

Quantitative Schätzungen zur taxonomischen Stellung der Panaeoloideae (Agaricales, Basidiomycetes)

von H. Cléménçon

Die *Panaeoloideae* umfassen die Gattungen *Panaeolus*, *Panaeolina*, *Copelandia* und *Anellaria*. Diese Gruppe wird oft zu den *Coprinaceae* gestellt (Singer 1975, Smith 1973, Moser 1967), doch haben Kühner und Romagnesi (1953) sie mit *Bolbitius*, *Conocybe* und *Agrocybe* unter dem Namen Bolbitiées vereinigt und in ihre Familie *Naucoriaceae* gestellt. Schließlich hat Olah (1969) aufgrund einer wenig überzeugenden taxometrischen Schätzung die *Panaeoloideae* bei den *Strophariaceae* eingeordnet. Singer (1975 p. 505) vermutet, daß eine gründlichere quantitative Analyse die Verwandtschaft mit den *Coprinaceae* bestätigen würde. Diese Analyse wird in der vorliegenden Arbeit durchgeführt. Das Resultat bestätigt Singers Vermutung.

Die Zugehörigkeits-Analyse

Die hier dargestellte mathematische Behandlung eines Zuordnungs-Problems ist eine Vereinfachung der von Machol und Singer (1971) in die Mykologie eingeführten Bayesischen Analyse. Durch kürzere Berechnungen und Wegfallen der vielen Potenzierungen kann die Zugehörigkeits-Analyse auch mit einem Tischrechner oder sogar mit einem Taschenrechner durchgeführt werden. Da an Stelle von Produkten die Summen von Zuordnungs-Wahrscheinlichkeiten verwendet werden, ist die Zugehörigkeits-Analyse robuster als die Bayesische Analyse, was besonders dann sehr zu schätzen ist, wenn trotz aller Vorsicht sich wiederholende Merkmale auftreten.

Ein zu klassifizierendes Taxon To wird mit zwei anderen (T1 und T2) verglichen. Es soll geschätzt werden, ob To zu T1 oder zu T2, zu beiden gleichzeitig, oder zu keinem gehört.

Die Frequenzen.

Als Basis dient eine Liste in welcher für To, T1 und T2 die Häufigkeiten der Merkmale als Frequenzen F₀, F₁ und F₂ als Bruchteile von 1 angegeben sind. Beispiel: besitzen 53,8 % aller bekannten Arten des Taxons 1 Schnallen, so ist für dieses Merkmal F₁ = 0,538. Dies ist die direkte Frequenz. Machol und Singer (1971) begründen und bevorzugen die relativen Frequenzen, welche die taxonomische Struktur der untersuchten Taxa berücksichtigen. Beispiel: Eine Gattung weist 2 Untergattungen mit den direkten Frequenzen 0 und 0,6 auf. Ungeachtet des Artenumfangs der beiden Gattungen beträgt die relative Frequenz für die ganze Gattung 0,3. Es liegt auf der Hand, daß direkte und relative Frequenzen sehr verschieden sein können.

Bei Verwendung der relativen Frequenzen werden die Endresultate eine Funktion der gewählten Systematik sein, was Machol und Singer angestrebt haben. Bei Verwendung der direkten Frequenzen wird der Struktur der Taxa keine Rechnung getragen, und das Resultat ist von jeglicher bestehenden Taxonomie unabhängig. Damit ergibt sich eine Möglichkeit, die Homogenität eines Systems abzuschätzen. Je besser die Zuordnungs-Analyse der direkten Frequenzen mit derjenigen der relativen Frequenzen übereinstimmt, desto homogener und „richtiger“ ist das gewählte System.

Die Erwartungen und die Zugehörigkeits-Wahrscheinlichkeiten.

E1 und E2 sind die Erwartungen, welche die Taxa T1 und T2 dem zu klassierenden Taxon To aufgrund eines Merkmals i entgegenbringen. Sie sind unabhängig vom To und beziehen sich immer nur auf ein einziges Merkmal. Ein Merkmal mit hoher Frequenz in T1 oder T2 bedingt eine hohe Erwartung für dieses Merkmal für To, und je größer die Artenzahl n_1 und n_2 (für T1 und T2), desto größer auch die Erwartung:

$$(1) \quad E_{1,2} = \frac{F_{1,2} \cdot n_{1,2} + 1}{n_{1,2} + 2}$$

Die Beziehung (1) wird von Machol und Singer (1971) anschaulich begründet und diskutiert.

Beispiel:

T1 hat 210 Arten, $n_1 = 210$. Das Merkmal i hat die Frequenz $F_1 = 0,850$.

$$E_1 = \frac{0,85 \cdot 210 + 1}{210 + 2} = 0,846.$$

Aus den Erwartungen E1 und E2 einerseits und aus der Frequenz Fo des selben Merkmals andererseits ergeben sich die Zugehörigkeits-Wahrscheinlichkeiten Z1 und Z2 mit welchen To dem T1 und dem T2 zugeordnet werden können. Z ist also eine Größe, die sich aus der Erwartung des T1 oder T2 für ein Merkmal und deren Erfüllung durch das To ergibt. Sie gilt natürlich wie E nur für je ein Merkmal.

$$(2) \quad Z = Fo \cdot E + (1 - Fo)(1 - E) = 1 - Fo - E + 2EFo$$

Bei Verwendung von E1 erhält man Z1, bei Verwendung von E2 erhält man Z2.

Die Formel (2) kann auf folgende Weise anschaulich begründet werden:

Zur Vereinfachung wird mit den direkten Frequenzen gerechnet und n sehr hoch genommen, so daß die Erwartungen den direkten Anteil der Arten angeben, die das Merkmal zeigen. Die Demonstration wird mit T1 durchgeführt, gilt natürlich aber auch für T2.

Anhand von E1 kann T1 in zwei Gruppen geteilt werden. Die erste Gruppe enthält alle Arten, die das Merkmal aufweisen, die zweite Gruppe alle Arten, die das Merkmal nicht zeigen. Für E = 0,9 ergeben sich auf diese Weise folgende Gruppen:

Gruppe A: 90 % der Arten von T1; alle besitzen das Merkmal

Gruppe B: 10 % der Arten von T1; keines zeigt das Merkmal

Allgemein gilt: der Anteil Arten, die das Merkmal nicht besitzen ist $1 - E$.

Jetzt wird To ins Spiel gebracht. Wenn $F_o = 1$, so haben alle Arten des To das Merkmal. In unserem Beispiel werden sie von den 90 % der Arten des T1, also von der Gruppe A, voll angenommen, von der Gruppe B jedoch voll abgelehnt. Das gesamte T1 nimmt also das To mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,9 auf. Es gilt allgemein: $F_{all} = F_o = 1$, so wird $Z = E$.

Falls aber $F_o = 0$, so wird To von den 90 % der Arten des T1 (Gruppe A) voll abgelehnt, von der Gruppe B jedoch voll angenommen. Damit wird die Zugehörigkeits-Wahrscheinlichkeit 10 % = 0,1.

Allgemein gilt für $F_o = 0$ wird $Z = 1 - E$.

Etwas komplizierter werden die Verhältnisse wenn F_o zwischen 0 und 1 liegt. Dann muß auch To in 2 Gruppen geteilt werden:

Gruppe C umfaßt alle Arten des To, welche das Merkmal zeigen. Für jede dieser Arten ist $F_i = 1$ und daher $Z_i = E$. Da F_o die Fraktion von n_o ist, die das Merkmal aufweist, wird $Z_C = F_o \cdot E$

Gruppe D umfaßt alle Arten des To, welche das Merkmal nicht zeigen und für die $F_i = 0$ und somit $Z_i = 1 - E$ ist. Da $1 - F_o$ die Fraktion von n_o ist, die das Merkmal nicht aufweist, wird $Z_D = (1 - F_o)(1 - E)$.

Gruppe C und Gruppe D werden nun zusammengezählt, so daß To wiederhergestellt wird. Dadurch erhält man:

$$Z = Z_C + Z_D = F_o \cdot E + (1 - F_o)(1 - E) = 1 - F_o - E + 2E F_o$$

E i g e n s c h a f t e n u n d B e d e u t u n g v o n Z.

Nach (1) kann E in der Praxis nie 1 erreichen. Daraus folgt unmittelbar, daß auch Z nie 1 erreichen kann. Dies entspricht durchaus der Intuition des Taxonomen, denn eine Klassierung kann nie absolute Sicherheit erreichen.

Aus denselben Gründen können aber auch weder E noch Z je 0 werden, was wiederum der Intuition des Taxonomen entspricht.

Kleine Frequenzen F_o und F_1 ergeben hohe Z-Werte. Insbesondere muß beachtet werden, daß das Fehlen des Merkmals in To und in T1 maximale Z-Werte bedingt. Die Z-Analyse wertet also die gemeinsame Abwesenheit eines Merkmals als Zeichen naher taxonomischer Verwandtschaft.

Daraus ergibt sich die dringende Notwendigkeit, beim Aufstellen der Merkmalsliste alle Merkmale sorgfältig zu prüfen. Denn es ist möglich, daß das Fehlen eines Merkmals einen hohen taxonomischen Wert hat (man braucht nur an die Schnallen zu denken), aber auch, daß es keinen Wert hat. Es wäre z. B. unsinnig, die Abwesenheit von Kelchblättern bei Elefanten und Tintenfischen als Zeichen naher Verwandtschaft zu werten. Aber gleich ungeeignet erscheint es, 3 verschiedene Pilzfamilien aufgrund der Abwesenheit einer zelligen Huthaut als nahe verwandt zu betrachten.

Allgemein gilt die Faustregel, daß nur solche Merkmale gebraucht werden dürfen, die in

mindestens einem der drei verglichenen Taxa einen andern F-Wert aufweisen, als in den andern.

Alle $Z_{1,2} > 0,5$ bedeuten eine Annahme des To durch $T_{1,2}$, und alle $Z_{1,2} < 0,5$ eine Ablehnung. $Z = 0,5$ ist der Neutralpunkt.

Es ist leicht zu zeigen, daß $Fo = 0,5$ immer $Z = 0,5$ bedingt:

$$Z = 1 - Fo - E + 2EFo = 1 - 0,5 - E + E = 0,5.$$

Das heißt, daß ein To, dessen Merkmal mit einer Frequenz von 50 % vorhanden ist, aufgrund dieses Merkmals allein nicht klassifiziert werden kann.

Die weitere Verarbeitung der Zugehörigkeits-Wahrscheinlichkeiten

Für jedes Merkmal werden nach (1) und (2) die beiden Zugehörigkeits-Wahrscheinlichkeiten Z_1 und Z_2 berechnet.

Für jedes Z_1 und Z_2 wird entschieden, ob eine Annahme oder eine Ablehnung des To durch T_1 und T_2 vorliegt, oder ob es bedeutungslos ist. In der Praxis hat es sich bewährt, an Stelle eines Neutralpunktes eine Neutralzone zu gebrauchen, die willkürlich gewählt werden muß. Als Grenzen dürfen 0,4 und 0,6 gut geeignet sein, was folgende 3 Gruppen ergibt (bei einer Berechnung von Z auf drei Stellen):

| | |
|---------------------------|--|
| $0 < Z \leq 0,4$ | Ablehnung des To durch T_1 oder T_2 |
| $0,401 \leq Z \leq 0,599$ | bedeutungslos, werden nicht weiter verarbeitet |
| $0,6 \leq Z < 1$ | Annahme des To durch T_1 oder T_2 |

Es ergeben sich auf diese Weise für Z_1 und Z_2 insgesamt 4 Möglichkeiten:

- a) alle Z_1 , welche eine Annahme des To durch T_1 bedeuten
- b) alle Z_1 , welche eine Ablehnung des To durch T_1 bedeuten
- c) alle Z_2 , welche eine Annahme des To durch T_2 bedeuten
- d) alle Z_2 , welche eine Ablehnung des To durch T_2 bedeuten

Damit die Annahme direkt mit der Ablehnung verglichen werden kann, müssen die niedrigen Zugehörigkeits-Wahrscheinlichkeiten in Ablehnungs-Wahrscheinlichkeiten umgewandelt werden. Diese haben den Wert $1 - Z$.

Für T_1 und T_2 müssen nun Annahme und Ablehnung miteinander verglichen werden. Dabei spielen sowohl die mittleren Wahrscheinlichkeiten (als Ausdruck des mittleren Verwandtschaftsgrades), als auch die Anzahl der dazu beitragenden Merkmale eine Rolle. (Jeder Taxonome wird empfinden, daß eine auf 20 starken Merkmalen beruhende Zuordnung sicherer ist, als eine auf nur 3 ebenso starken Merkmalen beruhende). Das Produkt aus Mittelwert und der Anzahl der Einzelwerte ist aber die Summe aller Einzelwerte.

Aus dem Gesagten ergibt sich folgende Arbeitsweise:

- 1) Prüfung der Z -Werte auf Annahme, Ablehnung oder Bedeutungslosigkeit,
- 2) Summieren aller $Z \geq 0,6$ gibt die „Annahme-Summen“ $\Sigma 1+$ für T_1 und $\Sigma 2+$ für T_2 ,
- 3) Summieren aller $(1 - Z)$ -Werte, die sich aus den $Z \leq 0,4$ ergeben.
Dies sind die „Ablehnungs-Summen“ $\Sigma 1-$ für T_1 und $\Sigma 2-$ für T_2 ,
- 4) Der Quotient $Q = (\Sigma +) : (\Sigma -)$ gibt das Verhältnis der beiden Summen an. Er wird für T_1 und T_2 berechnet.

- 5) Das Verhältnis $V = Q_1 : Q_2$ erlaubt schließlich eine taxonomische Interpretation der Zuordnung von To. Dabei muß wieder eine willkürliche Grenze angenommen werden. Diese wurde durch Anwendung der Z-Analyse auf die von Machol und Singer (1971) veröffentlichten Daten auf etwa 2 geschätzt.

Ist $V \geq 2$ wird To mit T1 vereinigt, ist $V \leq 0,5$ wird To zu T2 gebracht.

Für $0,5 < V < 2$ müssen die Annahme- und Ablehnungssummen konsultiert werden, welche darüber entscheiden, ob To von T1 als auch von T2 angenommen (und damit intermedial ist) oder abgelehnt wurde.

Machol und Singer (1971) arbeiten mit der „likelihood ratio“, die sie aus F_0 , F_1 , F_2 , n_1 und n_2 auf ganz anderem Weg berechnen. Diese ratio gibt an, wieviel näher das To dem T1 steht, als dem T2.

Wir können mit Z1 und Z2 dasselbe tun und beobachten mit Genugtuung daß Z1 : Z2 der likelihood ratio von Machol und Singer sehr nahe kommt, meist sogar mit ihr identisch ist.

Das Verhältnis Z1 : Z2 gibt Auskunft über die taxonomische Bedeutung der Merkmale. Wichtige Merkmale zeigen weit von 1 abweichende Werte.

Werden die Verhältnisse Z1 : Z2 alle miteinander multipliziert, erhält man einen Wert, der der „final ratio“ von Machol und Singer weitgehend entspricht. Die Übereinstimmung ist nicht sehr gut, da Machol und Singer jedesmal, wenn gleiche Frequenzen auftreten, den Faktor 1 gebrauchen, während dies in der Z-Analyse nicht der Fall ist.

Schätzung I: Panaeoloideae verglichen mit Psathyrella und Stropharioideae.

Tabellen I, II und III.

Die Zugehörigkeit der Panaeoloideae zu den beiden andern Taxa wurde in 4 verschiedenen Analysen geschätzt.

Ola'h (1969) legt großen Wert auf das Vorhandensein von Chrysocystiden sowohl in *Panaeolus* und *Anellaria*, als auch in den *Stropharioideae* und betrachtet die Cystiden beider Taxa als homolog oder gar identisch. Nun sind sie es aber keineswegs, denn es bestehen klare Unterschiede zwischen den echten Chrysocystiden der *Stropharioideae* und den chrysocystiden-ähnlichen Zellen der *Panaeoloideae* (z. B. Singer 1975, p. 510). Um zu untersuchen, ob die Unterscheidung beider Cystidentypen taxonomisch wichtig ist, wurden zwei verschiedene Analysen durchgeführt, eine unter Trennung, die andere unter Zusammenlegung der Cystidentypen.

Um zudem den Unterschied bei Verwendung der direkten oder der relativen Frequenzen kennen zu lernen, wurden beide Analysen mit beiden Frequenzen durchgeführt.

Aus den Endresultaten geht hervor, daß die getrennte Behandlung der Cystidentypen nur eine geringfügige Änderung der Werte ergibt, und daß die relativen Frequenzen die Taxa schärfer trennen als die direkten. Die Unterschiede sind jedoch nicht von großer Bedeutung, und in jedem Falle dürfen die Panaeoloideae mit den Psathyrellen zu den Coprinaceae gestellt werden (Tabelle III).

Die getrennte Behandlung der Cystidentypen ergab als wichtiges Resultat, daß die Chrysocystiden im Gegensatz zur Meinung von Ola'h keine große taxonomische Bedeutung in dieser Frage haben.

Die wirklich ins Gewicht fallenden Merkmale sind in den Tabellen I und II durch Sternchen markiert. Es handelt sich um die Farbe des Sporenpulvers, die Struktur der Huthaut, den Lamellenansatz am Stiel, die fleckenweise Reifung der Sporen auf den Lamellen (*Panaeolus*-Typ), und die Dermatocystiden auf dem Hut.

Schätzung II: *Panaeoloideae* verglichen mit *Psathyrella* und *Bolbitiaceae*.

Tabelle IV.

In dieser Analyse werden die relativen Frequenzen eingesetzt. Die Resultate bestätigen einerseits die Zuordnung der *Panaeoloideae* zu den *Coprinaceae*, andererseits die hohe taxonomische Bedeutung der Sporenfarbe und der *Conocybe*-Struktur der Lamellenstrama. Gute, aber weniger starke Merkmale sind die kopfigen Marginalzellen und die Dermatocystiden auf dem Hut.

Bemerkungen und Diskussion

Daß sowohl die direkten als auch die relativen Frequenzen die *Panaeoloideae* zu *Psathyrella* weisen, zeigt, daß Singers System richtig ist und daß seine Strukturierung der Taxa weitgehend natürlich ist. Der Vorschlag von Kühner und Romagnesi (1953), die *Panaeoloideae* mit den Bolbitien zu vereinigen, wird hier zwar abgelehnt, doch gleichzeitig darf festgestellt werden, daß die *Bolbitiaceae* den *Panaeoloideae* näher stehen als die *Stropharioideae*.

Smith (1972) bezeichnet *Panaeolus* (im weiteren Sinne) eine Satelliten-Gattung von *Psathyrella*. Der Vergleich der V-Werte (relative Frequenzen) zeigt, daß diese Annäherung im wesentlichen richtig, im Grade aber zu stark ist.

Während der Arbeiten zeigte sich wiederholt und deutlich, daß die Merkmale mit sehr großer Sorgfalt gewählt werden müssen. Die Z-Analyse ist zwar einigermaßen robust gegen kleinere Fehler und versteckte Wiederholungen, aber sehr empfindlich auf nicht anwendbare Merkmale.

Ein Merkmal muß dann ausgeschieden werden, wenn es nichts zur Entscheidung beitragen kann. Das ist dann der Fall, wenn F0, F1 und F2 einander gleich sind. Solche Merkmale (deren Z1 : Z2-Verhältnis nahe 1 liegt und in Machol und Singers Methode ohne Einfluß auf das Resultat bleiben) haben in der Z-Analyse eine nicht gerechtfertigte Erhöhung der Zuordnungs-Summen zur Folge, was eine nicht gestattete Veränderung der Q-Werte bedingt. Aus diesem Grunde wurden die Merkmale 6, 12, 34 und 35 in der Schätzung I, die Merkmale 5, 13 und 23 in der Schätzung II ausgelassen. Für das Merkmal 24 war es sehr schwierig, die Frequenzen zu berechnen, so daß es vorgezogen wurde, dieses Merkmal in der Schätzung II nicht zu verwenden. Die Robustheit der Z-Analyse erlaubt dies ohne weiteres.

Wiederholungen wurden so weit als möglich vermieden. So wurde das sehr gute Merkmal der cytologischen Lokalisation der Pigmente nicht verwendet, weil es in unserem Fall in der Hutfarbe „grün, blaugrün, gelb“ schon berücksichtigt wurde. Ebenso sind die ausgezeichneten Merkmale der Farbe der Sporen im Mikroskop und die Verfärbung der Sporen in Schwefelsäure und Kaliumhydroxid nur ein anderer Ausdruck der Chemie der Sporenpigmente, welche bereits in der Farbe des Sporenpulvers zum Ausdruck kommt. Daß die Struktur der Huthaut (hyphig oder zellig) nur einmal eingesetzt werden darf, muß wohl nicht weiter diskutiert werden.

Literatur

- KÜHNER, R., unq H. ROMAGNESI (1953) – Flore analytique des champignons supérieurs. Masson, Paris.
- MACHOL, Robert E., und R. SINGER (1971) – Bayesian Analysis of Generic Relations in Agaricales. Nova Hedwigia 21: 753–787.
- MOSER, M. (1967) – Röhrlinge und Blätterpilze. in Kleine Kryptogamenflora ed. H. Gams. G. Fischer, Stuttgart.
- OLA'H, G. M. (1969) – Le genre *Panaeolus*. Essai taxinomique et physiologique. Rev. de Mycol. Mem. hors série no 10. Paris.
- SINGER, R. (1975) – The Agaricales in Modern Taxonomy, 3. Auflage. J. Cramer, Vaduz.
- SMITH, A. H. (1972) – The North American Species of *Psathyrella*. Mem. New York Bot. Garden, vol. 24. Stechert-Hafner, New York.
- SMITH, A. H. (1973) – Agaricales and related Secotioid Gasteromycetes. in The Fungi, an Advanced Treatise, G. C. Ainsworth, F. K. Sparrow und A. S. Sussman ed. Academic Press, New York and London.

Liste der verwendeten Merkmale

- 1 Sporen punktiert, rauh oder warzig
- 2 Sporen mehr oder weniger polygonal-eckig
- 3 Sporen deutlich abgeflacht
- 4 Sporen mit breitem Keimporus
- 5 Sporenpulver lila schwarz
- 6 Sporenpulver rostbraun, tabakbraun, dunkelbraun, aber weder purpur schwarz noch grauschwarz
- 7 Echte Chrysocystiden auf den Lamellenflächen vorhanden
- 8 Falsche Chrysocystiden auf den Lamellenflächen vorhanden
- 9 Dickwandige (metuloide) Pleurocystiden vorhanden
- 10 Leptocystiden auf den Lamellenflächen vorhanden
- 11 Marginalzellen der Lamellenschneiden ampullenförmig, blasig oder fingerförmig, aber nicht kopfig
- 12 Marginalzellen kopfig
- 13 Huthaut hyphig
- 14 Hut schleimig
- 15 Hut hygrophan
- 16 Hut runzelig
- 17 Hut weiß, hellgrau, beige, creme, ocker
- 18 Hut gelb, gelbgrün, blaugrün, grün oder oliv
- 19 Hut braun, rotbraun, purpurbraun
- 20 Hut schwärzlich
- 21 Volumreste flockig oder cortinoid
- 22 Volumreste ringförmig
- 23 Volumreste auf dem Hut auch noch bei Reife erkennbar
- 24 Stiel schleimig
- 25 Lamellen (weit) hinaufgebogen, nie herablaufend
- 26 auf Mist
- 27 auf Holz
- 28 in Sphagnum
- 29 auf Brandplätzen
- 30 in Wiesen
- 31 Lamellen marmoriert-fleckig durch ungleichmäßiges Reifen der Sporen
- 32 Huthaut mit Dermatocystiden
- 33 Stiel mit Caulocystiden
- 34 Hut faltig
- 35 Lamellentrama mit stark entwickeltem Hymenopodium (*Conocybe*-Typ)
- 36 Fruchtkörper mürbe, zerbrechlich

Tabelle I: *Panaeoloideae*, verglichen mit *Psathyrella* und *Stropharioideae*
Zugehörigkeits-Schätzung bei Verwendung der direkten Frequenzen

| Merkmal nach Hauptliste | T ₀ = <i>Panaeoloideae</i> n ₀ = 22 | T ₁ = <i>Psathyrella</i> n ₁ = 75 | T ₂ = <i>Stropharioideae</i> n ₂ = 62 | Z1 | Z2 | Z1:Z2 |
|----------------------------|--|--|--|-------|-------|----------|
| 1 | 0,091 | 0,067 | 0,000 | 0,844 | 0,896 | 0,942 |
| 2 | 0,227 | 0,000 | 0,065 | 0,765 | 0,730 | 1,049 |
| 3 | 0,227 | 0,000 | 0,097 | 0,765 | 0,713 | 1,073 |
| 4 | 1,000 | 0,973 | 1,000 | 0,960 | 0,984 | 0,975 |
| 5 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,987 | 0,015 | 63,168 * |
| 7 | 0,000 | 0,000 | 0,500 | 0,987 | 0,500 | 1,974 |
| 8 | 0,227 | 0,000 | 0,000 | 0,765 | 0,764 | 1,001 |
| 9 | 0,136 | 0,187 | 0,000 | 0,721 | 0,852 | 0,846 |
| 10 | 0,000 | 0,760 | 0,435 | 0,246 | 0,562 | 0,438 |
| 11 | 1,000 | 0,987 | 0,645 | 0,974 | 0,640 | 1,521 |
| 13 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,987 | 0,015 | 63,168 * |
| 14 | 0,273 | 0,000 | 0,500 | 0,721 | 0,500 | 1,442 |
| 15 | 0,818 | 0,973 | 0,306 | 0,793 | 0,380 | 2,084 |
| 16 | 0,045 | 0,053 | 0,032 | 0,896 | 0,912 | 0,982 |
| 17 | 0,409 | 0,560 | 0,258 | 0,489 | 0,542 | - |
| 18 | 0,000 | 0,000 | 0,403 | 0,987 | 0,593 | 1,661 |
| 19 | 0,237 | 0,413 | 0,387 | 0,538 | 0,549 | - |
| 20 | 0,318 | 0,027 | 0,048 | 0,667 | 0,659 | 1,012 |
| 21 | 0,318 | 0,080 | 0,710 | 0,648 | 0,425 | 1,523 |
| 22 | 0,045 | 0,080 | 0,177 | 0,872 | 0,784 | 1,111 |
| 23 | 0,000 | 0,627 | 0,256 | 0,376 | 0,736 | 0,511 |
| 24 | 0,000 | 0,000 | 0,065 | 0,987 | 0,921 | 1,071 |
| 25 | 1,000 | 0,920 | 0,113 | 0,909 | 0,125 | 7,267 * |
| 26 | 0,500 | 0,000 | 0,161 | 0,500 | 0,500 | - |
| 27 | 0,000 | 0,400 | 0,242 | 0,597 | 0,749 | 0,796 |
| 28 | 0,000 | 0,013 | 0,113 | 0,974 | 0,874 | 1,113 |
| 29 | 0,045 | 0,013 | 0,000 | 0,931 | 0,940 | 0,990 |
| 30 | 0,591 | 0,012 | 0,177 | 0,413 | 0,443 | - |
| 31 | 1,000 | 0,067 | 0,000 | 0,078 | 0,015 | 5,007 * |
| 32 | 1,000 | 1,000 | 0,000 | 0,987 | 0,015 | 63,168 * |
| 33 | 1,000 | 1,000 | 0,726 | 0,987 | 0,718 | 1,372 |
| 36 | 1,000 | 1,000 | 0,677 | 0,987 | 0,671 | 1,469 |

Annahme durch *Psathyrella*: 21,110 mit 24 Merkmalen Verhältnis 9,183 (Q1)
 Ablehnung 2,298 mit 3 Merkmalen

Annahme durch *Stropharioideae*: 13,551 mit 17 Merkmalen
 Ablehnung 5.431 mit 6 Merkmalen Verhältnis 2,494 (Q2)

$$\frac{\text{Verhältnis Q1}}{\text{Verhältnis Q2}} = 3,680$$

Tabelle II: *Panaeoloideae*, verglichen mit *Psathyrella* und *Stropharioideae*
Zugehörigkeits-Schätzung bei Verwendung der relativen Requenzen

| Merkmals nach Hauptliste | T0 = <i>Panaeoloideae</i> | | T1 = <i>Psathyrella</i> | | T2 = <i>Stropharioideae</i> | |
|-----------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|-------|-----------------------------|----------|
| | F ₀ n ₀ = 22 | F ₁ n ₁ = 75 | F ₂ n ₂ = 62 | Z1 | Z2 | Z1:Z2 |
| 1 | 0,250 | 0,057 | 0,000 | 0,715 | 0,742 | 0,964 |
| 2 | 0,083 | 0,000 | 0,065 | 0,906 | 0,851 | 1,064 |
| 3 | 0,083 | 0,000 | 0,098 | 0,906 | 0,824 | 1,098 |
| 4 | 1,000 | 0,990 | 1,000 | 0,977 | 0,984 | 0,992 |
| 5 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,978 | 0,015 | 63,168 * |
| 7 | 0,000 | 0,000 | 0,500 | 0,987 | 0,500 | 1,974 |
| 8 | 0,517 | 0,000 | 0,000 | 0,483 | 0,483 | - |
| 9 | 0,250 | 0,250 | 0,000 | 0,621 | 0,742 | 0,837 |
| 10 | 0,000 | 0,700 | 0,435 | 0,305 | 0,562 | 0,542 |
| 11 | 1,000 | 0,875 | 0,667 | 0,865 | 0,661 | 1,307 |
| 13 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,987 | 0,015 | 63,168 * |
| 14 | 0,517 | 0,000 | 0,519 | 0,483 | 0,500 | - |
| 15 | 0,717 | 0,979 | 0,308 | 0,702 | 0,419 | 1,675 |
| 16 | 0,017 | 0,025 | 0,032 | 0,946 | 0,937 | 1,009 |
| 17 | 0,567 | 0,556 | 0,213 | 0,507 | 0,462 | - |
| 18 | 0,000 | 0,000 | 0,396 | 0,987 | 0,600 | 1,642 |
| 19 | 0,317 | 0,418 | 0,388 | 0,529 | 0,539 | - |
| 20 | 0,167 | 0,026 | 0,047 | 0,807 | 0,792 | 1,019 |
| 21 | 0,317 | 0,015 | 0,685 | 0,672 | 0,434 | 1,549 |
| 22 | 0,125 | 0,081 | 0,179 | 0,806 | 0,733 | 1,099 |
| 23 | 0,000 | 0,502 | 0,231 | 0,498 | 0,760 | 0,654 |
| 24 | 0,000 | 0,000 | 0,071 | 0,987 | 0,915 | 1,078 |
| 25 | 1,000 | 0,925 | 0,125 | 0,913 | 0,136 | 6,684 * |
| 26 | 0,600 | 0,000 | 0,163 | 0,402 | 0,434 | - |
| 27 | 0,000 | 0,464 | 0,236 | 0,535 | 0,755 | 0,707 |
| 28 | 0,000 | 0,015 | 0,106 | 0,972 | 0,881 | 1,102 |
| 29 | 0,017 | 0,007 | 0,000 | 0,963 | 0,967 | 0,995 |
| 30 | 0,633 | 0,198 | 0,187 | 0,421 | 0,419 | - |
| 31 | 1,000 | 0,125 | 0,000 | 0,134 | 0,015 | 8,623 * |
| 32 | 1,000 | 1,000 | 0,000 | 0,987 | 0,015 | 63,168 * |
| 33 | 1,000 | 1,000 | 0,750 | 0,987 | 0,742 | 1,329 |
| 36 | 1,000 | 1,000 | 0,668 | 0,987 | 0,662 | 1,489 |

Annahme durch *Psathyrella*: 19,674 mit 22 Merkmalen Verhältnis 12,611 (Q1)
Ablehnung 1,560 mit 2 Merkmalen

Annahme durch *Stropharioideae*: 13,557 mit 17 Merkmalen Verhältnis 2,824 (Q2)
Ablehnung 4,800 mit 5 Merkmalen

$$\frac{\text{Verhältnis (Q1)}}{\text{Verhältnis (Q2)}} = 4,465$$

Tabelle III: Zusammenfassung der Zugehörigkeits-Analysen
Panaeoloideae, verglichen mit *Psathyrella* und *Stropharioideae*

| Echte und falsche Chrysocystiden getrennt behandelt | | | | | | | |
|---|---------|-----------|--------|---------|-----------|-------|-------|
| | T1 | | | T2 | | | V |
| | Annahme | Ablehnung | Q1 | Annahme | Ablehnung | Q2 | |
| direkte Frequenzen | 21,110 | 2,298 | 9,183 | 13,551 | 5,431 | 2,494 | 3,680 |
| relative Frequenzen | 19,674 | 1,560 | 12,611 | 13,557 | 4,800 | 2,824 | 4,465 |

| Echte und falsche Chrysocystiden zusammen behandelt | | | | | | | |
|---|---------|-----------|--------|---------|-----------|-------|-------|
| | T1 | | | T2 | | | V |
| | Annahme | Ablehnung | Q1 | Annahme | Ablehnung | Q2 | |
| direkte Frequenzen | 20,123 | 2,298 | 8,754 | 12,787 | 5,431 | 2,345 | 3,718 |
| relative Frequenzen | 18,687 | 1,560 | 11,978 | 13,557 | 4,800 | 2,824 | 4,241 |

Tabelle IV: *Panaeoloideae*, verglichen mit *Psathyrella* und *Bolbitiaceae*.
Zugehörigkeits-Schätzung bei Verwendung der relativen Frequenzen.

| Merkmal nach Hauptliste | T0 = <i>Panaeoloideae</i> $n_0 = 22$ | | T1 = <i>Psathyrella</i> $n_1 = 75$ | | T2 = <i>Bolbitiaceae</i> $n_2 = 124$ | |
|----------------------------|---|-------|---------------------------------------|-------|---|-----------|
| | F0 | F1 | F2 | Z1 | Z2 | Z1 : Z2 |
| 1 | 0,250 | 0,057 | 0,340 | 0,715 | 0,578 | 1,236 |
| 2 | 0,083 | 0,000 | 0,057 | 0,907 | 0,863 | 1,049 |
| 3 | 0,083 | 0,000 | 0,057 | 0,907 | 0,863 | 1,049 |
| 4 | 1,000 | 0,990 | 0,778 | 0,977 | 0,773 | 1,263 |
| 6 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,987 | 0,007 | 124,363 * |
| 7 | 0,000 | 0,000 | 0,016 | 0,987 | 0,967 | 1,010 |
| 8 | 0,517 | 0,000 | 0,000 | 0,483 | 0,483 | - |
| 9 | 0,250 | 0,250 | 0,005 | 0,621 | 0,743 | 0,836 |
| 10 | 0,000 | 0,700 | 0,170 | 0,305 | 0,824 | 0,370 |
| 11 | 1,000 | 0,875 | 0,200 | 0,865 | 0,204 | 4,225 |
| 12 | 0,000 | 0,000 | 0,800 | 0,987 | 0,204 | 4,820 |
| 14 | 0,517 | 0,000 | 0,380 | 0,483 | 0,495 | - |
| 15 | 0,717 | 0,979 | 0,900 | 0,702 | 0,670 | 1,047 |
| 16 | 0,017 | 0,025 | 0,100 | 0,946 | 0,880 | 1,075 |
| 17 | 0,567 | 0,556 | 0,356 | 0,507 | 0,481 | - |
| 18 | 0,000 | 0,000 | 0,053 | 0,987 | 0,939 | 1,050 |
| 19 | 0,317 | 0,418 | 0,571 | 0,529 | 0,474 | - |
| 20 | 0,167 | 0,026 | 0,020 | 0,807 | 0,814 | 0,991 |
| 21 | 0,317 | 0,015 | 0,040 | 0,672 | 0,665 | 1,010 |
| 22 | 0,125 | 0,081 | 0,382 | 0,806 | 0,587 | 1,373 |
| 25 | 1,000 | 0,925 | 0,900 | 0,913 | 0,893 | 1,022 |
| 26 | 0,600 | 0,000 | 0,077 | 0,402 | 0,416 | - |
| 27 | 0,000 | 0,464 | 0,140 | 0,535 | 0,854 | 0,626 |
| 28 | 0,000 | 0,015 | 0,000 | 0,972 | 0,992 | 0,980 |
| 29 | 0,017 | 0,007 | 0,021 | 0,963 | 0,955 | 1,008 |
| 30 | 0,633 | 0,198 | 0,136 | 0,421 | 0,404 | - |
| 31 | 1,000 | 0,125 | 0,000 | 0,134 | 0,007 | 16,977 * |
| 32 | 1,000 | 1,000 | 0,200 | 0,987 | 0,204 | 4,820 |
| 33 | 1,000 | 1,000 | 0,420 | 0,987 | 0,421 | 2,342 |
| 34 | 0,000 | 0,000 | 0,333 | 0,987 | 0,664 | 1,485 |
| 35 | 0,000 | 0,000 | 0,200 | 0,987 | 0,795 | 1,241 |
| 36 | 1,000 | 1,000 | 0,517 | 0,987 | 0,516 | 1,910 |

Annahme durch *Psathyrella*: 20,661 mit 23 Merkmalen
Ablehnung 1,560 mit 2 Merkmalen

Verhältnis 13,244 (Q1)

Annahme durch *Bolbitiaceae*: 14,171 mit 17 Merkmalen
Ablehnung 4,369 mit 5 Merkmalen

Verhältnis 3,243 (Q2)

$$\frac{\text{Verhältnis (Q1)}}{\text{Verhältnis (Q2)}} = 4,083$$

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Pilzkunde](#)

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: [42_1976](#)

Autor(en)/Author(s): Clemenccon Heinz

Artikel/Article: [Quantitative Schätzungen zur taxonomischen Stellung der
Panaeoloideae \(Agaricales, Basidiomycetes\) 45-56](#)