seine *Armillaria cepaestipes* veröffentlichte, machte er einen orthographischen Fehler, der dann vom Mykologen, Latein- und Griechischlehrer ROMAGNESI 64 Jahre später auf *cepestipes* korrigiert wurde. Diese Orthographie wurde dann einige Jahre lang verwendet, besonders von französischen Autoren; aber den sprachlich zweifelhaften Empfehlungen des botanischen Nomenklaturkodes folgend wird heute *cepistipes* gebraucht, das auch annehmbar sein soll. – *Clitocybe mellea* ist falsch. DNA-Analysen zeigen, dass *Armillaria* weit von *Clitocybe* entfernt ist (MONCALVO & al. 2002).

**Wie alt kann ein Hallimasch werden?** – Pilze gelten als kurzlebig, aber das gilt nur für die fleischigen, rasch zerfallenden Fruchtkörper; Mycelien können bedeutend älter werden. Das Alter kann nach der Grösse des Myceliums roh geschätzt werden, und die Grösse des Myceliums kann nach dem Durchmesser eines Hexenringes (z.B. in Luftaufnahmen) und neuerdings auch mit molekularbiologischen Methoden (DNA-Tests) annähernd geschätzt werden. Für grosse Hallimasch-Mycelien wurden auf diese Weise Alter von annähernd 1500-2400 Jahren ermittelt (SMITH, BRUHN & ANDERSON 1992; VOLK 2002; BENDEL, KIENAST & RIGLING 2006).

**Zur Ökologie** – Hallimasche haben ein flexibles Verhalten und reichen von saprotrophen Holzabbauern bis zu aggressiven Parasiten. Obwohl die Hallimasche aus wirtschaftlicher Sicht Schäd-

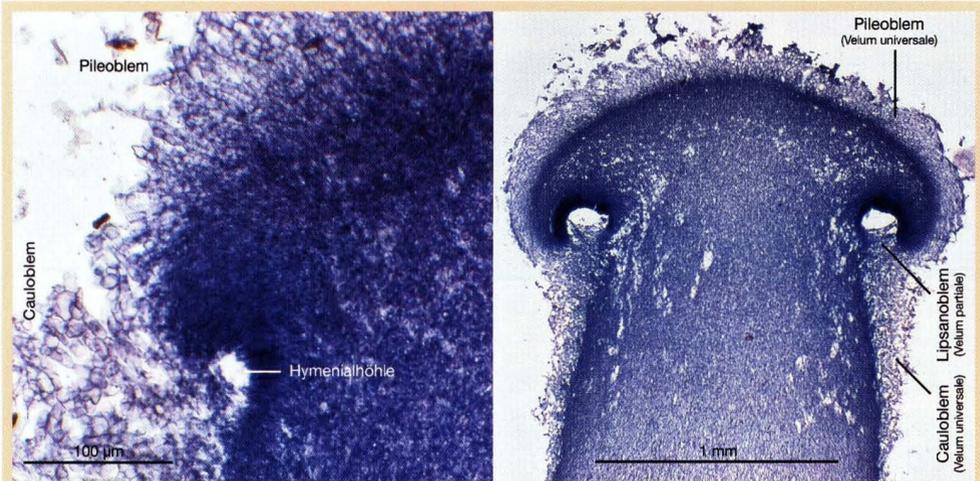
linge sind, so sind sie doch aus ökologischer Sicht Nützlinge, die sich am Abbau toter Holzmassen beteiligen und die eine «wichtige Rolle als Verjüngungsfaktoren im natürlichen Waldökosystem» spielen (NIERHAUS-WUNDERWALD 1994). Die Hallimasche bilden keine Mykorrhizen; die oft genannte «Endomykorrhiza» mit Orchideen ist eine Fehlinterpretation: einige Orchideen parasitieren die Hallimasche und werden myco-heterotrophe Pflanzen genannt. (FINLAY 2005; LEAKE 1994, 2005). Die Pilzhyphe dringen einige Zellschichten tief in den Keimling, in das Rhizom oder in die Wurzel der Orchideen ein und bilden dichte Hyphenknäuel in den Zellen. Aber im Gegensatz zu einer Endomykorrhiza entsteht dabei kein Stoffaustausch zwischen Pilz und Pflanze, sondern die Orchidee tötet die Hyphenknäuel ab und verdaut sie. Orchideen parasitieren nicht nur *Armillaria*, sondern auch noch eine ganze Reihe anderer Basidiomyceten, meist Krustenpilze.

Die Orchideen sind nicht die einzigen Schmarotzer der Armillarien; es gibt auch einige Pilze, die auf den Hallimaschen parasitisch leben. In Europa findet man bisweilen einen Ascomyceten (*Dipodascus armillariae*, auch *Geotrichum decipiens* oder *Endomyces decipiens* genannt), der zwischen den Lamellen alter Basidiome ein reichliches Mycelium entwickelt und dessen Arthrokonidien zuerst für die Konidien der Hallimasche gehalten wurden. In Amerika und Japan befällt der Rötling *Entoloma abortivum* Hallimasche und entstellt deren Basidiome bis zur Unkenntlichkeit. Lange Zeit war unklar, ob die Hallimasche den Rötling parasitieren oder umgekehrt, bis CZEDERPILTZ, VOLK & BURDSALL (2001) zeigten, dass der Rötling der Parasit ist.

**Biolumineszenz** – Die meisten leuchtenden Organismen sind Meeresbewohner; und wenn das Leuchten bei landbewohnenden Lebewesen auftritt (z.B. Glühwürmchen), so ist doch der biochemische Ablauf an ein meerähnliches Milieu in den Leuchtorganen gebunden; mit Ausnahme der Pilze. In der Tat laufen die chemischen Prozesse in den Pilzzellen bei weit geringeren Stoffkonzentrationen ab, als bei andern biolumineszenten Wesen. Bisher (2011) sind nur 64 biolumineszente höhere Pilze bekannt geworden; alle sind Lamellenpilze, die meisten leben in den Tropen (DESJARDIN & al., 2008). Das ausgestrahlte Licht ist gelblich grün. Bei manchen leuchten die Fruchtkörper, aber bei den Hallimaschen leuchten die Rhizomorphen und das Mycelium (z.B. MIHAIL & BRUHN 2007). Am einfachsten beobachtet man das Leuchten in Kulturen. Das Licht ist stark genug um in Dunkelheit gesehen zu werden. Die biologische Bedeutung der Biolumineszenz der Pilze ist noch völlig unklar, obwohl einige Spekulationen veröffentlicht worden sind (WEITZ 2004).

**Fruchtkörperentwicklung** – Die Entwicklung der Hallimaschfruchtkörper ist nur mangelhaft bekannt, da genügend junge Stadien (kleiner als etwa 0,5 mm) noch nicht untersucht wurden und weil die bisher publizierten Bilder keine Einzelheiten erkennen lassen. Ein Älteres Stadium (Abb. 178 rechts) zeigt eine allgemeine äussere Hülle, das «Velum universale», und eine vom Hutrand zum Stiel reichende innere Hülle, das «Velum partiale». Deshalb nahm der holländische Pilz-Anatom Reijnders an, die Entwicklung sei bivelangiocarp («bedecktfruchtig mit zwei Hüllen»). Ein jüngeres Stadium lässt erkennen, dass die äussere Hülle aus radial abstehenden Hyphen besteht, die wohl aus dem Primordium ausgewachsen sind (Abb. 178 links), was Reijnders bewog anzunehmen, dass die allgemeine Hülle nachträglich entstanden sei, und so nahm er als eine weitere Möglichkeit eine Metavelangiocarpie an («nachträglich bedecktfruchtig»). Die Wirklichkeit sieht etwas anders aus. Die bisher untersuchten beringten Hallimasche sind noduloblemat, aber das Noduloblem entwickelt sich zu drei verschiedenen Hüllorganen (Abb. 147).

**Myceliale Krusten** (Mycelioderme) – Heterokaryotische und diploide Mycelien der Hallimasche durchziehen das Substrat (z.B. Nähragar in einer Petrischale) mit zahlreichen Hyphen, aber auf der Oberfläche des Nährbodens treten bald braune Krusten auf. Diese bestehen aus dicht

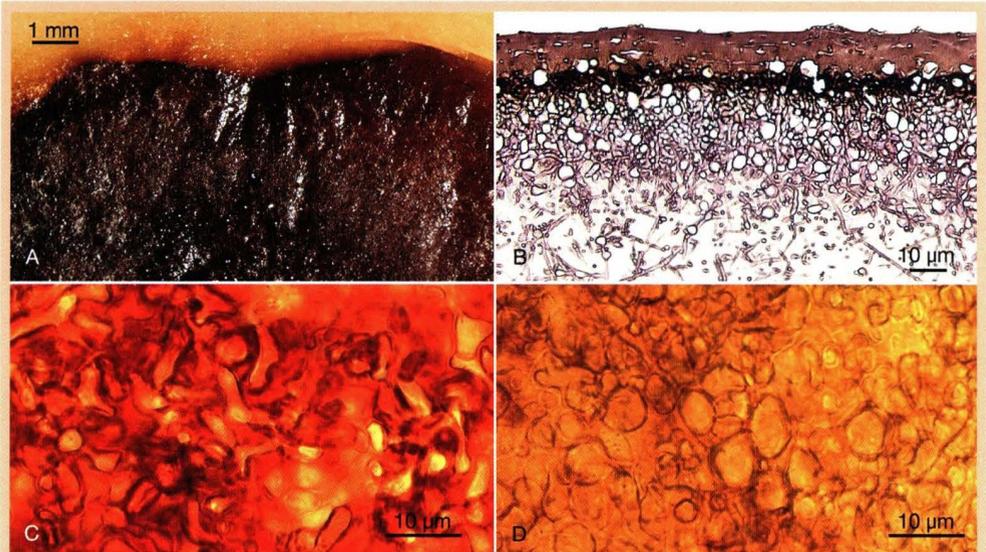


**Abb. 178:** Ein jüngeres und ein älteres Stadium aus der Fruchtkörperentwicklung von «*Armillaria mellea*», nach alten Präparaten von A.F.M. Reijnders, die heute im Musée cantonal de botanique in Lausanne aufbewahrt werden (Fotografien H. Cléménçon). Der Nodus (nicht gezeigt) ist vom Noduloblem, einer gleichmässigen Schicht radial abstehender, dicker und grosszelliger Hyphen bedeckt und zeigt noch keine Hutanlage. Dann entsteht unter dem Noduloblem eine Zone schlanker, nach unten und leicht nach aussen wachsender Hyphen, die so den Hutrand und die Hymenialhöhle bilden. Der Hutrand wächst in das Noduloblem hinein, das sich in der Folge in zwei morphologisch verschiedene Organe umbildet: Über dem Hut bleiben die Hyphen radial, über dem Stiel verlieren sie grossenteils ihre radiale Ausrichtung. Das Noduloblem teilt sich so in ein Pileoblem und ein Cauloblem auf, die beide aus grosszelligen Hyphen bestehen und zusammen das «Velum universale» bilden. Während der weiteren Entwicklung nimmt die Dicke dieser Hülle zu, und die über dem Hutrand gelegenen Hyphen des Pileoblems wachsen nach unten zwischen die Hyphen des Cauloblems hinein. Die Hymenialhöhle vergrössert sich, und die aus dem Stiel in die Höhle hinein wachsenden Hyphen bleiben dünn bilden das Lipsanoblem («Velum partiale»). Auf dem Hutscheitel zerklüftet sich das Pileoblem bereits und zeigt so die künftigen Hutschuppen an. Falls Hyphen des Pileoblems über das Cauloblem wachsen bilden sie später Schüppchen auf dem Ring.

gepackten Hyphen und blasigen Zellen, die nach oben eine harzähnliche Masse ausscheiden. Haploide Mycelien sind weiss und wattig, da sie keine Krusten bilden.

In Kulturen auf Agarnährböden zeigen die Ränder der Krusten eine Tendenz schräge in den Agar hinein zu wachsen. Es gibt aber keine geschlossene Wachstumsfront. Die im Agar lebenden Hyphen bilden zunächst isolierte, kleine blasige Zellen, deren Anzahl und Grösse stetig zunehmen, so dass schliesslich eine geschlossene Lage kugelliger Zellen im Innern des Agars aufgebaut wird. Die Neigung dieser Zellschicht wird mit zunehmender Entfernung vom Zentrum der Kruste immer stärker, bis schliesslich der Boden des Kulturgefässes (z.B. einer Petrischale) erreicht wird. Wenn das Kulturgefäss eine genügende Dicke des Nährbodens erlaubt, so besteht die Möglichkeit, dass sich die Krustenränder unten zusammenschliessen, so dass ein knolliges Gebilde entsteht, das vollständig von der Kruste eingehüllt ist und im Innern Substrat (Agar) und Mycelium enthält. Ein solche Struktur ist ein Pseudosklerotium; und deshalb wird die Myceliale Kruste auch eine **pseudosklerotiale Platte** genannt (LOPEZ-REAL 1975).

Die Fähigkeit zur Krustenbildung ist nicht auf die Hallimasche beschränkt; aber sie bleibt doch die Ausnahme unter den Lamellenpilzen.



**Abb. 179:** Myceliale Kruste des Dunklen Hallimasches, *Armillaria ostoyae*. **A:** Kruste auf Nähragar in einer Petrischale. Oben ist der blass braune Nährboden sichtbar; gegen den unteren Bildrand sieht man einige vom Pilz ausgeschiedene Tropfen. **B:** Querschnitt einer Kruste, aus blasigen Zellen und Hyphen aufgebaut und von einer harzartigen Masse bedeckt, in der vereinzelt Hyphen vorkommen. Unten im Bild die Hyphen des Mycels im Nährboden. Mikrotomschnitt, mit Hämatoxylin gefärbt. **C:** Aufsicht auf eine Kruste, ungefärbt, sehr stark durchleuchtet. **D:** Untere Schicht einer Kruste mit Blasenzellen. Ungefärbt.

**Genetisches Mosaik** – Seit langem schon wissen die Mykologen, dass die Mycelien von Basidiomyceten genetisch verschiedene Kerne enthalten können und dass die Fruchtkörper im Gegensatz zu den meisten Pflanzen und Tieren vielfach nicht aus genetisch identischen Zellen bestehen. Es ist deshalb möglich, dass Kulturen, die von einem einzigen Fruchtkörper abgeleitet werden physiologisch und morphologisch verschieden sind. Wenn sehr kleine Stückchen des Basidiomgeflechtes eines einzigen Fruchtkörpers auf einem Agarnährboden je ein neues Mycelium bilden, so ist die Wahrscheinlichkeit, verschiedenartige Mycelien zu erhalten umso grösser, je weiter die Entnahmestellen am Basidiom voneinander entfernt sind. Die Mycelien können sich in der Wachstumsgeschwindigkeit, in der Farbe, Oberflächenstruktur, Geruch etc. voneinander unterscheiden. Frisch isolierte, genetisch instabile Mycelien können sich nach einiger Zeit in genetisch und morphologisch verschiedene Sektoren aufspalten, die dann, auf neuen Nährboden überimpft, mehr oder weniger stabil weiter wachsen.

Auch morphologisch gleiche Mycelien, von verschiedenen Stellen eines Fruchtkörpers abgeimpft, können genetisch verschieden sein, was mit einer DNA-Analyse gezeigt werden kann. Ein solcher Fall wurde von PEABODY, PEABODY & SICARD (2000) beschrieben. Zehn im Jahr 1986 von einem einzigen Fruchtkörper von *Armillaria gallica* isolierte Zellen ergaben neun genetisch verschiedene Mycelien. Der untersuchte Fruchtkörper war ein genetisches Mosaik. Aber ein im Jahr 1993 am gleichen Standort gewachsener Fruchtkörper erwies sich als genetisch einheitlich. Die Autoren erklärten dieses Resultat mit der Hypothese, dass der Fruchtkörper von 1986 von verschiedenen jungen Mycelien gemeinsam gebildet wurde, dass aber später nur wenige Mycelien überlebten, die dann gross genug waren um genetisch einheitliche Basidiome zu erzeugen.

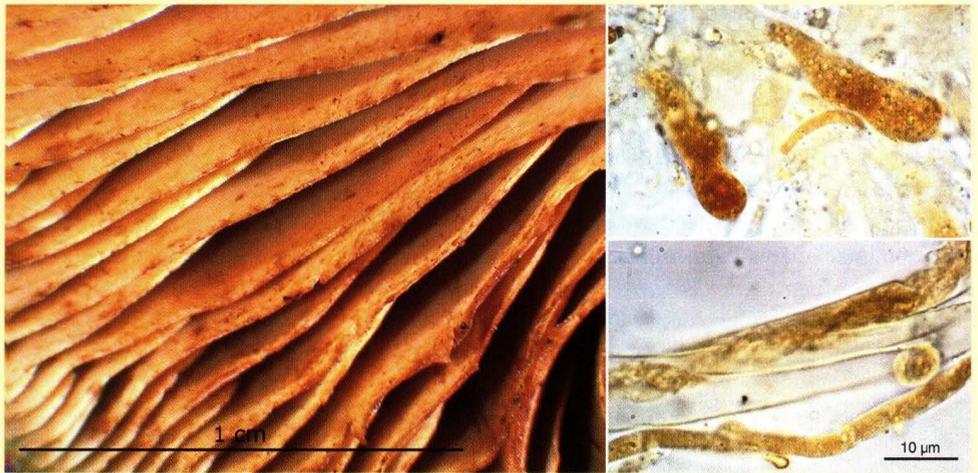
## Der Gefleckte Flämmling, *Gymnopilus penetrans* (Fr.) Murrill

Dieser Pilz wird auch «Geflecktblättriger Flämmling» genannt, aber da die Rostflecken auch auf dem Hut auftreten ist wohl der kürzere Name besser. Dieser Flämmling ist in weiten Gebieten Mitteleuropas sehr häufig. Er unterscheidet sich durch seine rostbraunen, feinwarzigen Sporen ohne Keimporus von den entfernt ähnlichen Schwefelköpfen, die glatte, violett-schwärzliche Sporen mit grossem Keimporus haben.

Die auffallenden **Rostflecken** auf dem Hut und den Lamellen werden durch ein rost-gelbbraunes intrazelluläres Pigment in einigen Basidien und Hyphen hervorgerufen, aber es ist unbekannt, ob die betroffenen Zellen abgestorben sind. Und man weiss auch nicht, ob diese Flecken oder das Pigment irgendwelche biologische Funktionen ausüben. Das Pigment ist in Wasser und Laugen beständig und bleibt auch im Trockenmaterial erhalten.



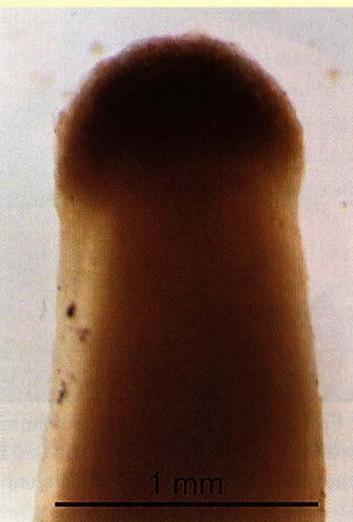
**Abb. 180.** Junge und reife Fruchtkörper des Gefleckten Flämmlings zeigen noch keine Flecken (oben), bei älteren Pilzen hingegen treten rostrote Flecken auf Hut und Lamellen auf. – Die hellen Längsstreifen auf dem Stiel des umgekehrten Pilzes sind Reste des «Velum universale» (vergleiche Abb. 196). Die weissen Stränge an der Basis des gleichen Pilzes sind Rhizomorphen.



**Abb. 181.** Rostfleckende Lamellen und rost-gelbbraunes Nekropigment in Basidien und Hyphen.

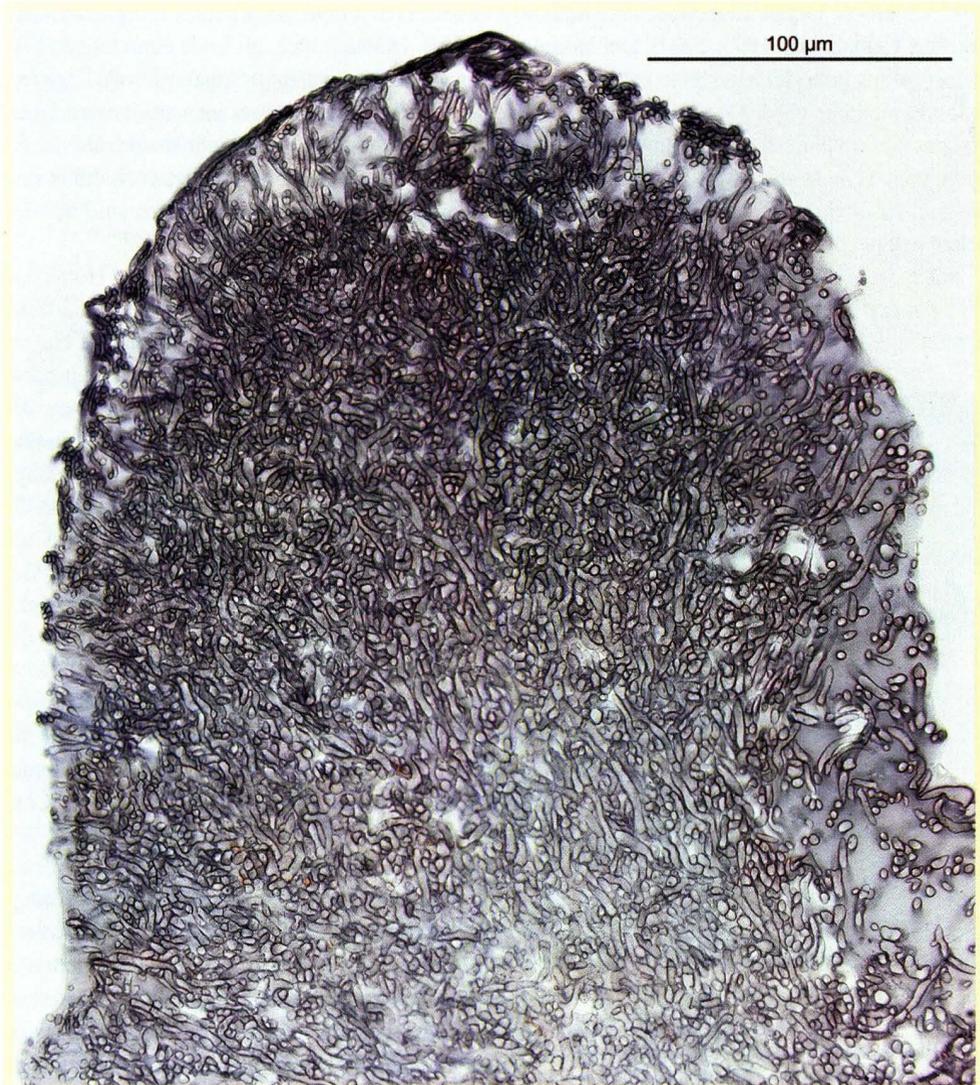
Die Pigmente der Flämmlinge (Styrylpyrone) veranlassten KÜHNER (1980) diese Pilze zusammen mit den Schwefelköpfen und Schüpplingen in die Familie der Strophariaceae zu stellen, was seither auch molekulartaxonomisch bestätigt wurde (z.B. MATHENY & al. 2006). SINGER (1986) hingegen hielt an seiner ursprünglichen Auffassung fest, die Flämmlinge in den Cortinariaceae unterzubringen. Diese haben jedoch (fast) keine Styrylpyrone, sondern ihre Farbstoffe sind meist Anthrachinone.

**Das Velum** – Die Primordien des Gefleckten Flämmlings sind von einem «**Velum universale**» überzogen, das auf dem Hut nur eine dünne Schicht bildet (Abb. 182). Auf dem Stiel hingegen ist es auf der ganzen Länge kräftig entwickelt und bildet oben ein vom Hutrand zum Stiel reichendes, dichtes Geflecht, das oft als «**Cortina**» bezeichnet wird, da es beim Aufschirmen des



**Abb. 182:** Zwei ältere, von einem «Velum universale» überzogene Primordien von *Gymnopilus penetrans*. **Links** lebend. Das Velum bedeckt auch den Hutrand, der links knapp sichtbar wird. Auf dem Scheitel sind einige abstehende Velumhyphen besonders gut sichtbar. **Rechts** ein fixiertes und entwässertes, in Methylcellösolve im Durchlicht fotografiertes Primordium lässt ebenfalls das Velum auf dem Hut erkennen.

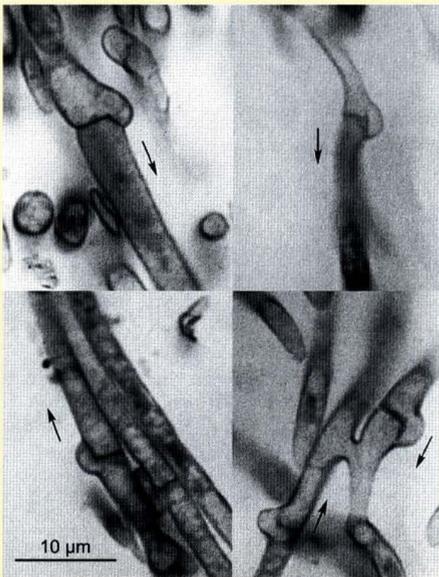
Hutes faserig gedehnt wird. An reifen Pilzen hinterlässt das Velum auf dem Stiel weissliche Zonen, Flecken und Streifen, doch die Cortina ist kaum mehr erkennbar (Abb. 180, 196). Da das Velum auf dem reifen Hut in eine leicht gelatinöse Deckschicht umgebildet wird, schreiben einige Autoren «universal veil absent» (z.B. LÆSSØE & PETERSEN 2008), obschon sowohl REIJNDERS (1952) als auch CLÉMENÇON (2002) ein Velum auf dem primordialen Hut nachgewiesen haben.



**Abb. 183:** Nodulus und Nodulometablem von *Gymnopilus penetrans*. Der Nodulus ist dicht irregulär geflochten. Auf seinem Scheitel wachsen vertikal nach oben, seitlich wachsen sie schräg nach aussen-oben aus und bilden das Metablem. Dieses ist seitlich dünner und stärker gelatinös (grau gefärbte Grundmasse) als am Scheitel. In diesem Stadium sind weder Hutanlage noch Stielanlage vorhanden. – Mikrotomschnitt, Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat über einer alten, verblassten Färbung mit Safranin.

Die Entwicklungsgeschichte des Primordiums zeigt, dass das «Velum universale» des Gefleckten Flämmlings trotz seiner einheitlichen Erscheinung ein zusammengesetztes Organ ist. Das erste Stadium besteht aus einem kleinen Knötchen verwobener Hyphen mit wolliger Oberfläche. Das Knötchen ist die Anlage des Primordiums und wird Nodulus genannt. Die wollige Oberfläche besteht aus generativen Hyphen, die aus dem Nodulus auswachsen und sich verfilzen. Die so gebildete Schicht ist ein Nodulometablem, kurz auch **Noduloblem** genannt (Metableme sind aus einem Organ ausgewachsene Schutzhüllen, die nach dem sie bildenden Organ benannt werden. CLÉMENÇON 1997, 2004). Der Nodulus der Abb. 183 hatte sich am Ende eines langen Mycelpfropfens gebildet, dessen irregulär verwobenes Geflecht etwa im untersten Fünftel der Abbildung sichtbar wird. Der Pfropfen befand sich in einem engen Tunnel im verwitterten Holz, aber es ist unbekannt, ob der Tunnel vom Pilz oder von einem Insekt gemacht wurde. Der Übergang vom Mycelpfropfen zum Nodulus ist graduell, so wie auch der Übergang vom Nodulus zum Metablem nicht brüsk ist. Fliessende Übergänge von einem Geflecht zum andern sind bei den Blätterpilzen die Regel.

In späteren Entwicklungsstadien wird das Noduloblem durch Hyphen, die aus der Hutanlage und aus der Stielanlage spriessen verstärkt. Auf der Hutanlage entsteht so das **Pileoblem**, auf der Stielanlage das **Cauloblem**, deren Hyphen in das Noduloblem hineinwachsen. Wenn die Hutanlage sich etwas ausgeweitet und einen herab gebogenen Hutrand gebildet hat, so wachsen die Hyphen des Pileoblems über den Hutrand hinaus auf das Cauloblem zu, dessen Hyphen nach oben über den Hutrand wachsen und sich zwischen die Hyphen des Pileoblems mischen. So wird die Lücke zwischen Hutrand und Stiel durch ein Gemisch von Pileoblem und Cauloblem überbrückt. Zusammen mit dem Noduloblem bilden sie die Cortina des jungen Fruchtkörpers (CLÉMENÇON 2002). Das «Velum universale» von *Gymnopilus penetrans* ist somit ein **Amphikleistoblem**, die Fruchtkörperentwicklung amphikleistoblemat (amphi- = beide; kleisto- = verschlossen; CLÉMENÇON 1997, 2004).



**Abb. 184:** Hyphen aus dem Amphikleistoblem über dem Hutrand eines älteren Primordiums. Die Pfeile geben die Wachstumsrichtungen der Hyphen an, wie sie von den Schnallen abgeleitet werden können. Die aufwärts wachsenden Hyphen stammen vom Cauloblem, die abwärts wachsenden vom Pileoblem. Bisweilen bilden sich Anastomosen zwischen den Hyphen beider Metableme (Bild unten rechts). – Nach CLÉMENÇON 2002, leicht verändert.

REIJNDERS (1952) untersuchte die Entwicklung des nahe verwandten Tannenflämmlings *Gymnopilus sapineus*. Er nennt das Velum dieser Art ein «Velum universale innatum» und die Fruchtkörperentwicklung «monovelangiocarp». Diese traditionelle, weniger präzise Terminologie lässt sich nicht auf den Gefleckten Flämmling anwenden, da die Wachstumsrichtungen der Velumhyphen dieser Art zeigen, dass es sich nicht um den unverbrauchten, äusseren Rest einer Säule aufsteigender Hyphen, sondern um eine aus drei Metablemen zusammengesetzte Neubildung handelt (die also nicht «innatum» ist). Vielleicht ist das beim Tan-

nenflämmling auch so, aber Reijnders' Bilder zeigen keine Einzelheiten, so dass kein Urteil möglich ist.

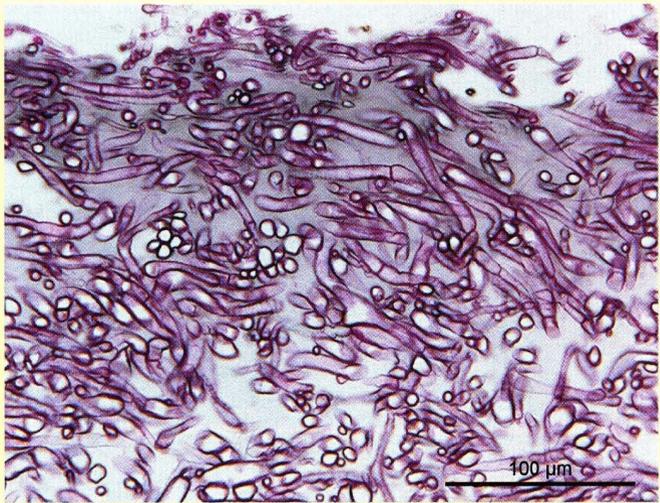
Während das Cauloblem auf dem Stiel trocken bleibt und am reifen Fruchtkörper einen dünnen, hellen, faserigen Belag und unter den Lamellen die Cortina bildet, wandelt sich das Pileoblem zu einer leicht gelatinösen Hutdeckschicht um (Abb. 185). Dieses Beispiel zeigt, dass «Metableme» nicht einfach mit «Velum» gleichgesetzt werden dürfen, sondern dass sie auch andere Oberflächenstrukturen bilden können, wie hier eine Pileipellis.

**Abb. 185:** Radialer Schnitt durch die Hutdeckschicht (Pileipellis) und die darunter liegende Huttrama von *Gymnopilus penetrans*.

Die Pileipellis ist nicht brüsk gegen die Huttrama abgesetzt. Sie ist aus dem Pileoblem hervorgegangen und leicht gelatinös. Die Hyphen sind locker verwoben.

Die gelatinöse Grundmasse erscheint grau in diesem Bild, die Hyphenwände rot. Die Huttrama ist nicht gelatinös.

Mikrotomschnitt, Säurefuchsin - Tannin -Eisenchlorid.



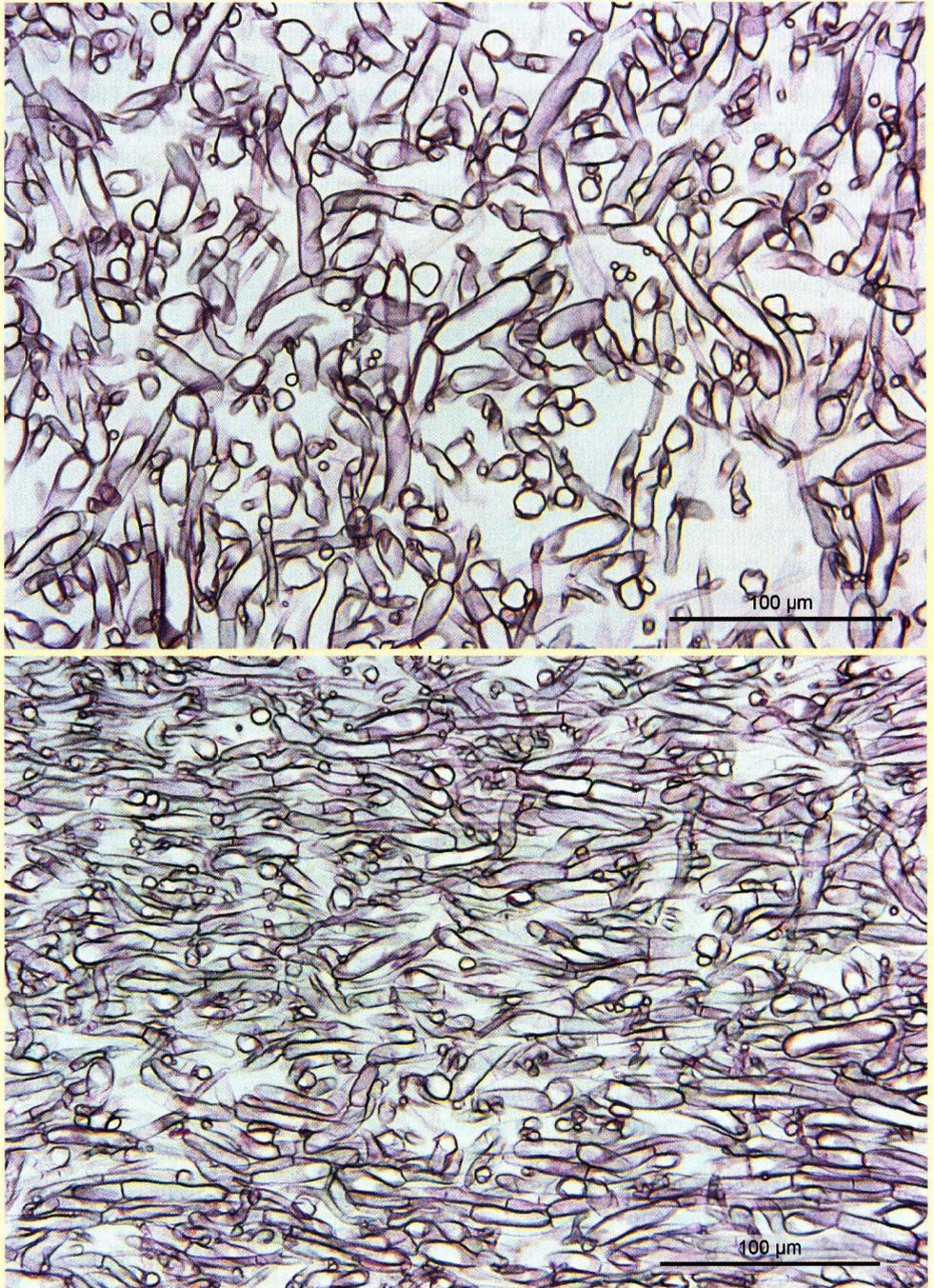
Die **Huttrama** besteht aus turgeszenten, dünnwandigen Physalohyphen, untermischt mit einigen generativen Hyphen (Abb. 186). In der Hutmitte sind sie locker wie ein irreguläres Raunggitter verwoben, gegen den Hutrand sind sie zunehmend radial ausgerichtet und dünner. Die Trama ist nicht gelatinös.

Der **Stiel** besteht aus aufsteigenden, fast parallel laufenden, stark erweiterten Physalohyphen, untermischt mit einigen dünnen, verzweigten, generativen Hyphen (Abb. 187, eingefügtes Bild).

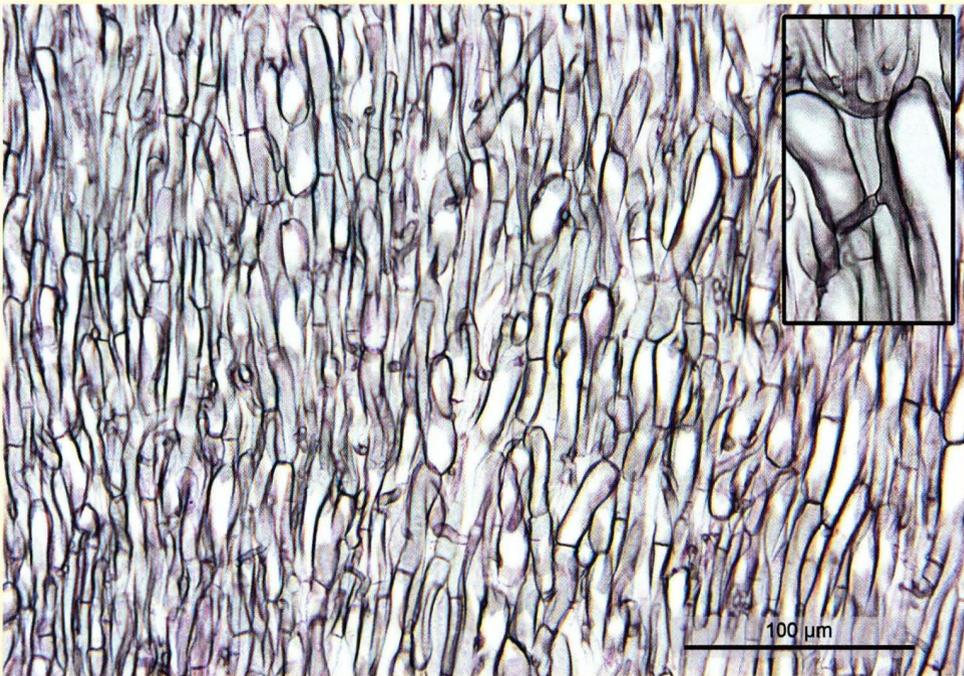
Die **Lamellentrama** ist deutlich in ein dichtes Mediostratum und zwei lockere Subhymenien gegliedert (Abb. 188). Das subreguläre Mediostratum besteht aus mehr oder weniger zylindrischen, dünnwandigen Hyphen mit Schnallen, die Subhymenien aus dünneren, kurzzelligen und kandelaberartig verzweigten Hyphen, die mit Basidien oder Cystiden enden. Weder im Mediostratum, noch in den Subhymenien kann mit den üblichen Färbungen eine gelatinöse Masse nachgewiesen werden. Im Mediostratum kommen einige wenige Thrombopleren vor (in der Abb. 188 nicht vorhanden).

Die **primordiale Lamellentrama** besteht ausschliesslich aus dünnen, zylindrischen, lückenlos aneinander liegenden, divergierenden Hyphen (Abb. 189). Die Differenzierung in mediane Physalohyphen und laterale Kandelaberhyphen erfolgt erst viel später.

Die **Basidien** des Gefleckten Flämmlings sind viersporig, dünnwandig, ohne siderophile Granulation und tragen eine basale Schnalle. Wie bei fast allen Lamellenpilzen, so finden auch bei *Gymnopilus penetrans* während der Basidienentwicklung und Sporenbildung 3 Kernteilungen statt



**Abb. 186:** Huttrama des Gefleckten Flämmplings. In der Hutmitte (oben) sind die Hyphen stärker turgeszent erweitert und lockerer verwoben als gegen den Hutrand (unten). – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid.



**Abb. 187:** Stieltrama des Gefleckten Flämmlings mit stark erweiterten Physalohyphen und einigen dünnen generativen Hyphen. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid. Eingefügtes Bild mit doppelt so starker Vergrößerung.

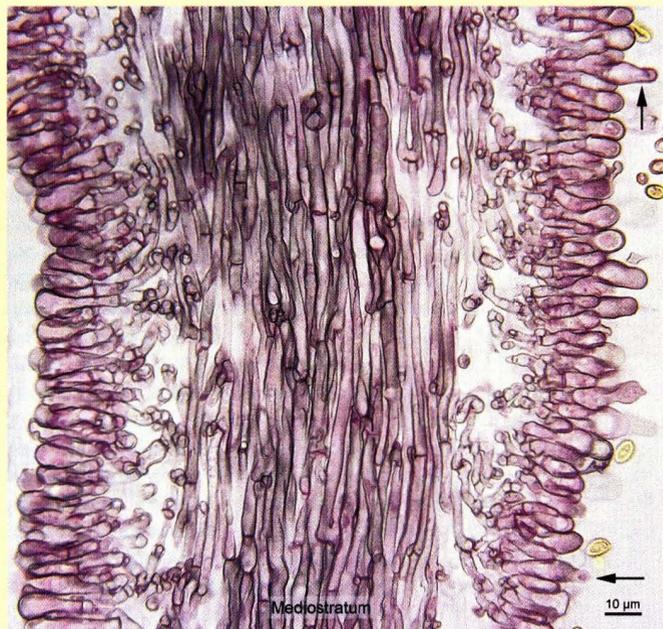
**Abb. 188:** Perradialer Schnitt durch eine Lamelle des Gefleckten Flämmlings, junger Fruchtkörper.

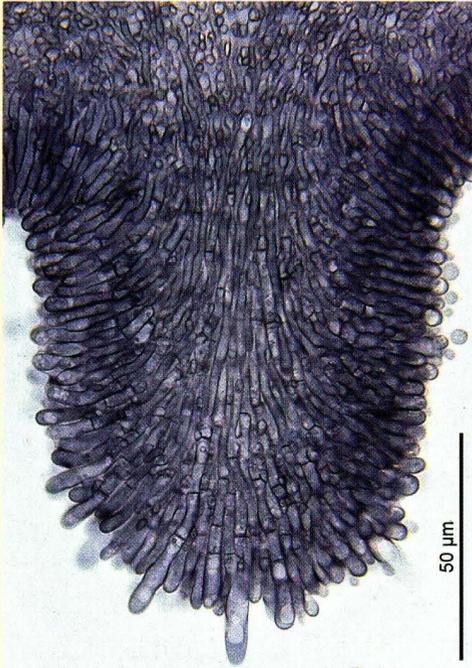
Das subreguläre Mediostratum besteht aus herablaufenden, zylindrischen Physalohyphen mit Schnallen. Im Bild sind auch einige quere H-Verbindungen sichtbar.

Links und rechts des Mediostratums befindet sich je ein lockeres, aus dünneren und reich verzweigten Hyphen bestehendes, nicht gelatinöses Subhymenium, das die meist noch unreifen Basidien und einige Pleurocystiden trägt (**Pfeile**).

Die gelben, unscharf abgebildeten Ellipsen sind Sporen.

Säurefuchsin gefolgt von Tannin - Eisenchlorid.



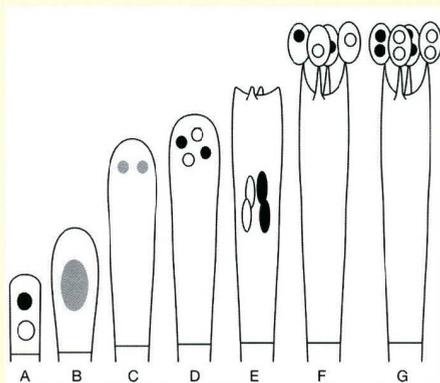


**Abb. 189:** Die Lamellentrama der Primordien des Gefleckten Flämmlings besteht aus generativen, divergierenden Hyphen und ist noch nicht in Mediotstratum und Subhymenium differenziert. Das Hymenium ist noch unregelmässig. – Mikrotomschnitt, Aluminium - Zirkonium - Hämatoxylin, nachgefärbt mit Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.

(und nicht nur zwei, wie in vielen Büchern falsch dargestellt wird), so dass schliesslich 8 Kerne entstehen. Dabei folgen die allermeisten Basidien dieses Pilzes dem Muster D nach DUNCAN & GALBRAITH (1972): Die ersten zwei Kernteilungen finden in der Basidie statt, dann wandern die Kerne durch die Sterigmen in die jungen Sporenanlagen (Apophysen) und teilen sich dann noch einmal. So erhält jede Spore zwei genetisch identische Kerne. Schema Abb. 190, Mikrofotos Abb. 191.

Wie bei den meisten bisher untersuchten Basidiomyceten wird auch beim Gefleckten Flämmling das vorherrschende Muster der Basidienentwicklung nicht streng von allen Basidien eingehalten. So kommen vereinzelte Basidien mit 6, 7 oder 8 Kernen vor, weil die dritte Kernteilung nicht in den Sporen, sondern in der Basidie erfolgt. Die Tatsache, dass auch Basidien mit nur 6 oder 7 Kernen auftreten bedeutet zudem, dass sich einige Kerne später oder gar nicht mehr teilen. Die weitere Entwicklung dieser abwegigen Basidien konnte nicht verfolgt werden, so dass unbekannt ist, ob und wie sie Sporen bilden.

Bei allen bisher untersuchten Lamellenpilzen dauern die Dikaryophase und die diploide Phase am längsten und sind deshalb in einem Quetschpräparat am häufigsten anzutreffen (in



**Abb. 190:** Schema der Basidienentwicklung, Muster D nach DUNCAN & GALBRAITH (1972). Morphologie der Kerne nicht berücksichtigt.

- A: Dikaryotische Basidiole mit zwei genetisch verschiedenen, sexuell kompatiblen Kernen.
- B: Kernverschmelzung (Karyogamie) und Prophase der ersten Kernteilung. Der Kern ist diploid.
- C: Erste Kernteilung im Scheitel der Basidie. Es ist ungewiss ob diese Kerne noch diploid oder bereits haploid sind.
- D: Zweite Kernteilung im Scheitel der Basidie. Die vier Kerne sind nun wieder haploid.
- E: Kernwanderung zur Basidienmitte. Sterigmen sprossen.
- F: Die Kerne sind in die jungen Sporen eingewandert.
- G: Dritte Kernteilung in den Sporen. Die beiden Kerne jeder Spore sind genetisch identisch.

C und D bilden zusammen die Reduktionsteilung (Meiose). Beide Stadien dauern nur kurze Zeit.



**Abb. 191:** Stadien aus der Basidientwicklung des Gefleckten Flämmlings (Muster D nach DUNCAN & GALBRAITH 1972). **1:** Dikaryotische Basidiole und eine Basidiole nach der Kernverschmelzung. Der diploide Kern ist grösser als die Summe der beiden haploiden Kerne. Die Chromosomen sind bereits vorhanden. Der grosse dunkle Fleck ist der Nukleolus. **2:** Diploider Kern in der Prophase der ersten Kernteilung. Chromosomen und ein Nukleolus gut sichtbar. **3:** Beginn der ersten Teilung. Die Nukleoli sind aufgelöst, die Chromosomen zusammengedrängt. **4:** Endphase der ersten Teilung; die Chromosomen noch sichtbar. **5:** Resultat der ersten Teilung; Interkinese. Die beiden Kerne wieder hergestellt. Diese C-Form der Kerne ist bei vielen Basidiomyceten vorhanden. Die Nukleoli werden in den Höhlungen neu aufgebaut (im Bild nicht sichtbar). **6:** Vier kleine, kondensierte Kerne im Scheitel der Basidie sind das Resultat der zweiten Teilung. **7,8:** Die vier haploiden Kerne wandern in die Basidie hinab; die Sterigmen sprossen (nur 2 in der Abbildungsebene gelegen). **9,10:** Die vier Kerne wandern zurück in den Basidien Scheitel und begeben sich in die Basen der Sterigmen. Diese haben bereits kleine Apophysen gebildet, in denen später die Sporen entstehen. **11:** Die Kerne schlüpfen durch die Sterigmen. Dazu sind sie extrem fadenförmig ausgezogen. Ihr oberes Ende hat schon fast die Mitte der jungen Sporen erreicht, ihr unteres Ende liegt noch in den Basen der Sterigmen und ist als kleiner dunkler Fleck sichtbar. (Aldehydfixierung, Mikrotomschnitt, mit Toluidinblau gefärbt). **12:** Die reifen Sporen besitzen zwei haploide Kerne. Die dritte Kernteilung findet in den Sporen statt (im Bild nicht sichtbar). – Abb. 1,2,5,7-10 Fixierung mit Alkohol-Eisessig, Hydrolyse mit 20% Schwefelsäure bei Raumtemperatur 1h, Eisen-Beizung mit FBV 1h, Karminessigsäure 1h bei 90°C, Quetschpräparat in Hoyer (CLÉMENÇON 2009). Abb. 3,4,6 Gleiche Färbung aber ohne Hydrolyse (der koagulierte Basidieninhalt deshalb nicht entfernt).

der Größenordnung von je etwa 45%; Abb. 191 Fotos 1,2). Die Reduktionsteilung (Kernteilungen 1 und 2) dauert nur kurze Zeit, und die entsprechenden Stadien sind entsprechend selten zu sehen (in der Größenordnung von je 0,5-1,5%; Abb. 191 Fotos 3-6). Die gesamte Entwicklung mitsamt der Sporenbildung dauert etwa 24-30 Stunden.

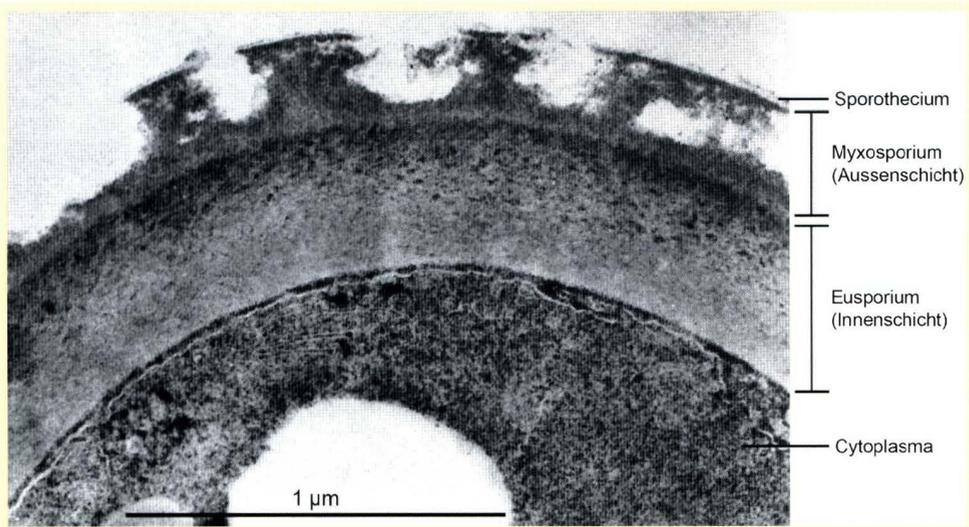
Die **Sporen** von *Gymnopilus penetrans* sind wie die der meisten Blätterpilze **heterotrop**, d.h. in Profilansicht asymmetrisch, da auf der Innenseite eine flachere, bisweilen sogar leicht eingedellte Stelle über dem Apikulus liegt (Abb. 191 Bild 12; Abb. 192). Dies steht in Zusammenhang mit dem Sporenabsprung (für Einzelheiten siehe CLÉMENÇON 1997, 2004). Die allermeisten Sporen sind zweikernig. Die Sporenwand ist zweischichtig. Die Aussenschicht (das Myxosporium) ist etwa 0,25 µm dick und löslich in Laugen (KOH 10%, 90°C, 16 h), die Innenschicht (das Eusporium) ist etwa 0,35 µm und in Laugen unlöslich (Abb. 193).



**Abb. 192:** Sporen des Gefleckten Flämmlings im Lichtmikroskop. Die Wand ist warzig «ornamentiert». Die Aussenschicht der Sporenwand und ihre Warzen sind rostgelb gefärbt, erscheinen in Laugen dunkler. Die Wand junger Sporen ist stark cyanophil (Baumwollblau), aber die reifen Sporen sind es nur noch schwach. In Baral's Jodlösung ist die ganze Wand dextrinoid; in Melzer's Jodlösung erscheint nur die Innenschicht dextrinoid. Die Pfeile zeigen Apikuli. Im optischen Schnitt sieht man einen grossen Öltropfen (oben Mitte).

Der Gefleckte Flämmling besitzt dünnwandige **Cystiden** auf den Lamellen und auf dem Stiel unter den Lamellen. Sie sind auf der Lamellenschneide besonders häufig, kommen aber auch auf den Lamellenflächen vor. Auf dem Stiel bilden sie kleine Büschel. Es ist möglich, dass sie leicht sekretorisch oder exkretorisch sind, besonders an ihrem kopfigen Ende; aber mit keiner Methode gelang der Nachweis einer ausgeschiedenen Substanz. Die Cystiden sind zweikernig. Alte Cystiden können wie alte Basidien und Hyphen ein braunes Pigment enthalten (Abb. 194 Bild 9).

Alle **Hyphen der Fruchtkörper** des Gefleckten Flämmlings sind dünnwandig bis leicht dickwandig und tragen Schnallen an den meisten Septen; Pseudoschnallen kommen vor, sind aber

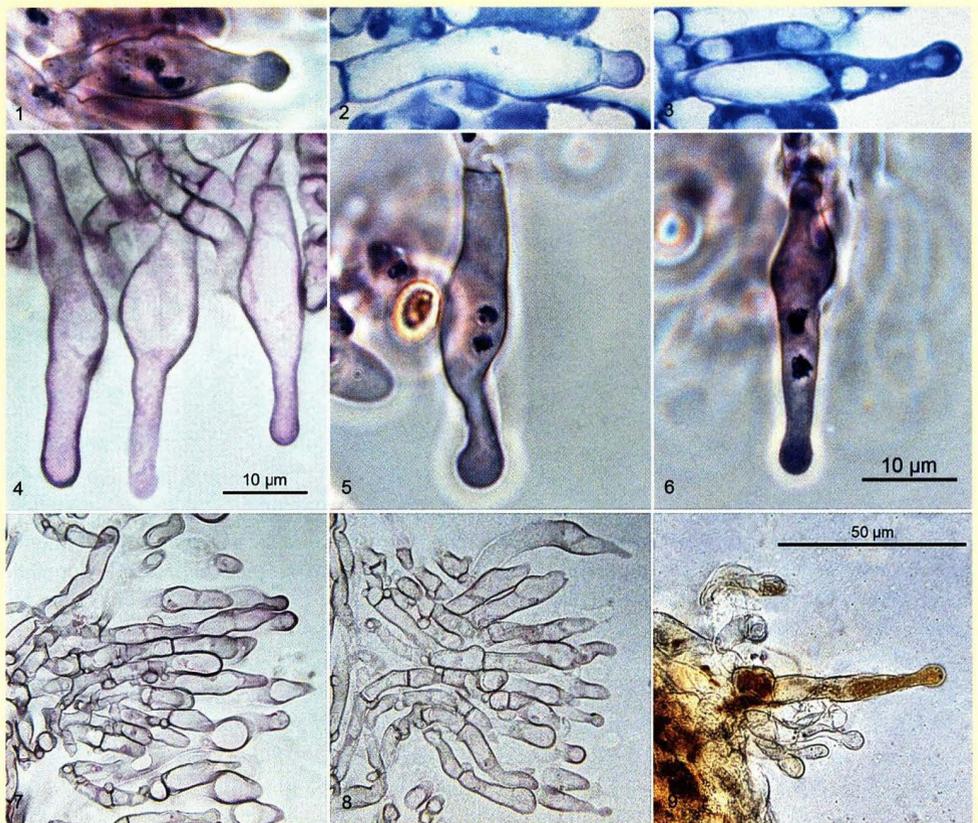


**Abb. 193:** Im Elektronenmikroskop zeigt ein Querschnitt durch die Sporenwand ein stark zerklüftetes Myxosporium über einem glatten Eusporium. Das Sporothecium ist aus der ursprünglichen Apophysenwand hervorgegangen. Die lichtoptisch sichtbare Ornamentation (Abb. 192) wird vom Myxosporium gebildet. – Nach CLÉMENÇON 1974.

recht selten (Abb. 195 Bild 7). Die reifen Fruchtkörper erhalten ihre mechanische Stabilität durch die turgeszenten **Physalohyphen**, ähnlich wie die Kräuter ihre Stabilität durch turgeszente Zellen erzielen (mit hohem Innendruck einer grossen Vakuole, bei Pilzen in der Regel zwischen 1 und 3 atm!). Dementsprechend fallen die Fruchtkörper beim Austrocknen welk zusammen. Die Physalohyphen sind oft stark erweitert, aber die Querwände werden dabei nicht gedehnt, so dass solche Hyphen an den Septen mehr oder weniger stark eingeschnürt sind. Die Huttrama, Stieltrama und das Mediostratum der Lamellentrama bestehen hauptsächlich aus solchen Physalohyphen. In diesen ist bisweilen **Glykogen** (oder ein verwandtes Kohlenhydrat) abgelagert, das in Baral's Jodlösung eine rotbraune Färbung annimmt (Abb. 195 Bild 4). Zwischen den Physalohyphen liegen einige nicht oder kaum differenzierte, dünne, zylindrische **generative Hyphen**, so genannt weil sie spezialisierte Hyphen und Zellen wie Physalohyphen, Sekrethyphen, Basidien und Cystiden "generieren". Das Subhymenium der Lamellen besteht aus kurzzelligen, zweikernigen, reich verzweigten generativen Hyphen. Der Gefleckte Flämmling ist arm an Sekrethyphen; nur gelegentlich findet man im Stiel, Hut oder in der Lamellentrama einige **Thrombopleren** mit homogenem, fast farblosem, gelbem bis braungelbem, gallertigem Inhalt (Abb. 195, Bilder 9, 10), der sich mit Baumwollblau und Patentblau V blau, türkis oder olivgrün färbt (durch Überlagerung mit der Eigenfarbe). Die weiten Physalohyphen sind meist vielkernig, die generativen Hyphen aber meist zweikernig (paarkernig).

Die rost-gelbbraunen **Pigmente** von *Gymnopilus penetrans* sind sowohl parietal, als auch intrazellulär, wobei es ungewiss ist, ob letztere Nekropigmente sind, die nur in abgestorbenen Zellen vorkommen. Die Pigmente (Styrylpyrone) sind in Laugen und Alkoholen löslich.

Die **Rhizomorphen** von *Gymnopilus penetrans* werden in der üblichen taxonomischen Literatur kaum je erwähnt, obwohl sie gut sichtbar werden, wenn man sich die Mühe nimmt, das



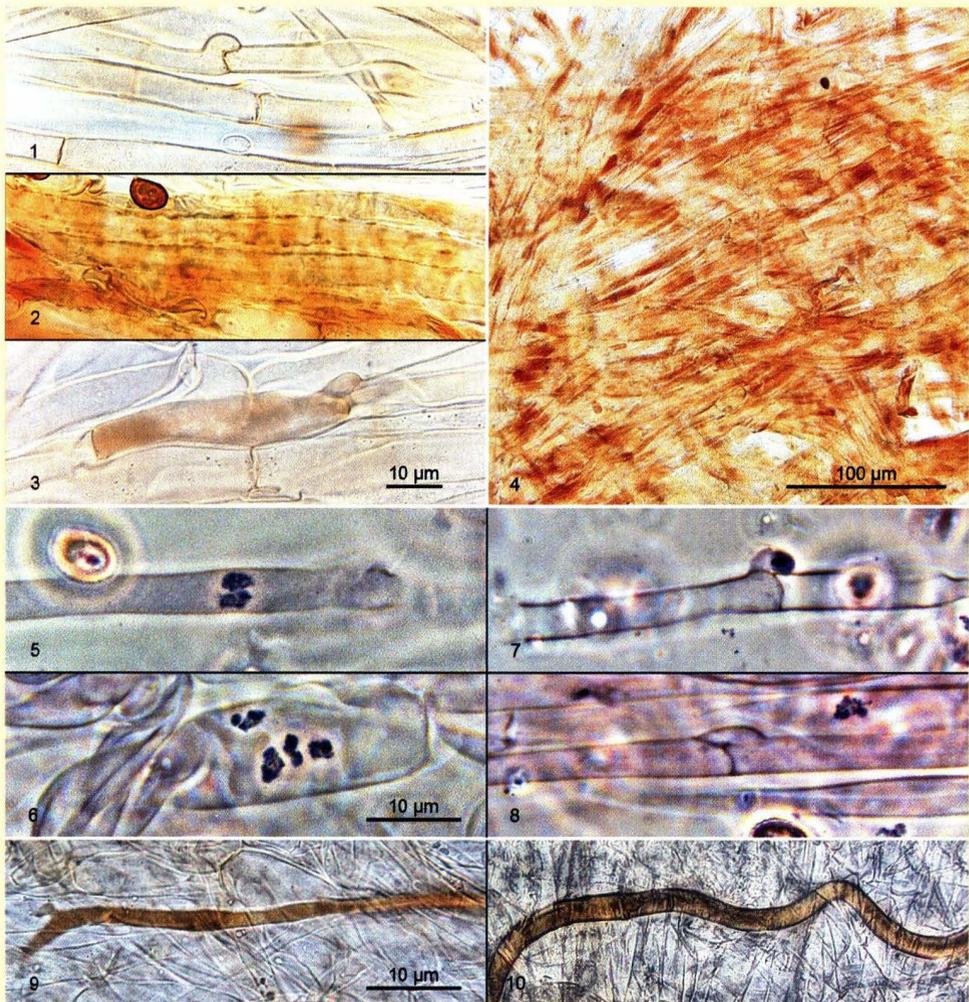
**Abb. 194:** Dünnwandige Cystiden von *Gymnopilus penetrans*, in ihrer natürlichen Lage gezeigt. **Bilder 1-3:** Cystiden der Lamellenfläche (Pleurocystiden); **Bilder 4-6:** Cystiden der Lamellenschneide (Cheilocystiden). **Bilder 7-9:** Cystiden in kleinen Büscheln auf dem Stiel unter den Lamellen (Caulocystiden).

**Bilder 1,5,6:** Fixierung mit Alkohol-Eisessig, Hydrolyse mit 20% Schwefelsäure bei Raumtemperatur 1h, Eisen-Beizung mit FBV 1h, Karminessigsäure 1h bei 90°C, Quetschpräparat in Hoyer (Clémenton 2009); Phasenkontrast. Die Cystiden sind zweikernig. **Bilder 2,3:** Aldehydfixierung, Mikrotomschnitt mit Toluidinblau gefärbt. Kerne nicht sichtbar. Hellfeld. **Bild 4:** Lamellenschneide, Aldehydfixierung, Mikrotomschnitt mit Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid gefärbt. Kerne nicht sichtbar. Hellfeld. **Bilder 7,8:** Aldehydfixierung, Mikrotomschnitte, Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat. Hellfeld. **Bild 9:** Quetschpräparat (Trockenmaterial) in Glycerin-Lauge, Hellfeld.

morsche Holz unter den Fruchtkörpern genauer zu untersuchen. Aber mit wenigen Ausnahmen gehören Rhizomorphen zu den kaum je beachteten Organen der Blätterpilze und werden allzu oft «vergessen».

Die Rhizomorphen sind weiss, 0,1–1,2 mm dick und verzweigt. Sie bestehen aus einem dichten Mark und einer nur etwa 30–70 µm dicken, lockeren, stellenweise gelatinösen Aussenschicht (Abb. 197).

Das Mark ist aus unregelmässig längs laufenden Röhrenhyphen, generativen Hyphen und einigen Thrombopleren geflochten. Es ist stellenweise leicht gelatinös. Die Aussenschicht besteht fast ausschliesslich aus dünnen generativen Hyphen.



**Abb. 195:** Hyphen aus dem Fruchtkörper des Gefleckten Flämmlings. – **1-3: Pigment-Topografie.** 1: Blasses, intraparietales Pigment. 2: Dunkleres epiparietales (inkrustierendes) Pigment. 3: Intrazelluläres Pigment. – **4:** Glykogen im Stiel; Baral's Jodlösung. – **5-8:** Zur Zytologie der Hyphen. Alkohol-Eisessig, Eisen-Karminessigsäure, Hoyer. Phasenkontrast. 5: Paarkernige generative Hyphe, Lamellentrama. 6: Mehrkernige Physalohyph, Lamellentrama. 7: Pseudoschnalle. Der Schnallenbogen ist nicht mit der hinteren (rechten) Zelle verschmolzen und der Kern ist darin gefangen. Wachstumsrichtung der Hyphe nach links. 8: Echte Schnalle. Wachstumsrichtung der Hyphe nach links. (Die Hyphe mit der Schnalle des Bildes 1 hat eine Wachstumsrichtung nach rechts). – **9,10:** Braune Thrombopleren aus dem Stiel, in Wasser.

Die meisten Septen haben Schnallen. Diese sind bisweilen in entgegengesetzten Richtungen orientiert, was darauf hin deutet, dass in der Rhizomorphen einige Hyphen rückwärts wachsen können, wie das AGERER (1999) auch bei den Rhizomorphen anderer Pilze festgestellt hat.

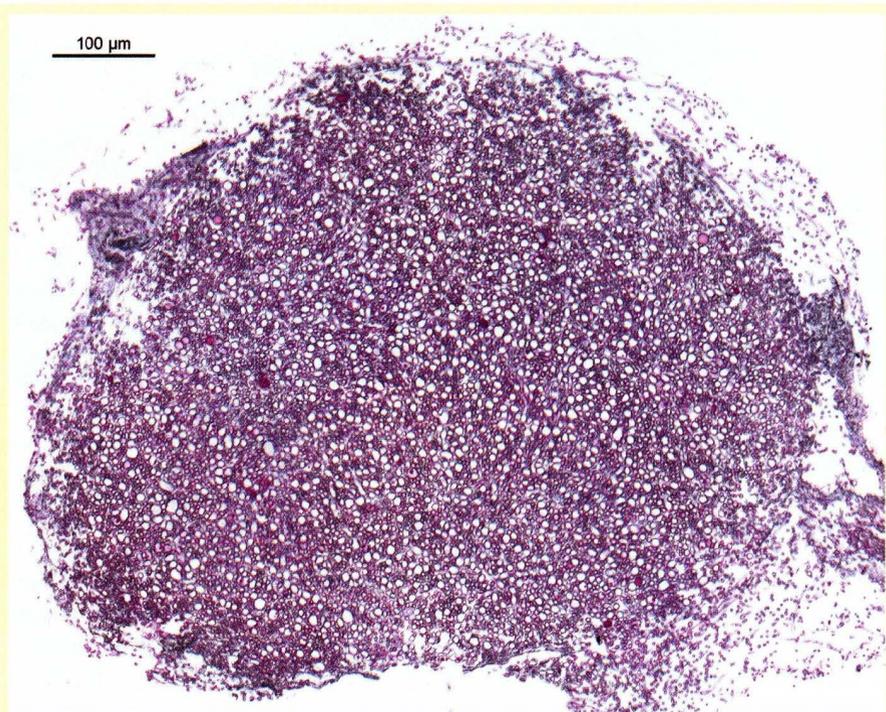
Die Septen der Röhrenhyphen sind oft teilweise aufgelöst.



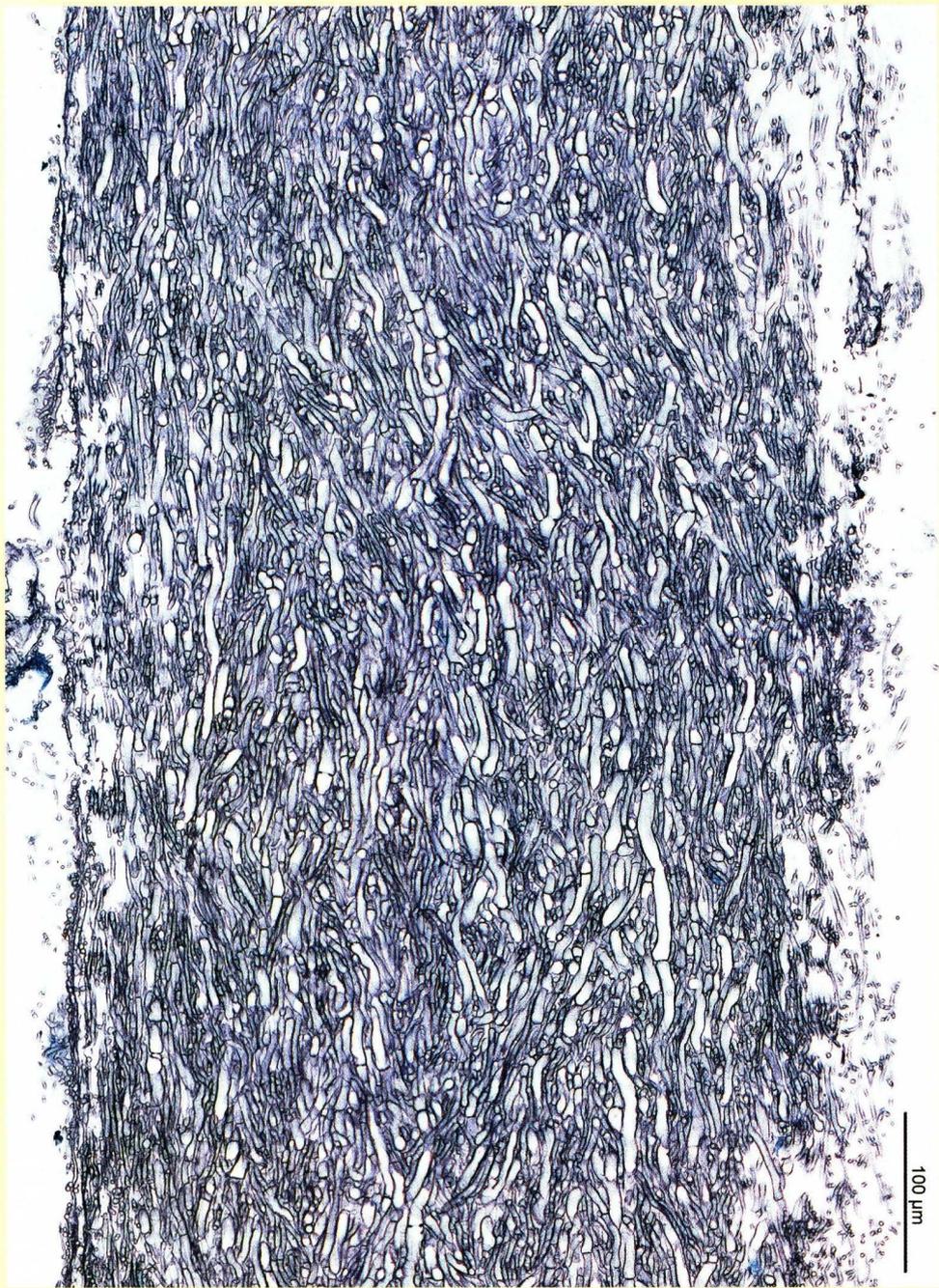
**Abb. 196:** Älteres Basidiom von *Gymnopilus penetrans* mit gut ausgebildeten weissen Rhizomorphen. Die blassen Flecken auf dem Stiel stammen vom Velum.

Die Rhizomorphen sind reich an oktaedrischen Proteinkristallen, die sich mit Säurefuchsin stark rot anfärben lassen (Abb. 199). Ihr Umriss ist oft etwas abgerundet, was auf eine beginnende Auflösung deutet. Bisweilen stecken sie in der Öffnung einer teilweise abgebauten Querwand einer Röhrenhyphe, wohl weil deren Inhalt in Fluss ist. Auffallend viele Thrombopleren enthalten vegetative Hyphen in ihrem Innern. Diese stammen von umgebenden Hyphen, die durch die Wand der Thrombopleren in diese eindringen (Abb. 199).

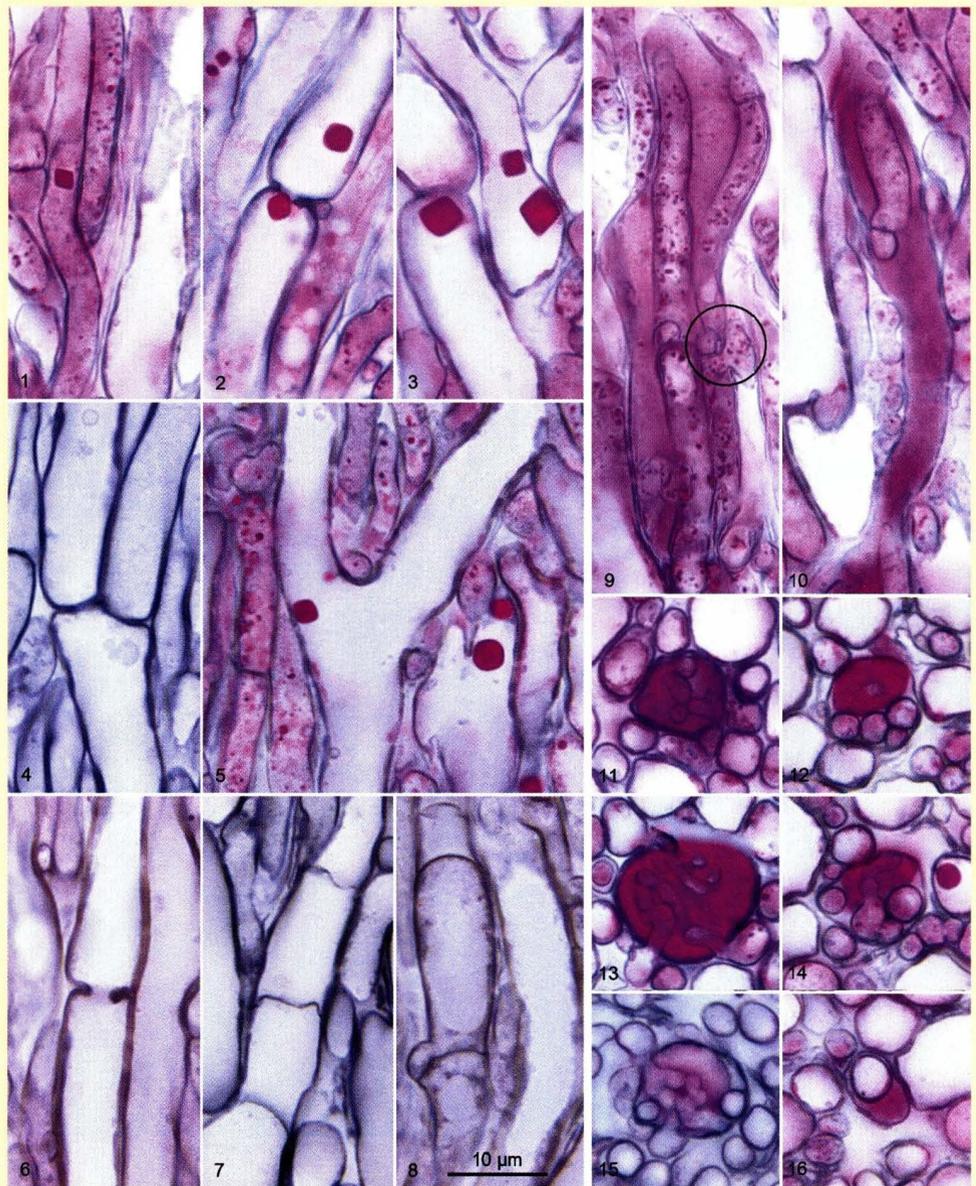
Röhrenhyphen mit teilweise abgebauten Septen sind bei den Rhizomorphen vieler Pilze gefunden worden. Sie sehen wie enge Einschnürungen aus, und ihre Entstehung ist nicht bekannt, obwohl man an einen Abbau vom zentralen Porus her denkt. Sekundäre Septen in Röhrenhyphen (Abb. 199 Bild 7) sind bei andern Pilzen kaum je vorhanden, und auch bei *Gymnopilus penetrans* sind sie nicht häufig.



**Abb. 197:** Querschnitt durch eine Rhizomorphe von *Gymnopilus penetrans*, Übersichtsbild. – Der grösste Teil des Querschnittes wird vom Mark eingenommen. Die grossen leeren Kreise sind Röhrenhyphen, die roten Flecken sind Thrombopleren. Die sehr lockere Aussenschicht ist stellenweise gelatinös (graue Stellen). – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.



**Abb. 198:** Längsschnitt durch eine Rhizomorphe von *Gymnopilus penetrans*, Übersichtsbild. – Die Hyphen sind unregelmäßig längs laufend verwoben. Die breiten, leeren Röhrenhyphen fallen besonders auf. – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat. Der Klarheit wegen wurde der Hypheninhalt nicht angefärbt.



**Abb. 199:** Einzelheiten aus der Rhizomorfe des Gefleckten Flämmplings. – **1,2,3,5: Proteinkristalle.** 1 in einer generativen Hyphe, 2,3,5 in Röhrenhyphen, bei 2 steckt einer in einer teilweise abgebauten Querwand. Die Kristalle sind Oktaeder, z.T. mit gerundeten Kanten (teilweise aufgelöst). – **4,5:** Verzweigte Röhrenhyphen. – **6,7,8: Septen.** 6: Teilweise abgebaute Septe. 7: Drei Sekundäre Septen. 8: Eine Septe mit Schnalle. – **9-16: Hyphen im Innern von Thrombopleren.** 9,10 Längsschnitte, 11-16 Querschnitte. Das Deuteroplasma der Thrombopleren ist rot gefärbt. Das Eindringen der Hyphen in die Thrombopleren sieht man in den Bildern 9 (Kreis), 13 und 15. Die Thrombopleren beherbergen mehrere interne Hyphen. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin - Kupfersulfat.

Hyphen im Innern von Thrombopleren wurden erstmals bei *Ossicaulis lignatilis* festgestellt und ihre mögliche Funktion als arteigene Haustorien diskutiert (CLÉMENTON 2005). Danach könnte es möglich sein, dass das dichte Deuteroplasma der Thrombopleren als Stickstoffreserve dient. Wie *Gymnopilus penetrans*, so ist auch *Ossicaulis lignatilis* ein Holzbewohner, und Stickstoff ist im Holz eine Mangelware.

Die Rhizomorphen des Gefleckten Flämmlings besitzen nur eine schwach ausgebildete Aussenschicht, die kaum als Rinde angesprochen werden kann. Sie sind ein Beispiel dafür, dass Rhizomorphen nicht berindet sein müssen, wie eine weit verbreitete Auffassung meint. Ihre interne Architektur, vor allem das Auftreten von Röhrenhyphen mit rückgebildeten Septen zeigt, dass es sich nicht um einfache Hyphenstränge, sondern um differenzierte Organe handelt, die die Bezeichnung Rhizomorphe verdienen.

## Allerlei Wissenswertes

**Geschichtliches** – Nach den Angaben des Index Fungorum ([www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org)) soll der Gefleckte Flämmling seinen ersten wissenschaftlichen Namen im Jahr 1780 vom französischen Mykologen PIERRE BULLIARD erhalten haben, der ihn «Agaric hybride» nannte; aber seine Tafel 398 überzeugt nicht (Abb. 200). Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass der schwedische Mykologe ELIAS MAGNUS FRIES im Jahr 1815 fand, unser Pilz habe noch keinen Namen und ihn *Agaricus penetrans* nannte. Da zudem «Agaricus hybridus» schon 1772 von SOWERBY für einen andern Blätterpilz gebraucht wurde, fand sich Fries wohl umso mehr berechtigt, seinen eigenen Namen für unsern Pilz einzuführen. Es sind wohl die das Holz «penetrierenden» Rhizomorphen, die dem Pilz zu seinem Artnamen verholfen haben; schrieb doch FRIES (1815): “Truncos putridos pineos in Svecia penetrat” (Durchdringt faulende Kiefernstämmen in Schweden). Damals waren noch die meisten Blätterpilze in der Riesengattung *Agaricus* eingereiht, doch allmählich wurden kleinere und natürlichere Gattungen erkannt und benannt.

Und so schlug 1879 der finnische Mykologe KARSTEN seine Gattung *Gymnopilus* vor, die aber den Gefleckten Flämmling nicht einschloss, und die keine allgemeine Anerkennung fand. Und so wurde denn der Gefleckte Flämmling zeitweise in den Gattungen *Flammula*, *Dryophila*, *Nauco-ria* und *Fulvidula* geführt. Die Zuteilung zur Gattung *Gymnopilus* im Jahr 1912 in der Zeitschrift *Mycologia* geht auf den Amerikaner MURRILL zurück und ist bis heute gültig geblieben. Trotz der zweifelhaften Identität des Gefleckten Flämmlings mit BULLIARDS «Agaric hybride» folgen viele moderne Mykologen dem Index Fungorum und betrachten *Agaricus hybridus* Bulliard als Synonym von *Agaricus penetrans* Fries.

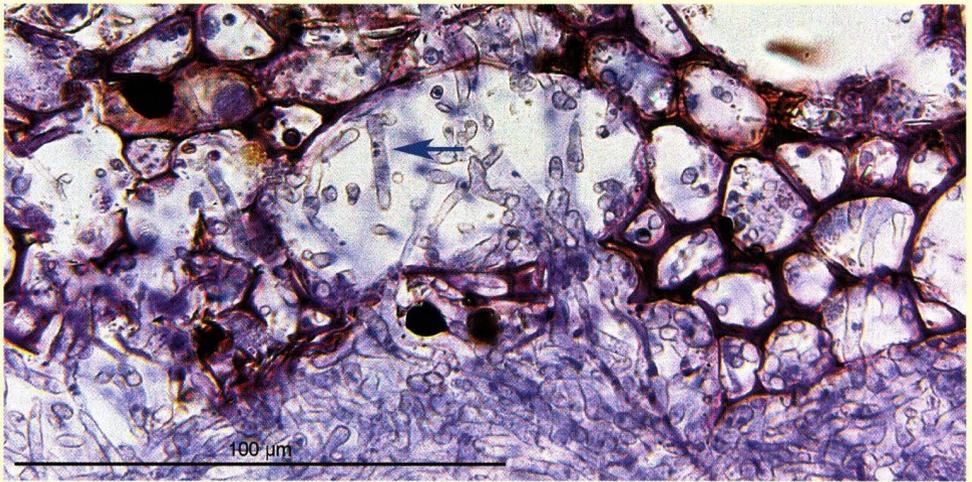


**Abb. 200:** Vielleicht die erste Abbildung des Gefleckten Flämmlings als «L' AGARIC HYBRIDE» Bulliard 1780. Das Bild überzeugt nicht.

Zur **Systematik** der Gattung *Gymnopilus*. Die warzige Sporenwand und das Auftreten einer Cortina veranlassten SINGER (1986) die Flämmlinge in die Familie der Cortinariaceen zu reihen; und in dieser Stellung werden sie heute noch von vielen Mykologen geführt (z.B. HORAK 2005). Biochemische und molekulartaxonomische Untersuchungen legen jedoch nahe, die Gattung in den Strophariaceen zu führen, überraschenderweise in der Nähe der Gattung *Galerina* (MONCALVO & al. 2002, GULDEN & al. 2005). Zudem haben einige Galerinen ganz ähnliche Cystiden und Sporenwand-Architekturen wie die Flämmlinge (KÜHNER 1980, REES & al. 1999), aber es fehlen ihnen die Styrylpyrone (REES & al. 1999).

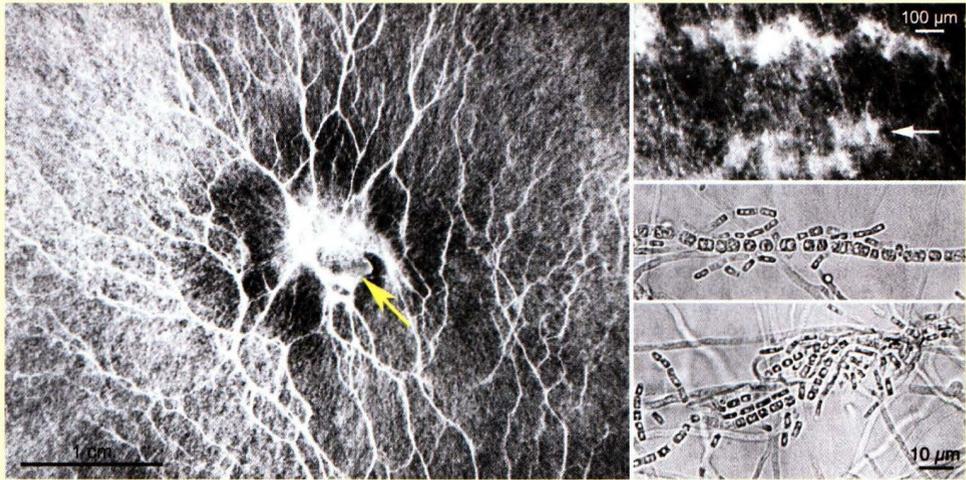
Da die Strophariaceen s.str. eine wesentlich andere Sporenwand-Architektur und andere Sporenpigmente haben als *Gymnopilus*, zögern viele Mykologen, *Gymnopilus* in die Strophariaceen zu stellen und nehmen eine abwartende Stellung ein (z.B. die Autoren der «Funga Nordica», Kopenhagen 2008).

Zur **Lebensweise** – Der Gefleckte Flämmling befällt tote, oft noch stehende Stämme und bringt diese zu Fall indem er deren Basis knapp über dem Boden angreift (JANKOVSKA & al. 2002). Danach kann er jahrelang auf dem liegenden Stamm Fruchtkörper bilden. Das Mycelium baut sowohl das Lignin als auch die Zellulose des Holzes ab und erzeugt dadurch eine Weissfäule. Die Hyphen leben locker verteilt in den Holzzellen (Abb. 201), aber in grösseren Hohlräumen bilden sie auch in dichteren Massen.



**Abb. 201:** Mycelium des Gefleckten Flämmlings in Holz. Die Wände der Holzzellen dunkel lila; links im Bild stark abgebaut. Unten füllen die Hyphen einen grösseren Hohlraum im Holz aus; die andern Hyphen liegen in Holzzellen. Einige laufen von einer Zelle zur andern, und in einigen Hyphen sieht man die zwei gepaarten Zellkerne (**Pfeil**). – Aluminium - Zirkonium - Hämatoxylin.

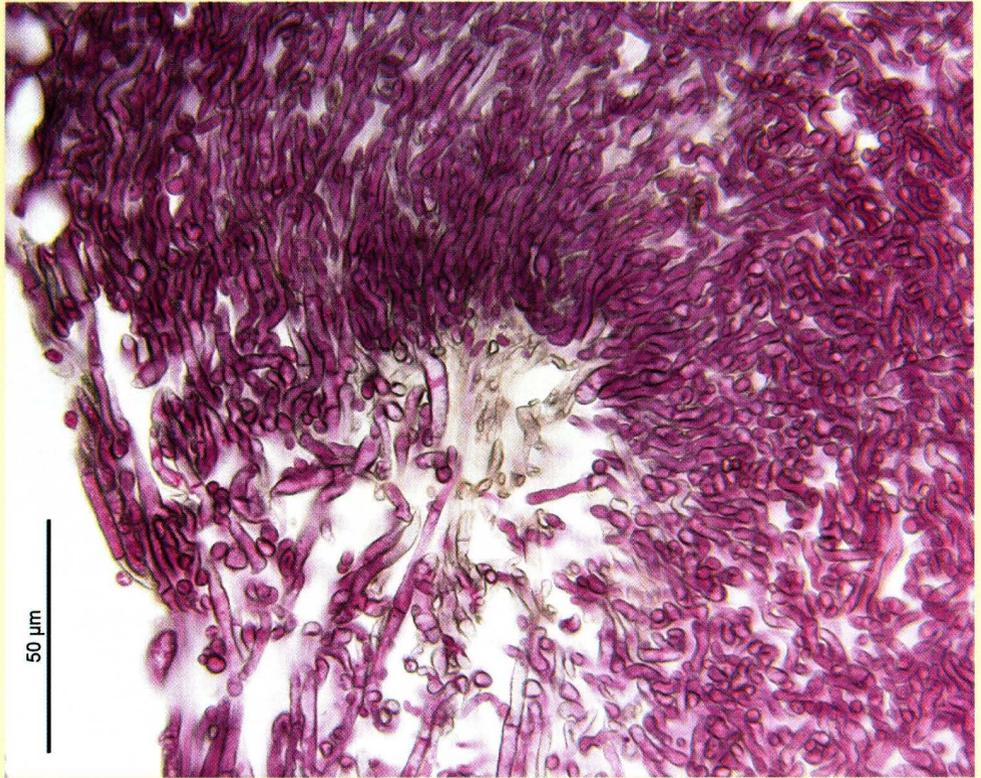
Das Mycelium von *Gymnopilus penetrans* wächst auch gut in Laborkulturen auf Agarnährböden, z.B. auf Hafermehl Agar, Kartoffelextrakt Glucose Agar oder Malzextrakt Agar (Abb. 202). Bei 20–25°C bildet es einen dichten, weissen, matten Filz, in dem sich bald verzweigte **Hyphenstränge** entwickeln. Diese sind leicht gelatinös und enthalten einige Röhrenhyphen und Proteinkristalle (CLÉMENÇON 2002). Etwa 4–5 mm hinter der Wachstumsfront des Myceliums entstehen



**Abb. 202:** Mycelkultur des Gefleckten Flämmlings auf Nähragar in einer Petrischale. – **Links:** Mitte der Schale; der **gelbe Pfeil** zeigt das von einer andern Kultur her überimpfte Stücklein Agar. Das Mycelium bildet einen dichten, matten, trockenen Rasen, in dem sich viele weisse, verästelte Hyphenstränge entwickelten. – **Rechts:** Arthrokonidien. Oben Lupenansicht der schleimigen Häufchen aus Konidien; der weisse Pfeil zeigt ein solches Häufchen. Mitte und unten Arthrokonidien durch Zerfall von vegetativen Hyphen entstanden. – Nach CLÉMENÇON 2002, leicht verändert.

schleimige Knötchen, die aus **Arthrokonidien** bestehen. Das sind kurze Zellen, die durch Wandneubildung und anschließendem Zerfall der vegetativen Hyphen entstehen. Sie dienen der vegetativen Fortpflanzung oder als sexuelle Zellen (die Frage wurde nicht untersucht).

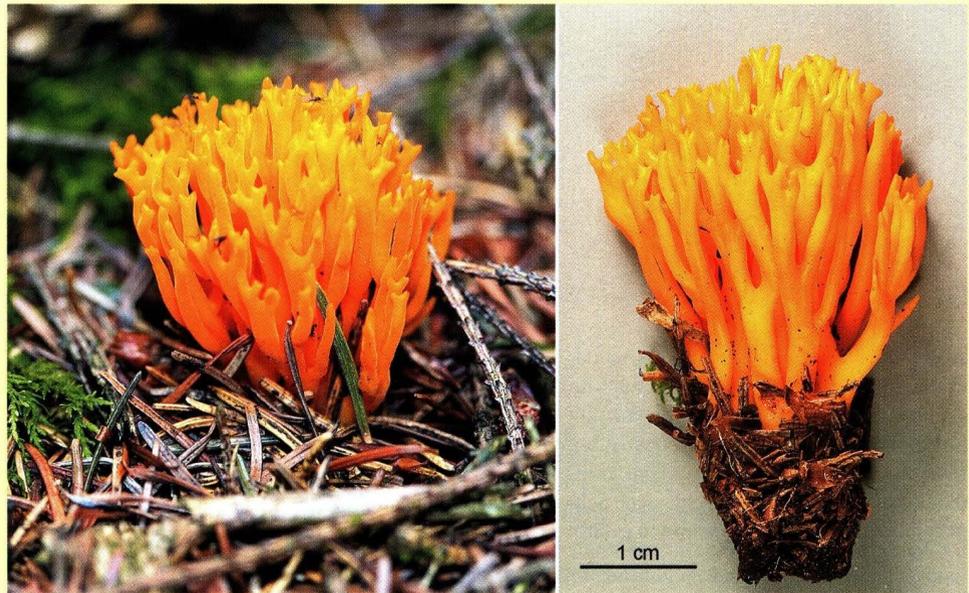
**Apoptosis**, das genetisch gesteuerte Absterben bestimmter Zellen, spielt in der Entwicklung menschlicher und tierischer Embryonen eine grosse Rolle (KERR & al. 1972), kommt aber auch bei Pilzen vor (z.B. LU 1991; UMAR & VAN GRIENSVEN 1998; LU, GALLO & KÜES 2003). In den Primordien («Embryonen») des *Gymnopilus penetrans* tritt die Apoptosis bei der Formation der prähymenialen Höhle (der ersten Hymenialhöhle) auf. Unter der ringförmig um den Stiel laufenden Anlage des Hymeniums lösen sich einige Hyphenabschnitte durch Apoptosis auf und schaffen so die Höhle. Da der Hypheninhalt zuerst aufgelöst wird, kann die Apoptosis anhand der leeren Hyphen lokalisiert werden (Abb. 203).



**Abb. 203:** In der Bildmitte entsteht die **prähymeniale Höhle** unter der embryonalen Anlage des Hymeniums durch genetisch programmiertes Absterben von Hyphen, die hier grau erscheinen, da sie keinen Inhalt mehr besitzen. Lebende Hyphen rot. Das genetisch programmiertes Absterben wird **Apoptose** genannt. – *Gymnopilus penetrans*, ein 2,4 mm hohes und 0,95 mm dickes Primordium. – Aluminium-Zirkonium-Eisen-Hämatoxylin gefolgt von Pyronin B in Boraxlösung.

## Der Klebrige Hörnling, *Calocera viscosa* (Pers.) Fr.

Dieser leicht kenntliche und sehr häufige Pilz unserer Wälder wird von manchen Pilzsammlern mit einer gelben Koralle oder einem Ziegenbart verwechselt; aber die Ähnlichkeit ist nur oberflächlich. Unser Pilz ist, wie der Name sagt, ein wenig klebrig; und seine Äste sind zäh-elastisch.



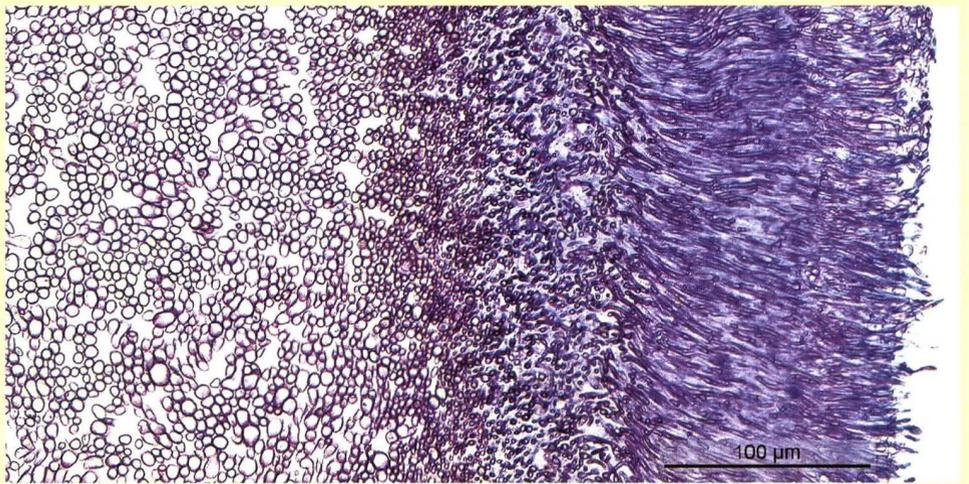
**Abb. 204:** Ein stark verzweigter Fruchtkörper des Klebrigen Hörnlings. Die Laboraufnahme zeigt den dicht mit toten Nadeln bedeckten Strunk, der im Wald tief in die Nadelstreu eingesenkt ist. In der Standortaufnahme im Nadelwald sieht man zwei angeklebte Insekten, eines ganz oben knapp rechts neben der Mitte, das andere in halber Höhe mitten in der linken Hälfte. Für die Laboraufnahme wurde der Fruchtkörper mit einem trockenen Aquarellpinsel gereinigt. Trotzdem blieben einige winzige Teilchen der Nadelstreu auf dem Fruchtkörper kleben. – Manche Fruchtkörper sind viel weniger verzweigt als in diesem Bild und bestehen nur aus 2 bis 4 Ästen. Man lasse sich durch diese äusserliche Veränderlichkeit nicht täuschen. Das mikroskopische Bild schafft rasch Klarheit; vor allem die Form der Basidien ist aufschlussreich.



Korallen und Ziegenbärte sind weder klebrig, noch elastisch, sondern sie brechen leicht beim gewaltsamen Verbiegen der Äste. Die Basidien der *Calocera* sind ganz anders gebaut, als die der Korallen und Ziegenbärte; und die Sporen werden bald einmal zweizellig und keimen mit asexuellen Sporen (Konidien), während die Sporen der Korallen und Ziegenbärte einzellig bleiben und mit einer Hyphe keimen.

Ein Klebriger Hörnling klebt genügend stark um an der Aussen-seite eines Glasbehälters zu haften, wenn er leicht angedrückt wird. Allerdings muss man darauf achten, dass er dabei nicht am Finger kleben bleibt. Korallen und Ziegenbärte kleben nicht am Glas.

Die Äste stark verzweigter Fruchtkörper sind an deren Basis miteinander verklebt, so dass sie eine einzige mechanische elastische Ein-



Mark

Gelatinöse Zone Subhymenium und Hymenium

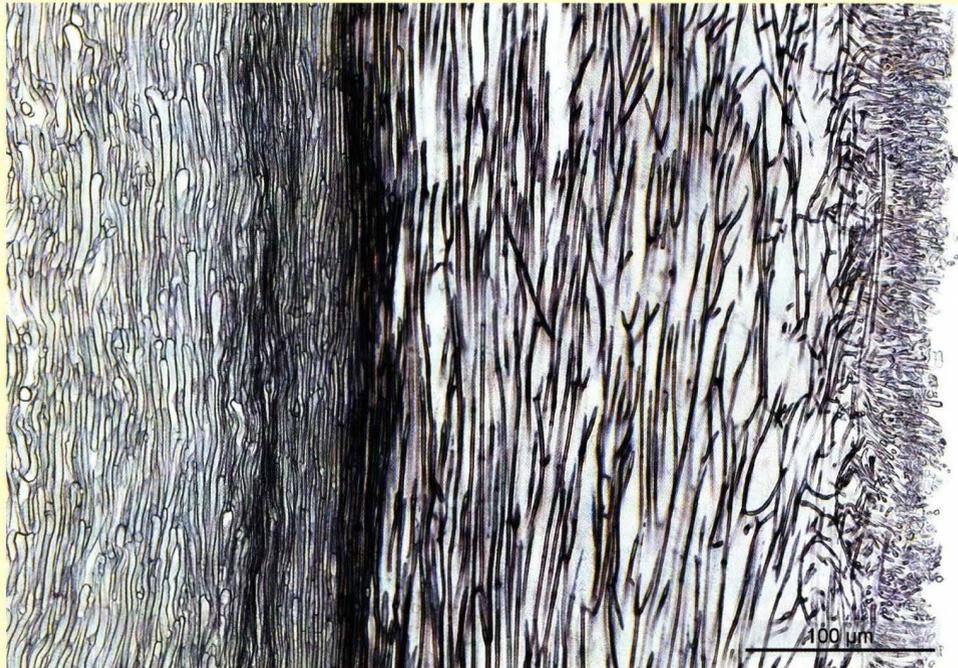
**Abb. 205:** Querschnitt durch einen Ast des Klebrigen Hörnlings. – Das **Mark** ist aus weiten, dünnwandigen, aufsteigenden Hyphen locker gebaut und nicht gelatinös. Es wird von einer **gelatinösen Zone** umgeben, deren Hyphen fast parallel aufsteigend laufen und die nach aussen in das ebenfalls gelatinöse **Subhymenium** übergehen. Das **Hymenium** besteht nicht aus einer Palisade keuliger Zellen, sondern aus schlanken Hyphenenden, die sich zu zweigabeligen Basidien entwickeln. Es ist ebenfalls gelatinös und die Basidien bilden keine geschlossene Schicht. – Aluminiumchlorid - Zirkonylchlorid - Hämatoxylin. Die gelatinöse Grundmasse ist schwach gefärbt.

heit bilden. Beim Trennen der Äste sieht man da oft eine weisse, dünne, gelatinöse «Haut», die sich gummiartig ausdehnen lässt. Ein solches Verhalten fehlt den Korallen und Ziegenbärten. Morphologie, Zytologie, Anatomie und die molekulare Systematik (DNA-Analysen) trennen die Gattung *Calocera* von den Korallen (*Ramaria*) und Ziegenbärten (*Clavaria*) klar ab und verweisen sie an eine weit entfernte Stelle im phylogenetischen Kladogramm (z.B. LUTZONI & al. 2004).

Die **Quer- und Längsschnitte** durch einen Ast des Klebrigen Hörnlings zeigen von innen nach aussen ein Mark, eine gelatinöse Zone und das Hymenium mit seinem undeutlich ausgeprägten Subhymenium.

**Der weisse im Substrat versenkte Strunk** ist ganz ähnlich gebaut wie der gelbe Teil des Pilzes, trägt aber kein Hymenium. Eine dichte gallertige Zone umschliesst das zarte aber dichte Mark und geht aussen in ein lockeres, nicht gelatinöses Mycelium über. Im Mark sind einige wenige Thrombopleren verstreut. Die Hyphen sind meist zweikernig und schnallenlos.

**Das Mark** des Klebrigen Hörnlings ist nicht gelatinös. Es besteht aus dünnwandigen, turgeszent erweiterten Hyphen (Physalohyphen) ohne Schnallen. In der Achse des Astes laufen sie unregelmässig aufwärts und lassen grosse Lücken frei. Gegen aussen hin werden sie dünner, gerade und dichter gepackt. Manche Hyphenzellen sind an ihrem oberen Ende leicht aber deutlich erweitert und gehen in eine dünnere und zylindrische Hyphe über. In der Abb. 206 sind einige leicht ampullenförmig erweiterte Physalohyphen sichtbar; alle sind am oberen Ende erweitert. Einzelne Physalohyphen enden blind und erinnern an Akrophysaliden, die aber wohl keinen mechanischen Druck ausüben. Die meisten Markhyphen sind paarkernig.



Mark

Gelatinöse Zone

Subhymenium &amp; Hymenium

**Abb. 206:** Längsschnitt durch einen Ast des Klebrigen Hörnlings (anderes Exemplar als in der Abb. 205). – Das Mark besteht aus dünnwandigen Physalohyphen, deren Durchmesser nach aussen abnimmt. Die dünnen Markhyphen gehen in dicht gepackte, stark gefärbte gelifere Hyphen über, die in der anschliessenden gelatinösen Zone locker in einer nicht angefärbten, gallertigen Grundmasse liegen. Das Hymenium besteht aus unregelmässig angeordneten Basidien und ist wesentlich dünner als das der Abb. 205. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.

Vereinzelt kommen in den Physalohyphen kleine, oktaedrische Proteinkristalle vor, die mit Säurefuchsin gefärbt werden können. Thrombopleren sind selten. Sie färben sich blau mit Toluidinblau und mit Baumwollblau.

Die **gelatinöse Zone** schliesst unmittelbar an die dichte Schicht des Markes an und unterscheidet sich zunächst nur durch die stärkere Färbbarkeit der Hyphenwände (Abb. 206). Diese Hyphen sind bereits **Geliferen** (Gel bildende Hyphen), aber sie sind noch dicht gepackt. Doch bald scheiden sie eine gelatinöse Masse aus, so dass sie sich voneinander entfernen. In dieser Masse laufen die Hyphen subregulär aufwärts und verzweigen sich manchmal. Gegen aussen neigen sie sich schief aufwärts-auswärts und verzweigen sich stärker, so dass eine etwas dichtere Zone unter dem Hymenium entsteht, die Subhymenium genannt werden kann. Die Wände der Geliferen erscheinen durch die ausgeschiedene Gelmasse schwach verdickt und oft punktiert oder schwach schuppig. Der Belag wird im Phasenkontrast sichtbar und kann auch mit Melzer's Jodlösung oder mit Toluidinblau dargestellt werden. Die Masse zwischen den Geliferen erscheint locker fein flockig (Abb. 209). Das ist vielleicht ein Artefakt der Fixierung oder der Entwässerung.

Die **generativen Hyphen** sind sehr dünnwandig und tragen keinen sichtbaren gelatinösen Belag, sind aber in der gallertigen Grundmasse eingebettet. Sie sind regelmässig zweikernig und

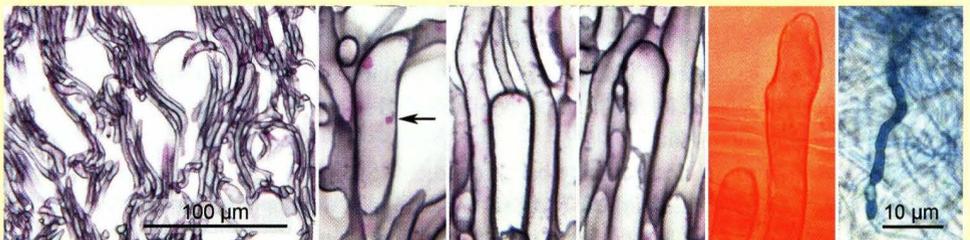


Mark

Gelatinöse Zone

Mycelium

**Abb. 207:** Längsschnitt durch die Randpartie des weissen, in das Substrat gesenkten Strunkes des Klebrigen Hörnlings. Die Ähnlichkeit mit der Architektur des fertilen Teiles des Fruchtkörpers ist auffallend gross; anstelle des Hymeniums befindet sich das Mycelium. – Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.



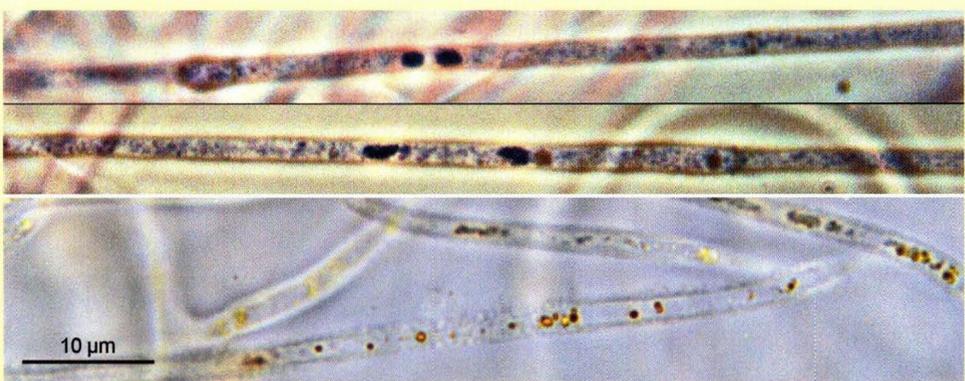
**Abb. 208:** Bau des Markes. Von links nach rechts: Irreguläre Trama im Zentrum des Astes; Physalohyphen mit 2 Kernen und einem Proteinkristall (Pfeil); Physalohyphe mit dünner Hyphe; Physalohyphe ohne Fortsetzung; zwei Physalohyphen ohne Fortsetzung in Kongorot; Thromboplere in Baumwollblau

aus sehr langen Zellen zusammengesetzt (Abb. 210). Wie alle Hyphen des Klebrigen Hörnlings sind auch sie schnallenlos. Das **gelbe Pigment** ist in kleinen Fetttropfchen gelöst, die in manchen Hyphen, in den Basidien und in den Sporen frei liegend vorkommen.

Die **Wachstums-Spitze** eines Astes des Klebrigen Hörnlings besteht aus dicht irregulär verwobenen generativen Hyphen und ist eine Fortsetzung des irregulären Zentralteiles des Markes, allerdings ohne Lücken zwischen den Hyphen und ohne turgeszente Erweiterung der Hyphen



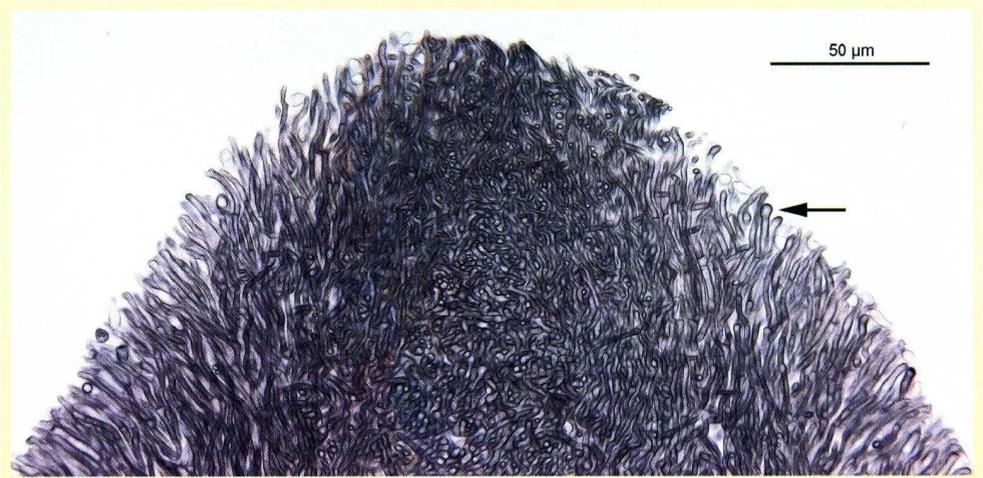
**Abb. 209:** Geliferen und gelatinöse Masse des Klebrigen Hörnlings. – Mikrotomschnitte. – **Links:** Tannin - Eisenchlorid - Safranin, Hellfeld. **Mitte und rechts:** Eisenchlorid - Hämatoxylin, Phasenkontrast. Das feinflockige Aussehen der gelatinösen Masse ist vielleicht eine Folge der Fixierung oder der Entwässerung.



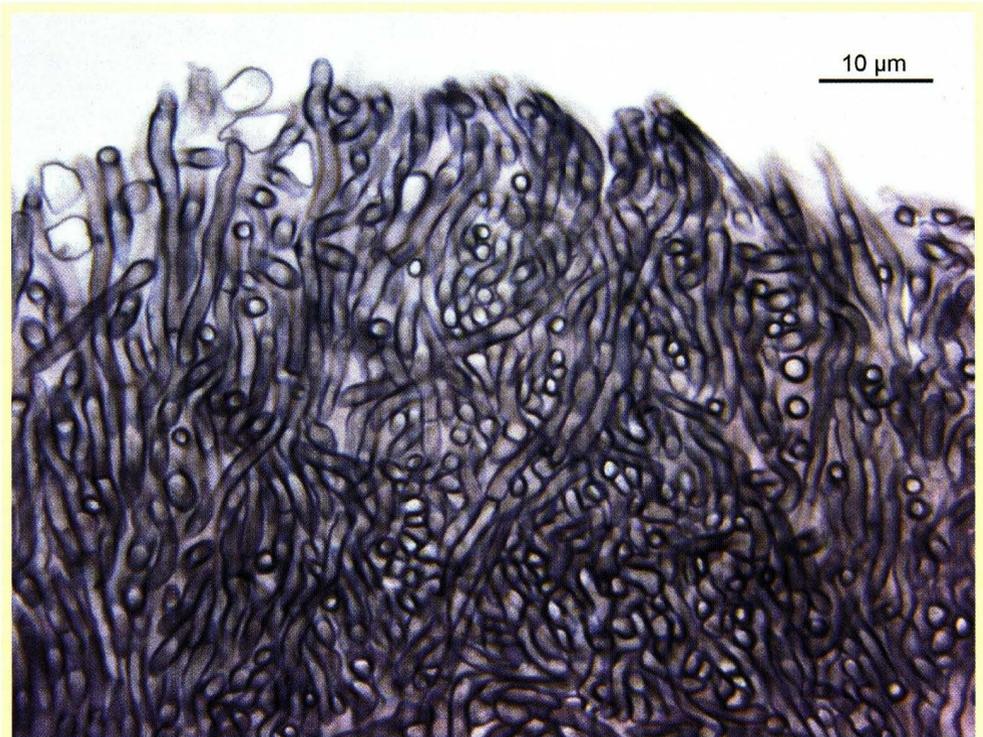
**Abb. 210:** **Oben** zwei generative Hyphen mit je 2 Kernen. Alkohol-Eisessig. Eisen-Karminessigsäure. Phasenkontrast. **Unten** generative Hyphen mit gelben Fetttropfchen. Das Pigment (Karotin und Karotinoide) sind im Fett gelöst. Lebend, in Brunnenwasser fotografiert.

(Abb. 211). Das dichte, irreguläre Zentralgeflecht reicht bis knapp unter den Scheitel. Von diesem Geflecht wachsen generative Hyphen nach oben (Spitzenwachstum). Etwas weiter unten zweigen vom dicht irregulär verwobenen Mark nach aussen-oben Hyphen ab, die knapp unterhalb des Scheitels die erste, lockere Anlage des Hymeniums bilden. Dieses ist hier noch locker gebaut, aber bereits etwa 50 µm unter dem Scheitel können die ersten Basidiolen mit geschwollenem Oberteil gesehen werden. Die breite gelatinöse Zone fehlt im Scheitel, obwohl die vom Mark seitlich abgehenden Hyphen eine leicht gelatinöse Oberfläche haben.

Das **Hymenium** bedeckt die Äste der Klebrigen Hörnlings allseitig rundum und reicht von knapp unter der Spitze bis knapp über den Strunk. Seine Basidien bilden keine geschlossene Palisade, sondern sie sind in einer dünnen, gelatinösen Masse regelmässig verstreut und liegen dicht



**Abb. 211:** Wachstums-Spitze des Klebrigen Hörnlings. – Das Mark ist sehr dicht irregulär geflochten und besteht aus nicht turgeszenten generativen Hyphen. Es reicht in der Mitte fast bis zur Oberfläche des Scheitels. In der Anlage des Hymeniums können bereits knapp unter dem Scheitel die ersten Basidien gesehen werden (**Pfeil**). – Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.



**Abb. 212:** Scheitel der Wachstums-Spitze der Abb. 211, mit dem irregulären Zentral-Geflecht und den nach oben wachsenden generativen Hyphen.

beieinander aber ohne sich gegenseitig zu berühren. Sie sind auch nicht alle streng parallel ausgerichtet, wenn auch die allgemeine horizontale Richtung recht gut eingehalten wird (Abb. 213). Wie das vieler stift- oder keulenartiger Pilze zeigt auch das Hymenium von *Calocera viscosa* ein Dickenwachstum (Abb. 213, 214), allerdings durch Verlängerung der Basidien statt durch Übergipfelung durch neue Basidien, wie das bei den echten Korallen der Fall ist.

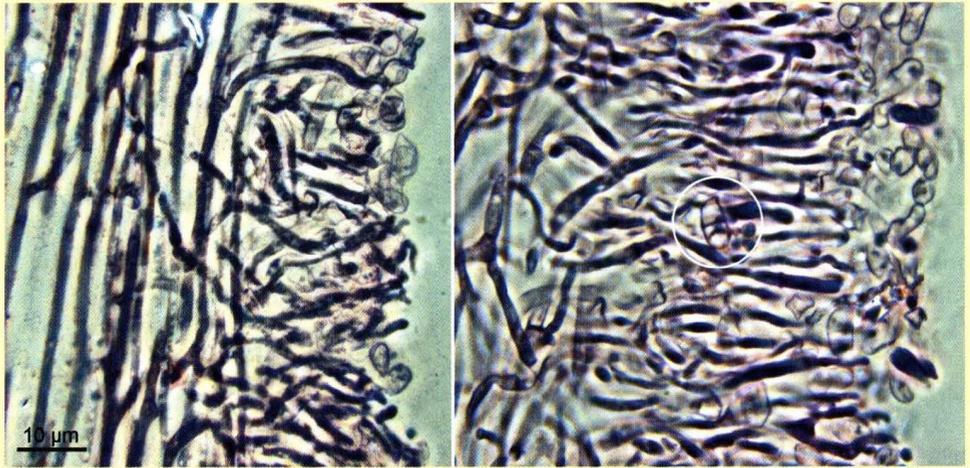
Die **Basidien** des Klebrigen Hörnlings fallen durch ihre zweigabelige Form auf und werden deshalb oft auch «Stimmgabelbasidien» genannt. Sie sind stark fetthaltig und erscheinen tropfig-körnig (Abb. 215). In den Öltröpfchen sind die gelben Pigmente des Pilzes gelöst, aber im Mikroskop erscheinen sie meist nur schwach gefärbt. Das Fett kann mit Sudan III oder Sudan IV gefärbt werden.

Die Basidien befinden sich in einer gallertigen Masse eingebettet. Die beiden Gabeläste durchwachsen wie Hyphen die Gallerte um auf deren Oberfläche je ein Sterigma und eine Spore zu bilden (Abb. 213, 214, 216, 217). An der Basis der Gabeläste befindet sich keine Querwand.

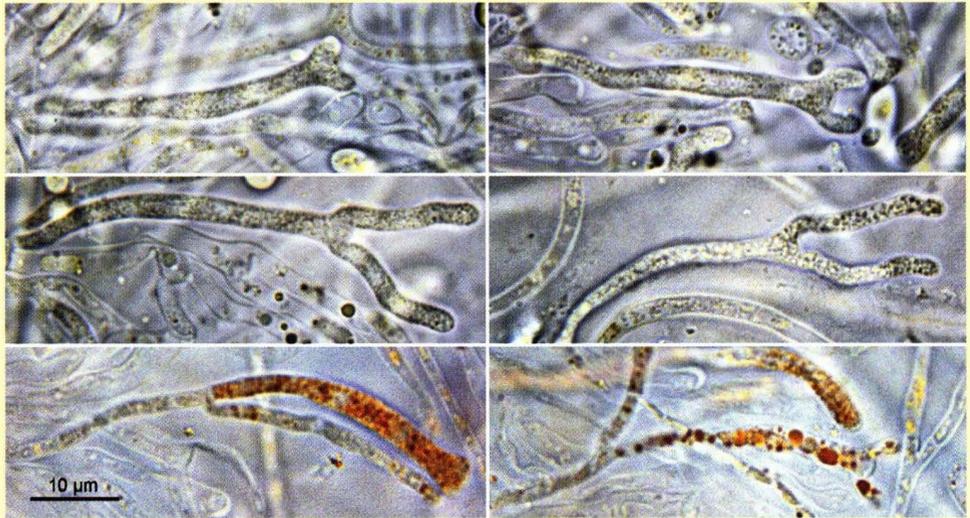
Die **Entwicklung der Basidien** des Klebrigen Hörnlings wurde zuerst von DANGEARD (1895) studiert. Die junge Basidie (Basidiole) ist zweikernig wie die Zellen der generativen Hyphen



**Abb. 213:** Das Hymenium des Klebrigen Hörnlings im Längsschnitt durch ein Basidiom. Das Zytoplasma der jungen Basidien ist dunkel blau gefärbt. Die Basidien bilden keine regelmässige Palisade; im Schnitt ist daher ihre charakteristische Gabelform kaum erkennbar. Eine junge Basidie hat gerade begonnen am Scheitel die zwei Äste der Gabel anzulegen (**roter Pfeil**); in der Mitte ist der erhobene Scheitel der Basidie sichtbar, er wird nicht auswachsen. In zwei jungen Basidien ist je ein Kern sichtbar (**blaue Pfeile**). Auf der Oberfläche sind einige tote Sporen erkennbar (einige mit **schwarzen Pfeilen** markiert); sie blieben auf der klebrigen Oberfläche hängen. – Aluminium - Zirkonium - Hämatoxylin.

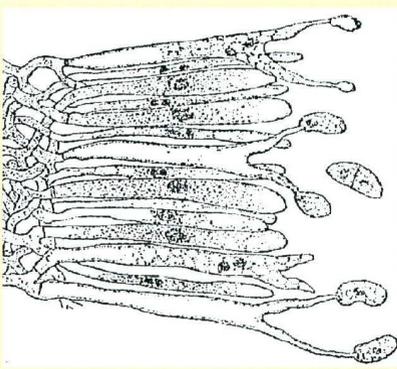


**Abb. 214:** Das Hymenium des Klebrigen Hörnlings wird durch das Wachstum der Basidien verdickt und kann an der Oberfläche haftende Objekte (z.B. tote Sporen, weisser Kreis) einschliessen. Auf der Oberfläche sind zahlreiche tote Sporen erkennbar. – Links junges, noch dünnes Hymenium; rechts ein älteres und dickeres Hymenium. – Aluminium - Zirkonium - Hämatoxylin; Phasenkontrast.



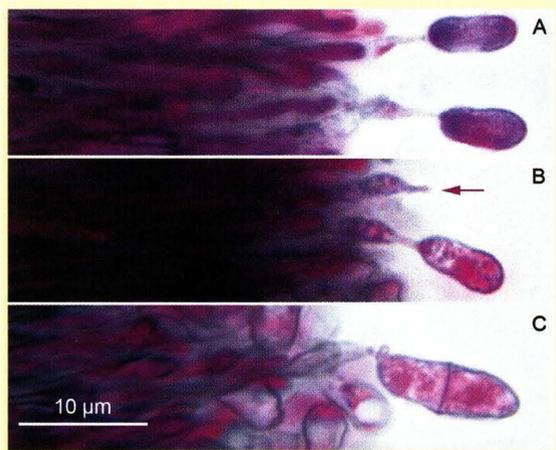
**Abb. 215:** Junge Basidien in verschiedenen Wachstumsstadien noch vor der Ausbildung der Sterigmen und Sporen. Sie enthalten sehr viele kleine Fetttropfchen, die durch Karotin und Karotinoide blass gelb gefärbt sind. – Quetschpräparat in Glycerin-Lauge, Hellfeld. – In den beiden untersten Fotografien sind die Fette durch Sudan III künstlich angefärbt worden, wobei die Tröpfchen teilweise zusammenflossen. Hellfeld.

(Abb. 218). Kurz vor der Kernverschmelzung (Karyogamie) erscheinen in jedem Kern die Chromosomen. Danach streckt sich der diploide Kern und die Chromosomen werden sehr deutlich. Diese Prophase der ersten Kernteilung dauert lange, und entsprechend viele Basidien befinden



**Abb. 216:** Historische Abbildung: Erste Darstellung der Basidien des Klebrigen Hörnlings in verschiedenen Entwicklungsstadien.

Die in einer (nicht gezeigten) Gallerte eingeschlossenen Basidien treiben zwei Gabeläste durch die Gallerte des Fruchtkörpers. Auf dessen Oberfläche bilden sie dann je zwei Sterigmen und zwei Sporen, die später zweizellig werden. – Nach DANGEARD 1895, *Calocera viscosa*, leicht verändert.



**Abb. 217:** Über das Hymenium herausragende Gabeläste mit Sterigmen und z.T. mit Sporen.

A: Zwei Äste einer Basidie, jede mit je einer Spore.

B: Zwei Äste einer Basidie, einer ohne (Pfeil), der andere mit einer einkernigen Spore. –

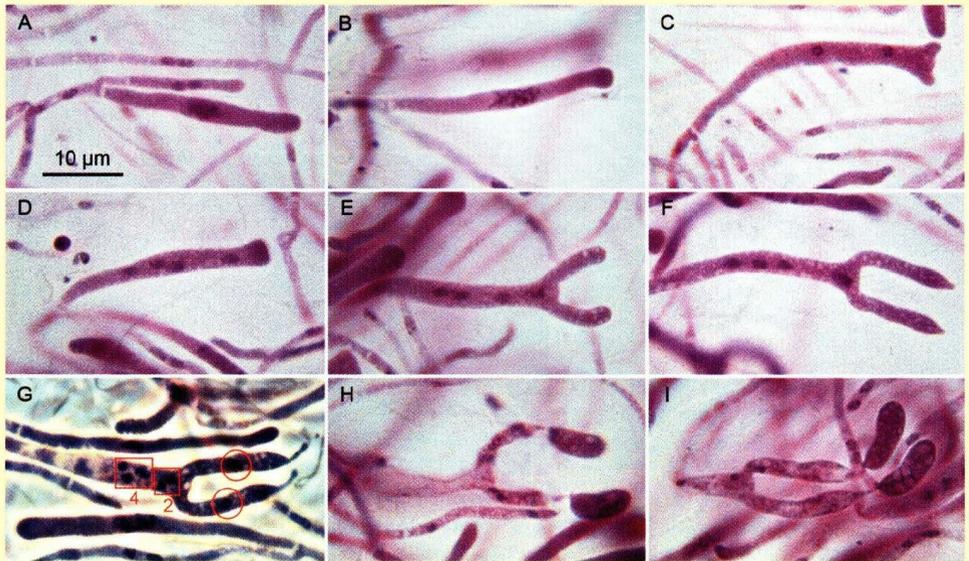
C: Ein Gabelast mit einer zweizelligen Spore. – *Calocera viscosa*; Mikrotomschnitt, Säurefuchsin - Tannin - Eisenchlorid - Hämatoxylin.

sich in diesem Stadium im Quetschpräparat. Die zweite Kernteilung folgt rasch auf die erste, so dass Basidien mit zwei Kernen eher selten anzutreffen sind. Die Gabeläste können bereits am Ende der diploiden Phase auswachsen, aber meist geschieht das nach der ersten oder zweiten Kernteilung. Das Vierkernstadium dauert recht lange, und in dieser Zeit wachsen die Gabeläste stark aus. Am Ende dieses Wachstums teilen sich die Kerne ein drittes Mal, so dass die Basidie nun acht Kerne enthält, und auf den beiden Gabelästen sprossen je ein Sterigma. Zwei der acht Kerne wandern in die Gabeläste und später in die jungen Sporen.

Die **Sporen** sind erst einzellig und enthalten einen einzigen Kern, doch bald werden einige bereits auf den Sterigmen zweizellig. Die meisten abgesprungenen Sporen sind einzellig, aber vor dem Keimen werden sie zweizellig. Die Sporenwand ist sehr dünn, farblos und inamyloid, und sie färbt sich auch nicht (oder nur sehr schwach) mit Kongorot, Toluidinblau und Baumwollblau. Die gelb-orange Farbe des Sporenpulvers beruht nicht, wie bei den meisten Basidiomyceten, auf einem Pigment in oder auf der Sporenwand, sondern auf dem Sporenhalt, genauer auf Karotin und Karotinoiden, die in den Fetttropfen der Sporen gelöst sind (Abb. 219).

Die **Keimung** der Sporen beginnt bereits nach 12–24 Stunden im feucht gehaltenen Sporenpulver oder sogar schon auf der feuchten Oberfläche des Pilzes. Aus beiden Zellen der Spore sprossen sehr dünne Stielchen, die sich bald verzweigen und kleine, birnförmige Konidien tragen (Abb. 220). Diese lösen sich leicht ab und finden sich oft recht zahlreich in den Quetschpräparaten älterer Hörnlinge oder in Aufschwemmungen eines feucht gehaltenem Sporenpulvers.

Hier ist ein Wort zu einer oft missverstandenen Terminologie angebracht. Im letzten Drittel des 19. Jahrhunderts wurde den Basidien und dem Keimverhalten der Sporen mehr Aufmerksamkeit zuteil, da bessere Mikroskope und neue Präparationstechniken zur Verfügung standen.



**Abb. 218:** Einige Stadien aus der Basidientwicklung der *Calocera viscosa*. – **A:** Eine generative Hyphe und eine Basidiole mit je zwei Kernen; darunter eine diploide Basidiole nach der Kernverschmelzung. – **B:** Die beiden haploiden Kerne haben bereits vor der Kernverschmelzung Chromosomen ausgebildet. Die beiden Nukleoli sind sichtbar. Dieses Stadium ist sehr kurz. – **C:** Junge Basidie nach der ersten Kernteilung mit 2 Kernen und Anlagen der apikalen Gabeläste. – **D,E,F:** Vier haploide Kerne nach der zweiten Kernteilung. Auswachsen der Gabeläste. Aussprossen der Sterigmen in F. – **G:** Acht haploide Kerne nach der dritten Kernteilung, zwei davon in den Gabelästen. Die Sterigmen sind voll ausgebildet und jede trägt bereits eine winzige Apophyse; Phasenkontrast. – **H,I:** Reife Basidien mit je 2 Sporen, durch das Quetschen arg verformt. In den Basidien sind einige verkümmerte Kerne erkennbar. – Fixierung mit Alkohol-Eisessig, Hydrolyse mit 20%iger Schwefelsäure, Färbung mit Eisen-Karminessigsäure, Quetschpräparat in Hoyers Medium, Hellfeld (ausser G). – Die dunkle Färbung in einigen Scheiteln beruht auf einer hohen Konzentration von Proteinen; es sind dies keine Kerne.

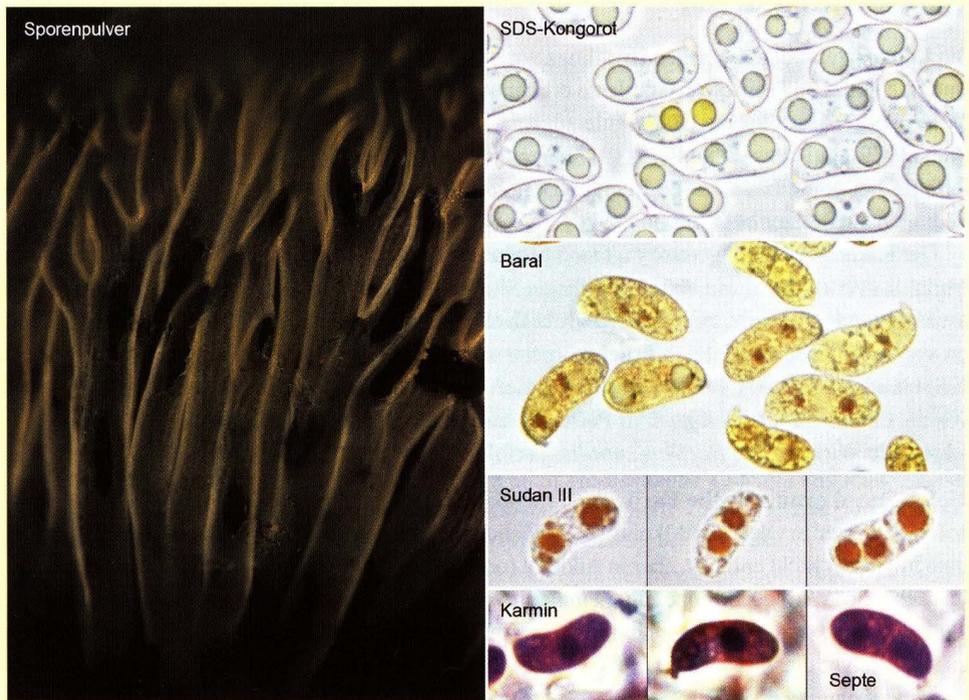
Diese erlaubten feinere Untersuchungen und somit neue Erkenntnisse nicht nur in der Mykologie, sondern in der ganzen Biologie und auch in der Medizin.

Aus dieser Zeit stammt auch die Beobachtung, dass die Basidien der Lamellenpilze, Ziegenbärte und vieler anderer Basidiomyceten aus einer einzigen Zelle bestehen, die Basidien vieler Gallertpilze hingegen vierzellige Basidien tragen. Man sprach von ungeteilten **Holobasidien** und von geteilten **Phragmobasidien** (holo = ganz; phragmo = geteilt).

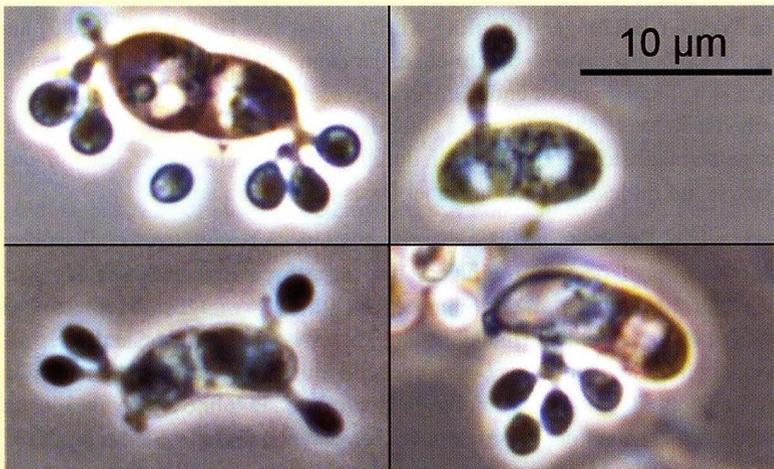
Aus dieser Zeit stammt auch die Beobachtung, dass die meisten Basidiosporen mit einer Hyphe keimen, eine Minderheit dagegen mit Konidien, etwa wie der hier besprochene Hörnling. Diese Minderheit wurde **Heterobasidiomyceten** genannt, die restlichen Basidiomyceten **Hombasidiomyceten** (hetero = anders; homo = gleich).

Man fand auch, dass die meisten Heterobasidiomyceten Phragmobasidien, die meisten Hombasidiomyceten Holobasidien bilden. Aber eben nicht alle. So ist z.B. *Calocera* ein Heterobasidiomycet mit Holobasidien.

Der weit verbreitete Fehler besteht nun darin, alle Heterobasidiomyceten Phragmobasidiomyceten zu nennen, die beiden Begriffe für synonym zu halten.



**Abb. 219:** Die Sporen des Klebrigen Hörnlings enthalten meist zwei grosse Öltropfen, die durch fettliche Pigmente (Karotin und Karotinoide) mehr oder weniger gelb gefärbt sind. Das Sporenpulver ist deswegen gelb-orange gefärbt, was auf einem schwarzen Hintergrund besonders schön zur Geltung kommt. Die Sporenwand ist inamyloid und färbt sich auch kaum mit Kongorot. Die Baralsche Jodlösung färbt in manchen Sporen zwei, seltener nur einen oder drei Klümpchen Glykogen braun an. Sudan III färbt die Öltropfen stark an. Frisch abgesprungene Sporen sind meist einzellig und enthalten einen einzigen Kern, aber sie werden bald zweizellig, sofern sie feucht gehalten werden (auf der klebrigen Oberfläche des Pilzes oder in einem Sporenpulver in einer feuchten Kammer).



**Abb. 220:** Die Basidiosporen des Klebrigen Hörnlings keimen mit der Bildung von Konidien. – Phasenkontrast.

## Allerlei Wissenswertes

Die **Lebensweise** des Klebrigen Hörnlings wird in der Literatur widersprüchlich dargestellt. Während SEIFERT (1987) eine Weissfäule zu erkennen glaubte, sprechen sich WORRALL, ANAGNOST & ZABEL (1997) klar für eine Braunfäule aus und widersprechen Seifert ausdrücklich. Nach DELATOUR (1979) und SIEPMANN (1979, 1983) erzeugt der Klebrige Hörnling Kernholzfäule und Wurzelfäule bei Nadelbäumen, und nach KOCH & THOMSEN (2003) kann *Calocera viscosa* auch lebende Nadelhölzer befallen.

Der Klebrige Hörnling verteidigt sich gegen Befall durch Fadenwürmer (Nematoden) mit der Produktion eines für diese Würmer giftigen Stoffes unbekannter chemischer Natur. Während in unverletzten Hörnlingen keine solche Gifte nachgewiesen werden konnten, waren sie in Extrakten von mechanisch verletzten Fruchtkörpern schon nach 30 Minuten klar vorhanden (STADLER & STERNER 1998). Als Testobjekte diente der in manchen Laboratorien gebrauchte «Modellwurm» *Caenorhabditis elegans* in Petrischalen-Kulturen. SUAY & al. (2000) fanden eine antibakterielle Wirkung auf *Bacillus subtilis*, verfolgten aber diese Spur nicht weiter.

Die leuchtend **orange-gelbe Farbe** der Fruchtkörper stammt von (fast) wasserunlöslichen Farbstoffen, die aber in Ölen und Alkohol leicht löslich sind. Dementsprechend werden Klebrige Hörnlinge in Wasser nicht entfärbt, aber in Alkohol (oder Brennsprit) gelegt, färbt sich dieser in wenigen Stunden gelb. Wird der Alkohol über eine Zeit von 1-2 Tagen mehrmals erneuert, so werden (fast) alle gelben Farbstoffe ausgezogen und die Hörnlinge nehmen eine weisse bis milchweisse Farbe an. Die Analyse dieses alkoholischen Extraktes zeigt die Gegenwart von zwei Hauptpigmenten, Karotin und Kryptoxanthin (TURIAN 1960). Diese beiden Stoffe kommen in sehr vielen Pflanzen, vielen Tieren und Pilzen und auch in manchen Bakterien vor. Der Farbstoff der Möhren (= Karotten) ist ein Karotin, und Kryptoxanthin ist ein Hydroxid des Karotins (d.h. ein Xanthophyll). In der Möhre liegt das Karotin in der Zelle als orangefarbige Kristalle vor, im Klebrigen Hörnling sind beide Farbstoffe in Öltröpfchen gelöst. Im Menschen (und wohl auch in andern Säugetieren) werden beide Stoffe zu Vitamin A umgewandelt und deshalb oft auch Provitamin-A genannt. Bei Pflanzen und Pilzen können sie vielleicht oxydative DNA-Schäden verhindern oder reparieren. Es wird auch gedacht, dass Kryptoxanthin helfen könnte Krebs zu mildern oder zu heilen (LIAN & al. 2006; LORENZO & al. 2009).

**Ein Weisser Klebriger Hörnling** wurde zuerst von BRESADOLA (1896) aus Italien unter dem Namen *Calocera cavarae* beschrieben, der dann von McNABB (1965) zu einer Varietät des Klebrigen Hörnlings gemacht und *Calocera viscosa* var. *cavarae* genannt wurde. Dieser wurde dann auch von REID (1988) in England gefunden. Der Weisse Hörnling ist nicht nur durch das Fehlen der gelben Farbstoffe, sondern auch durch etwas grössere Sporen gekennzeichnet, und eine neue Analyse auf molekulartaxonomischer Basis drängt sich auf.

**Systematik.** Die gabeligen Basidien kommen noch bei weiteren Gallertpilzen vor, die aber verschiedene Fruchtkörperformen haben (flach ausgebreitet, pustelförmig, lappig, spatelig, stiftförmig, kreiselförmig) und die alle stammesgeschichtlich verwandt sind (WEISS & OBERWINKLER 2001; HIBBETT & BINDER 2002; HIBBETT 2006; MATHENY & al. 2007). Sie werden alle in der klassischen monophyletischen Ordnung *Dacrymycetales* zusammengefasst, die in der Molekularsystematik der Basidienpilze so eigenständig da steht, dass sie heute *Dacrymycetes* genannt wird. Diese Namen basieren auf der Typusgattung *Dacrymyces*, und diese Gattung führte auch zur Bezeichnung *Dacrymyces*-Basidie. Insgesamt umfasst diese Gruppe weltweit weniger als 100 Arten.

## Literaturverzeichnis

- AGERER R., 1986: Studies on Ectomycorrhizae III. Mycorrhizae formed by four fungi in the genera *Lactarius* and *Russula* on spruce. – *Mycotaxon* **27**: 1-59.
- AGERER R., 1990: Studies on Ectomycorrhizae XXIV. Ectomycorrhizae of *Chroogomphus helveticus* and *C. rutilus* (Gomphidiaceae, Basidiomycetes) and their relationship to those of *Suillus* and *Rhizopogon*. – *Nova Hedwigia* **50**: 1-63.
- AGERER R., 1999: Never change a functionally successful principle: The evolution of Boletales s.l. (Hymenomycetes, Basidiomycota) as seen from below-ground features. – *Sendtnera* **6**: 5-91.
- AGERER R., 2004: Rhizomorph structures of Hymenomycetes: A possibility to test DNA-based phylogenetic hypotheses? In: Agerer, Piepenbring & Blanz (eds.): *Frontiers in Basidiomycote Mycology*. IHW-Verlag, Eching.
- ANKE H., BERGENDORFF O. & STERNER O., 1989: Assays of the biological activities of guaiane sesquiterpenoids isolated from the fruit bodies of edible *Lactarius* species. – *Food and Chemical Toxicology* **27**: 393-397.
- ANTONIN V. & NOORDELOOS M.E., 1997: A Monograph of *Marasmiellus*, *Collybia* and related genera in Europe. Part 2: *Collybia*, *Gymnopus*, *Rhodocollybia*, *Crinipellis*, *Chaetocalathus*, and additions to *Marasmiellus*. – *Libri botanici* Vol 17. IHW-Verlag, Eching bei München.
- BAERISWYL IRÈNE & CLÉMENÇON H., 1986: Die dickwandigen, dextrinoiden Sporen von *Collybia butyracea*. – *Mycologia Helvetica* **2**: 49-58.
- BAMBEKE C. VAN, 1902: Sur la présence de cristalloïdes chez les Autobasidiomycètes. – *Bull. Acad. Roy. Belg. Sci.* 227-250.
- BASSO M.T., 1999: *Lactarius*. – *Fungi europaei*, Vol. 7.
- BEENKEN L., 2004: Die Gattung *Russula*. Untersuchungen zu ihrer Systematik anhand von Ektomykorrhizen. – Dissertation, Universität München.
- BEER R., 1911: Notes on the development of the carpophore of some Agaricaceae. – *Ann. Bot.* **25**: 683-689.
- BENDEL M., KIENAST F. & RIGLING D., 2006: Genetic population structure of three *Armillaria* species at the landscape scale: a case study from Swiss *Pinus mugo* forests. – *Mycol. Res.* **110**: 705-12.
- BERKELEY M.J. & BROOME C.E., 1883: Notices of British fungi. *Annals and Magazine of Natural History Ser. 5* 12: 370.
- BESSON M.A., 1971: Ultrastructure de la paroi sporique des *Laccaria* Berk. et Br. (Agaricales). – *C.R. Acad. Sci. Paris* **272** (D): 1078-1081.
- BOEKHOUT T., 1999: *Megacollybia* – In: *Flora Agaricina Neerlandica* Vol. 4. – Balkema Rotterdam, Brookfield.
- BRAND F., 1991: Ektomykorrhizen an *Fagus sylvatica*. Charakterisierung und Identifizierung, ökologische Kennzeichnung und unsterile Kultivierung. – *Libri Botanici* **2**: 1-229.
- BRAND F., 1992: Mixed Associations of Fungi in Ectomycorrhizal Roots. In Read D.J., Lewis D.H., Fitter A.H., Alexander I.J. (eds.) *Mycorrhizas in Ecosystems*. – CAB International, Wallingford.
- BRAND F. & AGERER R., 1986: Studien an Ektomykorrhizen VIII. Die Mykorrhizen von *Lactarius subdulcis*, *Lactarius vellereus* und *Laccaria amethystina* an Buche. – *Zeitschrift f. Mykol.* **52**: 287-320.
- BREFELD O., 1877: *Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. III: Basidiomyceten I*. Verlag von Arthur Felix, Leipzig.
- BREITENBACH J. & KRÄNZLIN F., 1991: *Pilze der Schweiz. Band 3*. Verlag Mykologia Luzern.
- BRESADOLA J., 1937: *Iconographia Mycologica* vol. IV. – Mailand.
- BULLER A.H.R., 1922: *Researches on Fungi. vol. II*. Longmans, Green & Comp. London.

- BULLER A.H.R., 1971: Biology of fruiting bodies and underground parts of basidiomycetes. – Trans. Brit. Mycol. Soc. **57**: 5-24; by C. T. Ingold.
- BULLIARD P., 1780: Herbar de la France IV, tab. 398. (nach Index Fungorum, 2010)
- BUXBAUM J.C., 1732: De Propagatione Fungorum per radices. – Commentarii Academiae scientiarum Imp. Petropolitanae (Acta Petropolitana) **3**: 264-267.
- CERNOHORSKY T., 1951: *Russula Adelae* nov. spec., ein neuer Manschettentäubling. – Sydowia **5**: 315-316.
- CLÉMENÇON H., 1974: Die Wandstrukturen der Basidiosporen. V. *Pholiota* und *Kuehneromyces*, verglichen mit *Galerina* und *Gymnopilus*. – Zeitschr. Pilzkunde **40**: 105-126.
- CLÉMENÇON H., 1994: Verhalten der Sekrethyphen in Goldchlorid, Silberammin, Chlorzinkjod und Schwefelsäure. – Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas **IX**: 161-170.
- CLÉMENÇON H., 1997: Anatomie der Hymenomyceten. – Flück Teufen.
- CLÉMENÇON H., 2002: Mycelial morphology, rhizomorph anatomy and primordium formation of *Gymnopilus penetrans* (Cortinariaceae, Basidiomycetes). – Feddes Repertorium **113** (2002) 1-2: 63-79.
- CLÉMENÇON H., 2004: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. – J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin - Stuttgart.
- CLÉMENÇON H., 2005: Rhizomorph anatomy of *Ossicaulis lignatilis* (Tricholomatales), with special attention to its haustoria-like intrahyphal hyphae. – Mycological Progress **4**: 167-173.
- CLÉMENÇON H., 2005: Wenn monströse Basidien Zystiden vortäuschen. – Schweiz. Z. Pilzkunde **83**: 220-221.
- CLÉMENÇON H., 2008: Anatomie der Rhizomorphen von *Resinicium bicolor*. – Z. f. Mykologie **74**: 263-272.
- CLÉMENÇON H., 2009: Methods for Working with Macrofungi. Laboratory Cultivation and Preparation of Larger Fungi for Light Microscopy. – IHW-Verlag, Eching bei München.
- CZEDERPILTZ D.L.L., VOLK T.J. & BURDSALL H.H., 2001: Field observations and inoculation experiments to determine the nature of the carpophoroids associated with *Entoloma abortivum* and *Armillaria*. – Mycologia **93**: 841-851.
- DANGEARD P.A., 1895: Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes. – Le Botaniste **4**: 119-181.
- DELATOUR C., 1979: Le *Calocera viscosa*, agent d'une pourriture de coeur du sapin de Douglas? – Compte rendu des séances de l'Académie d'Agriculture de France **1979**: 1325-1327.
- DESJARDIN D.E., OLIVEIRA A.G. & STEVANI C.V., 2008: Fungi bioluminescence revisited. – Photochem. Photobiol. Sci. **7**: 170-182.
- DOSKEY P.V. & UGOAGWU B.J., 1989: Atmospheric deposition of macronutrients by pollen at a semi-remote site in northern Wisconsin. – Atmospheric Environment **23**: 2761-2766.
- DOWSON C.G., RAYNER A.D.M. & BODDY L., 1988: The form and outcome of mycelial interactions involving cord-forming decomposer basidiomycetes in homogeneous and heterogeneous environments. – New Phytol. **109**: 423-432.
- DULGER B., YILMAZ F. & GUCIN F., 2002: Antimicrobial Activity of Some *Lactarius* Species. – Pharmaceutical Biology **40**: 304-306.
- DUNCAN E.G. & GALBRAITH M.H., 1972: Post-meiotic events in the Homobasidiomycetidae. – Trans. Brit. Mycol. Soc. **58**: 387-392.
- FAYOD V., 1889: Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinés. – Ann. Sci. Nat. Bot. **VII**: 9, 181-441.
- FINLAY R.D., 2005: Mycorrhizal symbiosis: myths, misconceptions, new perspectives and future research priorities. – Mycologist **19**: 90-96.

- FRIES E.M., 1815: *Observationes mycologicae* **1**: 23. – Leipzig.
- FRIES E.M., 1821: *Systema mycologicum* **I**: 106. – Lund.
- FRIES N., 1977: Germination of *Laccaria laccata* spores in vitro. – *Mycologia* **59**: 848-850.
- GARNICA S., WEISS M., WALTHER G. & OBERWINKLER F., 2007: Reconstructing the evolution of agarics from nuclear gene sequences and basidiospore ultrastructure. – *Mycol. Res.* **111**: 1019-1029.
- GÄUMANN E.A. & DODGE C.W., 1928: *Comparative Morphology of Fungi*. – McGraw-Hill Book Company, N.Y.
- GHERBI H., DELARUELLE C., SELOSSE M.-A. & MARTIN F., 1999: High genetic diversity in a population of the ectomycorrhizal basidiomycete *Laccaria amethystina* in a 150-year-old beech forest. – *Molecular Ecology* **8**: 2003-2013.
- GOOS R.D., 1984: Another case of mushroom poisoning involving *Tricholomopsis platyphylla*. – *Mycologia* **76**: 350-351.
- GOOS R.D. & SHOOP C.R., 1980: A case of mushroom poisoning caused by *Tricholomopsis platyphylla*. – *Mycologia* **72**: 433-435.
- GOURBIÈRE F., 1983: Pourriture blanche de la litière d'*Abies alba* Mill. II. Répartition spatio-temporelle et activité annuelle des Basidiomycètes du genre *Collybia*. – *Rev. Ecol. Biol. Sol* **20**: 461-474.
- GRÖGER F., 2006: Bestimmungsschlüssel für Blätterpilze und Röhrlinge in Europa. Teil I. – *Regensburger Mykologische Schriften*, Band 13.
- GULDEN G., STENSRUD Ø., SHALCHIAN-TABRIZI K. & KAUSERUD H., 2005: *Galerina* Earle: A polyphyletic genus in the consortium of dark-spored agarics. – *Mycologia* **97**: 823-837.
- HARTIG R., 1874: *Wichtige Krankheiten der Waldbäume*. – Springer, Berlin.
- HEILMANN-CLAUSEN J., VERBEKEN A. & VESTERHOLT J., 2000: The genus *Lactarius*. – *Fungi of Northern Europe*, Vol. 2. – Danish Mycol. Soc.
- HIBBETT D.S., 2006: A phylogenetic overview of the Agaricomycotina. – *Mycologia* **98**: 917-925.
- HIBBETT D.S. & BINDER M., 2002: Evolution of complex fruiting-body morphologies in homobasidiomycetes. – *Proc. Royal Soc. London B* **269**: 1963-1969.
- HIBBETT D.S., NILSSON R.H., SNYDER M., FONSECA M., COSTANZO J. & SHONFELD M., 2005: Automated Phylogenetic Taxonomy: An Example in the Homobasidiomycetes (Mushroom-Forming Fungi). – *Systematic Biology* **54**: 660-668.
- HORAK E., 2005: *Röhrlinge und Blätterpilze in Europa*. – Elsevier, Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg.
- HORTON T.R., 2006: The number of nuclei in basidiospores of 63 species of ectomycorrhizal Homobasidiomycetes. – *Mycologia* **98**: 233-238.
- HUGHES K.W. & 14 weitere Autoren, 2007: *Megacollybia* (Agaricales). – *Rep. Tottori Mycol. Inst.* **45**: 1-57.
- HUIJSMAN H.S.C., 1955: Observations on Agarics. – *Fungus* **25**: 18-43.
- HUMPHREY J., FERRIS R. & QUINE C., 2003: Biodiversity in Britain's planted forests. – *Forest Ecology and Management* **131**: 255-267.
- HUTCHISON L.J. & BARRON G.L. 1996: Parasitism of yeasts by lignicolous Basidiomycota and other fungi. – *Canad. J. Bot.* **74**: 735-742.
- HUTCHISON L.J. & BARRON G.L. 1997: Parasitism of algae by lignicolous Basidiomycetes and other fungi. – *Canad. J. Bot.* **75**: 1006-1011.
- HUTCHISON L.J. & BARRON G.L., 1997: Parasitism of pollen as a nutritional source for lignicolous Basidiomycota and other fungi. – *Mycol. Res.* **101**: 191-194.
- IMAMURA A., 2001: Report on *Laccaria amethystina*, newly confirmed as an ammonia fungus. – *Mycoscience* **42**: 623-625.

- ITEN P.X., MÁRKI-DANZIG H., KOCH H., EUGSTER C.H., 1984: Isolierung und Struktur von Pteridinen (Lumazinen) aus *Russula* sp. (Täublinge; Basidiomycetes) – *Helv. Chim. Acta* **67**: 550-569.
- JANKOVSKA L., VÁGNER A. & APLTAUER J., 2002: The decomposition of wood mass under conditions of climax spruce stands and related mycoflora in the Krkonose Mountains. – *J. Forest Sci.* **48**: 70-79.
- JÜLICH W., 1981: Higher taxa of Basidiomycetes. – *Bibliotheca mycologica* 85. J. Cramer.
- KERR J.F.R., WILLIE A.H. & CURRIE A.R., 1972: Apoptosis: a basic biological phenomenon with wide-ranging implications in tissue kinetics. – *British Journal of Cancer* **26**: 239-257.
- KNECHT J., 1967: Zur Stellung von *Oudemansiella platyphylla* (Pers. ex Fr.) Mos. und Vergleich mit *Oudemansiella radicata* (Relh. ex Fr.) Bours. und *Tricholomopsis rutilans* (Schff. ex Fr.) Sing. – *Schweiz. Z. Pilzkunde* **45**: 177-188.
- KNIEP H., 1911: Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von *Armillaria mellea* Fl. Dan. – *Z. Bot.* **3**: 529-553.
- KNUDSEN H. & VESTERHOLT J. (editors), 2008: *Funga Nordica*. Agaricoid, boletoid and cyphelloid genera. – Nordsvamp, Copenhagen.
- KOCH J. & THOMSEN I.M., 2003: *Serpula himantioides*, *Heterobasidion annosum* and *Calocera viscosa* as butt rot fungi in a Danish Douglas-fir stand. – *Forest Pathology* **33**: 1-6.
- KORHONEN K., 1978: Interfertility and clonal size in the *Armillaria mellea* complex. – *Karstenia* **18**: 31-42.
- KORHONEN K., 1980: The origin of clamped and clampless basidia in *Armillariella ostoyae*. – *Karstenia* **20**: 23-27.
- KORHONEN K. & HINTIKKA V., 1974: Cytological evidence for somatic diploidization in dikaryotic cells of *Armillariella mellea*. – *Archives of Microbiology* **95**: 187-192.
- KOTLABA F. & POUZAR Z., 1972: Taxonomic and nomenclatural notes on some Macromycetes. – *Ceská Mykol.* **26**: 217-222.
- KOUL S.K., TANEJA S.C., IBRAHIM S.P., DHAR K.L. & ATAL C.K., 1985: A C-formylated azulene from *Lactarius deterrimus*. – *Phytochemistry* **24**: 181-182.
- KRÄNZLIN F., 2005: *Pilze der Schweiz*. Band 6. Russulaceae. – Verlag Mykologia Luzern.
- KÜHNER R., 1980: Les Hyménomycètes agaricoïdes. – *Num. spéc. Bull. Soc. Linn. Lyon*.
- KUYPER T.W., 1986: A revision of the genus *Inocybe* in Europe. I. Subgenus *Inosperma* and the smooth-spored species of subgenus *Inocybe*. – *Suppl. vol. Persoonia*. Rijksherbarium Leiden.
- LÆSSØE T. & PETERSEN J.H., 2008: MycoKey 3.1. *Funga Nordica* edition.
- LAMOURE D. & GUILLAUMIN J.J., 1985: Le cycle caryologique des Armillaires du groupe mellea. – *Europ. J. Forest Pathol.* **15**: 288-293.
- LEAKE J.R., 1994: Tansley Review No. 69: The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. – *New Phytol.* **127**: 171-216.
- LEAKE J.R., 2005: Plants parasitic on fungi: unearthing the fungi in myco-heterotrophs and debunking the 'saprophytic' plant myth. – *Mycologist* **19**: 113-122.
- LIAN F., HU K.-Q., RUSSELL R.M., WANG X.-D., 2006: Cryptoxanthin suppresses the growth of immortalized human bronchial epithelial cells and non-small-cell lung cancer cells and up-regulates retinoic acid receptor expression. – *International Journal of Cancer* **119**: 2084-2089.
- LOHWAG K., 1963: *Russula adalae* Cernohorsky. – *Schweiz. Z. Pilzkunde* **41**: 53-54.
- LOPEZ-REAL J., 1975: Formation of pseudosclerotia ("zone lines") in wood decayed by *Armillaria mellea* and *Stereum hirsutum*. I. Morphological aspects. – *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **64**: 465-471.
- LORENZO Y., AZQUETA A., LUNA L., BONILLA F., DOMÍNGUEZ G. & COLLINS A.R., 2009: The carotenoid cryptoxanthin stimulates the repair of DNA oxidation damage in addition to acting as an antioxidant in human cells. – *Carcinogenesis* **30**: 308-314.

- LU B.C., 1991: Cell degeneration and gill remodelling during basidiocarp development in the fungus *Coprinus cinereus*. – *Canad. J. Botany* **69**: 1161-1169.
- LU B.C., GALLO N. & KÜES U., 2003: White-cap mutants and meiotic apoptosis in the basidiomycete *Coprinus cinereus*. – *Fungal Genetics and Biology* **39**: 82-93.
- LUDWIG E., 2001: Pilzkompodium **1**(2): 58. – IHW Verlag, Eching.
- LUTZONI F. & al. (43 Mitautoren), 2004: Assembling the fungal tree of life: Progress, classification, and evolution of subcellular traits. – *Amer. J. Bot.* **91**: 1446-1480.
- MALENÇON G. & BERTAULT R., 1975: *Trav. Inst. Sci. Cherifien, Ser. Bot.* **33**: 398.
- MASSICOTTE H.B., MELVILLE L.H. & PETERSON R.L., 2005: Building a basidiocarp: a case study of *Laccaria* spp. fruitbodies in the extraradical mycelium of *Pinus* ectomycorrhizas. – *Mycologist* **19**: 141-149.
- MATHENY P.B. & 24 weitere Autoren, 2006: Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. – *Mycologia*, **98**: 982-995.
- MATHENY P.B. & al. (25 Mitautoren), 2007: Contributions of rpb2 and tef1 to the phylogeny of mushrooms and allies (Basidiomycota, Fungi). – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **43**: 430-451.
- MCARDEL R.E., 1932: The reaction of mycorrhizae to conifer seedling. – *J. Agaric. Res.* **44**: 287-316.
- MESKAUSKAS A., McNULTY L.J. & MOORE D., 2004: Concerted regulation of all hyphal tips generates fungal fruit body structures : experiments with computer visualizations produced by a new mathematical model of hyphal growth. – *Mycol. Res.* **108**: 341-353.
- MEYER F.H., 1963: *Laccaria amethystina* (Bolt. ex Fr.) Berk. & Br., ein zur Mykorrhizabildung an der Buche befähigter Pilz. – *Berichte Deutsch. Bot. Ges.* **76**: 90-96.
- MICHELI P.A., 1729: *Nova plantarum genera juxta Tournefortii methodum disposita.* – Florenz.
- MIER N., CAÑETE S., KLAEBE A., CHAVANT L. & FOURNIER D., 1996: Insecticidal properties of mushroom and toadstool carpophores. – *Phytochemistry* **41**: 1293-1299.
- MIHAIL J.D. & BRUHN J.N., 2007: Dynamics of bioluminescence by *Armillaria gallica*, *A. mellea* and *A. tabescens*. – *Mycologia* **99**: 341-350.
- MLECZKO P., 2004: *Rhodocollybia butyracea* (Bull.: Fr.) Lennox (forma *butyracea*) + *Pinus sylvestris* L. – *Descriptions of Ectomycorrhizae* **7/8**: 101-108.
- MONCALVO J.-M., VILGALYS R., REDHEAD S.A., JOHNSON J.E., JAMES T.Y., AIME M.C., HOFSTETTER V., VERDUIN S.J.W., LARSSON E., BARONI T.J., THORN R.G., JACOBSSON S., CLÉMENÇON H., MILLER JR O.K., 2002: One hundred and seventeen clades of euagarics. – *Molec. Phylog. Evol.* **23**: 357-400.
- MOSER M., 1955: *Die Röhrlinge und Blätterpilze*, 2. Auflage. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- MOSER M., 1983: *Die Röhrlinge und Blätterpilze.* – *Kleine Kryptogamenflora Band IIb/2.* Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- MUELLER G.J., MUELLER G.M., SHIH L. & AMMIRATI J.F., 1993: Cytological studies in *Laccaria* (Agaricales) I. Meiosis and post-meiotic mitosis. – *Amer. J. Bot.* **80**: 316-321.
- MUELLER G.M., 1992: *Systematics of Laccaria* (Agaricales) in the Continental United States and Canada, with Discussions on Extralimital Taxa and Descriptions of Extant Types. – *Fieldiana N.S.* **30**, Field Museum of Natural History, Chicago.
- MUELLER G.M. & AMMIRATI J.F., 1993: Cytological studies in *Laccaria* (Agaricales). II. Assessing phylogenetic relationships among *Laccaria*, *Hydnangium* and other Agaricales. – *Amer. J. Bot.* **80**: 322-329.
- MUELLER G.M., VON HOFSTEN A., AXÉN A. & STRACK B.A., 1993: Basidiospore wall ultrastructure of the false-truffle *Hydnangium* and its phylogenetic significance. – *Mycologia* **85**: 890-893.

- NAKAMORI T. & SUZUKI A., 2007: Defensive role of cystidia against Collembola in the basidiomycetes *Russula bella* and *Strobilurus ohshimae*. – Mycol. Research **111**: 1345-1351.
- NIERHAUS-WUNDERWALD D., 1994: Die Hallimasch-Arten. Biologie und Vorbeugende Massnahmen. – Merkblatt für die Praxis Nr. 21. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft. Birmensdorf. Sonderdruck aus Wald und Holz **75**: 8-14.
- NOORDELOOS M.E., 1995: *Collybia*. In Flora Agaricina Neerlandica, vol. 3. Ed. Balkema, Rotterdam.
- NÜESCH E., 1926: Die Trichterlinge. – Verlag F. Schwald, St. Gallen.
- NUYTINCK J. & VERBEKEN A., 2005: Morphology and taxonomy of the European species in *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Russulales). – Mycotaxon **92**: 125-168.
- NUYTINCK J. & VERBEKEN A., 2007: Species delimitation and phylogenetic relationships in *Lactarius* section *Deliciosi* in Europe. – Mycol. Res. **111**: 1285-1297.
- NUYTINCK J., VERBEKEN A. & MILLER S.L., 2007: Worldwide phylogeny of *Lactarius* section *Deliciosi* inferred from ITS and glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase gene sequences. – Mycologia **99**: 820-832.
- NUYTINCK J., WANG, X.H. & VERBEKEN A., 2006: Descriptions and taxonomy of the Asian representatives of *Lactarius* sect. *Deliciosi*. – Fungal Diversity **22**: 171-203.
- OEHM G., 1931: Die Rosettenhyphe bei *Lactarius deliciosus* L., eine Milchhyphe. – Archiv Protistenkunde **74**: 148-152.
- OSONO T. & TAKEDA H., 2006: Fungal decomposition of *Abies alba* needle and *Betula* leaf litter. – Mycologia **98**: 172-179.
- OSONO T., 2007: Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. – Res. **22**: 955-974.
- PEABODY D.C., & PEABODY R.B., 1984: Microspectrophotometric nuclear cycle analyses of *Armillaria mellea*. – Exptl. Mycol. **8**: 161-169.
- PEABODY R.B., PEABODY D.C. & SICARD K.M., 2000: A Genetic Mosaic in the Fruiting Stage of *Armillaria gallica*. – Fungal Genetics and Biology **29**: 72-80.
- PEGLER D.N. & YOUNG T.W.K., 1979: The gasteroid Russulales. – Trans. Brit. Mycol. Soc. **72**: 353-388.
- PERA J. & ALVAREZ I.F., 1995: Ectomycorrhizal fungi of *Pinus pinaster*. – Mycorrhiza **5**: 193-200.
- PETER J., 1960: Pilzbuch der Büchergilde. Kleine Pilzkunde Mitteleuropas. – Büchergilde Gutenberg, Zürich.
- PETERSEN H.R. & GORDON S.A., 1994: Mating systems in hymenomycetes: new reports and new species. – Mycologia **86**: 743-757.
- PILLUKAT A. & AGERER R., 1992: Studien an Ektomykorrhizen XL. Vergleichende Untersuchungen zur baumbezogenen Variabilität der Ektomykorrhizen von *Russula ochroleuca*. – Zeitschr. f. Mykologie **58**: 211-242.
- RAYNER A.D.M. & TODD N.K., 1979: Population and community structure and dynamics of fungi in decaying wood. – Advances in Bot. Res. **7**: 333-420.
- REES B.J., ORLOVIC D.A. & MARKS P.B.D., 1999: Treading the fine line between small-statured *Gymnopilus* and excentrically stipitate *Galerina* species in Australia. – Mycol. Res. **103**: 427-442.
- REID D.A., 1988: *Calocera viscosa* var. *cavarae*, a white variant of the species new to Britain. – Trans. Brit. mycol. soc. **91**: 705-707.
- REIJNDERS A.F.M., 1952: Recherches sur le développement des carpophores dans les Agaricales. – Verhand. Koninkl. Nederl. Adak. Wetenschappen, Afd. Natuurkunde. XLVIII, No. 4. – North Holland Publishing Company, Amsterdam.

- REIJNDERS A.F.M., 1963: Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. – Junk, Den Haag.
- REIJNDERS A.F.M., 1976: Recherches sur le développement et l'histogenèse dans les Astérosporaes. – *Persoonia* **9**: 65-83.
- REIJNDERS A.F.M., 1977: The histogenesis of bulb and trama tissue of the higher Basidiomycetes and its phylogenetic implications. – *Persoonia* **9**: 329-362.
- REIJNDERS A.F.M., 1993: On the origin of specialized trama types in the Agaricales. – *Mycol. Res.* **97**: 257-268.
- REXER K.-H. & KOST G., 1989: Zur Systematik der Agaricoiden Hymenomyceten I. Zur Morphologie, Anatomie und Ontogenese der Fruchtkörper von *Megacollybia*, *Oudemansiella*, *Strobilurus*. – *Z. Mykol.* **55**: 207-240.
- RICEK E.W., 1963: *Russula adalae* Cernohorsky im Attergau (Oberösterreich). – *Schweiz. Z. Pilzk.* **41**: 159-160.
- RICKEN A., 1915: Die Blätterpilze. – Weigel, Leipzig.
- RINALDI A.C., COMANDINI O. & KUYPER T.W., 2008: Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. – *Fungal Diversity* **33**: 1-45.
- ROMAGNESI H., 1944: La cystide chez les Agaricacées. – *Suppl. Rev. Mycol.* **9**: 4-21.
- ROUGE E., 1907: Le *Lactarius sanguifluus* Fr. et la lipase. – *Zentr.bl. Bakt. Parasitenkunde II, Abt.* **18**: 403-417.
- ROUX P., 2006: Mille et un champignons. – Ed. Roux, Sainte-Sigolène, France.
- ROY M., DUBOIS M.-P., PROFFIT M., VINCENOT L., DESMARAIS E. & SELOSSE M.-A., 2008: Evidence from population genetics that the ectomycorrhizal basidiomycete *Laccaria amethystina* is an actual multihost symbiont. – *Molecular Ecology* **17**: 2825-2838.
- SAGARA N., 1975: Ammonia fungi – a chemocological grouping of terrestrial fungi. – *Contrib. Biol. Lab. Kyoto Univ.* **24**: 205-276.
- SEIFERT K.A., 1983: Decay of wood by the Dacrymycetales. *Mycologia* **75**: 1011-1018.
- SHIH L., MUELLER G.M. & AMMIRATI J.F., 1986: Basidial cytology of *Laccaria* species (Agaricales). – *Mycol. Soc. Amer. Newsletter* **37**: 42.
- SIEPMANN R., 1979: Stamm- und Wurzelfäulen in Douglasien, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. – *European J. Forest Pathology* **9**: 70-78.
- SIEPMANN R., 1983: Untersuchungen über *Calocera viscosa* Pers. ex Fr. als Wurzelfäuleerreger. – *European Journal of Forest Pathology* **13**: 439-446.
- SINGER R., 1939: *Schweiz. Z. Pilzkunde* **17**: 13.
- SINGER R., 1986: The Agaricales in Modern Taxonomy. Fourth edition. – Koeltz, Koenigstein.
- SINGER R. & SMITH A.H., 1960: Notes on secotiaceous fungi 9. – *Mem. Torrey Bot. Club* **21**: 1-112.
- SMITH M.L., BRUHN J.N. & ANDERSON J.B., 1992: The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms. – *Nature* **356**: 428-431.
- SNAJDRA J., VALÁSKOVÁ V., MERHAUTOVÁ V., CAJTHAMLA T. & BALDRIAN P., 2008: Activity and spatial distribution of lignocellulose-degrading enzymes during forest soil colonization by saprotrophic basidiomycetes. – *Enzyme and Microbial Technology* **43**: 186-192.
- SONTAG B., RÜTH M., SPITELLER P., ARNOLD N., STEGLICH W., REICHERT M., BRINGMANN G., 2006: Chromogenic Meroterpenoids from the Mushrooms *Russula ochroleuca* and *R. viscida*. – *European J. Organic Chemistry* **2006** (4): 1023-1033.
- STADLER M. & STERNER O., 1998: Production of bioactive secondary metabolites in the fruit bodies of Macrofungi as a response to injury. – *Phytochemistry* **38**: 1013-1019.

- STRAATSMA G., AYER F. & EGLI S., 2001: Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. – *Mycol. Res.* **105**: 515-523.
- SUAY I., ARENAL F., ASENSIO F.J., BASILIO A., CABELLO M.A., DíEZ M.T., GARCÍA J.B., GONZÁLEZ DEL VAL A., GORROCHATAGUI J., HERNÁNDEZ P., PELÁEZ F. & VICENTE M.F., 2000: Screening of basidiomycetes for antimicrobial activities. – *Antonie van Leeuwenhoek* **78**: 129-139.
- TERMORSHUIZEN A.J., 1995: *Armillaria* (Fr.: Fr.) Staude. – *Flora Agaricina Neerlandica* **3**: 34-39.
- THOMPSON W. & RAYNER A.D.M., 1982: Spatial structure of a population of *Tricholomopsis platyphylla* in a woodland site. – *New Phytol.* **92**: 103-114.
- THOMPSON W. & RAYNER A.D.M., 1983: Extent, development and function of mycelial cord systems in soil. – *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **81**: 333-345.
- TODD N.K. & RAYNER A.D.M., 1980: Fungal individualism. – *Science Progress, Oxford*, **66**: 331-354.
- TOMMERUP I.C., BOUGHER N.L. & MALAJCZUK N., 1991: *Laccaria fraterna*, a common ectomycorrhizal fungus with monosporic and bisporic basidia and multinucleate spores – comparison with the quadristerigmate, binucleate *L. laccata* and the hypogeous relative *Hydnagium carneum*. – *Mycol. Res.* **95**: 689-698.
- TOWNSEND B.B., 1954: Morphology and development of fungal rhizomorphs. – *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **37**: 222-233.
- TURIAN G., 1960: Identification des caroténoïdes majeurs de quelques champignons Ascomycètes et Basidiomycètes. Neurosporene chez *Cantharellus infundibuliformis*. – *Archives of Microbiology* **36**: 139-146.
- ULLRICH R.C. & ANDERSON J.B., 1978: Sex and diploidy in *Armillaria mellea*. – *Exptl. Mycol.* **2**: 119-129.
- UMAR M.H. & VAN GRIENSVEN L.J.L.D., 1998: The role of morphogenetic cell death in the histogenesis of the mycelial cord of *Agaricus bisporus* and in the development of macrofungi. – *Mycol. Research* **102**: 719-735.
- VELENOVSKY J., 1920: *Ceské Houby* **2**: 283.
- VELLINGA E.C., 1995: *Laccaria*. – In: *Flora Agaricina Neerlandica*, vol. 3. Balkema Rotterdam.
- VOLK T.J., 2002: The Humongous Fungus – Ten Years Later. – *Inoculum* **53**(2): 4-8.
- VOLK T.J. & BURDSALL H.H., 1995: A Nomenclatural Study of *Armillaria* and *Armillariella* species. – *Synopsis Fungorum* 8. Oslo.
- WATLING R., KILE G. & BURDSALL H.H., 1991: Nomenclature, taxonomy, and identification. – In: *Armillaria* root disease, *Agriculture Handbook*. pp. 1-9. Washington: Forest Service – USDA.
- WEISS A., 1885: Über gegliederte Milchsaftgefäße im Fruchtkörper von *Lactarius deliciosus*. – *Sitzungsber. math.-naturwiss. Classe kaiserl. Akad. Wissensch.* **91**: 166-202.
- WEISS M. & OBERWINKLER F., 2001: Phylogenetic relationships in Auriculariales and related groups – hypotheses derived from nuclear ribosomal DNA sequences. – *Mycol. Res.* **105**: 403-415.
- WEITZ H., 2004: Naturally bioluminescent fungi. – *Mycologist* **18**: 4-5.
- WIELAND H. & SCHÖPF C., 1925: Über den gelben Flügelfarbstoff des Citronenfalters (*Gonepteryx rhamni*). – *Ber. Deutsch. Chem. Ges. (B)* **58**: 2178-2183.
- WILLIAMS E.N.D., TODD N.K. & RAYNER A.D.M., 1981: Spatial development of populations of *Coriolus versicolor*. – *New Phytol.* **89**: 307-319.
- WILSON A.W. & DESJARDIN D.E., 2005: Phylogenetic relationships in the gymnopoid and marasmioid fungi (Basidiomycetes, euagarics clade). – *Mycologia* **97**: 667-679.
- WORRALL J.J., ANAGNOST S.E. & ZABEL R.A., 1997: Comparison of wood decay among diverse lignicolous fungi. – *Mycologia* **89**: 199-219.

## Sachregister

- Algen** 86  
**Alter** 129  
**Ammoniakpilze** 66  
**Amphikleistoblem** 136  
**amyloid** 8, 9, 44  
**Antimykotimum** 87  
**Apikulus** 142,  
**Apophyse** 22, 23, 41, 78, 100,  
 116, 141  
**Apoptosis** 151, 152  
**Arthronidien** 151  
**Azulen** 47  
**Bakterien** 46, 86, 125, 127  
**Basidien** 19, 20, 21, 22, 23, 40,  
 41, 62, 63, 64, 76, 77,  
 78, 99, 100, 101, 114,  
 115, 116, 128, 134,  
 137, 140, 141, 159,  
 160, 161, 162  
**bidirektional** 124  
**Biolumineszenz** 130  
**Carpogenese** 65, 66, 105, 106,  
 113, 130, 131  
**Cauloblem** 112, 113, 114, 122,  
 131, 136, 137  
**Caulocystiden** 56, 96, 99  
**Cheilocystiden** 49, 55, 62, 78, 101,  
 108, 117  
**Chromatin** 22  
**claustropileat** 105, 106  
**Cortex** 117  
**Cortina** 134  
**Cyanobakterien** 86  
**cyanophil** 142  
**Cystiden** 8, 10, 11, 18, 19, 21,  
 38, 40, 42, 43, 49, 50,  
 56, 59, 61, 62, 76, 78,  
 96, 99, 101, 105, 117,  
 139, 142, 144  
**Deuteroplasma** 19, 21, 30, 31, 32, 42,  
 43, 46, 71, 122, 127  
**dextrinoid** 77, 79, 80, 142  
**diploid** 128  
**Diversität, genetische** 66, 110, 132  
**Doliporus** 31  
**Entwicklung** siehe Carpogenese  
**Eusporium** 143  
**Faserhyphen** 103, 104, 126, 127  
**Gasteromycetation** 28, 65  
**Geisselhyphen** 121  
**gelatinös** 14, 18, 19, 25, 34, 36,  
 37, 40, 52, 53, 56, 58,  
 59, 60, 67, 68, 69, 71,  
 74, 83, 90, 93, 96, 117,  
 124, 135, 137, 154,  
 155, 156, 157, 158  
**Geliferen** 155, 157  
**generative Hyphen** 17, 19, 21, 22, 30,  
 31, 39, 57, 83, 84,  
 103, 104, 105, 140,  
 143, 155, 157, 158  
**Geschichtliches** 48, 51, 64, 128, 129,  
 149  
**Gloeocystiden** 8, 10, 11, 19, 21, 42  
**Gloeopleren** 13, 15, 19, 21, 26  
**Glykogen** 13, 14, 16, 17, 18, 20,  
 21, 26, 33, 38, 39, 40,  
 70, 101, 143, 145, 163  
**gymnocarp** 105  
**Hartig-Netz** 23, 26  
**Hefen** 86  
**Heterobasidiomycetes** 162  
**Heteromere Trama** 8, 13, 30  
**heteromorph** 30  
**heterotrop** 142  
**Holobasidie** 162  
**Homobasidiomycetes** 162  
**Hutdeckschicht** 11, 12, 13, 14, 31, 34,  
 51, 52, 53, 67, 68, 89,  
 90, 91, 117, 118, 137  
**Huttrama** 33, 35, 36, 51, 52,  
 53, 54, 55, 68, 69,  
 70, 92, 93, 117, 118,  
 125, 137, 138

- H-Verbindung 31, 60, 61, 103  
 hygrophan 54, 111  
 Hymenialhöhle 131, 152  
 Hymenium 11, 18, 19, 20, 38, 40, 58, 59, 74, 75, 95, 96, 124, 139, 154, 155, 157, 159, 160  
 Hymenopodium 18, 19  
 Hyphen, interne 86, 127, 148  
 Hyphenstränge 150, 151  
**I**nduktionshyphe 47  
 Inkompatibilität 109, 110  
 Insekten 87  
 Ixocortex 67, 69  
 Ixocutis 34, 35, 67, 119  
 Ixotrichoderm 14  
**K**andelaber (Basidien) 76  
 Keimung 114, 161, 163  
 Kerne 21, 23, 31, 32, 33, 41, 42, 61, 63, 64, 72, 75, 77, 78, 84, 97, 100, 101, 114, 116, 141, 144, 145, 150, 157, 162, 163  
 Konidien 151, 161  
 Kristalle 19, 21, 22, 31, 45, 70, 73, 83, 84, 85, 104, 105, 106, 123, 127, 148, 156  
 Kruste 130, 131, 132  
 Kulturen 66, 128, 151  
**L**amellen 17, 18, 54, 55, 58, 112, 115, 134  
 Lamellenschneide 18, 40, 43, 55, 58, 74  
 Lamellentrama 19, 38, 39, 40, 59, 60, 73, 74, 75, 92, 94, 95, 97, 123, 124, 126, 137, 139, 140  
 Lateralstratum 124, 125  
 Latex 29, 30  
 Laticiferen 30, 32, 38, 39  
 Laubstreu 85  
 Lipide 19, 40, 64, 101, 114, 157, 160, 163  
 Lipsanoblem 113, 114, 131  
**M**acrozystiden 10, 11, 42, 49  
 Mantel 23, 26  
 Marginalzellen siehe Cheilocystiden  
 Mediostratum 17, 18, 124, 125, 137, 139  
 Meiose 22, 41, 77, 100, 116, 141  
 Metableme 136  
 Molekulartaxonomie 27, 48  
 Mosaik, genetisches 132  
 Mycelbasidien 128  
 Mycelioderm 130, 132  
 Mycelium 150  
 myco-heterotroph 130  
 Mykorrhiza 23, 24, 26, 27, 66  
 Myxosporium 143  
**N**achreifung, Sporen 77, 79, 80  
 Nekropigment 115, 134  
 Nekrose 36, 45  
 Noduloblem 112, 113, 135, 136  
 Nodulus 135  
 Nukleolus 31, 72, 75, 77, 100, 101, 116  
**O**chroleucin 27  
 Öl 19, 21, 40, 64, 101, 114, 157, 163  
 Orchideen 130  
 orthochromatisch 44  
**P**aracystiden 40, 42, 43, 50  
 Parasiten 26, 28, 49, 50, 130  
 Phragmobasidie 162  
 Physalohyphen 20, 57, 70, 138, 139, 143, 155, 156  
 Pigment 12, 13, 25, 27, 47, 53, 54, 67, 69, 89, 90, 108, 112, 113, 115, 120, 134, 143, 145, 156, 157, 164  
 Pileoblem 112, 113, 118, 131, 136  
 Plasmolyse 89, 90  
 Pleurozystiden 49, 59, 61, 139

- Pollen 85
- Proteinkristalle 19, 31, 70, 73, 84,  
85, 104, 123, 127,  
148, 156
- Pseudocystiden 42, 43, 97
- Pseudoschnallen 60, 61, 114, 115, 145
- pseudosklerotiale Platte 131
- Pterine 27
- Rhizomorphen** 26, 79, 80, 81, 82,  
83, 84, 85, 89, 102,  
103, 104, 105, 109,  
123, 125, 126, 127,  
128, 133, 143, 144,  
146, 147, 148
- Riboflavin 27
- Ring 113
- Röhrenhyphen 85, 102, 103, 104,  
127, 144, 146, 147,  
148
- Russupteringelb 27
- Sarkodimitisch** 89, 92, 93
- Schizopapille 42
- Schnallen 60, 61, 73, 84, 101,  
104, 114, 115, 136,  
145, 148
- Schneide siehe Lamellenschneide
- Sekrethyphen 30
- Septen, durchbrochene 85, 104, 127, 148
- Septen, sekundäre 148
- Sklerobasidien 115
- Sphaerocysten 7, 9, 15, 16, 17, 18,  
19, 24, 25, 26, 30,  
31, 32, 33, 35, 36,  
37, 38, 39, 47
- Spindelhyphen 89, 92, 95, 96, 97,  
98, 99
- Spindelpolkörper 77
- Sporen 8, 9, 21, 22, 23, 43,  
44, 63, 64, 77, 99,  
113, 114, 141, 142,  
143, 161
- Sporothecium 143
- Sterigmen 19, 22, 23, 41, 63,  
78, 100, 116, 141,  
161, 162
- Stiel 23, 24, 25, 26, 33,  
37, 54, 56, 57, 69,  
71, 72, 73, 75, 96,  
98, 99, 119, 120,  
121, 137, 139
- Stimmgabelbasidie 159, 160, 161, 162
- Subhymenium 18, 19, 20, 21, 38,  
74, 95, 96, 124, 139,  
154, 155
- Thrombopleren** 8, 15, 16, 17, 18, 19,  
21, 26, 37, 46, 70,  
71, 73, 81, 82, 95,  
97, 99, 104, 117,  
120, 121, 122, 123,  
127, 143, 145, 146,  
148, 156
- Trichoiden 57, 58, 119, 121
- Vakuolär (Pigment)** 89
- Velum partiale 112
- Velum universale 66, 112, 133, 134,  
135
- Zentralhyphe** 8, 17, 32, 33, 39, 47

## Heinz Clémençon

Prof. emeritus, Université de Lausanne, Faculté de Biologie et de Médecine  
und  
Musée botanique cantonal

### WISSENSCHAFTLICHE INTERESSEN

Cytologie, Anatomie, Entwicklungsbiologie und Taxonomie der Hymenomyceten, speziell der Blätterpilze und Röhrlinge. Technische Weiterentwicklung der Mikrotomie und Mikroskopie der Pilze, speziell der Methoden zur Untersuchung der Fruchtkörperentwicklung und der Rhizomorphenanatomie.

### CURRICULUM VITAE

Geboren am 5. Juni 1935 in Biel BE, Schweiz.

Primarschule, Sekundarschule und Gymnasium in Biel. Maturität Typ C (mathematisch-naturwissenschaftliche Richtung) 1955.

**1955-1964** Studium der Zoologie, Botanik, Chemie und Medizinischen Bakteriologie, Universität Bern, Schweiz.

Dissertation 1964 in Botanik (Vitamin-Physiologie bei Algen).

**1964-1966** Research associate in biochemistry, University of Illinois, Urbana-Champaign, USA. Biolumineszenz von Photobakterien und Dinoflagellaten.

**1966-1968** Assistant Professor of phycology, University of Missouri, Columbia MO, USA. Sommer-Aufenthalte in Mykologie (Prof. Dr. A.H. Smith), University of Michigan Biological Station, Pellston MI, USA.

**1968-1977** Extraordinarius für Kryptogamenkunde, Universität Lausanne.

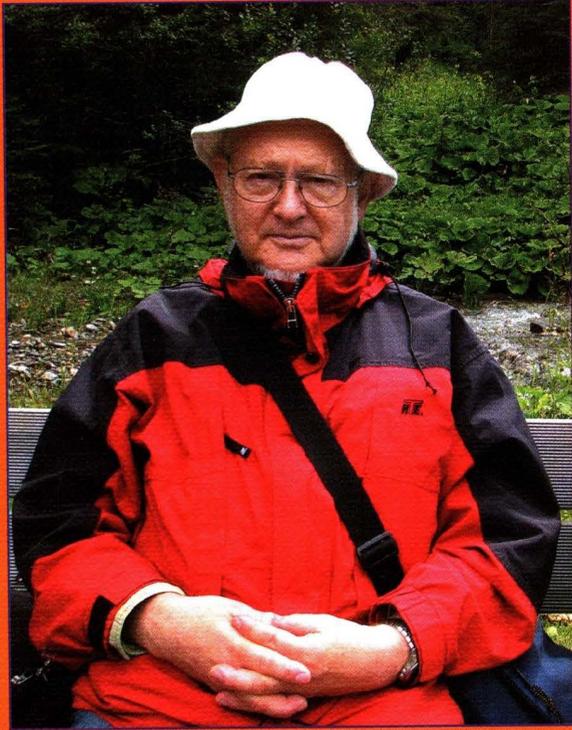
**1977- 2000** Ordinarius für Kryptogamenkunde, Universität Lausanne.

**1983-2000** Direktor des Botanischen Institutes, Universität Lausanne.

**1988/1989** Sechs Monate Forschungsaufenthalt, Shiga University, Otsu, Shiga-ken, Japan, bei Prof. Dr. Tsuguo Hongo.

**Ehrenmitglied** der Deutschen Gesellschaft für Mykologie und des Verbandes schweizerischer Vereine für Pilzkunde.

**Associate Editor** Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi. National Herbarium Netherland.



Prof. Dr. Heinz Cléménçon