

**Die Gattung *Russula*
Untersuchungen zu ihrer Systematik anhand von
Ektomykorrhizen**

**Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Fakultät Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München**

vorgelegt von

Ludwig Beenken

München

2004

1. Berichtstatter: Prof. Dr. Reinhard Agerer
2. Berichtstatter: Dr. Peter Döbbeler

Datum der mündlichen Prüfung: 24. November 2004

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. Reinhard Agerer für die Überlassung des Themas und seine geduldige Begleitung über die Jahre.

Frau Dr. Eva Facher danke ich für die Hilfe bei der Arbeit am Rasterelektronenmikroskop, Herrn Dr. Günther Bahnweg für die Einführung in die molekularen Techniken, ebenso Herrn Edmund Marksteiner für die Unterstützung bei technischen Problemen.

Meinem Kollegen Thassilo Franke gilt mein besonderer Dank für die Möglichkeit, ihn zweimal nach Kamerun, Westafrika, begleiten zu können. Ohne den kamerunischen Botaniker Herrn Moses Sainge wären diese beiden Reisen nicht so erfolgreich durchzuführen gewesen. Er stand uns nicht nur mit seiner großen Pflanzenkenntnis bei, sondern organisierte auch die Exkursionen im Land. Hierfür gebühren ihm Anerkennung und großer Dank.

Meinem Kollegen Christoph Hahn danke ich für die Reisebegleitung in Bayern, Polen, Tschechien und Südamerika. Ohne ihn hätte ich viele Pilze nicht gefunden.

Meinen Kolleginnen Paraskevi Iosefidou, Philomena Bodensteiner und Angela Pillukat sowie meinem Kollegen Dr. Stephan Raidl bin ich für die schöne Zeit und die fachkundigen Gespräche sehr verbunden.

Herrn Dr. Harald Foerther bin ich für seine Hilfe bei Literaturrecherchen und für seine Auskünfte zu Fragen der Nomenklatur sehr dankbar.

Herrn Dr. Götz Palfner und Herrn Dr. Roberto Godoy danke ich für die Einladung nach Valdivia, Chile, Frau Vobis und Frau Dr. Gamundi für die Betreuung in Bariloche, Argentinien, Herrn Walter Müller und Herrn Dr. Stephan Beck mit seiner Familie für ihre Gastfreundschaft in La Paz, Bolivien.

Herrn Dr. Piotr Mleczko bin ich für seine beiden Einladungen nach Südpolen und die vielen interessanten Diskussionen freundschaftlich verbunden.

Herrn M. Z. Szcsepka und Herrn S. Sokól sei für ihre Gastfreundschaft in Polen, Frau Dr. Hoika Kraigher für die Einladung nach Slowenien und Frau Dr. Erzsébet Jakucs für die Zusammenarbeit in München und Ungarn gedankt.

Herrn Dr. Bart Buyck danke ich für das Material von *Russula gossypina* und Herrn Dr. Eric Wiedmer für Material von *Russula alnetorum*.

Eine große Hilfe waren die vielen Menschen, die mir ihre Fundstellen von interessanten *Russula*-Arten gezeigt haben. Stellvertretend seien hier Frau Fatima Medjebeur-Thrun und Herr Wolfgang Thrun, sowie Herr Peter Karasch genannt. Frau Friedl Hettich bin ich für ihre großzügige Schenkung von Literatur sehr verbunden.

Herrn Dr. Marc Stadler danke ich für die Hinweise zur Chemie der Russulaceae.

Der Botanischen Staatssammlung, in Person von Frau Dr. Dagmar Triebel, danke ich für das Angebot, ihre Bestände zu nutzen. Auch die Möglichkeit, an der Staatssammlung zu arbeiten, half mir nicht nur finanziell.

Die Arbeit wurde zwei Jahre lang durch ein Stipendium der Graduiertenförderung der Ludwig-Maximilians-Universität München finanziert. Die Reise nach Südamerika wurde vom DAAD finanziell unterstützt.

Meinen Eltern Christa und Jan Beenken ist diese Arbeit gewidmet. Ohne ihre finanzielle und moralische Unterstützung wäre sie nicht in diesem Umfang zustande gekommen.

Inhalt

1	Einleitung	10
1.1	Bedeutung der Gattung <i>Russula</i>	10
1.2	Systematische Stellung	11
1.3	Historischer Rückblick	11
1.4	Ektomykorrhiza	12
1.5	Molekulare Methoden	13
1.6	Doppelmikorrhiza	13
1.7	Aufgaben und Zielsetzung	14
2	Material und Methoden	15
2.1	Anatomische und morphologische Untersuchungen	15
2.1.1	Probennahme	15
2.1.2	Bestimmen der Fruchtkörper	15
2.1.3	Isolierung und Fixierung	15
2.1.4	Identifizierung der Wirtsbäume	16
2.1.5	Flächenansichten der Mykorrhizamäntel	16
2.1.6	Längs- und Querschnitte	16
2.1.7	Rasterelektronenmikroskopie	16
2.1.8	Autofluoreszenz	16
2.1.9	Chemische Farbreaktionen	17
2.2	Molekularbiologische Untersuchungen	17
2.2.1	DNA Extraktion nach der CTAB-Methode	17
2.2.2	DNA-Extraktion mit DNeasy Plant Mini Kit von Quiagen	18
2.2.3	PCR (Polymerase Chain Reaction)	18
2.2.4	Restriktionsanalyse	19
2.2.5	Gelelektrophorese	20
2.2.6	Auswertung der Gele	20
2.3	Glossar	21
3	Schlüssel zu den behandelten Mykorrhizen	22
3.1	Schlüssel zu den Großgruppen	22
3.1.1	Gruppenschlüssel A	23
3.1.2	Gruppenschlüssel B	23
3.1.3	Gruppenschlüssel C	24
3.1.4	Gruppenschlüssel D	25
3.1.5	Gruppenschlüssel E	26
3.2	Wirtsbäume	28
3.2.1	Nadelbäume	28
3.2.2	Laubbäume und Zwergstäucher	29
3.2.3	Krautige Pflanzen	30
4	Beschreibungen der Mykorrhizen und Rhizomorphen	31
4.1	Mykorrhizen und Rhizomorphen mit Cystiden	31
4.1.1	Gruppe mit wolligem Mantel	31
4.1.1.1	Sektion <i>Gossypinae</i>	31
	1. <i>Russula gossypina</i> + <i>Uapaca ferruginea</i>	31
4.1.2	Gruppe mit Cystiden, die zwei Knöpfchen tragen	37
4.1.2.1	Sektion <i>Delicoarchaeae</i>	37
	2. <i>Russula aucarum</i> + cf. <i>Nyctaginaceae</i>	37

4.1.2.2	Sektion Compactae.....	44
	3. <i>Russula nigricans</i> + <i>Quercus robur</i>	44
	4. <i>Russula albonigra</i> + <i>Picea abies</i>	50
	5. <i>Russula densifolia</i> + <i>Fagus sylvatica</i>	57
	6. <i>Russula densifolia</i> + <i>Picea abies</i>	63
4.1.2.3	Sektion Lactarioides	67
	7. <i>Russula delica</i> + <i>Tilia</i> sp.	67
	8. <i>Russula chloroides</i> + <i>Picea abies</i>	72
4.1.2.4	Sektion „Fuegiana“	76
	9. <i>Russula fuegiana</i> + <i>Nothofagus pumilio</i>	76
4.1.3	Gruppe mit verschiedenartigen Cystidentypen	78
4.1.3.1	Sektion Heterophyllae	78
4.1.3.1.1	Subsektion Heterophyllae	78
	10. <i>Russula heterophylla</i> Fr. + <i>Quercus robur</i>	78
	11. <i>Russula vesca</i> + <i>Quercus robur</i>	84
	12. <i>Russula mustelina</i> + <i>Picea abies</i>	93
4.1.3.1.2	Subsektion Griseinae.....	98
	13. <i>Russula grisea</i> + <i>Quercus robur</i>	98
	14. <i>Russula atroglauc</i> a + <i>Betula pubescens</i>	104
	15. <i>Russula faustiana</i> + <i>Quercus cerris</i>	109
	16. <i>Russula medulata</i> + <i>Populus tremula</i>	113
4.1.3.1.3	Subsektion Ilicinae	118
	17. <i>Russula aeruginea</i> + <i>Betula pendula</i> Roth	118
4.1.3.1.4	Subsektion Virescentinae	122
	18. <i>Russula virescens</i> + <i>Quercus robur</i>	122
4.1.3.1.5	Subsektion Amoeninae.....	126
	19. <i>Russula amoena</i> var. <i>acystidiata</i> + <i>Quercus cerris</i>	126
4.1.3.1.6	Subsektion Pseudoepitheliosinae	130
	20. <i>Russula</i> aff. <i>parasitica</i> + <i>Uapaca guineensis</i>	130
4.1.3.2	Sektion Indolentes	135
	21. <i>Russula cyanoxantha</i> + <i>Fagus sylvatica</i>	135
	22. <i>Russula cyanoxantha</i> fo. <i>cutefracta</i> + <i>Fagus sylvatica</i>	137
4.1.4	Gruppe mit flaschenförmigen Gloeocystiden	141
4.1.4.1	Sektion Ingratae.....	141
4.1.4.1.1	Subsektion Foetentinae	141
	23. <i>Russula foetens</i> + <i>Fagus sylvatica</i>	141
	24. <i>Russula illota</i> Romagn. + <i>Fagus sylvatica</i>	146
	25. <i>Russula laurocerasi</i> + <i>Fagus sylvatica</i> L.	147
4.1.4.1.2	Subsektion Pectinatinae Bon 1988	148
	26. <i>Russula amoenolens</i> + <i>Quercus robur</i>	148
	27. <i>Russula pectinatoides</i> + <i>Quercus robur</i>	153
4.1.4.1.3	Subsektion Subvelatae.....	156
	28. <i>Russula insignis</i> + <i>Quercus rubra</i>	156
4.1.4.2	Sektion Crassotunicae	160
4.1.4.2.1	Subsektion Aureotactinae.....	160
	29. <i>Russula acrianulata</i> + <i>Uapaca staudtii</i>	160
	30. <i>Russula</i> aff. <i>radicans</i> + <i>Uapaca guineensis</i>	164
4.2	Mykorrhizen ohne Cystiden	168
4.2.1	Arten mit angulären Zellen	168
4.2.1.1	Sektion <i>Russula</i>	168
4.2.1.1.1	Subsektion <i>Russula</i>	168

31. <i>Russula emetica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	168
32. <i>Russula betularum</i> + <i>Betula pubescens</i>	172
33. <i>Russula raoultii</i> + <i>Fagus sylvatica</i>	175
4.2.1.1.2 Subsektion Atropurpurinae	176
34. <i>Russula atropurpurea</i> f. <i>dissidens</i> + <i>Quercus cerris</i>	176
35. <i>Russula alnetorum</i> + <i>Alnus viridis</i>	180
36. <i>Russula atrorubens</i> + <i>Picea abies</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	187
37. <i>Russula fragilis</i> + <i>Picea abies</i>	191
38. <i>Russula norvegica</i> + <i>Salix herbacea</i>	195
4.2.1.1.3 Subsektion Felleinae	200
39. <i>Russula fellea</i> + <i>Fagus sylvatica</i>	200
4.2.1.1.4 Subsektion Ochroleucinae	201
40. <i>Russula viscida</i> + <i>Picea abies</i>	201
4.2.2 Arten mit puzzleteilartigen Zellen und Hyphennetz	207
4.2.2.1 Sektion Firmae	207
4.2.2.1.1 Subsektion Sardoninae	207
41. <i>Russula sardonina</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	207
42. <i>Russula sanguinea</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	213
4.2.2.1.2 Subsektion Persicinae	217
43. <i>Russula luteotacta</i> + <i>Quercus robur</i>	217
4.2.2.2 Sektion Rigidae	224
4.2.2.2.1 Subsektion Lepidinae	224
44. <i>Russula lepida</i> + <i>Fagus sylvatica</i>	224
4.2.2.2.2 Subsektion Roseinae	229
45. <i>Russula aurora</i> + <i>Fagus sylvatica</i>	229
4.2.2.3 Sektion Tenellae	232
4.2.2.3.1 Subsektion Puellarinae	232
46. <i>Russula versicolor</i> + <i>Betula pubescens</i>	232
47. <i>Russula odorata</i> + <i>Quercus robur</i>	236
4.2.2.3.2 Subsektion Laricinae	239
48. <i>Russula nauseosa</i> + <i>Picea abies</i>	239
4.2.2.4 Sektion Insidiosinae	243
4.2.2.4.1 Subsektion Cupreinae	243
49. <i>Russula adulterina</i> + <i>Picea abies</i>	243
4.2.2.5 Sektion Viridantes	246
4.2.2.5.1 Subsektion Viridantinae	246
50. <i>Russula xerampelina</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	246
51. <i>Russula pascua</i> + <i>Salix herbacea</i>	249
4.2.2.6 Sektion Alutaceae	255
4.2.2.6.1 Subsektion Olivaceinae	255
52. <i>Russula olivacea</i> + <i>Fagus sylvatica</i>	255
4.2.2.7 Sektion Integrinae	258
4.2.2.7.1 Subsektion Paludosinae	258
53. <i>Russula paludosa</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	258
4.2.2.7.2 Subsektion Integroidinae	263
54. <i>Russula claroflava</i> + <i>Betula pubescens</i>	263
55. <i>Russula vinosa</i> + <i>Picea abies</i>	270
4.2.2.8 Sektion Amethystinae	275
4.2.2.8.1 Subsektion Amethystinae	275
56. <i>Russula turci</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	275
4.2.2.9 Sektion „Nothofagineae“	279

	57. <i>Russula nothofaginea</i> + <i>Nothofagus dombeyi</i>	279
4.3	Lactarius	284
	58. <i>Lactarius piperatus</i>+ <i>Quercus robur</i>	284
5	Nachweis zweier Pilzpartner in einer Ektomykorrhiza	289
5.1	Feldbeobachtungen.....	289
5.2	Molekularen Untersuchungen	289
5.3	Morphologie und Anatomie	291
5.3.1	Doppelmykorrhizen.....	291
	59. <i>Lactarius torminosus</i> + <i>Russula gracillima</i> + <i>Betula pubescens</i>	291
	60. <i>Lactarius pubescens</i> + <i>Russula exalbicans</i> + <i>Betula pendula</i>.....	291
5.3.2	<i>Lactarius</i> -Mykorrhizen	302
	61. <i>Lactarius torminosus</i> + <i>Betula pubescens</i> (+ <i>Betula pendula</i>).....	302
	62. <i>Lactarius pubescens</i> + <i>Betula pendula</i>.....	302
5.4	Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen	312
5.5	Diskussion	312
6	Die Merkmale der Mykorrhizen und Rhizomorphen.....	315
6.1	Habitus der Mykorrhizasysteme.....	315
6.2	Baumspezifität.....	315
6.3	Manteltypen.....	316
6.3.1	Mantelaufbau.....	316
6.3.1.1	Mäntel mit Cystiden	317
6.3.1.2	Pseudoparenchymatischem Mäntel ohne Cystiden	317
6.3.2	Wachstum und Entwicklung der verschiedenen Manteltypen	317
6.3.2.1	Mäntel mit Cystiden	317
6.3.2.2	Pseudoparenchymatische Mäntel ohne Cystiden	318
6.3.3	Vergleich mit Mänteln der Gattung <i>Lactarius</i>	319
6.3.4	Vergleich mit Ektomykorrhiza-Mänteln in anderen Familien	320
6.4	Die Manteloberfläche	321
6.5	Die gloeopleren Elemente	323
6.5.1	Inhalt und Funktion der gloeopleren Elemente bei den Russulaceae.....	323
6.5.2	Vergleich von Fruchtkörper und Mykorrhiza	328
6.5.3	Vergleich von Mykorrhiza und Fruchtkörper bei <i>Russula viscida</i>	332
6.5.4	Die Knöpfchen tragenden Gloeocystiden	337
6.6	Nadelcystiden	342
6.7	Verzweigte Hyphenenden und Dendrohyphidien	343
6.8	Abziehende Hyphen	343
6.9	Rhizomorphen	344
6.9.1	Verteilung.....	344
6.9.2	Aufbau.....	345
6.9.3	Funktion	346
6.10	Längsschnitte durch die Mykorrhiza.....	347
6.11	Makro- und Mikrochemische Reaktionen.....	347
6.12	Autofluoreszenz	348
6.13	Ergebnisse der molekularen Untersuchungen	349
6.13.1	Primer	349
6.13.2	PCR-Produkt	349
6.13.3	Auswertung der RFLP-Analyse	349
6.13.4	Innerartliche Variabilität der RFLPs	350
6.13.5	Vergleich der Arten.....	350

7	Vergleich der Mykorrhizen und Rhizomorphen.....	352
7.1	Arten mit Cystiden	352
7.1.1	Gruppe mit wolligem Mantel	352
7.1.1.1	Sektion Gossypinae Buyck 1999.....	352
7.1.2	Gruppe mit Cystiden, die zwei Knöpfchen tragen	354
7.1.2.1	Sektion Delicoarchaeae Singer in Singer, Araujo & Ivory 1983	354
7.1.2.2	Sektion Compactae Fr. 1838	355
7.1.2.3	Sektion Lactarioides (Bat.) Konr. & Joss. 1934.....	356
7.1.2.4	Sektion „Fuegiana“	357
7.1.2.5	Zusammenfassung zur Gruppe mit Cystiden, die zwei Knöpfchen tragen	358
7.1.3	Gruppe mit verschiedenartigen Cystidentypen	359
7.1.3.1	Sektion Heterophyllae Fr.	359
7.1.3.1.1	Subsektion Heterophyllae (Fr.) Jul. Schäff.	360
7.1.3.1.2	Subsektion Griseinae Jul. Schäff.....	361
7.1.3.1.3	Subsektion Ilicinae (Romagn.) Buyck	362
7.1.3.1.4	Subsektion Virescentinae Singer.....	362
7.1.3.1.5	Subsektion Amoeninae Singer	363
7.1.3.1.6	Subsektion Pseudoepitheliosinae Buyck.....	364
7.1.3.1.7	Unidentifizierte Ektomykorrhiza aus der Sekt. Heterophyllae	365
7.1.3.2	Sektion Indolentes Melzer-Zvára 1927	365
7.1.4	Gruppe mit flaschenförmigen Gloeocystiden	366
7.1.4.1	Sektion Ingratae Quélet.....	366
7.1.4.1.1	Subsektion Foetentinae Melzer & Zvára 1927 ss. str. Bon 1988.....	366
7.1.4.1.2	Subsektion Pectinatae Bon 1988.....	366
7.1.4.1.3	Subsektion Subvelatae (Singer) Singer 1986.....	366
7.1.4.2	Sektion Crassotunicatae (Singer) Singer.....	370
7.1.4.2.1	Subsektion Aureotactinae Heim ex Buyck (1990).....	370
7.1.5	Schlussfolgerungen zur Systematik der Arten mit Cystiden.....	371
7.2	Mykorrhizen ohne Cystiden	372
7.2.1	Arten mit angulären Zellen	372
7.2.1.1	Sektion Russula (Pers.) Fr.....	372
7.2.1.1.1	Subsektion Russula (Pers.) Fr.	373
7.2.1.1.2	Subsektion Atropurpurinae Romagn.....	374
7.2.1.1.3	Subsektion Felleinae Melzer & Zvara.....	375
7.2.1.1.4	Subsektion Ochroleucinae (Romagn.) Bon.....	375
7.2.1.2	Schlussfolgerungen zur Systematik der Sektion Russula	376
7.2.2	Arten mit puzzleteilartigen Zellen und Hyphennetz	377
7.2.2.1	Sektion Firmae Fr.....	377
7.2.2.1.1	Subsektion Sardoninae Singer.....	377
7.2.2.1.2	Subsektion Exalbicantinae Singer	378
7.2.2.1.3	Subsektion Persicinae Romagn.....	378
7.2.2.2	Sektion Rigidae Fr.....	378
7.2.2.2.1	Subsektion Lepidinae Melzer & Zvára	378
7.2.2.2.2	Subsektion Roseinae Singer	378
7.2.2.3	Sektion Tenellae Quél. emend. Romagn.....	379
7.2.2.3.1	Subsektion Puellarinae Singer.....	379
7.2.2.3.2	Subsektion Laricinae Romagn.	379
7.2.2.4	Sektion Insidiosinae Quél.....	379
7.2.2.4.1	Subsektion Cupreinae Bon	379
7.2.2.5	Sektion Viridantes Melzer & Zvára	380
7.2.2.5.1	Subsektion Viridantinae Melzer & Zvára	380

7.2.2.6	Sektion Alutaceae Maire	380
7.2.2.6.1	Subsektion Olivaceinae Singer.....	380
7.2.2.7	Sektion Integrinae Maire	381
7.2.2.7.1	Subsektion Integrinae Maire	381
7.2.2.7.2	Subsektion Paludosinae Jul. Schäff.....	381
7.2.2.7.3	Subsektion Integroidinae Romagn.	381
7.2.2.8	Sektion Amethystinae Romagn.....	381
7.2.2.8.1	Subsektion Amethystinae Romagn.....	381
7.2.2.9	Sektion „Nothofagineae“.....	382
7.2.3	Schlussfolgerungen zur Systematik der Arten ohne Cystiden	382
7.3	Vergleich der Großgruppen.....	383
7.4	Vergleich der Systeme (Tabelle 5).....	383
7.4.1	Vorläufiges System nach Mykorrhizenmerkmalen.....	387
7.4.2	System nach ROMAGNESI (1967, 1985, 1987, EINHELLINGER 1990).....	389
7.4.3	System nach SINGER (1986).....	390
7.4.4	System nach BON (1988).....	391
7.4.5	System nach SARNARI (1998).....	392
8	Zusammenfassung.....	394
9	Literatur.....	396
10	Anhang	406

„Bei keiner anderen Basidiomyzetengattung bedarf heute die vollkommene Definierung einer Art so genauer und vielseitiger Untersuchung wie bei *Russula*. Wenn man noch das häufige Ineinanderfließen der Formen dieser jungen, noch in Fortbildung begriffenen Gattung, die ungewöhnlich große Variabilität der Formen untereinander, die geringe Ausprägung festumrissener Areale berücksichtigt, so wird man die Schwierigkeit einer erschöpfenden Darstellung dieser Gattung leicht begreifen.“

(SINGER 1932)

1 Einleitung

Diese am Ende des Vorwortes zu SINGERS (1932) „Monographie der Gattung *Russula*“ stehenden Sätze haben noch nach über 70 Jahren ihre Gültigkeit bewahrt. Bis heute befassten sich morphologische und anatomische Bearbeitungen von Pilzen ausschließlich mit den Fruchtkörpern. Auch wenn die Fruchtkörpermerkmale für die Bestimmung der Arten unerlässlich sind, ist die Beschreibung eines Pilzes nur anhand dieser vielleicht ausreichend, aber nicht vollständig. Auch die bisher vernachlässigten vegetativen Teile der Pilze, wie Myzel sowie - wenn vorhanden – Rhizomorphen und Mykorrhizen, bieten eine große Anzahl an wichtigen Merkmalen (vgl. AGERER 1999). Diese Lücke will die vorliegende Arbeit für einige *Russula*-Arten aus Europa, Afrika und Südamerika mit der Beschreibung ihrer Ektomykorrhizen und Rhizomorphen schließen.

1.1 Bedeutung der Gattung *Russula*

Mit weltweit ca. 750 Arten (KIRK et al. 2001), ca. 160 davon in Mitteleuropa (ROMAGNESI 1967, EINHELLINGER 1985), gehört *Russula* Pers. zu einer der artenreichsten Hutpilzgattungen.

Viele Arten gehören zu den wichtigsten Ektomykorrhizabildnern in den Waldökosystemen der gemäßigten, borealen bzw. subantarktischen Breiten der Nord- und Südhalbkugel. Zu den beteiligten Baumarten aus den Familien der Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae, Tiliaceae und Salicaceae gehören viele Nutzhölzer wie Fichten, Kiefern, Buchen, Südbuchen, Birken, Eichen, Linden und Pappeln. Neben dem hohen ökologischen Wert ist deshalb auch der ökonomische Wert dieser Symbiose zwischen Bäumen und *Russula*-Arten nicht zu unterschätzen. In mediterranen Macchien sind *Russula*-Arten mit *Cistus* (Cistaceae) vergesellschaftet (GALLI 1996). In den Tropen und Subtropen kommen als Baumpartner noch Gattungen aus den Familien der Dipterocarpaceae, Cesalpiniaceae, Myrtaceae (BUYCK et al. 1996), Nyctaginaceae und Euphorbiaceae hinzu. Selbst in den arktischen und alpinen Zonen finden sich Vertreter sowohl an Zwergsträuchern wie *Dryas octopetala* (HARRINGTON & MITCHELL 2002) und *Saxifraga herbacea* als auch an krautigen Pflanzen (*Polygonum viviparum*; BRAND 1991a).

Viele *Russula*-Arten sind begehrte Speisepilze. Nicht nur in Europa finden sie seit langer Zeit Verwendung in der Küche (z. B. KREISEL 1978), auch in anderen Gebieten der Welt werden sie als Nahrung genutzt. China ist bekannt für seine lange Tradition, Pilze in Medizin und Küche zu verwenden, hierzu zählen auch *Russula*-Arten (HÄRKÖNEN 2002). Genaue ethnomykologische Daten liegen diesbezüglich auch aus Afrika vor (RAMMELOO & WALLEYN 1993). Zum Beispiel werden im westafrikanischen Benin (DE KESEL et al. 2002) und in den ostafrikanischen Ländern Burundi (BUYCK 1994b), Tansania (HÄRKÖNEN 2002, HÄRKÖNEN et al. 1993, 2003) und Zambia (PEGLER & PEARCE 1980) Pilze intensiv zur Ernährung genutzt. Unter anderem werden verschiedene *Russula*-Arten wild gesammelt und auf den lokalen

Märkten gehandelt. Die Häufigkeit und Verbreitung von *Russula* in diesen Ländern erklärt sich durch den dort vorkommenden, sogenannten Miombo-Wald, der überwiegend aus Baumarten der Ektomykorrhizen bildenden Gattungen *Afzelia*, *Brachystegia*, *Isoblerlinia* und *Julbernardia* (Caesalpiniaceae) und *Uapaca* (Euphorbiaceae) besteht (BUYCK 1994b, VERBEKEN & BUYCK 2002).

1.2 Systematische Stellung

Die Fruchtkörper der Gattungen *Russula* Pers., Täublinge, und *Lactarius* Pers., Milchlinge, zeichnen sich makroskopisch durch ihr brüchiges Fleisch – besonders in den Lamellen – aus. Deswegen wird die Gruppe im Deutschen auch „Sprödblätler“ genannt. Mikroskopisch ist dieses durch kugelige Zellen, sog. Sphaerocysten, zu erklären. Weitere wichtige Merkmale sind die Sporen mit einem amyloiden Ornament und Zellen, deren Inhalt sich mit Sulfo benzaldehyden dunkel färbt.

ROZE (1876) fasst diese beiden Gattungen als „Russulariées“ zusammen. LOTSY (1907) zählt noch einige gastroide Gattungen hinzu und definiert damit die Familie Russulaceae Lotsy erstmals gültig. KREISEL (1969) stellt die Ordnung Russulales mit nur der einen Familie Russulaceae auf. Diese umfasst neben den agaricoiden Gattungen *Russula* und *Lactarius* die secotioiden und gastroiden Gattungen *Elasmomyces* Cavara, *Macowanites* Kalchbr., *Martellia* Matt., *Archangeliella* Cavara, *Zelleromyces* Singer & A. H. Sm.

Auf Grund der molekularen Arbeit von HIBBETT und THORN (2001) zählen KIRK et al. (2001) zu der neu gefassten Ordnung Russulales Kreisel ex P. M. Kirk, P. F. Cannon & J. C. David (2001) auch corticioide, stereoide, hydnoide und poroide Formen aus insgesamt 12 Familien. In der Familie Russulaceae sind die Gattungen *Russula* und *Lactarius*, *Archangeliella*, *Cystangium* Singer & A. H. Sm., *Gymnomyces* Masee & Rodway, *Macowanites* und *Zelleromyces* anerkannt (*Elasmomyces* und *Martellia* wurden mit *Macowanites* bzw. *Gymnomyces* synonymisiert) (KIRK et al. 2001). Es gibt sowohl anatomische wie auch molekulare Hinweise, dass die Latex führenden, gastroiden Gattungen *Archangeliella* und *Zelleromyces* von *Lactarius* abgeleitet sind und dass die gastroiden Gattungen ohne Milchsaft, *Cystangium* und *Gymnomyces*, von *Russula* abstammen (DESJARDIN 2003, KIRK et al. 2001, MARTIN et al. 1999, MILLER et al. 2001).

1.3 Historischer Rückblick

Ist die Gattung *Russula* schon im Feld leicht am Habitus, der oft bunten Färbung und dem Fehlen von Latex zu erkennen, macht das Bestimmen der Sektionen und der Arten selbst dem erfahrenen Pilzkenner oft Schwierigkeiten. So wurden im Laufe der Zeit verschiedene Versuche unternommen die Gattung einzuteilen. Hierfür wurden morphologische, anatomische und makrochemische Merkmale der Fruchtkörper herangezogen. Eine große Rolle spielen Habitus, Sporenpulverfarbe, Geschmack und Verfärbung des Fleisches, hinzu kommen mikroskopische Merkmale wie die Ausprägung der Huthaut und die Sporenornamentation.

Schon seit den Frühzeiten der Mykologie ist bekannt, dass es sich bei der Gattung *Russula* und der nahe verwandten Gattung *Lactarius* um eine eigenständige Gruppe innerhalb der Lamellen-Pilze handelt. PERSON trennte die Gattung *Russula* bereits 1796 von den anderen Lamellen-Pilzen - damals alle *Agaricus* - ab. FRIES (1836-1838) übernimmt die Gattung in sein Werk „Epicrisis Systematis Mycologici“ und ordnet die damals 42 bekannten Arten in vier Sektionen. In seinem Spätwerk „Hymenomycetes Europaei“ (FRIES 1874) unterteilt er 49 Arten in fünf Sektionen. Für seine Einteilung verwendet er nur makroskopische Merkmale, wie Habitus, Konsistenz des Fleisches, Form und Farbe der Lamellen.

Quélet (1888) erkennt, dass die Farbe des Sporenpulvers ein konstantes Artmerkmal ist und macht es zum Hauptkriterium seiner Gattungsgliederung. Er erachtet auch Geruch und Geschmack als wichtig und geht auf die Hutfarben ein.

MAIRE (1909, 1910) gebührt das Verdienst, mikroskopische Merkmale für die Systematik erschlossen zu haben. Zusätzlich zieht er die Farbreaktion des Fleisches mit verschiedenen chemischen Reagenzien heran, darunter auch das von ARNOULD & GORIS (1907) entdeckte Schwärzen des Inhaltes bestimmter Zellen mit Sulfovanillin.

MELZER (1924) fand heraus, dass sich das Ornament der *Russula*-Sporen mit Jod violett-blau anfärbt und demzufolge amyloid ist. MELZER und ZVÁRA (1927) legten großen Wert auf eine genaue, mikroskopische Untersuchung der Hut- und Stielhaut. Sie fanden weitere chemische Reaktionen der Fleisches, darunter jene mit Eisensulfat. Damit umfasst ihre Arbeit (MELZER & ZVÁRA 1927) schon alle wichtigen Merkmalskomplexe aus der Morphologie, Anatomie und Chemie der Fruchtkörper. Neben der ausführlichen Abbildung des Sporenornaments standardisiert CRAWSHAY (1930) erstmals die Sporenpulverfarben anhand einer abgebildeten Farbskala von A = Weiß bis H = Dottergelb.

Die nachfolgenden Autoren ordnen die Subgenera, Sektionen und Subsektionen ihrer Systeme je nach Gewichtung der einzelnen Merkmalskomplexe. So hält SINGER (1926, 1932, 1935) die Verfärbungen des Fleisches an Luft für sehr wichtig. KONRAD & JOSSEAND (1934) und SCHAEFFER (1935, 1952) sehen dagegen im Geschmack, LANGE (1940) und BLUM (1962) in der Sporenpulverfarbe ein übergeordnetes Merkmal. HEIM (1938) und SINGER (1932, 1935, 1986) berücksichtigen in ihren Arbeiten auch außereuropäische Arten.

Nach der Bearbeitung der Gattung in der „Flore analytique des champignons supérieurs“ (KÜHNER & ROMAGNESI 1953) schafft ROMAGNESI (1967) mit „Les Russules d’Europe et d’Afrique du Nord“ das Standardwerk für die Gattung *Russula*. Durch die konsequente Auswertung aller Merkmalskomplexe, gelingt es ihm, ein natürliches System zu entwickeln, das in sich schlüssig ist (ROMAGNESI 1967, 1985, 1987). Er legt ein besonderes Gewicht auf die Mikroskopie der Huthautelemente, die er durchgehend abbildet.

Alle späteren Autoren übernehmen sein System entweder unverändert (z. B. EINHELLINGER 1985, GALLI 1996) oder wandeln es in Teilen ab (BON 1988, REUMAUX et al. 1996, SARNARI 1998). SINGER (1986) und BUYCK (1993, 1994a, 1997) ergänzen es um Arten, Sektionen und Subsektionen aus Nord- und Südamerika bzw. dem tropischen Afrika.

Während die Fruchtkörpermerkmale immer wieder neu für eine systematische Einteilung interpretiert wurden (z.B. SARNARI 1998), blieben die unterirdischen Strukturen der Pilze, das Myzel, die Rhizomorphen und die Mykorrhizen, lange unbeachtet. AGERER (1999) zieht erstmals Rhizomorphen für eine ausführliche, systematische Analyse der Ordnung Boletales heran und bestätigt ebenfalls anhand von Rhizomorphenmerkmalen die enge Verwandtschaft von Lycoperdales und Agaricaceae (AGERER 2002a). BEENKEN (1995, BEENKEN et al. 1996a-d) zeigt für die Gattung *Inocybe*, dass sich deren Untergattungen *Malocybe* und *Inocybe* auch aufgrund der Anatomie der Ektomykorrhizen trennen lassen.

BEENKEN (1999, 2001a-n) konnte schon vorab zeigen, dass sich hinter den Ektomykorrhizen und Rhizomorphen der Gattung *Russula* ein Merkmalskomplex verbirgt, der sich für die infra-generische Einteilung der Gattung besonders eignet.

1.4 Ektomykorrhiza

In der Symbiose zwischen bestimmten Baum- und Pilzarten ist die Ektomykorrhiza das Organ, an dem der Stoffaustausch zwischen den Partnern stattfindet. Während der Baum vom Pilz Wasser und Nährelemente erhält, profitiert der Pilz von der Photosyntheseleistung des Baumes in Form von Kohlenhydraten (SMITH & READ 1997).

Eine Ektomykorrhiza entsteht neu, wenn eine junge Feinwurzel des Baumes durch einen Mykorrhizapilz besiedelt wird. Die Hyphen des Pilzes umspinnen die Wurzel und dringen zwischen die Zellen der Wurzelrinde (WEISS 1988). Die äußeren Hyphen verdichten sich zum Mykorrhizamantel, der schließlich die gesamte Wurzel umhüllt. Die Hyphen zwischen den Wurzelrindenzellen fächern sich in Loben auf, ohne jedoch in die Zellen einzudringen, und

bilden das Hartigsche Netz. Dank der vergrößerten Oberfläche und des dichten Kontaktes zwischen Pilzhypen und Pflanzenzellen ist das Hartigsche Netz der Ort des Stoffaustausches zwischen den Symbionten (SMITH & READ 1997). Die Baumwurzel reagiert auf die Infektion durch den Pilz mit einer Reduktion des Längenwachstums und einer Änderung ihres Verzweigungsmodus. Meistens bilden sich monopodiale Systeme mit vielen Seitenzweigen, aber auch dichotome (bei Kiefern), koralloide oder knöllchenförmige Systeme können sich abhängig von Baum- und Pilzart ausformen (AGERER 1991a). Die kurzlebigen Wurzelhaare werden nicht mehr gebildet, ihre Aufgaben übernimmt das langlebige, weit in den Boden reichende Hyphengeflecht des Mykorrhizapilzes (SMITH & READ 1997). Wenn die mykorrhizierte Baumwurzel weiterwächst, folgt der Pilz, indem er von der Mykorrhizenspitze aus neuen Mantel und kurz hinter dem Spitzenmeristem der Wurzel neues Hartigsches Netz bildet (SMITH & READ 1997).

Seit der Entdeckung der Ektomykorrhiza durch GIBELLI (1883) und FRANK (1885) (AGERER 1996a) sind eine Vielzahl von Ektomykorrhizen beschrieben worden (z. B. AGERER 1987-2002). Die Merkmale der Ektomykorrhizen zur Klärung von Verwandtschaftsverhältnissen zu verwenden, bietet sich deshalb an.

Während das Hartigsche Netz nur wenige Unterschiede aufweist, zeigt der von den verschiedenen Pilzarten gebildete Mykorrhizamantel eine hohe Diversität in seiner Anatomie, die zur Bestimmung der Pilzpartner der jeweiligen Mykorrhiza herangezogen werden kann (z. B. AGERER 1987-2002, 1991a). Es lassen sich Manteltypen definieren, die typisch für einzelne Pilzverwandtschaften sind (AGERER 1995). Gleiches gilt auch für Rhizomorphen (AGERER 1995, 1999).

Die Gattung *Russula* zeigt eine hohe interspezifische Diversität in der Ausprägungen der Mykorrhizamäntel, von pseudoparenchymatischen Mänteln aus angulären Zellen bis zu plektenchymatischen mit langen Cystiden (AGERER 1986, 1995, AGERER et al. 1994, BEENKEN 2001a-n, BRAND 1991a, CERUTI & BUSSETTI 1962, EBERHART & LUOMA 2000, JAKUCS & BEENKEN 1999, KERNAGHAN et al. 1997, PALFNER & GODOY 1996a, PRITSCH 1996, TREU 1990, YAMADA & KATSUYA 1995, 1996).

Bestand früher die Schwierigkeit, eine gefundene Ektomykorrhiza einem Fruchtkörper und somit einer Art eindeutig zuzuordnen, ist dieses heute dank molekularer Techniken kein Problem mehr (z.B. AGERER et al. 1996, BRUNS et al. 1998).

1.5 Molekulare Methoden

Inzwischen existieren verschiedene Hypothesen zur Phylogenie der Gattung *Russula*, die auf DNA-Sequenz-Analysen beruhen (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1). Beide Arbeiten bestätigen im Grundsatz die von ROMAGNESI (1967, 1985, 1987) vorgenommene Gliederung und stimmen größtenteils mit den ersten Ergebnissen der Untersuchungen an den Mykorrhizen überein (EBERHARDT 2000, 2002, MILLER & BUYCK 2002).

1.6 Doppelmykorrhiza

Im Feld fällt auf, dass einige Pilzarten fast immer zusammen mit anderen Pilzarten auftreten. Zum Beispiel finden sich die Fruchtkörper der Arten aus den Gattungen *Gomphidius* und *Chroogomphus* neben solchen aus den Gattungen *Suillus* oder *Rhizopogon*. AGERER (1990, 1991b, 2002b) konnte Hypen der ersten beiden Gattungen in den Ektomykorrhizen der letzteren nachweisen und damit die enge Vergesellschaftung beider Gruppen aufklären. Auch für *Russula* wurden im Zuge dieser Arbeit zwei solche Paarungen gefunden: *Russula exalbicans* + *Lactarius pubescens* und *R. gracillima* + *L. torminosus*.

1.7 Aufgaben und Zielsetzung

1. Es soll erarbeitet werden, welche Merkmale der Mykorrhizen und Rhizomorphen eine Aussage über die infragenerische Systematik der Gattung *Russula* zulassen. Die verschiedenen morphologischen, anatomischen und chemischen Merkmalskomplexe werden auf ihre Aussagekraft für die Bestimmung und systematische Einordnung einzelner Arten überprüft.
2. Die Identifizierung von Mykorrhizen mit den molekularbiologischen Methoden PCR und RFLP-Analyse werden standardisiert und ihre Zuverlässigkeit diskutiert.
3. Die von ROMAGNESI (1967, 1985, 1987) aufgestellte und von anderen Autoren (SINGER 1986, BON 1988, SARNARI 1998) weiterentwickelte Einteilung der Gattung *Russula* wird mit den so gewonnenen Daten verglichen.
4. Die Hypothesen zur Phylogenie der Gattung *Russula*, die auf Grund von DNA-Sequenz-Analysen existieren, widersprechen sich in Teilen (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1). Daher ist immer noch die Auswertung der morphologischen und anatomischen Merkmalskomplexe unverzichtbar. Es wird diskutiert, inwieweit die anatomischen Untersuchungen mit den molekularen Ergebnissen korrespondieren oder nicht.
5. Darüber hinaus hat die vorliegende Arbeit auch eine anwendungsbezogene Zielsetzung: Durch die ausführliche Beschreibung der morphologischen und anatomischen Merkmale soll es ermöglicht werden, Mykorrhizen aus der Gattung *Russula* einfach mittels eines Bestimmungsschlüssels zu bestimmen. Durch das Herausarbeiten von Mykorrhizamerkmale, die eine Sektion oder Subsektion definieren, sollen noch unbeschriebene Mykorrhizen diesen taxonomischen Ebenen zugeordnet werden.
Auch im Zeitalter der Molekularbiologie hat die Bestimmung durch Mikroskopie ihre Vorteile, da sie schnell und preiswert ist. Gerade für bodenökologische Fragestellungen (vgl. AGERER et al. 2002, AGERER & GÖTTLEIN 2003), für die große Mengen von Mykorrhizen bearbeitet werden müssen, kann dieses ausschlaggebend sein.
6. Die enge Vergesellschaftung von verschiedenen Pilzarten in ihren Mykorrhizen ist bekannt (AGERER 1990, 1991b, 2002b, BRAND 1991a, 1992, RAIDL 1997). Erstmals soll molekular und anatomisch die Beteiligung von *Russula*-Arten an den Ektomykorrhizen von *Lactarius*-Arten nachgewiesen werden.

2 Material und Methoden

2.1 Anatomische und morphologische Untersuchungen

Die Methoden der Isolierung und Charakterisierung der Ektomykorrhizen folgten den Beschreibungen bei AGERER (1986, 1987-2002, 1991a). Die Checklisten, nach denen die Charakterisierungen vorgenommen wurden, und die verwendeten Termini stammen aus AGERER (1987-2002) bzw. werden im Glossar (Kap. 2.3) erklärt.

2.1.1 Probennahme

Fruchtkörper der Gattung *Russula* bzw. *Lactarius* wurden gezielt gesucht. Um die Fruchtkörper herum wurden mit einem scharfen Messer Bodenproben von ca. 15 x 15 cm Kantenlänge und ca. 10 cm Tiefe ausgeschnitten. Die Fruchtkörper wurden vorsichtig für die Bestimmung der Art entnommen. Von mindestens einem aber wurde die Basis in der Bodenprobe gelassen, um etwaige Hyphenverbindungen zu den Mykorrhizen zu verfolgen. Die Bodenproben wurden in Alufolie gewickelt und in Plastiktüten verpackt bei 4°C aufbewahrt.

2.1.2 Bestimmen der Fruchtkörper

Die Fruchtkörper der Europäischen *Russula*-Arten wurden frisch nach ROMAGNESI (1967), BRESINSKY (1985), EINHELLINGER (1985), BON (1988), GALLI (1996), und SARNARI (1998), bestimmt. Für die afrikanischen Arten wurden BUYCK (1993, 1994a, 1997), bzw. HEIM (1938, 1970) und HÄRKÖNEN et al. (1993) verwendet. *Russula nothofaginea* Singer aus Südamerika wurde nach HORAK (1997) sowie SINGER & DIGLIO (1951) und GARRIDO (1988) bestimmt. Die zweite südamerikanische Art, *Russula aucarum* Singer, konnte mit SINGER (1975) und SINGER et al. (1983) nicht eindeutig identifiziert werden. Deshalb wurde der Typus-Beleg (Singer B7440, in F) zur Überprüfung herangezogen.

Die Taxonomie der Gattung *Lactarius* folgt HEILMANN-CLAUSEN et al. (1998).

2.1.3 Isolierung und Fixierung

Die in Wasser gut eingeweichten Bodenproben wurden vorsichtig ausgewaschen, die Wurzelsysteme unter einer Stereolupe bei 6-25facher Vergrößerung freigelegt. Mykorrhizierte Wurzelbereiche und Rhizomorphen wurden ausgesondert und auf ihre Zugehörigkeit zu Gattung *Russula* bzw. *Lactarius* an Hand von Literatur (AGERER 1987-2002) und eigenen Erfahrungen makroskopisch, mikroskopisch (s. u.) und makrochemisch (s. u.) überprüft. Die Mykorrhizen wurden in frischem Wasser bei Beleuchtung von Tageslichtqualität makroskopisch charakterisiert und gezeichnet. Zur Fotodokumentation wurden ausgewählte Mykorrhizensysteme im Wasser vor schwarzem Hintergrund mit einer schwingungsfrei befestigten Pinzette in einer natürlichen Lage gehalten und mit dem Fotoaufsatz der Stereolupe (Wild MPS 51 S und MPS 45) bei Beleuchtung von Tageslichtqualität (Wild Niedervolt-Halogenleuchte mit Tageslichtfilter) bei 6 - 80facher Vergrößerung auf Diafilm fotografiert.

Von einem vitalen, zusammenhängenden Mykorrhizensystem wurde ein Stück mit 1-3 gut entwickelten Enden für die DNA-Untersuchungen mit einer sauberen Pinzette abgenommen, in ein Eppendorfgefäß mit 300 µl 2xCTAB-Puffer (s. u.) überführt und bei Zimmertemperatur gelagert. Von den anderen Enden des jeweils selben Systems wurden Mantelpräparate, wie bei AGERER (1991a) beschrieben, hergestellt und mikroskopisch charakterisiert. Standen keine verzweigten Mykorrhizasysteme zur Verfügung, wurde von einer Spitze der größere apikale Teil (mindestens 2mm lang) für die DNA-Isolierung, der proximale Teil für die anatomischen Untersuchungen verwendet. Auf diese Weise konnte gewährleistet werden, dass die anatomisch und molekular untersuchten Mykorrhizen vom jeweils selben Organismus stammen. Bei ausreichend Material wurden so mehrere Proben (bis 5) für die DNA-Unter-

suchungen genommen. Von den übrigen wurden die makrochemischen Untersuchungen vorgenommen und für mikroskopische Dauerpräparate Mäntel unter dem Binokular mit einer feinen Nadel abpräpariert und in konzentrierter Milchsäure fixiert. Die verbleibenden Mykorrhizen wurden in FAA (KREISEL & SCHAUER 1987) fixiert.

Die Mykorrhizen von *R. auarum*, *R. aff. parasitica*, *R. acrianulata* und *R. aff. radicans* wurden im Feld ausgewaschen und direkt in FAA bzw. CTAB-Puffer (wie oben) überführt. Die Mykorrhizen von *R. gossypina* waren getrocknet und wurden in Wasser eingeweicht. Für alle diese Arten waren deshalb keine Vitaluntersuchungen möglich, die mikroskopischen Präparate wurden von FAA- bzw. eingeweichtem Material gemacht.

2.1.4 Identifizierung der Wirtsbäume

Die Wirtsbäume wurden an Hand der Wurzeln mit dem Bestimmungsschlüssel in AGERER (1987-1994) identifiziert. Im Fall der Baumgattung *Uapaca* konnten die Feinwurzeln bis zu den Stelzwurzeln des Baumes direkt verfolgt werden. *Russula nothofaginea* fand sich in einem Reinbestand von *Nothofagus dombeyi*.

2.1.5 Flächenansichten der Mykorrhizamäntel

Die Mäntel wurden präpariert und frisch in Wasser oder als Dauerpräparate in Milchsäure durch ein Zeiss Mikroskop mit der Interferenzkontrasteinrichtung bei 1000-facher Vergrößerung betrachtet (nach AGERER 1991a). Die Fotos wurden mit der Vario-Ortomat Fotoeinrichtung eines Leitz Mikroskops (Dialux 22) auf Agfa Ortho 25 und Agfa Pan 25 Kleinbildfilm aufgenommen. Mit Hilfe des eingebauten Zeichenspiegels wurden die Flächenansichten gezeichnet. Wenn nichts anderes angegeben ist, stammen die Abbildungen von Milchsäurepräparaten. Die Zellen wurden unabhängig von ihrer Ausrichtung im Mantel der Länge und Breite nach vermessen. Für die Errechnung der Längen-Breiten-Koeffizienten der Cystiden wurden jeweils 20 Cystiden der Mykorrhizaflanke vermessen.

2.1.6 Längs- und Querschnitte

Das Anfertigen der Mikrotomschnitte erfolgte nach AGERER (1991a) aus FAA-Beleg-Material. Als Einbettungsmedium wurde HISTORESIN (Reichert-Jung, Nußloch/Heidelberg) nach Angabe des Herstellers verwendet. Geschnitten wurde mit einem Rotationsmikrotom (Mikrotom HM 340), die Schnittdicke lag bei 5 µm. Die Schnittserien wurden in Entelan (Merck, Darmstadt) eingebettet.

Betrachtet und fotografiert wurden die Schnitte in Phasenkontrast mit dem 63x Ölimmersionsobjektiv des Leitz Mikroskops (Dialux 22). Fotografiert wurde auf Agfa Pan 25 Kleinbildfilm. Die Messungen erfolgten wie in Agerer (1987-2002) angegeben.

Die Längsschnitte der Rhizomorphen von 20-30 µm Dicke wurden aus FAA-Material mittels eines Kryotoms erstellt und in Milchsäure fixiert.

2.1.7 Rasterelektronenmikroskopie

Für die Rasterelektronenmikroskopie (REM) wurden in FAA fixierte Mykorrhizenspitzen - ohne weitere Fixierung in Glutaraldehyd oder Osmiumtetroxid - in Aceton entwässert und kritisch-punkt-getrocknet und mit Gold besputtert. Mit einem LEO 438 VP Rasterelektronenmikroskop wurden im Hochvakuum die Präparate mit dem Sekundärelektronendetektor untersucht.

2.1.8 Autofluoreszenz

Frische oder FAA-fixierte Mykorrhizen wurden im Dunkeln unter einer UV-Lampe bei 254 nm und 366 nm auf Autofluoreszenz untersucht. 20 µm dicke Kryotomquerschnitte von FAA-Material wurden in Milchsäure an einem Leitz Laborlux D Fluoreszenzmikroskop bei

1250facher Vergrößerung betrachtet. Folgende Filter (Wellenlängenbereiche) wurden angewendet: UV-Filter (340 - 380 nm), Blaufilter (450 - 490 nm), Grünfilter (530 - 560 nm).

2.1.9 Chemische Farbreaktionen

Frisch abpräparierte Mantelfragmente wurden sowohl auf schwarz als auch auf weiß unterlegten Objektträgern zunächst in Wasser bei 50facher Vergrößerung unter der Stereolupe bei Beleuchtung von Tageslichtqualität makroskopisch auf Farbe untersucht und dann bei 1000-facher Vergrößerung mikroskopiert, um die Farbe und Beschaffenheit von Zellinhalt und -wand festzuhalten.

Die Reaktion mit FeSO_4 , KOH 10% und Guaiac wurde makroskopisch untersucht.

Die Reaktion mit Sulfovanillin, Milchsäure, Milchsäure-Baumwollblau, FeSO_4 , KOH 10% und Melzers Reagenz wurden unterm Mikroskop (1000-fach) beobachtet.

Die Reagenzien wurden nach KREISEL & SCHAUER (1987) gemischt.

2.2 Molekularbiologische Untersuchungen

2.2.1 DNA Extraktion nach der CTAB-Methode

(Nach GARDES & BRUNS 1993 modifiziert)

Chemikalien:

2% CTAB-Lysis Puffer:

100 mM Tris-HCl pH 8	=	1,21 g/100 ml
1,4 M NaCl	=	8,18 g/100 ml
2% CTAB	=	2 g/100 ml
20 mM EDTA	=	0,584 g/100 ml

(Alle von Roth)

Chloroform

Isopropanol

0,1 M Na-acetat in 70 % ETOH (0,82 g Na-acetat/100 ml)

80% ETOH

H₂O

Die einzelnen, frischen Mykorrhizenspitzen wurden in 300 µl 2% CTAB-Puffer für mindestens 1 Tag (besser eine Woche) fixiert. Dort konnten sie bis zu 2(3) Jahre bei Zimmertemperatur gelagert werden.

Für die Isolierung von DNA aus Fruchtkörpern wurden von frischem oder getrocknetem Material ein Lamellenstück von ca. 2x2 mm genommen und in 300 µl 2% CTAB-Puffer gegeben. In einer Porzellanreibeschale wurde das Material zusammen mit den 300 µl CTAB-Puffer fein zerrieben (bei länger gelagertem Material wurde frischer Puffer verwenden) und in ein Eppendorf-Gefäß gegeben. Die Schale wurde mit 100 µl Puffer nachgespült, um anhaftende Reste mitzunehmen. Im Reaktionsgefäß befanden sich jetzt ca. 350 µl Zell-Puffergemisch.

Es konnte das Material auch direkt im Reaktionsgefäß mit einem Mikropistill in 50 µl Puffer zerrieben werden und dann mit 300 µl aufgefüllt werden.

Die Proben wurden im Wasserbad bei 65°C 30-45 min inkubiert, nach ca. 5 min die Gefäße zum Druckausgleich vorsichtig geöffnet. Während der Zeit wurde mehrmals durch Kippen gemischt. Anschließend wurden die auf Eis abgekühlten Proben mit je 300 µl Chloroform gut gemischt und bei maximaler Umdrehungszahl 15 min zentrifugiert. Es bildeten sich drei Pha-

sen: Unten das Chloroform und oben der wässrige Puffer mit der gelösten DNA. Dazwischen befand sich eine dünne Schicht aus Zellbruchteilen.

Vom wässrigen Überstand wurden 300 µl in ein neues Reaktionsgefäß überführt, ohne etwas von der Zwischenphase mitzunehmen zu diesem gab man die gleiche Menge (300 µl) Isopropanol und mischt durch leichtes Schwenken. Nach 20 min wurde die so gefällte DNA bei maximaler Umdrehungszahl (hier 14000 U/min) 10 min abzentrifugiert. Der Überstand wurde vorsichtig dekantiert, ohne den kleinen trüben DNA-Niederschlag in der Gefäßspitze zu verlieren. Zu diesem Pellet wurden 1000 µl der Ethanol-Na-acetat Lösung gegeben und mindestens für 10 min stehen gelassen. Nach 5 min Zentrifugieren (max. Umdrehungszahl) wurde wie oben dekantiert. Das Pellet wurde zweimal mit je 1000 ml 80%igem Ethanol gewaschen, zentrifugiert und dekantiert wie oben.

Die Reaktionsgefäße mit dem nun weißlichen Pellet wurden für kurze Zeit mit der Öffnung nach unten auf ein steriles (mit 70% ETOH getränktes und wieder getrocknetes) Labortuch in der Sterilbank gestellt, dann für mindestens 30 min liegend getrocknet.

Für die PCR wurde die DNA wieder in sterilem Wasser gelöst. In Versuchen hatten sich 20 µl für Mykorrhizen und 80 µl für Fruchtkörper bewährt.

2.2.2 DNA-Extraktion mit DNeasy Plant Mini Kit von Quiagen

Alternativ zu der DNA-Extraktion nach CTAB-Methode wurde auch mit dem DNeasy Plant Mini Kit von Quiagen gearbeitet.

Die in 2%CTAB-Puffer gelagerte Probe wurde auf einem sauberen Filterpapier kurz abgetrocknet, in einem neuen Reaktionsgefäß mit einem Mikropistl in 50 µl des mitgelieferten Isolationspuffers (AP1) bei Raumtemperatur zerrieben. Mit 350 µl Isolationspuffer wurde aufgefüllt. Danach wurde wie in der Anleitung des Herstellers beschrieben weiterverfahren.

2.2.3 PCR (Polymerase Chain Reaction)

Aus der isolierten Gesamt-DNA wurde mit Hilfe der Primerpaare ITS 1 / ITS 4 und ITS 1F / ITS 4B die beiden Internal-Spacer-Regionen, ITS₁ und ITS₂, sowie die darin eingebettete 5.8S r-DNA der nukleären, ribosomalen DNA amplifiziert.

Verwendete Primerpaare:

ITS 1: 5'- TCCGAT GGT GAA CCT GCG G -'3

ITS 4: 5'- TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC-'3

(WHITE et al. 1990)

ITS 1F: 5'- CTT GGT CAT TTA GAG GAA GTA A -'3

ITS 4B: 5'- CAG GAG ACT TGT ACA CGG TCC AG -'3

(GARDES & BRUNS 1993)

Reaktionskomponenten:

1 Unit Taq-Polymerase

1x PCR-Puffer

2 mM MgCl₂

Je 100µM dATP, dCTP, dGTP, dTTP (dNTP-Mix)

0,2 µM ITS 1 (bzw. ITS 1F) Primer

0,2 µM ITS 4(bzw. ITS 4B) Primer

Proben-DNA

Sterilisiertes, doppeldestilliertes Wasser

PCR-Rezept für 24 µl Master Mix:

15 µl	H ₂ O
2,5 µl	10x PCR-Puffer (MBI)
1,8 µl	25 mM MgCl ₂ (MBI)
1 µl	100 pM ITS 1 (bzw. ITS 1F) (MWG)
1 µl	100 pM ITS 4 (bzw. ITS 4B) (MWG)
2,5 µl	dNTP-Mix (2 mM/Base, MBI)
0,2 µl	Taq-Polymerase (5 U/µl, MBI)

Zu den 24 µl des Mastermixes wurde 1 µl der jeweiligen DNA-Lösung gegeben. Entsprechend der Anzahl der DNA-Proben wurde ein Vielfaches dieses einfachen Ansatzes zusammenpipetiert. Es hatte sich bewährt, 10% mehr Master Mix herzustellen, um eine etwaige Pipetierungenauigkeit auszugleichen.

PCR-Programm:

In Biometra Uno-Thermoblock mit Einsatz für 96 0,2 ml Reaktionsgefäße.

95°C	3 min	
52°C	1 min	
72°C	2 min	
94°C	30 sec	} 30 x wiederholen
52°C	1 min	
72°C	2 min	
94°C	30 sec	
52°C	1 min	
72°C	5 min	
05°C	Pause	

Deckeltemperatur: 110°C

2 µl des PCR-Produktes wurden mit 2 µl Auftragspuffer (MBI) gemischt und so auf ein 1%iges Agarosegel aufgetragen, dass die DNA der jeweiligen Mykorrhiza neben der des entsprechenden Fruchtkörpers läuft. Als Längenmarker wurden 2µl einer 100Bp-ladder (MBI) mit aufgetragen. Die Laufzeit bei 80 V betrug ca. 1 h. Das Gel wurde in einer Ethidiumbromid-Lösung ca. 5-20 min lang gefärbt.

2.2.4 Restriktionsanalyse

Die verwendeten Restriktionsendonucleasen:

- Alu I (MBI)
- EcoR I (MBI)
- Hinf I (MBI)
- Taq I (MBI)

Restriktionsansatz :

(in Pipettierreihenfolge)

1. 5µl [8µl] DNA aus der PCR
2. 8µl [5µl] H₂O
3. 1,5µl Inkubationspuffer 10facher Konzentration (nach Angabe des Herstellers MBI).
4. 0,5µl Enzymlösung (10 Units/µl) (MBI)

Die Werte in den eckigen Klammern gelten für schwache PCR-Amplifikate, die nur dünne Banden im entsprechenden Gel zeigten.

Die Ansätze mit AluI, EcoRI und Hinf werden bei 37°C, der mit TaqI bei 65 °C 1h lang inkubiert.

Die gesamten 15µl Restriktionsansatz wurden mit 2µl unverdünnter Loading solution gemischt und wie oben beschrieben auf ein 3%iges Agarose-Gel gegeben. Als Längenmarker diente eine 50 bp Ladder (MBI) (2µl).

Die Gele mit den Restriktionsansätzen wurden bei 80V ca. 2½ h lang laufen gelassen und danach in Ethidiumbromid 20 min. gefärbt.

2.2.5 Gelelektrophorese

(Nach SAMBROOK et al. 1989)

0,5xTBE-Laufpuffer:

Aus 5xTBE-Puffer 1:10 verdünnt

5xTBE

0,45 M Tris = 54,51 g/l

0,45 M Borsäure = 27,82 g/l

10 mM EDTA = 2,92 g/l

(Alle von Roth)

Agarose Gele:

1% Agarose (Melting temperature 88,7°C, Roth) in 0,5 x TBE

3% Agarose (Agarose 2000 von Gibco) in 0,5 x TBE

Auftragspuffer:

Loading solution (MBI)

Färbelösung:

500 µg Ethidiumbromid (Merk)/ 1 l H₂O

Marker:

100 bp Ladder (MBI)

50 bp Ladder (MBI)

2.2.6 Auswertung der Gele

Die gefärbten Gele wurden unter UV-Licht mit einer Polaroid-Kamera fotografiert oder mit einer Digitalkamera (Biometra) aufgenommen. Mit Hilfe jeder auf DIN A4 vergrößerten Gelabbildung wurde eine Eichkurve aus dem mitgelaufenen Längenmarker auf Logarithmuspapier erstellt. Anhand dieser Eichkurve wurden die Fragmentgrößen auf ca. +/- 3-5% genau ermittelt und auf 5 Basenpaare (Bp) gerundet angegeben.

2.3 Glossar

- Cystiden:** von griechisch κύστις = Blase, sterile Zellen oder Hyphenenden (Septocystiden), die sich von den übrigen Zellen deutlich unterscheiden und auf der Oberfläche der pilzlichen Körper (Fruchtkörper, Mykorrhizen, Rhizomorphen und Myzel) nach außen hin angeordnet sind.
- Gefäßhyphen:** Weitlumige Hyphen in den Rhizomorphen, über lange Strecken ohne Septen, meistens mit hyalinem, farblosem Inhalt, selten mit polyedrischen Kristaloiden, Wände meistens viel dicker als die der umgebenden Hyphen.
- Gloeocystiden:** Cystiden mit gloeoplerem Inhalt. Viele Autoren (z.B. PRICE 1973, LARSEN & BURDSALL 1976) beschreiben die Gloeocystiden als dünnwandig. Hier wird dem nicht gefolgt, da es auch relativ dickwandige Cystiden mit dem typischen Inhalt gibt. Häufig ist apikal ein **Knöpfchen** abgeschnürt (Geschichte und Definitionen des Terminus siehe CLÉMENÇON 1997, LARSEN & BURDSALL 1976 und PRICE 1973).
- Gloeopler:** von griechisch γλοιός = klebrige Feuchtigkeit, Harz und πλήρης = voll.
- Gloeoplere Elemente** bei den Russulales: Zellen und Zellaggregationen deren Inhalt aus kleinen lichtbrechenden Tröpfchen besteht, die meistens um große kugelige Vakuolen angeordnet sind. Wenn diese eine positive Reaktion mit Sulfo-benzaldehyden (z.B. Sulfo-vanillin) zeigen, fließen die Tröpfchen zusammen und verfärben sich dunkelbraun bis blauschwarz. Weitergehende Definitionen gibt CLÉMENÇON (1997). Zu ihnen zählen →**gloeoplere Hyphen**, →**gloeoplere Zellen** und →**Gloeocystiden**.
- Gloeoplere Hyphen:** Hyphig organisierte →**gloeoplere Elemente**, bzw. gloeoplere Abschnitte eines Hyphensystems. Hierzu zählen die **Oleiferen** der Fruchtkörper von *Russula* (der Begriff Oleiferen ist hier insofern unglücklich gewählt, da der Hypheninhalt nicht öliger Natur ist; CLÉMENÇON 1997) und die **Laticiferen** von *Lactarius*. Beide unterscheiden sich hauptsächlich in der Größe und im Inhalt. **Oleiferen** sind meistens nicht breiter als die umgebenden Hyphen, nur wenige Zellen lang und nicht oder nur schwach verzweigt, ihr Inhalt ist meistens farblos. **Laticiferen** (= Lactiferen) sind meistens sehr viel größer als die umgebenden Hyphen, vielzellig oder über lange Strecken septenlos, sie bilden oft ein reichverzweigtes Röhrensystem aus, ihr Inhalt ist meistens opak, weiß oder farbig. Einen Übergang zu den **Gloeocystiden** bilden Hyphen mit gloeopleren Endabschnitten.
- Gloeoplere Zellen:** Zellen, die sich von den umgebenen Zellen nur durch ihren gloeopleren Inhalt, nicht aber durch Form und Größe unterscheiden.
- Laticiferen:** Latex = Milchsaft und von lateinisch fere = tragen (= Lactiferen von lat. lac = Milch) → **Gloeoplere Hyphen**.
- Leiterartige Hyphen:** Weitlumige Hyphen in den Rhizomorphen, mit vielen engstehenden Septen (im optischem Längsschnitt daher an eine Leiter erinnernd). Die Septen sind bei vielen *Russula*-Arten konzentrisch, von einer ovalen Zelle ausgehend, gewölbt. Inhalt meistens farblos, hyalin, selten mit polyedrischen Kristaloiden. Wände meistens viel dicker als die der umgebenden Hyphen. Diese leiterartigen Hyphen sind typisch für die Rhizomorphen vieler Arten aus der Fam. Russulaceae.
- Oleiferen:** Von lateinisch oleum = Öl und fere = tragen → **Gloeoplere Hyphen**.
- Plektenchym, plektenchymatisch:** Von griechisch πλεκτός = geflochten und έγγυμα = das Eingefüllte. Dichtes Geflecht aus Hyphen. Verlauf der Hyphen erkennbar.
- Primordialhyphen:** Hyphen in der Huthaut mit Wandauflagerungen, die sich in Säurefuchsin anfärben.
- Pseudoparenchym, pseudoparenchymatisch:** „Falsches“ Gewebe aus aufgeblähten Hyphenzellen, Hyphenverlauf nicht erkennbar. **Fast / annähernd pseudoparenchymatisch:** Aus aufgeblähten Hyphenzellen, Hyphenverlauf aber noch erkennbar.

3 Schlüssel zu den behandelten Mykorrhizen

(Soweit nicht anders angegeben, beziehen sich alle Angaben auf die Mykorrhizaflanken.)

3.1 Schlüssel zu den Großgruppen

- 1 Mykorrhizen mit Cystiden (Gloeocystiden und/oder Nadelcystiden), äußerer Mantel plektenchymatisch.....2
- 2 Manteloberfläche von dickwandigen Hyphen umgeben, wollig, Gloeocystiden an den abziehenden Hyphen sitzend, Zellwände in KOH stark quellend, an *Uapaca* in Afrika.....**1. *Russula gossypina* (Sekt. *Gossypinae*)**
Ähnlich, aber Gloeocystiden fehlend, Zellwände in KOH nicht quellend.....**58. *Lactarius piperatus***
- 2* Manteloberfläche samtig, selten glatt, Cystiden direkt auf der Mantelaußenseite sitzend, Zellwände nicht in KOH quellend.....3
- 3 Mantel mit herausstehenden Hyphenenden, Gloeocystiden Hyphenenden mit Knöpfchen gleichend, an Nyctaginaceae in Südamerika.....
.....**2. *Russula auarum* (Sekt. *Delicoarchaeae*)**
- 3* Gloeocystiden des Mantels ausdifferenziert (wenn fehlend dann mit Nadelcystiden).....4
- 4 Mit Nadelcystiden oder freien Hyphenenden an Mantel und/oder Rhizomorphen.....**Gruppenschlüssel B**
- 4*Nur mit Gloeocystiden.....5
- 5 Gloeocystiden meistens fusiform, mit zwei neben einander stehenden, apikalen Knöpfchen.....**Gruppenschlüssel A**
- 5* Gloeocystiden flaschenförmig, mit nur einem apikalen Knöpfchen.....
.....**Gruppenschlüssel C**
- 5** Gloeocystiden oval, mit einem apikalen Knöpfchen.....vgl. 17. *R. aeruginea*
- 1* Mykorrhizen ohne Cystiden.....6
- 6 Mantel durchgehend plektenchymatisch, mit weißem Latex gefüllte Laticiferen.....7
- 7 Hartigsches Netz nur aus breiten Loben bestehend.....
61. *Lactarius torminosus*, 62. *L. pubescens* (Subgen. *Piperites*, Sekt. *Piperites*)
- 7* Hartigsches Netz mit breiten und schmalen Loben (Palmettityp).....
.....**(Doppelmykorrhizen von *Russula*-Arten der Sekt. *Firmae*, Subsekt. *Exalbicantinae* mit *Lactarius*-Arten des Subgen. *Piperites*, Sekt. *Piperites*)** 8
- 8 An feuchten Standorten, auf torfigen Böden mit *Betula pubescens*.....
.....**59. *Lactarius torminosus* + *Russula gracillima***
- 8 An trockenen Standorten, auf kalkhaltigen Böden mit *Betula pendula*....
.....**60. *Lactarius pubescens* + *Russula exalbicans***
- 6* Äußere und mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Laticiferen fehlend, gloeoplerer Elemente nur in Form von gloeopleren Zellen oder fehlend.....9
- 9 Äußere und mittlere Mantelschicht aus angulären Zellen aufgebaut (auch an der Mykorrhizenspitze), ohne Hyphennetz,
10 Manteloberfläche glatt bis körnig, mit einzeln oder in Gruppen stehenden, ballonartigen Zellen besetzt, gloeoplerer Zellen häufig oder fehlend.....
.....**(Sekt. *Russula*) Gruppenschlüssel D**
- 10* Manteloberfläche wollig, von dickwandigen, abziehenden Hyphen umgeben, gloeoplerer Elemente fehlend.....**58. *Lactarius piperatus***
- 9* Äußere und mittlere Mantelschicht aus irregulär geformten, ineinandergreifenden Zellen aufgebaut (zumindest an der Mykorrhizenspitze), Mantel von einem Hyphennetz bedeckt.....**Gruppenschlüssel E**

3.1.1 Gruppenschlüssel A

Russula-Mykorrhizen nur mit Gloeocystiden, diese mit zwei nebeneinander stehenden, apikalen Knöpfchen.

- 1 Gloeocystiden fusiform bis flaschenförmig, an der Spitze nie kopfig erweitert, Knöpfchen an der Cystidenspitze dicht beieinander stehend, mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch mit +/- angulären Zellen.....(Sekt. **Lactarioides**) **2**
- 2 Gloeocystiden 17-40 µm lang, basal 5-7 µm im Durchmesser, Wände bis 1,5 µm dick **7. R. delica**
- 2* Gloeocystiden 30-70 µm lang, basal 6-12 µm im Durchmesser, Wände bis 2,5 µm dick **8. R. chloroides**
- 2** In Nordamerika, Gloeocystiden 13-30 x 3,5-6,5 µm..... **R. brevipes** (KERNAGHAN et al. 1997)
- 1* Gloeocystiden zylindrisch bis fusiform an der Spitze oft kopfig erweitert, Knöpfchen seitlich von der Cystidenspitze sitzend, Mittlere Mantelschicht plektenchymatisch.....**3**
- 3 Mantelhyphen in eine dichte gelatinöse Matrix eingebettet und häufig an den Septen „trompetenartig“ verdickt, an *Nothofagus*, im südlichem Südamerika.....**9. R. fuegiana** (Sekt. „*Fuegiana*“) (PALFNER & GODOY 1996a, b)
- 3* Mantelhyphen an den Septen nicht verdickt, gelatinöse Matrix nur schwach ausgeprägt.....(Sekt. **Compactae**) **4**
- 4 Gloeocystiden 25-55(75) lang, basal 6-12 µm im Durchmesser, Wände bis 1,7 µm dick.....**4. R. albonigra**
- 4* Gloeocystiden bis 40 lang, basal bis 6µm im Durchmesser, Wände bis 0,7 µm dick.....**5**
- 5 Gloeocystiden bis 15-40(50) lang, basal bis 3-6µm im Durchmesser, Wände bis 0,7 µm dick.....**5. R. densifolia**
- 5* Gloeocystiden bis 15-25 lang, basal bis 3-6µm im Durchmesser, Wände bis 0,5 µm.....**R. acrifolia** (AGERER et al. 1994, AGERER 1996b), **3. R. nigricans**, **6. R. densifolia**

3.1.2 Gruppenschlüssel B

Russula-Mykorrhizen mit nadelförmigen oder hyphenartigen Cystiden.

- 1 Mit gelben Inkrustationen, die mit KOH röten.....**28. R. insignis** (Sekt. *Ingratae*, Subsekt. *Subvelatae*)
- 1* Ohne gelbe Inkrustationen.....**2**
- 2 Mit einfachen Hyphenenden ähnelnden, stumpf endenden, häufig septierten Cystiden**21. / 22. R. cyanoxantha** (Sekt. *Indolentes*)
- 2* Mit +/- spitz zulaufenden, dickwandigen Nadelcystiden, wenn Cystiden stumpf endend und dünnwandig, dann mit aufgeblähter Basis.....(Sekt. *Heterophyllae*) **3**
- 3 Gloeocystiden fehlend, nur kurze Nadelcystiden vorhanden, diese einzeln, weit auseinander stehend, Mantel von ausgeprägter gelatinöser Schicht bedeckt.....**19. R. amoena** (Subsekt. *Amoeninae*)
R. amoena ähnlich: *R. mariae* Peck (YAMADA & KATSUYA 1995)
- 3* Gloeocystiden und Nadelcystiden vorhanden.....**4**
- 4 Cystiden weit auseinander stehend, Mantel von gelatinöser Schicht bedeckt, Art aus dem tropischen West-Afrika, mit *Uapaca* vergesellschaftet.....**20. R. aff. parasitica** (Subsekt. *Pseudoepitheliosinae*)
- 4* Cystiden dicht stehend, Mantel nicht von gelatinöser Schicht bedeckt, Arten Europas.....**5**

- 5 Fast nur ovale Gloeocystiden, Nadelcystiden selten, kurz und dünnwandig. Mittlere Mantelschicht plektenchymatisch aus parallelen Hyphen.....**17. R. aeruginea (Subsekt. Ilicinae)**
- 5* Nadelcystiden häufig, lang und dickwandig. Mittlere Mantelschicht plektenchymatisch oder annähernd pseudoparenchymatisch.....**6**
- 6 Nadelcystiden einfach, bifurcat bis mehrfach, sternförmig verzweigt, Mittlere Mantelschicht durchgehend plektenchymatisch.....**(Subsekt. Heterophyllae) 7**
- 7 Neben einfachen Nadelcystiden mit aufgeblähter Basis, viele bifurcate Cystiden mit eiförmiger Basis, Gloeocystiden dünnwandig.....**12. R. mustelina**
- 7* Einfache Nadelcystiden selten, Nadelcystiden sternförmig verzweigt, basal nicht oder nur wenig aufgebläht.....**8**
- 8 Gloeocystiden dickwandig (bis 1µm).....**10. R. heterophylla**
- 8* Gloeocystiden dünnwandig (ca. 0,3µm).....**11. R. vesca**
- 6* Nadelcystiden nur einfach, sehr selten einzelne bifurcat.....**9**
- 9 Nadelcystiden basal nie erweitert, bis 160 µm lang, Gloeocystiden selten, zylindrisch, mittlere Mantelschicht nahe der Innenseite pseudoparenchymatisch mit puzzleartig ineinander greifenden Zellen**18. R. virescens (Subsekt. Virescentinae)**
- 9* Nadelcystiden basal aufgebläht, bis 100 µm lang., Gloeocystiden häufig, zylindrisch bis oval. Mittlere Mantelschicht durchgehend plektenchymatisch.....**(Subsekt. Griseinae) 10**
- 10 Mehrzahl der Nadelcystiden an der Spitze bischofsstabartig eingekrümmt, Gloeocystiden fusiform bis oval, bis 30 µm lang und bis 10µm im Durchmesser, mit 1,5 µm dicken Wänden**15. R. faustiana**
- 10* Alle Nadelcystiden mehr oder weniger gerade, gestreckt.....**11**
- 11 Gloeocystiden sehr häufig (teilweise mehr Gloeo- als Nadelcystiden pro Fläche), oval bis subglobos, bis 20 µm lang und bis 13 µm im Durchmesser, Wände bis 1,5 µm dick.....**14. R. atroglauca**
- 11* Zahl der Gloeocystiden deutlich geringer als die der Nadelcystiden, Gloeocystiden zylindrisch bis fusiform, länger als 20 µm und höchstens 9 µm im Durchmesser, Wände bis 1 µm dick.....**12**
- 12 Gloeocystiden häufig, bis 60 µm lang, bis 9 µm im Durchmesser, Wände bis 1 µm dick, Nadelcystiden bis 90 µm lang.....**13. R. grisea**
- 12* Gloeocystiden vereinzelt, zylindrisch bis leicht fusiform bis 40 µm lang, bis 6 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm dick, Nadelcystiden bis 60 µm lang**16. R. medullata**

3.1.3 Gruppenschlüssel C

Russula-Mykorrhizen mit flaschenförmigen, nur ein Knöpfchen tragenden Gloeocystiden.

- 1 Mittlere Mantelschicht aus bis 12 µm breiten, in Bündeln parallel laufenden Hyphen aufgebaut, Arten des tropischen Afrikas, mit *Uapaca* wachsend.....**Sekt. Crassotunicatae, (Subsekt. Aureotactinae) 2**
- 2 Mantel vierschichtig, äußerste, vierte Schicht aus dickwandigen, bis 10 µm breiten Hyphen, Gloeocystiden dickwandig.....**29. R. acriannulata**
- 2* Mantel dreischichtig, mit baumartig verzweigten Dendrohyphidien, Gloeocystiden dünnwandig, teilweise mit seitlichen Auswüchsen.....**30. R. aff. radicans**
- 1* Mittlere Mantelschicht entweder aus bis 4 µm breiten, in Bündeln parallel laufenden Hyphen oder aus irregulär geformten, bis 13 µm breiten Zellen aufgebaut, Arten aus Europa, meistens mit Fagaceae vergesellschaftet.....**(Sekt. Ingratae) 3**
- 3 Mittlere Mantelschicht rein plektenchymatisch, Hyphen gestreckt, bis 4 µm im Durchmesser, parallel in Bündeln verlaufend.....**(Subsekt. Foetentinae) 4**

- 4 Gloeocystiden in der Mehrzahl gedrungen (Länge: Durchmesser 2-4), 10-40 (50) μm lang, basal (4)8-12 μm im Durchmesser.....**23. *R. foetens***
- 4* Gloeocystiden meistens schlank (Länge: Durchmesser bis 7).....**5**
 - 5 Gloeocystiden 11-35 μm lang, basal 3,5-6,5 μm im Durchmesser, (Länge : Durchmesser 2,5-7), Wänden 0.5-1,5 μm dick.....**25. *R. laurocerasi***
 - 5* Gloeocystiden 15-50 μm lang, basal 5-8 (10) μm im Durchmesser, (Länge : Durchmesser 3-6,5), Wanddicke 0.5-1,5 μm ...**24. *R. illota*** (BRAND 1991a, b)
- 3* Mittlere Mantelschicht annähernd pseudoparenchymatisch, Hyphen nicht in Bündeln, Zellen irregulär geformt, bis 13 μm breit.....**6**
(Wenn Zellen der mittlere Mantelschicht dickwandig vgl. Gruppenschlüssel A 1, Sekt. Lactarioides)
- 6 Neben Gloeocystiden Nadelcystiden mit ovaler Basalzelle, mit gelben Inkrustierungen, die mit KOH röten.....**28. *R. insignis*** (Subsekt. *Subvelatae*)
- 6* Ohne Nadelcystiden, ohne gelbe Inkrustierungen.....(Subsekt. *Pectinatinae*) **7**
 - 7 Gloeocystiden bis 26(35) μm lang, mit höchstens 0,5 μm dicken Wänden, Zellen der mittleren Mantelschicht 10-30 x 5-13 μm**26. *R. amoenolens***
 - 7* Gloeocystiden bis 45 μm lang, mit bis 0,7(1) μm dicken Wänden, Zellen der mittleren Mantelschicht 5-20 x 3-7 μm**27. *R. pectinatoides***

3.1.4 Gruppenschlüssel D

Russula-Mykorrhizen ohne Cystiden, äußerer und mittlerer Mantel pseudoparenchymatisch, aus angulären Zellen, ohne Hyphennetz, mit blasenförmigen Zellen auf der Oberfläche.

Sekt. *Russula*:

- 1 Mykorrhiza mit kugeligen Blaszellen, diese mit gelbem Inhalt und gelben Inkrustationen, die in KOH rot werden.....(Subsekt. *Ochroleucinae*) **2**
 - 2 Mantel ohne Sulfovanillin-positive, gloeoplere Zellen, Zellen der äußeren Mantelschichten +/- isodiametrisch, gleichmäßig angeordnet.....***R. ochroleuca***
(AGERER 1986, 1987a, 1987, BRAND 1991a, PILLUKAT & AGERER 1992)
 - 2* Mantel mit Sulfovanillin-positiven, gloeoplere Zellen, einzelne Zellen gestreckt, Zellgruppen der äußeren Mantelschichten im Umriss fusiform oder sternförmig angeordnet**40. *R. viscida***
- 1* Mykorrhiza ohne solche gelben Blaszellen und Inkrustationen, höchstens Zellwände gelb und mit KOH rotbraun.....**3**
 - 3 Mykorrhizen braun, dem Mantel aufsitzende Zellen eckig, spitz zulaufend, mit braunem granulärem Inhalt, Wände braun, mit schuppigen Auflagerungen, Tropfen in den gloeoplere Zellen undeutlich, schnell zerfließend, Sulfovanillin-Reaktion schwach, Zellen der äußeren Mantelschichten +/- isodiametrisch, Wände gelb bis hellbraun.....**39. *R. fellea*** (Subsekt. *Felleinae*)
(BRAND & AGERER 1987 als „Fagirhiza granulosa“, BRAND 1991a als *R. fellea*)
 - 3* Mykorrhizen weiß, rosa bis gelb, dem Mantel aufsitzende Zellen abgerundet, globos bis fusiform, mit glatten Wänden (selten zusätzlich einige mit rauen Wänden), Inhalt der gloeoplere Zellen beständig, deutlich sichtbar, Wände farblos bis gelb.....**4**
- 4 Zellen der äußeren Mantelschichten +/- isodiametrisch, keine Ausrichtung im Zellmuster erkennbar.....(Subsekt. *Russula*) **5**
 - 5 Sulfovanillin-Reaktion schwach graublau, an *Fagus*.....**33. *R. raoultii***
 - 5* Sulfovanillin-Reaktion deutlich blauschwarz.....(***R. emetica*** agg.) **6**
 - 6 Alpin an Wurzeln von *Polygonum viviparum* und Zwergsträuchern.....***R. nana***
(BRAND 1991a)
 - 6* Nicht alpin, an Baumwurzeln.....**7**
 - 7 An *Picea* und *Pinus*.....**31. *R. emetica***
in Nordamerika vgl. auch *R. silvicola* an *Abies* (KERNAGHAN et al. 1997)

- 7* An Laubbäumen.....8
- 8 An *Fagus*.....**R. mairei** (BRAND 1991a, c)
- 8* An *Betula*.....**32. R. betularum**
- 4* Zellen der äußeren Mantelschichten isodiametrisch bis gesteckt, einige Zellen in Reihen mit fusiformem Umriss, Zellmuster parallel zu Mykorrhizenachse ausgerichtet.....
.....(Subsekt. **Atropurpurinae**) **9**
- 9 Mykorrhizen gelb bis gelb-braun, Zellwände gelb, oft mit kugeligen Zellwandverdickungen, diese in KOH rotbraun werdend. Aufsitzende Zellen globos bis oval, mit dünnen, glatten Wänden.....**34. R. atropurpurea f. dissidens**
- 9* Mykorrhizen weiß bis rosa, Zellwände farblos, ohne Verdickungen, aufsitzende Zellen oval bis fusiform, oft mit kurzen Auswüchsen.....**10**
- 10 An *Alnus* gebunden, Sulfovanillin-Reaktion schwach, braun bis fehlend
.....**35. R. alnetorum**
An *Alnus glutinosa* als *R. pumila* beschrieben (PRITSCH 1996, PRITSCH et al. 1997)
- 10* Nicht an Erlen gebunden, Sulfovanillin-Reaktion deutlich blauschwarz.....**11**
- 11 Alpin an Wurzeln von *Salix herbacea*.....**38. R. norvegica**
- 11* Nicht alpin, an Wurzeln anderer Bäume.....**36. R. atrorubens, 37. R. fragilis**

3.1.5 Gruppenschlüssel E

Russula-Mykorrhizen ohne Cystiden, äußerer und mittlerer Mantel pseudoparenchymatisch, aus irregulär geformten, ineinandergreifenden Zellen, Mantel von einem Hyphennetz bedeckt.

- 1 Inhalt der gloeopleren Zellen mit der Zeit und bei Beschädigung sich chromgelb verfärbend.....**43. R. luteotacta** (Sekt. **Firmae**, Subsekt. **Persicinae**)
- 1* Inhalt der gloeopleren Zellen sich nicht gelb verfärbend.....**2**
- 2 Hyphennetz mit gloeopleren Zellen, mit in Gruppen engstehenden Septen, mit bis zu 1,5(2)µm dicken Zellwänden.....(Sekt. **Firmae**, Subsekt. **Sardoninae**) **3**
- 3 Hyphennetz mit vielen spitzzulaufenden Hyphenenden und Seitenzweigen, Wände zum Teil wellig verdickt.....**41. R. sardonina**
- 3* Zellen des Hyphennetzes höchstens mit wenigen spitzen Auswüchsen, Wände glatt.....**42. R. sanguinea**
- 2* Hyphennetz ohne gloeoplere Zellen, Septen gleichmäßiger verteilt, mit höchstens bis zu 1(1,5)µm dicken Zellwänden.....**4**
- 4 Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht an der Mykorrhizenflanke puzzleteilartig ineinandergreifend, in der Form jenen der Mantelspitze gleichend.....**5**
- 5 Zellen der älteren, proximalen, äußeren und mittleren Mantelschicht sehr stark gewunden, puzzleteilartig ineinandergreifend, nur wenig größer als jene der Mantelspitze, gloeoplere Zellen selten oder fehlend, wenn häufiger, dann Sulfovanillin-Reaktion schwach, grau bis braun.....**6**
- 6 Hyphennetz stark entwickelt, größtenteils ohne gelatinöse Matrix, aber in weiten Bereichen dicht mit Bodenpartikeln durchsetzt, gloeoplere Zellen fehlend oder nur wenige einzelne mit brauner Sulfovanillin-Reaktion.....
.....**52. R. olivacea** (Sekt. **Alutaceae**, Subsekt **Olivaceinae**)
- 6* Hyphennetz schwach entwickelt, mit deutlicher gelatinöser Matrix, gloeoplere Zellen häufig, Reaktion mit Sulfovanillin nur schwach, grau bis braun
.....**44. R. lepida** (Sekt. **Rigidae**, Subsekt **Lepidinae**)
- 5* Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht an der Mykorrhizenflanke deutlich größer als die der Mantelspitze, nicht stark gewunden.....**7**
- 7 Netzhyphen gestreckt, zylindrisch, mit kreuzförmigen Verzweigungen, mit sehr dünnen Wänden (<0,3 µm), in gelatinöser Matrix; im südlichen Südamerika an *Nothofagus*.....**57. Russula nothofaginea** (Sekt. „**Nothofagineae**“)

- 7* Netzhyphen nicht zylindrisch, kreuzförmige Verzweigungen fehlend, Hyphenwände 0,3µm oder dicker; aus Europa.....**8**
- 8 Hyphennetz aus +/- gestreckten, dünnwandigen Elementen mit wenigen, seitlichen Auswüchsen aufgebaut, Zellen der äußeren Mantelschicht stark ineinandergreifend.....(Sekt. *Viridantes*, Subsekt. *Viridantinae*) **9**
- 9 An Koniferen.....**50. R. xerampelina** (AGERER 1986, 1987b)
- 9* Hochalpin an *Salix herbacea*.....**51. R. pascua**
- 8* Hyphennetz aus gebogenen Elementen mit vielen kurzen, seitlichen Auswüchsen (wenn gestreckter, dann dickwandig), Zellen der äußeren Mantelschicht schwach bis stark puzzleteilartig ineinandergreifend.....**10**
- 10 Hyphennetz mit spitz ausgezogenen Hyphenenden, gelatinöse Matrix zwischen den Netzhyphen ausgeprägt, Sulfovanillin-Reaktion der gloeopleren Zellen grau oder negativ, an *Fagus*.....**45. R. aurora** (Sekt. *Rigidae*, Subsekt *Roseinae*)
- 10 Hyphennetz ohne spitz ausgezogene Hyphenenden, Sulfovanillin-Reaktion der gloeopleren Zellen blau-schwarz, nicht an *Fagus*.....**11**
- 11 Hyphennetz ohne gelatinöse Matrix.....**12**
- 12 Wände der Netzhyphen bis 0,3 µm dick, an *Betula*.....**46. R. versicolor** (Sekt. *Tenellae*, Subsekt *Puellarinae*)
- 12* Wände der Netzhyphen wenigstens teilweise dicker als 0,5 µm, an Koniferen..**13**
- 13 Zellen der äußeren Mantelschicht isodiametrisch, 4-12 µm im Durchmesser**R. formula** (Sekt. *Insidiosinae*, Subsekt *Cupreinae*) (TREU 1990a, b)
- 13* Zellen der äußeren Mantelschicht länglich, über 12 µm lang werdend.....(Sekt. *Insidiosinae*, Subsekt *Laricinae*) **14**
- 14 Zellen der äußeren Mantelschicht 10-30 x 4-10 µm, Hyphennetz mit vielen, dickwandigen Elementen, an *Picea*.....**48. R. nauseosa**
- 14* Zellen der äußeren Mantelschicht 10-25 x 6-17 µm, dickwandigen Elemente im Hyphennetz selten, an *Larix*.....**R. laricina** (TREU 1990a, c)
- 11* Hyphennetz mit deutlich gelatinöser Matrix.....**15**
- 15 Netzhyphen bis 5 µm im Durchmesser, mit bis 0,7 µm dicken Wänden, an *Quercus*.....**47. R. odorata** (Sekt. *Tenellae*, Subsekt *Puellarinae*)
- 15* Netzhyphen bis 3 µm im Durchmesser, mit 0,3 µm dicken Wänden, an *Picea*.....**49. R. adulterina** (Sekt. *Insidiosinae*, Subsekt *Cupreinae*)
- 4* Zellen der äußeren und/oder mittleren Mantelschicht an der Mykorrhizaflanke +/- aufgebläht, nicht stark puzzleteilartig ineinandergreifend, von denen der Mantelspitze in der Form deutlich unterschiedlich.....**16**
- 16 Hyphennetz ohne gelatinöse Matrix, aus gestreckten und fusiformen Zellen, Verzweigungspunkten oft sternartigen.....(Sekt. *Integrinae*, Subsekt. *Integroidinae*) **17**
- 17 An *Betula*.....**54. R. claroflava**
- 17* An Koniferen.....**55. R. vinosa**
- 16* Hyphennetz mit gelatinöser Matrix, ohne fusiforme Zellen, Verzweigungspunkte nicht sternartig.....**18**
- 18 Hyphennetz mit baumartig verzweigten Endzellen, Zellwände in der äußeren Mantelschicht 0,5-2,5 µm dick.....**53. R. paludosa** (Sekt. *Integrinae*, Subsekt. *Integroidinae*)
- 18* Hyphennetz aus kaum verzweigten Hyphen, Wände der äußeren Mantelschicht 0,5-1µm dick**56. R. turci** (Sekt. *Amethystinae*, Subsekt. *Amethystinae*)

3.2 Wirtsbäume

Liste der Baumarten und der an ihnen als Ektomykorrhizen beschriebenen *Russula*-Arten.

3.2.1 Nadelbäume

Pinaceae:

Abies alba

R. ochroleuca (PILLUKAT & AGERER 1992)

Abies lasiocarpa

R. brevipes (KERNAGHAN et al. 1997)

R. integra (KERNAGHAN 2001)

R. silvicola (KERNAGHAN et al. 1997)

Larix deciduas

R. laricina (Treu 1990a, c)

R. ochroleuca (PILLUKAT & AGERER 1992)

Picea abies

R. acrifolia (AGERER et al. 1994, AGERER 1996b)

R. adulterina

R. albonigra

R. atrorubens

R. chloroides

R. densifolia

R. fragilis

R. mustelina

R. nauseosa

R. ochroleuca (AGERER 1986, 1987a, PILLUKAT & AGERER 1992)

R. vinosa

R. viscida

R. xerampelina (AGERER 1986, 1987b)

Pinus densiflora

R. delica (YAMADA & KATSUYA 1996)

R. mariae (YAMADA & KATSUYA 1995)

R. nigricans (YAMADA & KATSUYA 1996)

Pinus mugo

R. firmula (Treu 1990a, b)

Pinus sylvestris

R. atrorubens

R. emetica

R. nigricans (MLECZKO 2002a)

R. ochroleuca (PILLUKAT & AGERER 1992)

R. paludosa

R. sanguinea

R. sardonia (s. a. MLECZKO 2002b)

R. turci

R. xerampelina

Pseudotsuga menziesii

R. densifolia (EBERHART & LUOMA)

3.2.2 Laubbäume und Zwergstäucher

Fagaceae:

Fagus sylvatica

- R. aurora*
- R. cyanoxantha*
- R. cyanoxantha* f. *cutefracta*
- R. densifolia*
- R. fellea* (BRAND 1991a)
- R. foetens*
- R. illota* (BRAND 1991a, b)
- R. laurocerasi*
- R. lepida*
- R. mairei* (BRAND 1991a, c)
- R. ochroleuca* (BRAND 1991a)
- R. olivacea*
- R. raoultii*

Quercus cerris

- R. amoena*
- R. atropurpurea* f. *dissidens*
- R. faustiana*

Quercus robur

- R. amoenolens*
- R. grisea*
- R. heterophylla*
- R. luteotacta*
- R. nigricans*
- R. ochroleuca* (PILLUKAT & AGERER 1992)
- R. odorata*
- R. pectinatoides*
- R. vesca*
- R. virescens*

Quercus rubra

- R. insignis*

Nothofagus dombeyi

- R. nothofaginea*

Nothofagus pumilio

- R. fuegiana* (PALFNER & GODOY 1996a, b, PALFNER 2001)

Betulaceae:

Alnus glutinosa

- R. alnetorum* (PRITSCH 1996, PRITSCH et al. 1997, als *R. pumila*)

Alnus viridis

- R. alnetorum*

Betula pendula

- R. aeruginea*
- R. exalbicans* + *L. pubescens*
- R. ochroleuca* (PILLUKAT & AGERER 1992)

Betula platyphylla

R. delica (YAMADA 1998 a)

R. nigricans (YAMADA 1998 b)

Betula pubescens

R. atroglauca

R. betularum

R. claroflava

R. gracillima + *L. torminosus*

R. versicolor

Carpinus betulus

R. ochroleuca (PILLUKAT & AGERER 1992)

Salicaceae:

Salix herbacea:

R. norvegica

R. pascua

Populus alba

R. amoenolens (JAKUCS & BEENKEN 1999)

Populus tremula

R. medullata

Tiliaceae:

Tilia sp.

R. delica

Rosaceae:

Dryas octopetala

R. delica (HARRINGTON & MITCHELL 2002)

Euphorbiaceae:

Uapaca spp.

R. acriannulata

R. gossypina

R. aff. parasitica

R. aff. radicans

Nyctaginaceae:

R. aucarum

3.2.3 Krautige Pflanzen

Polygonaceae:

Polygonum viviparum

R. nana (BRAND 1991a)

4 Beschreibungen der Mykorrhizen und Rhizomorphen

(Soweit nicht anders angegeben, beziehen sich alle anatomischen Beschreibungen und Abbildungen auf die Mykorrhizaflanken.)

4.1 Mykorrhizen und Rhizomorphen mit Cystiden

4.1.1 Gruppe mit wolligem Mantel

4.1.1.1 Sektion *Gossypinae* Buyck 1999

1. *Russula gossypina* Buyck (Sekt. *Gossypinae*)

+ *Uapaca ferruginea* H. Baill

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen monopodial verzweigt, irisierend silbrig weiß, mit wolliger Oberfläche aus langen dickwandigen Hyphen. Äußere Mantelschichten plektenchymatisch, mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch mit unregelmäßig bis angulär geformten, dickwandigen Zellen. Gloeocystiden an den abziehenden Hyphen stehend, dickwandig, flaschenförmig, mit einem apikal stehenden Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht jener des Mantels gleichend, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 1)

Mykorrhizensysteme einfach bis mehrfach verzweigt, gerade bis schwach geschlängelt, Achsen bis 8 mm lang, 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Oberfläche stark wollig, weiß irisierend, silbrig durch Lufteinschlüsse, Bodenpartikel tragend.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,4 mm hoch und 0,5 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza gleichend.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 2, Abb. 3)

Mantelcystiden: Einfache Hyphenenden und verzweigte Hyphen mit beschränktem Wachstum, dichtstehend, 3-5 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos, stark lichtbrechend, 1-1,5 µm dick, teilweise apikal dünner, dazwischen diesen in Form und Abmessung gleichende abziehende Hyphen mit 0,3-0,5 dicken Wänden.

Gloeocystiden nicht auf dem äußeren Mantel sondern an abziehenden Hyphen sitzend, Hyphenenden gleichend oder zylindrisch bis fusiform, Wände hyalin, farblos, stark lichtbrechend, 0,5-1,5 µm dick, mit einem apikal sitzenden Knöpfchen, Knöpfchen globos bis subglobos, 2-3,5 x 2-4 µm, Wände bis 1-2 µm dick.

Äußerste Mantelschicht die Hyphen tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen verzweigt mit seitlichen Auswüchsen, 10-70 x 3-6(12) µm, Zellwände farblos, stark lichtbrechend, 0,5-1,5(2,5) µm dick.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, aus angulären Zellen, Zellen 10-25 x 5-15 µm, Wände farblos, stark lichtbrechend, 1-3 µm dick.

Mantelinnenseite pseudoparenchymatisch aus angulären Zellen, Zellen meistens +/- isodiametrisch, 10-40(50) x 5-20 µm, Wände farblos, 0,3 µm dick. Zum Teil von dickwandigen (1-2,5 µm), Gefäßhyphen (6-12µm im Durchmesser) ohne Inhalt durchzogen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen 2-5 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 4)

Unterteilt in eine äußere, wollige Schicht und einen inneren Bereich.

Gloeocystiden und dickwandige Hyphen jenen des Mantels gleichend.

Äußere Schicht ca. 20-50 µm dick, Hyphen 2 -4 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1,5 µm dick.

Innerer Teil bis 200 µm mächtig, mit gelatinöser Matrix zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-300 µm, 10-18 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1(1,5)µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus oder mit erweitertem Porus; leiterartige Hyphen verzweigt, 8-25 µm im Durchmesser, Wände 1-2,5(3)µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-20 µm, Septen 0,3-1 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt. Intrahyphale Hyphen vorhanden.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser (getrocknetes Material): Intakte Gloeocystiden mit granulärem Inhalt.

Sulfovanillin: nicht geprüft

Milchsäure (getrocknetes Material): Inhalt der Gloeocystiden farblos, hyalin.

Baumwollblau (getrocknetes Material): dünne Zellwände blau, dicke, lichtbrechende Wände der äußeren Hyphen und der Cystiden bleiben ungefärbt.

FeSO₄: nicht geprüft

Guaiac: nicht geprüft

KOH: Zellwände quellen bis zur Unsichtbarkeit auf, Zellwandinnenseite bleibt am längsten erkennbar (Abb. 2d)

Melzers Reagenz (getrocknetes Material): -

DNA

Es konnte keine DNA aus den getrockneten Mykorrhizen isoliert werden. Die Zuordnung der Mykorrhizen folgt aus der anatomischen Übereinstimmung und der gleichen Makro- und mikrochemischen KOH-Reaktion der äußeren Mykorrhizahyphen und der Hyphen der Fruchtkörperbasis.

Untersuchtes Material

Madagascar, Ranomafana National Park, *Uapaca ferruginea*, Fruchtkörper: Buyck B. & Eyssartier G. 99.423 (in P.), Mykorrhiza: Buyck B. & Eyssartier G. 99.422 (in M und PC)

Madagascar, Station frontière Anadasibe- Analamazaotra, sous *Uapaca densifolia* 23-janv-99
Fruchtkörper: Buyck B. & Eyssartier G. 99.312 (in M und PC)

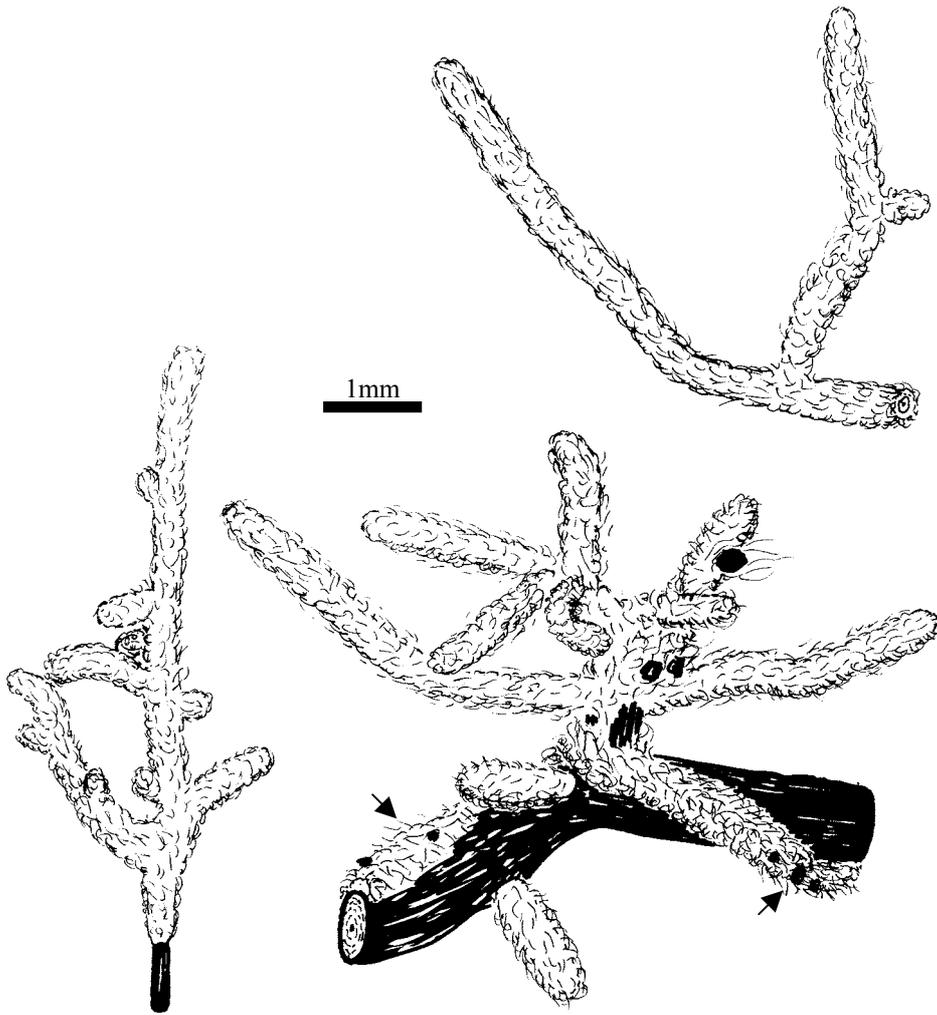


Abb. 1 *Russula gossypina*, Habitus der Mykorrhizen mit Rhizomorphe (Pfeile).

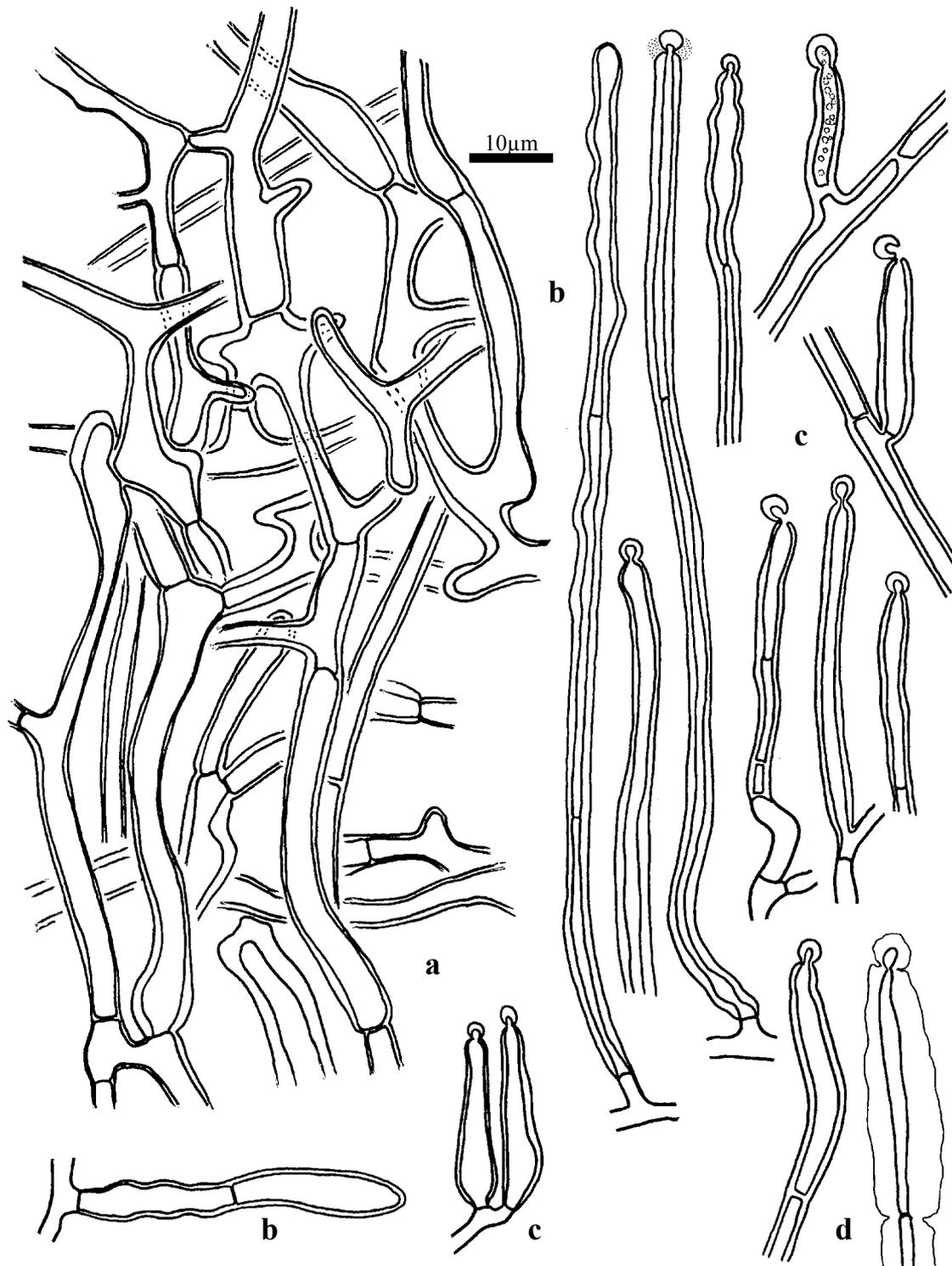


Abb. 2 *Russula gossypina*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht. – **b.** Einfache Hyphenenden. – **c.** Gloecystiden an abziehenden Hyphen. – **d.** Gloecystide vor (links) und nach der Behandlung mit KOH (rechts).

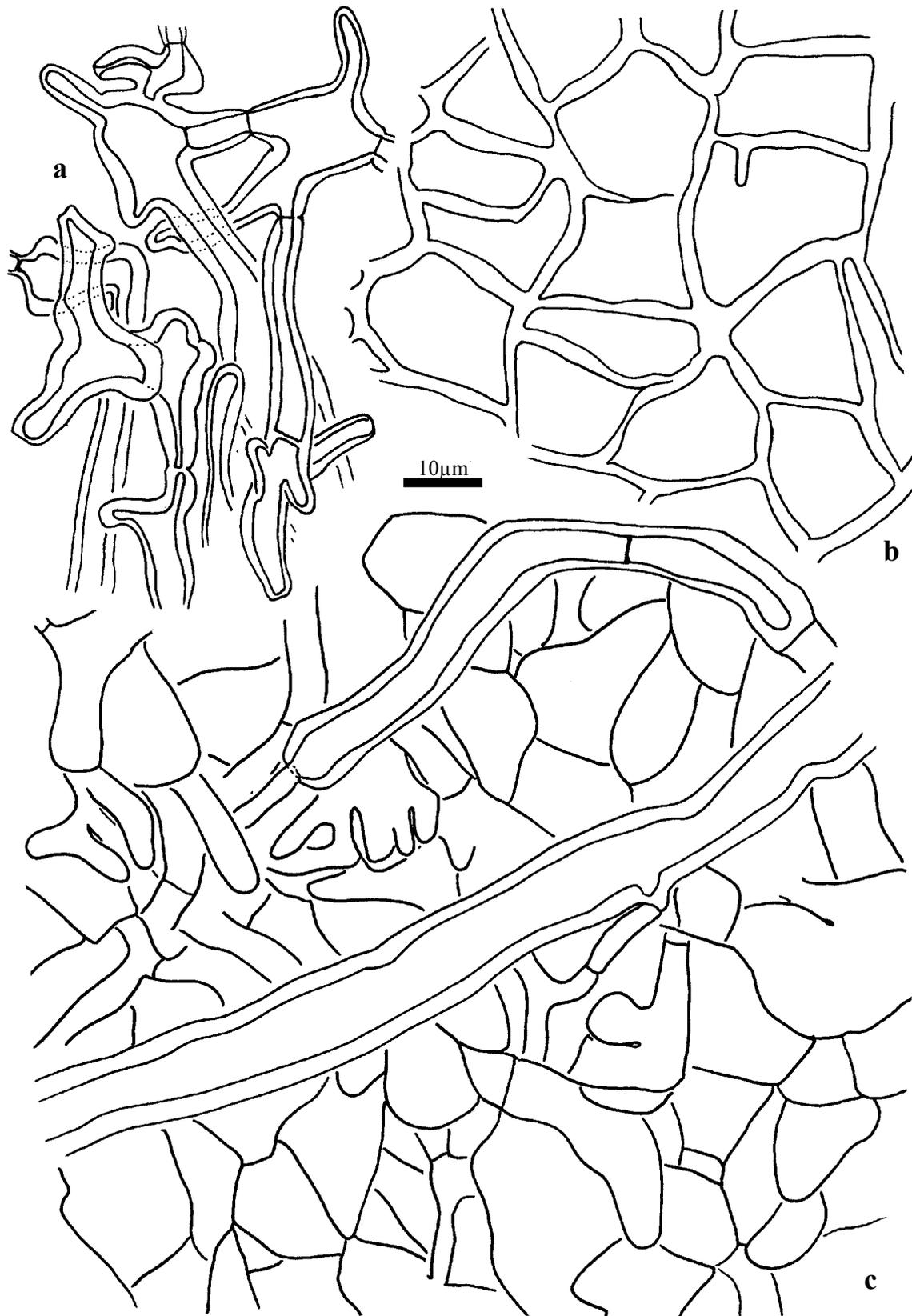


Abb. 3 *Russula gossypina*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht. – **b.** Mittlere Mantelschicht. – **c.** Mantelinnenseite mit Gefäßhyphen.

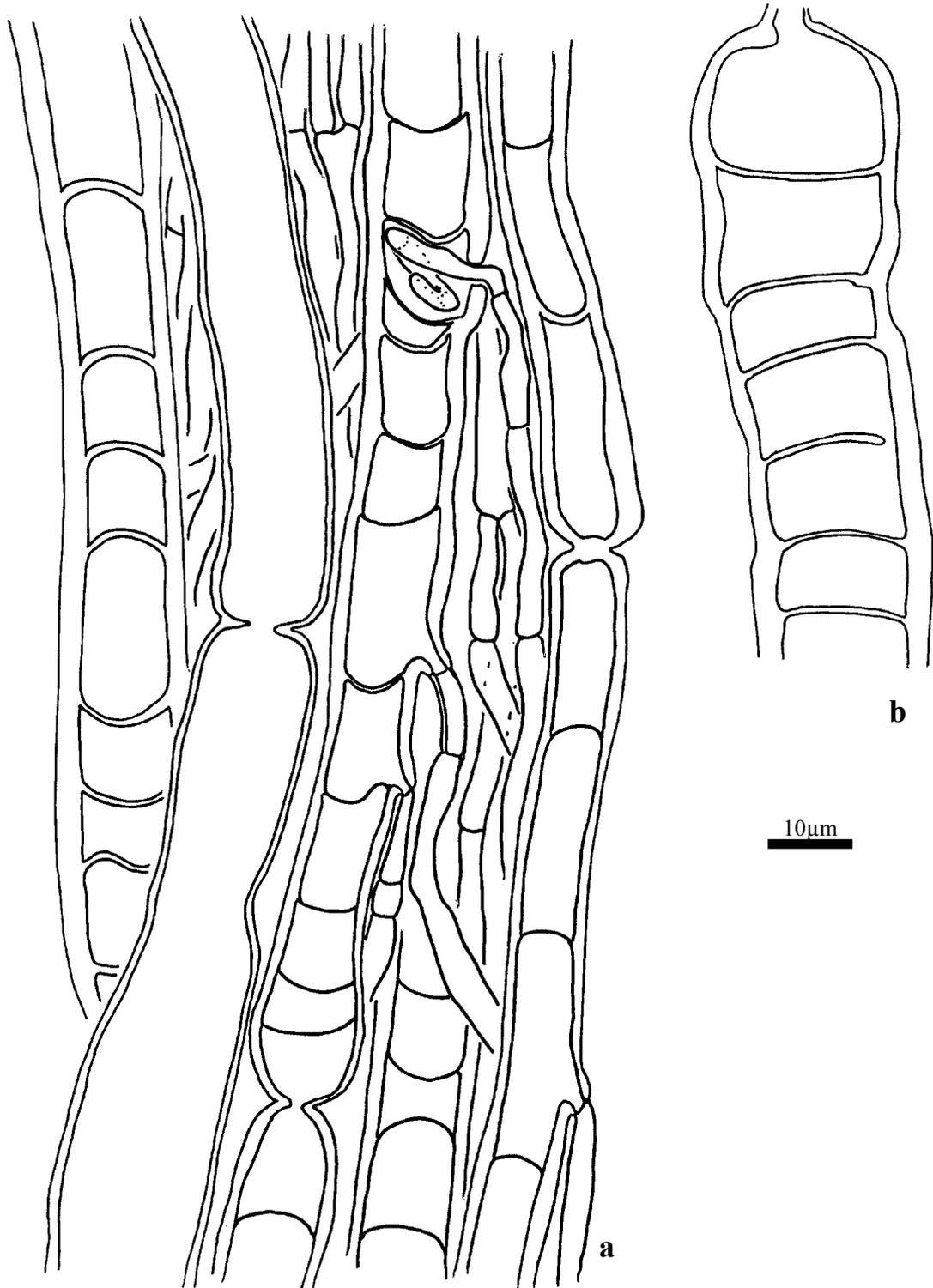


Abb. 4 *Russula gossypina*, Längsschnitt durch Rhizomorpe: **a.** Innerer Teil mit Gefäß- und leiterartigen Hyphen. – **b.** Leiterartige Hyphe mit durchbrochenem Septum.

4.1.2 Gruppe mit Cystiden, die zwei Knöpfchen tragen

4.1.2.1 Sektion *Delicoarchaeae* Singer

2. *Russula aucarum* Singer (Sekt. *Delicoarchaeae*)

+ cf. *Nyctaginaceae*

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen meistens einfach unverzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, äußere mit nach außen gerichteten Hyphenenden, Gloeocystiden einfachen Hyphenenden ähnlich, mit einem, selten zwei, nebeneinander stehenden Knöpfchen. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 5, Abb. 9)

Mykorrhizensysteme einfach, gerade bis schwach geschlängelt, bis 10 mm lang, 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, weiß bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, Bodenpartikel tragend.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 70 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,3 mm hoch und 0,4 mm breit, über die Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 6, Abb. 7, Abb. 10)

Mantelcystiden: Einfache Hyphenenden, dichtstehend, bis 100 µm lang, 2-4 µm im Durchmesser, teilweise apikal leicht kopfig erweitert, Wände hyalin, farblos, 0,3-0,5 (1) µm dick, dazwischen diesen in Form und Abmessung gleichende **Gloeocystiden** mit granulärem Inhalt, ohne oder mit 1(2) leicht seitlich sitzenden, apikalen Knöpfchen, selten zwei in einer Reihe, Knöpfchen subglobos bis oval, 1,5-5(7) x 1-3 µm, Wände bis 1,5 µm dick.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit schwach gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 3-50 x 1-5 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht nahe der Außenschicht dieser ähnlich, Hyphennetz dichter, nahe der Innenseite aus breiteren Hyphen, zum Teil fast pseudoparenchymatisch, mit angulären Zellen, Zellen 3-30 x 2-8 µm, Wände 0,3 µm dick.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen in Bündeln, 5-100 x 2-6 µm, Wände 0,3 µm dick, dazwischen Bereiche mit dünnwandigen (0,2 µm) fast isodiametrischen Zellen, mit einem Durchmesser von 3-10 µm.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen (Abb. 6c) 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm, Anastomosen ohne Septen. Spitze oft von Schleim und anhaftenden Bodenpartikeln umgeben.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 8)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Gloeocystiden und Hyphenenden jenen des Mantels ähnelnd aber schlanker, 30-150 x 2-4 μm , Wände 0,5-1 dick.

Äußere Schicht ca. 20-50 μm dick, mit gelatinöser Matrix zwischen den Hyphen, dazwischen Bodenpartikel, Hyphen 2-3,5 μm im Durchmesser, Wände 0,5-1 μm dick, hellgelb.

Innerer Teil bis 200 μm mächtig, mit gelatinöser Matrix, einfache Hyphen 2-5 μm im Durchmesser, Wände 0,3 μm ; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-300 μm , 5-12 μm im Durchmesser, Wände 0,5-1 μm , an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbarem oder mit erweitertem Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen verzweigt, 5-10 μm im Durchmesser, Wände 0,5-1,5 μm dick, zum Teil mit dünnen Poren, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-25 μm , Septen 0,5-1 μm dick, ohne sichtbaren Porus, gerade oder gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt. Intrahyphale Hyphen vorhanden.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser (aus FAA): Intakte Gloeocystiden mit granulärem Inhalt.

Sulfovanillin: nicht geprüft

Milchsäure (aus FAA): Inhalt der Gloeocystiden farblos, hyalin.

Baumwollblau (aus FAA): Zellwände blau.

Guaiac: nicht geprüft

KOH (aus FAA): -

Melzers Reagenz (aus FAA): -

DNA

Bandenlängen nicht auswertbar.

Untersuchtes Material

Bolivia, Dpto. La Paz, Nor Yungas, Serranía de Marimonos, Alto Beni, Sapecho, road from Coroico, Caranavi to Palos Blancos, c. 3.5 km N of the village Sapecho, plot P1*, fruitbodies growing round stem of *Celtis schippii* Standley. 15°32' S, 67°21' W, 600m über NN, 06.05.1998, leg. L. Beenken & Ch. Hahn, det. L. Beenken, conf. B. Buyck, Fruchtkörper: Herbar Ludwig Beenken1155 (in M, LPB, P) und Mykorrhiza MLB 1155 (in M).

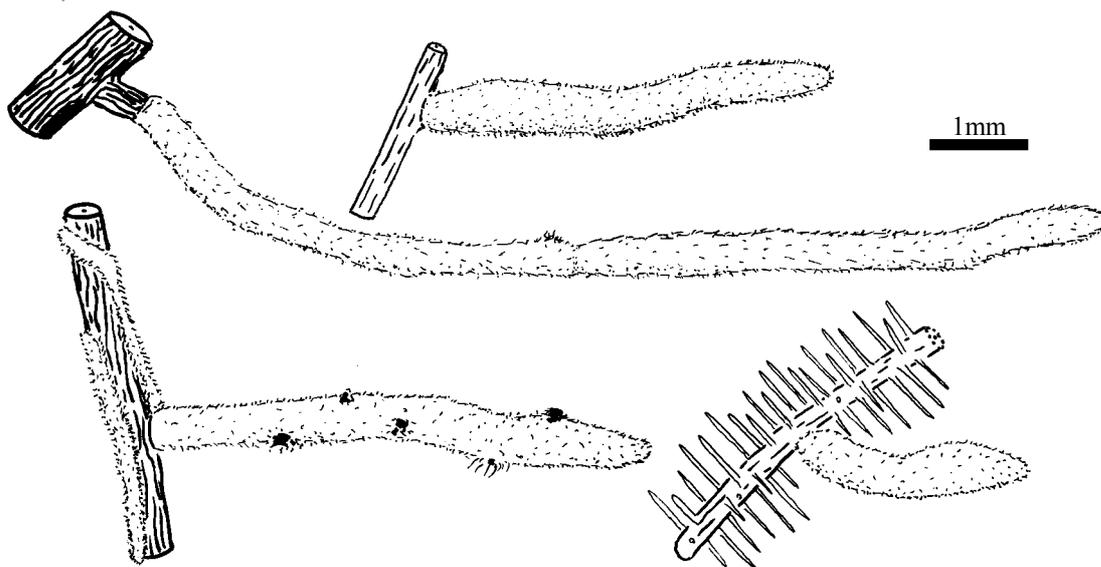


Abb. 5 *Russula aucarum*, Habitus der Mykorrhizen und Rhizomorphen (Rechts unten Wurzel mit Wurzelhaaren).

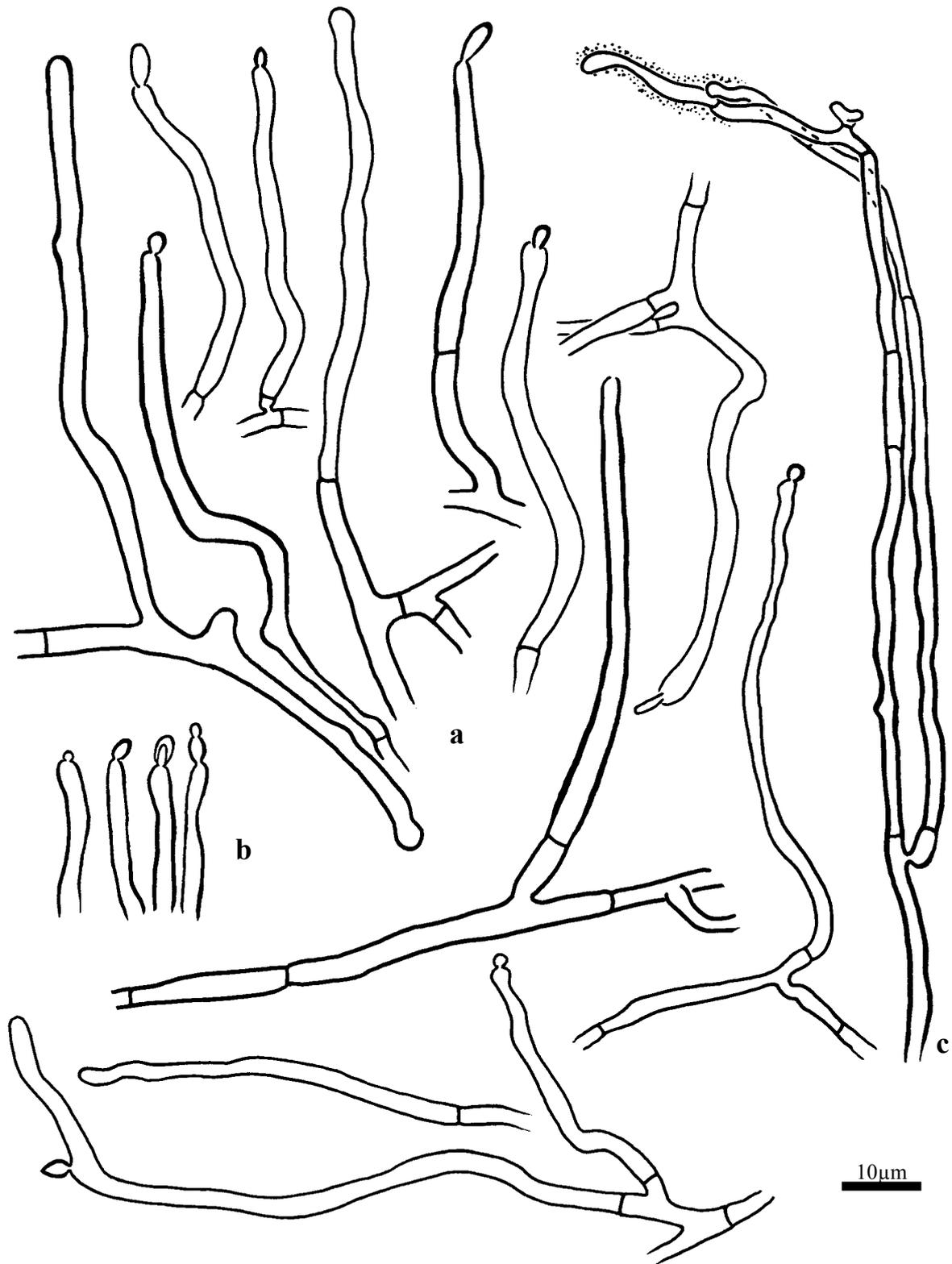


Abb. 6 *Russula aucarum*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Gloeocystiden mit Knöpfchen und einfache Hyphenenden der Mantelaußenseite. – **b.** Spitzen von Gloeocystiden mit verschiedenen Formen von Knöpfchen. – **c.** Abziehende Hyphen mit verschleimter Spitze.

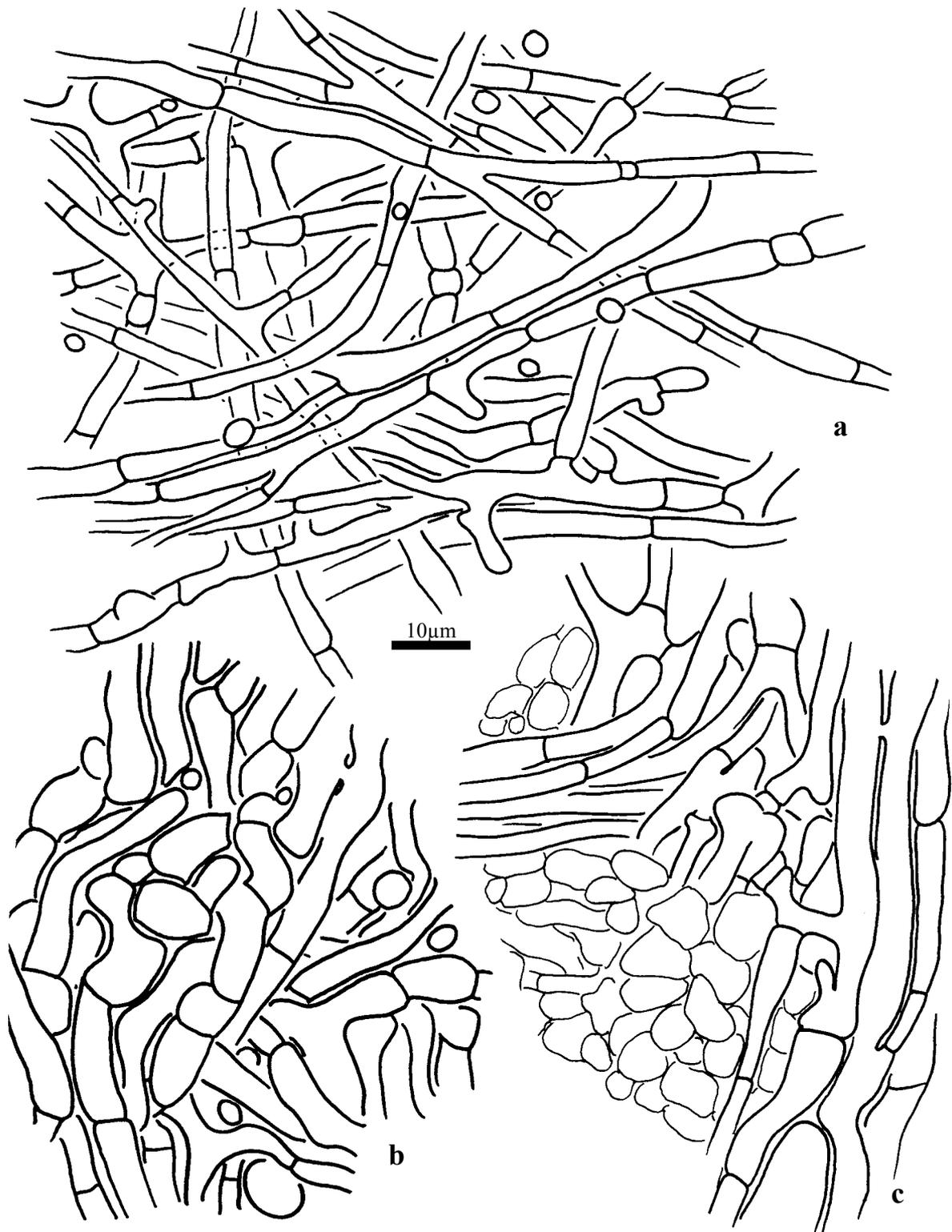


Abb. 7 *Russula aucarum*, Mantel in Flächenansicht: a. Äußere Mantelschicht. – b. Mittlere Mantelschicht. – c. Mantelinnenseite.

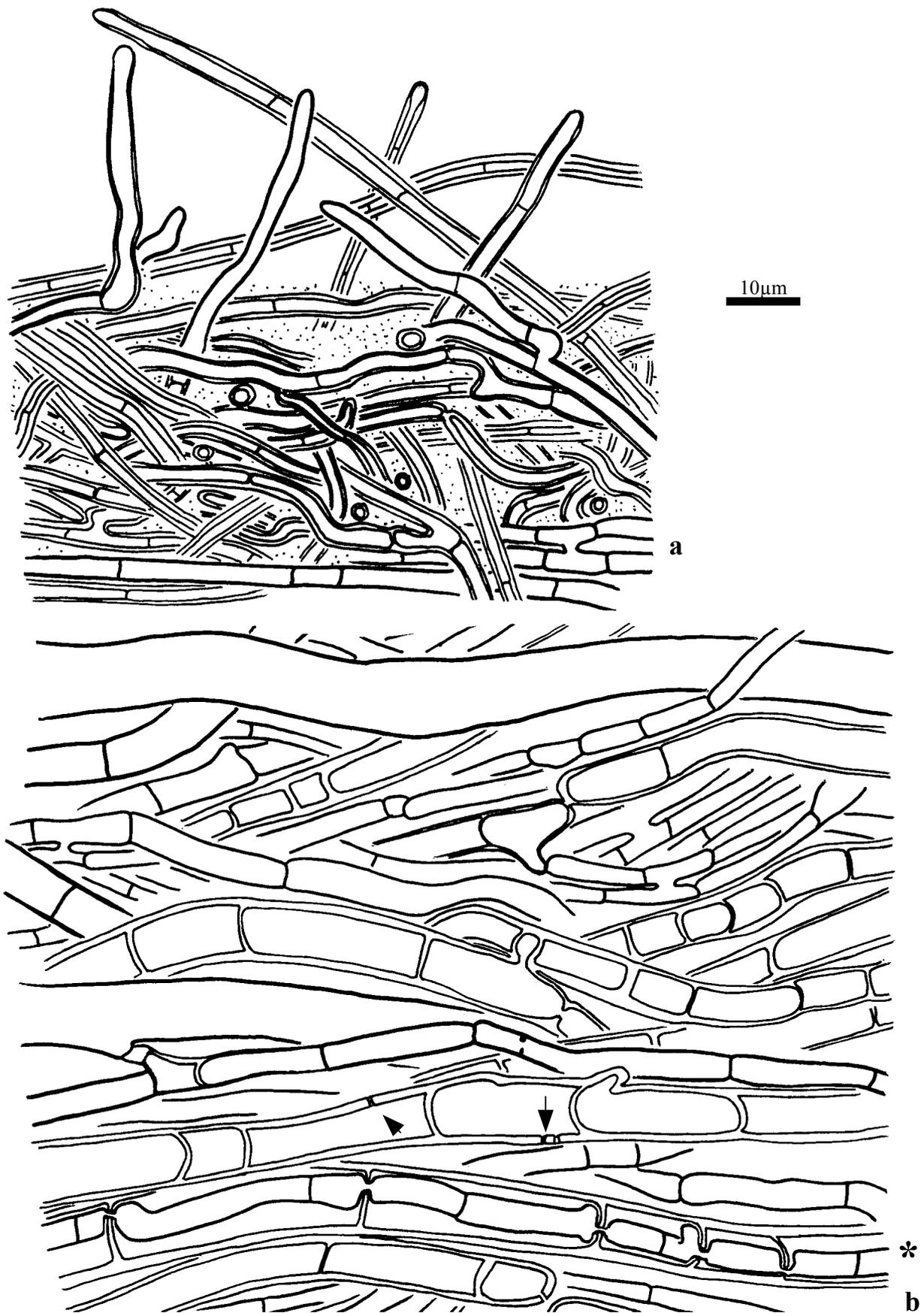


Abb. 8 *Russula aucarum*, Rhizomorpe im Längsschnitt: **a.** Äußere Schicht. – **b.** Innerer Teil mit Gefäß- und leiterartigen Hyphen. Letztere zum Teil mit Wandporen (Pfeile) und intrahyphalen Hyphen (*).

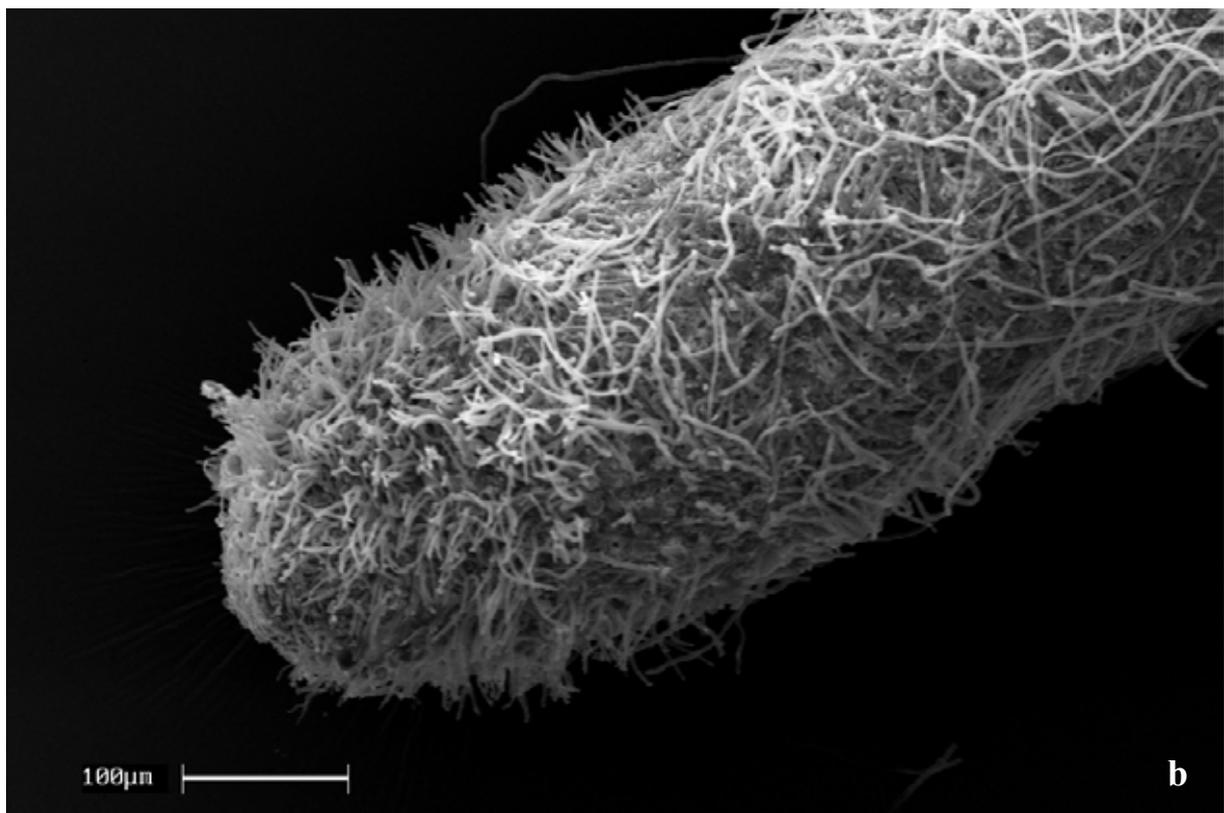


Abb. 9 *Russula aucarum*, REM-Aufnahmen: **a.** - **b.** Mykorrhizenspitzen mit abstehenden Cystiden und einfachen Hyphenenden.

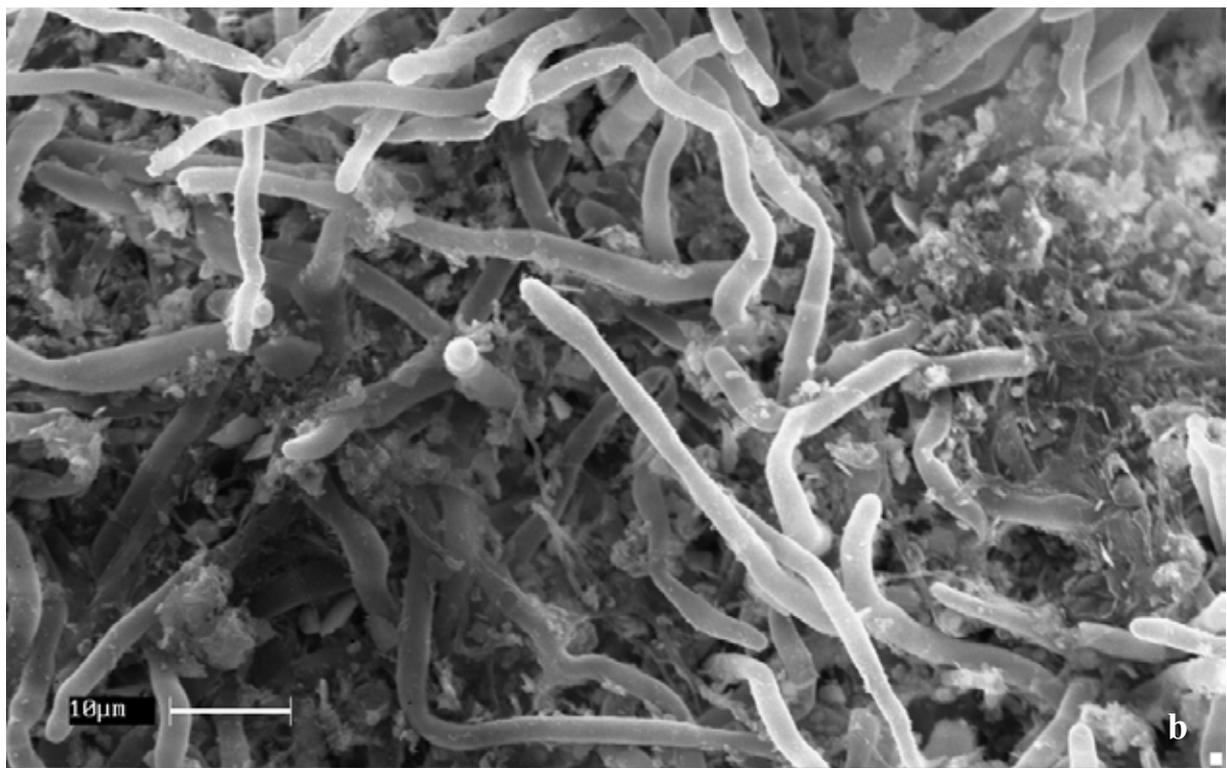
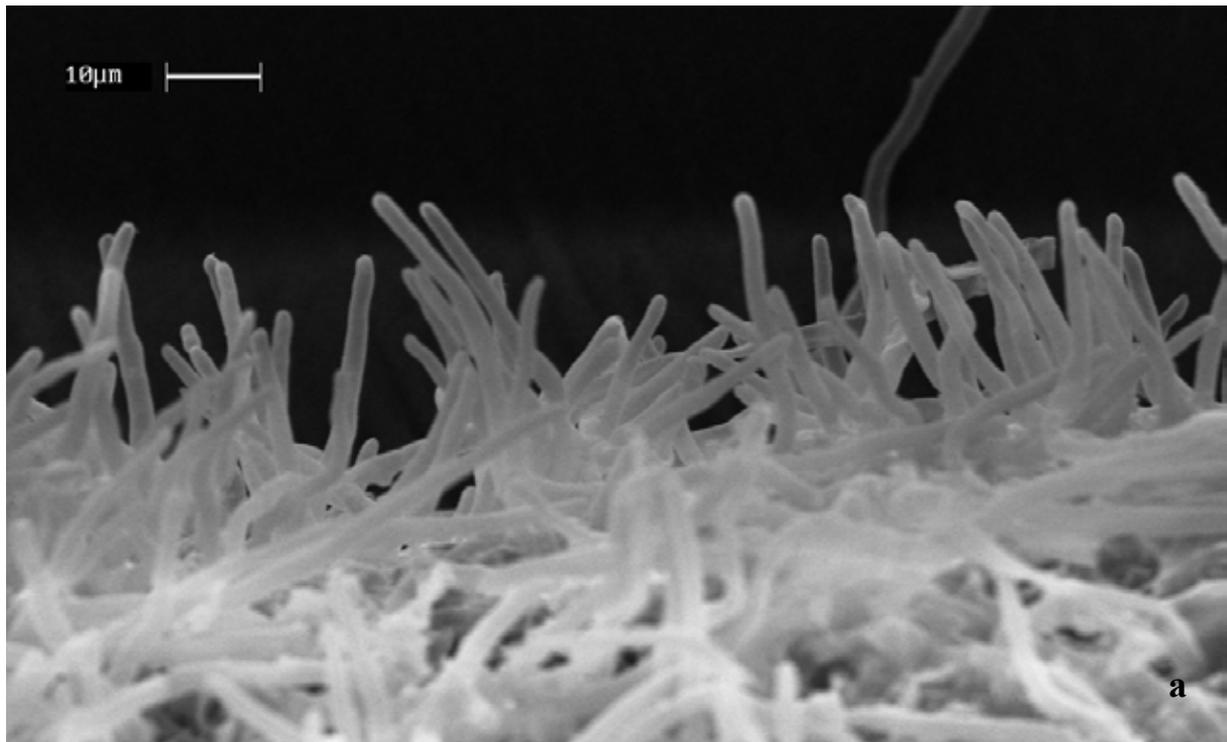


Abb. 10 *Russula aucarum*, REM-Aufnahmen: Oberfläche der Mykorrhizen **a.** von der Seite. – **b.** in Flächenansicht

4.1.2.2 Sektion Compactae Fr. 1838

(= *Nigricantes* (Bat.) Konr. & Joss. 1938)

3. *Russula nigricans* (Bull.) Fr. (Sekt. Compactae)

+ *Quercus robur* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Gloeocystiden dünnwandig, leicht kopfig, meistens mit 1-2 seitlich von der Spitze stehenden Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht aus dickwandigen Hyphen, mit Gloeocystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 13)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 4 mm lang.

Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 1 mm lang, 0,2-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Luftporen, viele Bodenpartikel tragend.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomosierend, bis 15 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,3 mm breit, über die Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 11, Abb. 12)

Mantelcystiden: Nur **Gloeocystiden**, diese dicht stehend, zylindrisch, fusiform bis leicht flaschenförmig 15-25 (40) µm lang, basal 3-5 µm im Durchmesser, apikal nicht oder wenig bis deutlich kopfig erweitert (2-4 µm), selten mit einem Septum, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3(0,5) µm dick; oft seitlich von der Spitze 1-2 Knöpfchen, selten zwei in einer Reihe, Knöpfchen subglobos bis oval, 1,5-3 x 1-2 µm, Wände 0,3(0,5) µm dick.

Gewundene **Hyphenenden** nicht gefunden.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 10-60 x 3-6 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht dicht plektenchymatisch bis fast pseudoparenchymatisch, Zellen irregulär geformt, 10-45x3-8 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen oft parallel, 5-50 x 2,5-6 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen (Abb. 11b) selten, 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen. Intrahyphale Hyphen 1-2 µm im Durchmesser, teilweise mit Gloeocystiden.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 14, Abb. 15)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels gleichend, oder einfachen Hyphenenden ähnelnd. Daneben keulige, dickwandige Hyphenendzellen von 30-80 x 3,5-5 µm, mit gelblichen, 0,5-1 µm dicken Wänden.

Äußere Schicht 20-40 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2,5-8 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3-0,5(1) µm dick, hellbraun.

Innerer Teil 150 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-350 µm, 5-15 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1(1,5), an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen verzweigt, 6-16 µm im Durchmesser, Wände 0,7-1,5(2) µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen (1)5-30 µm, Septen 0,5-1 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden amorph bis farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B

PCR-Produkt: 940 Bp

Alu I: 670 Bp, 220 Bp, 130 Bp, 90 Bp

EcoR I: 500 Bp, 360 Bp

Hinf I: 370 Bp, 280 Bp, 120 Bp

Taq I: 320 Bp, 220 Bp, 190 Bp, 120 Bp, 65 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Allach Untermenzing, Angerlohe, unter *Quercus robur* und *Carpinus betulus*, 48°11'18''N, 11°28'48''O, ca. 505 m ü. N.N. 13.10.2000, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper HLB 2658, Mykorrhiza MLB 2658 (in M).

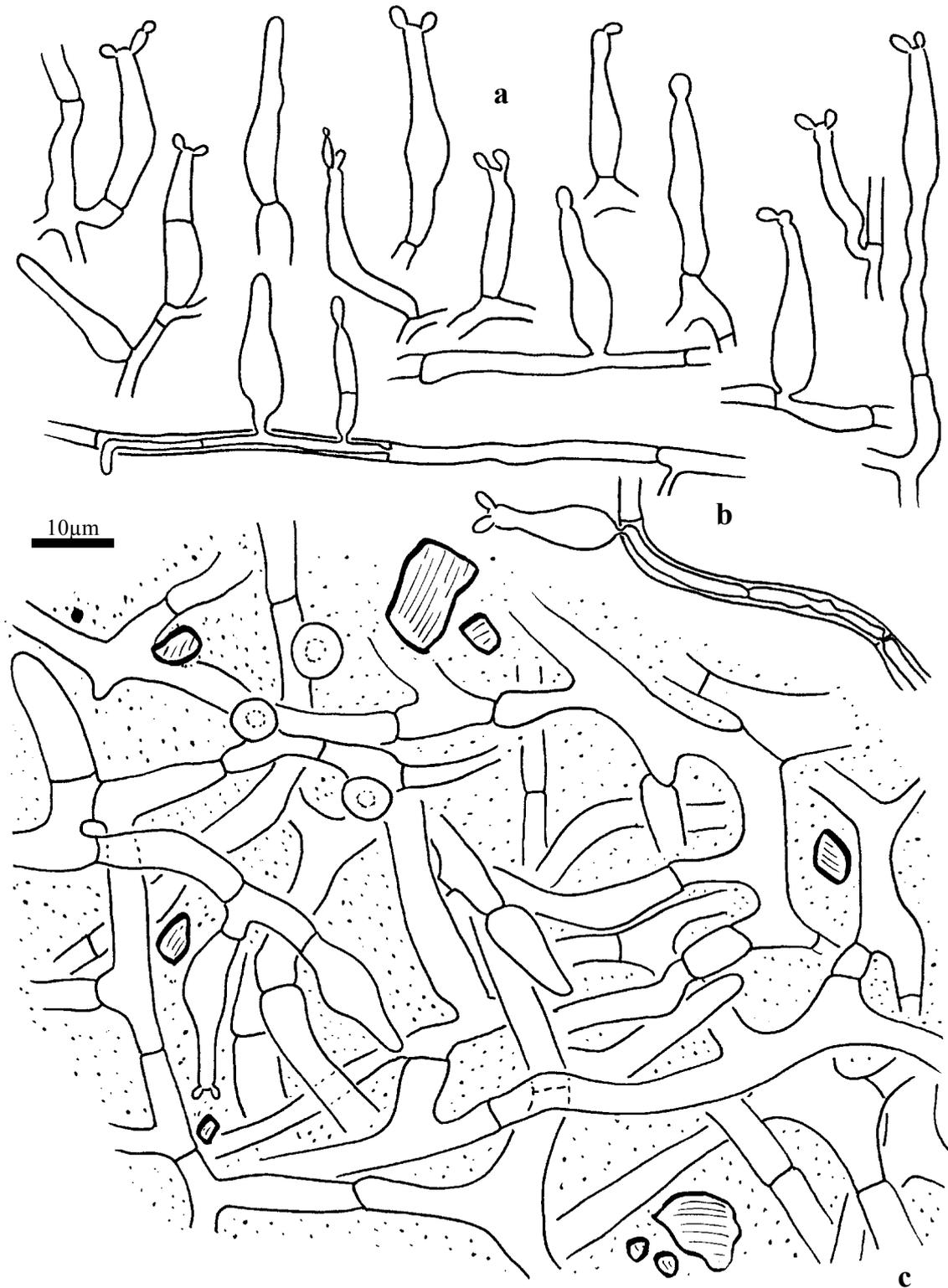


Abb. 11 *Russula nigricans*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Gloeocystiden des Mantels. – **b.** Gloeocystiden an abziehenden Hyphen, intrahyphalen Hyphen entspringend. – **c.** Äußere Mantelschicht

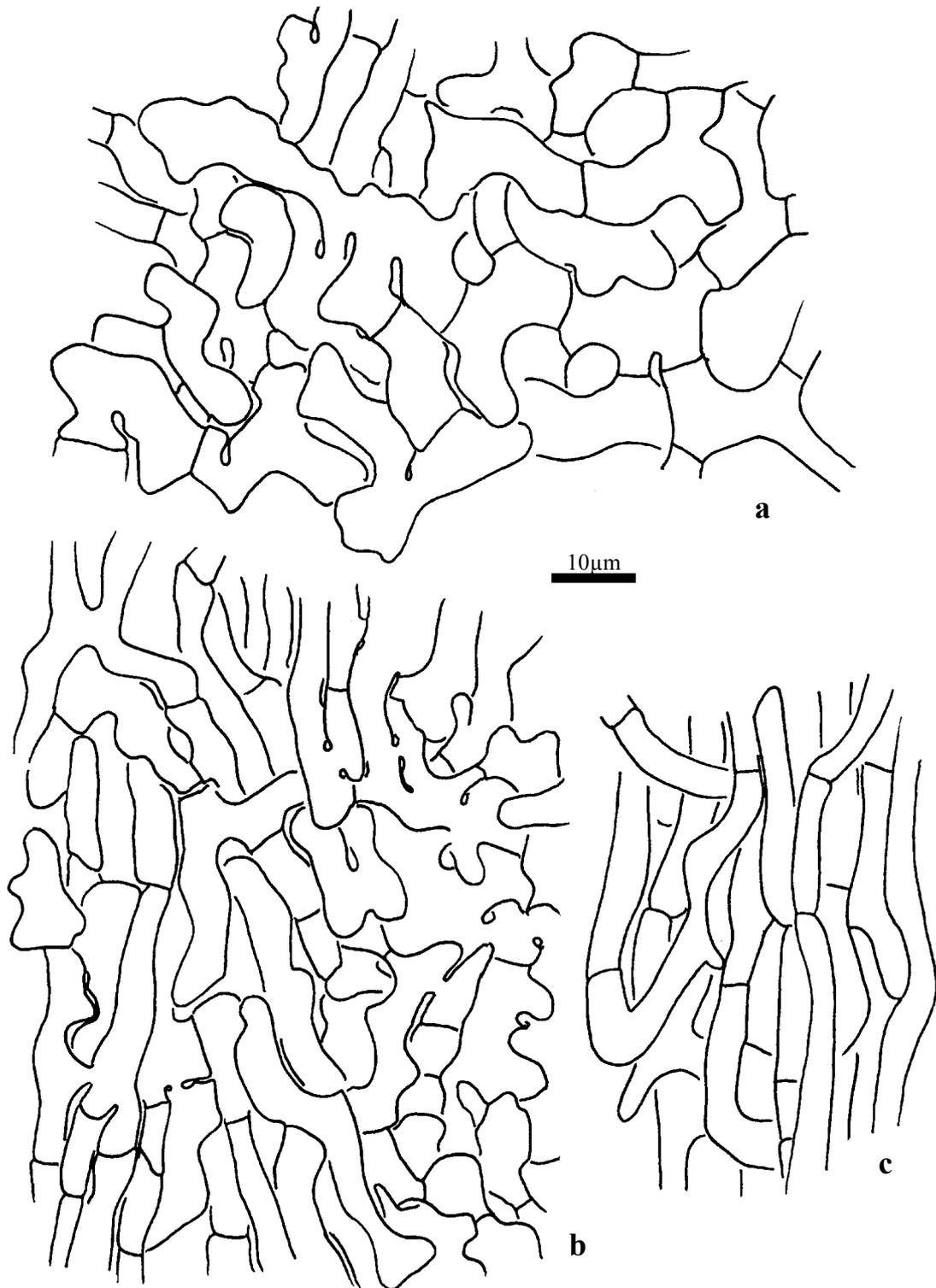


Abb. 12 *Russula nigricans*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Mittlere Mantelschicht nahe den äußeren Mantelschichten. – **b.** Mittlere Mantelschicht nahe der Mantelinnenseite. - **c.** Mantelinnenseite

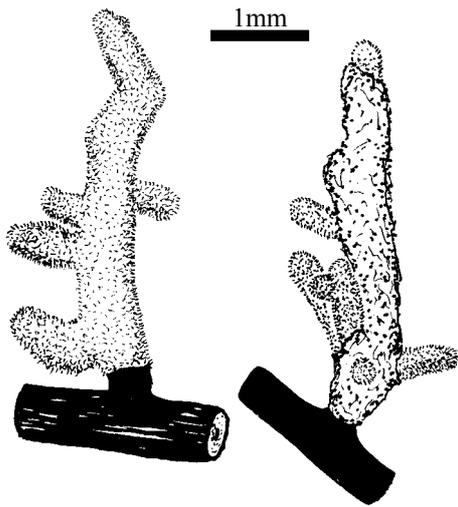


Abb. 13 *Russula nigricans*, Habitus der Mykorrhizen.

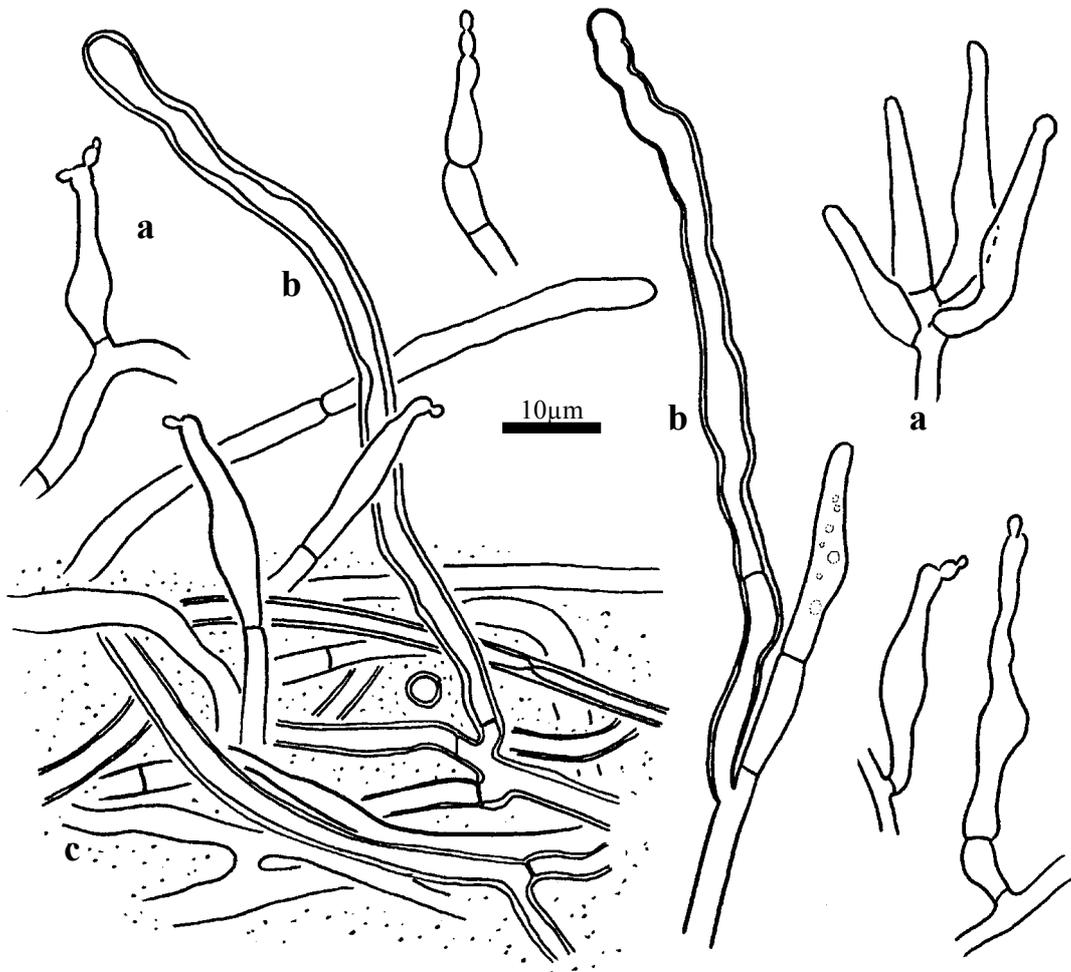


Abb. 14 *Russula nigricans*, Längsschnitt durch Rhizomorphe: a. Gloeocystiden der Rhizomorphe. – b. Keulige, dickwandige Hyphenendzellen - c. Äußere Schicht.

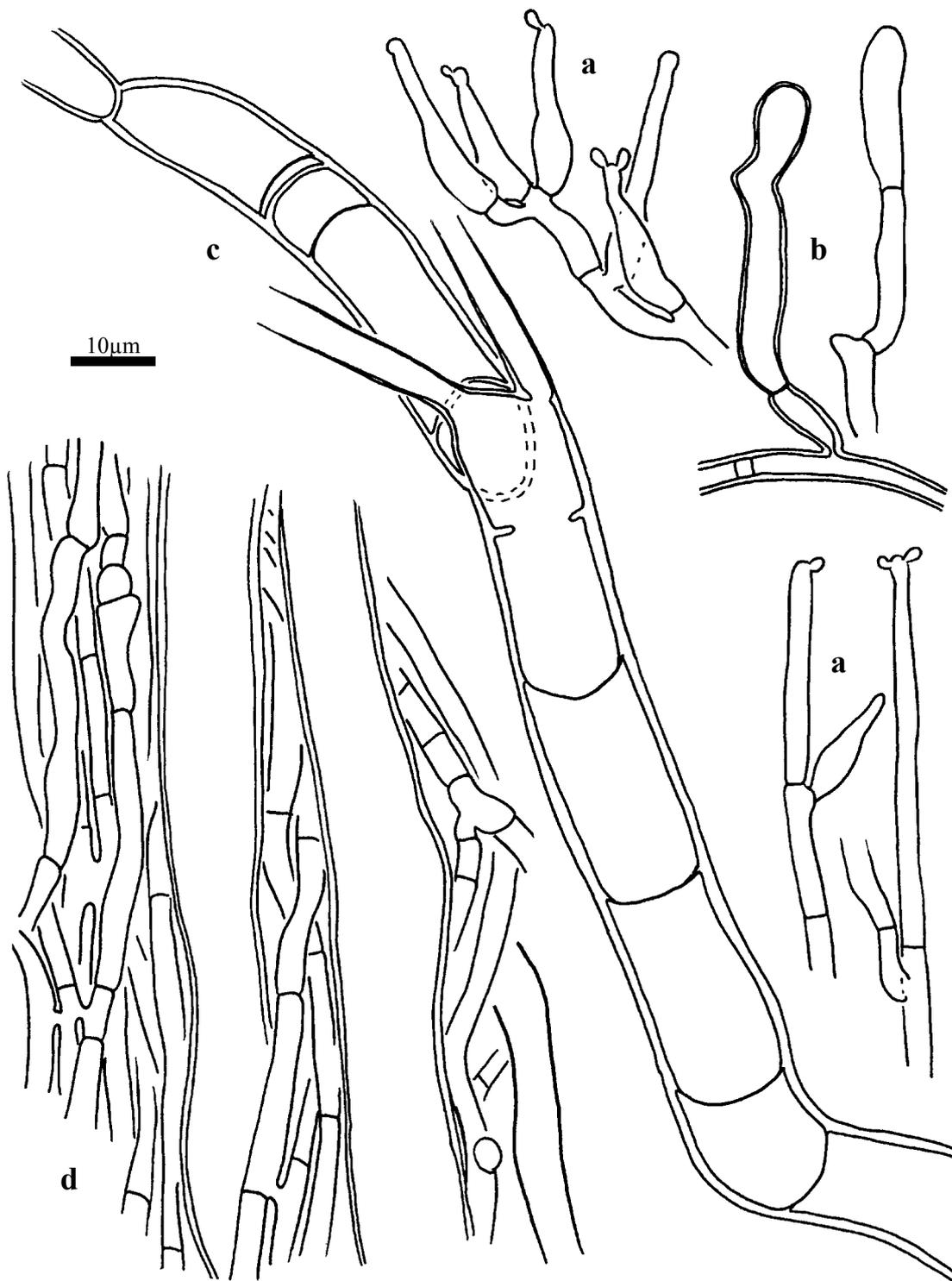


Abb. 15 *Russula nigricans*, Längsschnitt durch Rhizomorphe: **a.** Gloeocystiden der Rhizomorphe. – **b.** Keulige, dickwandige Hyphenendzellen - **c.** Leiterartige Hyphe. – **d.** Innerer Teil mit Gefäßhyphen.

4. *Russula albonigra* Krbh. (Sekt. *Compactae*)

+ *Picea abies* (L.) H. Karst.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Gloeocystiden dickwandig, leicht kopfig, meistens mit 1-2 seitlich von der Spitze stehenden Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht aus dickwandigen Hyphen, mit Gloeocystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 20)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat, einfach verzweigt, bis 6 mm lang. Hauptachse 0,4-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 2 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, viele Bodenpartikel tragend.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 25 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,25 mm hoch und 0,4 mm breit, oder dünnere Wurzeln oder Bodenpartikel umschließend, selten direkt dem Mantel der Mykorrhiza entspringend, meistens über nur wenige Hyphen mit der Mykorrhiza-Basis verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 16, Abb. 17)

Mantelcystiden: Nur **Gloeocystiden**, diese dicht stehend, fusiform, leicht flaschenförmig bis birnenförmig, (15)25-55 (75) μm lang, basal 6-12 μm im Durchmesser, apikal nicht oder wenig bis deutlich kopfig erweitert (2,5-4 μm), selten mit einem Septum, Wände hyalin, farblos bis gelblich, (0,3)0,5-1,5 μm dick; oft seitlich von der Spitze 1-2(3) Knöpfchen, oft 2-3 in einer Reihe, Knöpfchen subglobos bis oval, 1,7-4 x 1,7-3,5 μm , Wände bis 1,7 μm dick; Selten stark gewundene, verzweigte **Hyphenenden** zwischen den Cystiden, 1,5-5 μm im Durchmesser, Wände 0,3 μm dick.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 10-60 x 3-4,5 μm , Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 μm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen hin dichter, nahe der Mantelinnenseite Zellen unregelmäßig geformt, 6-50 x 3-6(8) μm .

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen oft parallel, 6-40 x 3-6 μm , mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen (Abb. 16c, Abb. 19c) 2-3,5 μm im Durchmesser, Wände 0,3 μm , häufig mit seitlichen Auswüchsen, Anastomosen ohne Septen, meistens von gelatinöser Schicht mit anhaftenden Bodenpartikeln eingehüllt, manchmal Cystiden entspringend. Intrahyphale Hyphen 1-1,5 μm im Durchmesser.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 18, Abb. 19)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd aber schlanker (bis 7 µm an der Basis) oder ähnlich einfachen Hyphenenden.

Äußere Schicht 10-20 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2,5-5 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,5-1 (1,5) µm dick, gelb.

Innerer Teil 150 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-350 µm, 6-15 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1(1,5), an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, Inhalt oft mit wenigen, polyedrischen Kristallen (3-6 µm im Durchmesser); leiterartige Hyphen verzweigt, 7-17 µm im Durchmesser, Wände 0,5-2 µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen (5)15-35 µm, Septen 0,3-1 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden amorph bis farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: Mantelpräparat blau

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B

PCR-Produkt: 940 Bp

Alu I: 670 Bp, 220 Bp, 130, 90

EcoR I: 500 Bp, 360 Bp

Hinf I: 2 x 370 Bp, 120 Bp

Taq I: 320 Bp, 270 Bp, 210 Bp, 65 Bp, 50 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Traunstein, Gmd. Schleching u. Unterwössen, Chiemgauer Alpen, Steilenberg, unter *Picea abies*, 47°42'30''N, 12°25'00''O, ca. 950 m ü. N.N. MTB Nr. 8240, 28.08.1999, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1200 und Mykorrhiza MLB 1200 (in M).

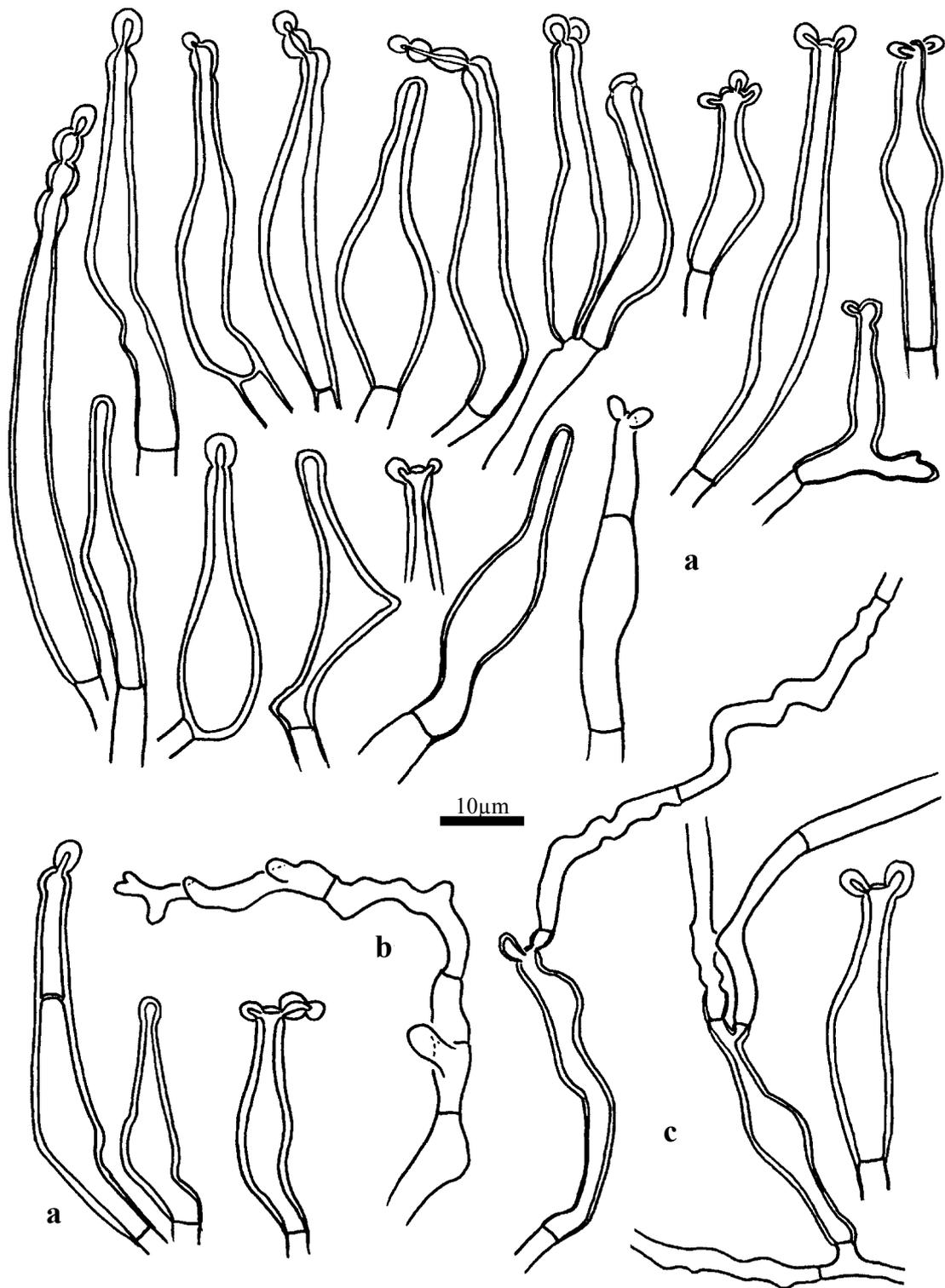


Abb. 16 *Russula albonigra*: **a.** Gloeocystiden des Mantels. – **b.** Verzweigtes Hyphe-
nende zwischen den Cystiden. – **c.** Cystiden, die zu abziehenden Hyphen aus-
wachsen.

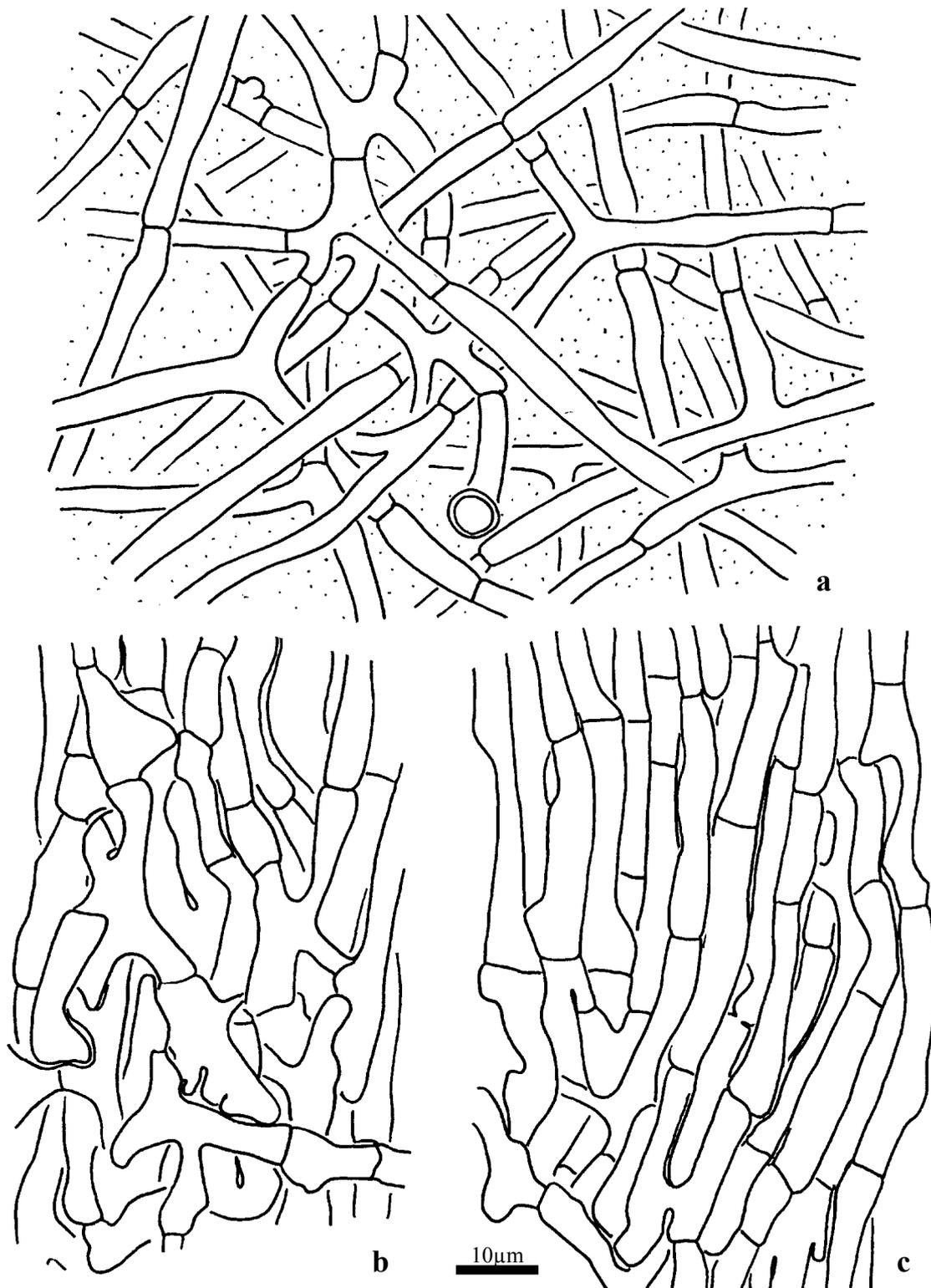


Abb. 17 *Russula albonigra*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht. – **b.** Mittlere Mantelschicht. – **c.** Mantelinnenseite.

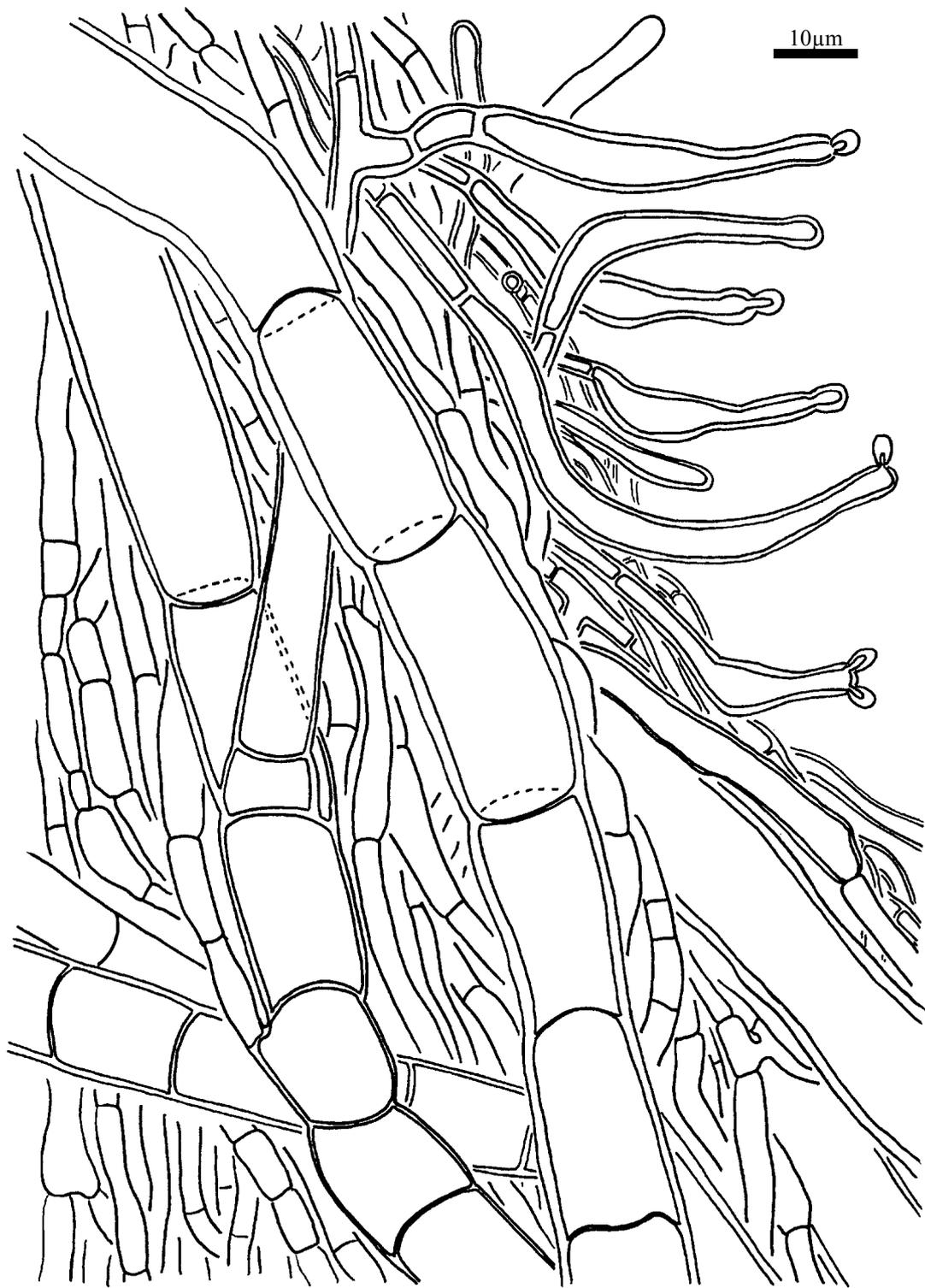


Abb. 18 *Russula albonigra*: Längsschnitt durch Rhizomorphe.

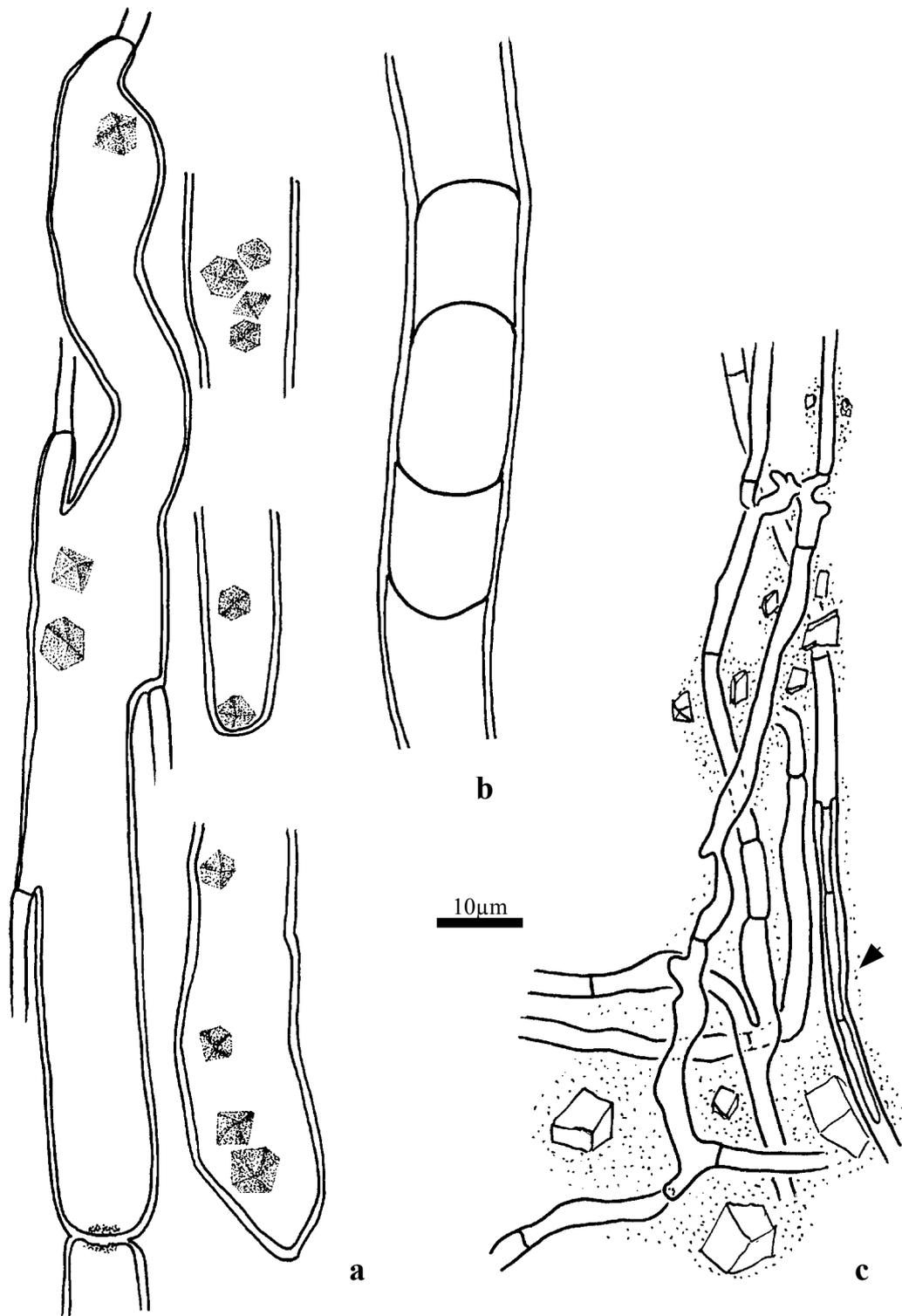


Abb. 19 *Russula albonigra*, Längsschnitt durch Rhizomorpe: **a.** Gefäßhyphen mit Kristallen. – **b.** Leiterartige Hyphe. – **c.** Abziehende Hyphen, mit intrahyphaler Hyphe (Pfeil).

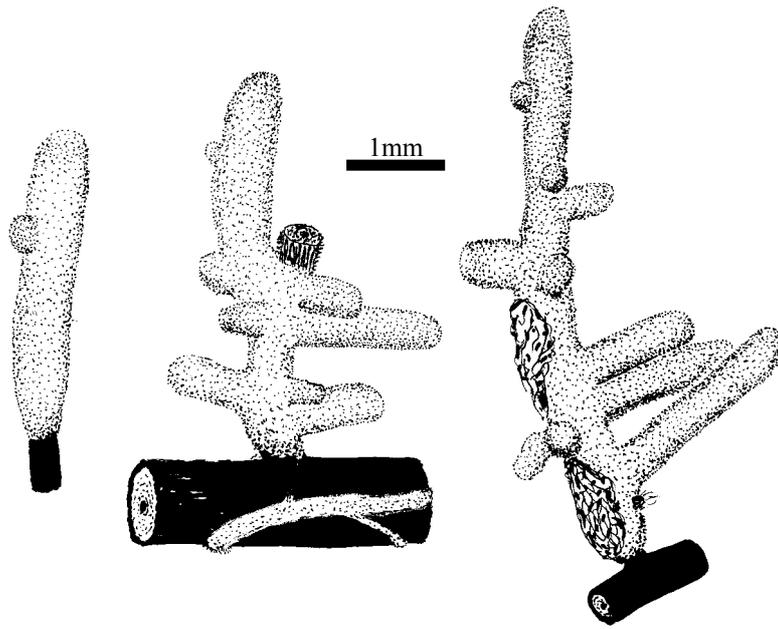


Abb. 20 *Russula albonigra*, Habitus der Mykorrhizen und Rhizomorphen.

5. *Russula densifolia* Secr. ex Gill. (Sekt. *Compactae*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Gloeocystiden dickwandig, leicht kopfig, meistens mit 1-2 seitlich von der Spitze stehenden Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht aus dickwandigen Hyphen, mit Gloeocystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 22c-e)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 7 mm lang. Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 3 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, viele Bodenpartikel tragend. Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,4 mm breit, daneben dünnere Wurzeln oder Bodenpartikel umschließend, selten direkt dem Mantel der Mykorrhiza entspringend, meistens über nur wenige Hyphen mit der Mykorrhiza-Basis verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 21, Abb. 22a-b, Abb. 24, Abb. 216b)

Mantelcystiden: Nur **Gloeocystiden**, diese dicht stehend, zylindrisch bis leicht flaschenförmig 15-40 (50) µm lang, basal 3-6 µm im Durchmesser, apikal nicht oder wenig bis deutlich kopfig erweitert (2-4 µm), selten mit einem Septum, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,5-0,7(1) µm dick; oft seitlich von der Spitze 1-2 Knöpfchen, selten zwei in einer Reihe, Knöpfchen subglobos bis oval, 2-3,5 x 1-3 µm, Wände bis 1,5 µm dick.

Teilweise stark gewundene, verzweigte **Hyphenenden** zwischen den Cystiden, 1,5-2,5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm dick.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 10-50 x 3-6 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 (0,5) µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz dichter, Zellen im Querschnitt breiter (3-6 µm).

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen oft parallel, 5-50 x 2-6 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen selten, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 23)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd aber schlanker (2,5-4,5 µm an der Basis) oder ähnlich einfachen Hyphenenden.

Äußere Schicht ca. 20 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese (2,5) 3 (4,5) µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,5 (1) µm dick, hellbraun.

Innerer Teil 150 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-350 µm, 5-12 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1(1,5), an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen verzweigt, 6-10 µm im Durchmesser, Wände 0,7-2(2,5) µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen den Septen 5-30 µm, Septen 0,5-2 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Cystiden) 30-40 µm dick, an der Spitze 25-35 µm, deutlich geschichtet, äußere Schicht locker arrangiert, Zellen tangential 2-25 µm, radial 2-3(5) µm, innere Schicht dicht, Zellen tangential 3-25 µm, radial 2-5(8) µm; Wände 0,3 µm dick. Reste von Kalyptrazellen häufig, 1-4 x 5-20 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 9-17 µm, schräg-radial 20-40 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden amorph bis farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B

PCR-Produkt: 940 Bp

Alu I: 670 Bp, 220 Bp, 130 Bp, 90 Bp

EcoR I: 510 Bp, 355 Bp

Hinf I: 2 x 370 Bp, 120 Bp

Taq I: 270 Bp, 210 Bp, 195 Bp, 110 Bp, 65 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Starnberg, Gmd. Leutstetten, Einbettl, Sonnenberg, Buchenwald, 48°01'30''N, 11°23'00''O, ca. 600 m ü. N.N. 23.07.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 929 und Mykorrhiza MLB 929 (in M).

Mykorrhiza in saurem Humus zwischen Moos an Stammbasis von *Fagus sylvatica*, über lehmigem Boden.

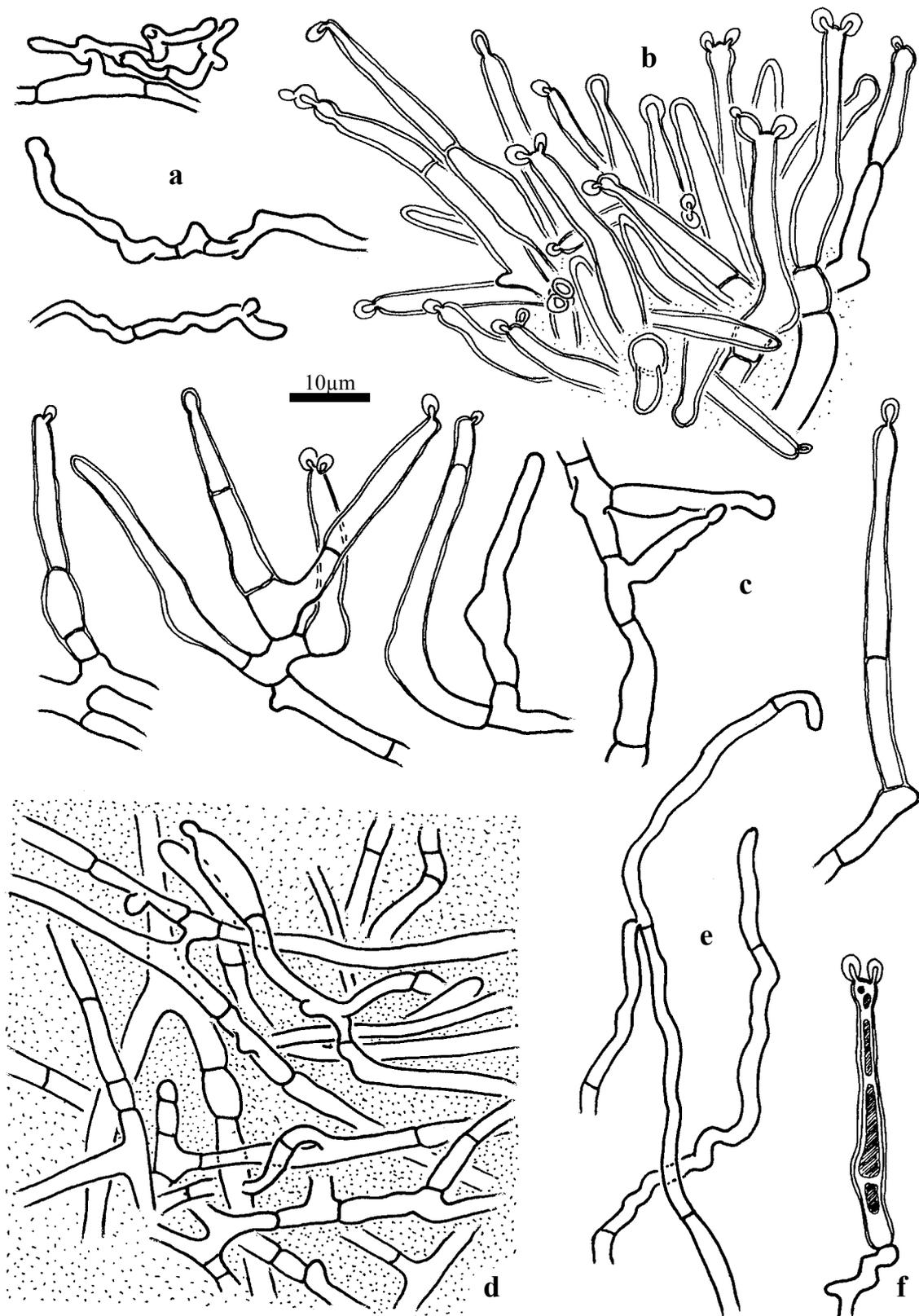


Abb. 21 *Russula densifolia* + *Fagus*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Verzweigtes Hyphe-
nenden zwischen den Cystiden – **b.** Engstehende Gloeocystiden auf dem Man-
tel. – **c.** Gloeocystiden des Mantels. – **d.** Äußere Mantelschicht. - **e.** Abzie-
hende Hyphen. - **f.** Gloeocystide mit dunkelbraunem Inhalt nach Reaktion mit
Sulfovanillin.

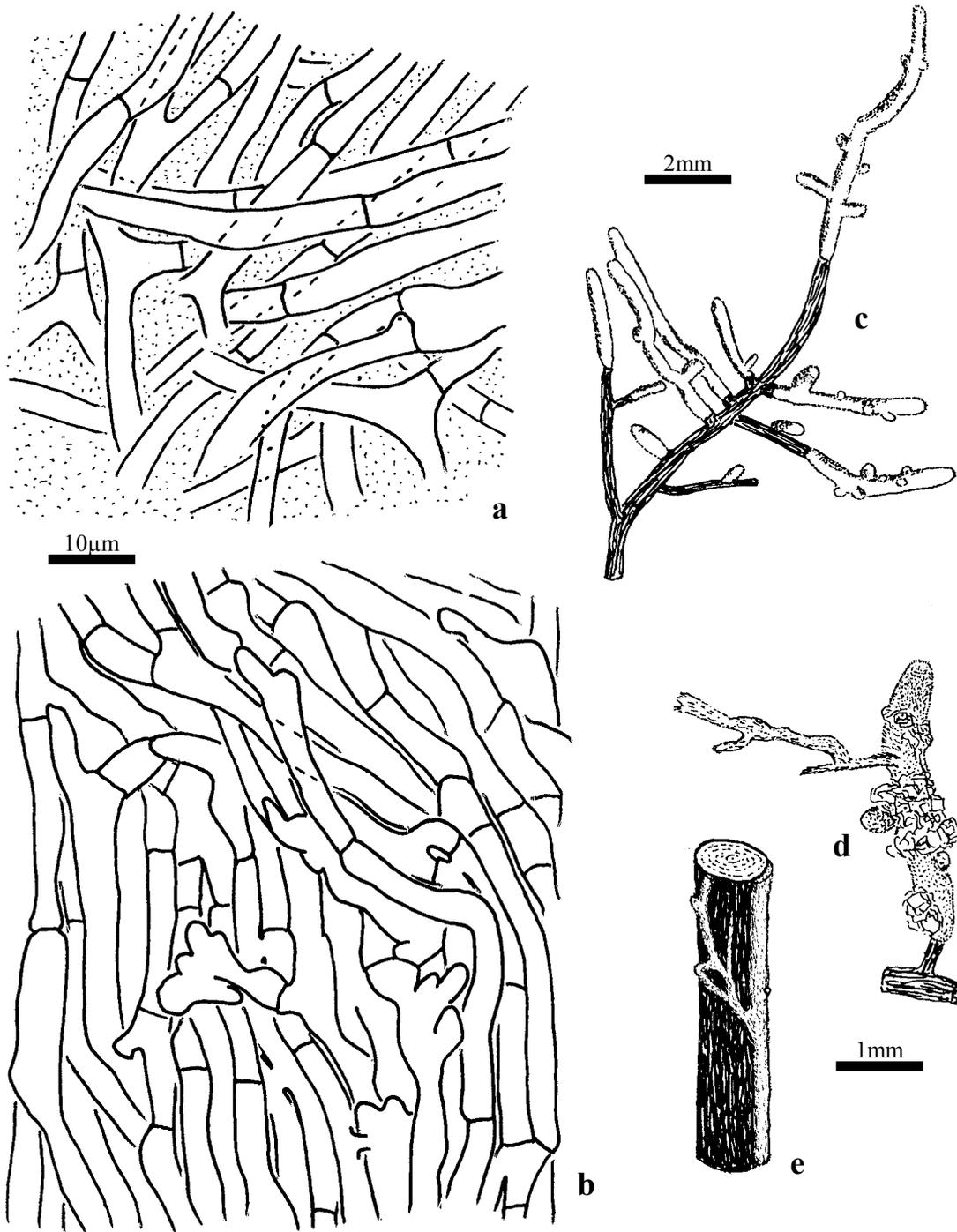


Abb. 22 *Russula densifolia* + *Fagus* a-b: Mantel in Flächenansicht. a. Mittlere Mantelschicht. – b. Mantelinnenseite. – c. Mykorrhizensysteme. – d. Mykorrhiza mit Rhizomorpe. – e. Rhizomorphen an Wurzel.

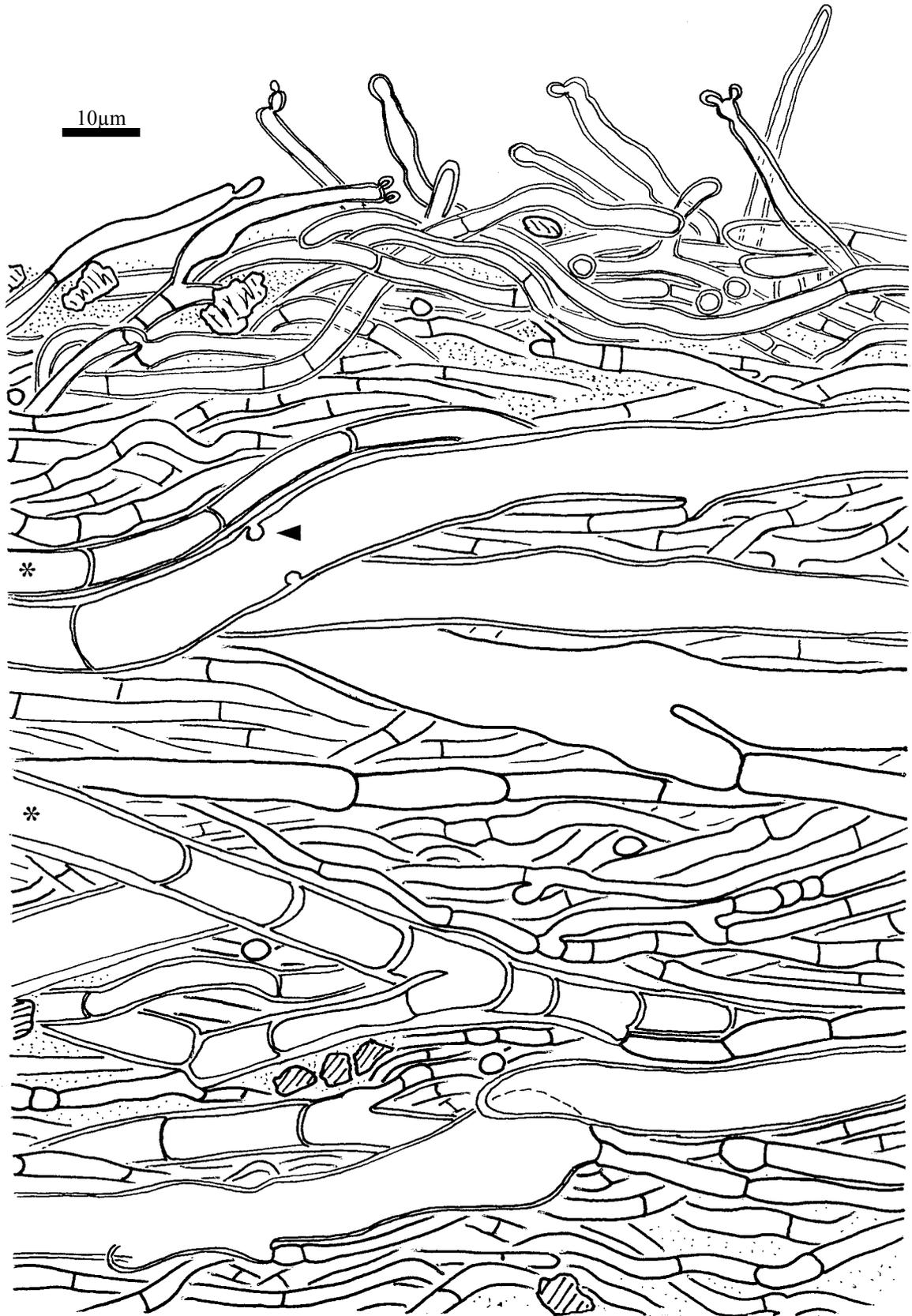


Abb. 23 *Russula densifolia* + *Fagus*: Längsschnitt durch Rhizomorpe. Äußere Schicht mit Cystiden, innerer Teil mit leiterartigen Hyphen (*), Gefäßhyphen mit aufgelöstem Septum (Pfeil).

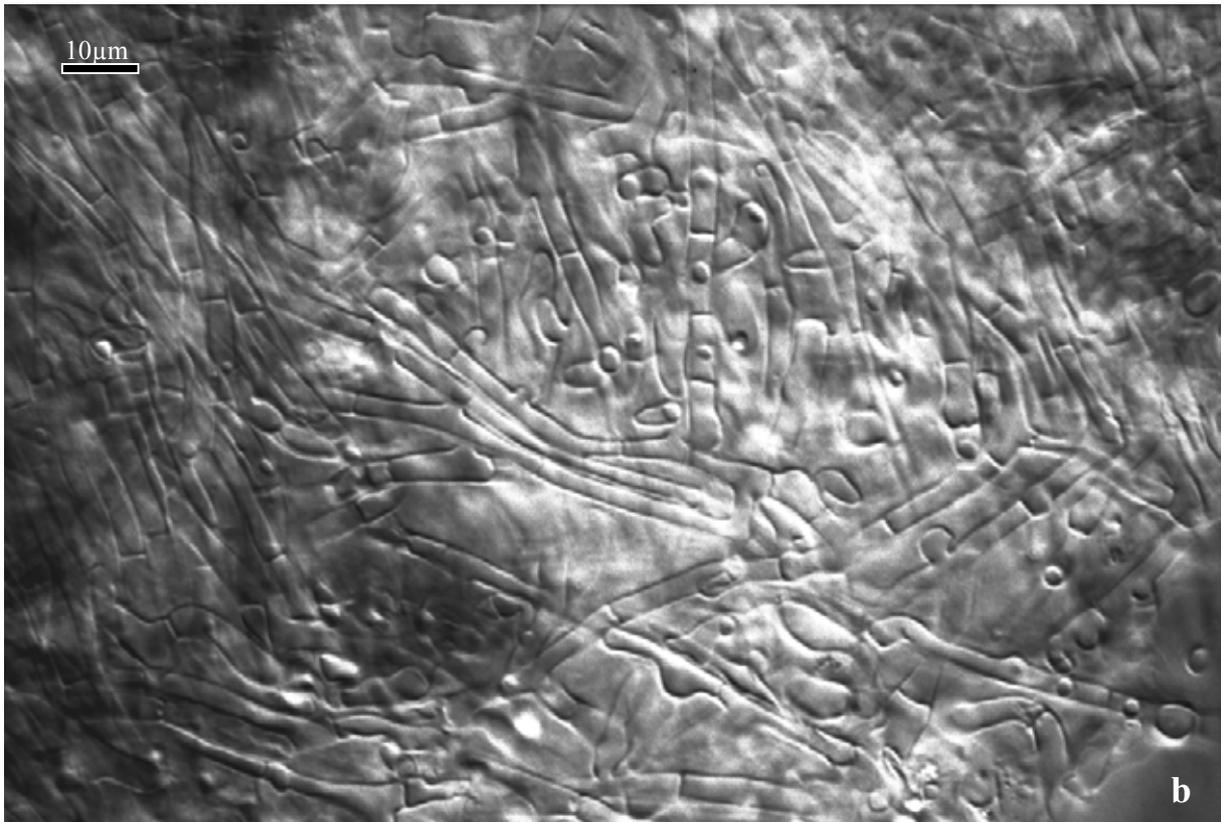
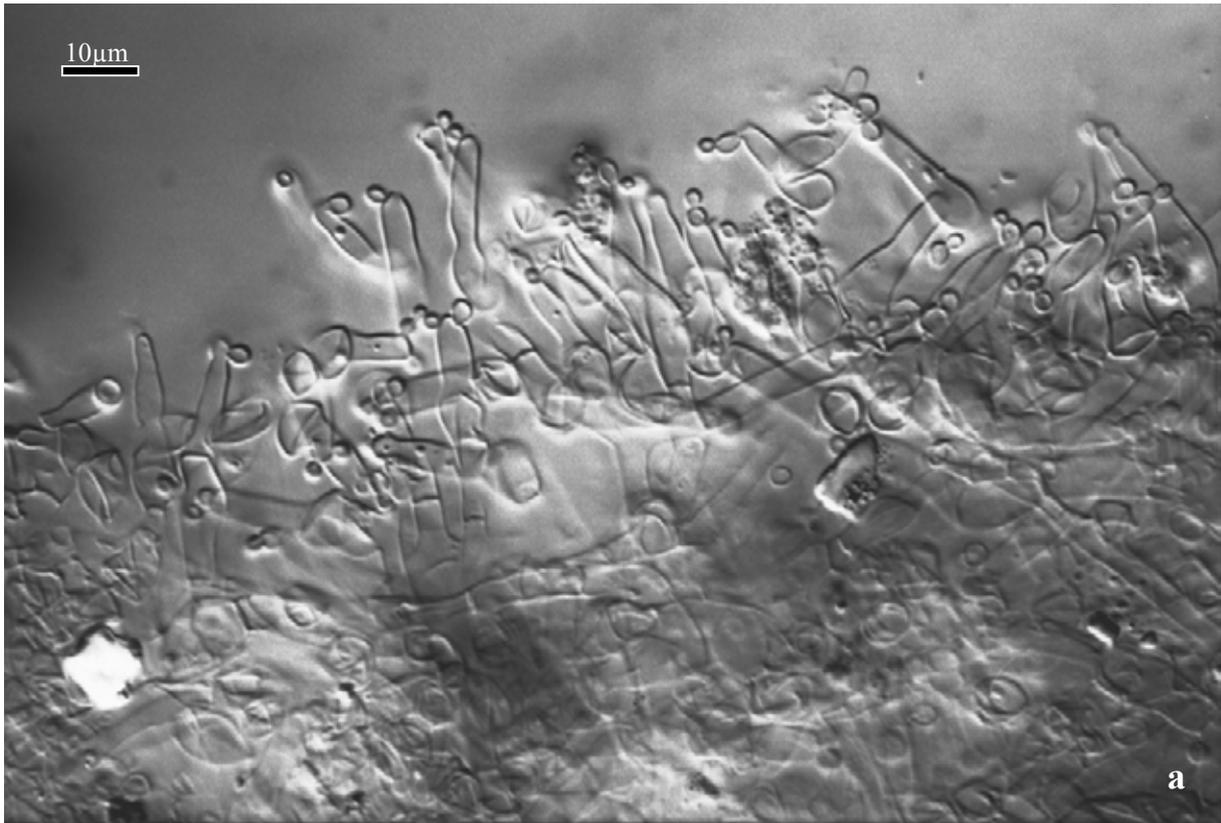


Abb. 24 *Russula densifolia* + *Fagus*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Knöpfchen tragende Gloecystiden auf der Manteloberfläche. – **b.** Äußere Mantelschicht.

6. *Russula densifolia* Secr. ex Gill. (Sekt. *Compactae*)

+ *Picea abies* (L.) H. Karst.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Gloeocystiden dünnwandig, leicht kopfig, meistens mit 1-2 seitlich von der Spitze stehenden Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 25a)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 21 mm lang, Hauptachse 0,4-0,6 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 3,5 mm lang, 0,4-0,5 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Luft einschüsse, viele Bodenpartikel tragend. Rhizomorphen nicht gefunden

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 25b, Abb. 26)

Mantelcystiden: Nur **Gloeocystiden**, diese dicht stehend, zylindrisch bis leicht flaschenförmig 15-25 (30) μm lang, basal 3-6 μm im Durchmesser, apikal nicht oder wenig bis deutlich kopfig erweitert (2-4 μm), selten mit einem Septum, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3 (0,5) μm dick; oft seitlich von der Spitze 1-2 Knöpfchen, selten zwei in einer Reihe, Knöpfchen oval, 2-3 x 1-2 μm , Wände 0,3 (0,5) μm dick.

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** zwischen den Cystiden nicht beobachtet.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-40 x 2-4 μm , Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 μm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz dichter, Zellen im Durchschnitt breiter (3-6 μm , nahe der Mantelinnenseite bis 7 μm).

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen oft parallel, 5-50 x 2-6 μm , mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen (Abb. 26d) selten, 2-3 μm im Durchmesser, mit kurzen, seitlichen Auswüchsen, Wände 0,3 μm , Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Cystiden) (15)25-35 μm dick, an der Spitze ca. 30 μm , deutlich mit zwei Schichten, äußere Schicht locker arrangiert, Zellen tangential 2-20 μm , radial 2-3 μm , innere Schicht dicht, Zellen tangential 1,5-30 μm , radial 1,5-2,5 μm ; Wände 0,3 μm dick. Reste von Kalyptrazellen als wellige Linien nahe den Tanninzellen. Tanninzellen in 1-2 Reihen, parallel zur Oberfläche der Wurzel abgeflacht tangential 20-70 μm , radial 7-13 μm . Rindenzellen vom Hartigschen Netz umgeben, rechteckig, parallel zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, tangential 40-90 μm , radial 15-35 μm ; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz die Endodermis erreichend, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rund, 2-4 μm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 2-4 μm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden amorph bis farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B

PCR-Produkt: 940 Bp

Alu I: 670 Bp, 220 Bp

EcoR I: 510 Bp, 355 Bp

Hinf I: 2 x 370 Bp, 120 Bp

Taq I: 270 Bp, 210 Bp, 195 Bp, 110 Bp

Untersuchtes Material

Slowenien, südlich von Ljubljana, unter Fichte, 24.09.1995, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 141 und Mykorrhiza MLB 141 (in M).

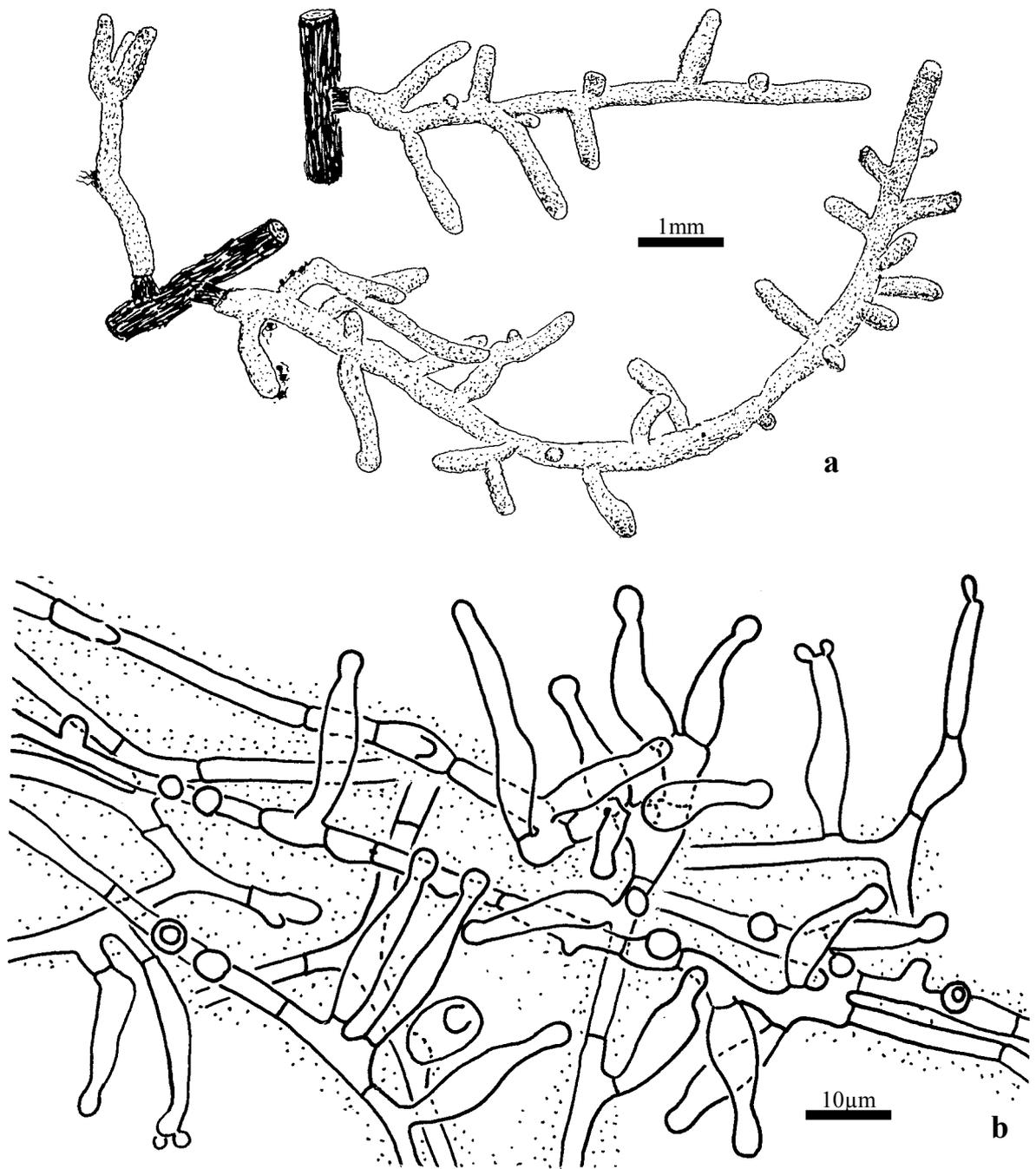


Abb. 25 *Russula densifolia* + *Picea*: **a.** Mykorrhizensysteme. – **b.** Mantelaußenseite in Flächenansicht mit Gloeocystiden.

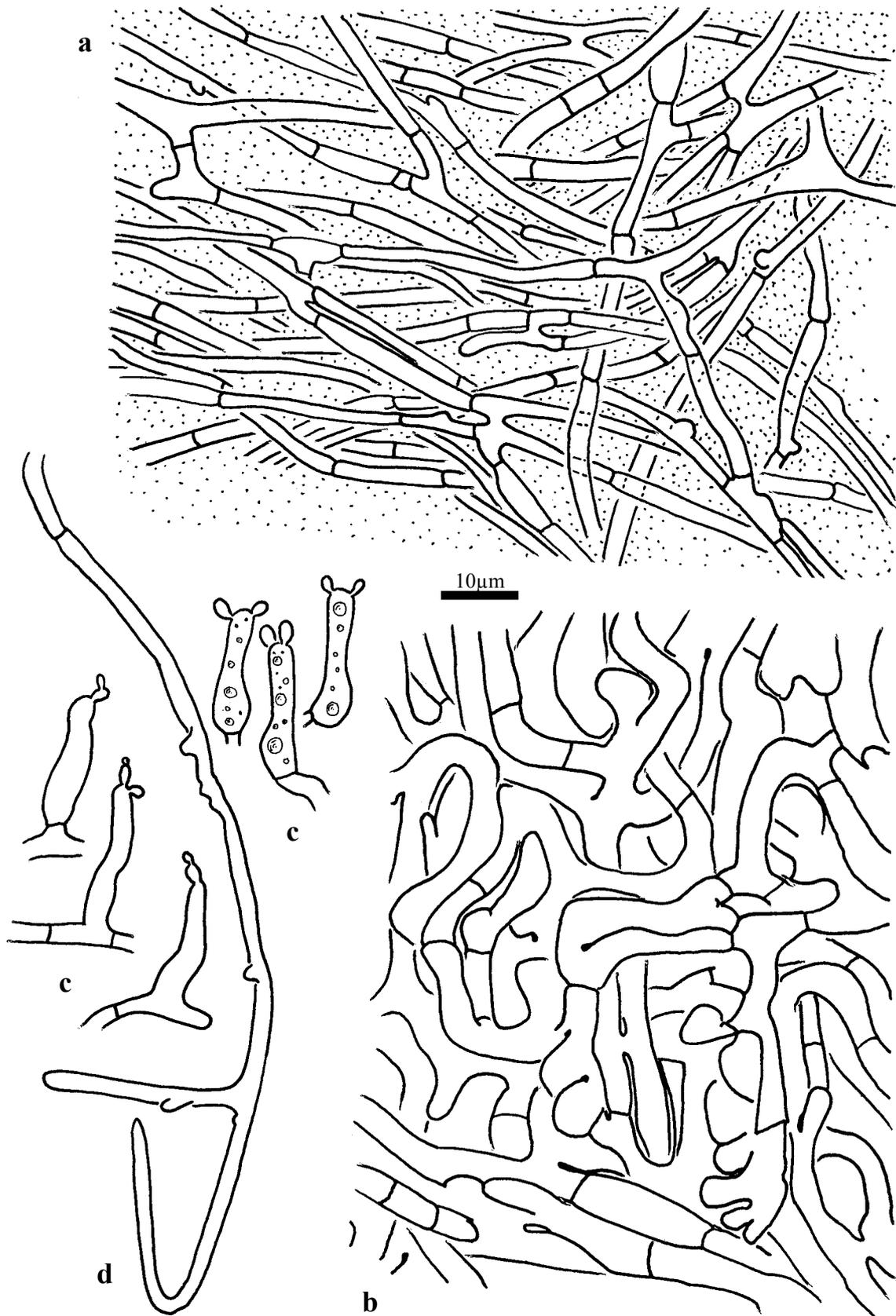


Abb. 26 *Russula densifolia* + *Picea*, Mantel in Flächenansicht: a. Mittlere Mantelschicht. – b. Mantelinnenseite. – c. Gloeocystiden. – d. Abziehende Hyphe.

4.1.2.3 Sektion *Lactarioides* (Bat.) Konr. & Joss. 1934

(= *Plorantes* Bat. ex Singer 1982)

7. *Russula delica* Fr. (Sekt. *Lactarioides*)

+ *Tilia* sp.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Äußere Mantelschichten plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, mittlere Mantelschicht am proximalen Teil der Mykorrhiza pseudoparenchymatisch mit unregelmäßig bis angulär geformten, dickwandigen Zellen. Gloeocystiden dickwandig, flaschenförmig, meistens mit 1-2 apikal stehenden Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeocystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 27a-b)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 10 mm lang.

Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 3 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, viele Bodenpartikel tragend.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomosierend, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,4 mm breit, daneben dünne, direkt dem Mantel der Mykorrhiza entspringende Rhizomorphen, meistens über nur wenige Hyphen mit der Mykorrhiza-Basis verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 27c-f, Abb. 28)

Mantelcystiden: Nur **Gloeocystiden**, diese dicht stehend, deutlich flaschenförmig 17-40 µm lang, basal 5-7 µm im Durchmesser, mit abgesetztem Hals, dieser 2-4 µm im Durchmesser und nicht kopfig erweitert, selten mit einem Septum, Wände hyalin, farblos bis gelblich, (0,5)1-1,5 µm dick; ohne oder mit 1-2 zentral apikal sitzenden Knöpfchen, selten zwei in einer Reihe, Knöpfchen subglobos bis oval, 1,5-3 x 1-2 µm, Wände bis 1 µm dick.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 15-50 x 2-5 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 (0,5) µm dick.

Mittlere Mantelschicht nahe der Außenschicht dieser ähnlich, Hyphennetz dichter, nahe der Innenseite pseudoparenchymatisch mit irregulär geformte, ineinander greifende Zellen bis fast anguläre Zellen, Zellen 5-30 x 2-10 µm, Wände 0,5-2(5) µm dick.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen 5-25 x 2-6 µm, palmettiartigen Strukturen häufig.

Mantel der Spitze keine Unterschiede in den äußeren und inneren Mantelschichten zeigend, mittlere Schicht dicht plektenchymatisch bis pseudoparenchymatisch aus irregulär geformte, ineinander greifende Zellen, diese 3-15(20) x 2,5-6 µm, Wände 0,3-0,5 µm dick.

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** zwischen den Cystiden nicht gefunden.

Abziehende Hyphen selten, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Einmal eine einfache **dünne Rhizomorphe** (Abb. 28a) gefunden, diese 5-9 µm dick, aus wenigen Hyphen (2-3 µm im Durchmesser), umwunden von dünneren Hyphenenden (1-1.5 µm im Durchmesser), Wände gelb, 0,3 µm dick.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 29)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd aber schlanker oder ähnlich einfachen Hyphenenden, 20-60(80) x 1,5-5 µm (an der Basis).

Äußere Schicht ca. 20 µm dick, mit aus geprägter gelatinöser Matrix zwischen den Hyphen, dazwischen abgestorbene Teile der Wurzelrinde und Bodenpartikeln, Hyphen 2,5-4,5 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm dick, hellgelb.

Innerer Teil 150 µm mächtig, mit stark ausgeprägter gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-7 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-350 µm, 10-20 µm im Durchmesser, Wände (0,5)1-2 µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen verzweigt, 6-17 µm im Durchmesser, Wände 0,7-2,5 µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-35 µm, Septen 0,5-2 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Cystiden) 20-35 µm dick, an der Spitze 20-25 µm, deutlich zwei Schichten, äußere Schicht locker arrangiert, Zellen tangential 3-25 µm, radial 2-6 µm, innere Schicht dicht, Zellen tangential 2-15 µm, radial 1,5-5 µm; An der Spitze Zellen tangential 2-7 µm, radial 1-2,5 µm; Wände 0,3 µm dick. Reste von Kalyptrazellen ca. 15 x 2 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 10-25 µm, schräg-radial 30-50 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal oder epidermal, teilweise die nächste Reihe von Rindenzellen erreichend, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden amorph, in großen Tropfen oder farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau. FeSO₄: - . Guaiac: - . KOH: - . Melzers Reagenz: - .

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B

PCR-Produkt: 940 Bp

Alu I: 530 Bp, 370 Bp

EcoR I: 540 Bp, 360 Bp

Hinf I: 400 Bp, 270 Bp

Taq I: 230 Bp, 210 Bp, 190 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Nymphenburg, Nördliche Auffahrtsallee, unter *Tilia*-Hybride., 48°09'30''N, 11°29'40''O, ca. 515 m ü. N.N. 29.06.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 900 und Mykorrhiza MLB 900 (in M).

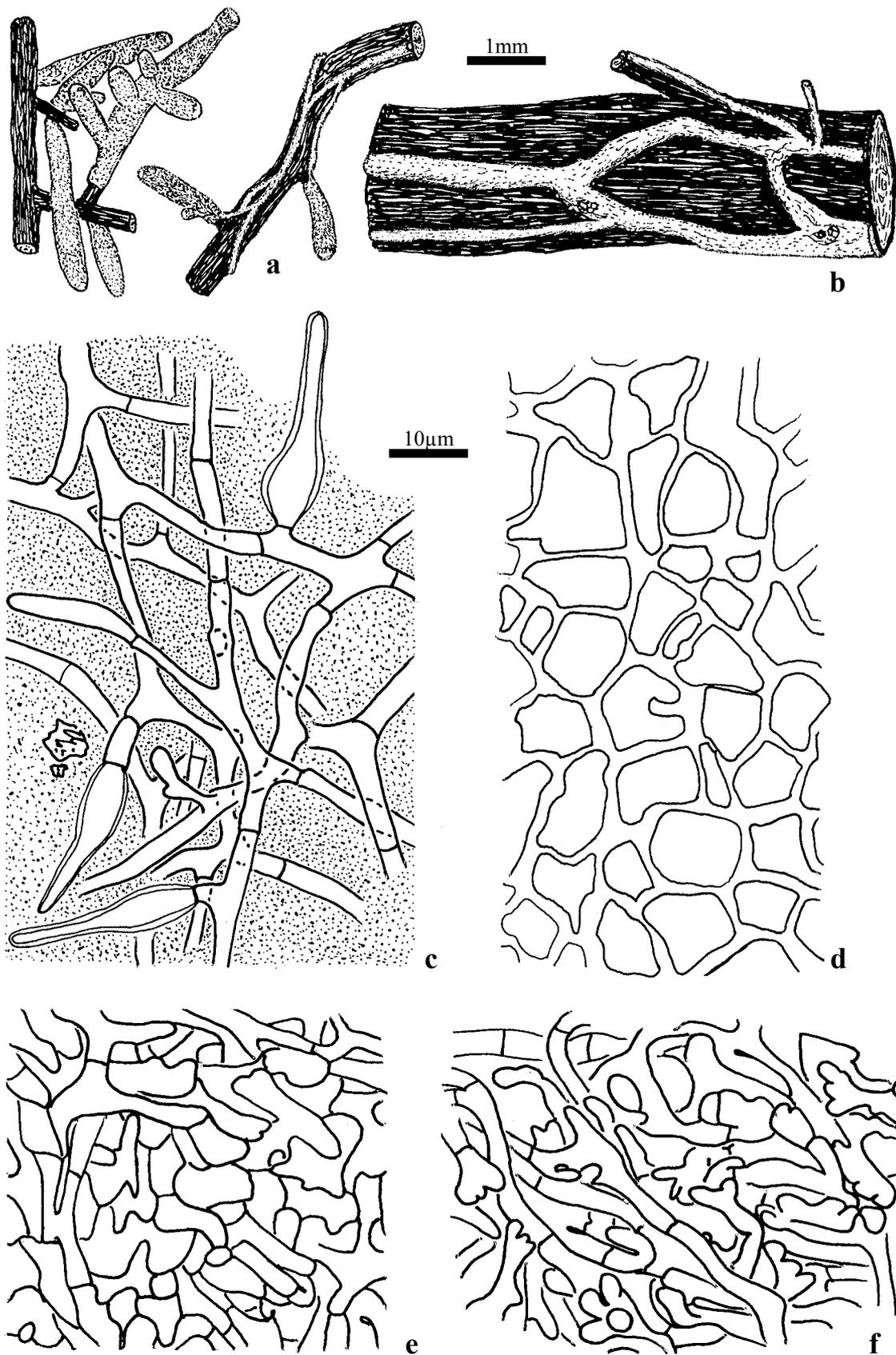


Abb. 27 *Russula delica*: a. Habitus der Mykorrhizen mit Rhizomorphen. – b. Rhizomorphen. – c-f Mantel in Flächenansicht: c. Äußere Mantelschicht. – d. Mittlere Mantelschicht aus dem proximalen Bereich. – e. Mittlere Mantelschicht von der Spitze. – f. Mantelinnenseite.

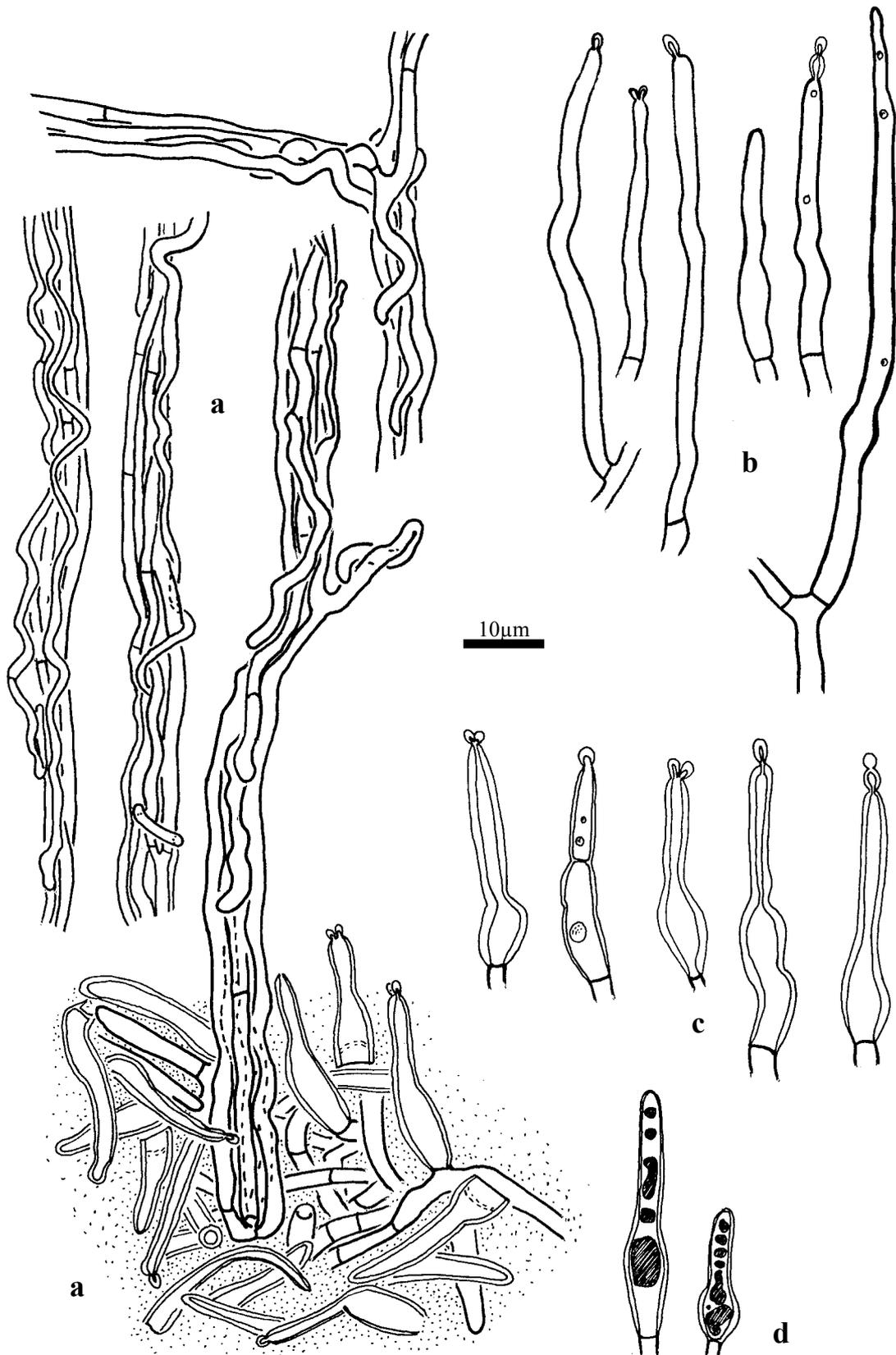


Abb. 28

Russula delica: a. Dünne Rhizomorphen in Verbindung mit dem äußeren Mantel. – b. Gloeocystiden der Rhizomorphen. – c. Gloeocystiden des Mantels. – d. Gloeocystiden mit dunkelbraunem Inhalt nach Reaktion mit Sulfovanillin.

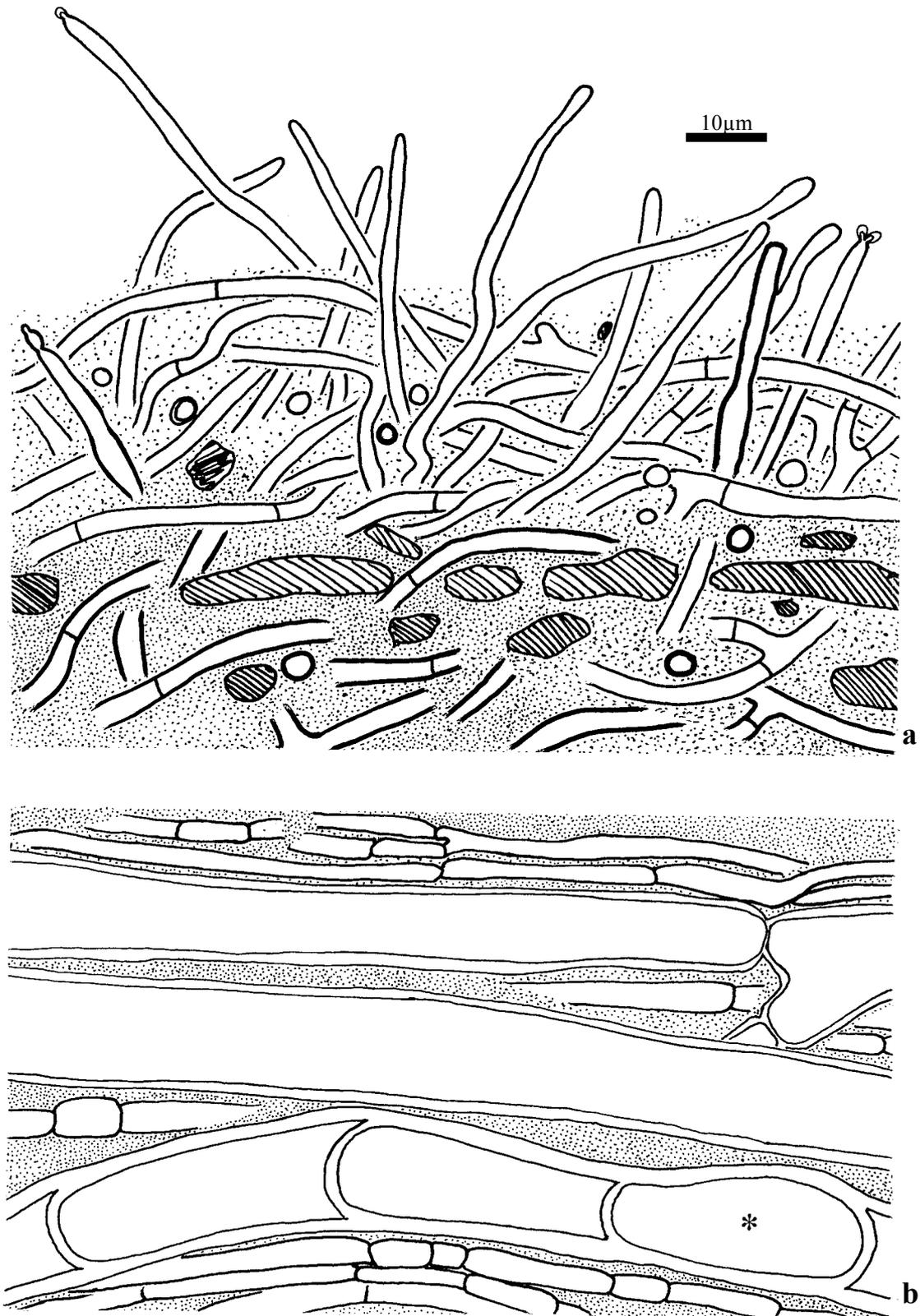


Abb. 29 *Russula delica*, Rhizomorpe im Längsschnitt: **a.** Äußerer Schicht mit eingeschlossenen Boden- und Wurzelfragmenten. – **b.** Innerer Teil mit Gefäß- und leiterartigen Hyphen (*).

8. *Russula chloroides* Krbh. (Sekt. *Lactarioides*)

+ *Picea abies* (L.) H. Karst.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Äußere Mantelschichten plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, mittlere Mantelschicht am proximalen Teil der Mykorrhiza pseudoparenchymatisch mit unregelmäßig bis angular geformten, dickwandigen Zellen. Gloeocystiden dickwandig, flaschenförmig, meistens mit 1-2 apikal stehenden Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeocystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 31c)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 8,5 mm lang.

Hauptachse 0,45-0,7 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 3 mm lang, 0,4-0,6 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Luft einschüsse, teilweise dicht mit Bodenpartikeln bedeckt.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,3 mm breit, nicht direkt dem Mantel der Mykorrhiza entspringend, über die Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 30, Abb. 31a-b)

Mantelcystiden: Nur **Gloeocystiden**, diese dicht stehend, fusoid bis flaschenförmig 30-70 µm lang, basal 6-12 µm im Durchmesser, Hals 3-5 µm im Durchmesser und nicht kopfig erweitert, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 1-2,5 µm dick; ohne oder mit 1-2 zentral apikal sitzenden Knöpfchen, selten zwei in einer Reihe, Knöpfchen subglobos bis oval, 1,5-2,5 x 1-2 µm, Wände bis 1 µm dick.

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** zwischen den Cystiden nicht gefunden.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 10-40 x 3-7 µm, Zellwände gelblich, 0,3-1 µm dick.

Mittlere Mantelschicht nahe der Außenschicht dieser ähnlich, Hyphennetz dichter, nahe der Innenseite pseudoparenchymatisch mit irregulär geformte, ineinander greifende Zellen, Zellen 5-30 x 2-12 µm, Wände 0,3-1,5 µm dick.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen 5-30 x 2-5 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede in den äußeren und inneren Mantelschichten zeigend, mittlere Schicht dicht plektenchymatisch bis pseudoparenchymatisch aus irregulär geformte, ineinander greifende Zellen, diese 3-15(20) x 2,5-6 µm, Wände ca. 0,3 µm dick.

Abziehende Hyphen selten, 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,7 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt

Unterteilt in eine äußere, Cystiden tragende Schicht und einen inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd aber schlanker oder ähnlich einfachen Hyphenenden, 30-60 x 2-5 µm (an der Basis).

Äußere Schicht bis 50 µm dick, mit aus geprägter gelatinöser Matrix mit Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, Hyphen 2,5-4,5 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm dick, hellgelb.

Innerer Teil 150 µm mächtig, mit stark ausgeprägter gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-7 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-350 µm, 10-20 µm im Durchmesser, Wände (0,5)1-2 µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen verzweigt, 6-17 µm im Durchmesser, Wände 0,7-2,5 µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-40 µm, Septen 0,5-2 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden amorph, in großen Tropfen oder farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 700 Bp

Alu I: 460 Bp, 155 Bp, 80 Bp

EcoR I: 400 Bp, 300 Bp

Hinf I: 370 Bp, 220 Bp, 95 Bp

Taq I: 260 Bp, 100 Bp, 90 Bp, 80 Bp, 70 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Schwaben, Lkr. Oberallgäu, Gmd. Obersdorf, Faistenoy, Fellhorn, Kanzelwand, Bergfichtenwald, 47°20'50''N, 10°14'30''O, ca. 1380 m ü. N.N. 02.09.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 961 und Mykorrhiza MLB 961 (in M).

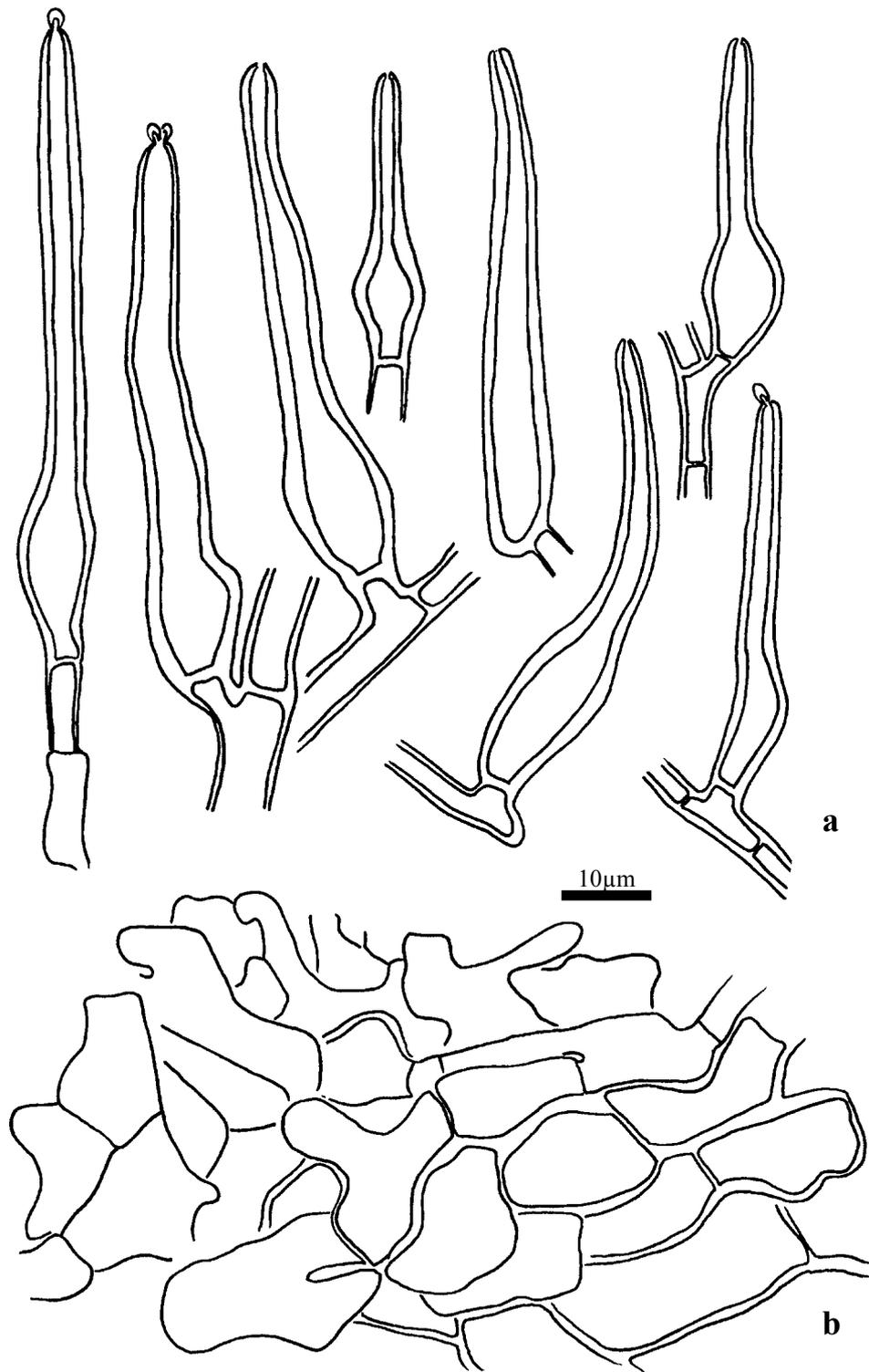


Abb. 30

Russula chloroides **a.** Gloeocystiden des Mantels. – **b.** Mittlere Mantelschicht in Flächenansicht.

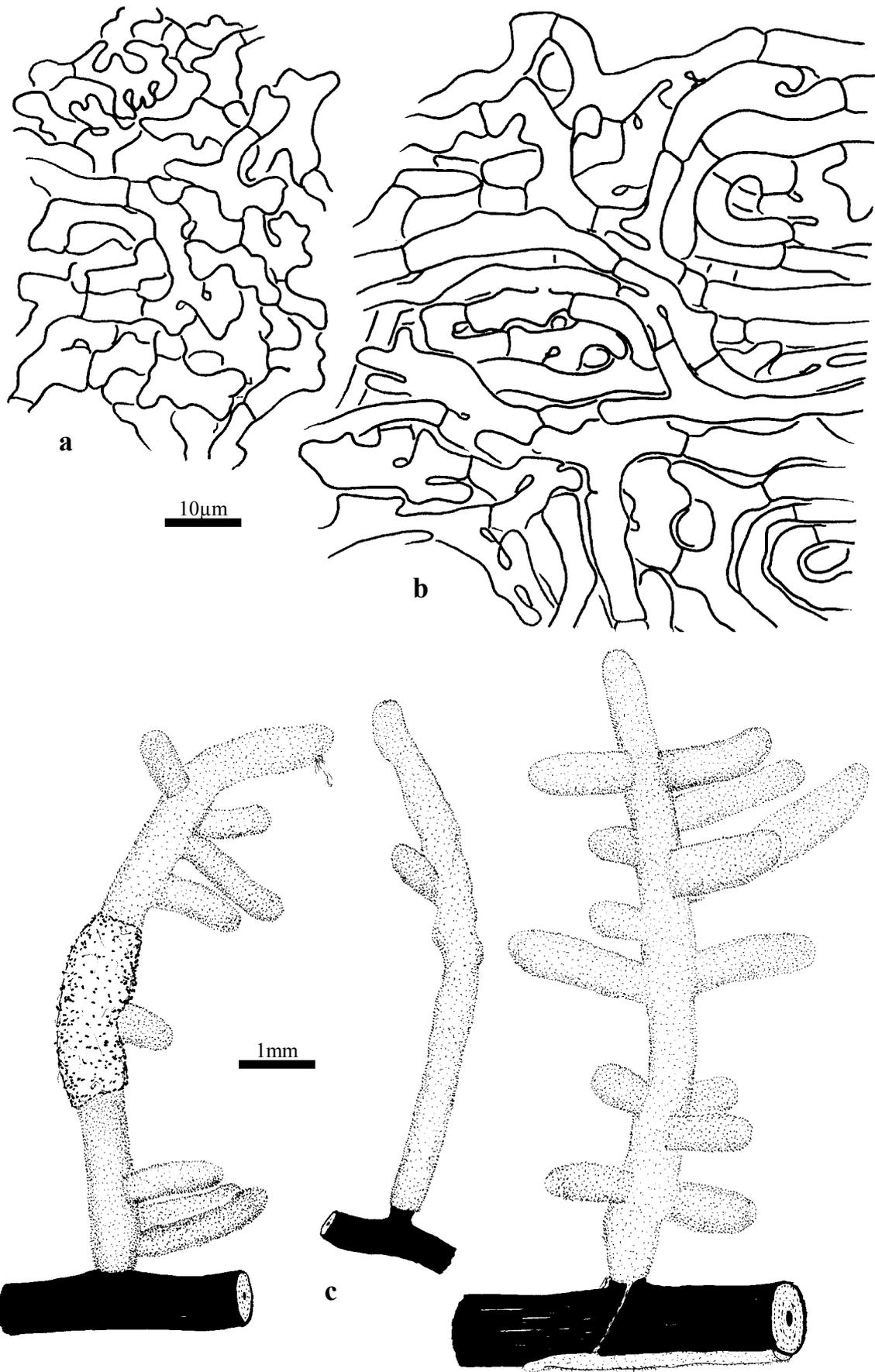


Abb. 31 *Russula chloroides* a-b Mantel in Flächenansicht: a. Mittlere Mantelschicht an der Mykorrhizenspitze. – b. Mantelinnenseite. – c. Habitus der Mykorrhizen mit Rhizomorphen.

4.1.2.4 Sektion „Fuegianae“

9. *Russula fuegiana* Singer (Sekt. „Fuegianae“)

+ *Nothofagus pumilio* (Poepp.& Endl.) Krasser

Kurzbeschreibung

„Mykorrhiza meistens in kleinen Gruppen, hauptsächlich in der Laubstreu, monopodial, mit relativ dichter, pinnater bis pyramidaler Verzweigung, Oberfläche samtig oder körnig-rau bis kurzstachelig, fast ohne abziehendes Myzel, ocker bis hellbraun, mit silbrigweißen Luftschnäusen; Mantel durchgehend plektenchymatisch, Hyphen ohne Schnallen, Manteloberfläche mit weitmaschigem Hyphennetz, von dem zahlreiche Cystiden abgehen, diese meistens leicht konisch zulaufend, seltener flaschenförmig, mit uni- bis biserialen Köpfchen bzw. apikalen Einschnürungen; Cystiden und äußere Mantelhyphen oft mit latexartigem Inhalt, äußere und Mittlere Mantelschicht mit gelatinöser Matrix, aneinandergrenzende Hyphenglieder oft mit fuß- bis trompetenartig verbreiterten Enden; Rhizomorphen selten, dünn und unauffällig, abziehende Hyphen nicht beobachtet.“ (PALFNER 2001).

Ergänzende Beschreibung

Morphologische Merkmale der Rhizomorphen

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 15 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,3 mm breit, über wenige Hyphen mit der Mykorrhiza-Basis. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 32)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Gloeocystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Gloeocystiden fusiform oder ähnlich einfachen Hyphenenden, 20-50 x 3-5 µm, mit gelblichen, 0,3-0,5 µm dicken Wänden, apikale Knöpfchen nicht gefunden, Inhalt (aus FAA) aus Tröpfchen.

Äußere Schicht 20-40 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2,5-3,5 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5(1) µm dick, hellbraun.

Innerer Teil 100 µm mächtig, mit gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, 5-15 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1,5, selten mit hellbraunem Inhalt; leiterartige Hyphen verzweigt, 6-12 µm im Durchmesser, Wände 0,3-1,5 µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-70 µm, Septen 0,3-1 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt, Lumen teilweise mit polyedrischen Kristallen (2-6 µm im Durchmesser).

Untersuchtes Material

Chile, X. Region, Provincia de Osorno, Cordillera de los Andes, Parque Nacional Puyehue, Refugio Antillanca (40° 42' S, 72° 18' W), ca. 1100 m Meereshöhe, Reinbestand von *Nothofagus pumilio* mit *Drimys andina* im Unterwuchs, leg. & det. G. Palfner, 29. 4. 1995, GP2002 (Herbarium G. Palfner in M Zitiert in PALFNER & GODOY 1996a, PALFNER 2001)

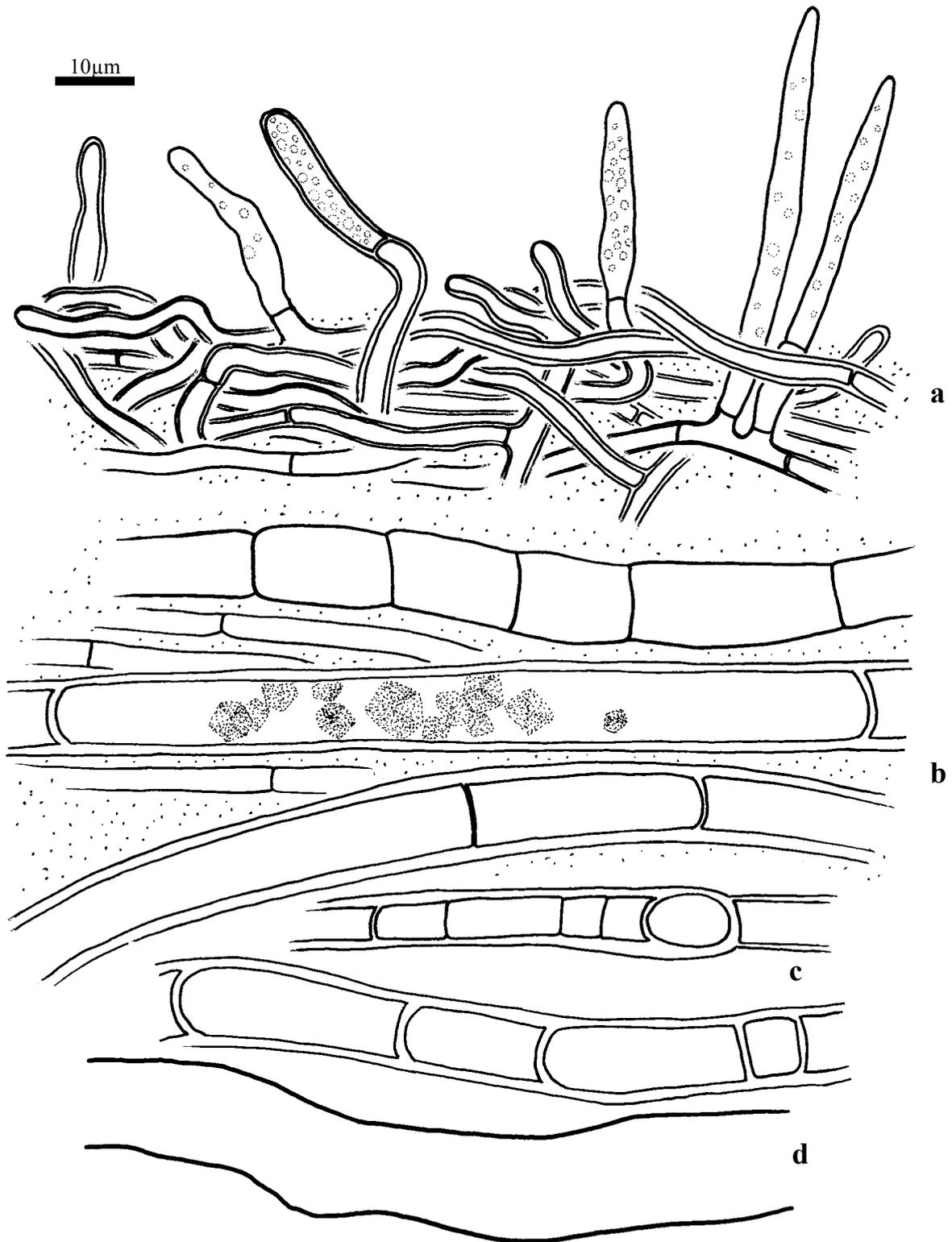


Abb. 32 *Russula fuegiana*, Längsschnitt durch Rhizomorphe: a. Außenschicht mit Gloeocystiden. – b. Innerer Teil mit leiterartigen Hyphen (eine mit Kristallen). – c. Leiterartige Hyphen - d. Gefäßhyphe.

4.1.3 Gruppe mit verschiedenartigen Cystidentypen

4.1.3.1 Sektion *Heterophyllae* Fr.

4.1.3.1.1 Subsektion *Heterophyllae* (Fr.) Jul. Schäff.

10. *Russula heterophylla* Fr. (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Heterophyllae*)

+ *Quercus robur* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit kurzstacheliger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Mit Gloeo- und mehrfach verzweigten Nadelcystiden. Gloeocystiden dickwandig, fusiform, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Nadelcystiden dickwandig, einfach bis sternförmig verzweigt. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeocystiden und einfachen Nadelcystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit dicken, gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 33)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 7 mm lang. Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 2 mm lang, 0,2-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Luft einschüsse, teilweise dicht mit Bodenpartikeln bedeckt. Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,4 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 34, Abb. 35)

Mantelcystiden: Zwei Typen von dicht stehenden Cystiden.

Gloeocystiden vereinzelt bis häufig, zylindrisch, fusiform bis flaschenförmig, 12-45 µm lang, 2,5-7,5 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3-1(1,5) µm dick; ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, selten zwei in einer Reihe, dieses globos bis oval, 2,5-4 x 2-3 µm, Wände bis 1,5 µm dick.

Nadelcystiden häufig, einfach, bifurcat, mehrfach oder sternförmig verzweigt mit nadelförmigen Ästen, basaler Teil 5-15 x 2-3,5 µm, Äste (5)20-95 µm lang, bis 3 µm im Durchmesser, an der Verzweigung oft bis 5 µm erweitert, mit oder ohne dünne Sekundärsepten, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 1-1,5 µm dick.

Gewundene **Hyphenenden** nicht gefunden.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-30 x 2-3,5 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen dichter werdend, Zellen 5-40 x 2-5 µm, Wände 0,3 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 10-40 x 2-4 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen selten, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 36)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd, Gloeocystiden zylindrisch bis flaschenförmig oder ähnlich einfachen Hyphenenden, 20-45 x 2-5 µm, Wände 0,3-1 µm dick, ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, Wände bis 1,5 µm dick.

Nadelcystiden einfach, nur selten verzweigt, 50-140 µm lang, 2-3 µm im Durchmesser, teilweise basal bis 5 µm ampullenförmig erweitert, sonst wie bei den entsprechenden Mantelcystiden.

Äußere Schicht ca. 10-40 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2-2,5 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3 µm dick, farblos bis gelblich.

Innerer Teil bis 200 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-250 µm, 5-15 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1(1,5) µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen sehr häufig, verzweigt, 5-20 µm im Durchmesser, Wände 0,7-2,5 µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-30 µm, Septen 0,5-2 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt. Intrahyphale Hyphen 2-4 µm im Durchmesser.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden in großen Tropfen, farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 630 Bp

Alu I: 450 Bp, 100 Bp, 75 Bp

EcoR I: 340 Bp, 290 Bp

Hinf I: 300 Bp, 320 Bp

Taq I: 250 Bp, 190 Bp, 130 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. München, Gmd. Pullach, Großhesseloh, auf Wiese unter Eiche, 48°04'N, 11°32'O, ca. 580 m ü. N.N. 22.06.1999, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1101 und Mykorrhiza MLB 1101 (in M).

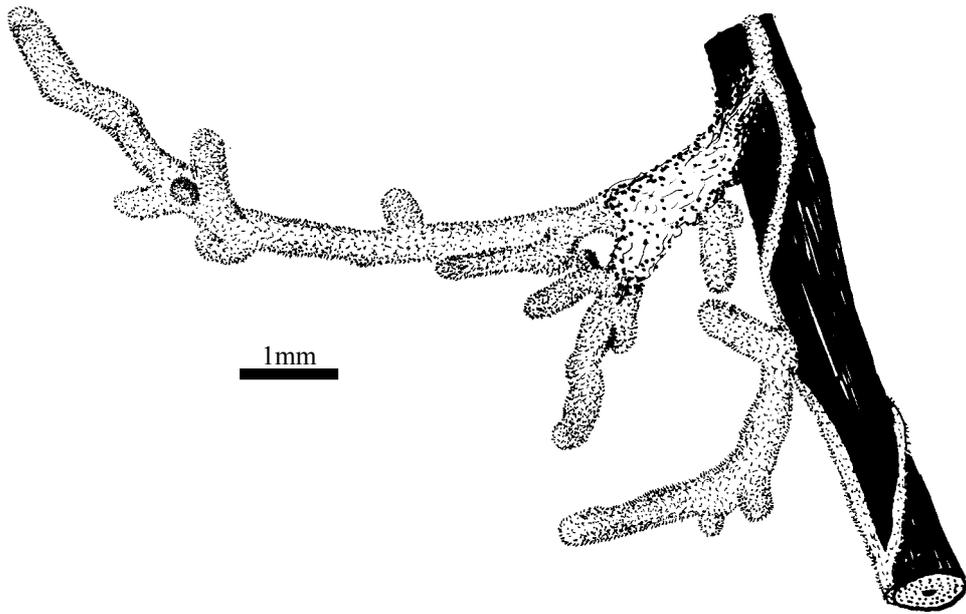


Abb. 33 *Russula heterophylla*, Habitus der Mykorrhizen und Rhizomorphen.

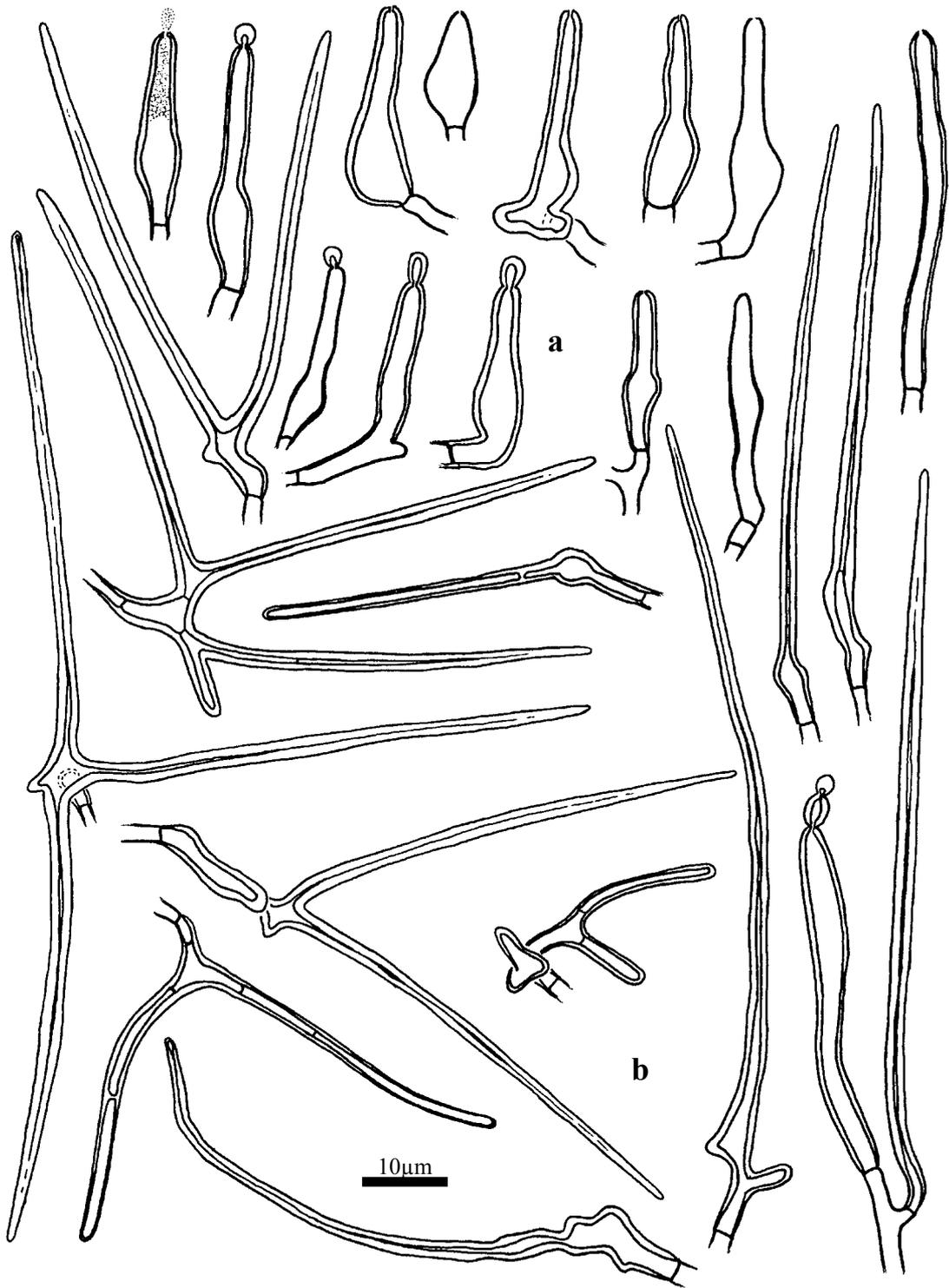


Abb. 34 *Russula heterophylla*, Mantel in Flächenansicht **a.** Gloeocystiden. – **b.** Nadelcystiden.

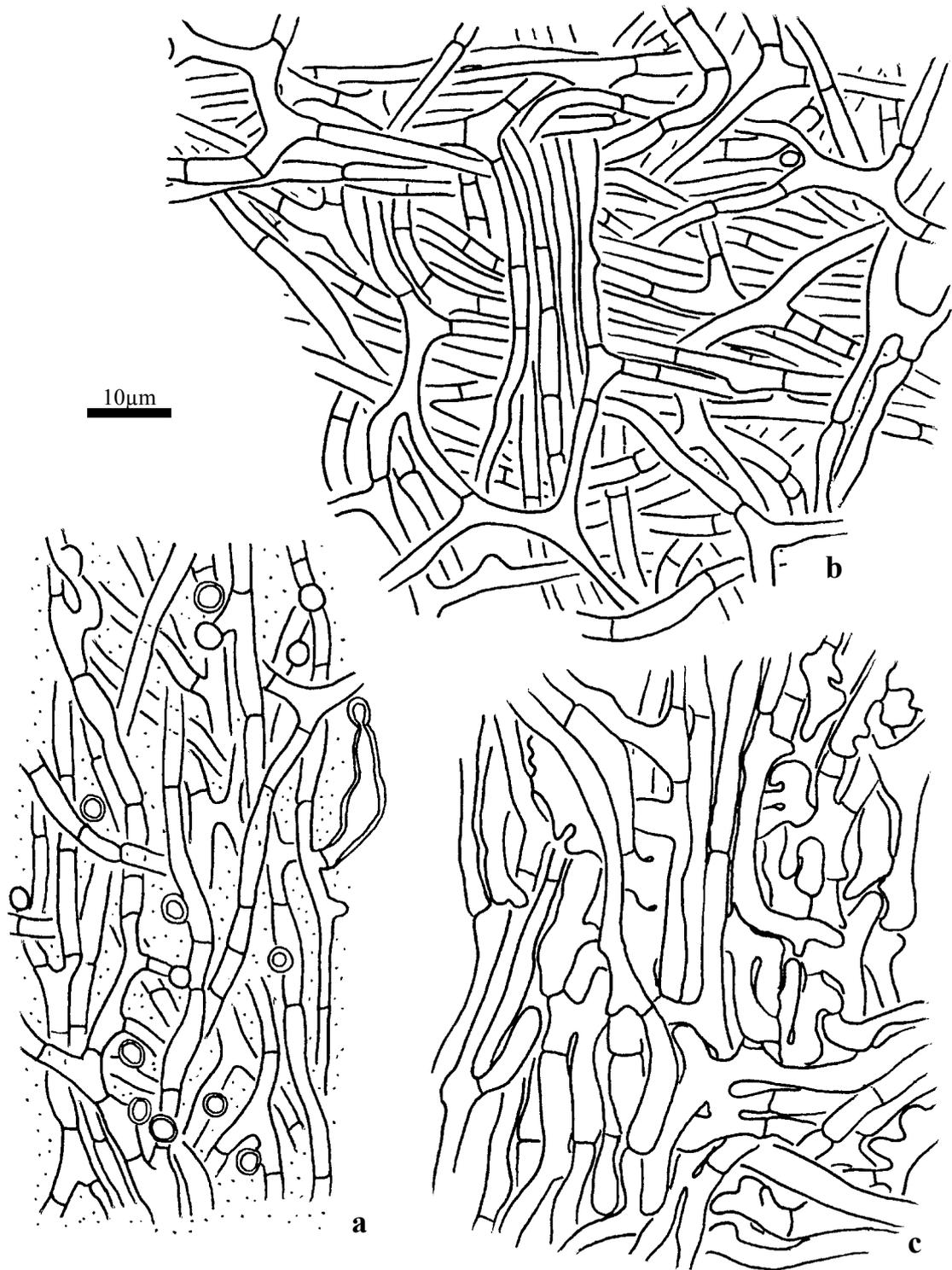


Abb. 35 *Russula heterophylla*, Mantel in Flächenansicht **a.** Mantelaußenseite mit Cystidenbasen. – **b.** Mittlere Mantelschicht. – **c.** Mantelinnenseite.

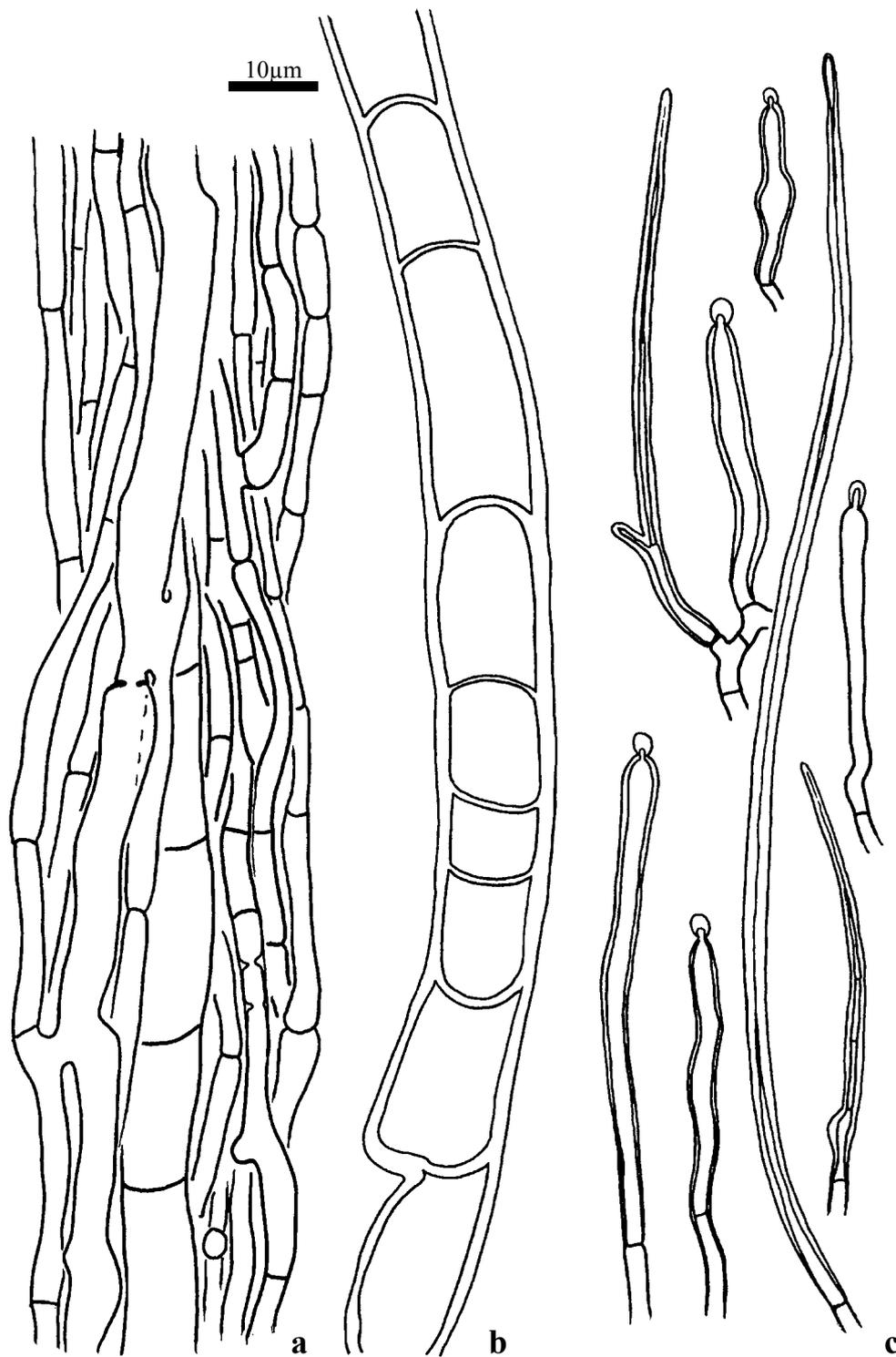


Abb. 36 *Russula heterophylla*, Rhizomorphe im Längsschnitt: **a.** Innerer Teil. – **b.** Leiterartige Hyphe. – **c.** Nadel- und Gloecystiden.

11. *Russula vesca* Fr. (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Heterophyllae*)

+ *Quercus robur* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit kurzstacheliger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Mit Gloeo- und mehrfach verzweigten Cystiden. Gloeocystiden dünnwandig, fusiform, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Nadelcystiden dickwandig, einfach bis sternförmig verzweigt. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeocystiden und einfachen Nadelcystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit dicken, gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 37a, Abb. 42, Abb. 43)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 10 mm lang.

Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 3 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, Bodenpartikel tragend.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,4 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 37b-f, Abb. 38a-b, Abb. 40, Abb. 44, Abb. 219)

Mantelcystiden: Zwei Typen von dicht stehenden Cystiden.

Gloeocystiden vereinzelt bis häufig, zylindrisch, fusiform bis flaschenförmig, 12-25 µm lang, 2,5-6 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos bis gelblich, ca. 0,3 µm dick; ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses globos bis oval, 1,5-2,5 x 1-1,5 µm, Wände bis 0,5 µm dick.

Nadelcystiden häufig, einfach, bifurcat, mehrfach oder sternförmig verzweigt mit nadelförmigen Ästen, basaler Teil 5-15 x 2-3 µm, Äste 25-80 (95) µm lang, bis 3 µm im Durchmesser, an der Verzweigung oft bis 5 µm erweitert, mit oder ohne dünne Sekundärsepten, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 1-1,5 µm dick.

Teilweise gewundene, verzweigte **Hyphenenden** zwischen den Cystiden, 1,5-2,5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm dick.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-40 x 2-3,5 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3(0,5) µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen dichter werdend, Zellen 20-50 x 2-5 µm, Wände 0,3 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 10-40 x 2-4 µm, oft parallel orientiert, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen selten, 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt

(Abb. 38c-d, Abb. 39, Abb. 41)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd, Gloeocystiden zylindrisch bis fusiform oder ähnlich einfachen Hyphenenden, 10-30 x 2-4 µm, ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, Wände bis 0,3(0,5) µm dick.

Nadelcystiden einfach, nur selten verzweigt, bis 90(110) µm lang, 2-3µm im Durchmesser, teilweise basal bis 5 µm ampullenförmig erweitert, sonst wie bei den entsprechenden Mantelcystiden.

Äußere Schicht ca. 10-50 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2-2,5 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3µm dick, farblos bis gelblich.

Innerer Teil bis 200 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 70-300 µm, 5-20 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1(1,5) µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen sehr häufig, verzweigt, 5-20 µm im Durchmesser, Wände 0,7-2,5(4) µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-30 µm, Septen 0,5-2(4,5) µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt, Lumen teilweise mit wenigen, polyedrischen Kristallen. Intrahyphale Hyphen häufig 2-4 µm im Durchmesser.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Cystiden) 10-20 µm dick, an der Spitze bis 25 µm, undeutlich geschichtet, Zellen tangential 2-25 µm, radial 2-4,5 µm, Hyphen außen lockerer als innen. Reste von Kalyptrazellen ca. 1,5 x 20 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 10-27 µm, schräg-radial 30-50 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden in großen Tropfen, farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau; FeSO₄: - . Guaiac: - KOH: - . Melzers Reagenz: - .

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 690 Bp

Alu I: 480 Bp, 140 Bp

EcoR I: 360 Bp, 310 Bp

Hinf I: 330 Bp, 280 Bp

Taq I: 280 Bp, 190 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Weilheim-Schongau, Gmd. Pähl, Hartschimmel, auf Weide unter Eichen, 47°56'20''N, 11°11'30''O, ca. 700 m ü. N.N. 09.07.1997,

leg. L. Beenken, P. Karasch & Ch. Hahn, det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 444 und Mykorrhiza MLB 444 (in M).

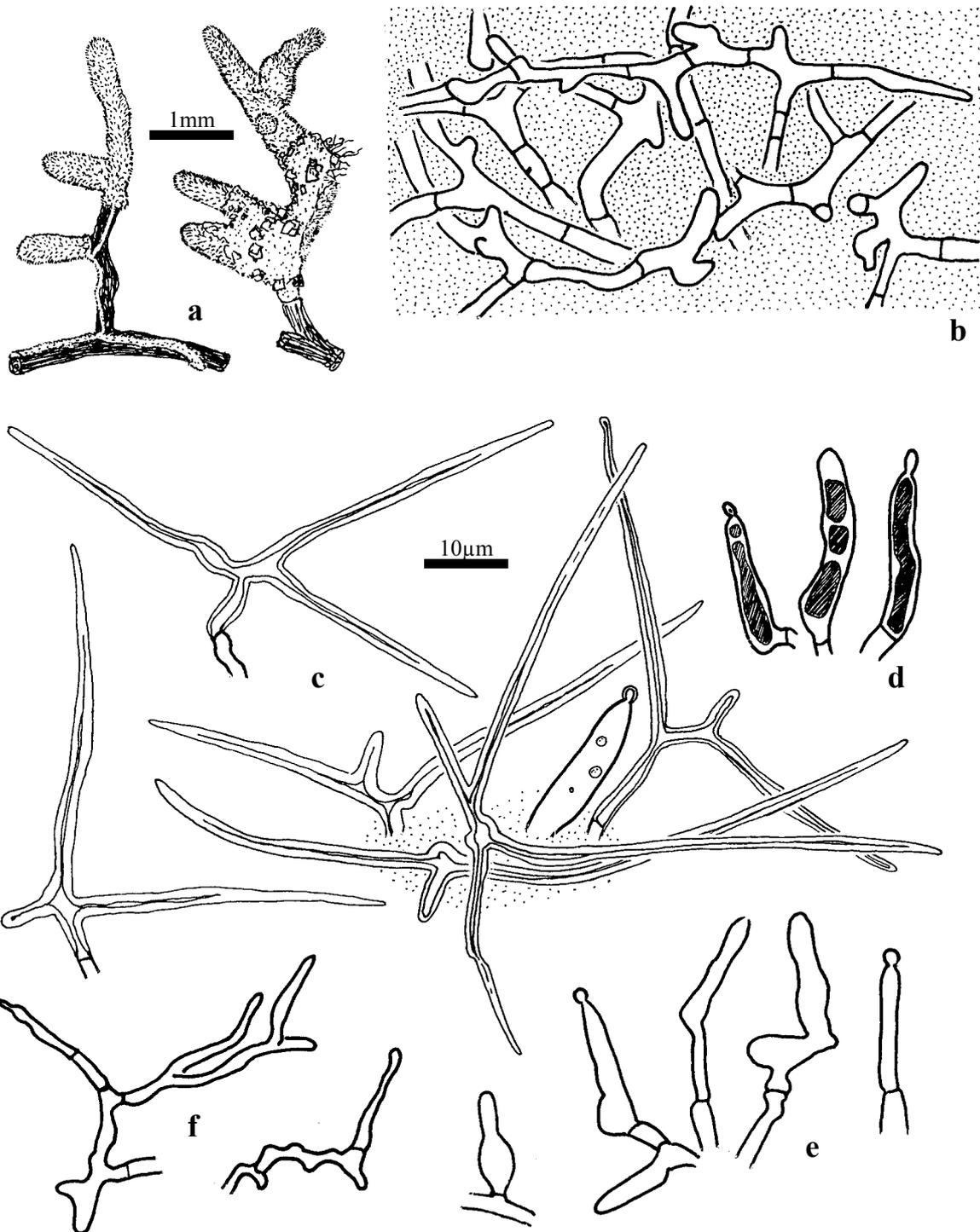


Abb. 37 *Russula vesca*: a. Habitus der Mykorrhizen und Rhizomorphen. – b.-f. Mantel in Flächenansicht b. Äußere Mantelschicht. – c. Nadelcystiden. – d. Gloeocystiden mit dunkelbraunem Inhalt nach Reaktion mit Sulfovanillin. – e. Gloeocystiden. – f. Verzweigte Hyphenenden zwischen den Cystiden.

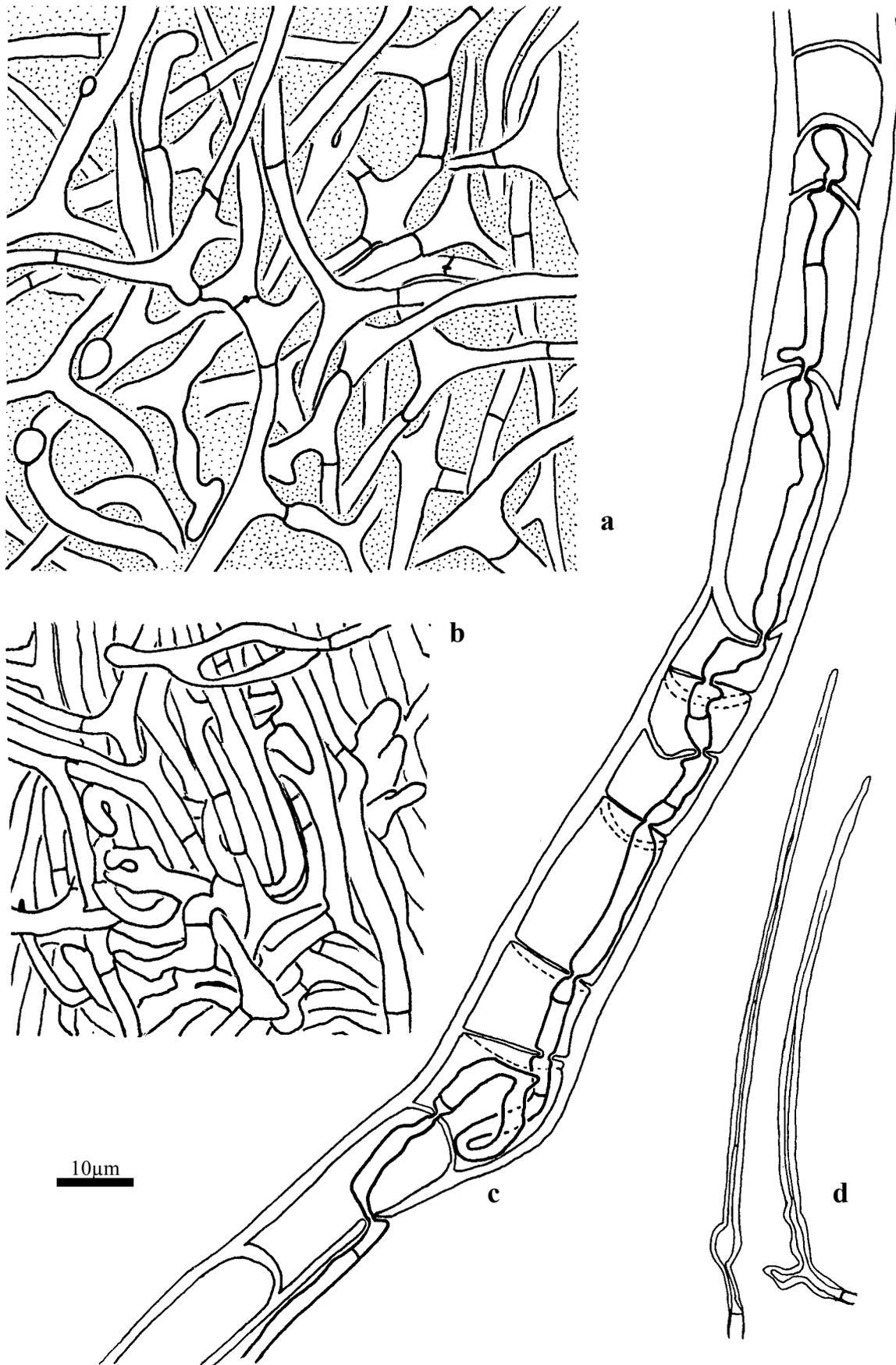


Abb. 38 *Russula vesca* a.-b. – Mantel in Flächenansicht. a. Mittlere Mantelschicht. - b. Mantelinnenseite. – c.-d. Elemente der Rhizomorphen c. Intrahyphale Hyphe in leiterartiger Hyphe. - d. Nadelcystiden.

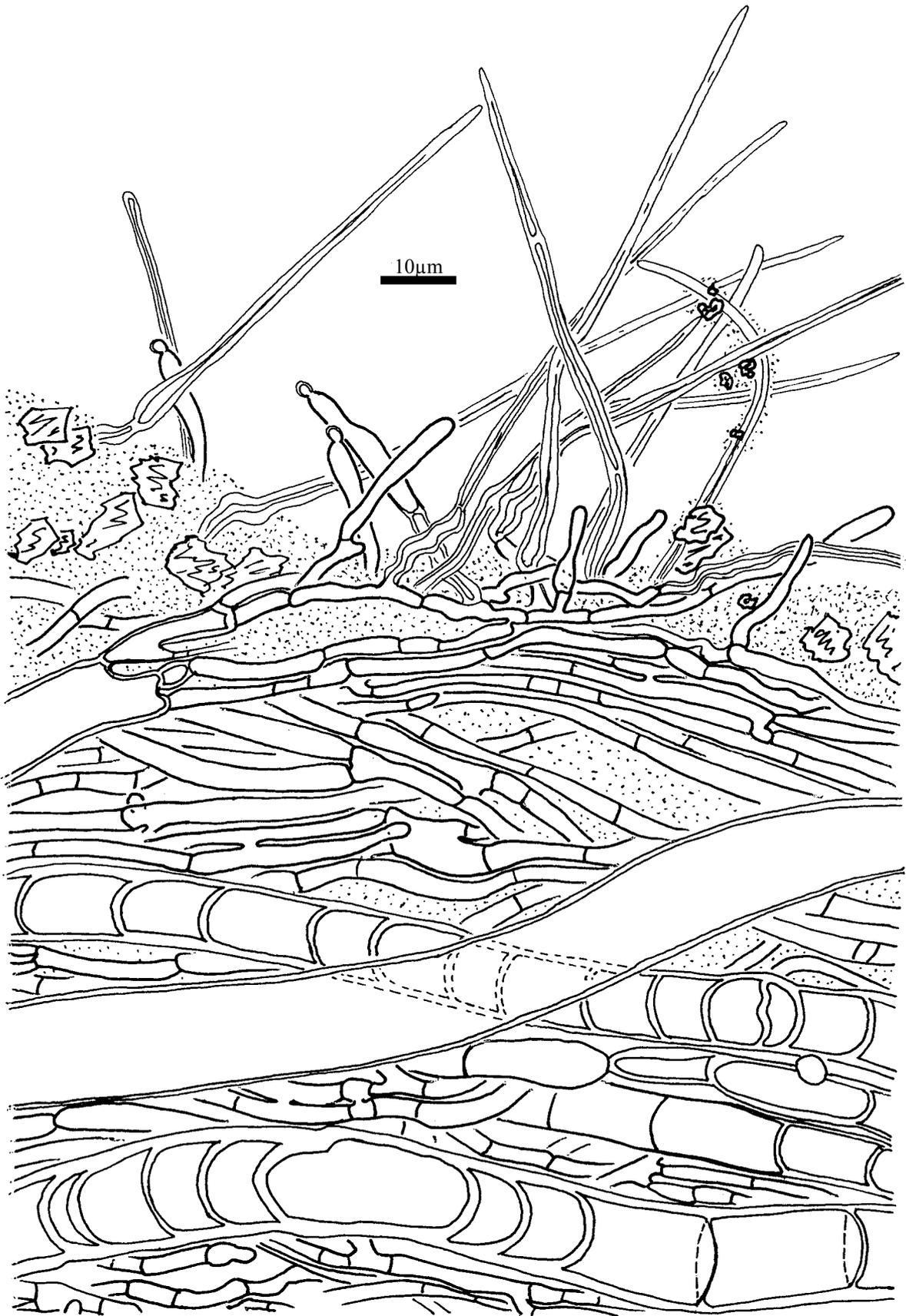


Abb. 39 *Russula vesca*, Längsschnitt durch Rhizomorphe: Oben Außenschicht mit Cystiden, unten innerer Teil mit Gefäß- und leiterartigen Hyphen.

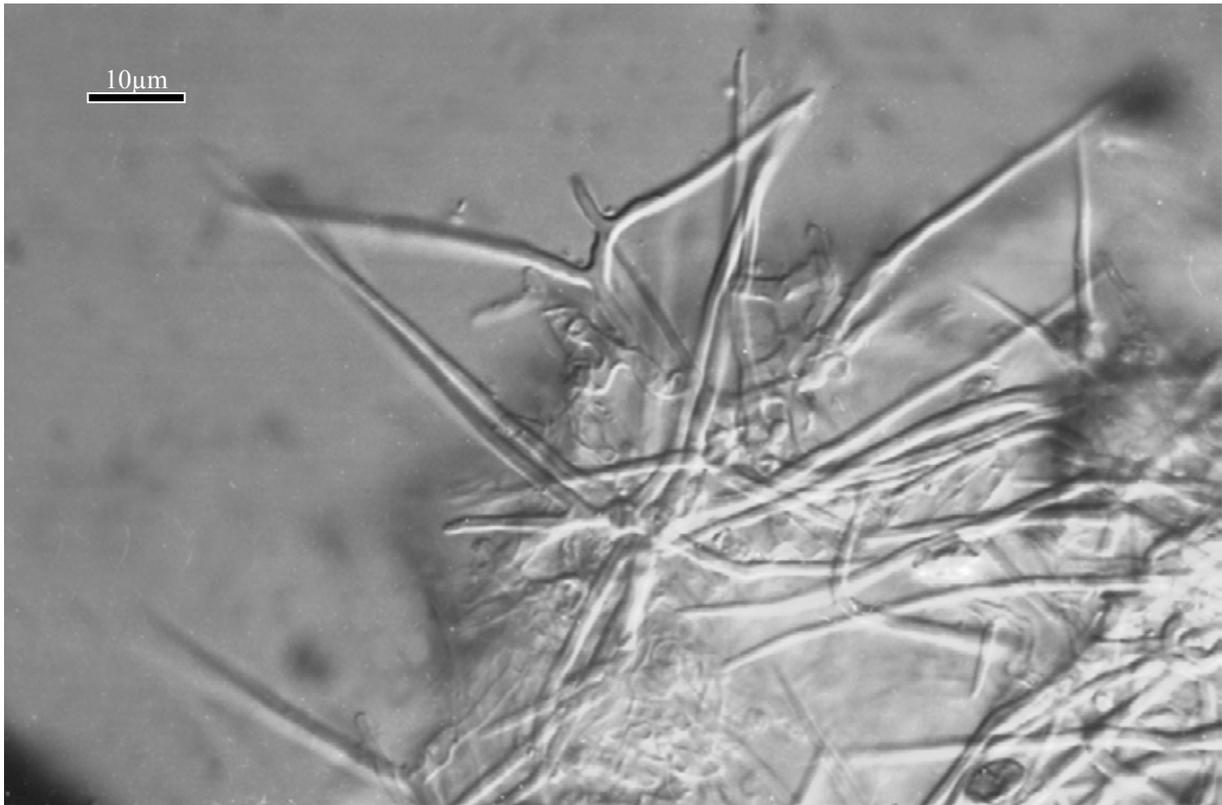


Abb. 40 *Russula vesca*, Mantel in Flächenansicht: Verzweigte Nadelcystiden.

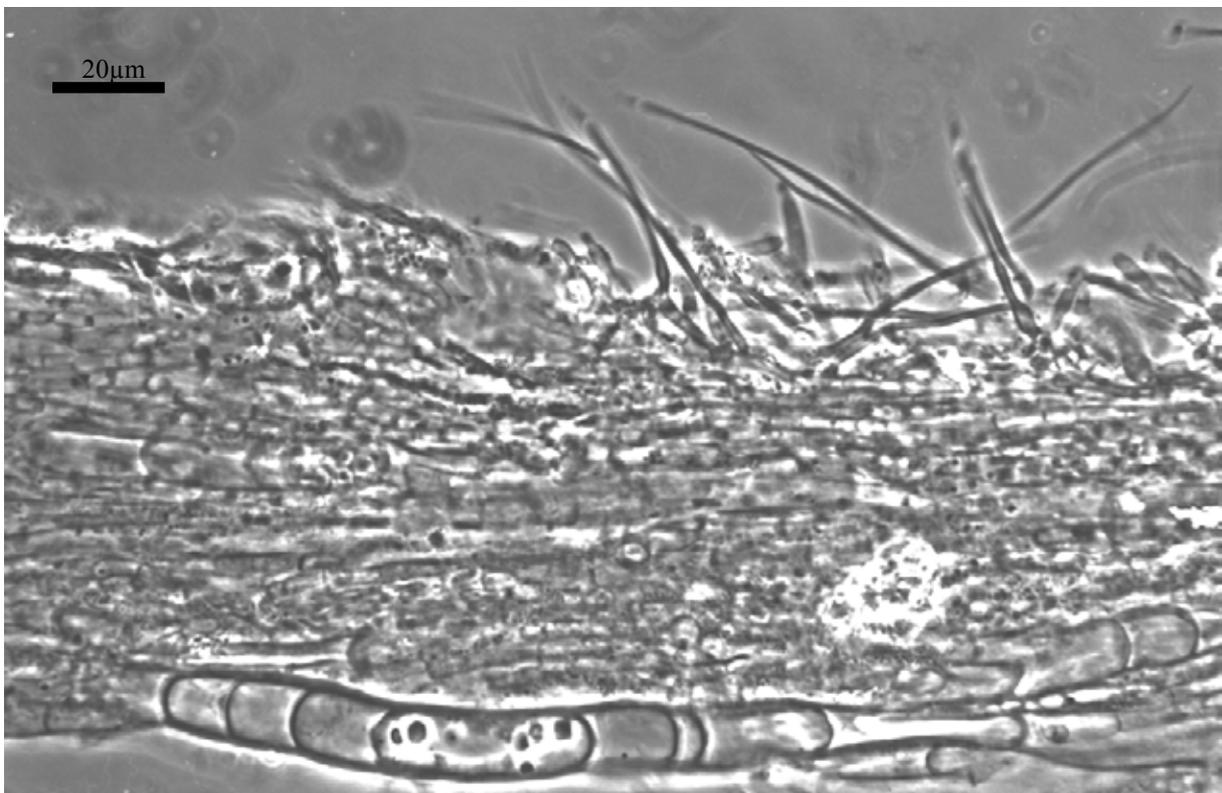


Abb. 41 *Russula vesca*, Längsschnitt durch Rhizomorphe (Historessin / Phasenkontrast): Außenschicht mit Cystiden, unten leiterartige Hyphe mit polyedrischen Kristallen in der mittleren Zelle.

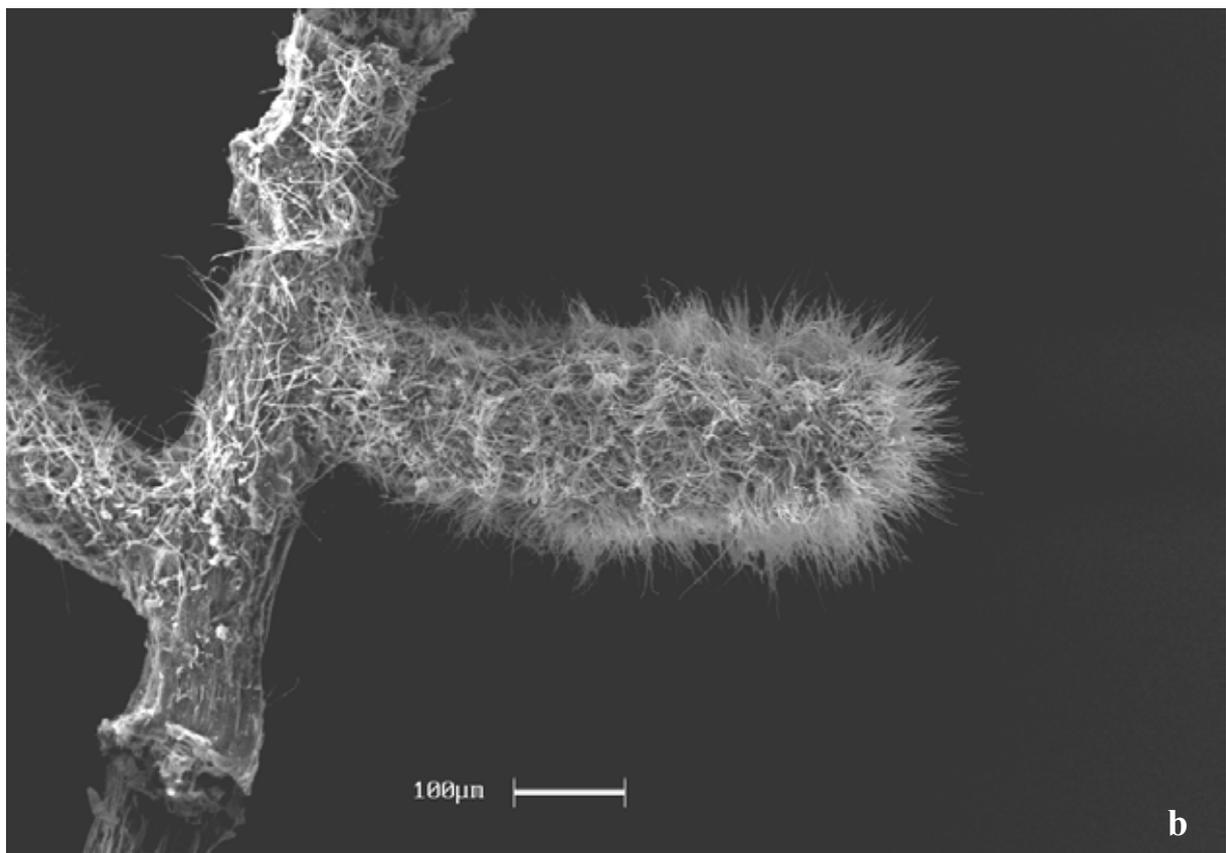
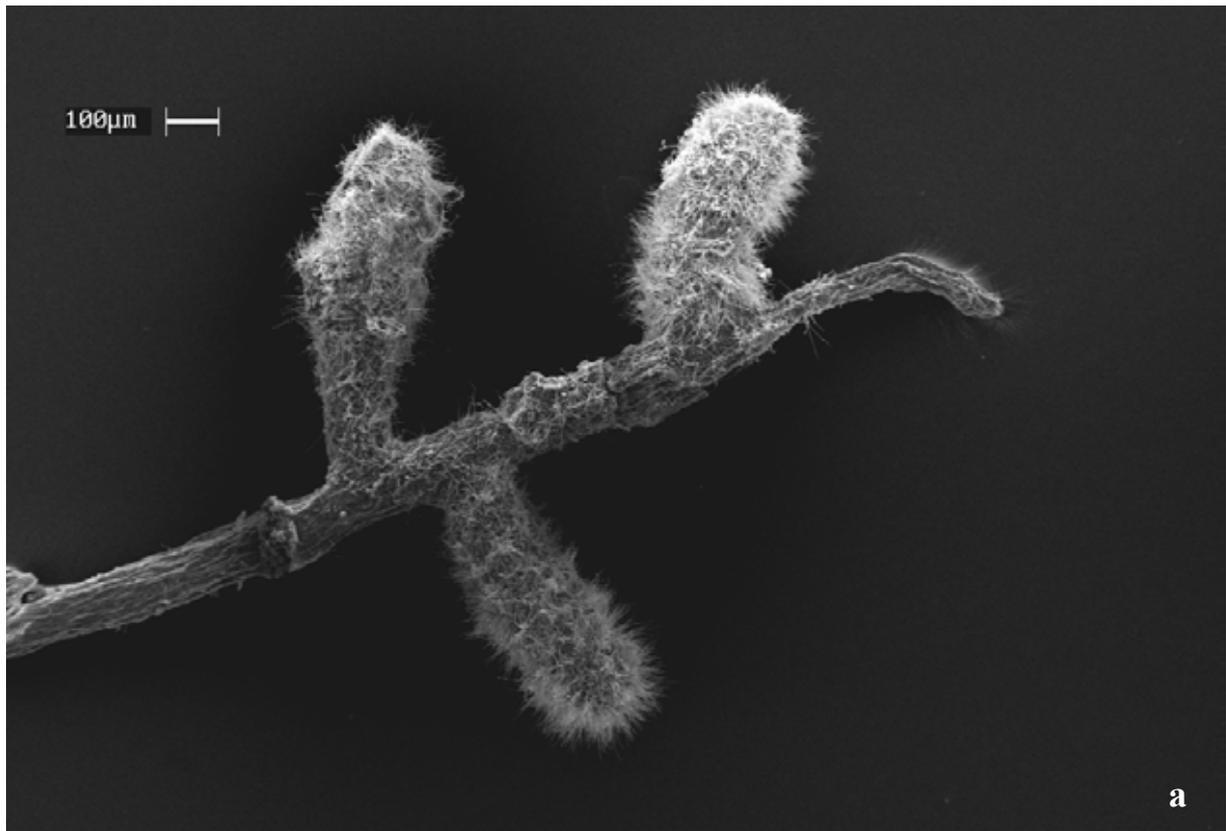


Abb. 42 *Russula vesca*, REM-Aufnahmen: **a.** Drei einfache Mykorrhizen, unter einander über cystidentragende Hyphen verbunden. – **b.** Ausschnitt aus a., Hyphen mit Nadelcystiden verbinden die Mykorrhiza-Basen.

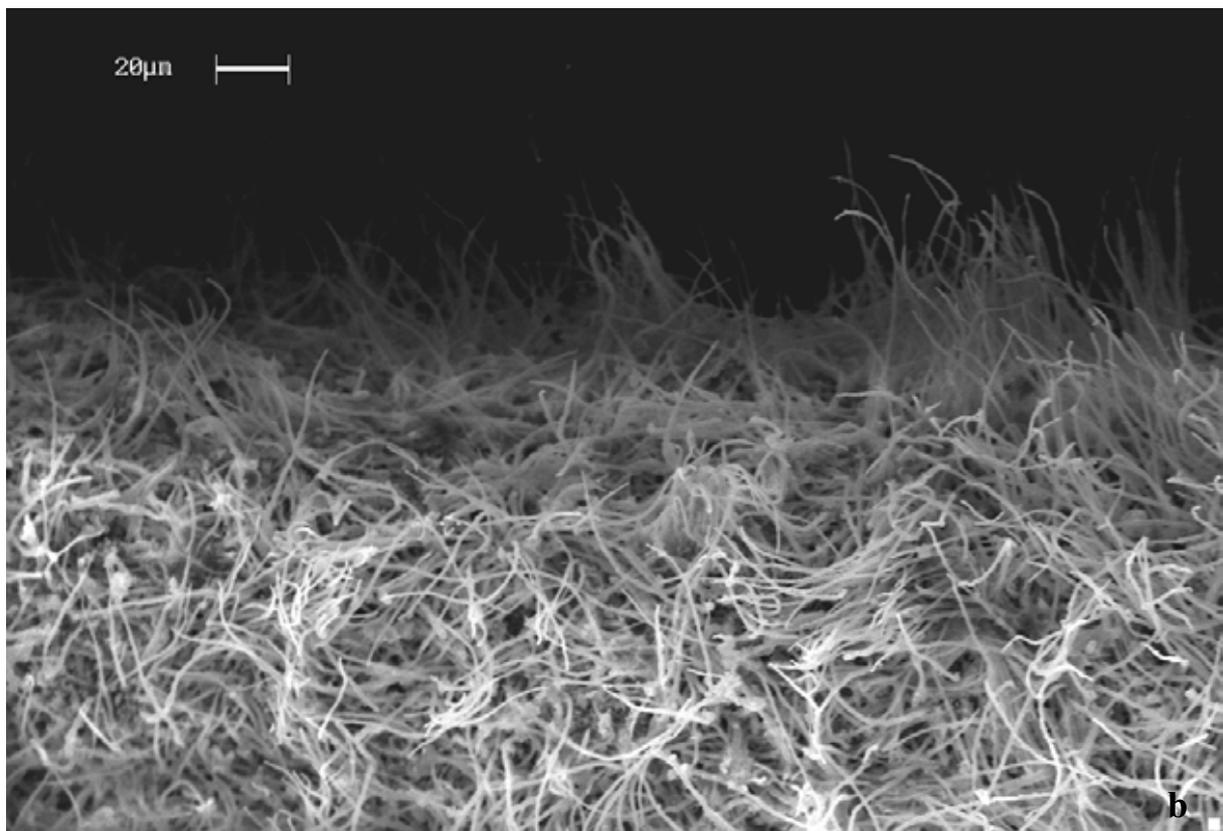
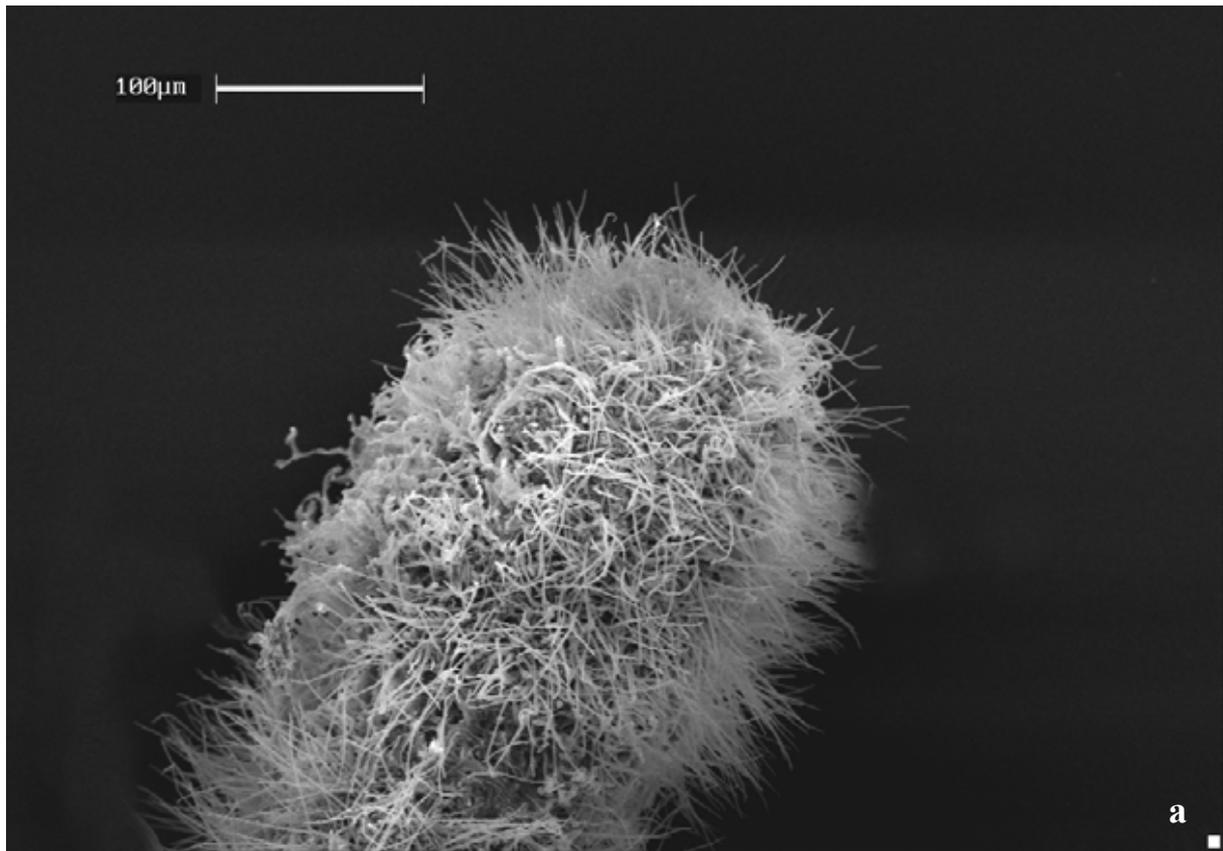


Abb. 43 *Russula vesca*, REM-Aufnahmen **a.** Stachelige Mykorrhizenspitze. – **b.** Manteloberfläche mit „Wald“ aus Nadelcystiden.

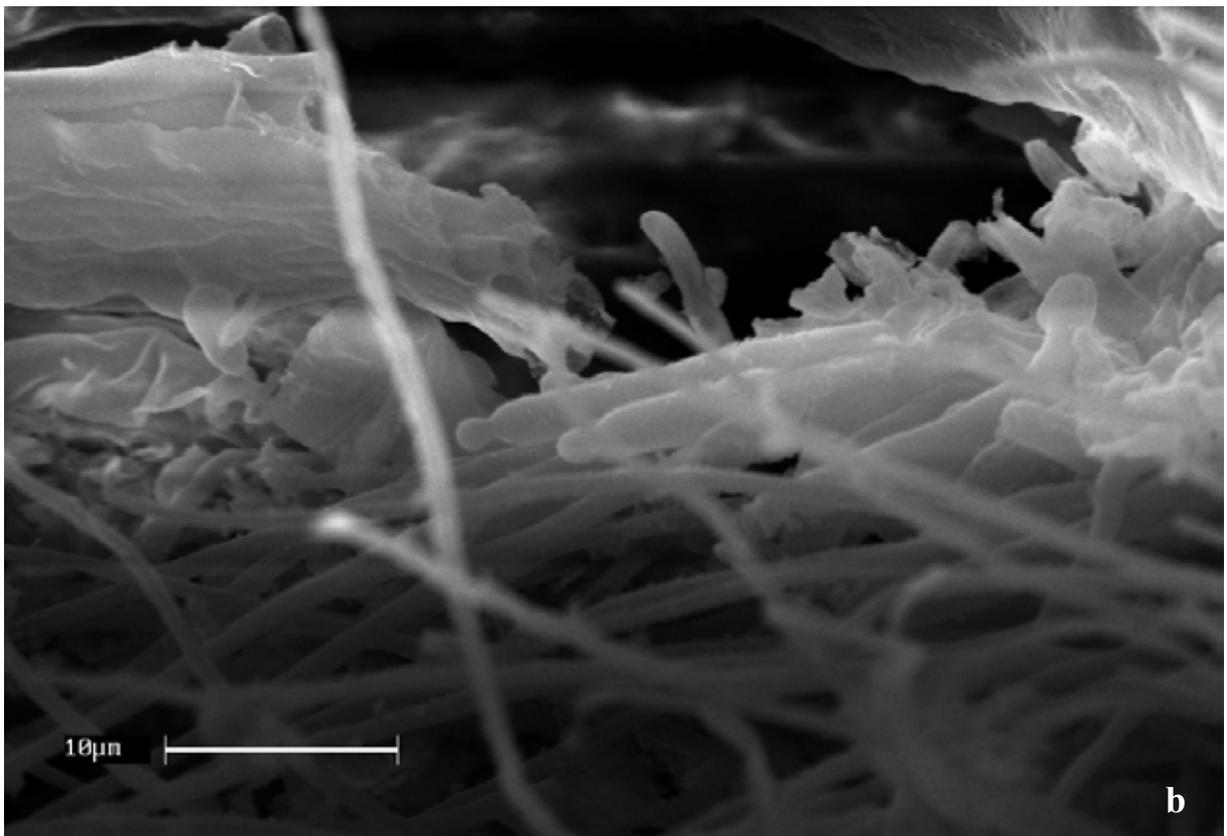
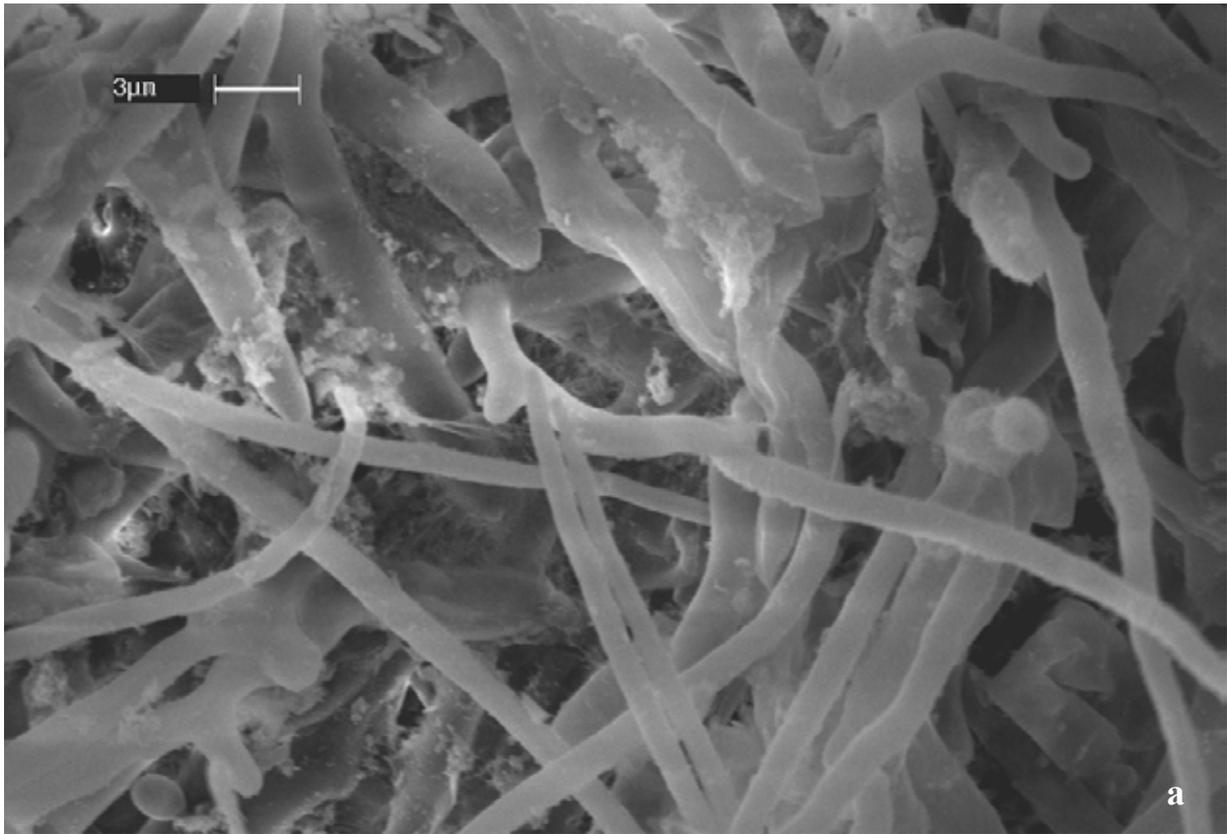


Abb. 44 *Russula vesca*, REM-Aufnahmen: **a.** Sicht zwischen die verzweigten Nadelcystiden. – **b.** Zwei Gloeocystiden mit apikalen Knöpfchen.

12. *Russula mustelina* Fr. (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Heterophyllae*)

+ *Picea abies* (L.) H. Karst.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit kurzstacheliger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Mit Gloeocystiden und Nadelcystiden. Gloeocystiden dünnwandig, fusiform, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Nadelcystiden dickwandig, einfach oder bifurcat verzweigt, mit ampullenförmig erweiterten Basen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 45)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 6 mm lang.

Hauptachse 0,5-0,8 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 2 mm lang, 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Oberfläche kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, teilweise dicht mit Bodenpartikeln bedeckt. Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 46, Abb. 47, Abb. 48)

Mantelcystiden: Zwei Typen von dicht stehenden Cystiden.

Gloeocystiden vereinzelt bis häufig, zylindrisch, fusiform bis oval, 15-40 µm lang, 3,5-7 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos bis gelblich, ca. 0,3 µm dick; ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, selten zwei in einer Reihe, dieses globos bis oval, 2-4 x 2-3 µm, Wände bis 0,5 µm dick.

Nadelcystiden einfach oder verzweigt: Einfache Nadelcystiden häufig, 40-75 µm lang, 1,5-3(4,5) im Durchmesser, basal ampullenförmig erweitert (8-18 x 4-8 µm), mit oder ohne dünne Sekundärsepten, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,5-1,5 µm dick, an den Spitzen 0,3 µm dünn und Lumen erweitert, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 1-1,5 µm dick. Daneben kleinere dünnwandige Stadien dieses Cystidentyps gefunden. Bifurcat verzweigte Cystiden mit nadelförmigen Ästen weniger häufig, basaler Teil oft ampullenförmig erweitert, 12-20 x 6-8 µm, Äste (10)20-30 µm lang, bis 3 µm im Durchmesser, in einem stumpfen Winkel zu einander, mit oder ohne dünne Sekundärsepten, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 1-1,5 µm dick. Sehr selten dreifach verzweigte Cystiden.

Gewundene **Hyphenenden** nicht gefunden.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-60 x 2-3,5 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen dichter werdend, Hyphen partiell parallel in Bündeln, Zellen 20-50 x 2-5 µm, Wände 0,3 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 10-40 x 2-4(6) µm, oft parallel orientiert, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen selten, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun bis schwarz werdend (Abb. 48).

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden in großen Tropfen, farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 690 Bp

Alu I: 470 Bp, 220 Bp

EcoR I: 380 Bp, 310 Bp

Hinf I: 320 Bp, 280 Bp, 75 Bp

Taq I: 280 Bp, 270 Bp, 70 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Slowenien, Gorenjske, Julische Alpen, Triglav Nationalpark, Pokljuka, bei Moor Veliko Blejsko Barje, lehmiger Wegrand unter *Picea abies*, 46°20'N, 14°00'O, ca. 1200 m ü. N.N. 18.09.1997, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 523 und Mykorrhiza MLB 523 (in M).

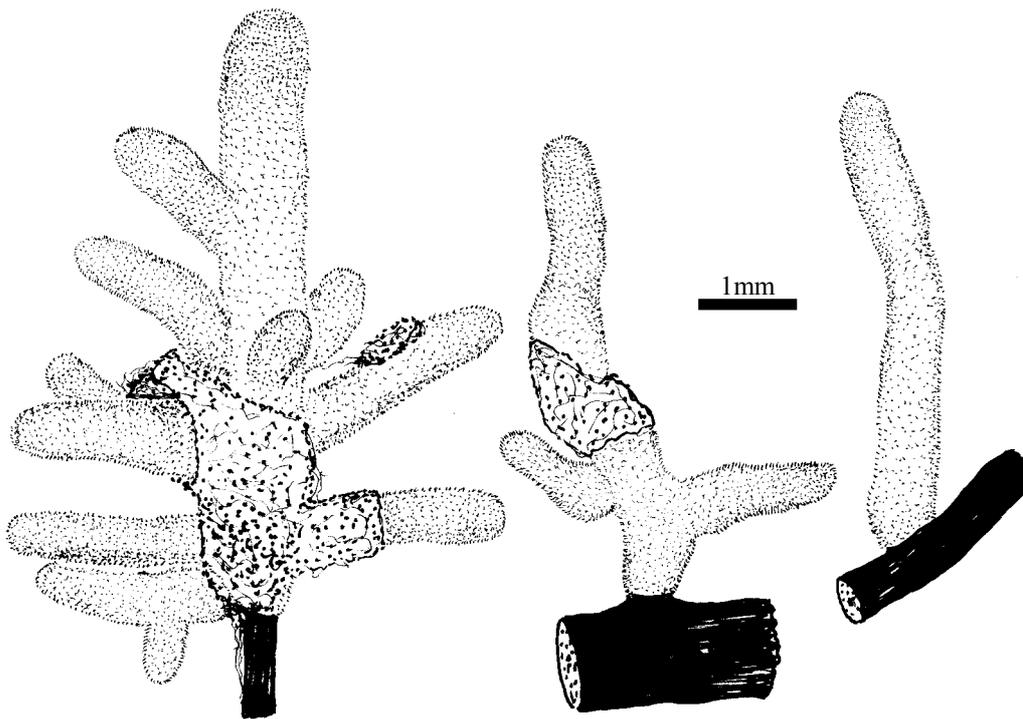


Abb. 45 *Russula mustelina*, Habitus der Mykorrhizen.

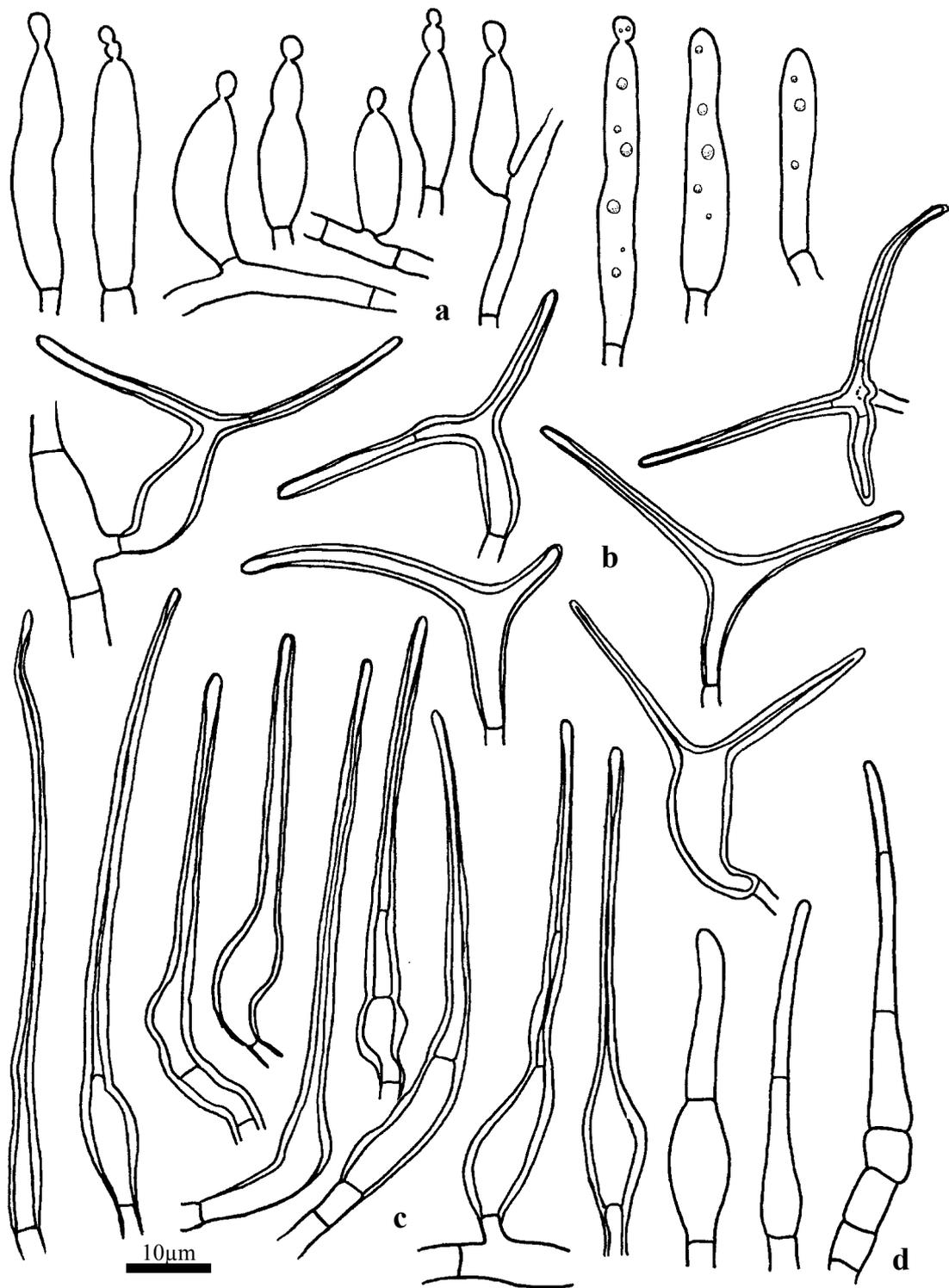


Abb. 46 *Russula mustelina*, Mantel: **a.** Gloeocystiden. – **b.** Bifurkate Nadelcystiden. – **c.** Einfache Nadelcystiden. – **d.** Junge Nadelcystiden.

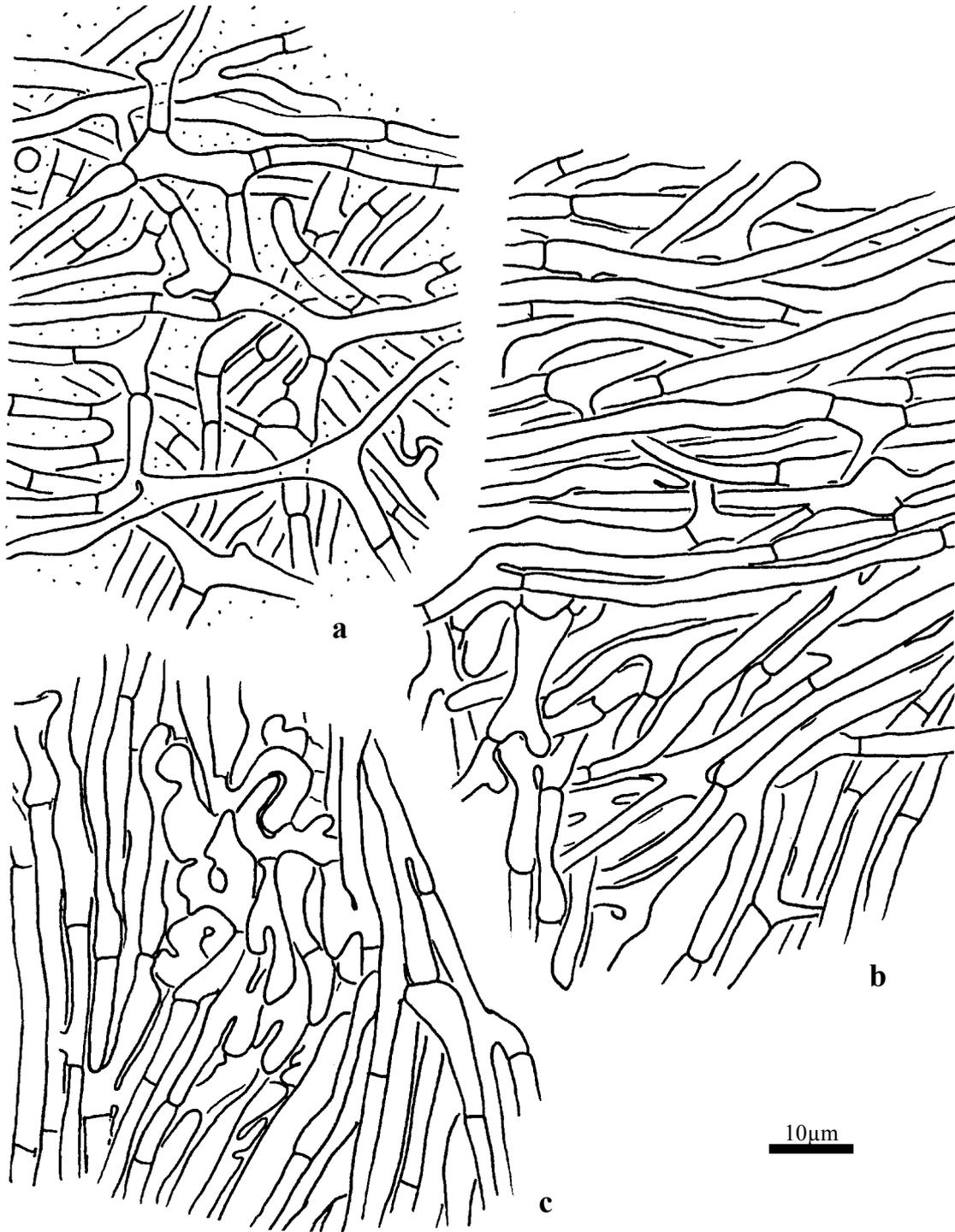


Abb. 47 *Russula mustelina*, Mantel in Flächenansicht: a. Äußere Mantelschicht. - b. Mittlere Mantelschicht. - c. Mantelinnenseite.

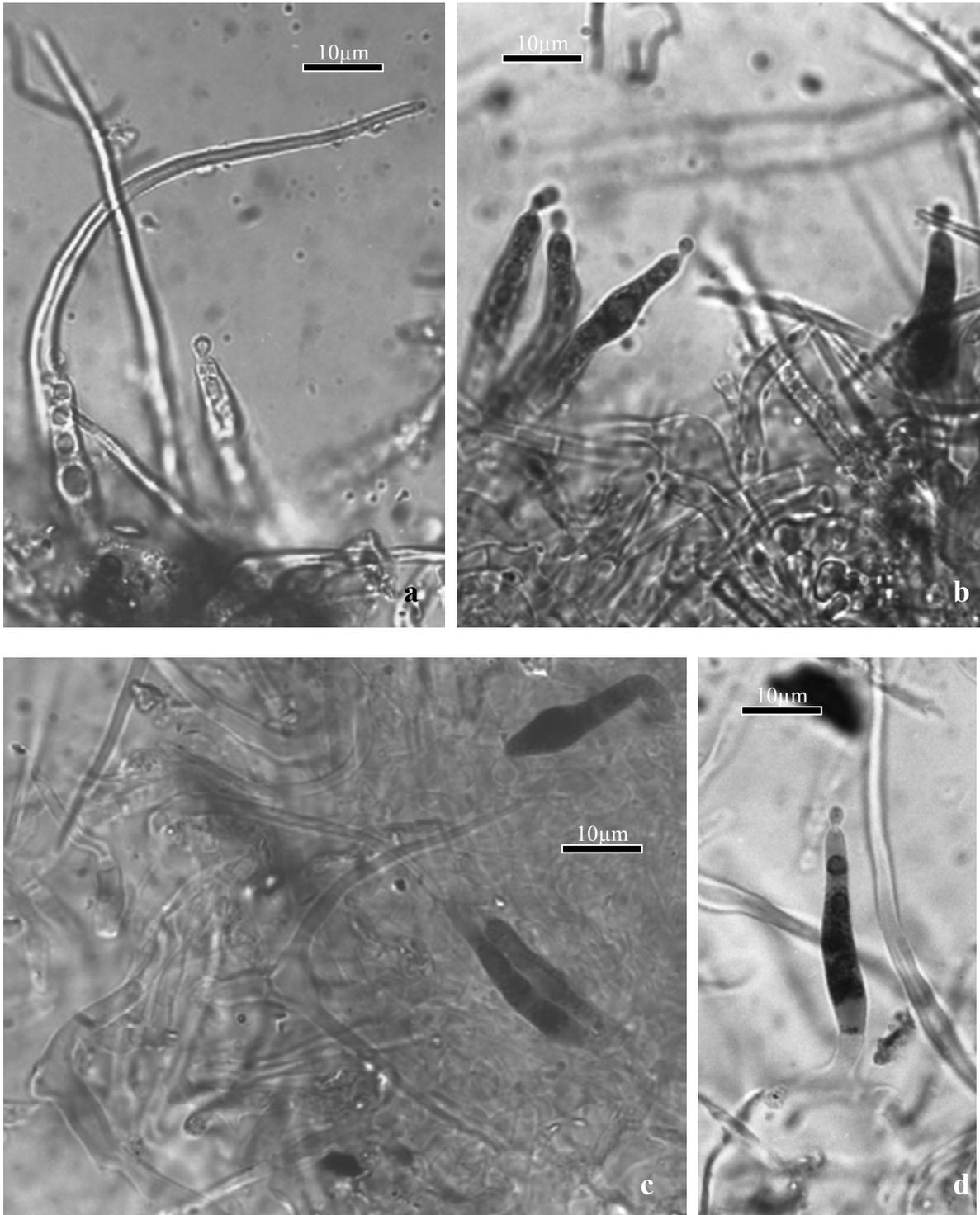


Abb. 48 *Russula mustelina*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Nadel- und Gloeocystiden in Wasser. – **b-d.** Nadel- und Gloeocystiden in Sulfovanillin.

4.1.3.1.2 Subsektion *Griseinae* Jul. Schöff.

13. *Russula grisea* Gill. (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Griseinae*)

+ *Quercus robur* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit kurzstacheliger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Mit Gloeo- und nadelförmigen Cystiden. Gloeocystiden dünn- bis dickwandig, fusiform, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Nadelcystiden dickwandig, unverzweigt, basal erweitert. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeo- und Nadelcystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 49, Abb. 50)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 4,5 mm lang.

Hauptachse 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 2,5 mm lang, 0,25-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, teilweise dicht mit Bodenpartikel bedeckt.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 15 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,15 mm hoch und 0,2 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 51, Abb. 52a-c)

Mantelcystiden: Zwei Typen von dicht stehenden Cystiden.

Gloeocystiden zylindrisch bis fusiform (20)30-60 µm lang, 4-9 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3-1 µm dick; ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses globos bis oval, 2-5 x 2-3 µm, Wände 0,3-0,7 µm dick.

Nadelcystiden häufig, einfach, selten verzweigt, 50-90 µm lang, bis 3 µm im Durchmesser, basal ampullenförmig erweitert (6-10 x 4-6 µm), ohne dünne Sekundärsepten, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,5-1(1,5) µm dick.

Selten gewundene, verzweigte **Hyphenenden** zwischen den Cystiden, diese 1,5-2,5 µm im Durchmesser, Wände 0,3(0,5) µm dick.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig bis ringförmig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-30 x 2-3 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen dichter werdend, Zellen 5-40 x 1,5-3,5(7) µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 10-60 x 2-5 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen selten, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 52d-f)

Unterteilt in eine gelbliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd, Gloeocystiden selten, fusiform bis zylindrisch, ähnlich einfachen Hyphenenden, bis 50 x 5 µm, ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses globos bis oval, 2-6 x 1,5-2,5 µm, alle Wände bis 0,3 µm dick.

Nadelcystiden häufig, bis 170 x 2-4µm, basal nur selten erweitert, sonst wie bei den entsprechenden Mantelcystiden.

Äußere Schicht ca. 30 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2-3,5 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3-0,5(1) µm dick, farblos bis gelblich.

Innerer Teil bis 150 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-6 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-200 µm, 5-14 µm im Durchmesser, Wände ca. 0,5, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus; leiterartige Hyphen selten, verzweigt, 5-11 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1,5(2,5) µm, an Septen nur selten eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-30 µm, Septen 0,3-0,5(1) µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt (Abb. 53)

Mantel (ohne Cystiden) 12-24 µm dick, an der Spitze bis 25 µm, undeutlich geschichtet, Zellen tangential 2-20 µm, radial 2-5 µm, Hyphen außen lockerer als innen. Reste von Kalyptrazellen, ca. 1,5 x 20 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 10-30 µm, schräg-radial 30-50 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden in großen Tropfen, farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B

PCR-Produkt: 920 Bp

Alu I: 550 Bp, 240 Bp, 95 Bp

EcoR I: 480 Bp, 350 Bp

Hinf I: 370 Bp, 230 Bp, 130 Bp

Taq I: 310 Bp, 290 Bp, 90 Bp, 65 Bp, 55 Bp, 45 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. München, Gmd. Pullach, Großhesseloh, auf Wiese unter Eiche, 48°04'N, 11°32'O, ca. 580 m ü. N.N. 01.06.2000, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper HLB 2290 und Mykorrhiza MLB 2290 (in M).

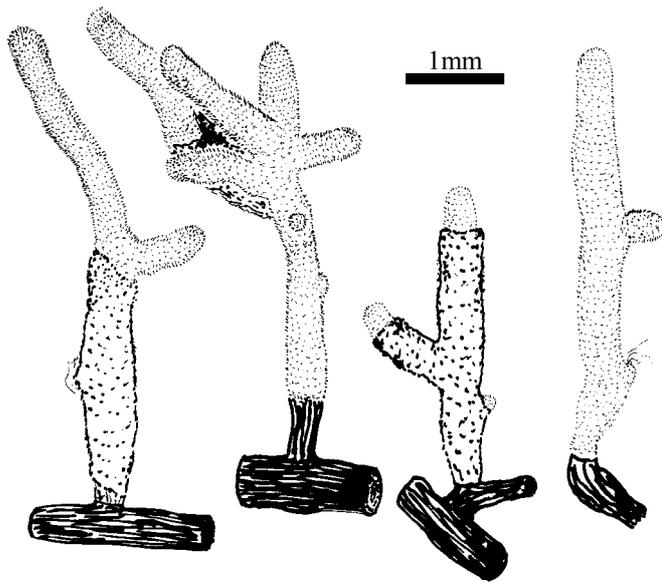


Abb. 49 *Russula grisea*, Habitus der Mykorrhizen.

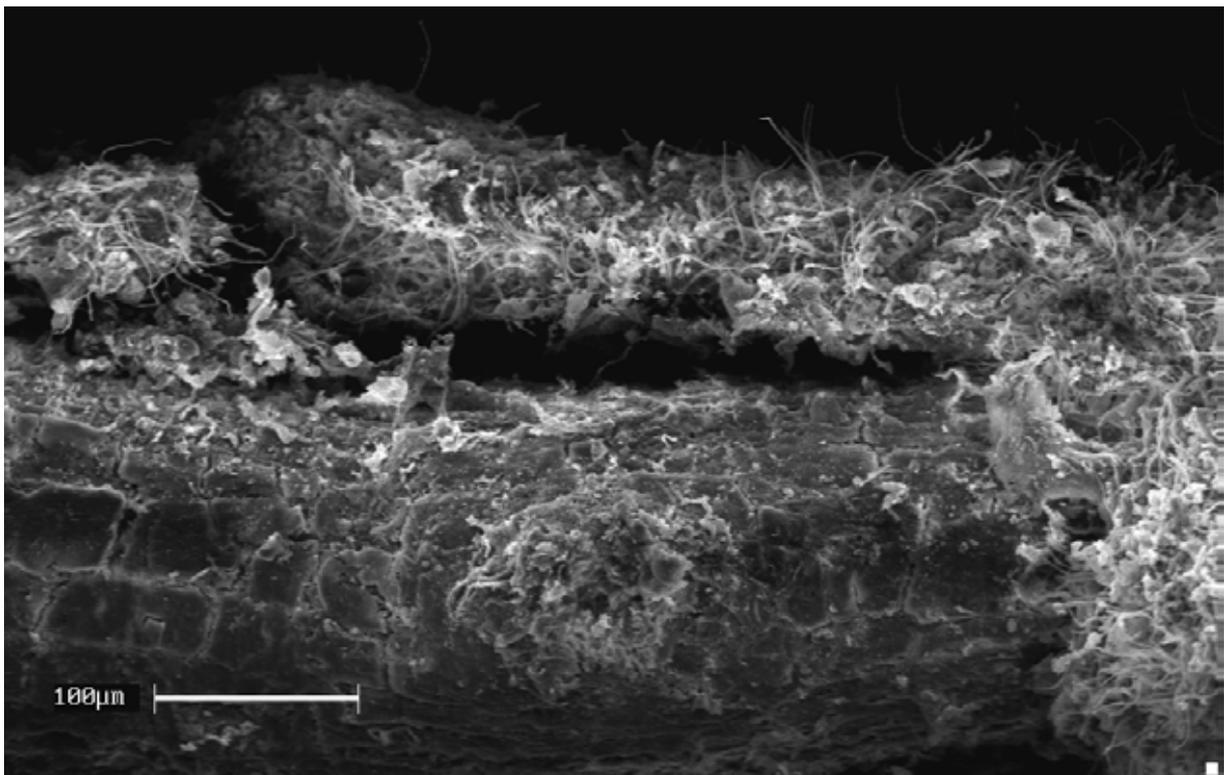


Abb. 50 *Russula grisea*, REM-Aufnahmen, Rhizomorphe auf Wurzel (durch Präparation von dieser abgehoben).

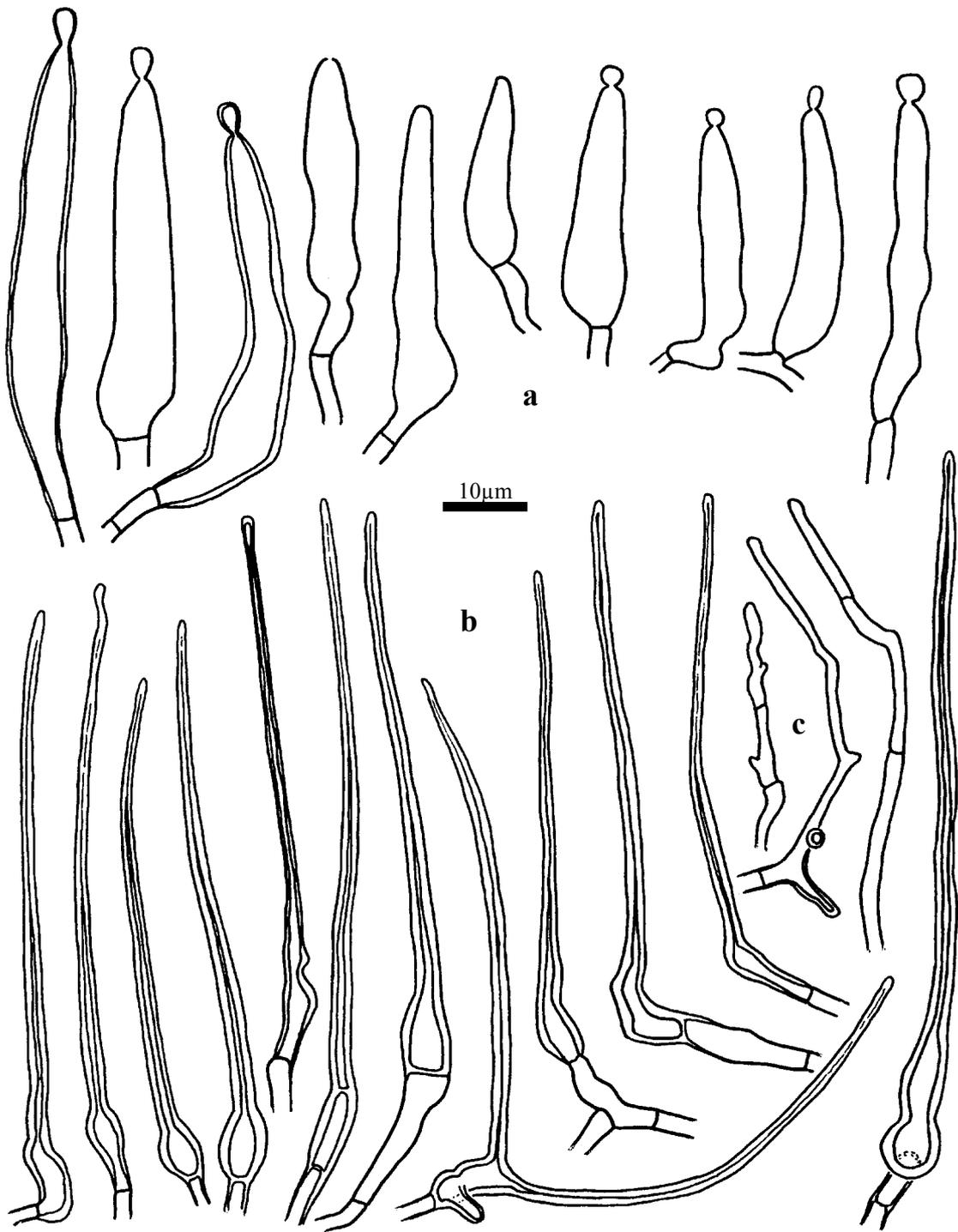


Abb. 51 *Russula grisea*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Gloeocystiden. – **b.** Nadelcystiden. – **c.** Hyphenenden zwischen den Cystiden.

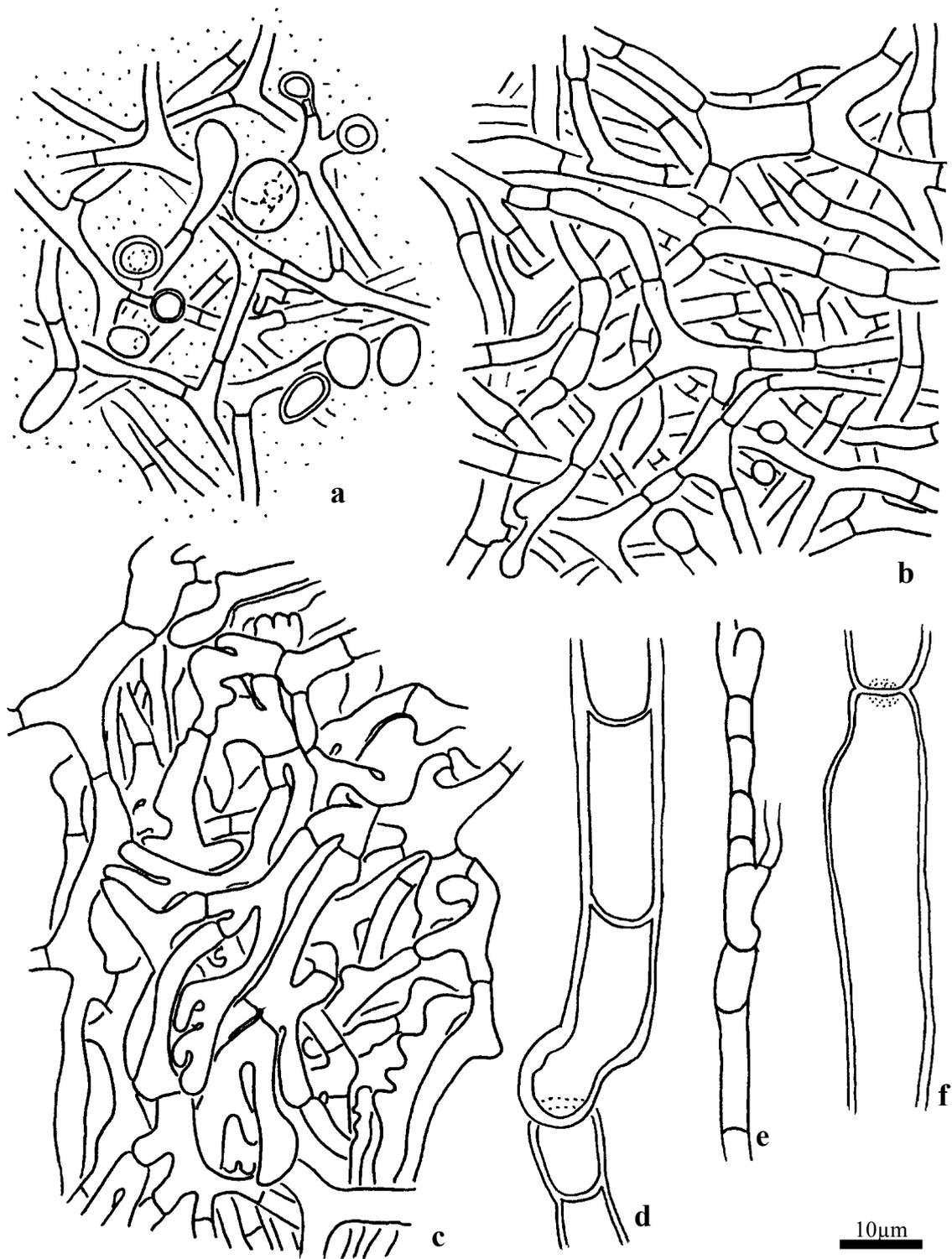


Abb. 52 *Russula grisea*, a.-c. Mantel in Flächenansicht: a. Mantelaußenseite, Cystiden im optischen Schnitt. - b. Mittlere Mantelschicht. - c. Mantelinnenseite. d.-f. Rhizomorphe. d. Leiterartige Hyphe. - e. einfache Hyphe. - f. Gefäßhyphe mit Septum.

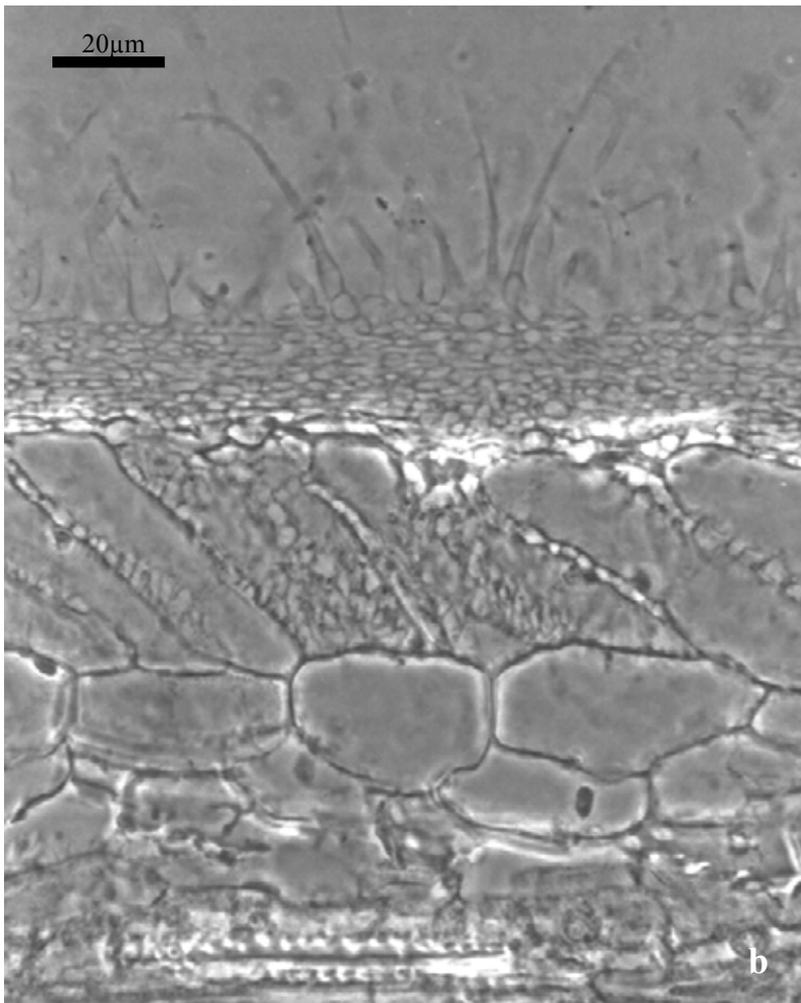
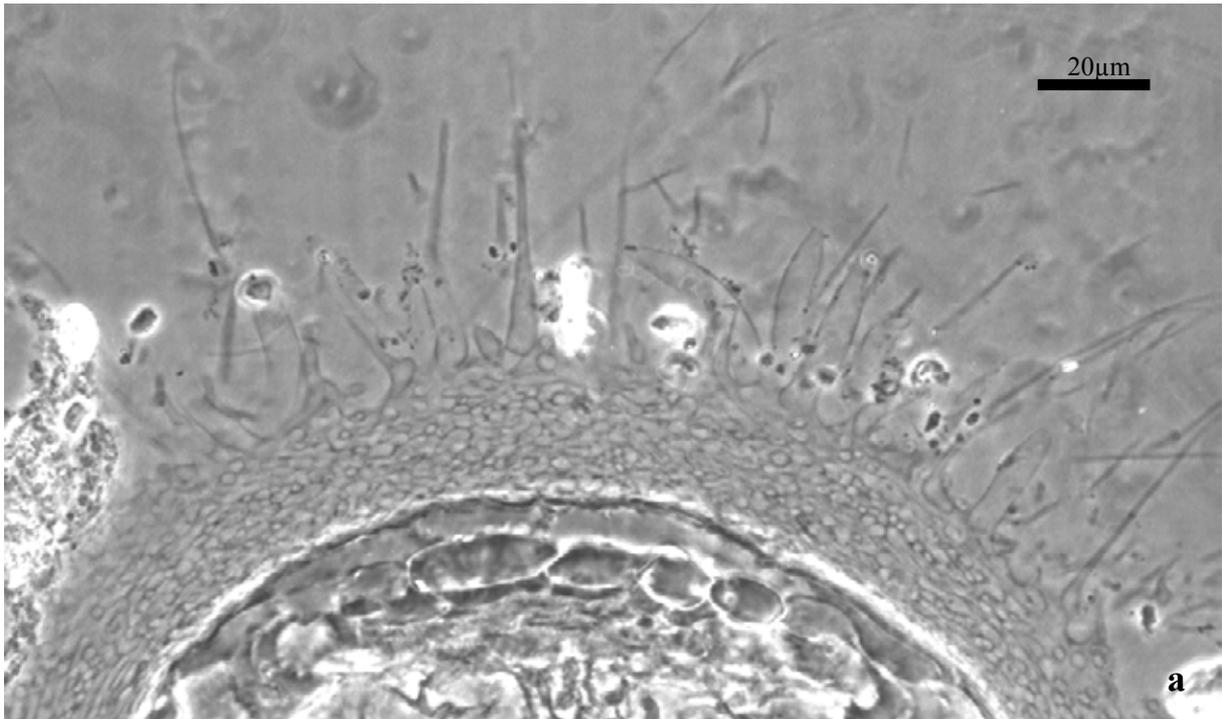


Abb. 53 *Russula grisea*, Historesin-Längsschnitte durch die Mykorrhiza: **a.** Spitze. – **b.** Flanke, Hartigsches Netz im Schnitt und Flächenansicht.

14. *Russula atroglauca* Einhellinger (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Griseinae*)

+ *Betula pubescens* Ehrh.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizensysteme oft in Clustern, regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit kurzstacheliger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Mit Gloeo- und nadelförmigen Cystiden. Gloeocystiden dickwandig, oval, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Nadelcystiden dickwandig, unverzweigt, basal erweitert. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 54)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 10 mm lang.

Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser, Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 3 mm lang, bis 0,25(0,3) mm im Durchmesser. Oberfläche kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, Bodenpartikel tragend.

Rhizomorphen nicht gefunden

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 55, Abb. 56, Abb. 57)

Mantelcystiden: Zwei Typen von dicht stehenden Cystiden.

Gloeocystiden sehr häufig, oval bis subglobos, 11-20 µm lang, (6)8-13 µm im Durchmesser, Wände hyalin, gelblich, (0,5)0,7-1,5 µm dick; ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses globos, 2-3 µm im Durchmesser, Wände bis 1,5 µm dick.

Nadelcystiden häufig, nicht verzweigt, (30)50-90 µm lang, bis 3,5 µm im Durchmesser, basal ampullenförmig erweitert (6-13 x 5-7 µm), mit oder ohne dünne Sekundärsepten, Wände hyalin, gelblich, 1-1,5 µm dick. Daneben kleinere dünnwandige Stadien dieses Cystidentyps gefunden.

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** nicht beobachtet.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig bis ringförmig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen (2)5-30 x 2-4 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen dichter werdend, Zellen 5-30 x (1,5)2-5 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 10-50 x 3-6 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen selten, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Cystiden) 20-30 µm dick, an der Spitze ca. 25 µm, ungeschichtet, Zellen tangential 2-15 µm, radial 1-4 µm. Reste von Kalyptrazellen 1-5 x 10-30 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 30-45 µm, schräg-radial 10-25 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1,5-3 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt vieler Gloeocystiden sich dunkel schwarzbraun färbend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden in großen Tropfen oder farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 660 Bp

Alu I: 465 Bp, 180 Bp, 10 Bp

EcoR I: 340 Bp, 310 Bp

Hinf I: 320 Bp, 255 Bp, 50 Bp

Taq I: 300 Bp, 90 Bp, 75 Bp, 45 Bp, 30 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Traunstein, Gmd. Grassau im Chiemgau, Kendlmühlfilz, südl. des Chiemsees, in Moor unter *Betula pubescens*, 47°47'30''N, 12°26'30''O, ca. 535 m ü. N.N. 13.07.1997, MTB Nr. 8240, leg. & det. L. Beenken, Mykorrhiza MLB 553 (in M).

Mykorrhiza aus der Bodenprobe von *Russula versicolor* (LB 552) isoliert.

Fruchtkörper für DNA-Vergleich:

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, anmooriges Espenwäldchen, wenig östl. von Ascholding, MTB 8135/1, 11.09.1986, leg et. det. A. Einhellinger 108/86 (in M)

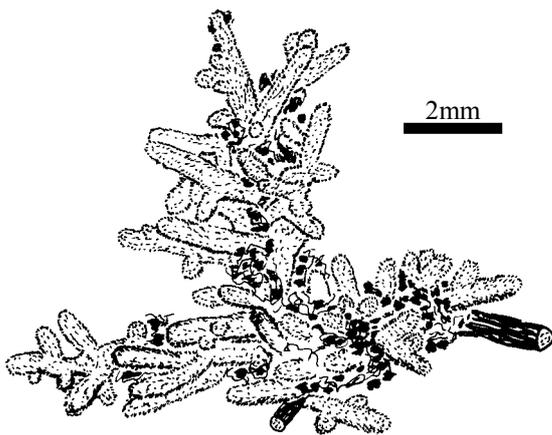


Abb. 54 *Russula atroglauca*, Habitus der Mykorrhizen.

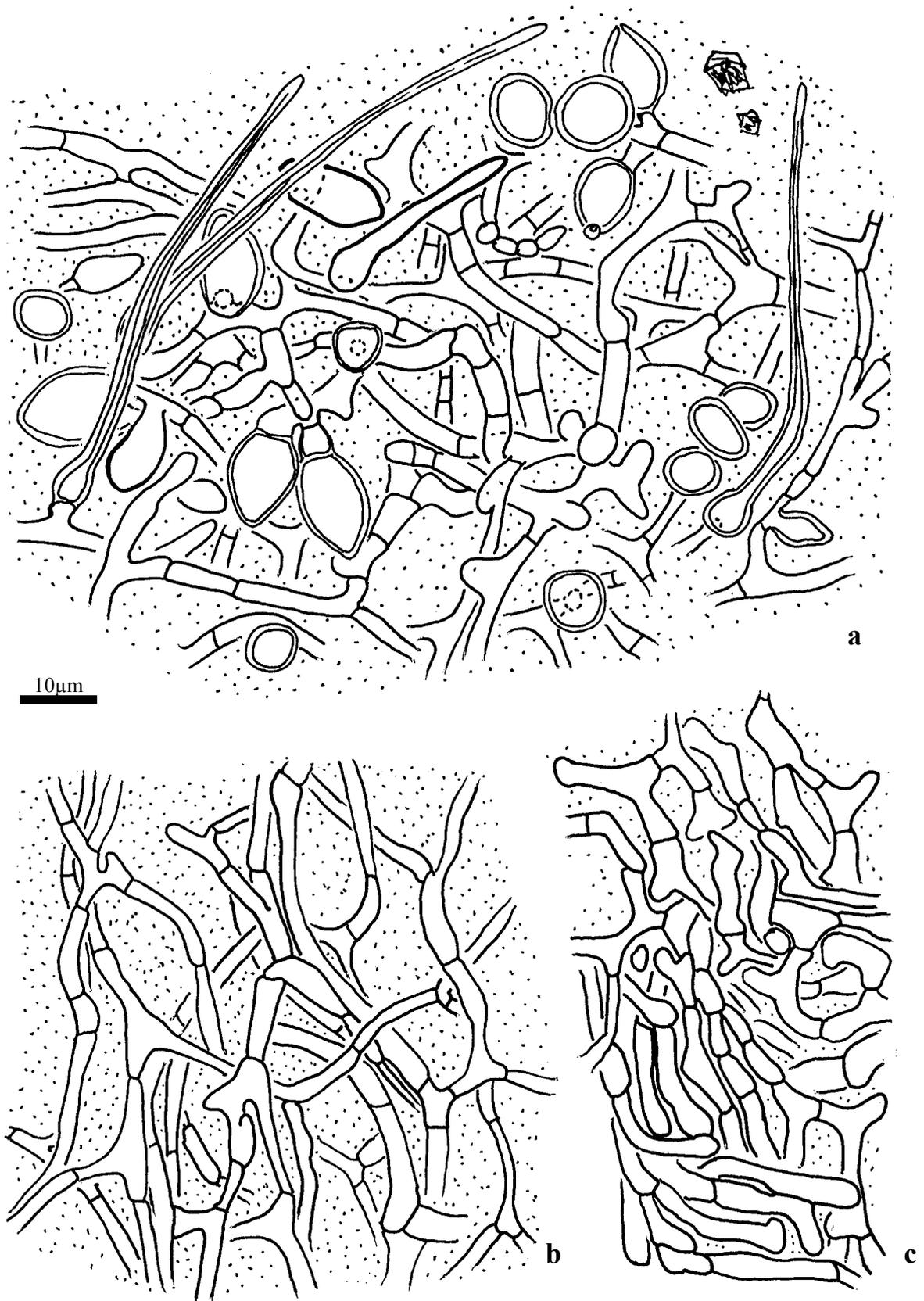


Abb. 55 *Russula atroglauca* Mantel in Flächenansicht a. Mantelaußenseite mit Nadel- und Gloeocystiden. – b. Mittlere Mantelschicht nahe der äußeren Schicht - c. Mittlere Mantelschicht nahe der Innenseite.

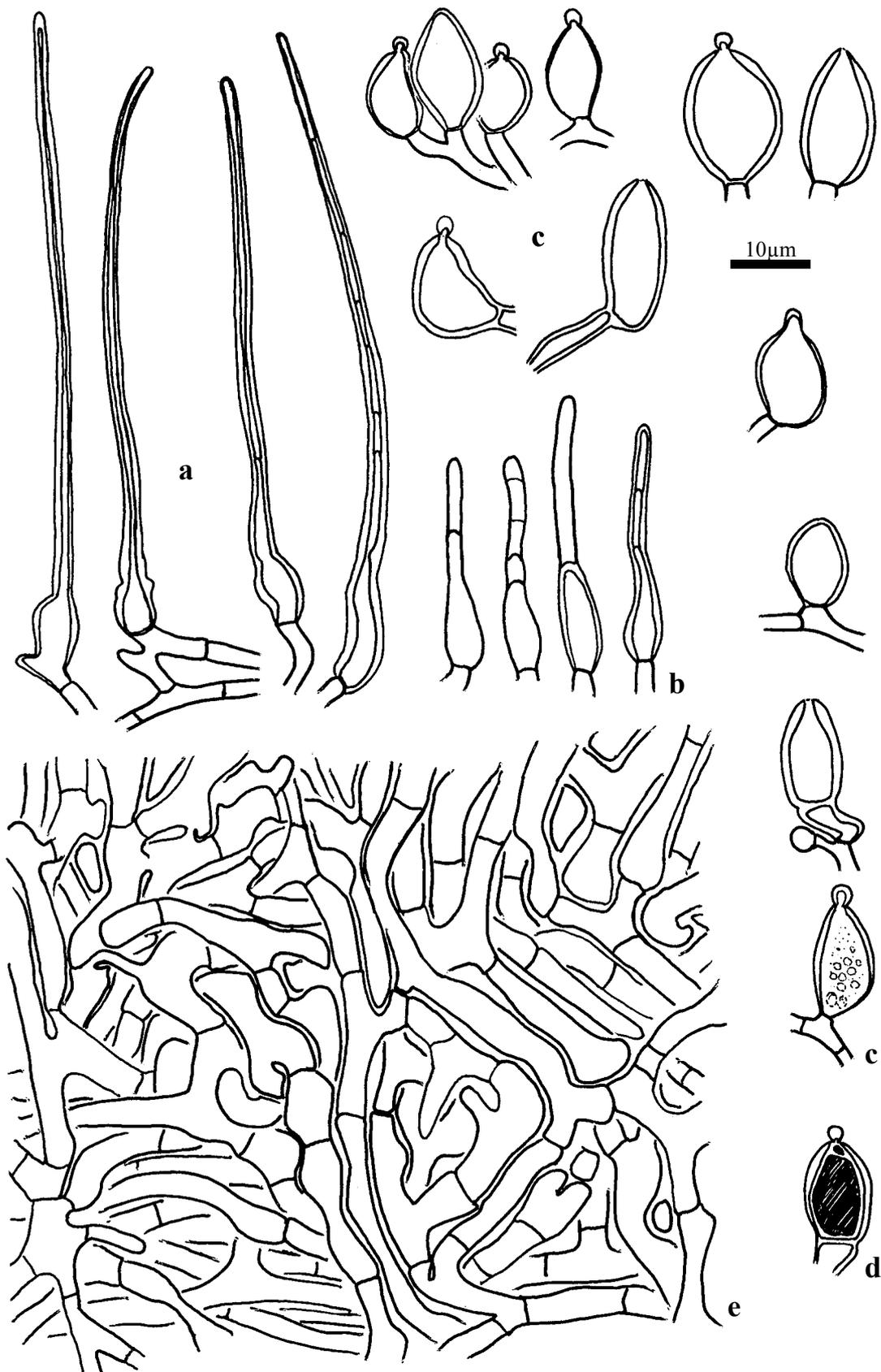


Abb. 56 *Russula atroglauca* Mantel in Flächenansicht **a.** Nadelcystiden. – **b.** Kleine Nadelcystiden. – **c.** Gloeocystiden. – **d.** Gloeocystide mit dunkelbraunem Inhalt nach Reaktion mit Sulfovanillin. – **e.** Mantelinnenseite.

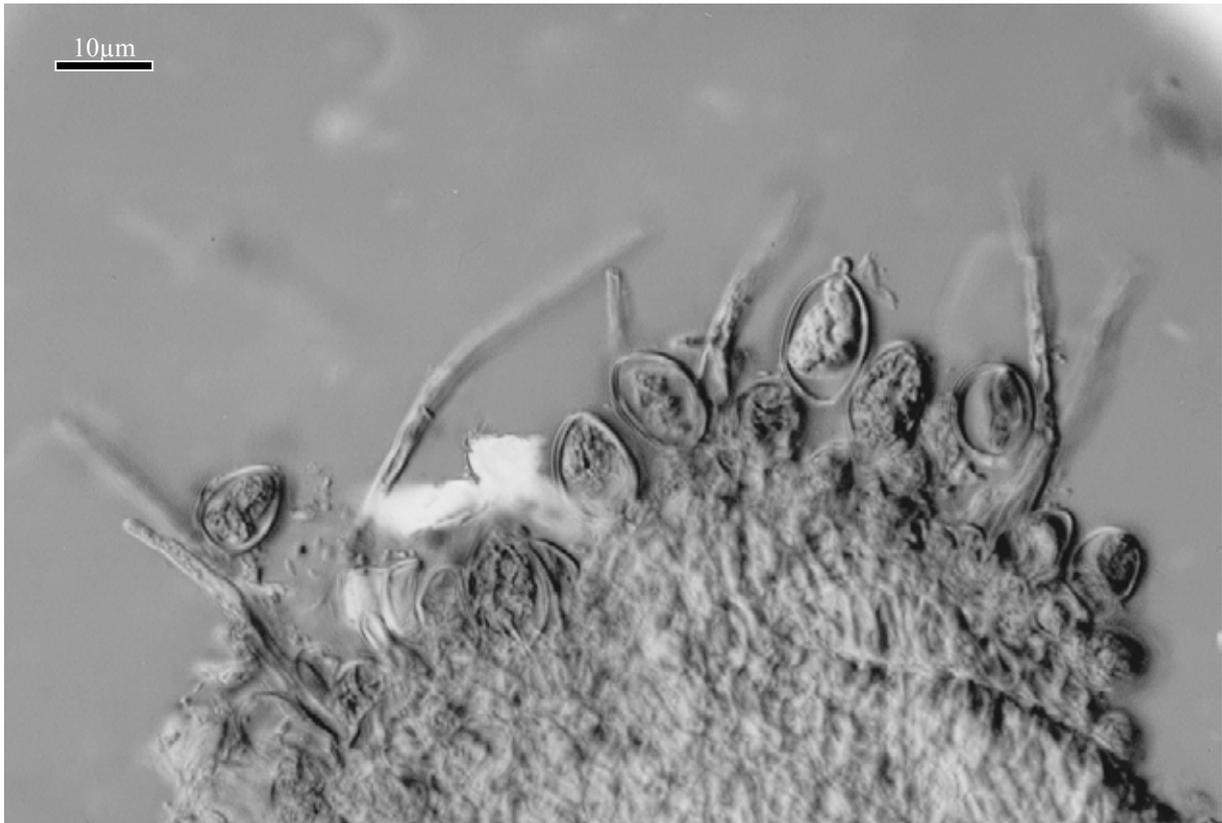


Abb. 57 *Russula atroglauca* Gloeo- und Nadelcystiden an der Mykorrhizenspitze.

15. *Russula faustiana* Sarnari (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Griseinae*)

+ *Quercus cerris* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit kurzstacheliger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Mit Gloeo- und nadelförmigen Cystiden. Gloeocystiden dünn- bis dickwandig, fusiform, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Nadelcystiden dickwandig, unverzweigt, hakenförmig, basal erweitert. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeo- und Nadelcystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 58)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 4 mm lang. Hauptachse 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 2 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, teilweise dicht mit Bodenpartikeln bedeckt.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 15 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,2 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 59, Abb. 60a-b)

Mantelcystiden: Zwei Typen von dicht stehenden Cystiden.

Gloeocystiden fusiform bis oval 15-30 µm lang, 5-10 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3 µm dick; ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses globos, 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3-1,5 µm dick.

Nadelcystiden häufig, unverzweigt, meistens apikal hakenförmig bis spiralig gekrümmt, 50-100 µm lang, 2-3 µm (an der Spitze meistens 1,5 µm) im Durchmesser, basal ampullenförmig erweitert (6-10 x 4-6 µm), ohne oder mit einem bis mehreren Sekundärsepten, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,5-1,5 µm (an der Spitze meistens nur 0,3 µm) dick.

Gewundene **Hyphenenden** nicht beobachtet.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-30 x 2-3 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen dichter werdend, Hyphen teilweise parallel angeordnet, Zellen 5-40 x 2-4 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 5-20 x 1,5-3,5 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen selten, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 60c-e)

Unterteilt in eine gelbliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd, Gloecystiden selten, fusiform bis zylindrisch, ähnlich einfachen Hyphenenden, bis 40 x 5 µm, ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses globos bis oval, 2-3 µm im Durchmesser, alle Wände bis 0,3 µm dick.

Nadelcystiden häufig, bis 140 x 2-4µm, basal nur selten erweitert, leicht gekrümmt bis gestreckt, sonst wie bei den entsprechenden Mantelcystiden.

Äußere Schicht ca. 30 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2-3 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3-0,7 µm dick, gelblich.

Innerer Teil bis 140 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-6 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-200 µm, 5-14 µm im Durchmesser, Wände ca. 0,5, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus; leiterartige Hyphen selten, verzweigt, 5-7 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1 µm, an Septen nur selten eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 1,5-20 µm, Septen 0,3-0,5(1) µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloecystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloecystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloecystiden in großen Tropfen, farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Bandenlängen nicht auswertbar.

Untersuchtes Material

Italien, Reg. Emilia-Romana, Prov. Parma, Borgo Val di Taro, Straße nach Rovinaglia, in Wald aus *Quercus cerris* und *Castanea sativa*, unter *Quercus cerris* 44°27'38''N, 9°45'35''O, ca. 700 m ü. N.N. 03.10.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1024 und Mykorrhiza MLB 1024 (in M).

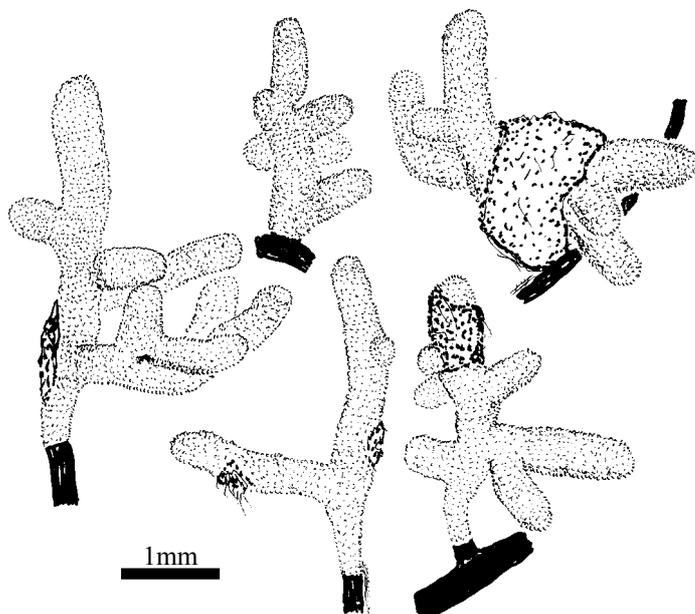


Abb. 58 *Russula faustiana*, Habitus der Mykorrhizen.

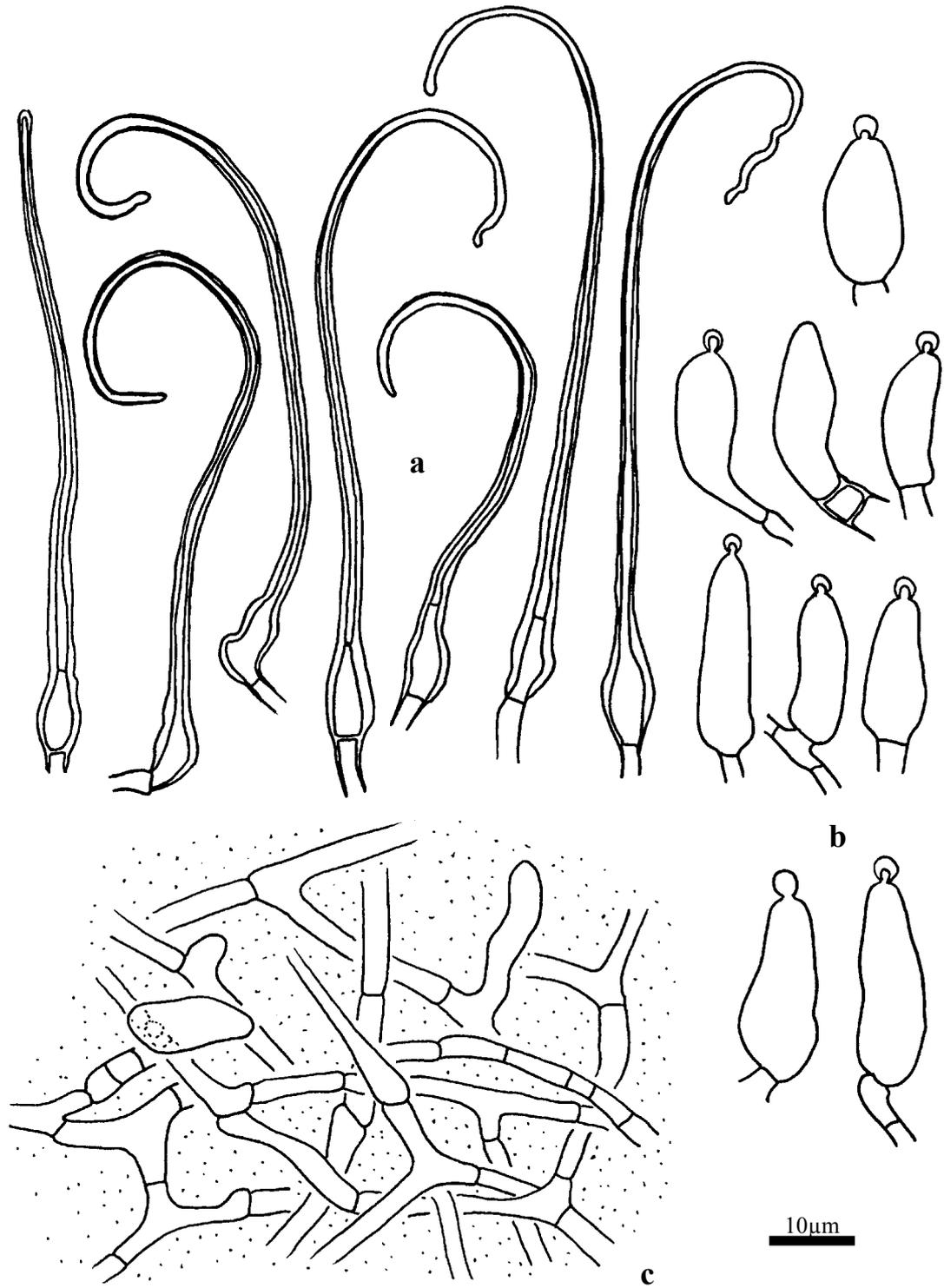


Abb. 59 *Russula faustiana*, Mantel in Flächenansicht **a.** Nadelcystiden. – **b.** Gloeocystiden. – **c.** Äußere Mantelschicht.

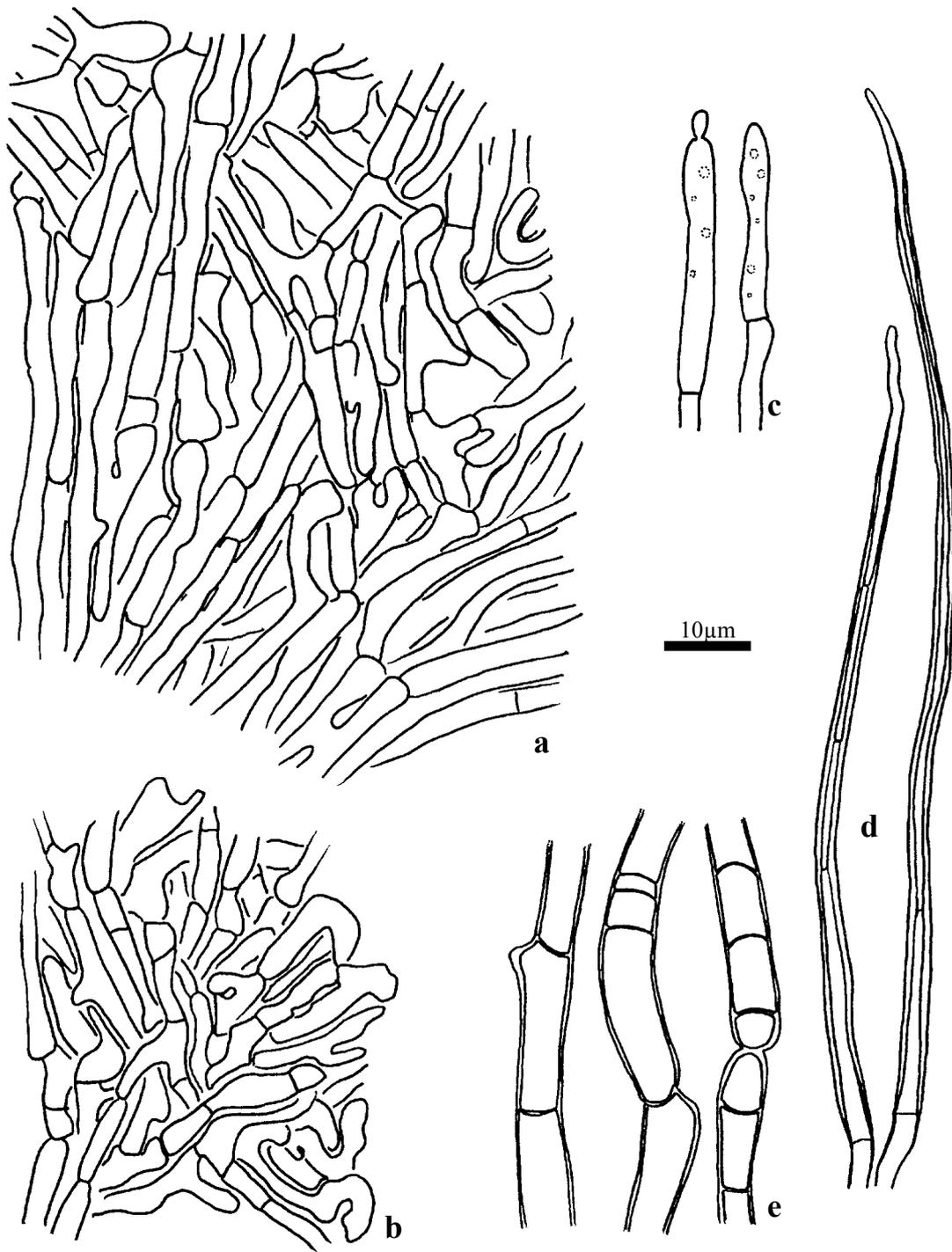


Abb. 60 *Russula faustiana* a.-b. Mantel in Flächenansicht a. Mittlere Mantelschicht. – b. Mantelinnenseite. c.-e. Rhizomorphen: c. Gloeocystiden. – d. Nadelcystiden. – e. Leiterartige Hyphen.

16. *Russula medulata* Romagn. (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Griseinae*)

+ *Populus tremula* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit kurzstacheliger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Mit Gloeo- und nadelförmigen Cystiden. Gloeocystiden dünnwandig, fusiform, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Nadelcystiden dickwandig, unverzweigt, basal erweitert. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeo- und Nadelcystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 63)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 5,5 mm lang.

Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 3 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, Bodenpartikel tragend.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 15 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,3 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 61)

Mantelcystiden: Zwei Typen von dicht stehenden Cystiden.

Gloeocystiden vereinzelt, zylindrisch bis leicht fusiform 25-40 µm lang, 3-6 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3 µm dick; ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses globos bis oval, 2-6 x 2-3 µm, Wände bis 0,3 µm dick.

Nadelcystiden häufig, nicht verzweigt, 30-60 µm lang, bis 3 µm im Durchmesser, basal ampullenförmig erweitert (6-16 x 5-6 µm), mit oder ohne dünne Sekundärsepten, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,5-1(1,5) µm dick. Daneben kleinere dünnwandige Stadien dieses Cystidentyps gefunden.

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** nicht beobachtet.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig bis ringförmig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-50 x 2-3 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen dichter werdend, Zellen 5-80 x 1,5-3 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 10-60 x 2-4 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen selten, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 62)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd, Gloeocystiden zylindrisch ähnlich einfachen Hyphenenden, 20-50 x 2,5-4 µm, ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses globos bis oval, 2-6 x 1,5-2,5 µm, selten zwei in einer Reihe, alle Wände bis 0,3 µm dick.

Nadelcystiden bis 80 x 2-4 µm, basal nur selten erweitert, sonst wie bei den entsprechenden Mantelcystiden.

Äußere Schicht ca. 30 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2-3,5 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3-0,5(1) µm dick, farblos bis gelblich.

Innerer Teil bis 150 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-6 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 40-250 µm, 5-11 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen verzweigt, 5-12 µm im Durchmesser, Wände 0,7-2 µm, an Septen nur selten eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 7-25 µm, Septen 0,5-1 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Cystiden) 15-25 µm dick, an der Spitze 15 µm, ungeschichtet, Zellen tangential 2-15 µm, radial 1-4 µm. Reste von Kalyptrazellen häufig, 1-5 x 10-30 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 30-50 µm, schräg-radial 10-25 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1,5-3 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden in großen Tropfen, farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 820 Bp

Alu I: 510 Bp, 210 Bp, 50 Bp

EcoR I: 380 Bp, 330 Bp, 50 Bp, 45 Bp

Hinf I: 340 Bp, 285 Bp, 75 Bp, 45 Bp

Taq I: 280 Bp, 95 Bp, 80 Bp, 75 Bp, 65 Bp, 45 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Starnberg, Gmd. Erlin-Andechs, nahe Mesnerbichl, auf Weide unter *Populus tremula*, ca. 710 m ü. N.N. 13.07.1997, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 418 und Mykorrhiza MLB 418 (in M).

Fruchtkörper für DNA-Vergleich:

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, bei *Populus tremula* im Isarhochuferwald, knapp südl. Grünwald, über Kalk, aber saure Bodenstelle, MTB 7935, 29.08.1983, leg. et. det. A. Einhellinger 61/83 (in M)

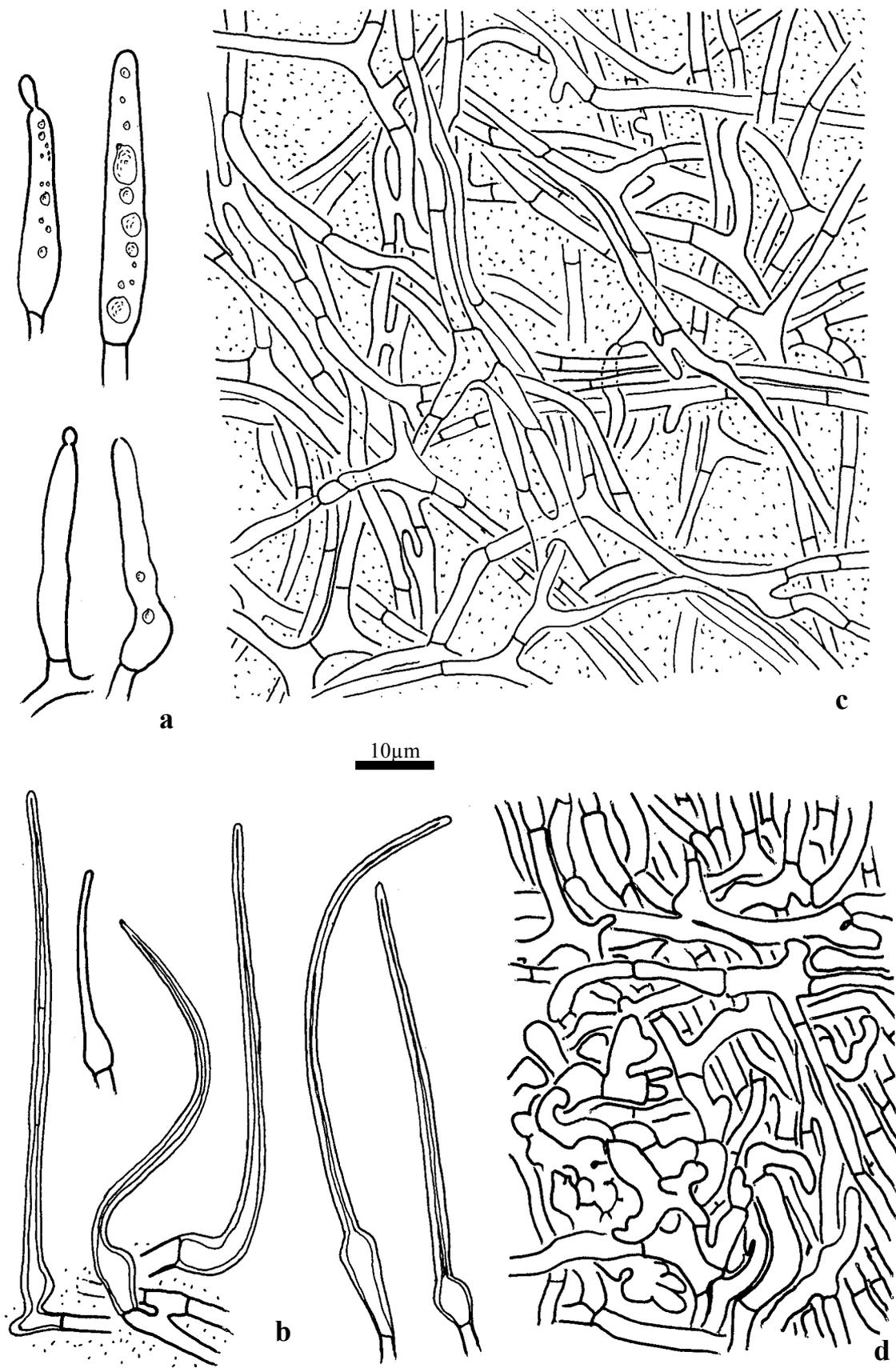


Abb. 61 *Russula medulata*, Mantel in Flächenansicht: a. Gloeocystiden. – b. Nadelcystiden. – c. Mittlere Mantelschicht, nahe der äußeren. – d. Mantelinnenseite.

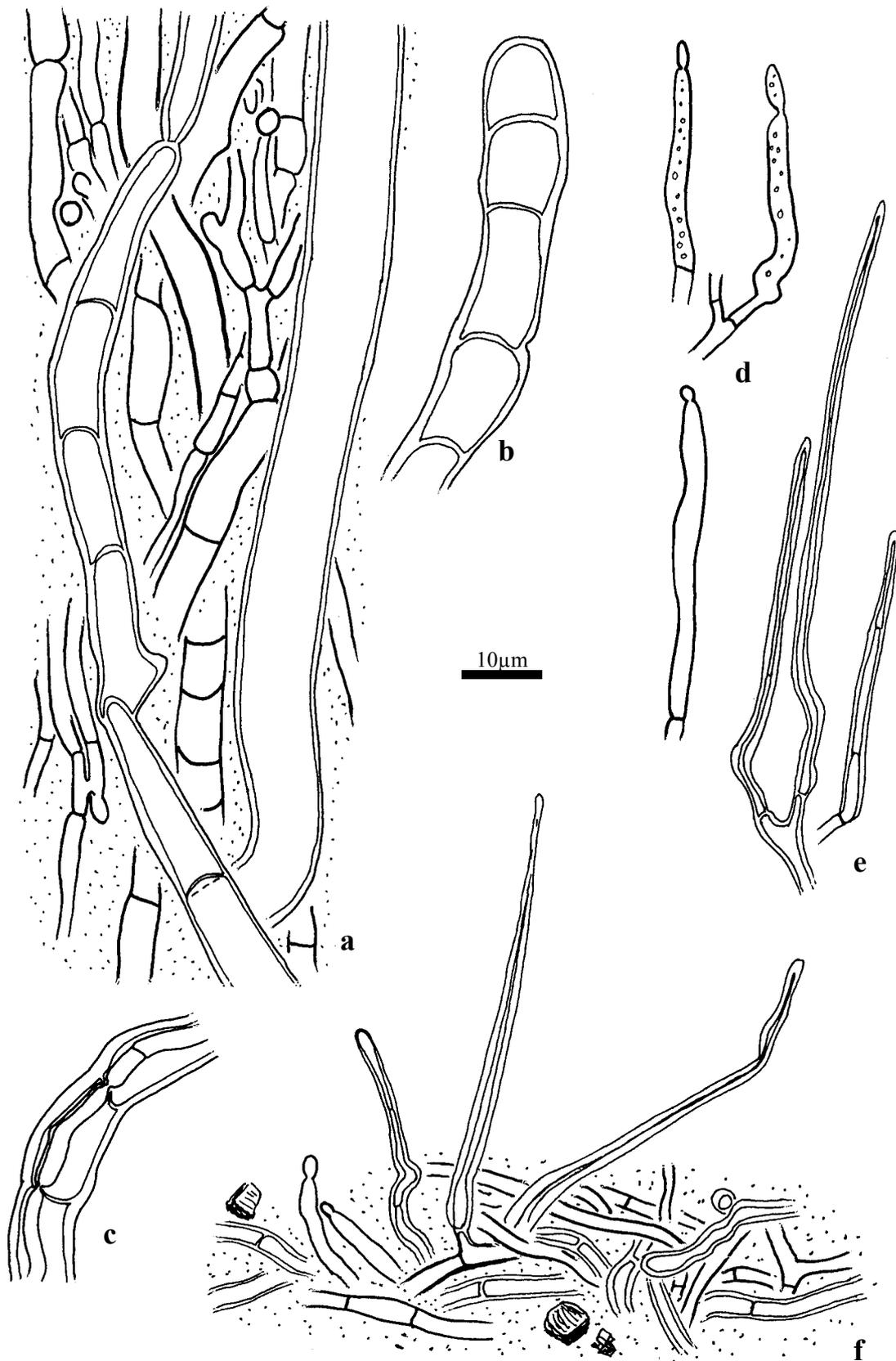


Abb. 62 *Russula medulata*, Längsschnitt durch Rhizomorpe: a. Innerer Teil. - b. Leiterartige Hyphe. - c. Leiterartige Hyphe mit intrahyphaler Hyphe. - d. Gloeocystiden. - e. Nadelcystiden. - f. Äußere Schicht.

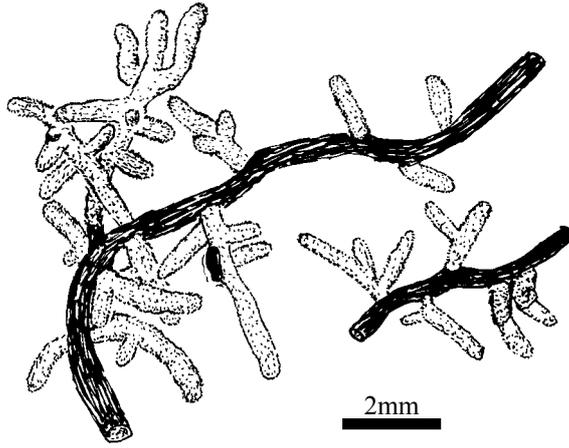


Abb. 63 *Russula medulata*, Habitus der Mykorrhizen.

4.1.3.1.3 Subsektion *Ilicinae* (Romagn.) Buyck

17. *Russula aeruginea* Lindl. ex Fr. (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Ilicinae*)

+ *Betula pendula* Roth

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Mit Gloeo- und wenigen nadelförmigen Cystiden. Gloeocystiden dünnwandig, fusiform, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Nadelcystiden selten, dünnwandig, kurz, unverzweigt, basal erweitert. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit hyphenähnlichen Gloeocystiden und langen, dickwandigen, nadelförmigen Cystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 64g)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, oft wellig gewunden, bis 6 mm lang. Hauptachse 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 1,5 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Luft einschüsse, Bodenpartikel tragend.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,4 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 64a-f)

Mantelcystiden: Zwei Typen von Cystiden.

Gloeocystiden häufig, dicht stehend, fusiform bis schmal oval 15-30(40) µm lang, 4-9 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3 µm dick; meistens mit einem apikalen Knöpfchen, dieses globos bis oval, 2-3(4) x 1,5-2,5(3,5) µm, selten 2 in einer Reihe, Wände bis 0,3 µm dick.

Daneben vereinzelt einfache, flaschen- bis **nadelförmige Cystiden**, 25-55 µm lang, bis 1-2,5 µm im Durchmesser, basal oft ampullenförmig (bis 5 µm) erweitert, ohne Sekundärsepten, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** nicht beobachtet.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-25 x 1,5-3,5 µm, Zellwände farblos, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen dichter werdend, Zellen 10-50 x 1,5-3,5 µm, Hyphen nahe der Innenseite oft in weiten Bereichen parallel zueinander orientiert.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen meistens parallel zueinander, Hyphenzellen 10-50 x 2-4 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 65)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden abweichend zu jenen des Mantels, Gloeocystiden zylindrisch, ähnlich einfachen Hyphenenden, 30-60 x 2-3 µm, ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses oval, 2,5-4,5 x 2-3 µm, selten zwei in einer Reihe, alle Wände bis 0,3 µm dick.

Nadelcystiden 35-150 x 1,5-4µm, basal nicht erweitert, Wände farblos bis gelblich, 0,5-1(1,5) dick, an der Spitze Wand ca. 0,3 dick und Lumen erweitert, ohne oder mit dünnen Septen.

Äußere Schicht 10-50 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2-3 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3(0,5) µm dick, farblos bis gelblich.

Innerer Teil bis 150 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 30-200 µm, 4-12 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen selten, 5-13 µm im Durchmesser, Wände 0,7-2 µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-30 µm, Septen 0,5-2 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Cystiden) 25-40(60) µm dick, an der Spitze 20-30 µm, undeutlich geschichtet, Hyphen von außen nach innen dichter gepackt, Zellen tangential 3-25 µm, radial 2-6 µm. Reste von Kalyptrazellen ca. 1,5 x 20 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 10-50 µm, schräg-radial 25-40 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1,5-3 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden in großen Tropfen, farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 690 Bp

Alu I: 480 Bp, 185 Bp

EcoR I: 340 Bp, 315 Bp

Hinf I: 2 x330 Bp

Taq I: 280 Bp, 145 Bp, 100 Bp, 90 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Kelheim, Gmd. Offenstetten, See, Innlanddünen, unter *Betula pendula*, 48°49'N, 11°53'30''O, ca. 365 m ü. N.N. 21.07.1997. leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 922 und Mykorrhiza MLB 922 (in M).

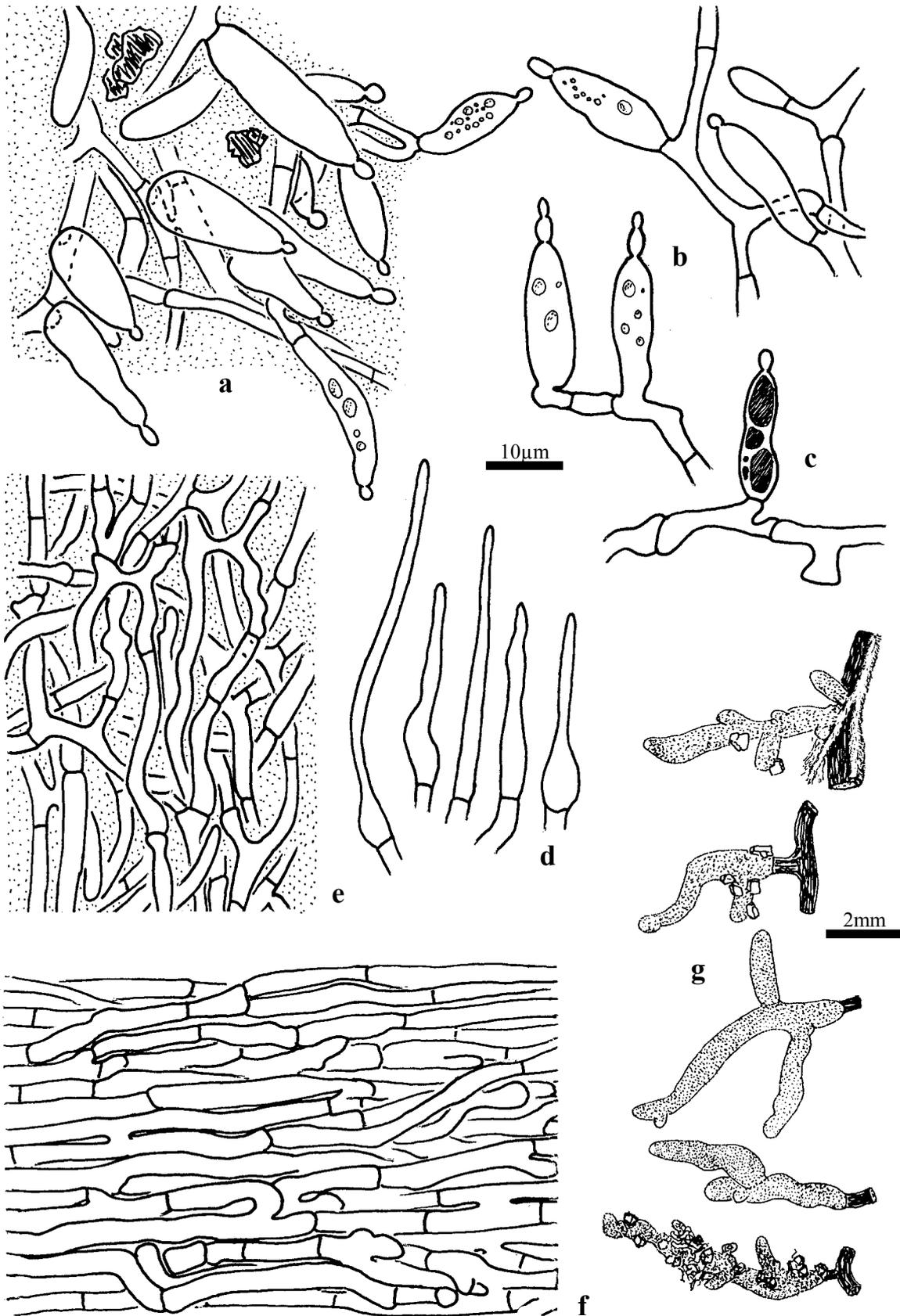


Abb. 64 *Russula aeruginea* a-f Mantel in Flächenansicht – a. Mantelaußenseite mit Gloeocystiden. – b. Gloeocystiden. – c. Gloeocystide mit dunkelbraunem Inhalt nach Reaktion mit Sulfovanillin. – d. Flaschen- bis nadelförmige Cystiden. – e. Mittlere Mantelschicht. – f. Mantelinnenseite. – g. Habitus der Mykorrhizen mit Rhizomorphen (oben).



Abb. 65 *Russula aeruginea*, Rhizomorpe im Längsschnitt: **a.** Innerer Teil mit Gefäßhyphen. – **b.** Leiterartige Hyphen. – **c.** Nadelcystiden, (Pfeil: Querschnitt). – **d.** Gloeocystiden

4.1.3.1.4 Subsektion *Virescentinae* Singer

18. *Russula virescens* (Schaeff.) Fr. (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Virescentinae*)

+ *Quercus robur* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit lang stacheliger Oberfläche. Äußere Mantelschichten plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen. Mit Gloeo- und nadelförmigen Cystiden. Gloeocystiden dünnwandig, zylindrisch, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Nadelcystiden dickwandig, unverzweigt, basal nicht erweitert. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeo- und Nadelcystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 67b)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 3 mm lang.

Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt. Bis 1 mm lang, 0,3-0,4 im Durchmesser. Oberfläche kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, Bodenpartikel tragend.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 35 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,3 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 66Abb. 67a)

Mantelcystiden: Zwei Typen von dicht stehenden Cystiden.

Gloeocystiden vereinzelt, zylindrisch bis schwach fusiform 20-45 µm lang, 2-3 µm im Durchmesser, Wände hyalin, gelblich, 0,3-0,5 µm dick; ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses globos bis oval, 2-5 x 2-2,5 µm, Wände bis 0,3-0,5 µm dick.

Nadelcystiden häufig, nicht verzweigt, 80-160 µm lang, bis 2 µm im Durchmesser, basal nicht erweitert, mit oder ohne dünne Sekundärsepten, Wände hyalin, gelblich, 0,5-1 µm dick.

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** nicht beobachtet.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-50 x 2-3 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht nahe den äußeren Schicht dieser ähnlich, Hyphennetz nach innen dichter werdend, nahe der Innenseite pseudoparenchymatisch mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen 10-30 x 2-10 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 10-50 x 2-5 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen selten, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 67c-e)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd, Gloeocystiden zylindrisch, ähnlich einfachen Hyphenenden, 20-40 x 1,5-3 µm, ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses oval, 2-3 x 1,5-2 µm, alle Wände bis 0,3 µm dick.

Nadelcystiden bis 150 x 2 µm, basal nicht erweitert, sonst wie bei den entsprechenden Mantelcystiden.

Äußere Schicht 15-30 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2-4 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3 µm dick, farblos bis gelblich.

Innerer Teil bis 150 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-200 µm, 4-9 µm im Durchmesser, Wände 0,5 µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen verzweigt, 5-16 µm im Durchmesser, Wände 0,5-2(3) µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 7-25 µm, Septen 0,5-1,5(3) µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Cystiden) 15-25 µm dick, an der Spitze 15 µm, mit 2 deutlichen Schichten, äußere Schicht locker, Zellen tangential 1-20 µm, radial 1-3 µm, innere Schicht dicht gepackt, Zellen tangential 2-15 µm, radial 2-6 µm. Reste von Kalyptozellen bis 1,5 x 20 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 25-50 µm, schräg-radial 6-20 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1,5-3 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden in großen Tropfen, farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 790 Bp

Alu I: 520 Bp, 225 Bp, 50 Bp

EcoR I: 380 Bp, 340 Bp, 45 Bp

Hinf I: 340 Bp, 290 Bp, 75 Bp, 45 Bp

Taq I: 290 Bp, 135 Bp, 130 Bp, 75 Bp, 65 Bp, 45 Bp

Untersuchtes Material

Polen, Woj. Katowickie, Racibórz, NSG Lezctak, Teichgebiet nördl. Markowice, sandiger Damm, unter *Quercus robur*, ca. 180 m ü. N.N. 29.08.1997. leg. L. Beenken, M. Z. Szczepka & Ch. Hahn, det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 495 und Mykorrhiza MLB 495 (in M).

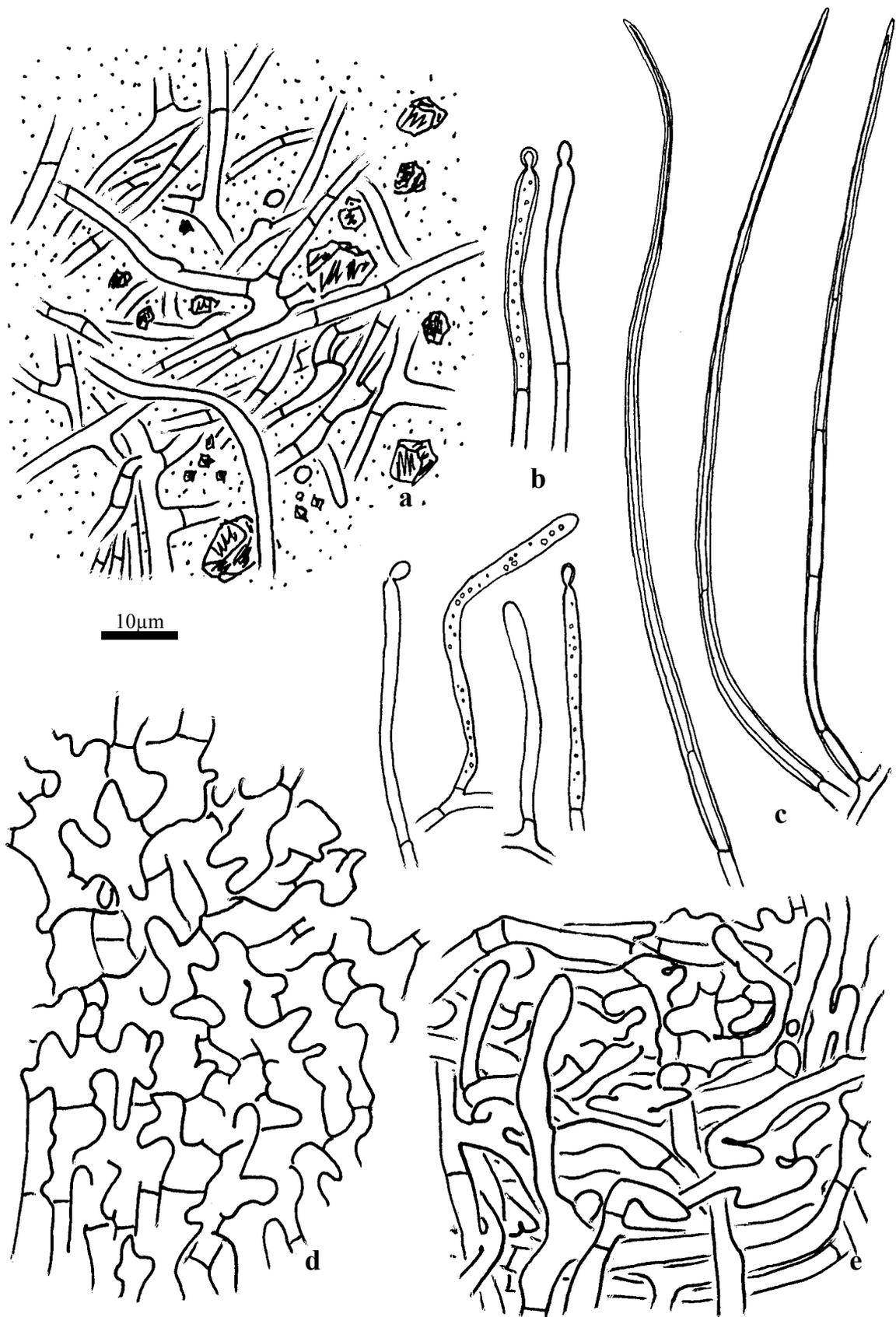


Abb. 66 *Russula virescens*, Mantel in Flächenansicht: a. Äußere Mantelschicht. – b. Gloeocystiden. – c. Nadelcystiden. – d. Mittlere Mantelschicht, nahe der Innenseite. – e. Mantelinnenseite.

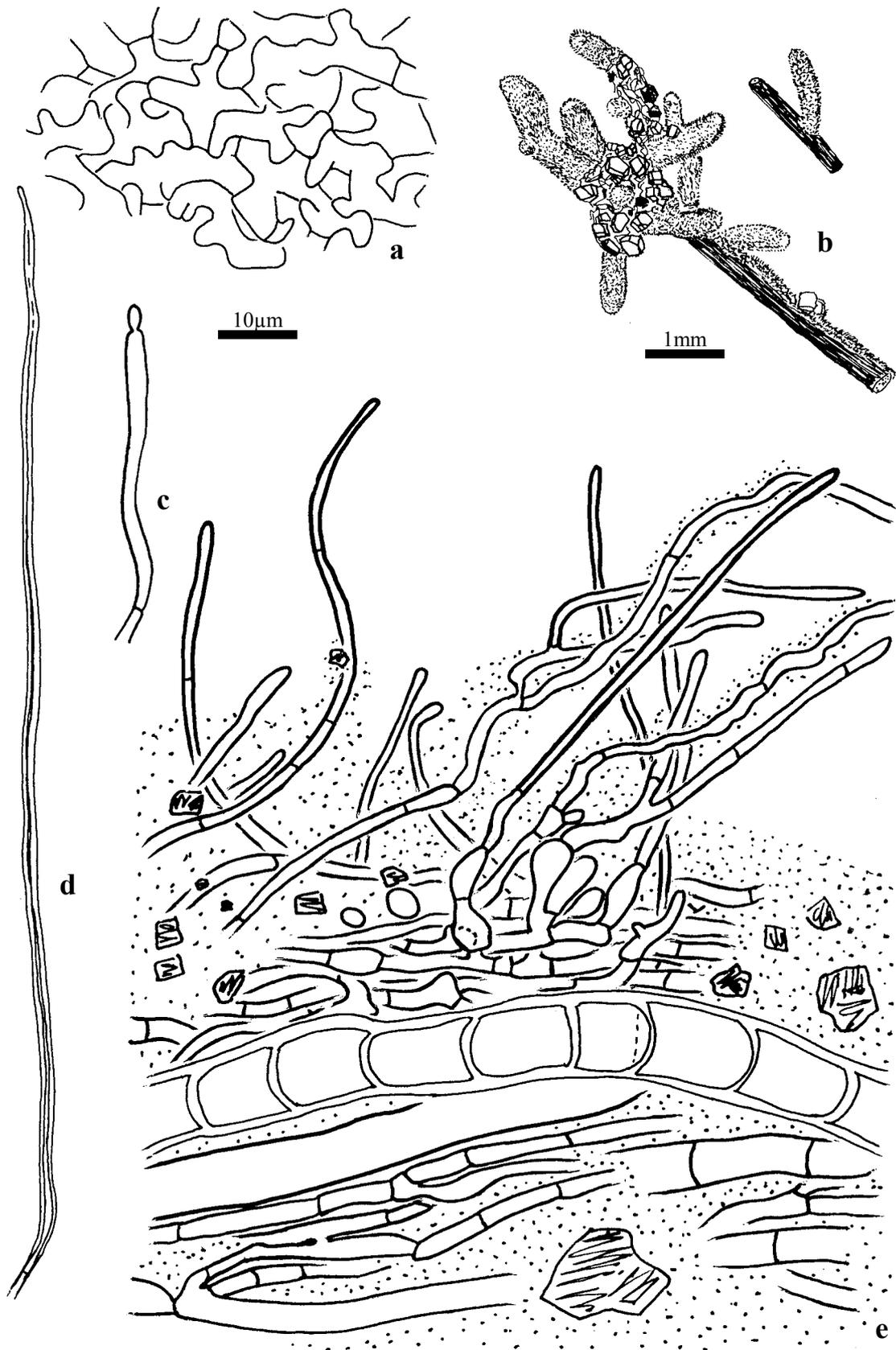


Abb. 67 *Russula virescens* a. Mittlere Mantelschicht in der Spitze. – b. Habitus der Mykorrhizen. – c.-e. Rhizomorphe: c. Gloeocystide. – d. Nadelcystide. – e. Längsschnitt, innerer Teil mit Gefäß- und leiterartigen Hyphen.

4.1.3.1.5 Subsektion *Amoeninae* Singer

19. *Russula amoena* Quél. var. *acystidiata* Romagn. (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Amoeninae*)

+ *Quercus cerris* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen einfach, selten verzweigt, hellbraun, mit rauer bis kurzstacheliger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, mit ausgeprägter gelatinöser Matrix. Gloeopleren Elemente fehlend. Nur mit nadelförmigen Cystiden. Diese locker stehend, dünnwandig, unverzweigt, kurz. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit nadelförmigen Cystiden, innerer Teil mit wenigen Gefäßhyphen und vielen engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 68)

Mykorrhizensysteme einfach, selten monopodial-pinnat verzweigt, bis 4 mm lang. Hauptachse 0,25-0,35 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 0,5 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche rau bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, Bodenpartikel tragend. Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 15 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,3 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 69)

Mantelcystiden: Nur **Nadelcystiden**, diese einzeln oder in kleinen Gruppen aus der den äußeren Mantel bedeckenden gelatinösen Schicht ragend, unverzweigt, 15-35 µm lang, 1-1,5 µm, im Durchmesser, basal leicht bis ampullenförmig erweitert, 2-4 µm im Durchmesser, ohne Sekundärsepten, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3-0,5 µm dick.

Gewundene **Hyphenenden** nicht beobachtet.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, sehr locker plektenchymatisch, mit dicker gelatinöser Matrix, auf der viele Bodenpartikel haften, Hyphen netzartig bis ringförmig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-40 x 1,5-2,5 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht dicht plektenchymatisch, Hyphen teilweise parallel angeordnet, Zellen 5-50 x 1,5-3,5 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 10-30 x 2-4 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen 1-2 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 70)

Unterteilt in eine äußere, Cystiden tragende Schicht und einen inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd, nur Nadelcystiden, häufig, 20- 80 x 2-4µm, basal nur selten erweitert, Wände 0,5-1 µm dick.

Äußere Schicht ca. 20 µm dick, mit gelatinöser Matrix und vielen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2-3 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3-1 µm dick, farblos bis gelblich.

Innerer Teil bis 170 µm mächtig, mit dichter gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-6 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen selten, teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-200 µm, 5-15 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1,5, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus; leiterartige Hyphen sehr häufig, verzweigt, 5-20 µm im Durchmesser, Wände 0,5-2,5 µm, an Septen nur selten eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-35 µm, Septen (0,3)0,5-2 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt, oft mit intrahyphalen Hyphen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: -
 Sulfovanillin: -
 Milchsäure: -
 Baumwollblau: Zellwände blau.
 FeSO₄: -
 Guaiac: -
 KOH: -
 Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B
 PCR-Produkt: 940 Bp
 Alu I: 580 Bp, 265 Bp, 60 Bp
 EcoR I: 550 Bp, 380 Bp
 Hinf I: 390 Bp, 215 Bp, 120 Bp, 50 Bp
 Taq I: 220 Bp, 100 Bp, 50 Bp

Untersuchtes Material

Italien, Reg. Emilia-Romana, Prov. Parma, Borgo Val di Taro, Straße nach Rovinaglia, in Wald aus *Quercus cerris* und *Castanea sativa*, unter *Quercus cerris*, 44°27'38''N, 9°45'35''O, ca. 700 m. 03.10.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1021, Mykorrhiza MLB 1021 (in M).

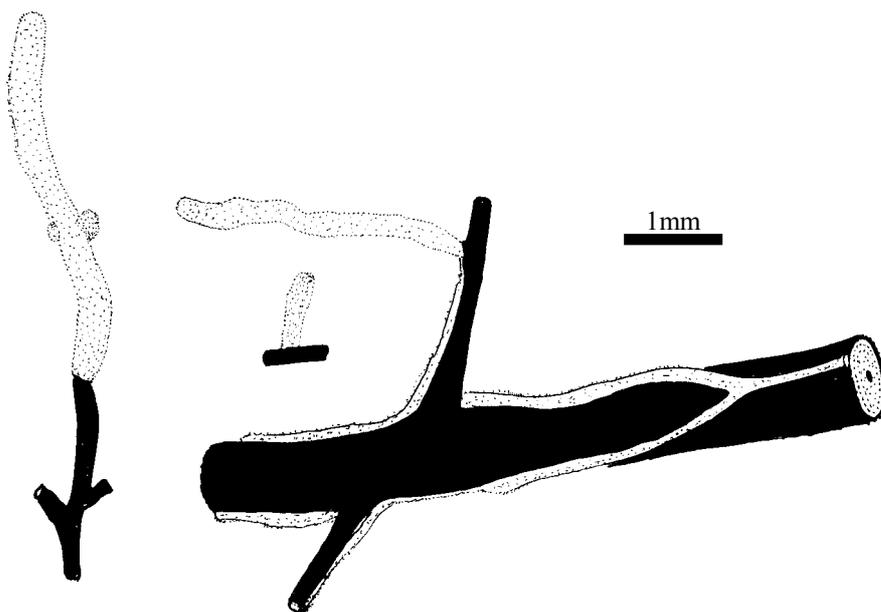


Abb. 68 *Russula amoena* var. *acystidiata*, Habitus der Mykorrhizen und Rhizomorphen.

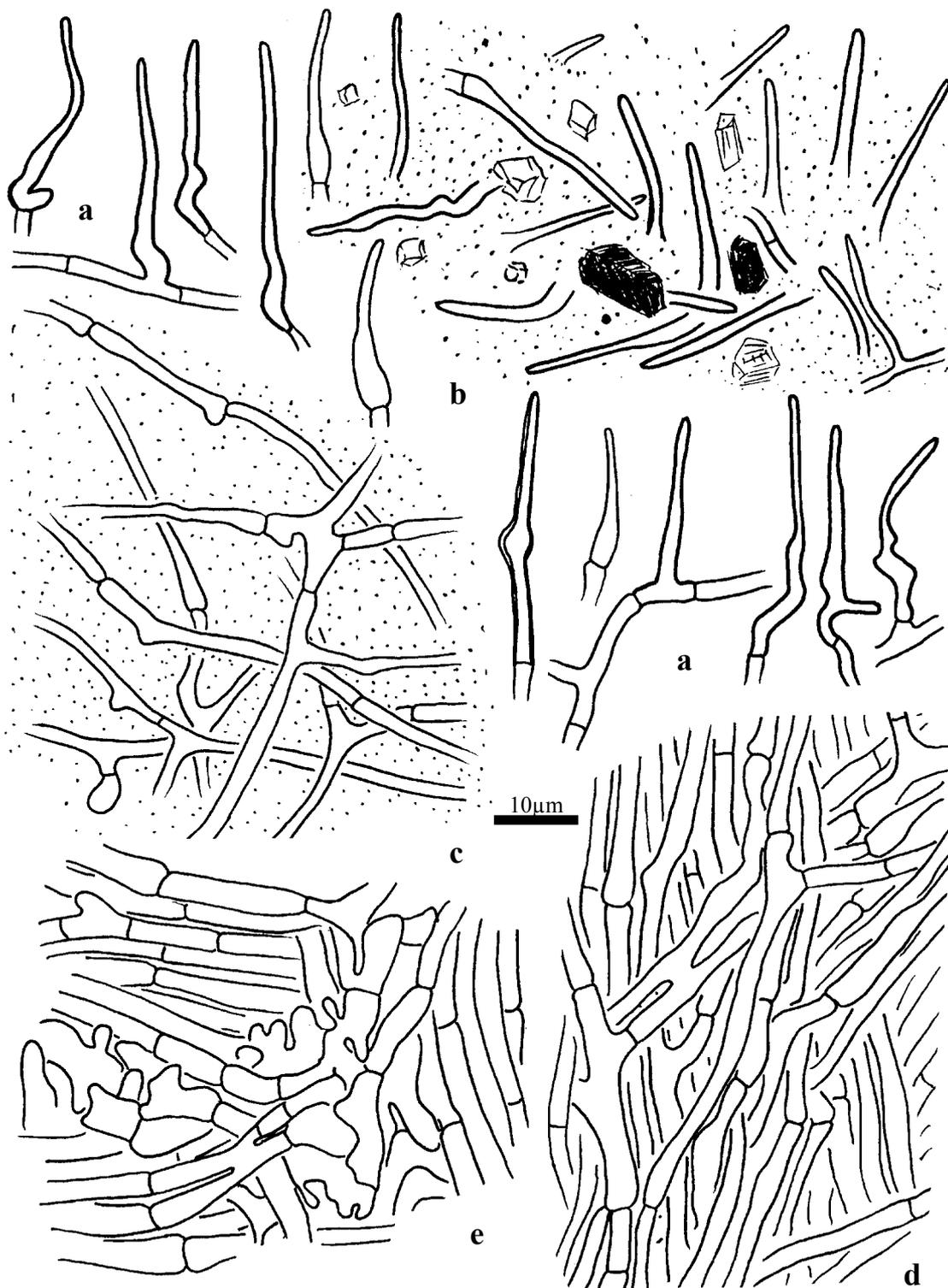


Abb. 69 *Russula amoena* var. *acystidiata*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Nadelcystiden. – **b.** Mantelaußenseite, mit aus gelatinöser Schicht ragenden Nadelcystiden. – **c.** Äußere Mantelschicht. – **d.** Mittlere Mantelschicht. – **e.** Mantelinnenseite.

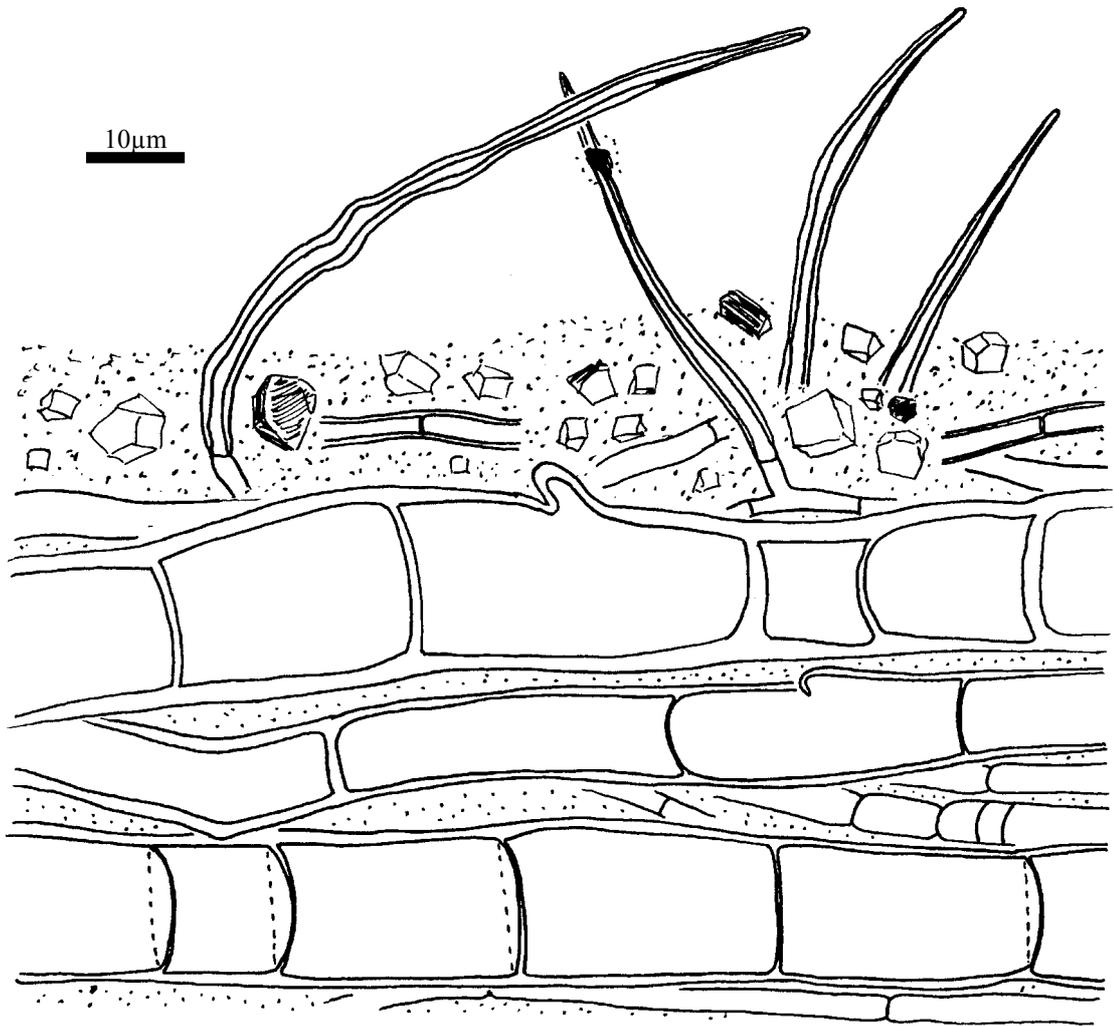


Abb. 70 *Russula amoena* var. *acystidiata*, Längsschnitt durch Rhizomorphe.

4.1.3.1.6 Subsektion Pseudoepitheliosinae Buyck

20. *Russula* aff. *parasitica* (Heim) Buyck (Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Pseudoepitheliosinae*)

+ *Uapaca guineensis* Müll. Arg.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, orange-braun, mit fast glatter Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit ausgeprägter gelatinöser Matrix. Mit weit auseinander stehenden Gloeo- und Nadelcystiden. Gloeocystiden dünnwandig, fusiform, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen. Nadelcystiden kurz, dickwandig, unverzweigt, basal erweitert. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeocystiden und sichelförmigen Nadelcystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 73)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 15 (20) mm lang. Hauptachse 0,2-0,25 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis stark geschlängelt, bis 5 mm lang, 0,15-0,2 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt bis rau, orange- bis hellbraun, an der Spitze heller.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 10 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,1 mm hoch und 0,15 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 71, Abb. 72a)

Mantelcystiden: Zwei Typen von sehr locker stehenden Cystiden.

Gloeocystiden zylindrisch bis fusiform 12-35 µm lang, 2,5-6 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos, 0,3 µm dick; ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses subglobos bis fusiform, 1-3 x 1-3 µm, Wände 0,3 µm dick.

Nadelcystiden einfach, 20-30 µm lang, bis 3 µm im Durchmesser, basal bis 5 µm erweitert, ohne oder mit Sekundärsepten, Wände hyalin, farblos, 0,5-1,5 µm dick.

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** zwischen den Cystiden nicht gefunden.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit dichter gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig bis ringförmig arrangiert, verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-50 x 2-4 µm, Zellwände farblos, 0,3(0,5) µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen dichter werdend, aus kreuzweise gebündelten Hyphen, Zellen 2-40 x 1,5-4 µm, Septen gruppenweise engstehend.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 10-30 x 2-5 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen selten, 1,5-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 72c-f)

Unterteilt in eine gelbliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd, sehr selten, weite Bereiche der Rhizomorphen ohne Cystiden, diese meistens in Gruppen stehend. Gloeocystiden fusiform bis zylindrisch, bis 40 x 4 µm, ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen, dieses oval bis fusiform, 1,5-3 x 1-1,5 µm, alle Wände bis 0,3 µm dick.

Nadelcystiden sichelförmig gebogen, 50-120 lang, bis 3µm im Durchmesser, basal bis 5 µm erweitert, Wände 0,3 (Spitze) bis 1,5 µm (Basis) dick.

Äußere Schicht bis ca. 10 µm dick, mit gelatinöser Matrix, Hyphen 2-3µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm dick, farblos bis gelblich.

Innerer Teil bis 50 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-3,5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Zentral wenige (1-4) Gefäßhyphen und leiterartige Hyphen, Gefäßhyphen selten verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-150 µm, 5-12 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1 µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus; leiterartige Hyphen, 5-10 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1,5 µm, an Septen nur selten eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 3-30 µm, Septen 0,3-0,5 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt, Lumen mit wenigen, polyedrischen Kristallen (ca. 2 µm im Durchmesser).

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser aus FAA: Intakte Gloeocystiden mit granulärem Inhalt.

Sulfovanillin: nicht geprüft

Milchsäure aus FAA: Inhalt der Gloeocystiden farblos, hyalin.

Baumwollblau aus FAA: Zellwände blau.

FeSO₄: nicht geprüft

Guaiac: nicht geprüft

KOH aus FAA: -

Melzers Reagenz aus FAA: -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B

PCR-Produkt: 910 Bp

Alu I: 540 Bp, 130 Bp, 60 Bp

EcoR I: 520 Bp, 340 Bp, 55 Bp

Hinf I: 380 Bp, 350 Bp, 130 Bp, 50 Bp

Taq I: 510 Bp, 190 Bp, 110 Bp, 55 Bp

Untersuchtes Material

Kamerun, South West Province, Fako Division, Limbe, Bimbia-Bonadikombo community forest, „Nature Trail“, am Rand einer Frischwassermangrove unter *Uapaca guineensis* (det. M. Sainge), 3°59'N, 9°16'O, ca. 5 m ü. N.N. 16.10.2001, leg. L. Beenken, Th. Franke & M. Sainge, det. L. Beenken, Fruchtkörper und Mykorrhiza 2001/K172 (in M).

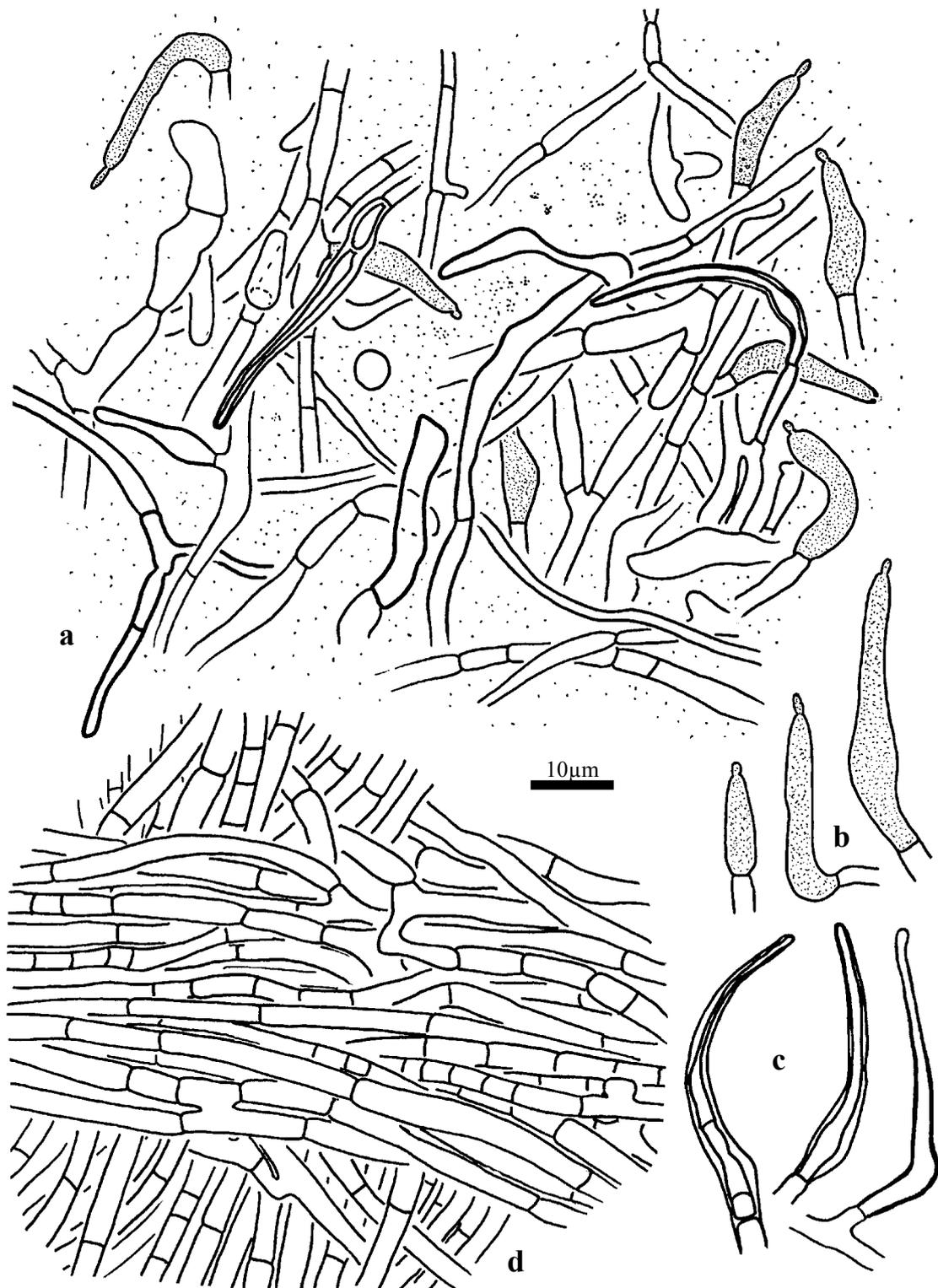


Abb. 71 *Russula aff. parasitica*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Mantelaußenseite mit Gloeo- und Nadelcystiden. – **b.** Gloeocystiden. – **c.** Nadelcystiden. – **d.** Mittlere Mantelschicht. Einige Hyphen mit engstehenden Septen.

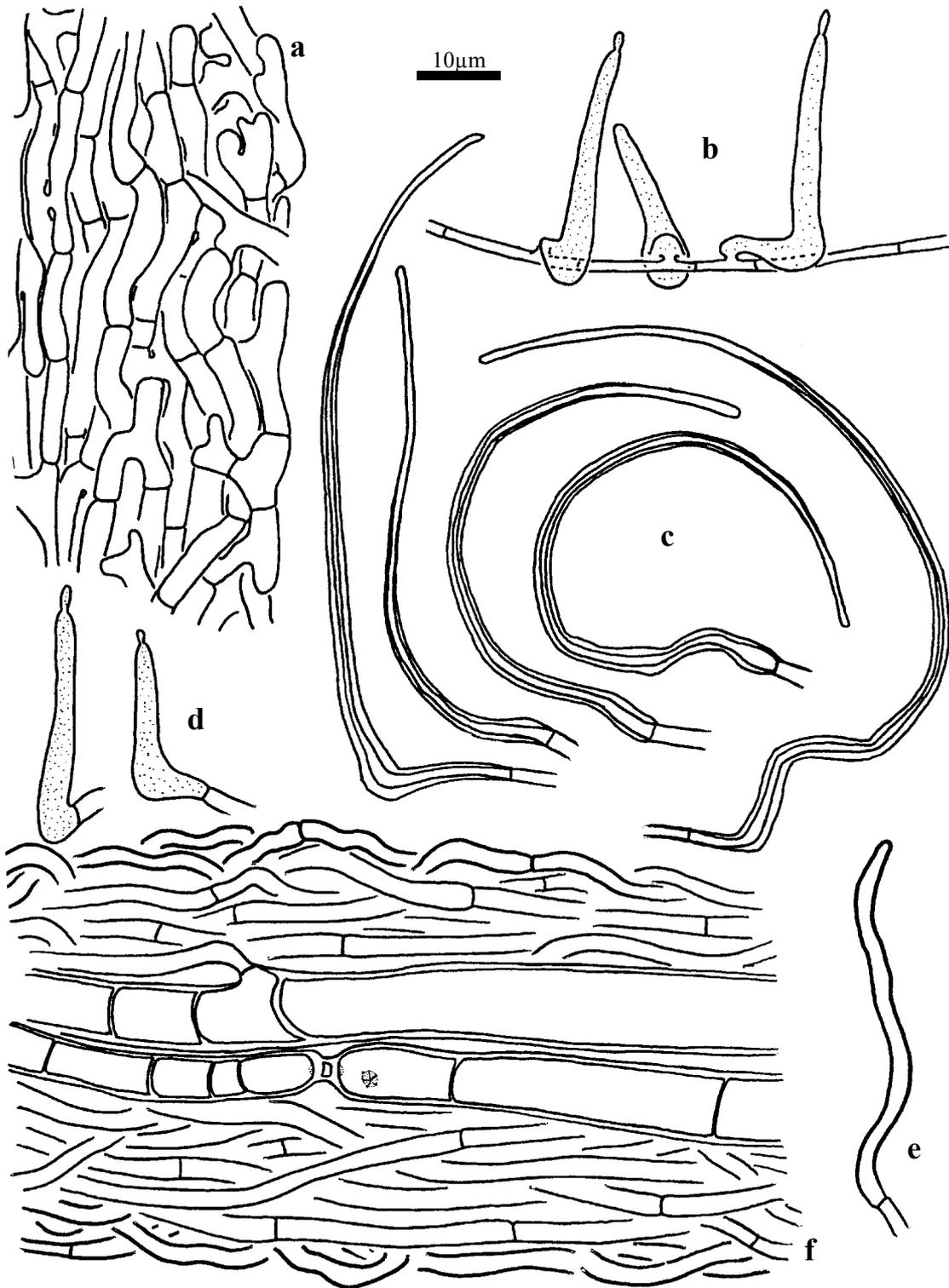


Abb. 72

Russula aff. parasitica a. Mantelinnenseite. – b. Gloeocystiden an abziehender Hyphe – c.-f. Rhizomorpe: c. Nadelcystiden. – d. Gloeocystiden. – e. Einfaches Hyphenende aus der Außenschicht. – f. Längsschnitt durch gesamte Rhizomorpe in einem cystidenfreien Bereich.

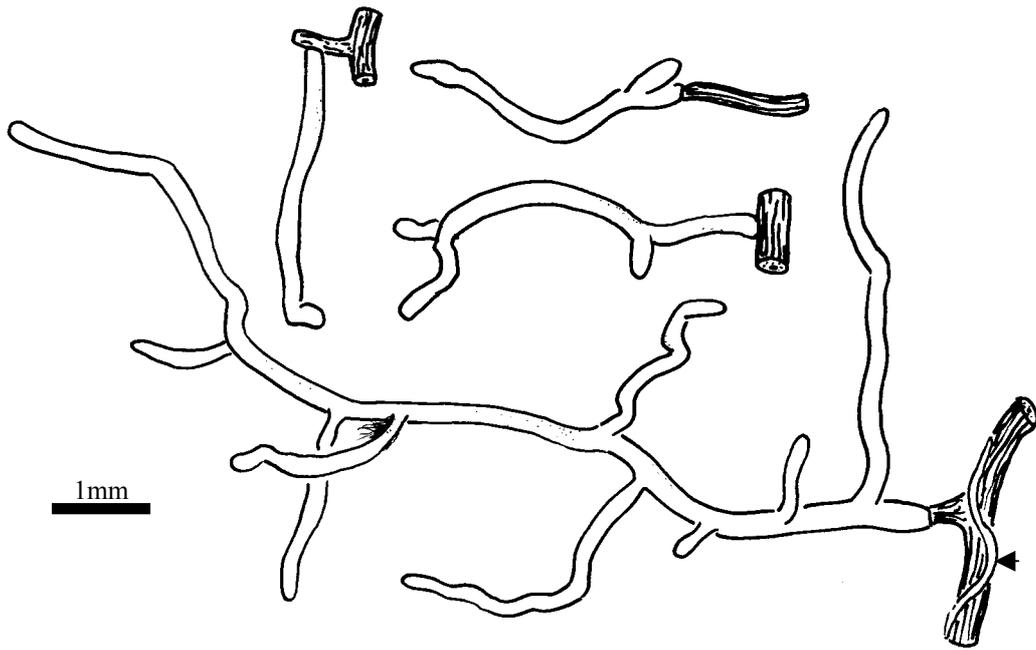


Abb. 73 *Russula aff. parasitica*, Habitus der Mykorrhizen mit Rhizomorphe (Pfeil).

4.1.3.2 Sektion *Indolentes* Melzer-Zvára 1927

(= Subsektion *Cyanoxanthinae* Singer 1932)

21. *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr. (Sekt. *Indolentes*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, große Bereiche der Oberfläche von miteinander verklebten Bodenpartikeln bedeckt, freie Teile mit kurzstacheliger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Mit Gloeo- und hyphenförmigen Cystiden. Gloeocystiden dünnwandig, unregelmäßig flaschenförmig, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Hyphenförmige Cystiden unverzweigt. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeo- und hyphenförmigen Cystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 75a)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 6 mm lang.

Hauptachse 0,4-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 2 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, großteils von Bodenpartikel bedeckt.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,1 mm hoch und 0,2 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 74, Abb. 75b-d)

Mantelcystiden: Zwei Typen von dicht stehenden Cystiden.

Gloeocystiden vereinzelt, vielgestaltig, zylindrisch, fusiform bis ausgeprägt flaschenförmig, sitzend oder gestielt, 10-40 µm lang, 2,5-5 µm im Durchmesser, Wände hyalin, gelblich, 0,3(0,5) µm dick; ohne oder mit einem apikalen Knöpfchen dieses globos, 1-1,5 µm im Durchmesser, Wände bis 0,3 µm dick, selten 2-3 in einer Reihe;

Hyphenförmige Cystiden häufig, unterscheiden sich von normalen Hyphenenden durch dickere Wände, nur sehr selten verzweigt, 40-80 µm lang, 1,5-3 µm im Durchmesser, basal nicht erweitert, ohne oder mit einem bis vielen, engstehenden Septen, Wände hyalin, gelblich, ca. 0,5 µm dick. Anastomosen zwischen zwei Cystiden einmal gefunden (Abb. 74d*).

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** nicht beobachtet.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig bis ringförmig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-30 x 2-3,5 µm, Zellwände farblos, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht ähnlich der äußeren Schicht, Hyphennetz nach innen dichter werdend, Hyphen nahe der Innenseite oft in weiten Bereichen parallel zueinander orientiert, Zellen 20-50 x 2-3,5 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphenzellen 10-30 x 2-4(9) µm, mit vielen palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen (Abb. 75e) 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen. Bei den abziehenden Hyphen der Rhizomorphen oft ballonartig erweiterte (bis 10 µm) Zellbereiche, insbesondere an den Verzweigungen, gefunden. Dort teilweise die Wände bis 0,7 µm verdickt.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 74, Abb. 76)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden jenen des Mantels ähnelnd, Gloeocystiden zylindrisch, einfachen Hyphenenden gleichend, bis flaschenförmig, 11-30(45) x 2-4 µm, ohne oder mit einem apikalen globosem Knöpfchen, Wände bis 0,3 µm dick. Hyphenförmige Cystiden 40-80(110) x 2-3µm, basal selten blasig erweitert, Wände hyalin, gelblich, ca. 0,5 µm dick.

Äußere Schicht 10-50 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2-2,5 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3 µm dick, gelblich.

Innerer Teil bis 200 µm mächtig, mit gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 60-300 µm, 5-10 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1(1,5), an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen verzweigt, 5-12 µm im Durchmesser, Wände 0,7-1,5 µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 5-30 µm, Septen 0,5-1,5 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Cystiden und ohne bis 100 µm dicke gelatinöse mit Bodenpartikeln durchsetzte Auflage) 8-23 µm dick, an der Spitze ca. 25 µm, nicht deutlich geschichtet, Hyphen von außen nach innen dichter gepackt, Zellen tangential 2-25 µm, radial 1,5-3 µm. Reste von Kalyptrazellen häufig, 1-5 x 10-60 µm. Tanninzellen fehlend. Epidermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 10-40 µm, schräg-radial 30-70 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden in großen Tropfen oder farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiaac: Mantelpräparat blau oder keine Reaktion.

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 800 Bp

Alu I: 525 Bp, 205 Bp, 50 Bp

EcoR I: 2 x 330 Bp, 55 Bp, 45 Bp

Hinf I: 360 Bp, 330 Bp, 45 Bp

Taq I: 360 Bp, 270 Bp, 65 Bp, 45 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Schwaben, Lkr. Oberallgäu, Gmd. Obersdorf, Faistenoy, Fellhorn, Kanzelwand, Bergbuchenmischwald, 47°20'50''N, 10°14'30''O, ca. 1350 m ü. N.N. 02.09.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 963 und Mykorrhiza MLB 963 (in M).

22. *Russula cyanoxantha* fo. *cutefracta* (Cooke) Sarnari. (Sekt. *Indolentes*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Die Mykorrhizen von *Russula cyanoxantha* fo. *cutefracta* zeigen in keinem Merkmal einen Unterschied zur Typusform, *Russula cyanoxantha* fo. *cyanoxantha* (Schaeff.) Fr.

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Starnberg, Gmd. Starnberg, Leutstetten, Einbettl, Sonnenberg, an der Straße nach Wangen, *Fagus sylvatica* L. in Buchenwald, 48°01'30" N, 11°23' O, 600m über NN, MTB Nr. 7934. leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 571 und Mykorrhiza MLB 571 (in M).

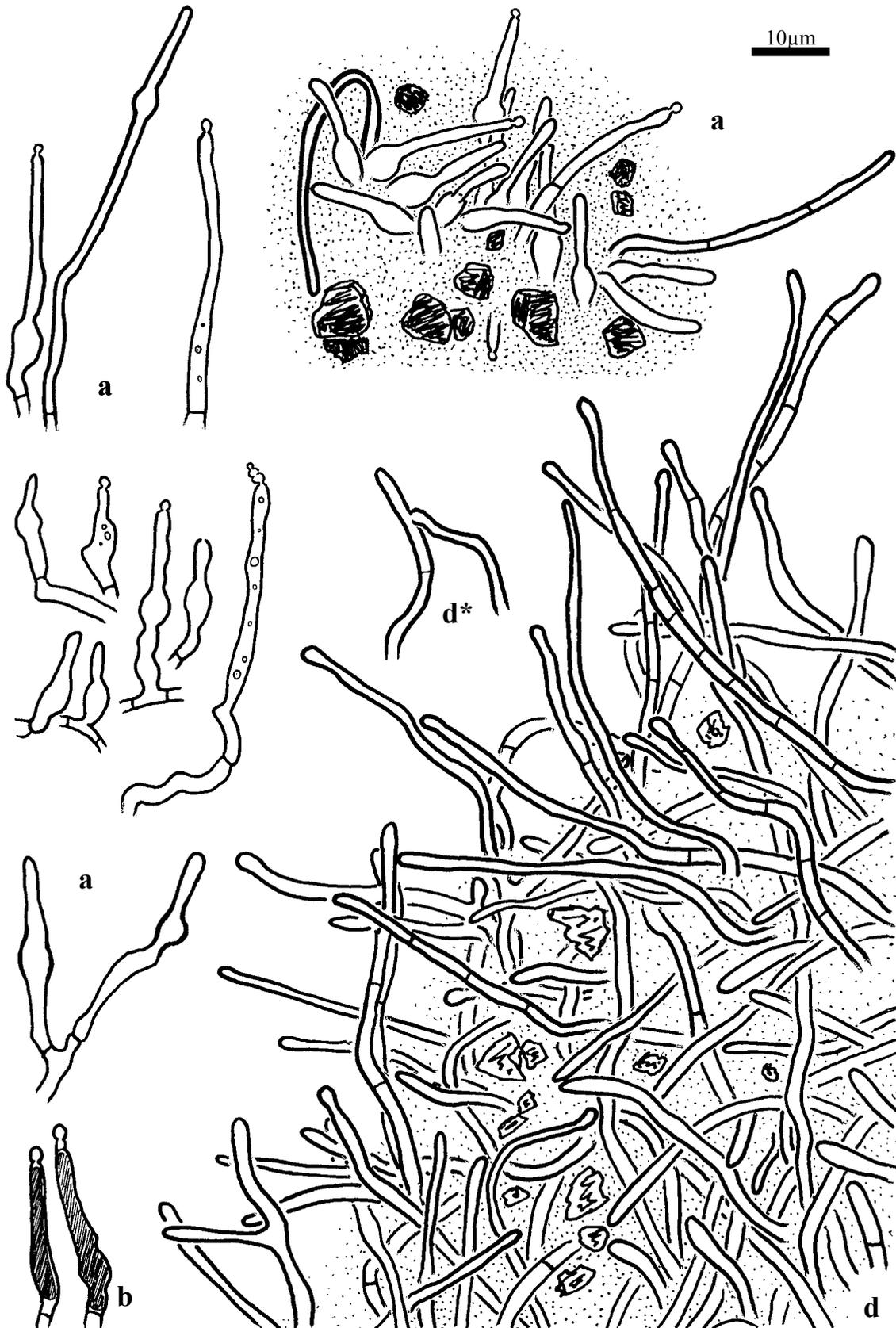
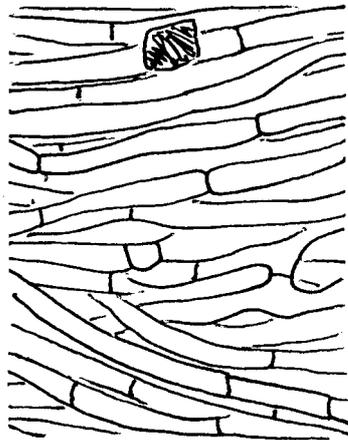
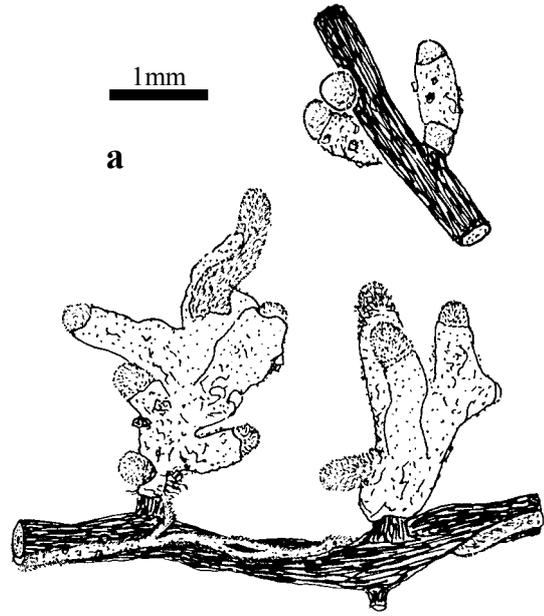
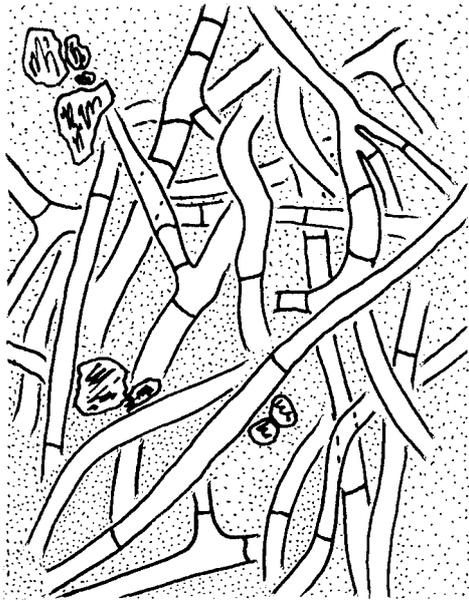


Abb. 74 *Russula cyanoxantha* (MLB 963), Mantel in Flächenansicht a. Gloeocystiden. – b. Gloeocystide mit dunkelbraunem Inhalt nach Reaktion mit Sulfovanillin. – c. Mantelaußenseite, mit aus gelatinöser Schicht ragenden Cystiden. – d. Mantelaußenseite, mit hyphenförmigen Cystiden (d* Anastomose).



10µm

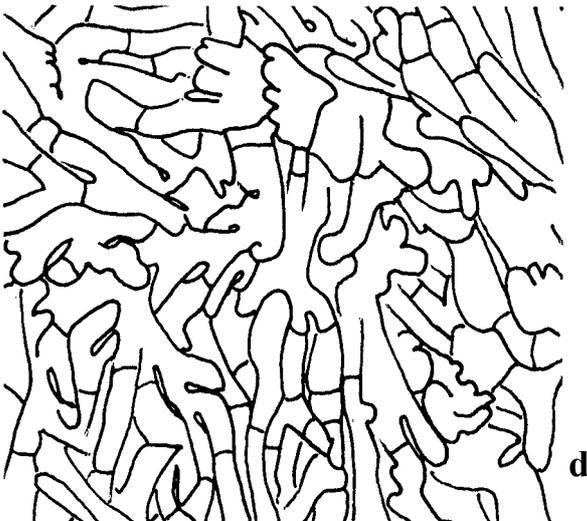
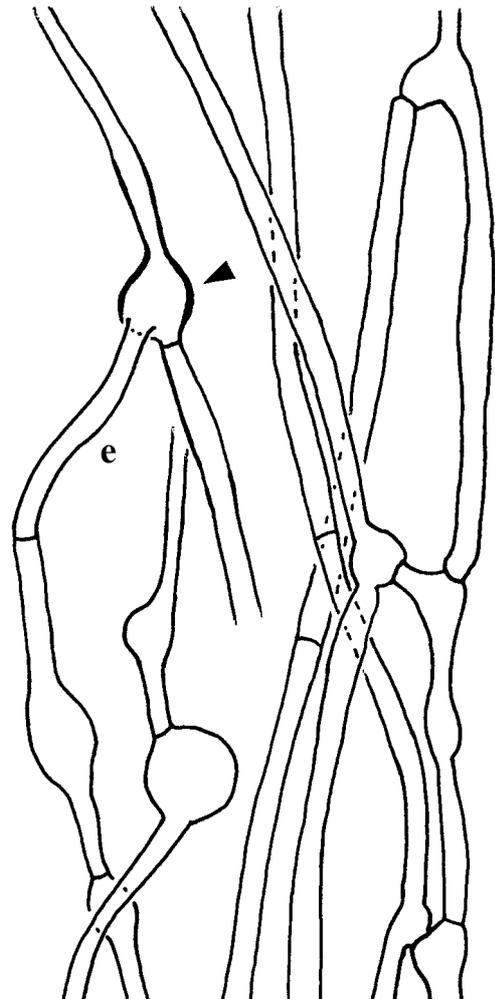


Abb. 75 *Russula cyanoxantha* (MLB 963) a. Habitus der Mykorrhizen und Rhizomorphen. – b.-d. Mantel in Flächenansicht. b. Äußere Mantelschicht. - c. Mittlere Mantelschicht. - d. Mantelinnenseite. - e. Abziehende Hyphen der Rhizomorphen, mit ballonartigen Erweiterungen und z.T. Wandverdickungen (Pfeil).

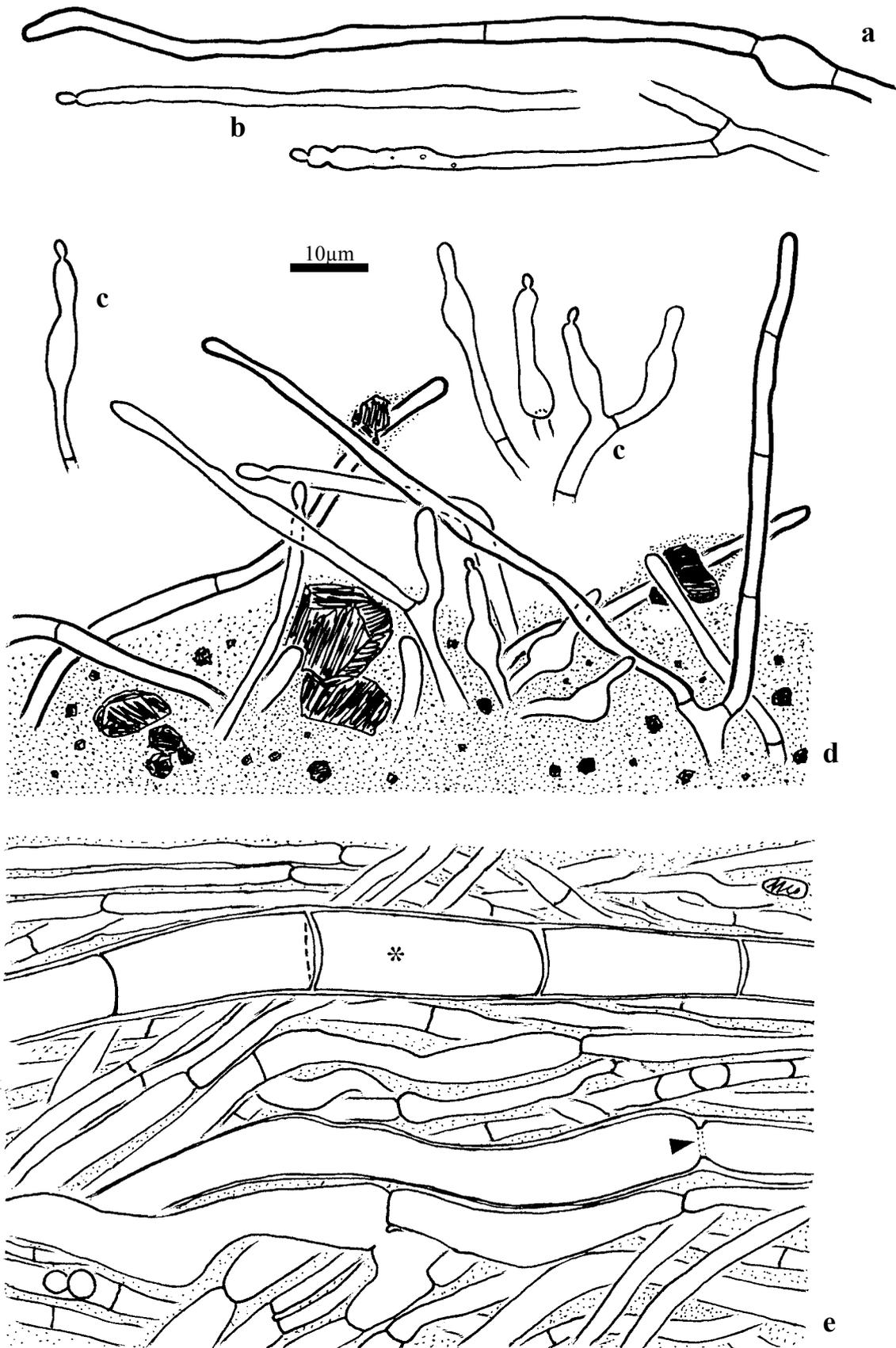


Abb. 76 *Russula cyanoxantha* (MLB 963), Längsschnitt durch Rhizomorphe: **a.** Hyphenförmige Cystide mit aufgeblähter, basaler Zelle. – **b.** Hyphenenden-ähnliche Gloeocystiden. – **c.** Gloeocystiden. – **d.** Außenschicht. – **e.** Innerer Teil mit leiterartigen Hyphe (*), Gefäßhyphe mit aufgelöstem Septum (Pfeil).

4.1.4 Gruppe mit flaschenförmigen Gloeocystiden

4.1.4.1 Sektion *Ingratae* Quélet

4.1.4.1.1 Subsektion *Foetentinae* Melzer & Zvára 1927 ss. Bon 1988

23. *Russula foetens* (Pers. : Fr.) Fr. (Sekt. *Ingratae*, Subsekt. *Foetentinae*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen unregelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Gloeocystiden dickwandig, flaschenförmig, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeocystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen, leiterartige Hyphen fehlend. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 79)

Mykorrhizensysteme einfach bis unregelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, bis 5 mm lang. Hauptachse 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 3 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Luftporen, viele Bodenpartikel tragend. Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,3 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 77)

Mantelcystiden: Nur **Gloeocystiden**, diese dicht stehend, fusiform bis ausgeprägt flaschenförmig, (15)20-40 (50) µm lang, basal (4)8-12 µm im Durchmesser, Länge : Durchmesser 2-4, apikal nicht kopfig erweitert, Hals 3-4(5) µm im Durchmesser, selten mit einem Septum, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,5-1,5(2) µm dick; meistens mit einem apikalen Knöpfchen, selten zwei in einer Reihe, Knöpfchen globos bis subglobos, 2-3,5 x 2-3 µm, Wände bis 1,5(2) µm dick.

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** zwischen den Cystiden nicht gefunden.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 10-30 x 2-4 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht dicht plektenchymatisch, Hyphen meistens parallel in Bündeln, diese schichtweise zueinander verdreht, Zellen 4-30 x 2-4 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen gestreckt 4-30 x 2-6 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 78)

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Cystiden: Nur Gloeocystiden, diese schlanker als jene des Mantels (2,5-4,5 µm an der Basis) fusiform oder ähnlich einfachen Hyphenenden, Wände 0,3-0,5 µm, Knöpfchen oval, 3-5 x 2-2,5 µm, mit 0,3 µm dicken Wänden.

Äußere Schicht ca. 20-30 µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese (2,5) 3 (4,5) µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,5 (1) µm dick, gelblich.

Innerer Teil bis 100 µm mächtig, mit gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-20(30) x 2,5-6 µm, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 100-400 µm, 10-18 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1(1,5), an den Septen meistens eingeschnürt, Septen teilweise mit erweitertem Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; leiterartige Hyphen nicht beobachtet.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Cystiden) 25-40 µm dick, an der Spitze ca. 25 µm, nicht geschichtet, von außen her locker bis dicht arrangiert, Zellen tangential 2-30 µm, radial 1,5-6 µm, Wände 0,3 µm dick. Reste von Kalyptrazellen häufig, 10-20 x 1-5 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 8-15 µm, schräg-radial 20-45 µm; Haustorien (Abb. 77f) dem Hartigschen Netz entspringend, gewunden und häufig verzweigt; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm im Durchmesser.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden amorphe Masse, aus wenigen großen Tropfen oder farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 710 Bp

Alu I: 505 Bp, 210 Bp

EcoR I: 360 Bp, 320 Bp

Hinf I: 350 Bp, 335 Bp

Taq I: 350 Bp, 240 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. München, Gmd. Pullach, Großhesselohle, auf Wiese unter Buche, Lehm über Kalk. 48°04'N, 11°32'O, ca. 580 m ü. N.N. 14.07.1999, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1131 und Mykorrhiza MLB 1131 (in M).

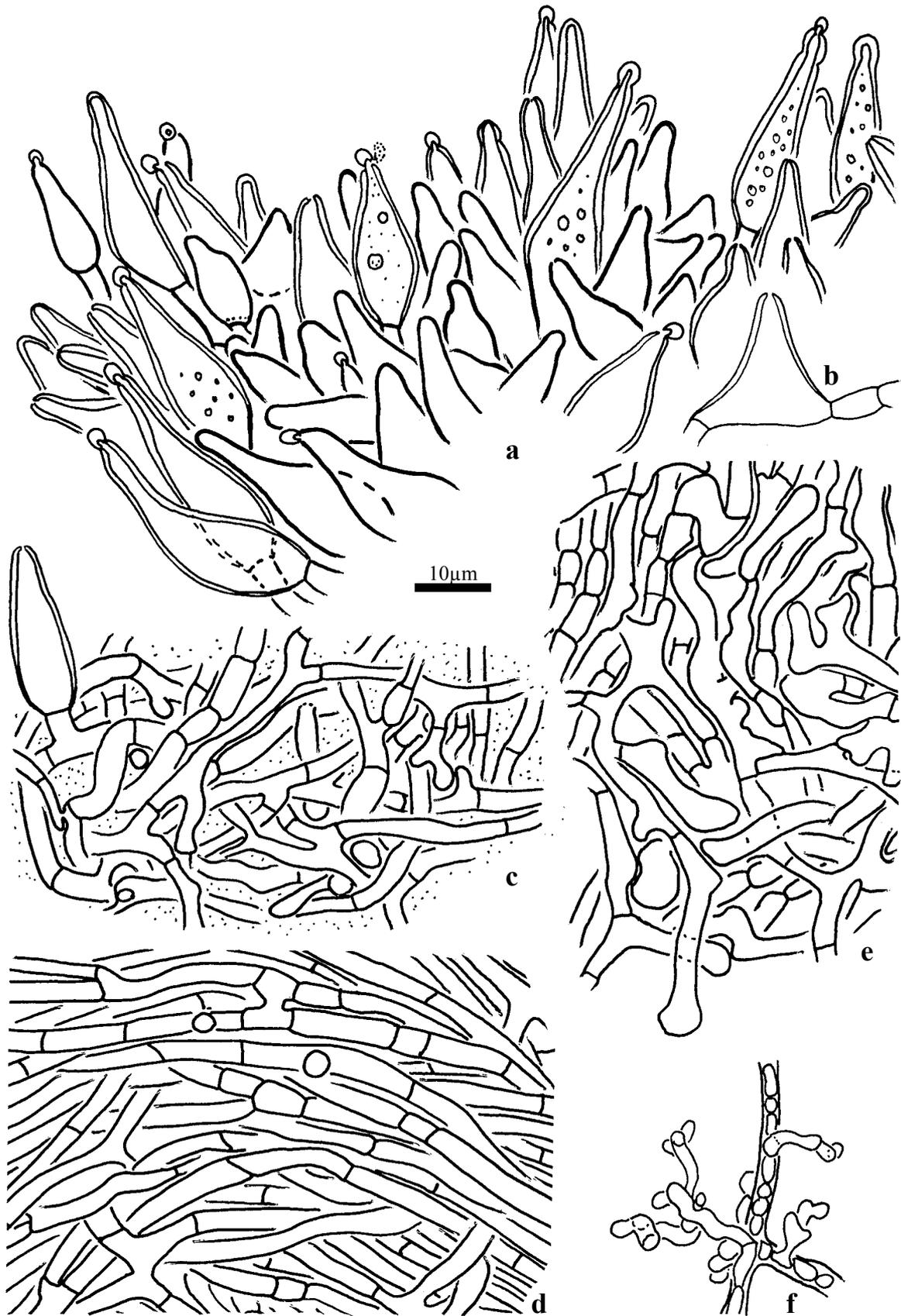


Abb. 77 *Russula foetens*: a. Engstehende Gloeocystiden auf dem Mantel. – b. Intercale Cystide. - c. Äußere Mantelschicht. – d. Mittlere Mantelschicht. - e. Mantelinnenseite. - f. Dem Hartigschen Netz entspringende Haustorien.

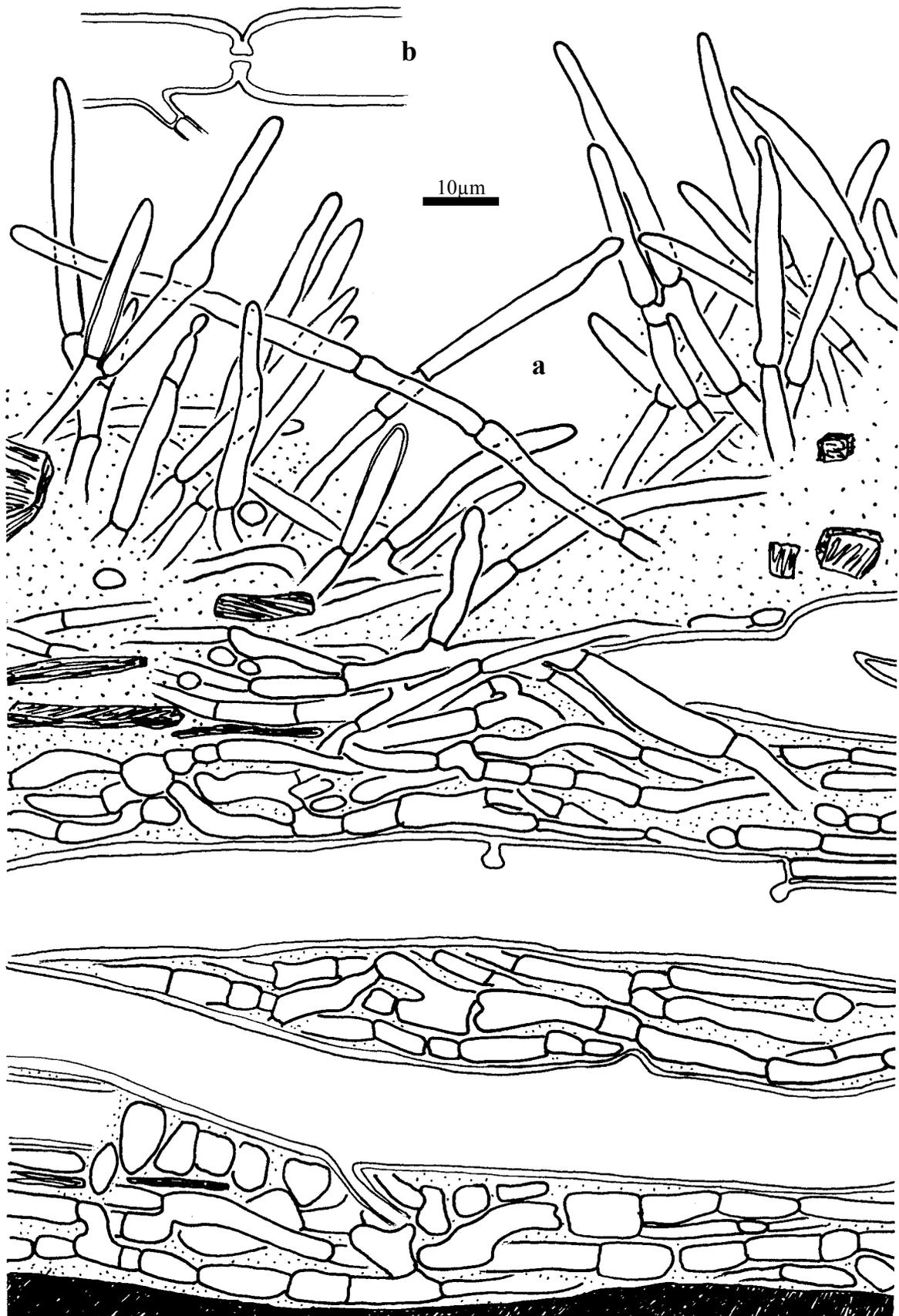


Abb. 78 *Russula foetens*: a. Längsschnitt durch Rhizomorphe. – b. Eingeschnürtes Septum einer Gefäßhyphe mit erweitertem Porus.

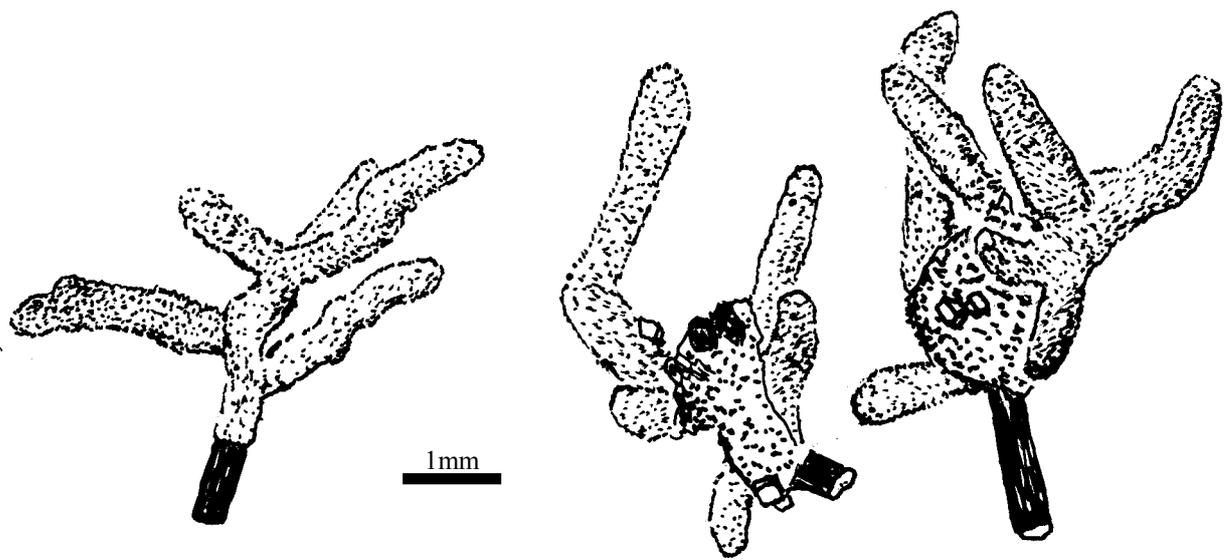


Abb. 79 *Russula foetens*, Habitus der Mykorrhizen.

24. *Russula illota* Romagn. (Sekt. *Ingratae*, Subsekt. *Foetentinae*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen und Rhizomorphen denen von *R. foetens* gleichend. Unregelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Gloeocystiden dickwandig, flaschenförmig, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht mit Gloeocystiden, innerer Teil mit Gefäßhyphen, leiterartige Hyphen fehlend. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Identifiziert nach (BRAND 1991a)

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht

Mantel anatomisch sich von der Mykorrhiza von *R. foetens* nur durch die Größe der Mantelcystiden unterscheidend.

Mantelcystiden (Abb. 80): Nur **Gloeocystiden**, diese, in der Mehrzahl schlank (Länge : Durchmesser 2,5-7), 11-35 µm lang, basal 3,5-6,5 µm im Durchmesser, Zellwänden 0.5-1,5 µm dick.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt

Unterteilt in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich. Unterscheiden sich nicht von denen von *R. foetens*.

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. München, Gmd. Pullach, Großhesseloh, Wiese am Promenadenweg, unter *Fagus sylvatica* L. 48°04' N, 11°32' O, 580m, MTB Nr. 7935. 14.07.1999, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1130, Mykorrhiza MLB 1130 (in M).

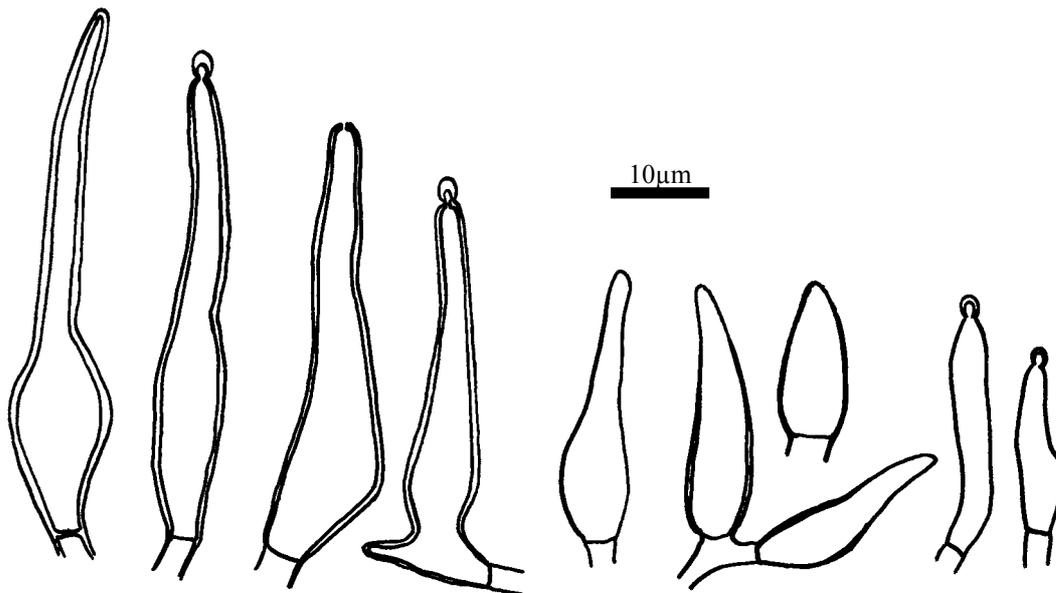


Abb. 80 *Russula illota*: Gloeocystiden des Mantels.

25. *Russula laurocerasi* Melzer (Sekt. *Ingratae*, Subsekt. *Foetentinae*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen denen von *R. foetens* gleichend. Unregelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Gloeocystiden dickwandig, flaschenförmig, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht

Mantel anatomisch sich von der Mykorrhiza von *R. foetens* nur durch die Größe der Mantelcystiden unterscheidend.

Mantelcystiden (Abb. 81): Nur **Gloeocystiden**, diese in der Mehrzahl schlank (Länge : Durchmesser 2,5-7), 11-35 µm lang, basal 3,5-6,5 µm im Durchmesser, Zellwänden 0.5-1,5 µm dick.

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 680 Bp

Alu I: 480 Bp, 195 Bp

EcoR I: 360 Bp, 320 Bp

Hinf I: 340 Bp, 330 Bp

Taq I: 340 Bp, 280 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Starnberg, Gmd. Starnberg, Bhf. Mühlthal, westlich der Bahnlinie, unter *Fagus sylvatica* L., 48°02' N, 11°21'20" O, 630m über NN, MTB Nr. 7934. 21.07.2002, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 4087 und Mykorrhiza MLB 4087 (in M).

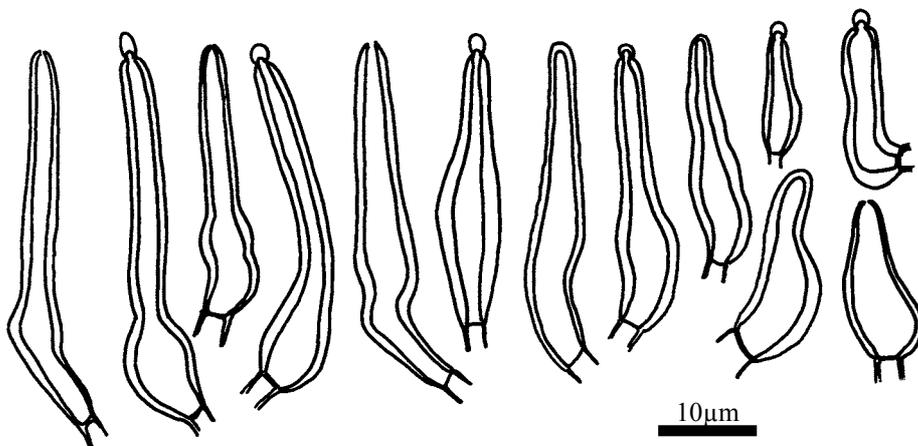


Abb. 81 *Russula laurocerasi*: Gloeocystiden des Mantels.

4.1.4.1.2 Subsektion *Pectinatinae* Bon 1988

26. *Russula amoenolens* Romagn. (Sekt. *Ingratae*, Subsekt. *Pectinatinae*)

+ *Quercus robur* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen unregelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren und äußeren mit gelatinöser Matrix. Gloeocystiden dickwandig, birnenförmig, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, meistens undifferenziert, mit Gloeocystiden, selten im inneren Teil mit Gefäßhyphen, und einzelnen leiterartigen Hyphen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale

Mykorrhizensysteme einfach bis unregelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, bis 8 mm lang. Hauptachse 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 3 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Luftporen, viele Bodenpartikel tragend. Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomosierend, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,3 mm breit, mit der Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche in Farbe und Struktur der Mykorrhiza ähnlich. Dünne Rhizomorphen an der Fruchtkörperbasis.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 82, Abb. 83a-b)

Mantelcystiden: Nur **Gloeocystiden**, diese dicht stehend, fusiform bis ausgeprägt birnenförmig 8-26 (35) μm lang, basal 4-7 μm im Durchmesser, apikal nicht kopfig erweitert, Hals 2-3 μm im Durchmesser, selten mit einem Septum, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3-0,5 μm dick; meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Knöpfchen globos bis subglobos, 1,5-2,5 x 1,5-2 μm , Wände bis 1,5 μm dick.

Gewundene, verzweigte **Hyphenenden** zwischen den Cystiden nicht gefunden.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 5-30 x 2-5 μm , Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 μm dick.

Mittlere Mantelschicht dicht plektenchymatisch bis annähernd pseudoparenchymatisch, Zellen unregelmäßig geformt, 10-30 x (3)5-13 μm .

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen oft parallel, 4-30 x 2-5 μm , mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede in der äußeren Mantelschicht zeigend, Zellen der mittleren Mantelschicht kleiner, 4-25 x 2-5; Zellen der Innenseite schmaler, 4-30 x 1,5-2,5 μm .

Abziehende Hyphen 2-3 μm im Durchmesser, Wände 0,3 μm , Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen (Abb. 83c-e, Abb. 84)

Einfach bis differenziert, auf Wurzeln und anderen Substraten wachsend, 10-350 μm im Durchmesser.

Dünne Rhizomorphen von der Fruchtkörperbasis (Abb. 84) nicht differenziert, 10-50 µm im Durchmesser, Oberfläche mit einzelnen Gloeocystiden, innen ohne Gefäß- und leiterartigen Hyphen, einfache Hyphen, 2-4(6) µm im Durchmesser.

Dicke Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 83c-e)

Undeutlich in eine bräunliche äußere, Cystiden tragende Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich unterteilt.

Cystiden Nur Gloeocystiden, diese ähnlich den Mantelcystiden, aber meistens schlanker als jene, fusiform oder einfachen Hyphenenden ähnelnd, 15-45 µm lang, an der Basis 2-4,5(7) µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm, Knöpfchen oval bis stäbchenförmig, 2-10 x 1,5-2 µm, mit 0,3-0,5 µm dicken Wänden.

Äußere Schicht ca. 20µm dick, mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese 2-6 µm im Durchmesser, dicht septiert, Wände 0,3 µm dick, farblos bis gelblich.

Innerer Teil ca. 300 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-6 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen selten, teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 100-400 µm, 5-18 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen teilweise mit erweitertem Porus, sehr selten mit Resten von aufgelösten Septen; einmal eine leiterartige Hyphen beobachtet, diese 8 µm im Durchmesser, Wände 0,5-0,7 µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 2,5-20 µm, Septen 0,3-0,5 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gerade oder gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden amorphe Masse, aus wenigen großen Tropfen oder farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 720 Bp

Alu I: 500 Bp, 220 Bp

EcoR I: 390 Bp, 330 Bp

Hinf I: 340 Bp, 260 Bp, 115 Bp

Taq I: 290 Bp, 280 Bp, 95 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Kelheim, Gmd. Siegenburg, Daßfeld, Dürnbucher Forst, Waldrand, unter *Quercus robur*, 48°45'30"N, 11°5'00"O, ca. 380 m ü. N.N. 17.07.1999, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1141 und Mykorrhiza MLB 1141 (in M).

Bemerkung

Es wurden in der selben Bodenprobe auch einige wenige dichotom verzweigte Mykorrhizasysteme von *R. amoenolens* an *Pinus sylvestris* gefunden, die denen an *Quercus* in der Anatomie des Mantels gleichen. Die Zuordnung wurde durch die DNA-Analyse bestätigt.

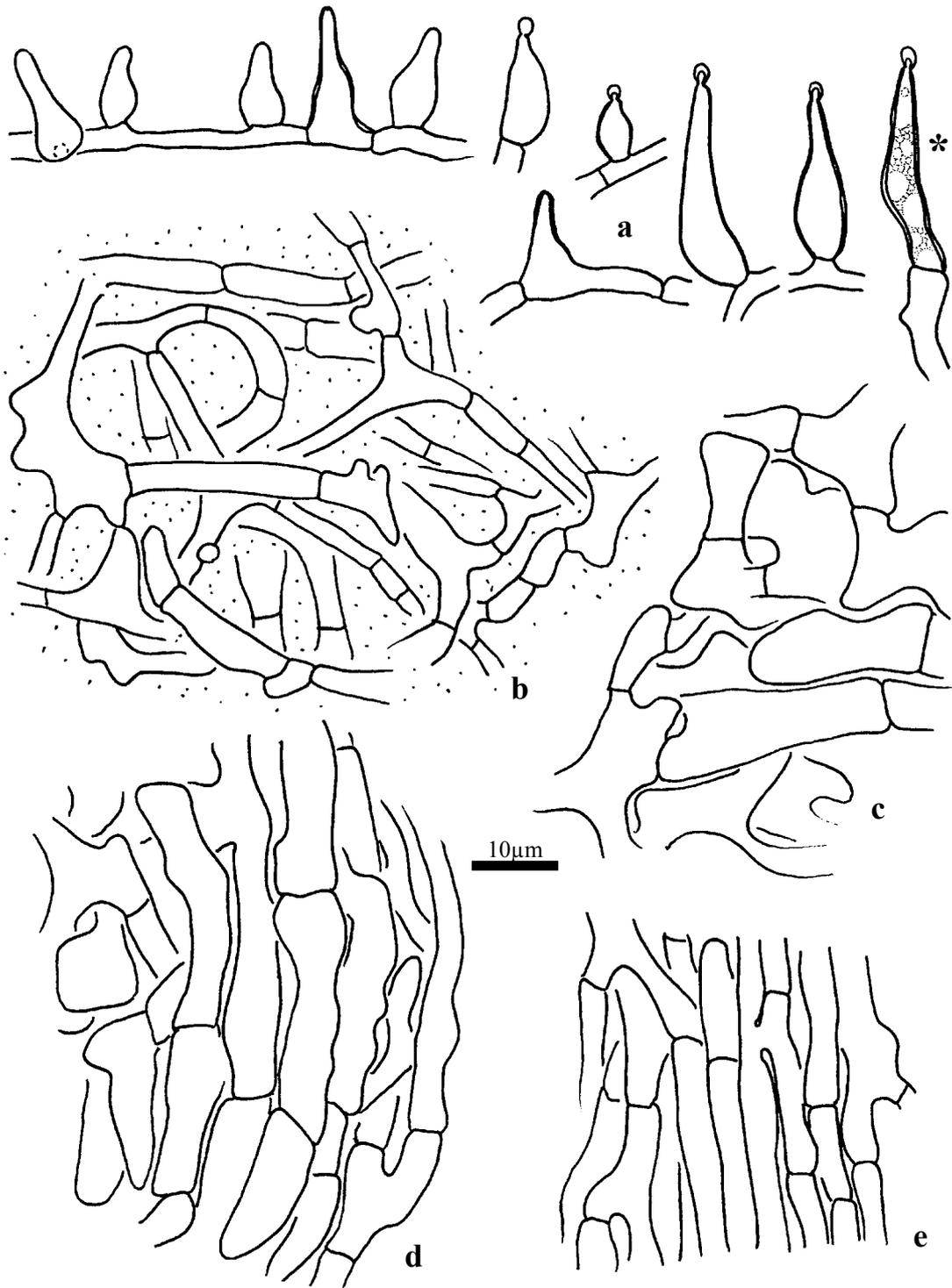


Abb. 82 *Russula amoenolens*, Mantel in Flächenansicht: **a**. Gloeocystiden, eine in Wasser mit Inhalt aus Tröpfchen gezeichnet (*). - **b**. Äußere Mantelschicht. - **c**. Mittlere Mantelschicht. - **d**. Mittlere Mantelschicht nahe der Mantelinnenseite. - **e**. Mantelinnenseite.

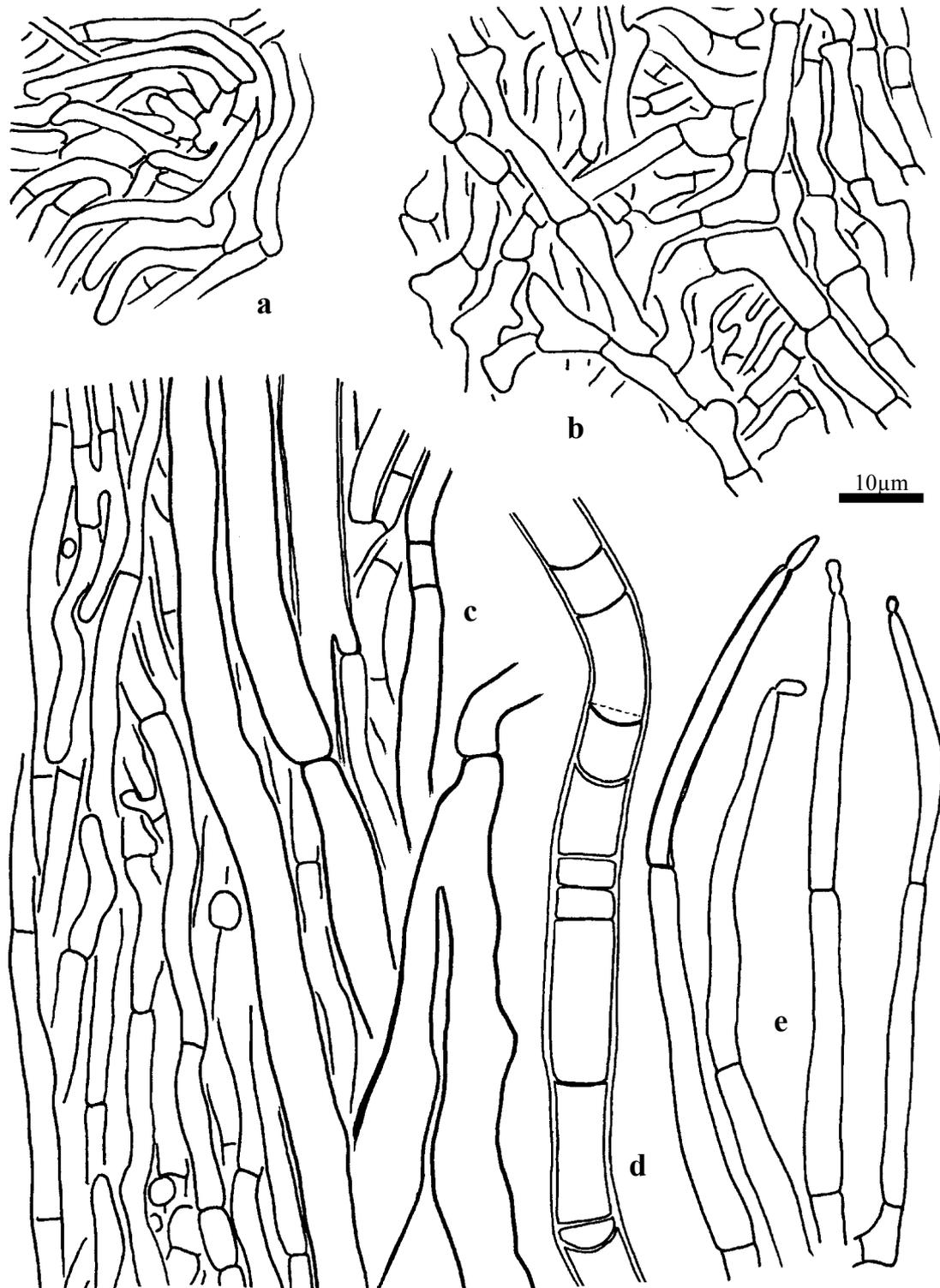


Abb. 83 *Russula amoenolens*: a.-b. Mantelspitze in Flächenansicht: a. Mantelinnen-seite. - b. Mittlere Mantelschicht. - c.-e. Rhizomorphe im Längsschnitt: c. Innerer Teil mit Gefäßhyphen. - d. Leiterartige Hyphe. - e. Gloeocystiden.

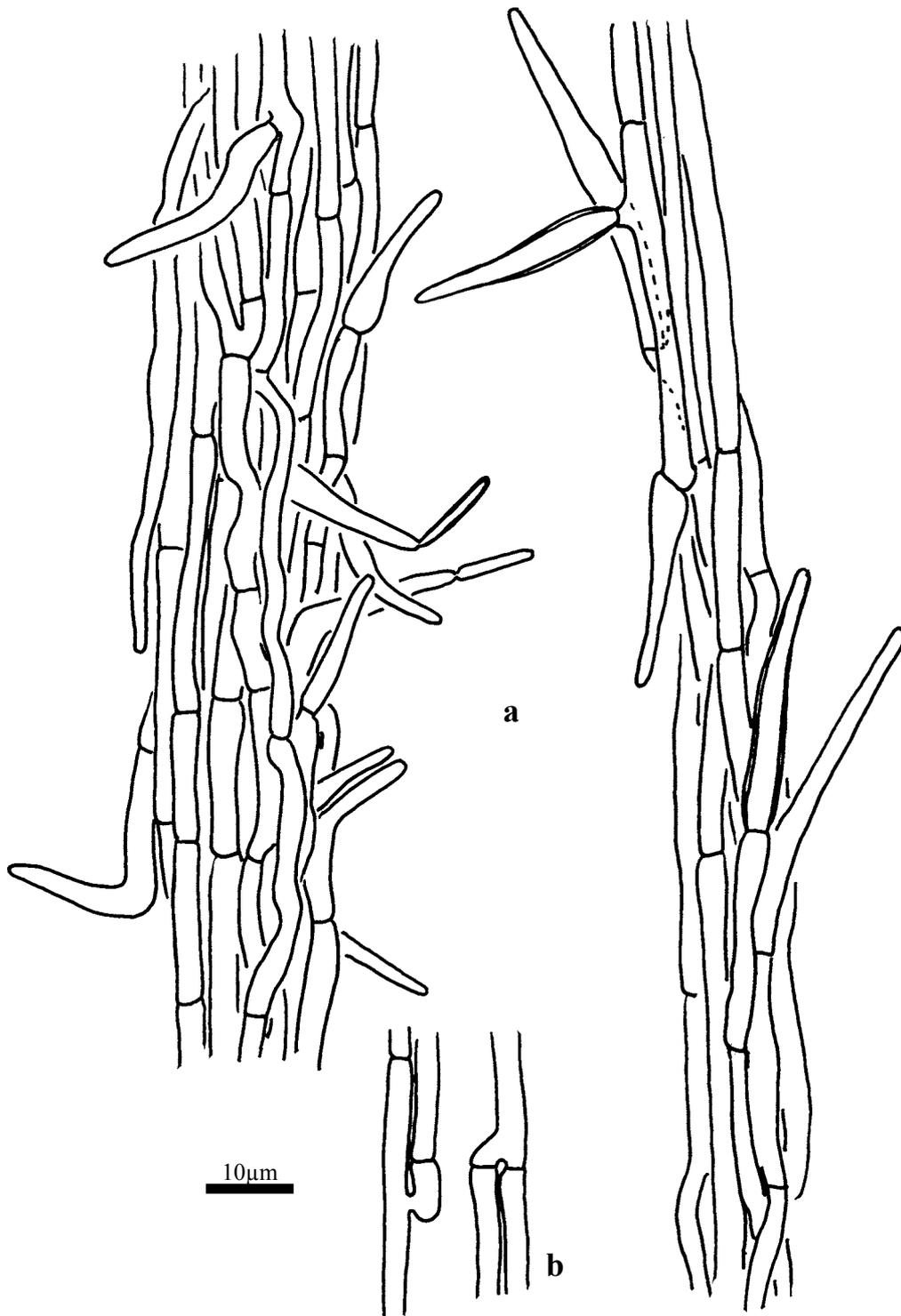


Abb. 84 *Russula amoenolens*, dünne Rhizomorphen von der Fruchtkörperbasis in Aufsicht: **a.** Dünne Rhizomorphen mit Gloeocystiden. – **b.** Herausgezeichnete Hyphen mit Anastomose (links) und Verzweigung (rechts).

27. *Russula pectinatoides* Peck (Sekt. *Ingratae*, Subsekt. *Pectinatinae*)

+ *Quercus robur* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen unregelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, äußere mit gelatinöser Matrix, die mittleren aus aufgeblähten Zellen. Gloeocystiden dickwandig, flaschenförmig, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 85)

Mykorrhizensysteme einfach bis unregelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, bis 15 mm lang. Hauptachse 0,2-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 5 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Luft einschüsse, viele Bodenpartikel tragend. Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 86)

Mantelcystiden: Nur **Gloeocystiden**, diese dicht stehend, kegel- bis birnenförmig 8-45 µm lang, basal 5-8 µm im Durchmesser, apikal nicht kopfig erweitert, Hals 2-6 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos bis gelblich, (0,3)0,5-0,7(1) µm dick; meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Knöpfchen globos bis subglobos, 1-2 µm im Durchmesser, Wände 0,3-1,5(2) µm dick. Gewundene **Hyphenenden** zwischen den Cystiden nicht gefunden.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 10-30 x 2-4 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht dicht plektenchymatisch bis annähernd pseudoparenchymatisch, Hyphen gewunden, Zellen unregelmäßig puzzleteilartig ineinander greifend, 5-20 x 3-7 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen gestreckt, oft parallel angeordnet, 5-50 x 2,5-4 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen (Abb. 86b) 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen; Oberfläche gelatinös, mit anhaftenden Bodenpartikeln.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden amorphe Masse, aus wenigen großen Tropfen oder farblos, hyalin.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: - . Guaiac: - . KOH: - . Melzers Reagenz: - .

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 680 Bp

Alu I: 335 Bp, 150 Bp, 195 Bp

EcoR I: 360 Bp, 320 Bp

Hinf I: 340 Bp, 335 Bp

Taq I: 280 Bp, 160 Bp, 105 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Rottal - Inn, Gmd. Eggenfelden, St. Sebastian, Parkplatz des Gymnasiums, unter *Quercus robur* L., 48°23'40''N, 12°46'10''O, ca. 420 m. 28.06.1997, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 404 und Mykorrhiza MLB 404 (in M).

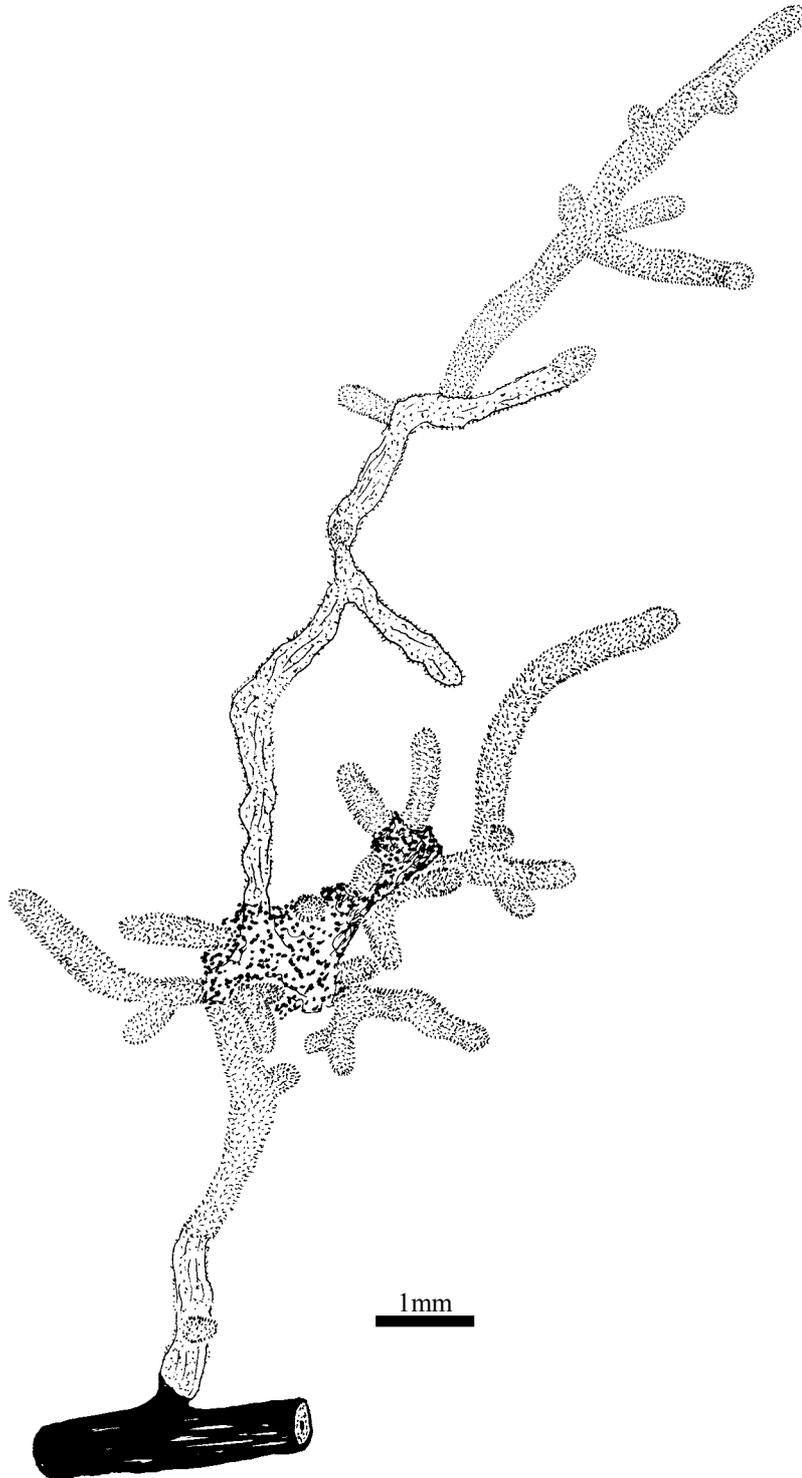


Abb. 85 *Russula pectinatoides*, Habitus der Mykorrhizen.

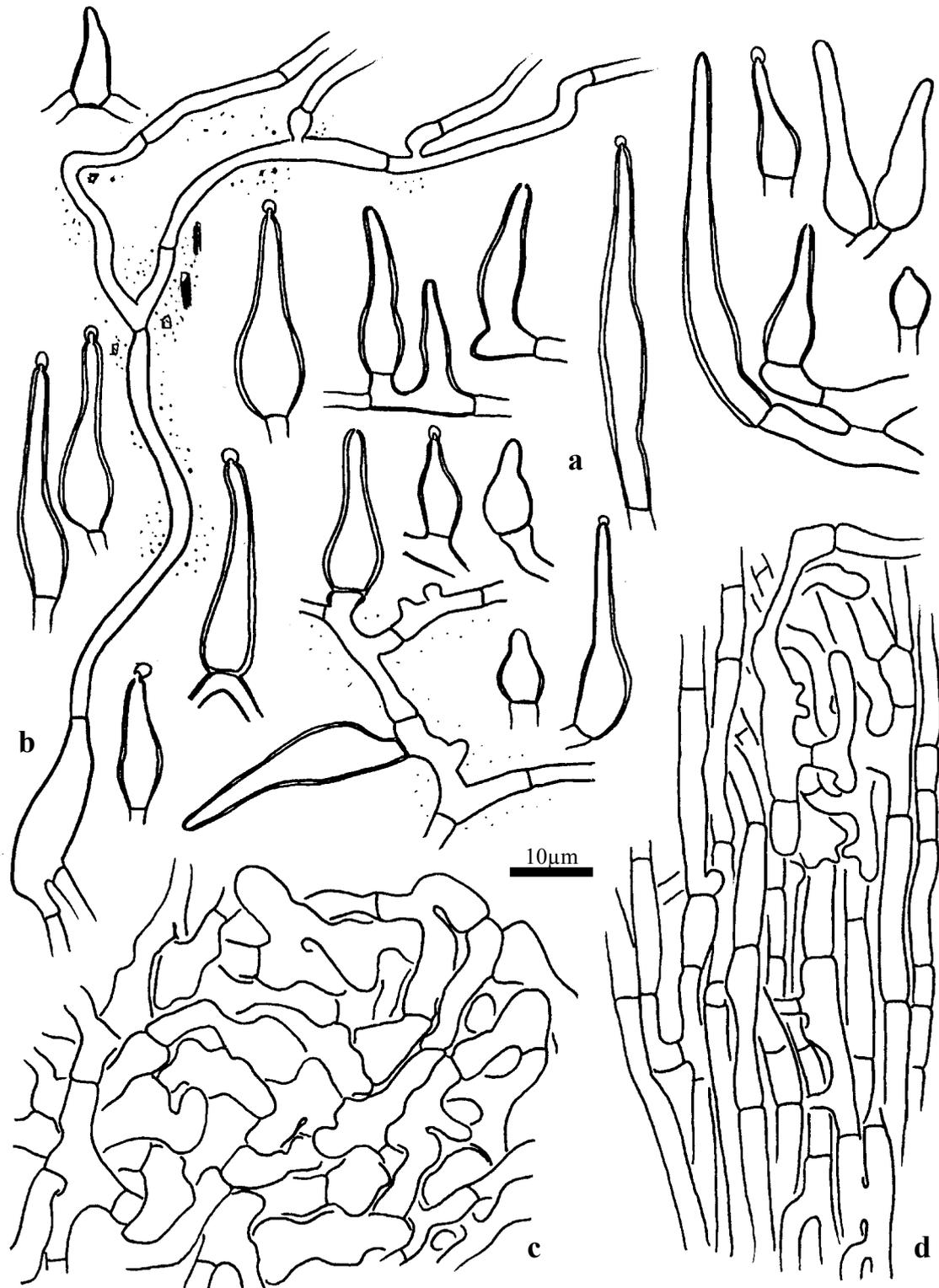


Abb. 86 *Russula pectinatoides*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Gloeocystiden. - **b.** Zu einer abziehenden Hyphe auswachsende Cystide. - **c.** Mittlere Mantelschicht. - **d.** Mantelinnenseite

4.1.4.1.3 Subsektion Subvelatae (Singer) Singer

28. *Russula insignis* Quél. (Sekt. *Ingratae*, Subsekt. *Subvelatae*)

+ *Quercus rubra* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen unregelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger bis kurzstacheliger Oberfläche, mit schwefelgelben Inkrustierungen, die mit KOH rotbraun werden. Alle Mantelschichten plektenchymatisch. Zwei Typen von Cystiden: Gloeocystiden, flaschenförmig, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen, mit Sulfovanillin dunkelbraun, nadelförmige Cystiden dünnwandig, septiert, basale Zelle aufgebläht. Alle Septen einfach.

Morphologische Merkmale (Abb. 87)

Mykorrhizensysteme einfach bis unregelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, bis 15 mm lang. Hauptachse 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 5 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse, mit gelben Inkrustationen, viele Bodenpartikel tragend.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 88, Abb. 89, Abb. 90)

Mantelcystiden: Zwei Typen, diese dicht stehend, mit gelben Inkrustationen auf den Wänden.

Gloeocystiden fusoid bis lageniform 8-23 µm lang, basal 4-7 µm im Durchmesser, apikal nicht kopfig erweitert, Hals 2-4 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,3-0,5 µm dick; meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Knöpfchen globos bis subglobos, 1-2,5 µm im Durchmesser, Wände bis 1,5 µm dick.

Nadelförmige Cystiden septiert, 40-80 µm lang, bestehend aus einer fusoiden, ovalen bis birnenförmigen Basalzelle (10-15 x 4-7 µm) und einem zylindrischen Ende (30-70 x 2-3 µm), mit oder ohne Septum, Wände bis 1,5 µm dick.

Gewundene **Hyphenenden** zwischen den Cystiden nicht gefunden.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 10-30 x 2-5 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht dicht plektenchymatisch bis annähernd pseudoparenchymatisch, Zellen unregelmäßig geformt, 3-30 x 3-7 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen gestreckt, oft parallel angeordnet, 5-40 x 2-4 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Intakte Gloeocystiden mit Inhalt aus Tröpfchen. Inkrustationen auf den Cystiden schwefelgelb

Sulfovanillin: Inhalt einiger Gloeocystiden dunkelbraun werdend.

Milchsäure: Inhalt der Gloeocystiden amorphe Masse, aus wenigen großen Tropfen oder farblos, hyalin. Inkrustationen lösen sich auf

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: Inkrustationen orange bis rotbraun wie an der Fruchtkörperbasis

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 690 Bp

Alu I: 490 Bp, 205 Bp

EcoR I: 370 Bp, 320 Bp

Hinf I: 350 Bp, 330 Bp

Taq I: 2 x 280 Bp, 70 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberpfalz, Regensburg, Campus der Universität unter *Quercus rubra* L., 49°00'00''N, 12°05'50''O, ca. 420 m ü. N.N. 21.08.2000. leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper HLB 2595 und Mykorrhiza MLB 2595 (in M).

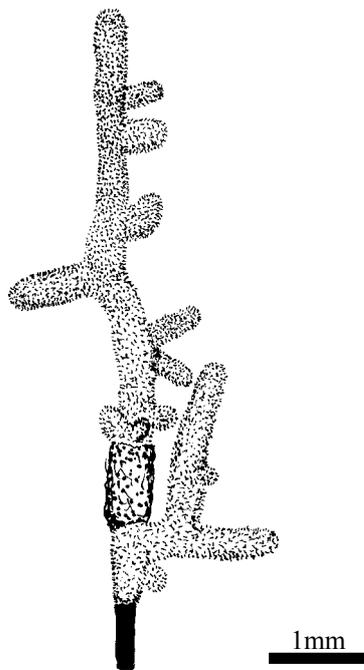


Abb. 87 *Russula insignis*, Habitus der Mykorrhizen.

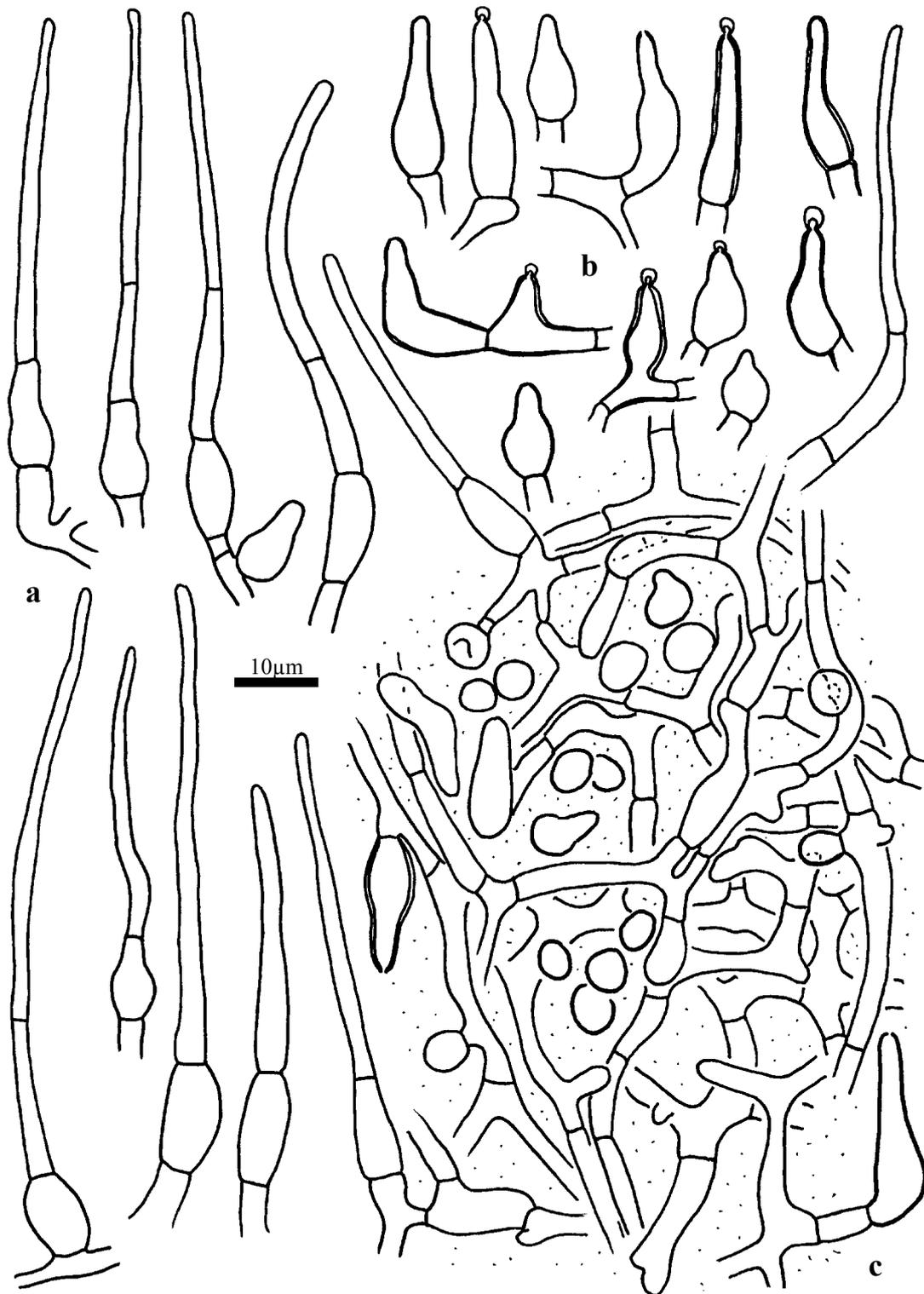


Abb. 88 *Russula insignis*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Nadelförmige Cystiden. – **b.** Gloeocystiden. – **c.** Mantelaußenseite, Cystiden teilweise im optischen Schnitt.

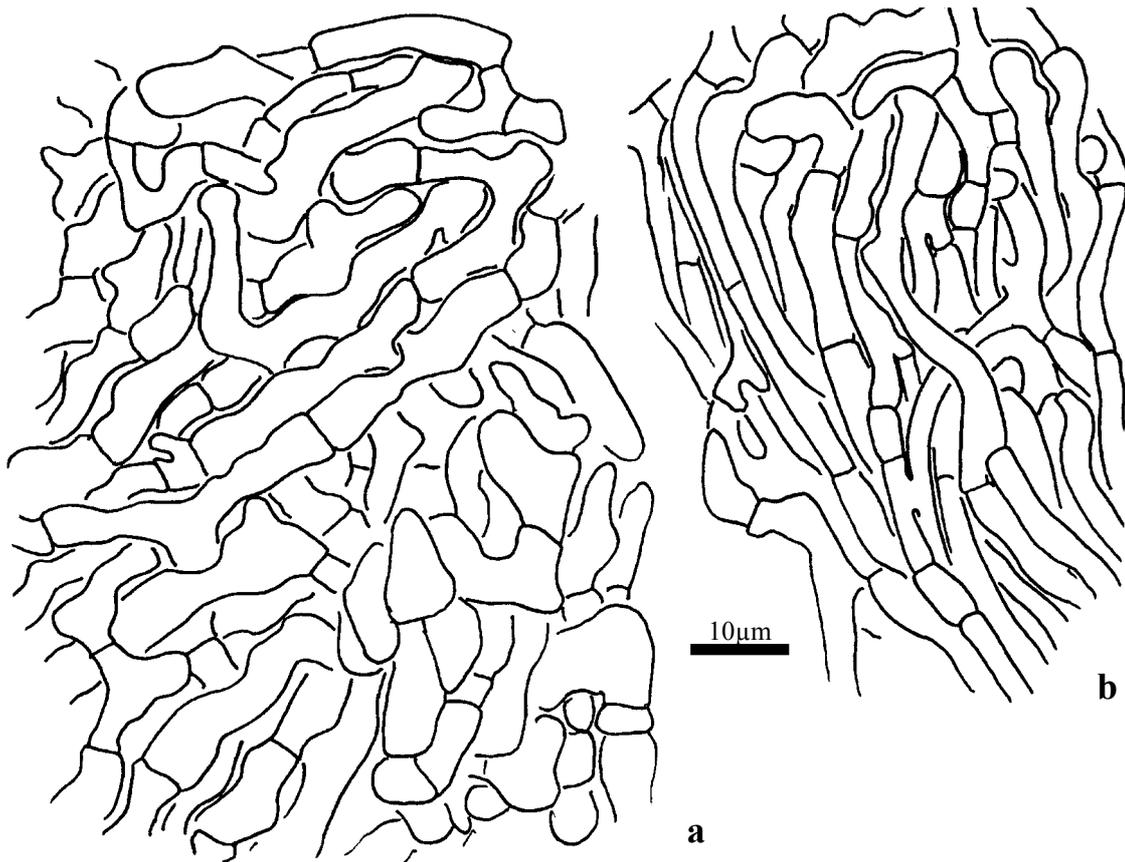


Abb. 89 *Russula insignis*: a. Mittlere Mantelschicht. – b. Mantelinnenseite.

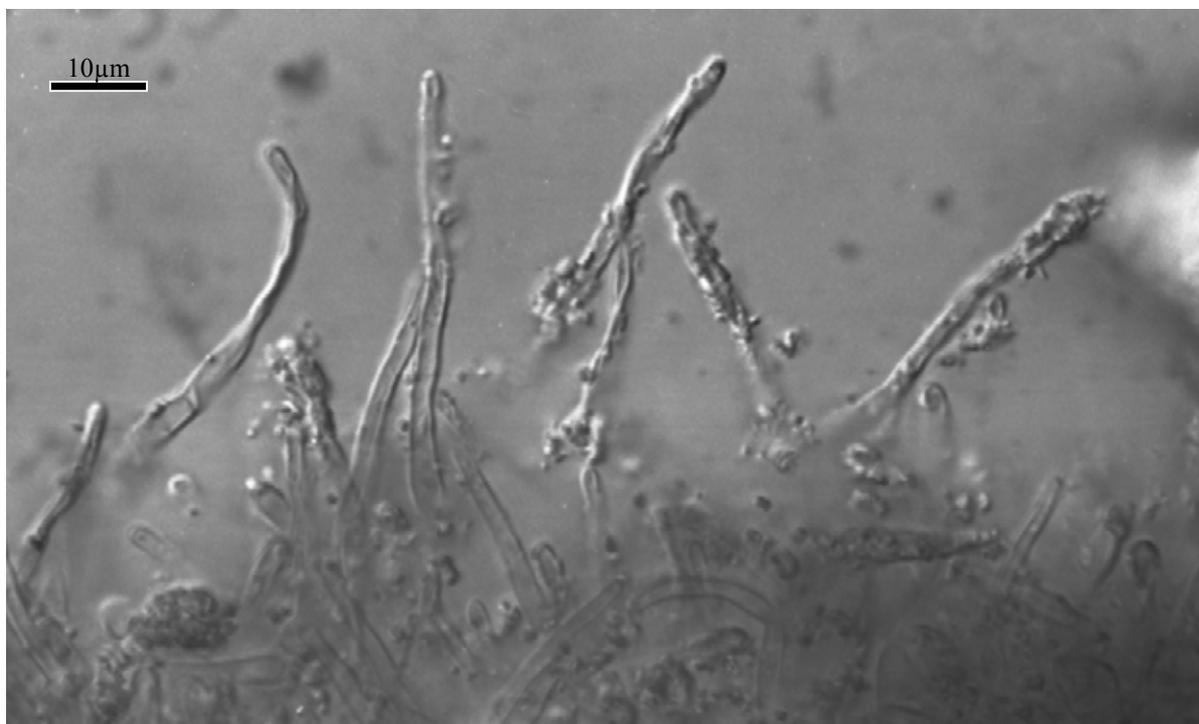


Abb. 90 *Russula insignis*: Nadelförmige Cystiden des Mantels mit gelben Inkrustationen an den Spitzen (in Wasser).

4.1.4.2 Sektion *Crassotunicae* (Singer) Singer

4.1.4.2.1 Subsektion *Aureotactinae* Heim ex Buyck

29. *Russula acrianulata* Buyck (Sekt. *Crassotunicatae*, Subsekt. *Aureotactinae*)

+ *Uapaca staudtii* Pax

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen unregelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Mantel vierschichtig, alle Mantelschichten plektenchymatisch, äußerste Schicht mit aufgeblähten, dickwandigen Zellen, darauf eine netzartige Schicht aus dünnen Hyphen folgend, mittlere Schicht fast pseudoparenchymatisch aus breiten, parallel laufenden Hyphen. Gloeocystiden dickwandig, flaschenförmig, meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Inhalt aus Tröpfchen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 91)

Mykorrhizensysteme einfach bis unregelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, bis 15 mm lang. Hauptachse 0,25-0,3 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 8 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, silbrig durch Lufteinschlüsse.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 92, Abb. 93)

Mantelcystiden: Nur **Gloeocystiden**, diese dicht stehend, kegel- bis flaschenförmig 10-35 µm lang, basal 4-6(8) µm im Durchmesser, apikal nicht kopfig erweitert, Hals 2-4 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos bis gelblich, 0,5-1 µm dick; meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Knöpfchen globos bis fusiform, 1,5-3(6) x 1,5-2,5 µm, Wände bis 1,5(2) µm dick.

Gewundene **Hyphenenden** zwischen den Cystiden nicht gefunden.

Äußere Mantelschicht zweigeteilt:

Cystiden tragende äußerste Schicht, locker plektenchymatisch, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Zellen 6-35 x (2)4-7(10) µm, Zellwände farblos bis gelblich, (0,3)0,5-1(1,5) µm dick.

Darunter liegende Zwischenschicht locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 8-50(90) x 2-4 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht dicht plektenchymatisch bis annähernd pseudoparenchymatisch, Hyphen gestreckt, zum Teil parallel, in Bündeln, Zellen (5)15-50(60) x 5-12 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen gestreckt, oft parallel angeordnet, 5-40 x 2,5-5 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser (aus FAA): Intakte Gloeocystiden mit granulärem Inhalt.

Sulfovanillin: nicht geprüft

Milchsäure (aus FAA): Inhalt der Gloeocystiden farblos, hyalin.

Baumwollblau (aus FAA): Zellwände blau.

FeSO₄: nicht geprüft
Guaiac: nicht geprüft
KOH (aus FAA): -
Melzers Reagenz (aus FAA): -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B
PCR-Produkt: 920 Bp
Alu I: 560 Bp, 270 Bp
EcoR I: 520 Bp, 380 Bp
Hinf I: 390 Bp, 120 Bp, 50 Bp
Taq I: 330 Bp, 270 Bp, 210 Bp, 65 Bp, 50 Bp

Untersuchtes Material

Kamerun, South West Province, Fako Division, Limbe, Bimbia-Bonadikombo community forest, „Nature Trail“, am Rand einer Frischwassermangrove unter *Uapaca staudtii* (det. M. Sainge), 3°59'N, 9°16'O, ca. 5 m ü. N.N. 23.10.2001, leg. L. Beenken & Th. Franke, det. L. Beenken, Fruchtkörper und Mykorrhiza 2001/K190 (in M).

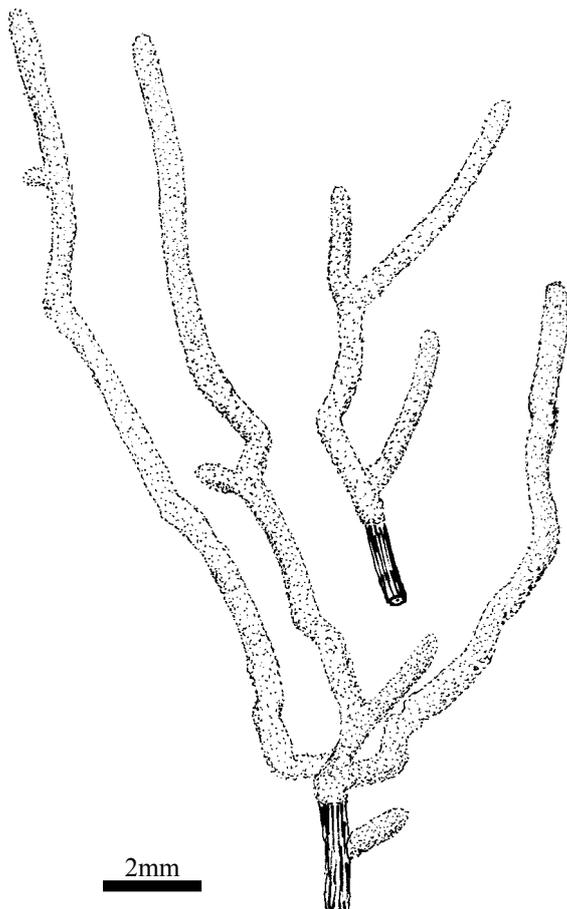


Abb. 91 *Russula acriannulata*, Habitus der Mykorrhizen.

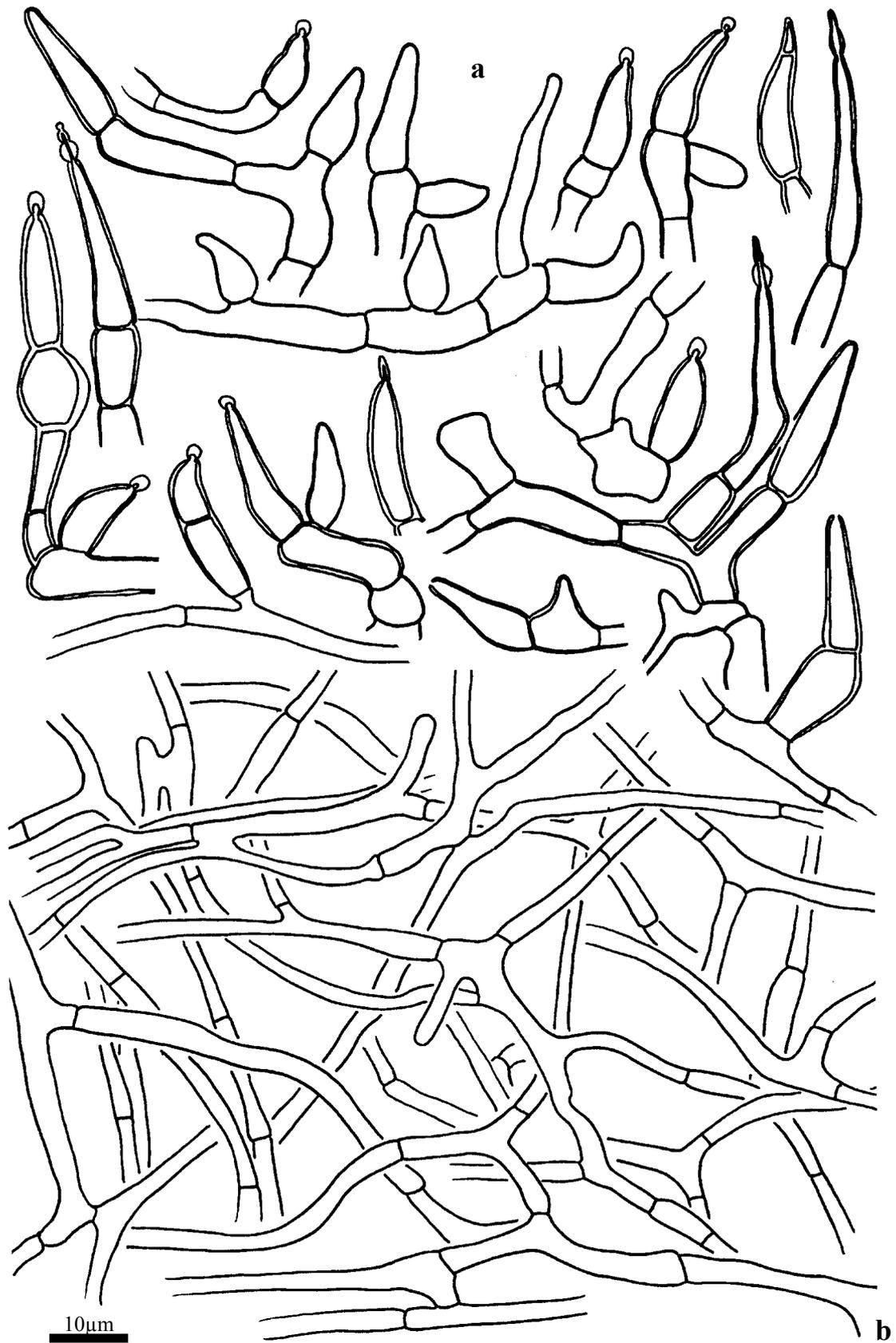


Abb. 92 *Russula acriannulata*, äußere Mantelschicht: a. Gloeocystiden aus Hyphen der äußersten Schicht kommend. - b. Darunterliegende Zwischenschicht (gelatinöse Matrix nicht gezeichnet).

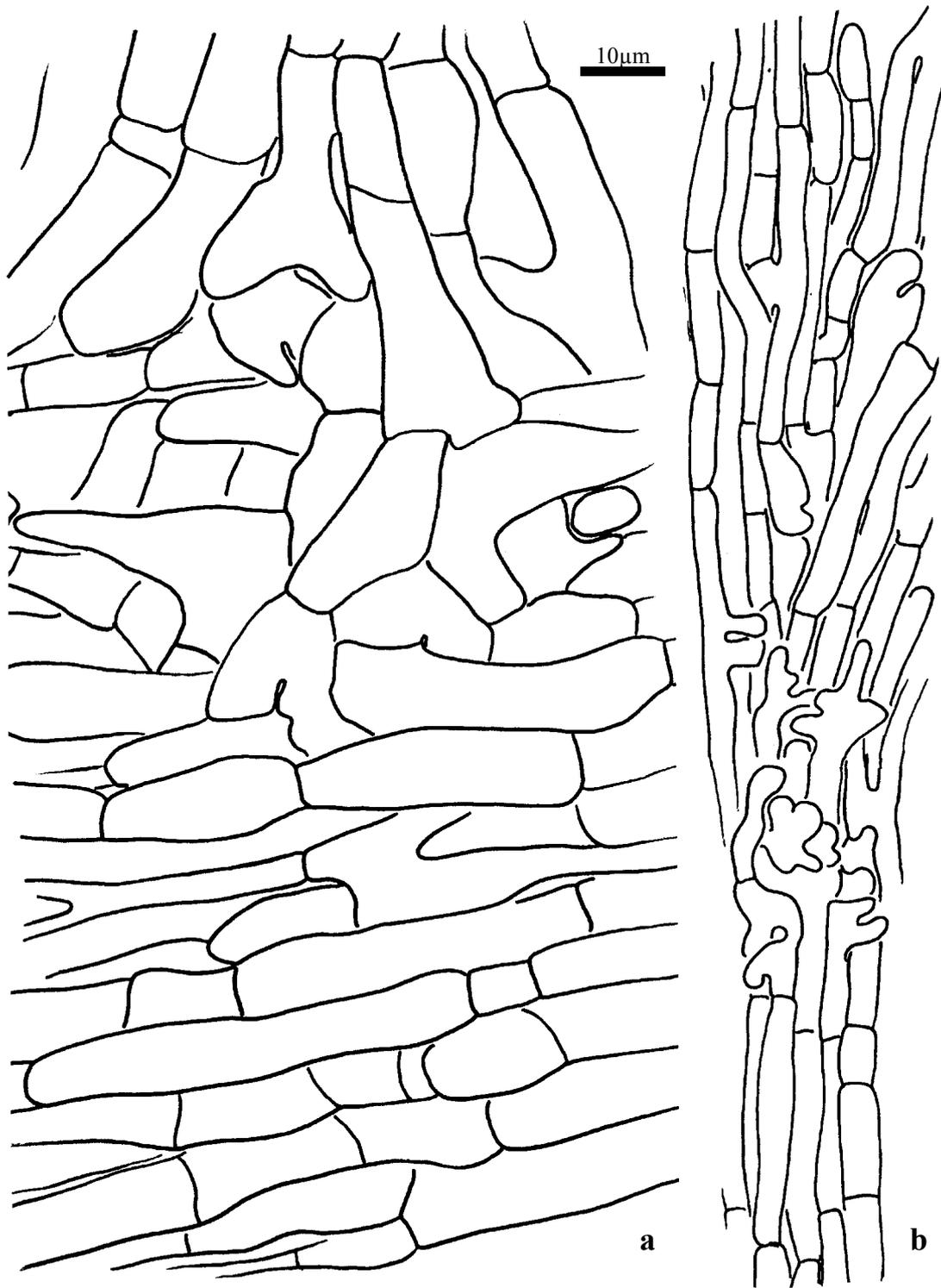


Abb. 93 *Russula acrianulata*: a. Mittlere Mantelschicht. – b. Mantelinnenseite

30. *Russula aff. radicans* Heim (Sekt. *Crassotunicatae*, Subsekt. *Aureotactinae*)

+ *Uapaca guineensis* Müll. Arg.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen unregelmäßig monopodial verzweigt, hellbraun, mit samtiger Oberfläche. Alle Mantelschichten plektenchymatisch, die mittleren aus aufgeblähten Hyphen bestehend. Drei Typen von Cystiden: dünnwandige Gloeocystiden mit einem apikalen Knöpfchen, Dendrohyphidien und sehr dünne lange Cystiden mit einem apikalen Knöpfchen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 94)

Mykorrhizensysteme einfach bis unregelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, bis 7 mm lang. Hauptachse 0,2-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 5 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche samtig bis kurzstachelig, ockerfarben bis hellbraun, an der Spitze heller, große Bereiche mit Bodenpartikeln bedeckt.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 95, Abb. 96)

Mantelcystiden: Drei Formen.

Gloeocystiden dicht stehend, zylindrisch bis fusiform, teilweise mit seitlichen Auswüchsen, 20-50 µm lang, basal 4-7 µm im Durchmesser, apikal nicht kopfig erweitert, Hals 2,5-4 µm im Durchmesser, Wände hyalin, farblos, 0,3 µm dick; meistens mit einem apikalen Knöpfchen, Knöpfchen globos, 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm dick.

Dendrohyphidien zwischen den Cystiden baumartig verzweigt, bis 60 µm lang, basal 2-3,5 µm im Durchmesser, Seitenäste 2-15 µm lang, 1-1,5 im Durchmesser.

Dünne Cystiden vereinzelt zwischen den anderen Cystiden herausragend, bis 100 µm lang, ca. 2 µm im Durchmesser, oft mit einem apikalen Knöpfchen mit ca. 1,5 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm dick.

Äußerste Mantelschicht die Cystiden tragend, locker plektenchymatisch, mit gelatinöser Matrix, Hyphen netzartig arrangiert, häufig verzweigt, Anastomosen ohne Septen, Zellen 15-50 x 2-4 µm, Zellwände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Mittlere Mantelschicht dicht plektenchymatisch bis annähernd pseudoparenchymatisch, Hyphen gestreckt, zum Teil parallel, in Bündeln, Zellen (5)10-40 x 5-10 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen gestreckt, oft parallel angeordnet, 5-55 x 2,5-5 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zeigend.

Abziehende Hyphen 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm, Anastomosen ohne Septen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser (aus FAA): Intakte Gloeocystiden mit granulärem Inhalt.

Sulfovanillin: nicht geprüft.

Milchsäure (aus FAA): Inhalt der Gloeocystiden farblos, hyalin.

Baumwollblau (aus FAA): Zellwände blau.

FeSO₄: nicht geprüft.

Guaiac: nicht geprüft.

KOH (aus FAA): -

Melzers Reagenz (aus FAA): -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B

PCR-Produkt: 850 Bp

Alu I: 510 Bp, 240 Bp, 95 Bp

EcoR I: 500 Bp, 350 Bp

Hinf I: 2x350 Bp, 130 Bp

Taq I: 490 Bp, 290 Bp, 70 Bp

Untersuchtes Material

Kamerun, South West Province, Fako Division, Limbe, Bimbria-Bonadikombo community forest, „Nature Trail“, am Rand einer Frischwassermangrove unter *Uapaca guineensis* (det. M. Sainge), 3°59'N, 9°16'O, ca. 5 m ü. N.N. 16.10.2001, leg. L. Beenken & Th. Franke, det. L. Beenken, Fruchtkörper und Mykorrhiza 2001/K173 (in M).

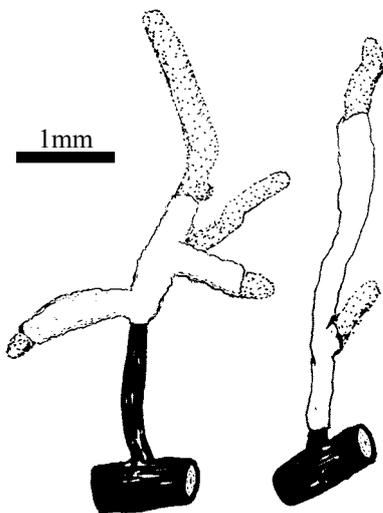


Abb. 94 *Russula* aff. *radicans*, Habitus der Mykorrhizen.

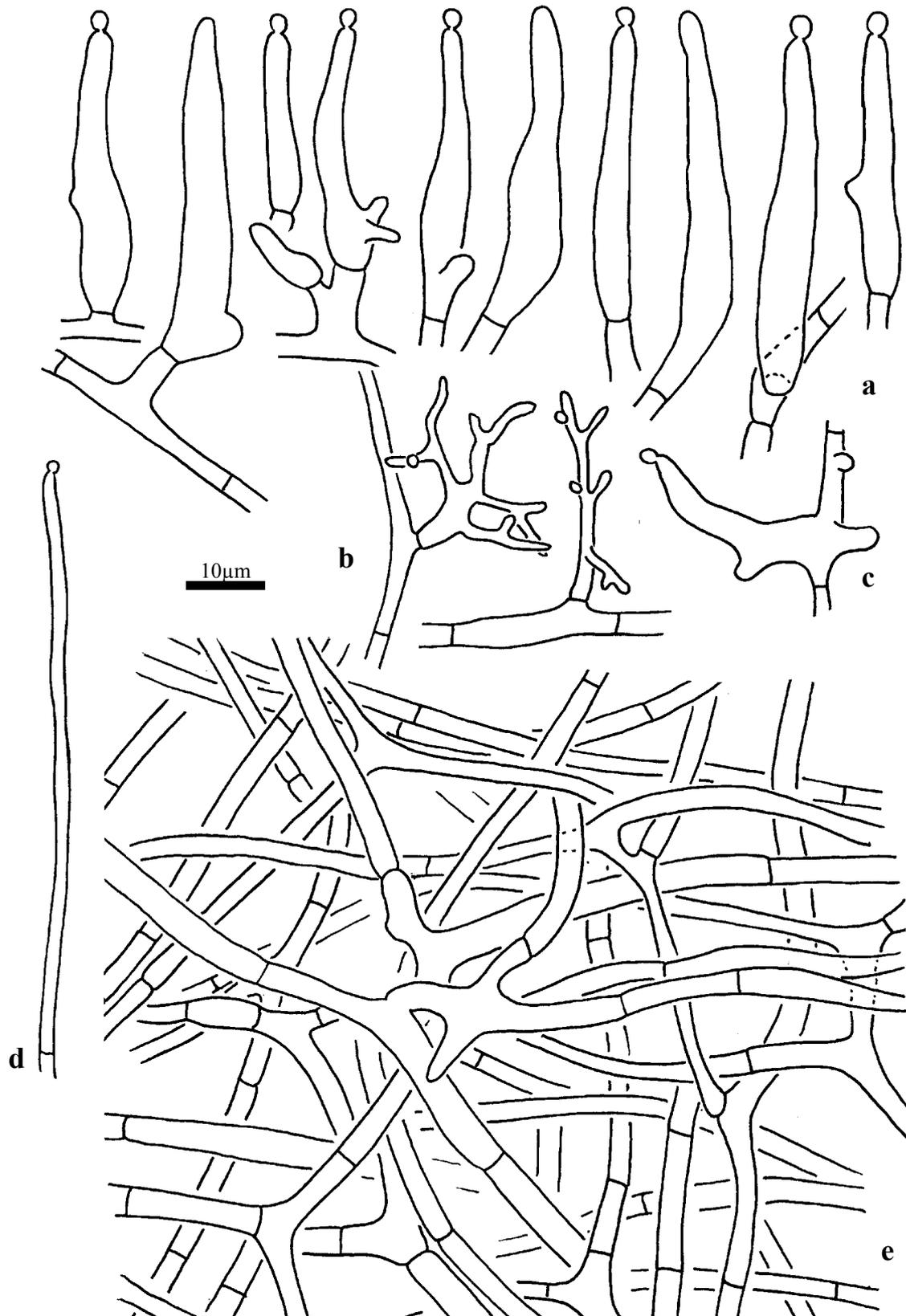


Abb. 95 *Russula aff. radicans*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Gloeocystiden. – **b.** Dendrohyphidien. – **c.** Interkalare Gloeocystide mit Auswüchsen. – **d.** Dünne Cystide mit Knöpfchen. – **e.** Äußere Mantelschicht (gelatinöse Matrix nicht gezeichnet).

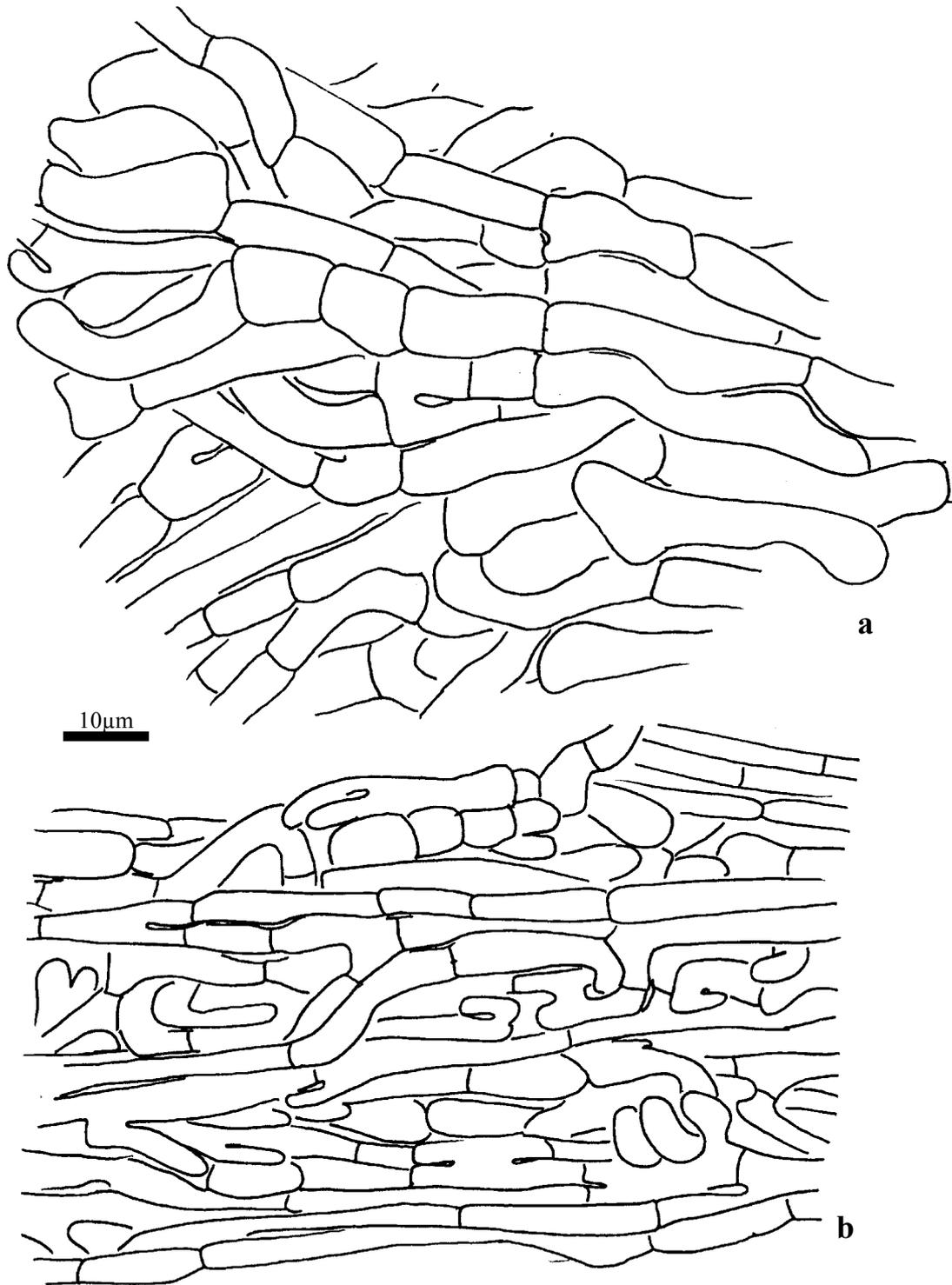


Abb. 96 *Russula aff. radicans*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Mittlere Mantelschicht. – **b.** Mantelinnenseite.

4.2 Mykorrhizen ohne Cystiden

4.2.1 Arten mit angulären Zellen

4.2.1.1 Sektion *Russula* (Pers.) Fr.

4.2.1.1.1 Subsektion *Russula* (Pers.) Fr.

(= Subsekt. *Emeticinae* Melzer & Zvara)

31. *Russula emetica* Fr. (Sekt. *Russula*, Subsekt. *Russula*)

+ *Pinus sylvestris* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig dichotom verzweigt, weiß bis hellrosa, Oberfläche glatt bis weiß körnig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit angulären Zellen, Zellen mehr oder weniger isodiametrisch, gloeoplere Zellen häufig, mit in Sulfovanillin schwarzbraun werdendem Inhalt. Innenseite plektenchymatisch. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 97)

Mykorrhizensysteme regelmäßig dichotom verzweigt, bis 4 mm lang. Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 2 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt bis körnig, milchig weiß bis rosa, teilweise mit weißlichen, feinen Warzen besetzt, an der Spitze heller.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 98, Abb. 99)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus angulären Zellen, ohne gelatinöse Schicht, blasenförmige Zellen tragend, diese einzeln oder in Gruppen stehend, fusiform, meistens mit wenigen kurzen Auswüchsen, oft an der Spitze gegabelt, 10-20 x 5-10 µm, Wände dünn, unter 0,3 µm, glatt, Zellinhalt farblos, hyalin.

Eigentliche Mantelzellen angulär, isodiametrisch bis leicht gestreckt, keine Zellen und Zellgruppen mit fusiformem Umriss, Zellen 6-20(25) x 4-10 µm, Wände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin. Gloeoplere Zellen sehr häufig, einzeln oder in Gruppen, Inhalt aus Tröpfchen, Tröpfchen ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen nahe der äußeren Schicht in Form und Größe jenen der äußeren Schicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener, oberhalb der Mantelinnenseite Zellen unregelmäßiger, gloeoplere Zellen fehlend; alle Wände 0,3 µm dick.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 5-40 x 1,5-4 µm, mit vielen palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, anguläre Zellen kleiner, 2-8 x 1-6 µm, mehr oder weniger isodiametrisch, gloeoplere Zellen sehr häufig.

Abziehende Hyphen selten, meistens in Gruppen von 2-3 Hyphen, je eine Hyphe einer Zelle der Mantelaußenseite entspringend, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm (proximal bis 1 µm), Anastomosen ohne Septen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen, im Alter Inhalt kristallin, irisierend.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und schwarz-blau werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst, Kristalle bildend.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS1 + ITS4

PCR-Produkt: 700 Bp

Alu I: 475 Bp, 220 Bp

EcoR I: 390 Bp, 300 Bp

Hinf I: 375 Bp, 310 Bp

Taq I: 380 Bp, 260 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Kelheim, Gmd. Siegenburg, Daßfeld, Dürnbucher Forst, unter *Pinus sylvestris*, 48°45'30''N, 11°50'O, ca. 380 m ü. N.N., MTB Nr. 7237, 27.10.1996, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 332 und Mykorrhiza MLB 332 (in M).

-.24.09.2000, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 2267, Mykorrhiza MLB 2267 (in M).

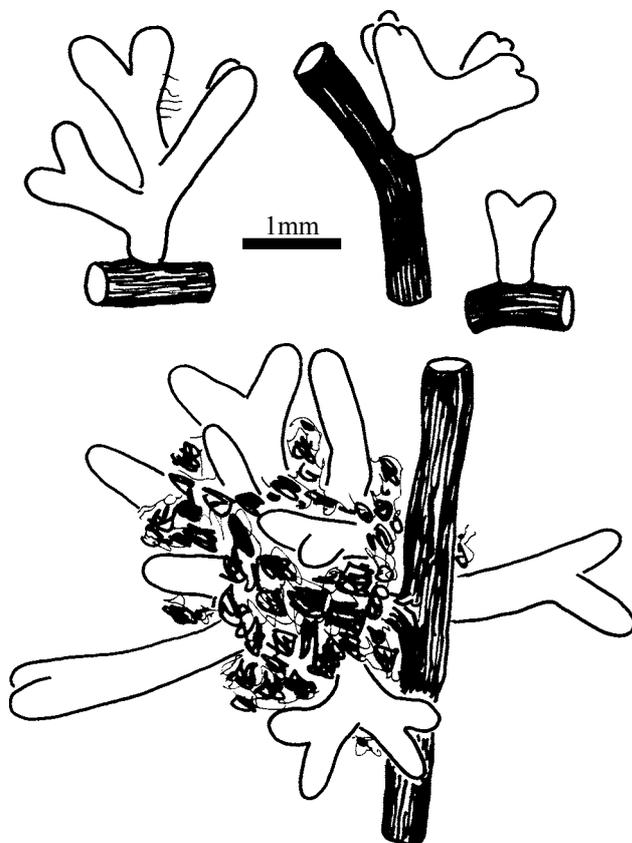


Abb. 97 *Russula emetica* (MLB 332): Habitus der Mykorrhizen.

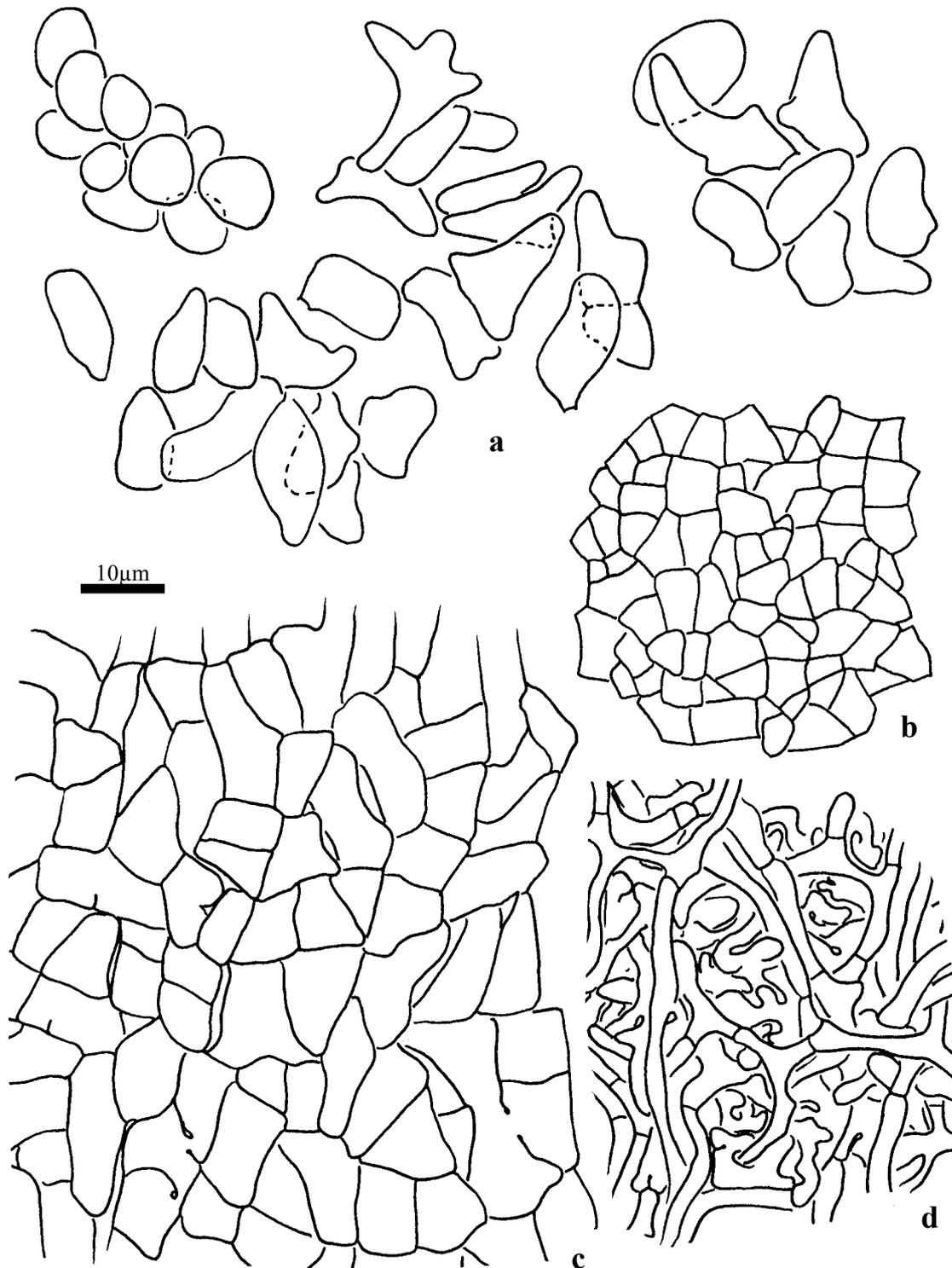


Abb. 98 *Russula emetica* (MLB 332), Mantel in Flächenansicht: **a.** Blasenförmige Zellen auf der Manteloberfläche. - **b.** Äußere Mantelschicht der Spitze. - **c.** Äußere Mantelschicht. - **d.** Mantelinnenseite.

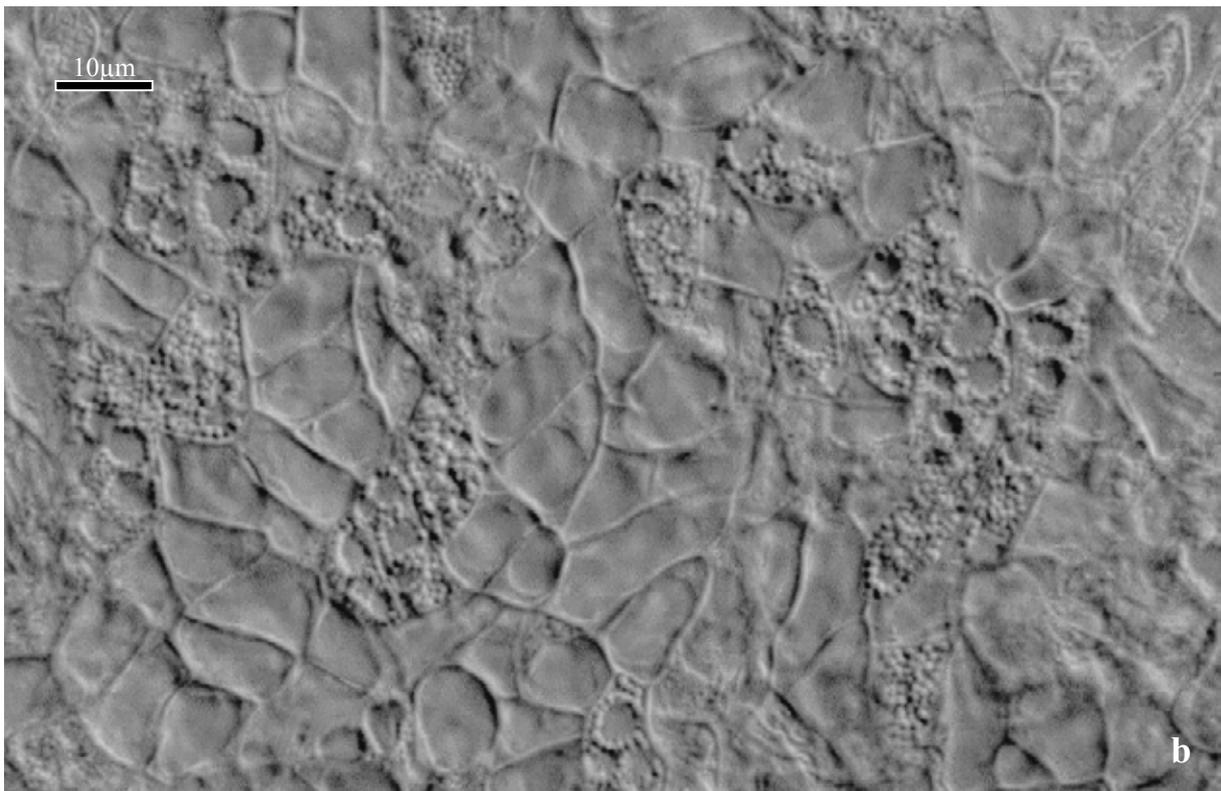


Abb. 99 *Russula emetica* (MLB 2267) mikroskopische Aufnahmen des Mantels in Flächenansicht (in Wasser): **a.** Blasenförmige Zellen in Häufchen, mit abziehender Hyphe. – **b.** Äußere Mantelschicht, gloeoplere Zellen mit Tröpfchen

32. *Russula betularum* Hora (Sekt. *Russula*, Subsekt. *Russula*)

+ *Betula pubescens* Ehrh.

Kurzbeschreibung

Gleicht *R. emetica* im Aufbau des Mantels. Unterscheidet sich nur in den vom Wirtsbaum geprägten Merkmalen. Die RFLP-Analyse zeigt mit dem Enzym Taq I eine Schnittstelle mehr als bei *R. emetica*.

Ektomykorrhizen regelmäßig dichotom verzweigt, weiß bis hellrosa, Oberfläche glatt bis weiß körnig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit angulären Zellen, Zellen mehr oder weniger isodiametrisch, gloeoplere Zellen häufig, mit in Sulfovanillin schwarzbraun werdendem Inhalt. Innenseite plektenchymatisch. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 100, Abb. 101a)

Mykorrhizensysteme einfach bis regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, bis 7 mm lang. Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 3 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt bis körnig, weiß bis rosa.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 101b)

Der Mantel von *R. betularum* zeigt in keinem Punkt einen Unterschied zum Mantel von *R. emetica*.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Jenen bei *R. emetica* gefundenen gleichend.

DNA

Primer ITS1 + ITS 4

PCR-Produkt: 690 Bp

Alu I: 470 Bp, 220 Bp

EcoR I: 390 Bp, 300 Bp

Hinf I: 370 Bp, 310 Bp

Taq I: 280 Bp, 260 Bp, 95 Bp, 60 Bp

Untersuchte Belege:

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Landshut, Gmd. Essenbach, Unterwattenbach, ca. 2,5 km östl. von Unterwattenbach, südl. des Moorgrabens, unter *Betula pubescens* Ehrh. 48°37'20" N, 12°16'30" O, 375m über NN, MTB Nr. 7339. 30.10.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1082 und Mykorrhiza MLB 1082 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Garmisch-Partenkirchen, Gmd. Bad Bayer-soien, Breiter Filz, "Auf den alten Hof", unter *Betula pubescens* Ehrh. 14.08.1996, 47°41'25" N, 11°01'30" O, 805m über NN, MTB Nr. 8332. leg. L. Beenken & Ch. Hahn, det. L. Beenken Fruchtkörper LB 216 und Mykorrhiza MLB 216 (in M)

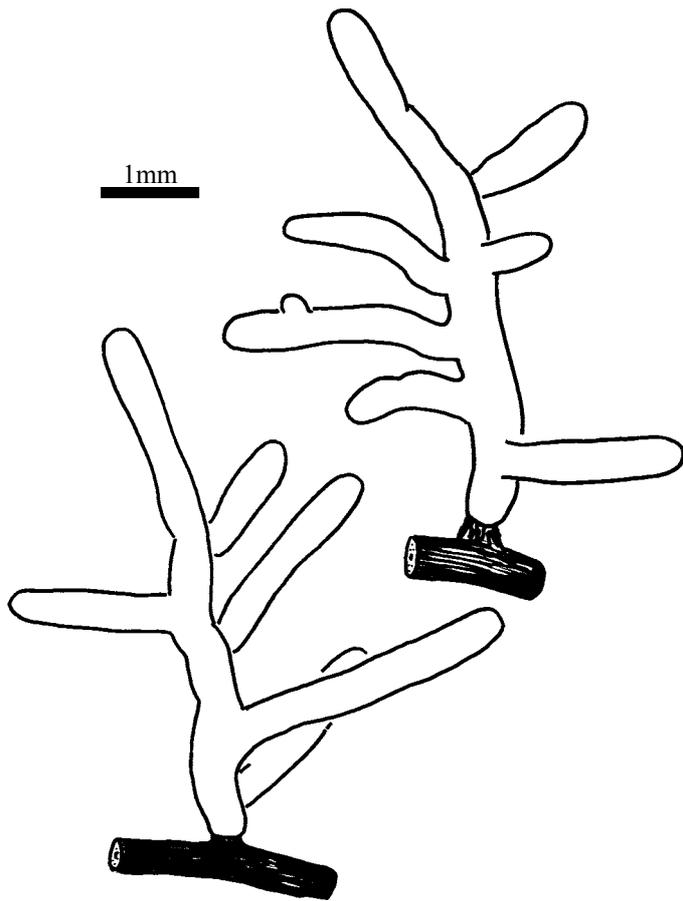


Abb. 100 *Russula betularum* (MLB 1082): Habitus der Mykorrhizen.

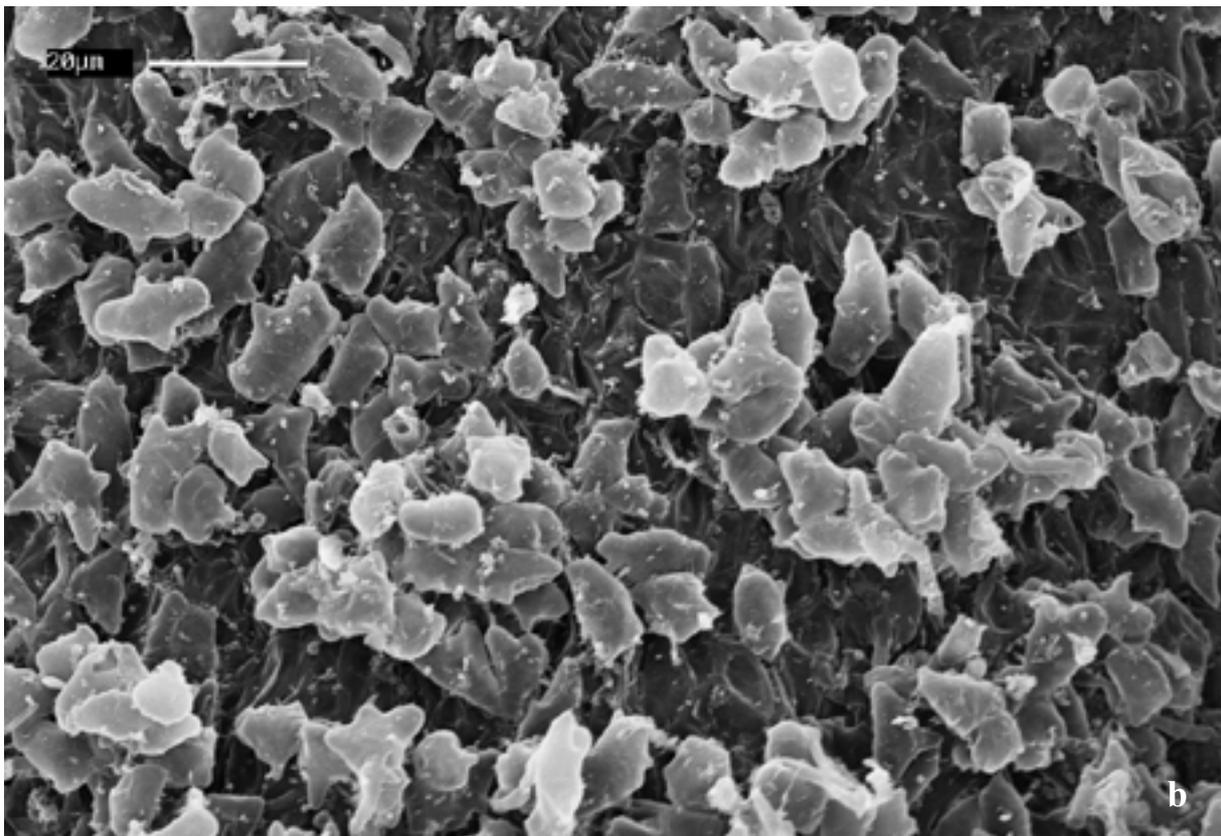
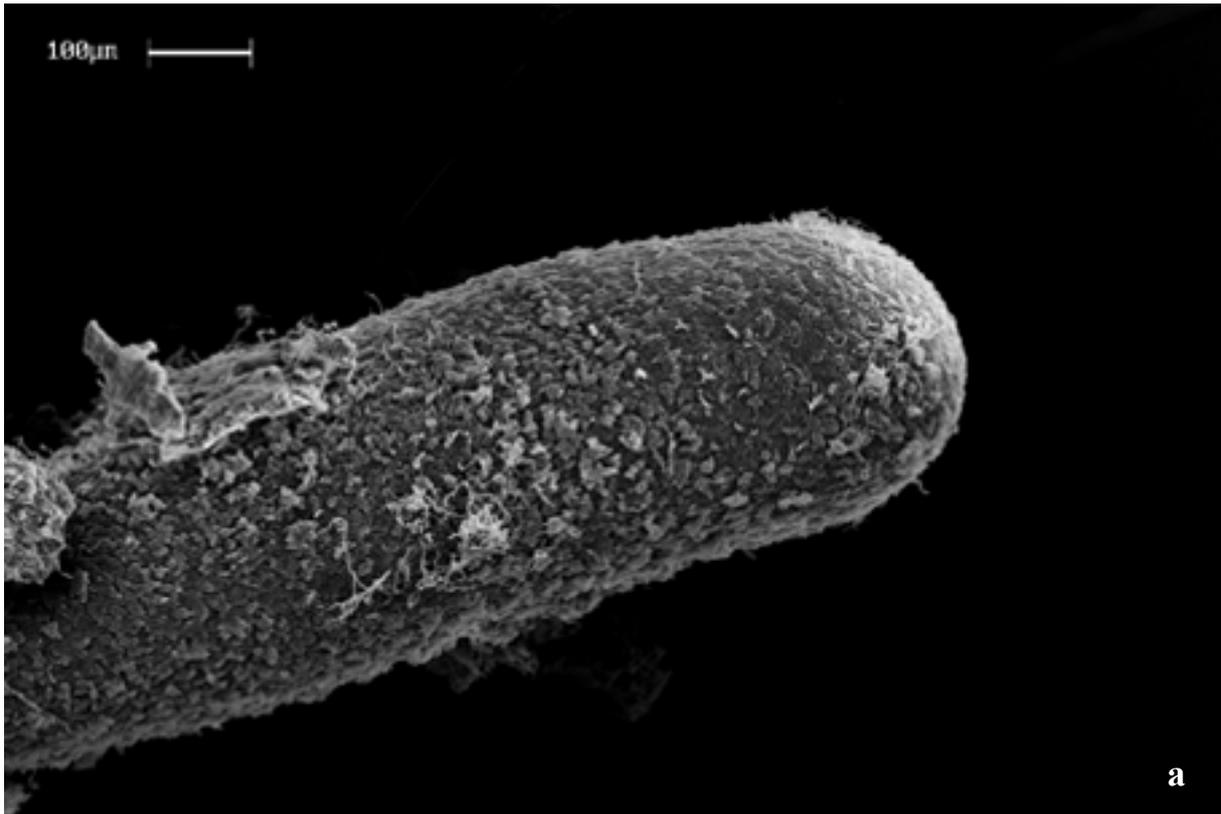


Abb. 101 *Russula betularum* (MLB 1082) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Manteloberfläche: **a.** Mykorrhizenspitze. – **b.** Blasenförmige Zellen in Häufchen.

33. *Russula raoultii* Quél. (Sekt. *Russula*, Subsekt. *Russula*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Kurzbeschreibung

Morphologisch ähnlich *Russula mairei* an *Fagus sylvatica* (BRAND 1991a, c), *R. mairei* und *R. emetica* im Aufbau des Mantels (Abb. 102) gleichend. Mit Sulfovanillin nur eine schwache grau-blaue Reaktion der gloeopleren Zellen.

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt 680 Bp

Alu I: 460 Bp, 220 Bp

EcoR I: 370 Bp, 310 Bp

Hinf I: 320 Bp, 145 Bp, 120 Bp, 85 Bp

Taq I: 260 Bp, 230 Bp, 130 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Starnberg, Gmd. Leutstetten, Einbettl, Sonnenberg, Buchenwald, 48°01'30''N, 11°23'00''O, ca. 600 m ü. N.N. 10.07.2002, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 4061 und Mykorrhiza MLB 4061 (in M).

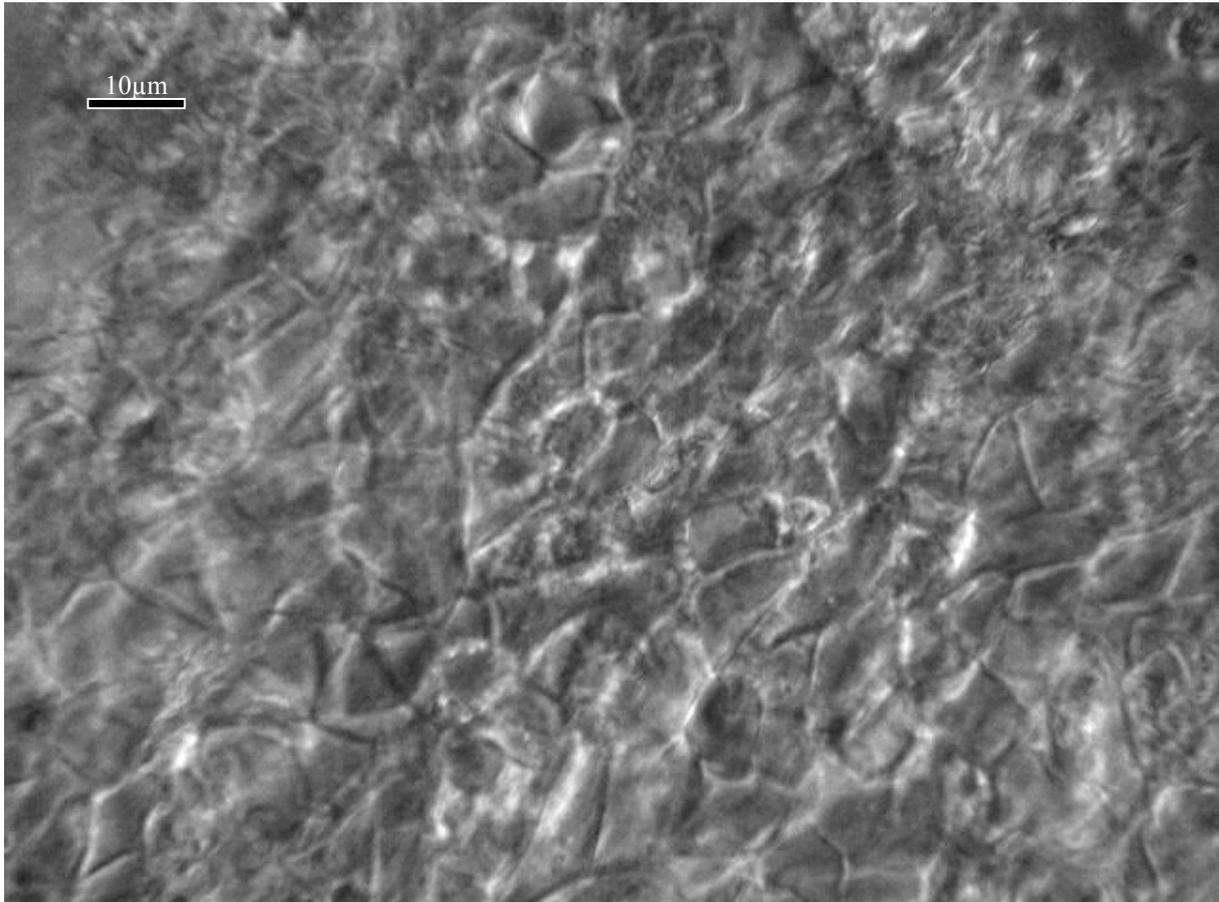


Abb. 102 *Russula raoultii*: Äußerer Mantel in Flächenansicht mit angulären Zellen (in Wasser), Inhalt der gloeopleren Zellen aus Tröpfchen.

4.2.1.1.2 Subsektion *Atropurpurinae* Romagn.

34. *Russula atropurpurea* (Krombh.) Britz. forma *dissidens* Zvara (Sekt. *Russula*, Subsekt. *Atropurpurinae*)

+ *Quercus cerris* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hellgelb bis gelb-braun, Oberfläche glatt bisweilen weiß körnig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit angulären Zellen, Zellen isodiametrisch bis gestreckt, selten einzelne Zellen und Zellgruppen im Umriss fusiform, oft mit kugeligen Zellwandverdickungen, gloeoplere Zellen häufig, mit in Sulfovanillin schwarz-braun werdendem Inhalt. Innenseite plektenchymatisch. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 103)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 13 mm lang. Hauptachse 0,3-0,45 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 4 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt bis rau, hellgelb bis hellbraun, alt olivfarben, teilweise mit weißlichen, feinen Warzen und Flöckchen besetzt, an der Spitze heller.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 104, Abb. 105)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus angulären Zellen, weitgehend von einer dünnen gelatinösen Schicht bedeckt, dünnwandige, blasenförmige Zellen tragend, diese einzeln oder in Gruppen stehend, subglobos bis oval, 15-22 x 7-13 µm, Wände dünn, unter 0,3 µm, glatt, Zellinhalt farblos, hyalin.

Eigentliche Mantelzellen angulär, isodiametrisch bis gestreckt, wenige Zellen bzw. Zellgruppen im Umriss fusiform, Zellen 6-28 x 3-18 µm, Wände gelblich braun, 0,3(0,5) µm dick, teilweise mit kugeligen Zellwandverdickungen von 2-6 µm im Durchmesser, diese oft hohl, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeoplere Zellen häufig, meistens in Gruppen, Inhalt aus Tröpfchen, Tröpfchen ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet. Selten einzelne Zellen mit gelbem, granulärem Inhalt.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht, Wände 0,3 µm dick.

Mantelinnenseite locker plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 5-40 x 2-5 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, anguläre Zellen kleiner, 3-11 x 2-6 µm mehr oder weniger isodiametrisch, nicht besonders angeordnet, gloeoplere Zellen häufig.

Abziehende Hyphen (Abb. 104b, c) selten, meistens in Gruppen von 2-3, der Mantelaußenseite mit je einer Hyphe pro Zelle entspringend, sehr selten aus den Blaszellen kommend, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm (proximal bis 1 µm), Anastomosen ohne Septen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Zellwände gelb, gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen, im Alter Inhalt kristallin, irisierend.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und schwarz-blau werdend, Wandverdickungen sich grau bis schwarz verfärbend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst, Kristalle bildend.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: meistens keine Reaktion, bei jungen Mykorrhizenspitzen blau.

KOH: Zellwände, besonders an den Verdickungen, sich rotbraun verfärbend.

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS1 +ITS4

PCR-Produkt: 680 Bp

Alu I: 460 Bp, 220 Bp

EcoR I: 380 Bp, 300 Bp

Hinf I: 360 Bp, 315 Bp

Taq I: 360 Bp, 230 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Ungarn, Bez. Pest, Visegrádi-hg., Duna-Ipoly Nemezti Park, Zerreichenwald, ca. 10 km NW von Pomáz, 47°42'N, 18°55'O, ca. 500 m ü. N.N., 11.10.1999, leg. Ch. Hahn & L. Beenken, det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1358 und Mykorrhiza MLB 1358 (in M).

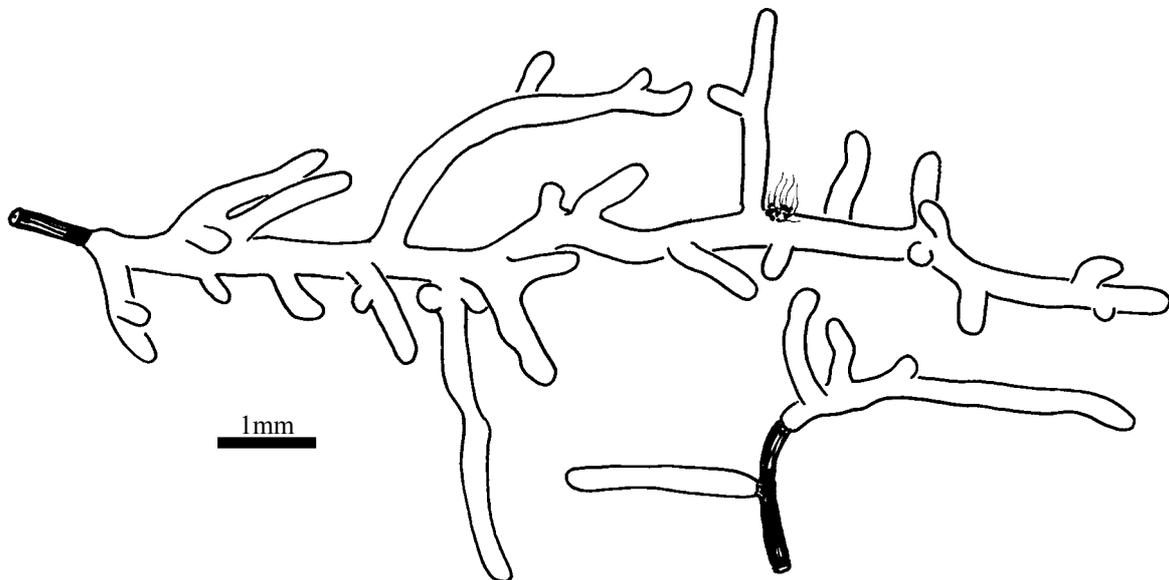


Abb. 103 *Russula atropurpurea* f. *dissidens*, Habitus der Mykorrhizen.

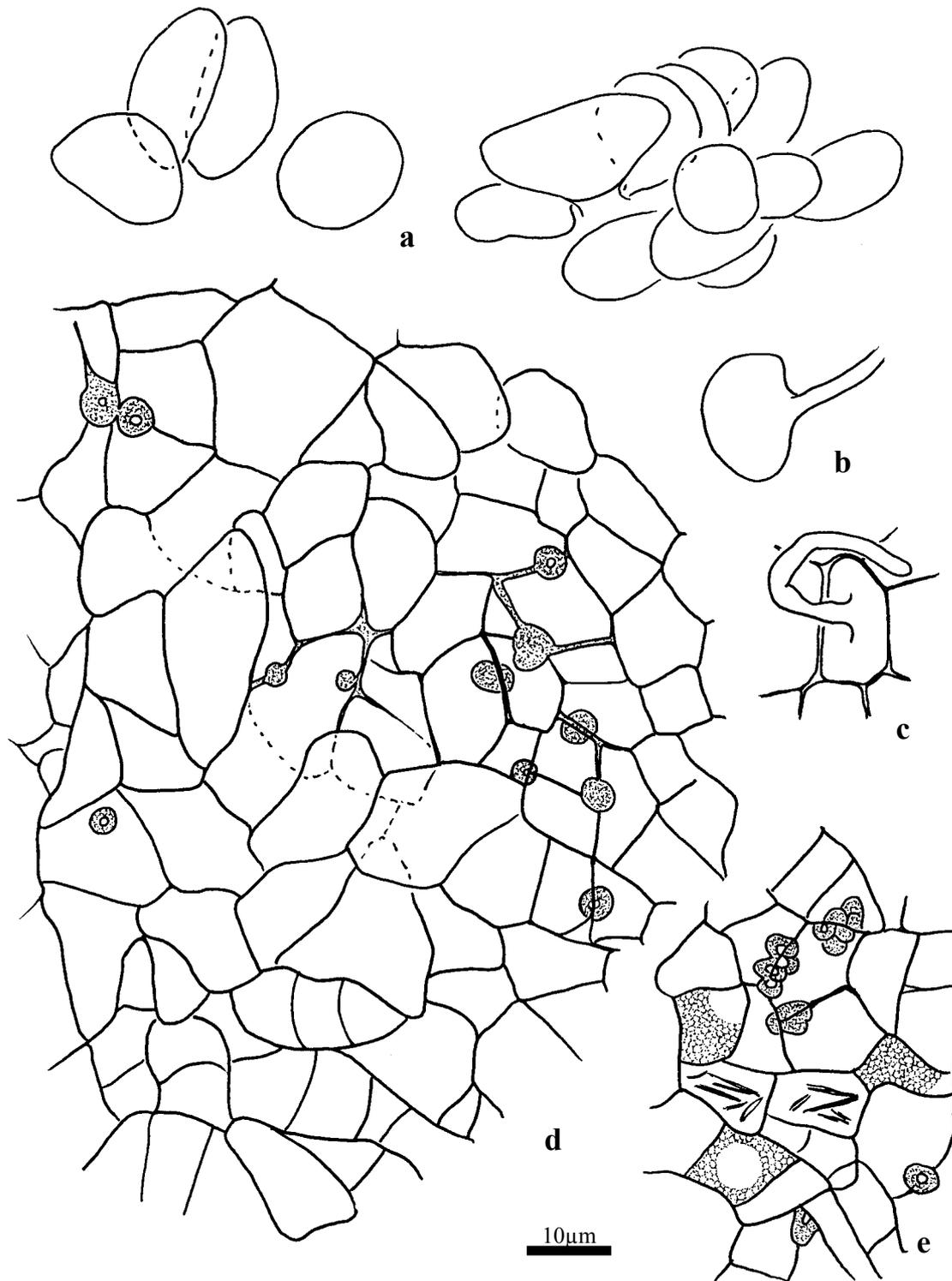


Abb. 104 *Russula atropurpurea* f. *dissidens*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Blasenförmige Zellen der äußeren Mantelschicht. - **b.** Abziehende Hyphe einer blasenförmigen Zelle entspringend. - **c.** Abziehende Hyphen einer Mantelzelle entspringend. - **d.** Äußere Mantelschicht, Zellwände mit kugeligen Verdickungen. - **e.** Äußere Mantelschicht in Wasser, gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen, dieser in einigen kristallisiert.

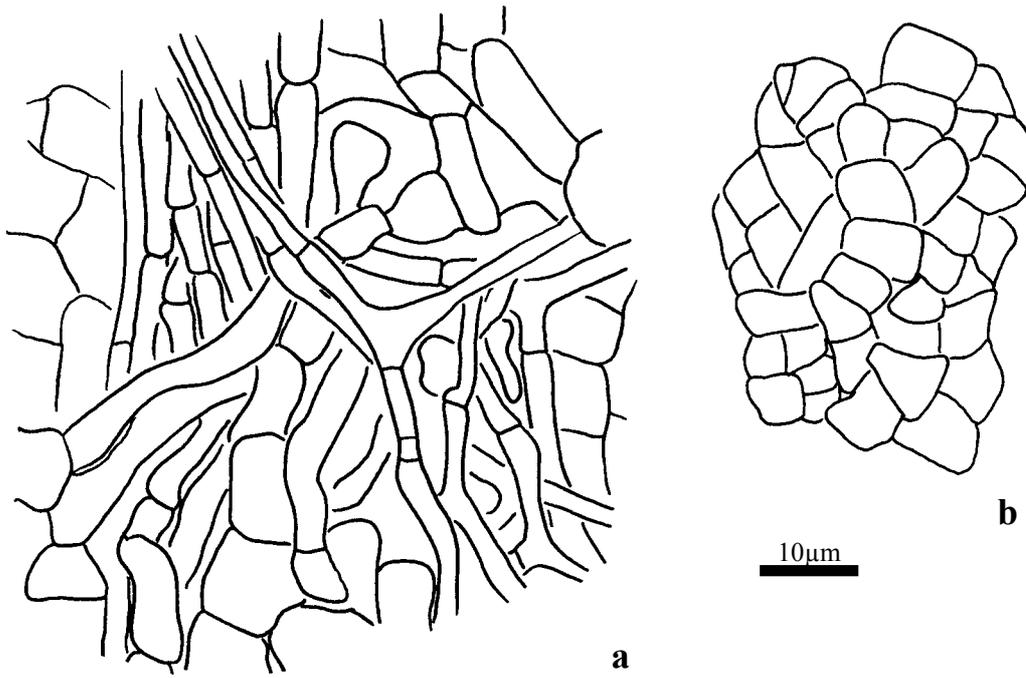


Abb. 105 *Russula atropurpurea f. dissidens*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Mantelinnen-
seite. – **b.** Äußere Mantelschicht an der Mykorrhizenspitze.

35. *Russula alnetorum* Romagn. (Sekt. *Russula*, Subsekt. *Atropurpurinae*)

+ *Alnus viridis* (Chaix) DC.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hellgelb bis gelb-braun, Oberfläche glatt, bisweilen körnig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit angulären Zellen, Zellen oft entlang der Mykorrhizenachse gestreckt, einzelne Zellen und Zellgruppen im Umriss fusiform, gloeoplere Zellen häufig, mit in Sulfovanillin braun werdendem Inhalt. Innenseite plektenchymatisch. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht aus locker arrangierten Hyphen, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit meistens geraden Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 106a)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 12 mm lang. Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, bis 4 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt bis rau, hellgelb bis hellbraun, teilweise mit weißlichen, feinen Warzen und Flöckchen besetzt, an der Spitze heller.

Rhizomorphen selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), meistens an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, verzweigt und netzartig anastomisierend, bis 15 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,4 mm breit, daneben dünnere Wurzeln oder Bodenpartikel umschließend, selten direkt dem Mantel der Mykorrhiza entspringend, meistens über nur wenige Hyphen mit der Mykorrhiza-Basis verbunden. Oberfläche wattig, gelb bis hellbraun, umgeben von abziehenden Hyphen.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht

(Abb. 106b, Abb. 107, Abb. 108, Abb. 110)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus angulären Zellen, weitgehend von einer gelatinösen Schicht bedeckt und zwei Typen von dünnwandigen, blasenförmige Zellen tragend: Der erste Typ häufig, einzeln oder in Gruppen stehend, subglobos bis oval (oft kollabiert), 6-17(26) x 5-14 µm, Wände dünn, unter 0,3 µm, glatt, Zellinhalt farblos, hyalin. Zweiter Typ selten, einzelstehend, unregelmäßig gestreckt, 15-20 x 6-10 µm, Wände 0,3 µm dick, feinwarzig rau (in Baumwollblau sehr deutlich), Zellinhalt aus Tröpfchen.

Eigentliche Mantelzellen angulär, isodiametrisch bis gestreckt, einzelne Zellen und Zellreihen mit fusiformem Umriss, parallel zu Mykorrhizenachse gestreckt, Zellen 7-30(40) x (3)5-12 µm, Wände farblos bis gelblich, 0,3-0,5(1) µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeoplere Zellen häufig, einzeln oder in Gruppen, Inhalt aus Tröpfchen, diese ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen nahe der äußeren Schicht in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht, oberhalb der Mantelinnenseite plektenchymatisch werdend, Zellen unregelmäßig geformt, 5-30 x 3-10 µm, Zellen mit Tröpfchen fehlend; alle Wände 0,3 µm dick.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 5-35 x 2-6 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, anguläre Zellen kleiner, 3-14 x 2-8 µm mehr oder weniger isodiametrisch, nicht in Reihen angeordnet, gloeoplere Zellen sehr häufig.

Abziehende Hyphen (Abb. 109 d-f) selten, meistens in Gruppen von 2-3, der Mantelaußenseite mit je einer Hyphe pro Zelle entspringend, selten aus den Blaszellen kommend, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm (proximal bis 1 µm), Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 109a-c)

Unterteilt in eine gelbliche äußere Schicht und in einen farblosen, inneren Bereich.

Äußere Schicht mit gelatinöser Matrix und Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, diese gestreckt bis gewunden, 2-4 µm im Durchmesser, Abstand zwischen Septen 10-50 µm, Wände (0,3)0,5-0,8 µm dick, glatt, farblos bis gelb.

Innerer Teil 130 µm mächtig, mit dünner gelatinöser Matrix und wenigen Bodenpartikeln zwischen den Hyphen, einfache Hyphen 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3(0,5) µm; Gefäßhyphen selten, teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-150 µm, 5-9 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus oder aufgelöst, Inhalt farblos oder hellbraun; leiterartige Hyphen selten verzweigt, 4-7 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1,5 µm, an Septen eingeschnürt oder nicht, Abstand zwischen Septen 2-32 µm, Septen oft in Gruppen von 2-4 dicht hintereinander stehenden, 0,3-0,7(1,5) µm dick, ohne sichtbaren Porus oder Septen teilweise bis fast vollständig aufgelöst, Septen gerade oder leicht gewölbt, Inhalt selten mit wenigen großen Tropfen.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne gelatinöse Schicht) 15-25 µm dick, an der Spitze 10 µm, ungeschichtet, Zellen tangential 5-30 µm, radial 3-7 µm, an der Spitze Zellen tangential 3-10 µm, radial 1,5-3,5 µm. Reste von Kalyptrazellen in 1-3 Reihen, in einer Lage von 5-20 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 7-20 µm, schräg-radial 15-30 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1,5-2,5(3) µm im Durchmesser.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und hellbraun werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 800 Bp

Alu I: 500 Bp, 240 Bp, 50 Bp

EcoR I: 390 Bp, 320 Bp, 50 Bp

Hinf I: 370 Bp, 330 Bp

Taq I: 380 Bp, 275 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Schwaben, Lkr. Oberallgäu, Gmd. Obersdorf, Faistenoj, Fellhorn, Kanzelwand, in Grünerlengebüsch, 47°20'50''N, 10°13'30''O, ca. 1790 m, 03.09.1997, leg. L. Beenken & Ch. Hahn, det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 476 und Mykorrhiza MLB 476 (in M).

Schweiz, Kanton Uri, nahe Unterschächen, Steinboden, 1580 m, 03.09.1997, leg. & det. E. Widmer, Fruchtkörper LB 480 und Mykorrhiza MLB 480 (in M).

Alle Abbildungen von MLB 476

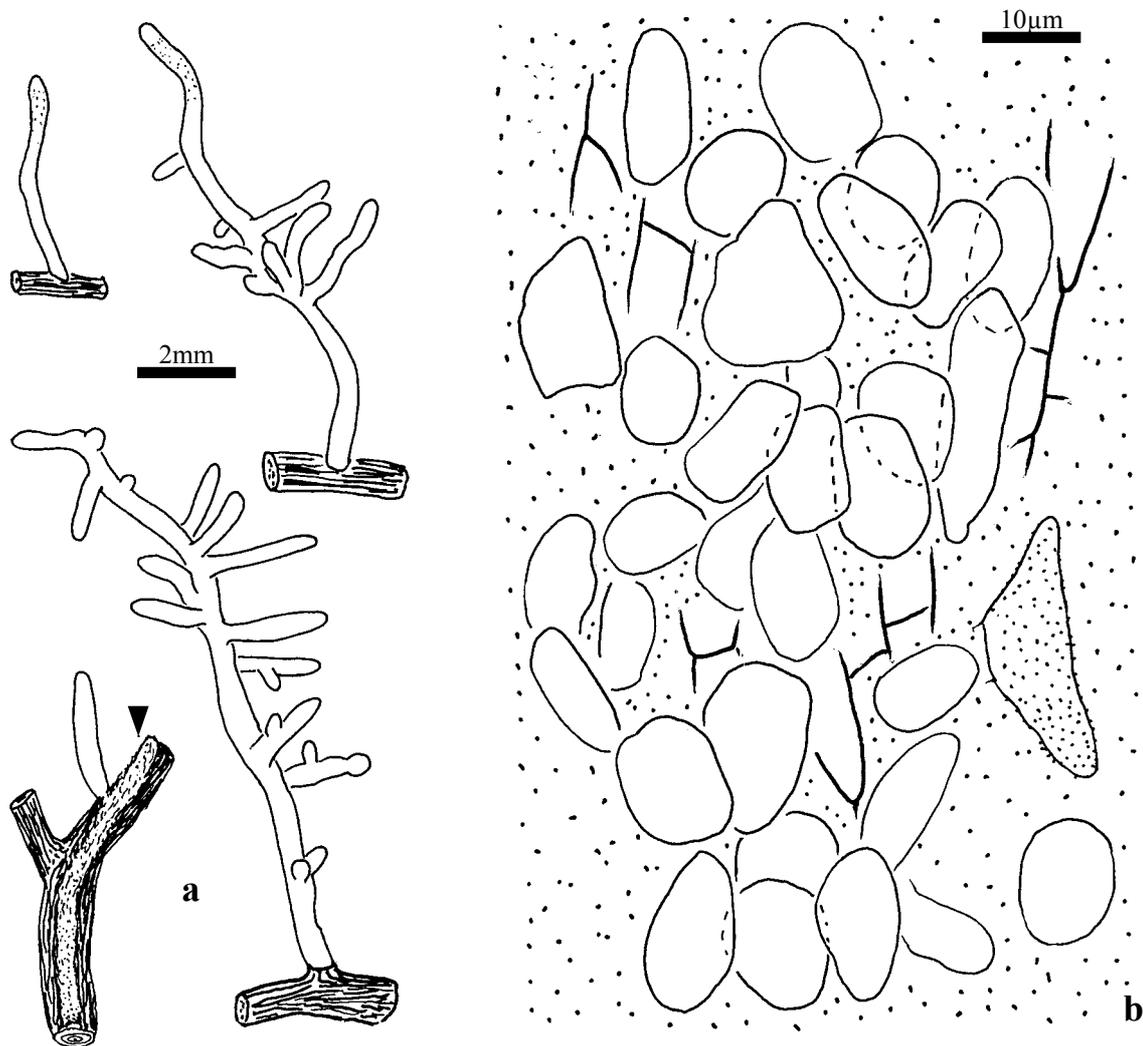


Abb. 106 *Russula alnetorum*: **a.** Habitus von Mykorrhizen und Rhizomorphen (Pfeil). – **b.** Mantelaußenseite in Flächenansicht, mit gelatinöser Matrix zwischen den aufsitzenden, blasenförmigen Zellen.

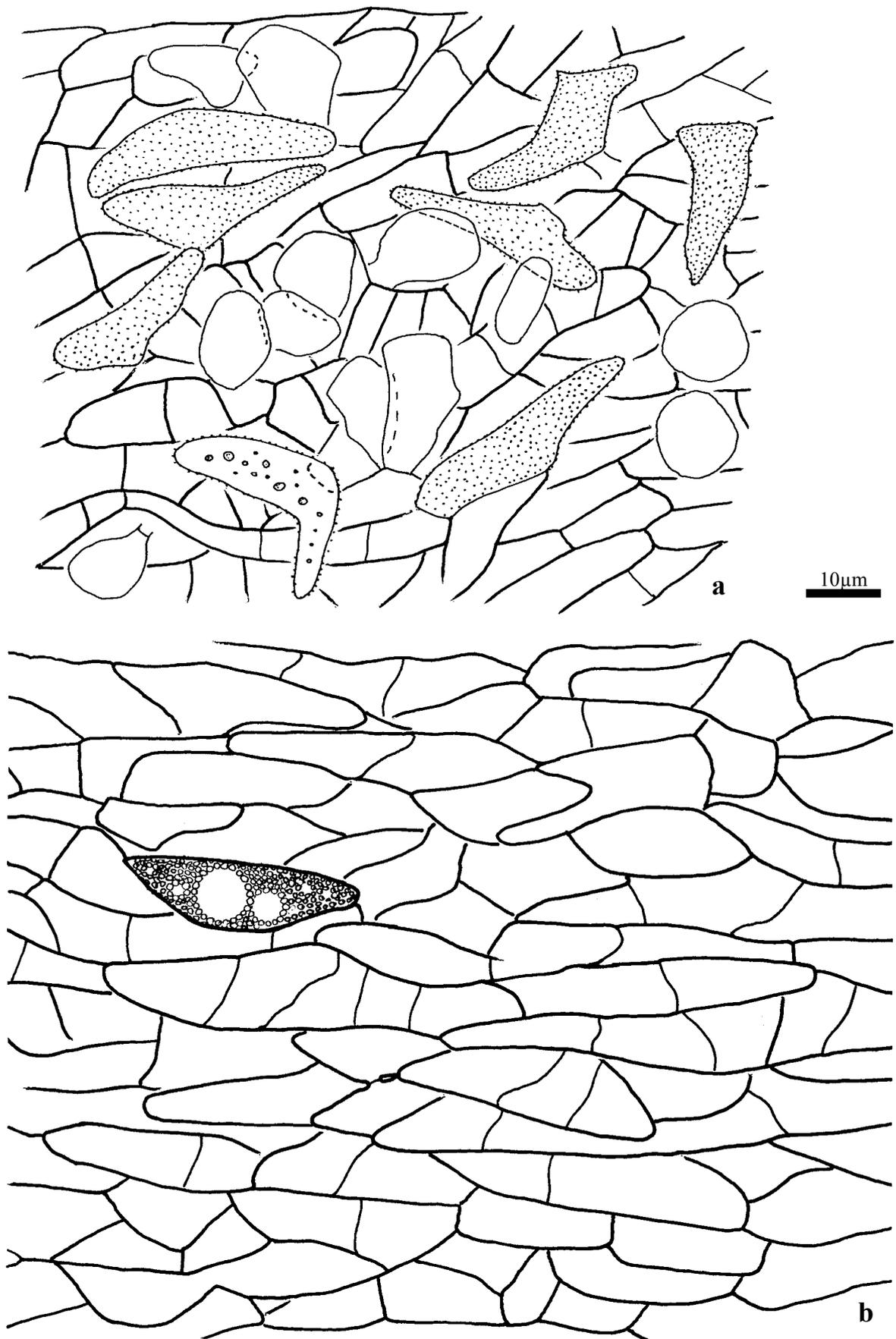


Abb. 107 *Russula alnetorum*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht, mit auf sitzenden, blasenförmigen und warzigen Zellen (in Baumwollblau). – **b.** Mittlere Mantelschicht, eine der glocytoplasmatischen Zellen mit Inhalt gezeichnet.

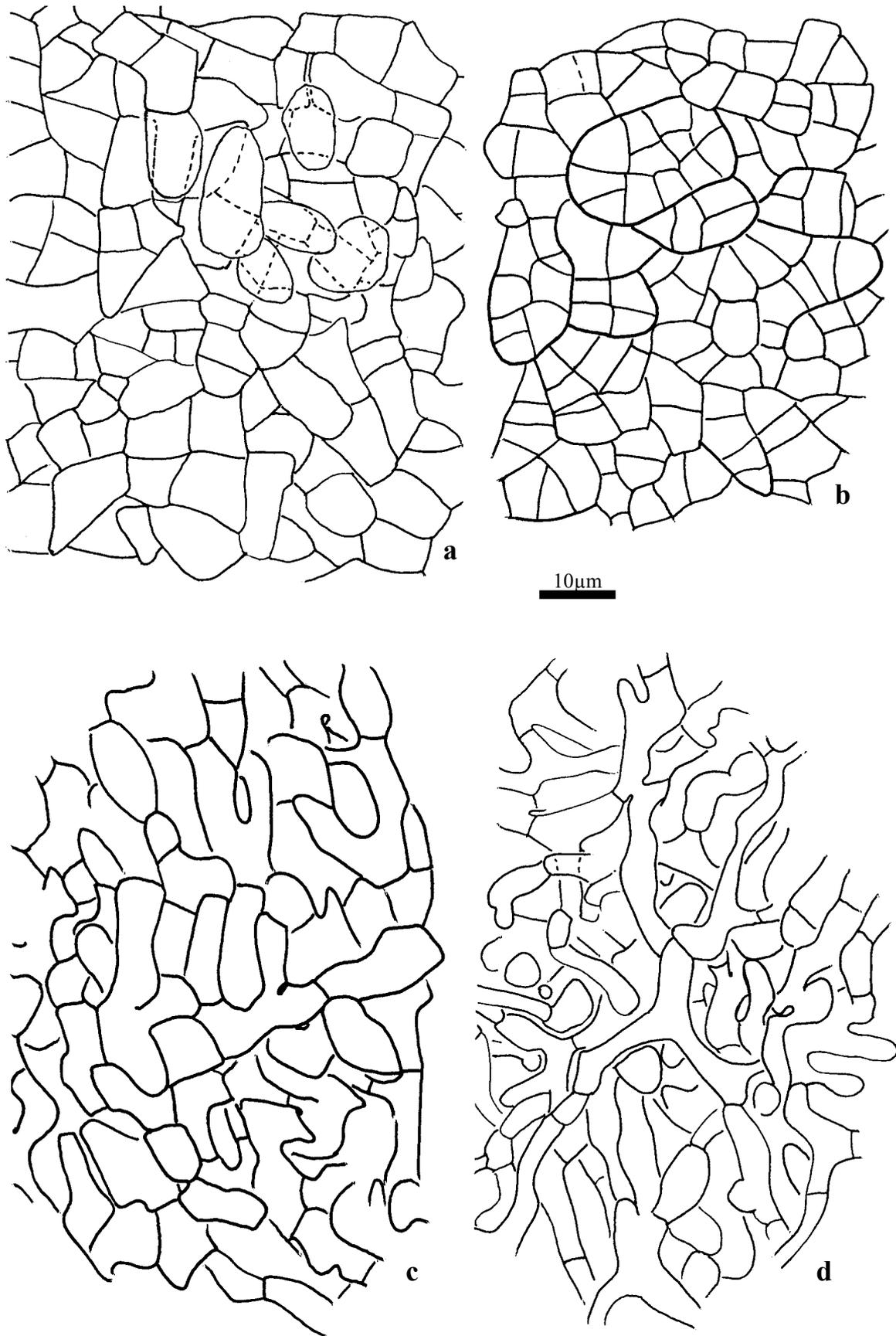


Abb. 108 *Russula alnetorum*, Mantel in Flächenansicht: **a.-b.** Spitze: **a.** Äußere Mantelschicht. - **b.** Mittlere Mantelschicht. - **c.-d.** Flanke: **c.** Mittlere Mantelschicht nahe der Innenseite. - **d.** Mantelinnenseite.

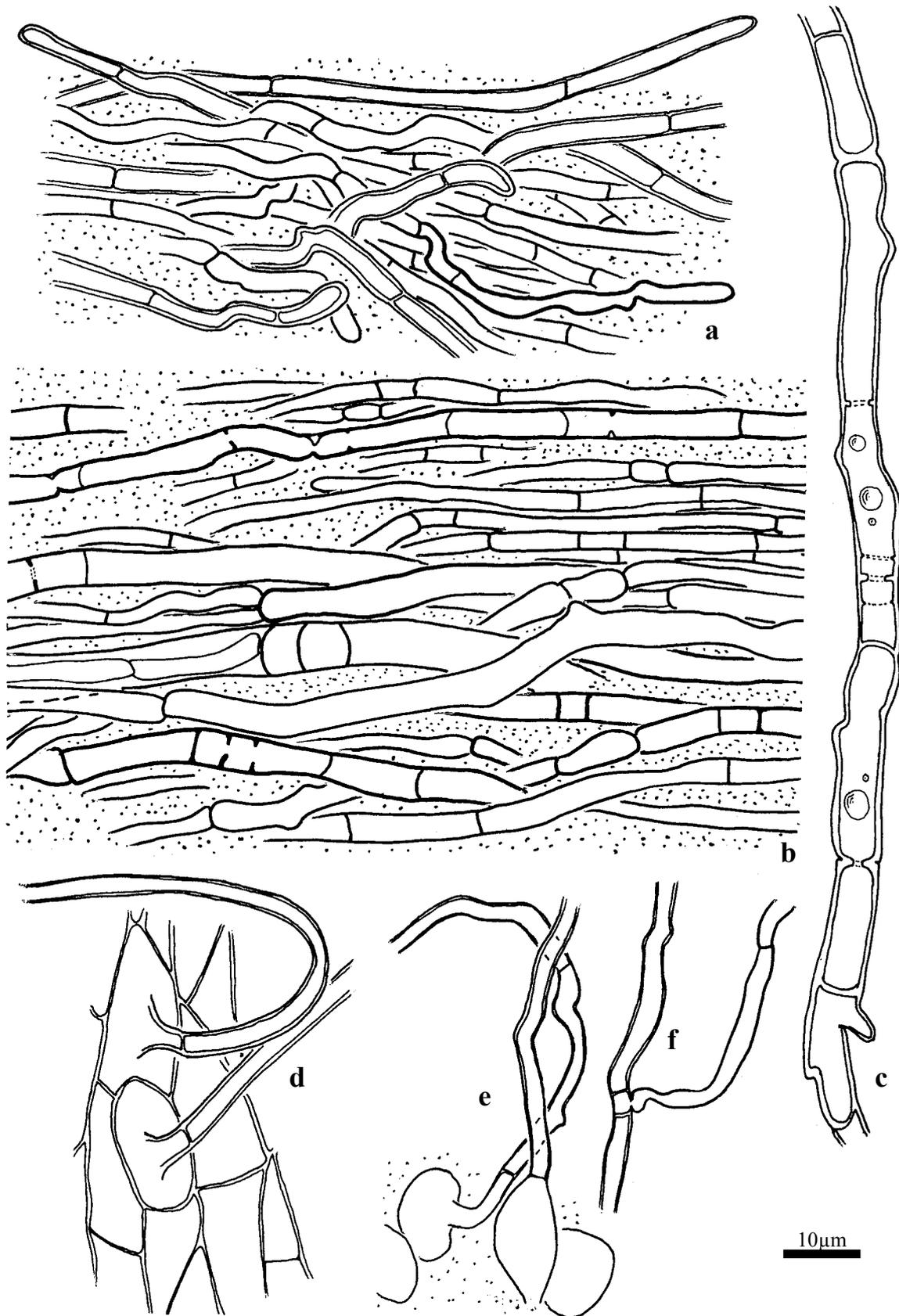


Abb. 109 *Russula alnetorum* a.-c. Längsschnitt durch Rhizomorpe: a. Außenschicht. – b. Innerer Teil. – c. Leiterartige Hyphe mit aufgelösten Septen. – d.-f. Abziehende Hyphen: d. Hyphen Mantelzellen entspringend. – e. Hyphen blasenförmigen Zellen entspringend. – f. Anastomose.

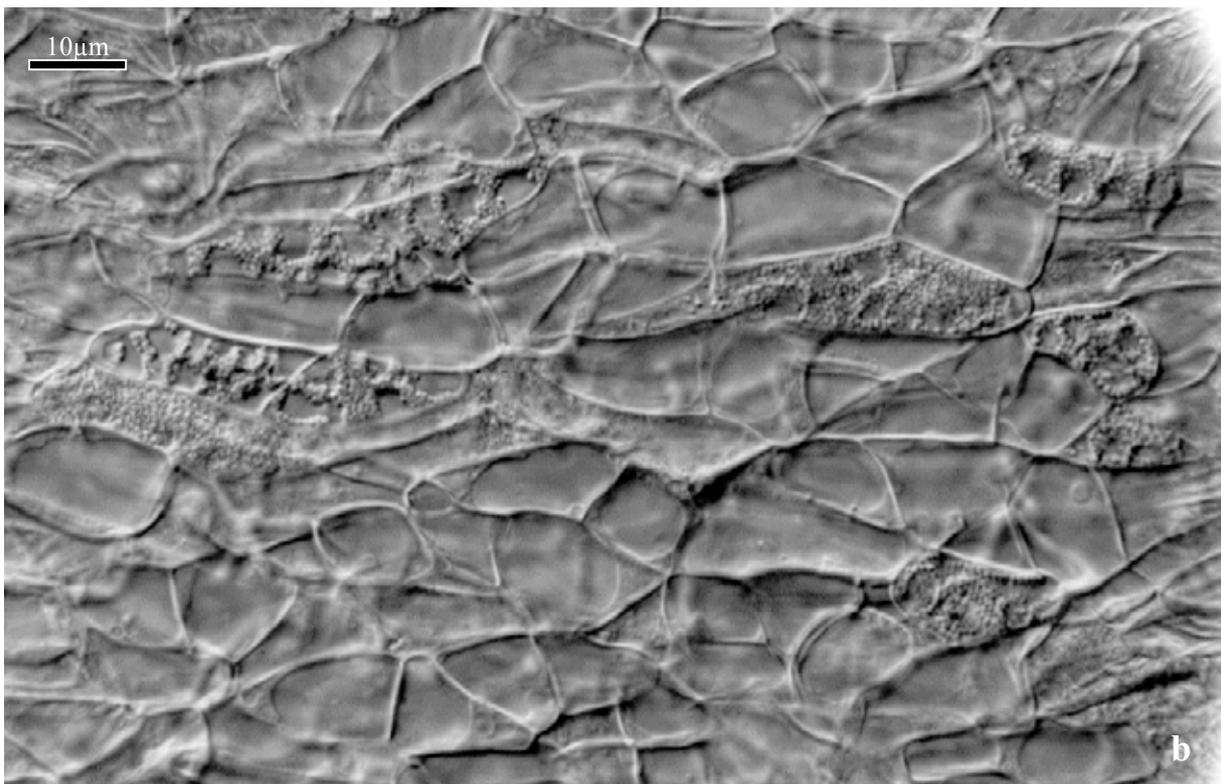
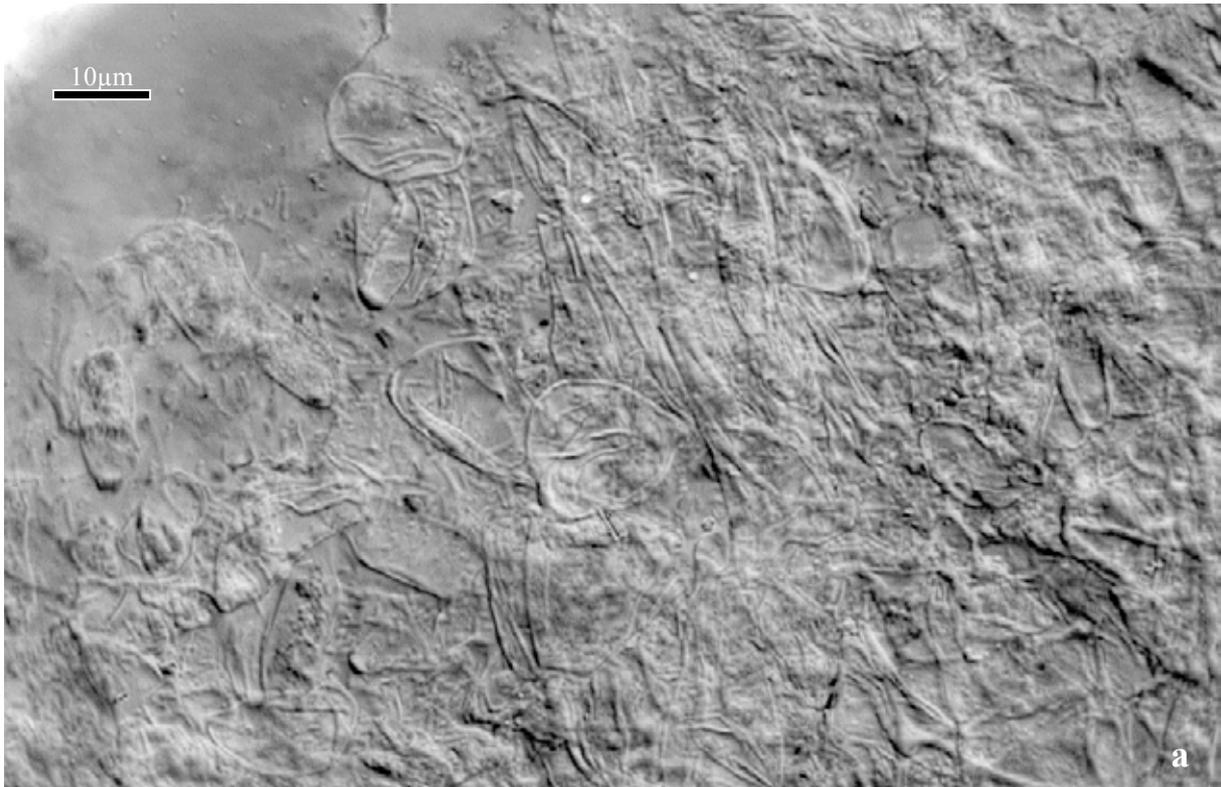


Abb. 110 *Russula alnetorum* (MLB 476) mikroskopische Aufnahmen des Mantels in Flächenansicht (in Wasser): **a.** Blasenförmige Zellen in Häufchen. – **b.** Äußere Mantelschicht, gloeoplere Zellen mit Tröpfchen

36. *Russula atrorubens* Quél. (Sekt. *Russula*, Subsekt. *Atropurpurinae*)

+ *Picea abies* (L.) H. Karst.

+ *Pinus sylvestris* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen an *Picea abies* regelmäßig monopodial-pinnat und an *Pinus sylvestris* regelmäßig dichotom verzweigt, beide rosa bis rotbraun, Oberfläche weiß körnig bis flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit angulären Zellen, Zellen oft entlang der Mykorrhizenachse gestreckt, einzelne Zellen und Zellgruppen im Umriss fusiform, gloeoplere Zellen häufig, mit in Sulfovanillin schwarz-braun werdendem Inhalt. Innenseite plektenchymatisch. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 111)

Mykorrhizensysteme an *Picea abies* einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 6 mm lang. Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 1 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser.

Mykorrhizensysteme an *Pinus sylvestris* bis 8 mm lang. Hauptachse 0,4-0,6 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 1 mm lang, 0,3-0,5 mm im Durchmesser.

Oberfläche an beiden Wirtsbäumen milchig rosa bis hell rotbraun, mit weißlichen, feinen Warzen und Flöckchen besetzt, an der Spitze heller.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 112, Abb. 113)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus angulären Zellen, ohne gelatinöse Schicht, dünnwandigen, blasenförmige Zellen tragend, diese einzeln oder in Gruppen stehend, oval bis fusiform, ohne oder nur mit wenigen kurzen Auswüchsen, 10-20 x 4-10 µm, Wände dünn, unter 0,3 µm, glatt, Zellinhalt farblos, hyalin.

Eigentliche Mantelzellen angulär, isodiametrisch bis gestreckt, einzelne Zellen und Zellgruppen mit fusiformem Umriss, parallel zu Mykorrhizenachse gestreckt, Zellen 8-16 x 3-11 µm, Wände farblos bis gelblich, 0,3(0,5) µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin

Gloeoplere Zellen häufig, einzeln oder in Gruppen, Inhalt aus Tröpfchen, Tröpfchen ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen nahe der äußeren Schicht in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht, oberhalb der Mantelinnenseite Zellen unregelmäßiger geformt, 5-40 x 3-10 µm, gloeoplere Zellen mit Tröpfchen fehlend; alle Wände 0,3 µm dick.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 5-50 x 2-5 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, nur anguläre Zellen kleiner, 2-8 x 2-7 µm mehr oder weniger isodiametrisch, nicht besonders angeordnet, gloeoplere Zellen sehr häufig.

Abziehende Hyphen selten, meistens in Gruppen von 2-3, der Mantelaußenseite mit je einer Hyphe pro Zelle entspringend, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm (proximal bis 1 µm), Anastomosen ohne Septen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen, im Alter Inhalt kristallin, irisierend.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und schwarz-blau werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst, Kristalle bildend.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Bandenlängen nicht auswertbar.

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberpfalz, Lkr. Regensburg, Gmd. Altmühl, Forstmühle, Bayerischer Wald, „Rabenzipfel“ ca. 1 km südl. von Forstmühle, unter *Pinus sylvestris* und *Picea abies*, 49°04'45"N, 12°19'30"O, ca. 500 m ü. N.N., MTB Nr. 6939, 31.07.1998, leg. L. Beenken, det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 938 und Mykorrhiza MLB 938,1 (*Picea*) und MLB 938,2 (*Pinus*) (in M).

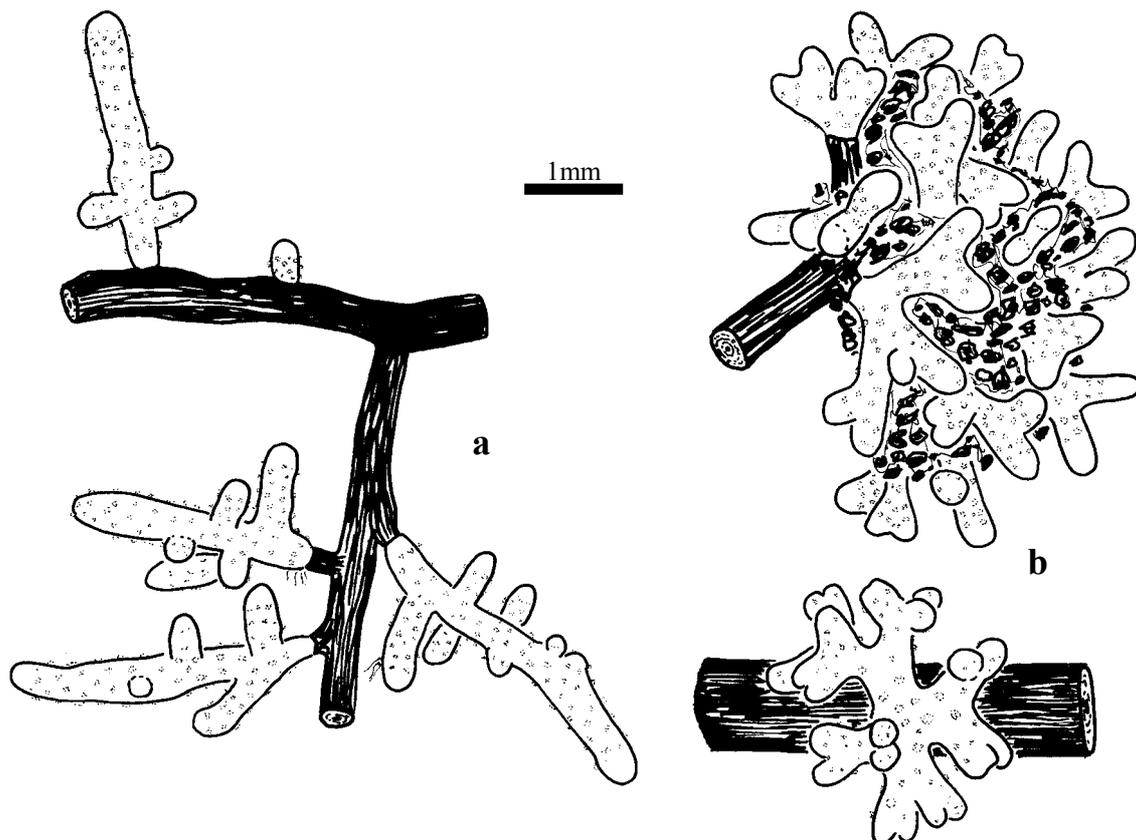


Abb. 111 *Russula atrorubens* a. Habitus der Mykorrhizen an *Picea abies* (MLB 938,1).
- b. Habitus der Mykorrhizen an *Pinus sylvestris* (MLB 938,2).

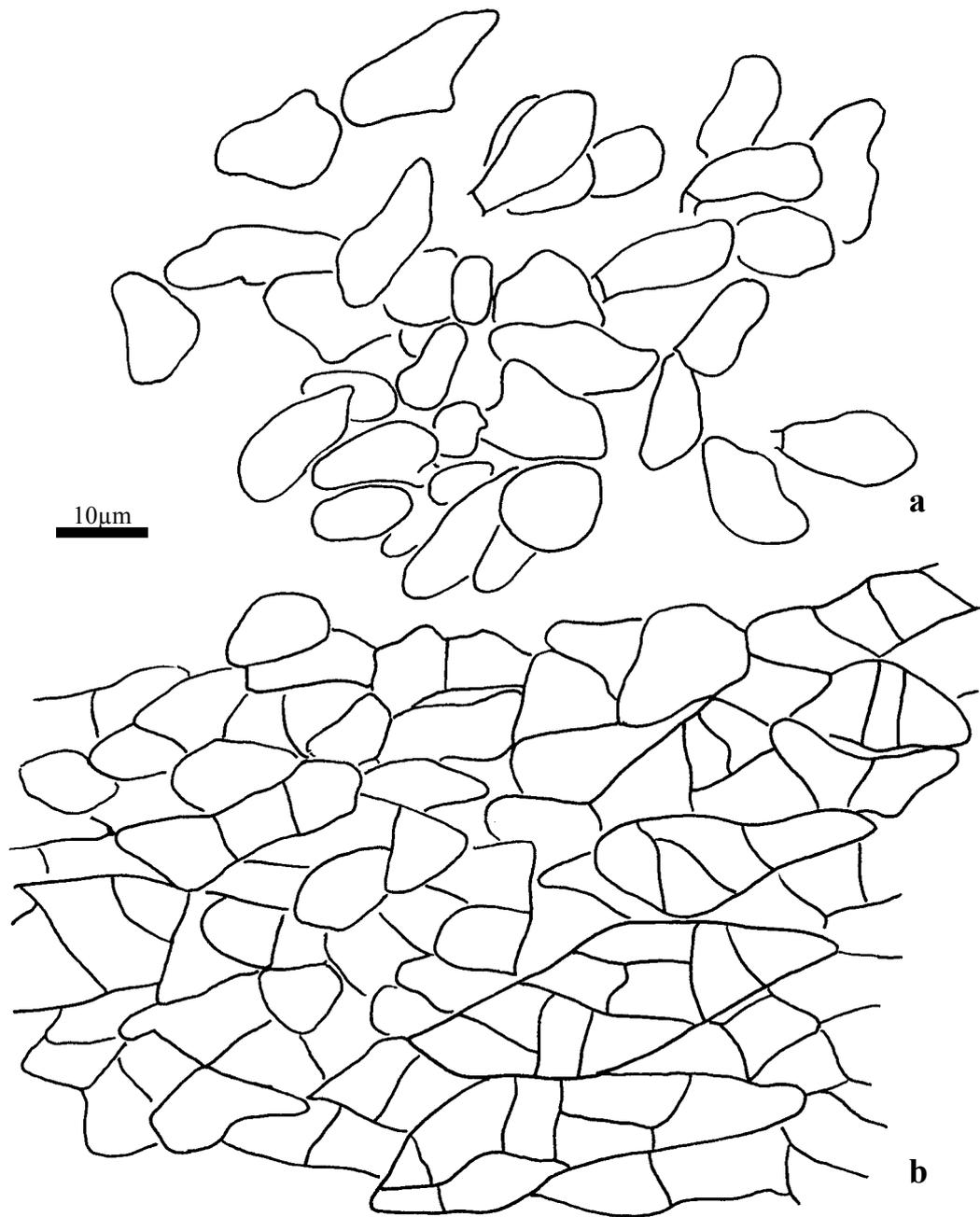


Abb. 112 *Russula atrorubens* (MLB 938,1), Mantel in Flächenansicht: **a.** Blasenförmige Zellen der Manteloberfläche. - **b.** Äußere Mantelschicht.

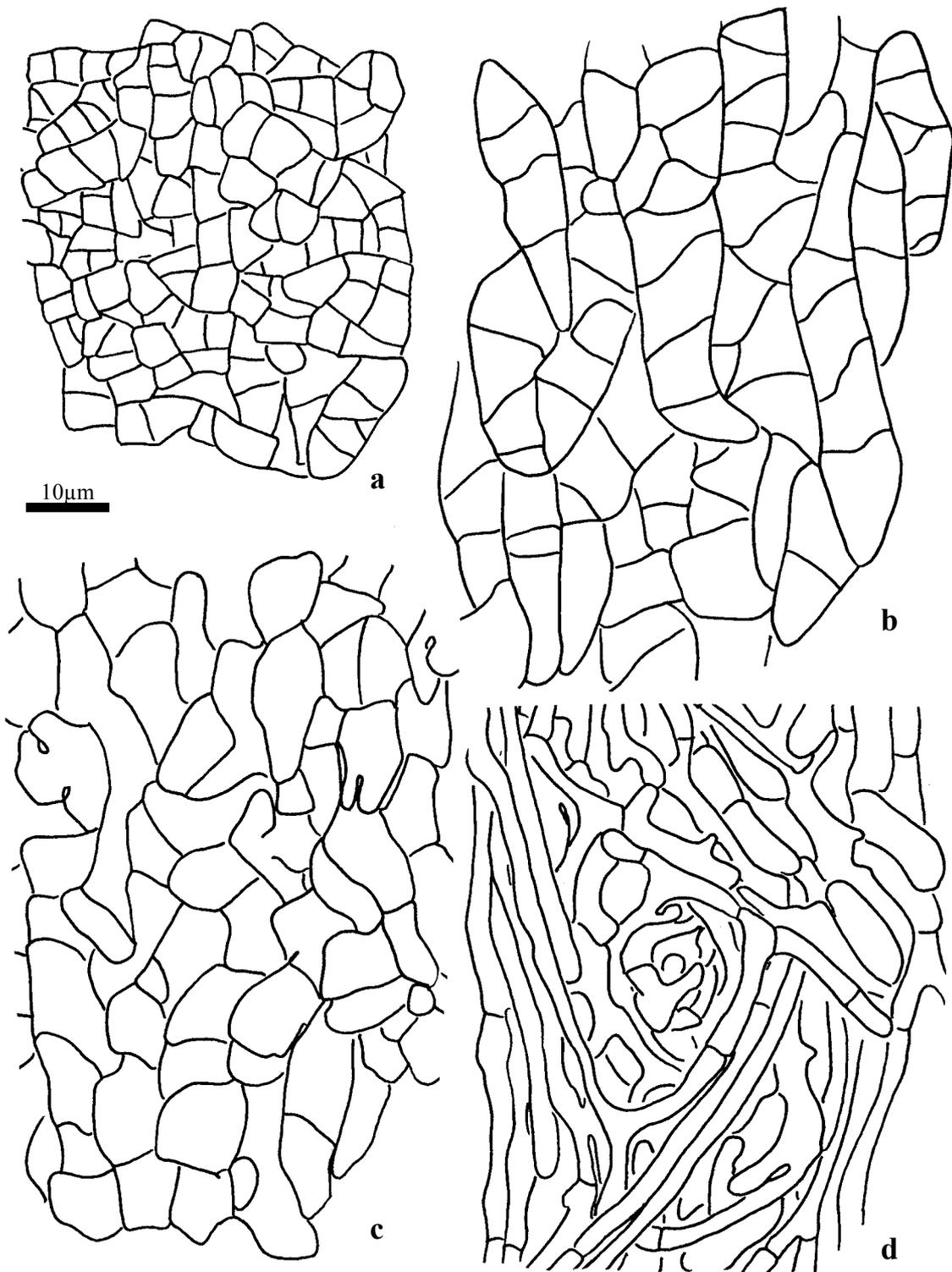


Abb. 113 *Russula atrorubens* (MLB 938,1), Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht an der Spitze. – **b.** Mittlere Mantelschicht nahe der äußeren. – **c.** Mittlere Mantelschicht nahe der Innenseite. – **d.** Mantelinnenseite.

37. *Russula fragilis* (Pers. : Fr.) Fr. (Sekt. *Russula*, Subsekt. *Atropurpurinae*)

+ *Picea abies* (L.) H. Karst.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, rosa bis rotbraun, Oberfläche weiß körnig bis flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit angulären Zellen, Zellen oft entlang der Mykorrhizenachse gestreckt, einzelne Zellen und Zellgruppen im Umriss fusiform, gloeoplere Zellen häufig, mit in Sulfovanillin schwarz-blau werdendem Inhalt. Innenseite plektenchymatisch. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 114)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 7 mm lang. Hauptachse 0,4-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 2 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche milchig rosa bis hell rotbraun, mit weißlichen, feinen Warzen und Flöckchen besetzt, an der Spitze heller.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 115, Abb. 116)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus angulären Zellen, ohne gelatinöse Schicht, blasenförmige Zellen tragend, diese einzeln oder in Gruppen stehend, fusiform, meistens mit wenigen kurzen Auswüchsen, oft an der Spitze verzweigt, 10-28 x 3-8 µm, Wände dünn, unter 0,3 µm oder bei wenigen bis 1 µm dick, glatt, Zellinhalt farblos, hyalin.

Eigentliche Mantelzellen angulär, isodiametrisch bis gestreckt, einzelne Zellen und Zellgruppen mit fusiformem Umriss, parallel zu Mykorrhizenachse gestreckt, Zellen 4-26 x 2-10 µm, Wände farblos bis gelblich, 0,3(1) µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeoplere Zellen häufig, einzeln oder in Gruppen, Inhalt aus Tröpfchen, Tröpfchen ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen nahe der äußeren Schicht in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht, oberhalb der Mantelinnenseite Zellen unregelmäßiger geformt, 5-30 x 3-10 µm, gloeoplere Zellen fehlend; alle Wände 0,3 µm dick.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 5-40 x 2-6 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, nur anguläre Zellen kleiner, 1,5-7 x 1-5 µm, mehr oder weniger isodiametrisch, nicht besonders angeordnet, gloeoplere Zellen häufig.

Abziehende Hyphen (Abb. 116a) selten, meistens in Gruppen von 2-3, der Mantelaußenseite mit je einer Hyphe pro Zelle entspringend, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm (proximal bis 1 µm), Anastomosen ohne Septen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen, im Alter Inhalt kristallin, irisierend.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeoplere Zellen zusammenfließend, schwarz-blau werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeoplere Zellen aufgelöst, Kristalle bildend.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Bandenlängen nicht auswertbar.

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberpfalz, Lkr. Regensburg, Gmd. Altenthann, Forstmühle, Bayerischer Wald, „Rabenzipfel“ ca. 1 km südl. von Forstmühle, unter *Pinus sylvestris* und *Picea abies*, 49°04'45''N, 12°19'30''O, ca. 500 m ü. N.N., MTB Nr. 6939, 31.07.1998, leg. L. Beenken, det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 941 und Mykorrhiza MLB 941 (in M).

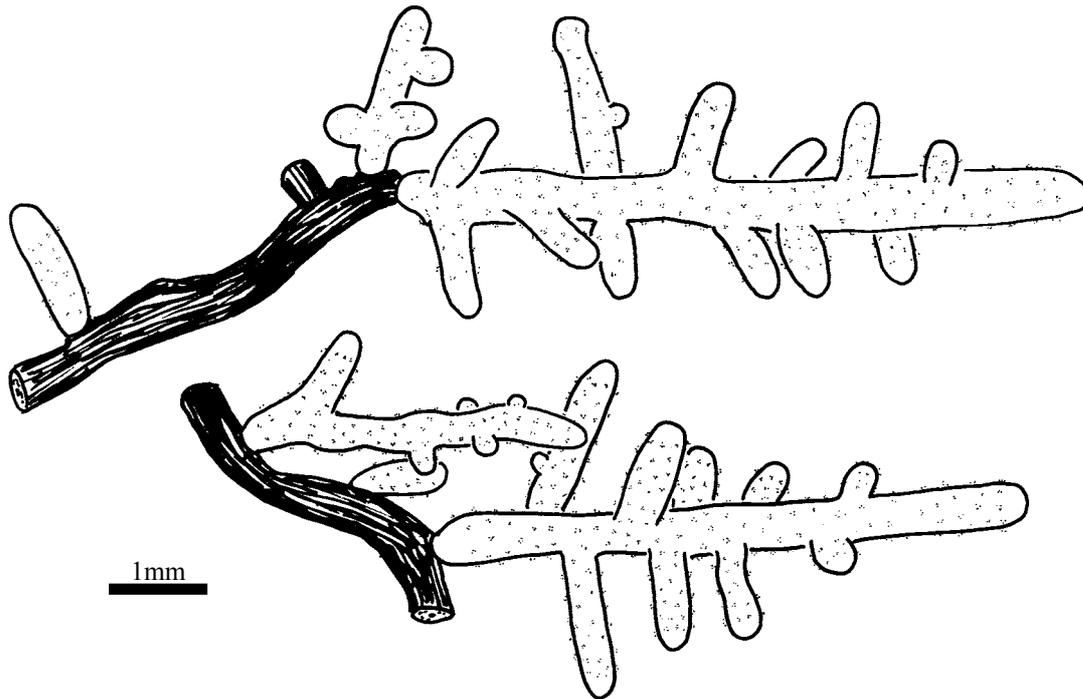


Abb. 114 *Russula fragilis*, Habitus der Mykorrhizen.

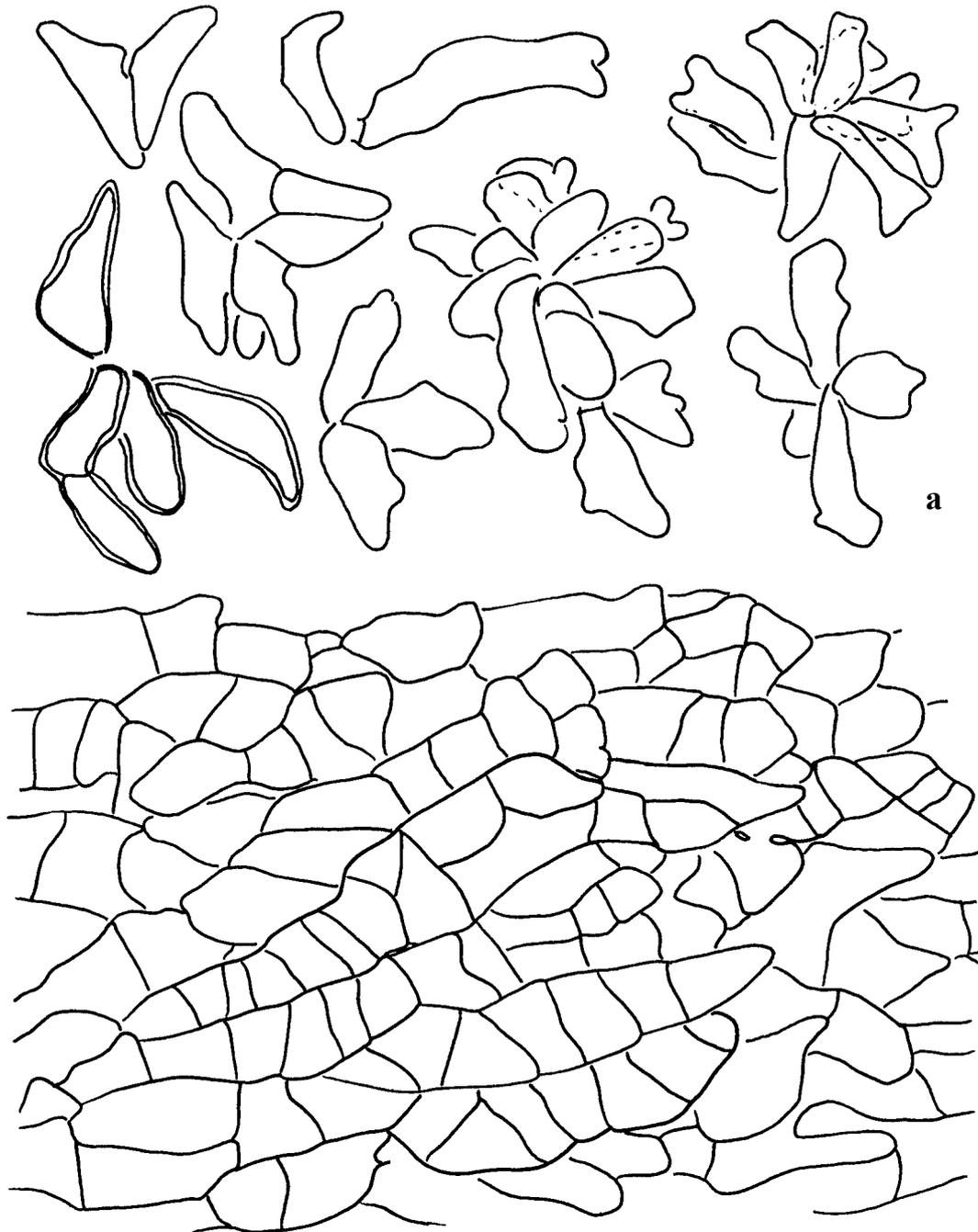


Abb. 115 *Russula fragilis*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Blasenförmige Zellen der Manteloberfläche. - **b.** Äußere Mantelschicht.

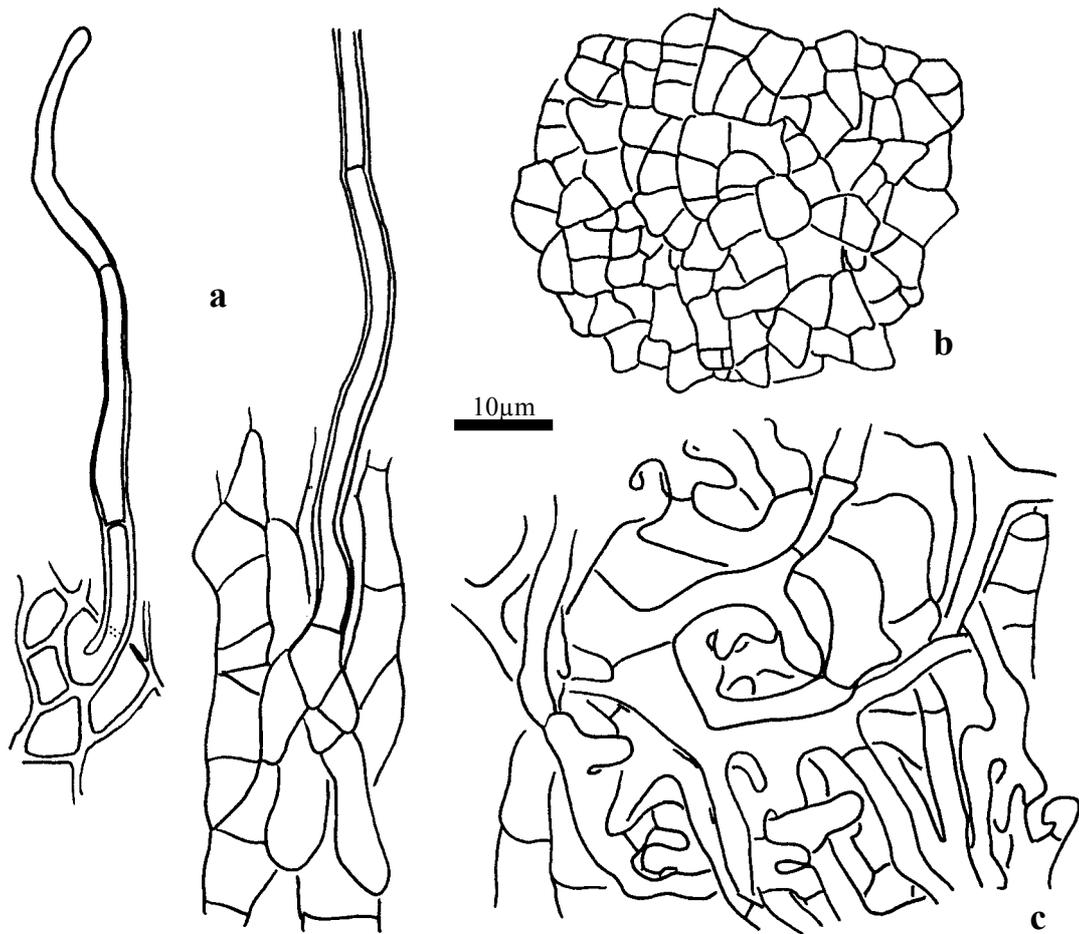


Abb. 116 *Russula fragilis*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Abziehende Hyphen Mantelzellen entspringend. - **b.** Äußere Mantelschicht an der Spitze. - **c.** Mantelinnenseite.

38. *Russula norvegica* Reid (Sekt. *Russula*, Subsekt. *Atropurpurinae*)

+ *Salix herbacea* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen geschlängelt, regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, weiß bis creme, Oberfläche glatt bis rau. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit angulären Zellen, Zellen oft entlang der Mykorrhizenachse gestreckt, einzelne Zellen und Zellgruppen im Umriss fusiform, gloeoplere Zellen häufig, mit in Sulfovanillin schwarz-braun werdendem Inhalt. Innenseite plektenchymatisch. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 117)

Mykorrhizensysteme geschlängelt, einfach bis irregulär monopodial-pinnat verzweigt, bis 6 mm lang. Hauptachse 0,2-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis leicht geschlängelt, teilweise rückwärts zur Achse gebogen, bis 2 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt bis rau, weiß bis creme.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 118, Abb. 119)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus angulären Zellen, teilweise von dünner gelatinöse Schicht bedeckt, blasenförmige Zellen tragend, diese einzeln oder in kleinen Gruppen stehend, oval bis fusiform, selten mit wenigen kurzen Auswüchsen, oft an der Spitze geteilt, 6-25 x 5-11 µm, Wände dünn, unter 0,3 µm, glatt, Zellinhalt farblos, hyalin.

Eigentliche Mantelzellen angulär, isodiametrisch bis gestreckt, einzelne Zellen und Zellgruppen mit fusiformem Umriss, parallel zu Mykorrhizenachse gestreckt, Zellen 3-25 x 2-10 µm, Wände farblos bis gelblich, 0,3(1) µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeoplere Zellen häufig, einzeln oder in Gruppen, Inhalt aus Tröpfchen, Tröpfchen ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht, Wände 0,3 µm dick.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 5-45 x 2-5 µm, mit vielen palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, anguläre Zellen kleiner, 4-12 x 2-7 µm mehr oder weniger isodiametrisch, nicht besonders angeordnet, gloeoplere Zellen häufig.

Abziehende Hyphen selten, meistens in Gruppen von 2-3, der Mantelaußenseite mit je einer Hyphe pro Zelle entspringend, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm (proximal bis 1 µm), Anastomosen ohne Septen.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt (Abb. 120)

Mantel 15-25 µm dick, an der Spitze bis 15 µm, ungeschichtet, Zellen dicht, Zellen tangential 5-20 µm, radial 2-7 µm. Reste von Kalyptrazellen bis ca. 1 x 20 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen unregelmäßig schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 5-20 µm, schräg-radial 20-40 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, teilweise nur bis zur Hälfte der Rindenzellen reichend, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen, im Alter Inhalt kristallin, irisierend.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und schwarz-blau werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen vereinen sich zu großen Tropfen.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Bandenlängen nicht auswertbar.

Untersuchtes Material

Österreich, Kärnten, Bez. Spital an der Drau, Großglockner Hochalpenstraße, südl. des Hochtors, an *Salix herbacea* L., in alpinem Rasen, 47°04'N, 12°50'O, ca. 2500 m ü. N.N., S-Hang, 20.09.1997, leg. L. Beenken & Ch. Hahn, det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 530 und Mykorrhiza MLB 530(in M).

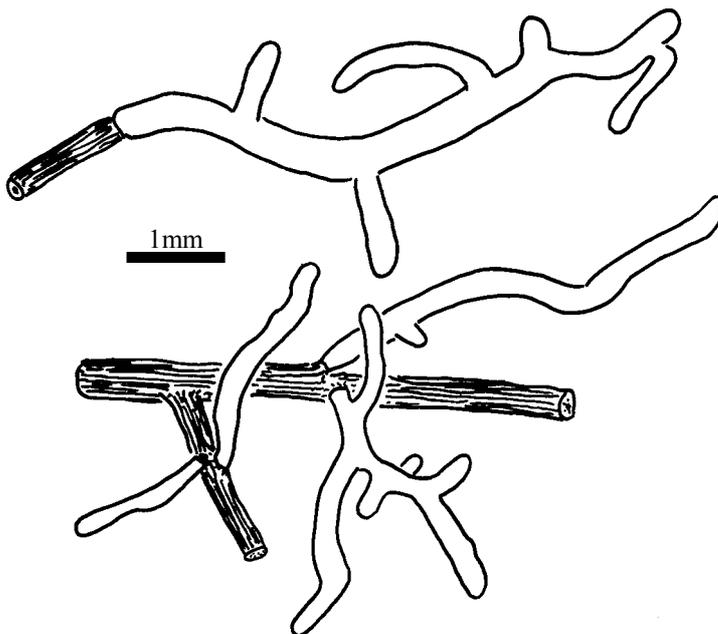


Abb. 117 *Russula norvegica*, Habitus der Mykorrhizen.

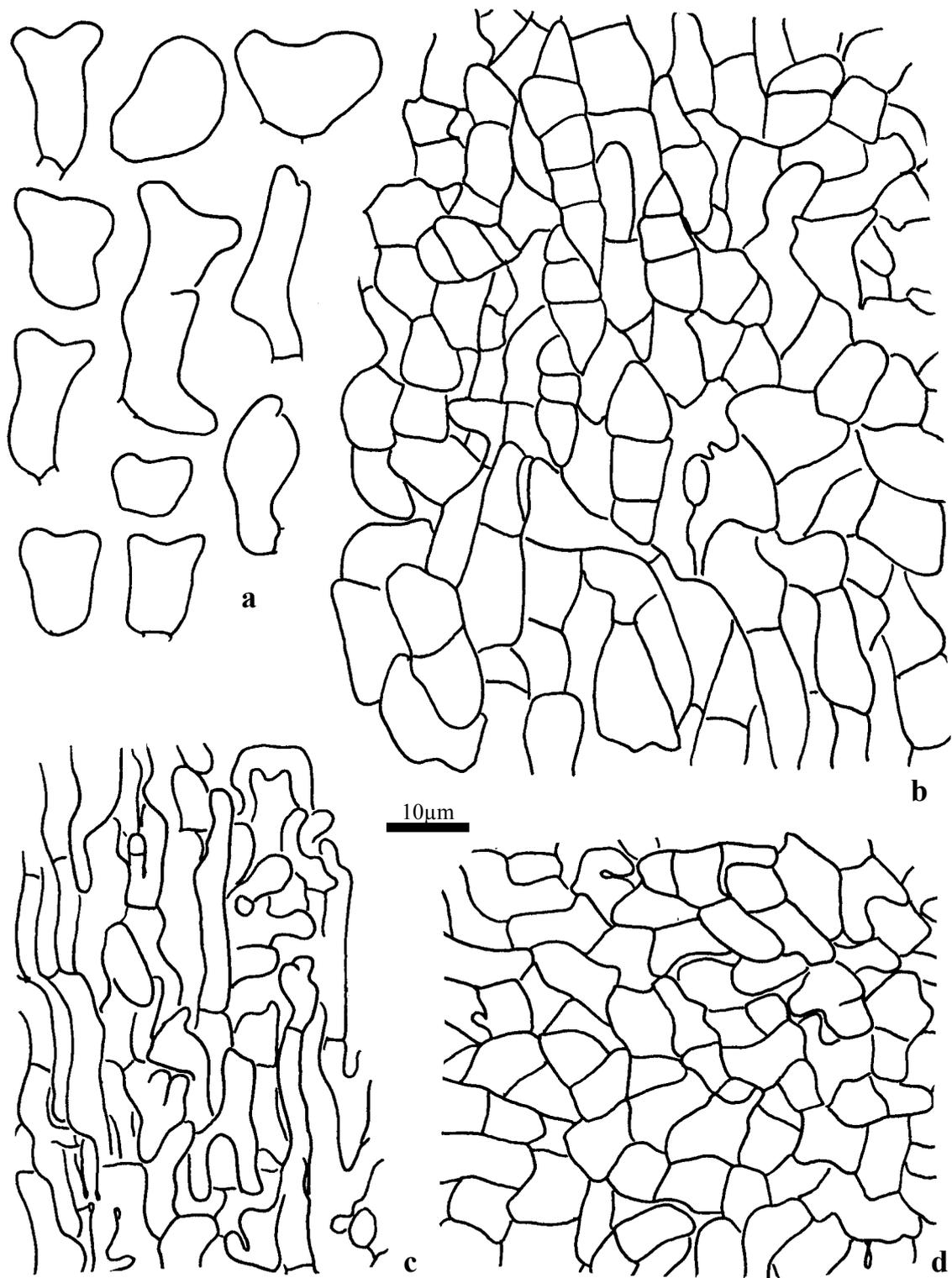


Abb. 118 *Russula norvegica*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Blasenförmige Zellen der Manteloberfläche. - **b.** Äußere Mantelschicht. - **c.** Mantelinnenseite. - **d.** Äußere Mantelschicht der Spitze.

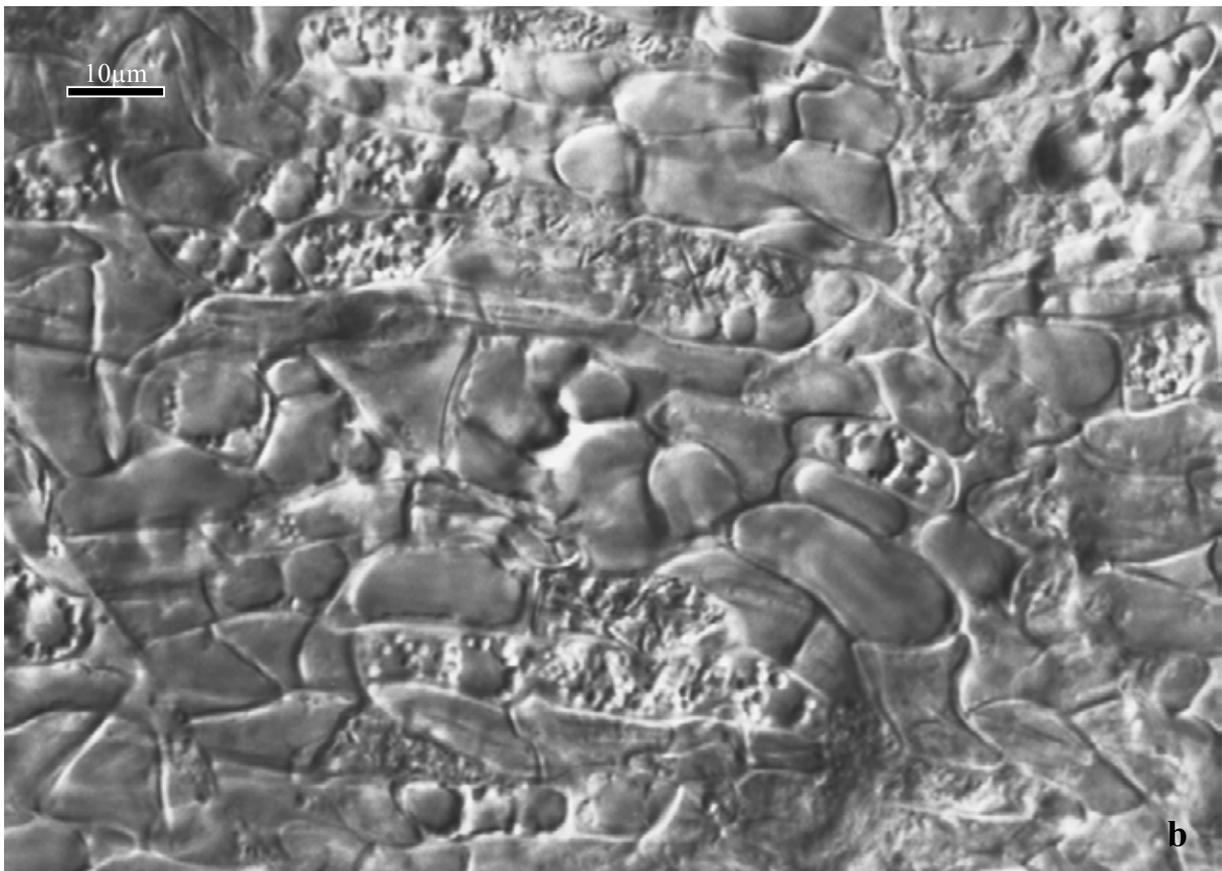
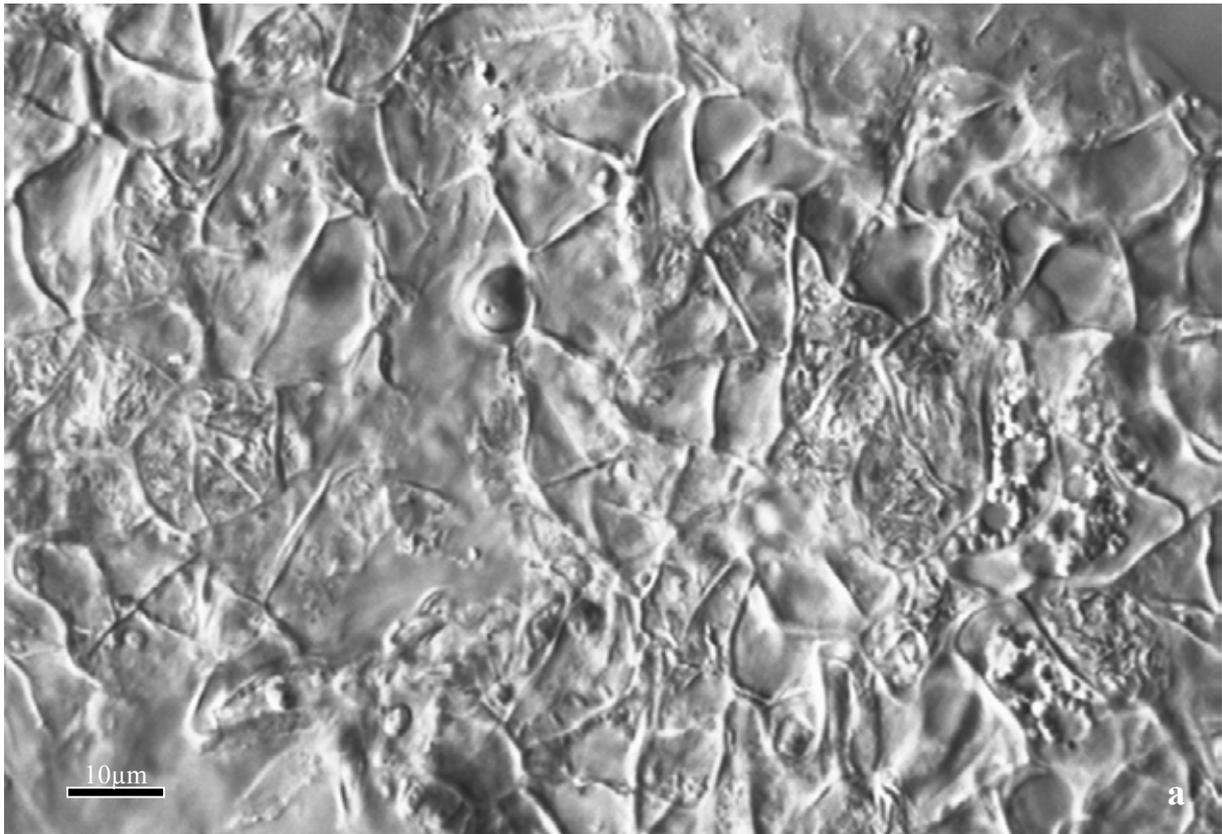


Abb. 119 *Russula norvegica*, Mantel in Flächenansicht, Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen (in Wasser): **a.** Manteloberfläche. - **b.** Äußere Mantelschicht.

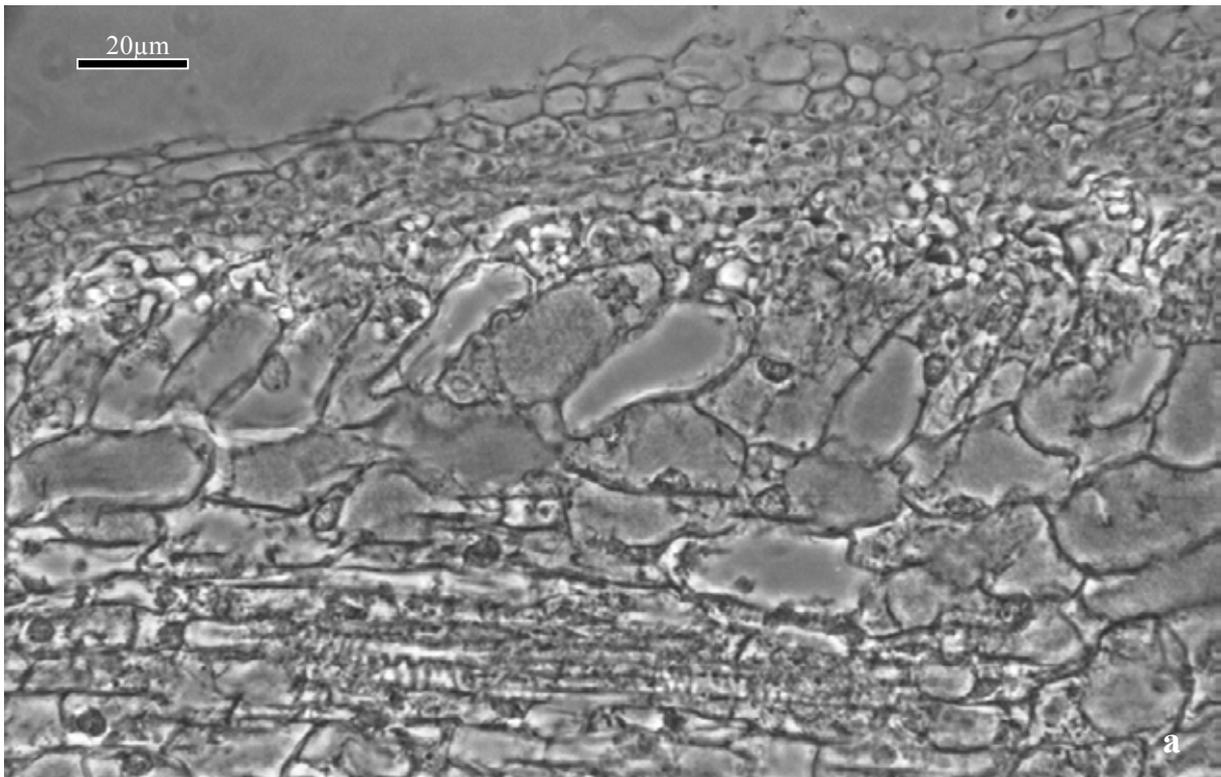
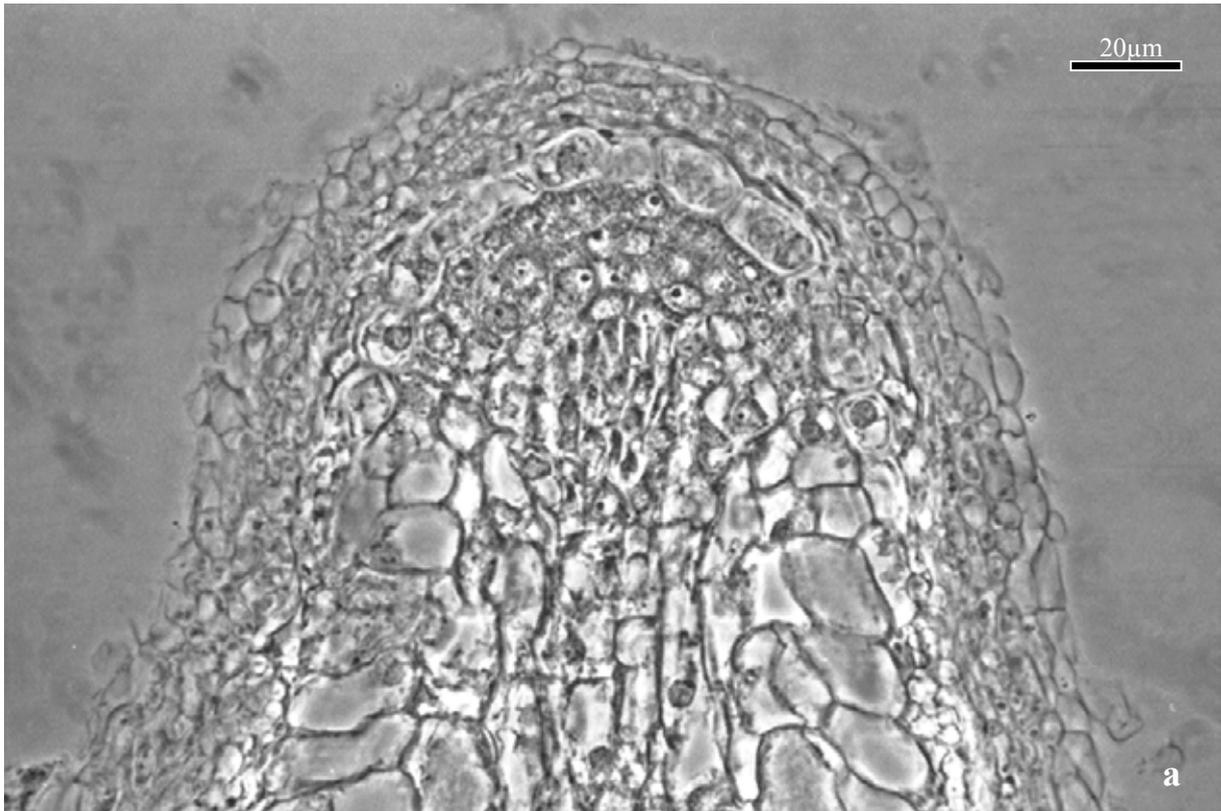


Abb. 120 *Russula norvegica*, Historesin-Längsschnitte durch die Mykorrhiza: **a.** Spitze.
– **b.** Mitte, Hartigsches Netz im Schnitt und Flächenansicht.

4.2.1.1.3 Subsektion Felleinae Melzer & Zvara

39. *Russula fellea* Fr. (Sekt. *Russula*, Subsekt. *Felleinae*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Als Ergänzung zu der Beschreibung von BRAND & AGERER (1987), BRAND (1988) (als „*Fagirhiza granulosa*“) und BRAND (1991a) wird hier gezeigt, dass auch *Russula fellea* in den äußeren und mittleren Mantelschichten gloeoplere Zellen mit um kugelige Vakuolen angeordnete Tröpfchen besitzt (Abb. 121). Mit Sulfovanillin reagiert dieser Inhalt grau-blau.

Untersuchtes Material Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Nymphenburg, Kapuzinerhölzl, unter *Fagus sylvatica* L. 48°10'20" N, 11°29'40" O, 515m über NN, MTB Nr. 7834. 16.08.2000, leg. & det. L. Beenken LB 2486 und MLB 2486 (in M)

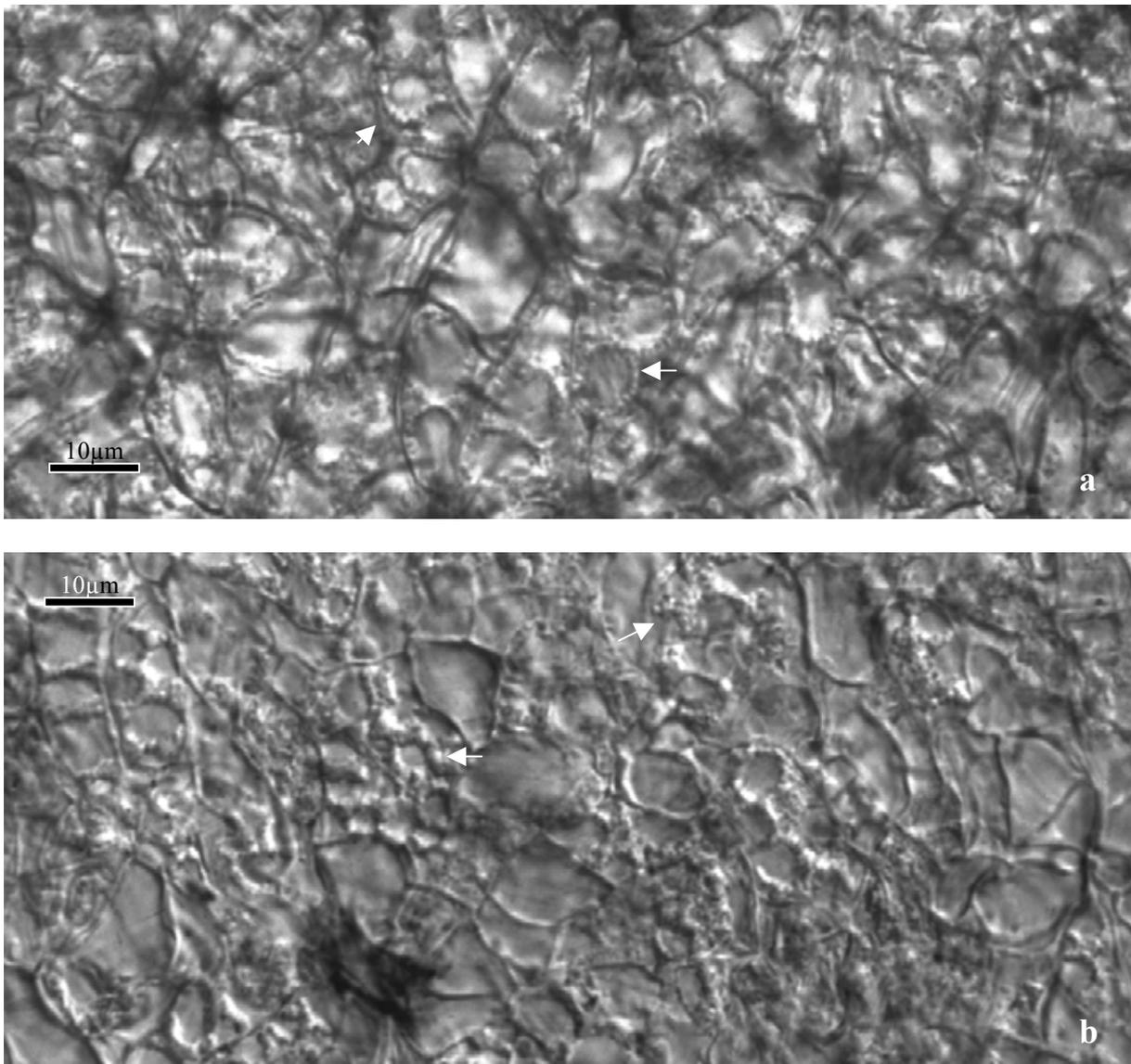


Abb. 121 *Russula fellea*, Mantel in Flächenansicht (in Wasser). Gloeoplere Zellen mit um Vakuolen angeordneten Tröpfchen (Pfeile): **a.** Äußere Mantelschicht. – **b.** Mittlere Mantelschicht nahe der äußeren.

4.2.1.1.4 Subsektion *Ochroleucinae* (Romagn.) Bon

(=Subsekt. *Viscidinae* Sarnari)

40. *Russula viscida* Kudr. (Sekt. *Russula*, Subsekt. *Ochroleucinae*)

+ *Picea abies* (L.) H. Karst.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, braun bis rotbraun, Oberfläche mit gelb-orangen bis rostroten Flocken die in KOH rot werden. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit angulären Zellen, Zellen teilweise entlang der Mykorrhizenachse gestreckt, einzelne Zellen und Zellgruppen im Umriss fusiform oder sternförmig angeordnet, gloeoplere Zellen mäßig häufig, mit in Sulfovanillin schwarz-braun werdendem Inhalt. Innen-seite plektenchymatisch. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 122, Abb. 123)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 8 mm lang; Hauptachse 0,4-0,5 mm im Durchmesser; Seitenachsen gerade, bis 2 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche orange-braun bis dunkel rotbraun, mit gelb-orangen bis rostroten, feinen Warzen und Flöckchen besetzt, an der Spitze heller.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht

(Abb. 124, Abb. 125, Abb. 126, Abb. 127)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus angulären Zellen, von gelatinösen Schicht teilweise bedeckt, blasenförmige Zellen tragend, diese einzeln oder in Gruppen stehend, oval bis fusiform, meistens kollabiert, 10-25 x 6-15 µm, Wände gelblich, unter 0,3 µm dünn, mit rost-braunen Inkrustationen, Zellinhalt gelb-braun.

Eigentliche Mantelzellen angulär, isodiametrisch bis gestreckt, einzelne Zellen und Zellgruppen mit fusiformem Umriss, parallel zu Mykorrhizenachse gestreckt, unter den Zellhaufen oft sternförmig angeordnet Zellen 5-20 x 2-12 µm, Wände farblos bis gelb, 0,3(1) µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin oder bräunlich.

Gloeoplere Zellen nicht sehr häufig, einzeln oder in Gruppen, Inhalt aus Tröpfchen, Tröpfchen ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe denen der äußeren Schicht gleichend, aber nicht sternförmig angeordnet, gloeoplere Zellen selten; Wände farblos bis gelb, 0,3 µm dick.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 2-6 µm im Durchmesser.

Mantel der Spitze anguläre Zellen 2-9 x 2-6 µm mehr oder weniger isodiametrisch, nicht besonders angeordnet, zur Flanke hin parallel zur Mykorrhizenachse gestreckt, bis 15 x 7 µm groß, gloeoplere Zellen häufig, Wände farblos, unter 0,3 µm dünn.

Abziehende Hyphen selten, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm, Anastomosen ohne Septen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeoplere Zellen mit Tröpfchen (Abb. 126), im Alter Inhalt kristallin, irisierend.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeoplere Zellen zusammenfließend und schwarz-braun werdend (Abb. 127a).

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst, Kristalle bildend.
Baumwollblau: Zellwände blau.
KOH: Inkrustationen und Zellinhalt der Blasenellen dunkelrot werdend (Abb. 127b).
Melzers Reagenz: -

DNA

Primer ITS1 +ITS4
PCR-Produkt: 680 Bp
Alu I: 460 Bp, 220 Bp
EcoR I: 370 Bp, 310 Bp
Hinf I: 350 Bp, 320 Bp
Taq I: 350 Bp, 260 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Miesbach, Gmd. Warngau, Taubenberg, unter *Picea abies* (L.) H. Karsten. 47°50' N, 11°45' O, 850m über NN, MTB Nr. 8136. 18.08.2002, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 4258 und Mykorrhiza MLB 4258 (in M).



Abb. 122 *Russula viscida*, Mykorrhizensysteme mit anhaftenden Bodenpartikeln.

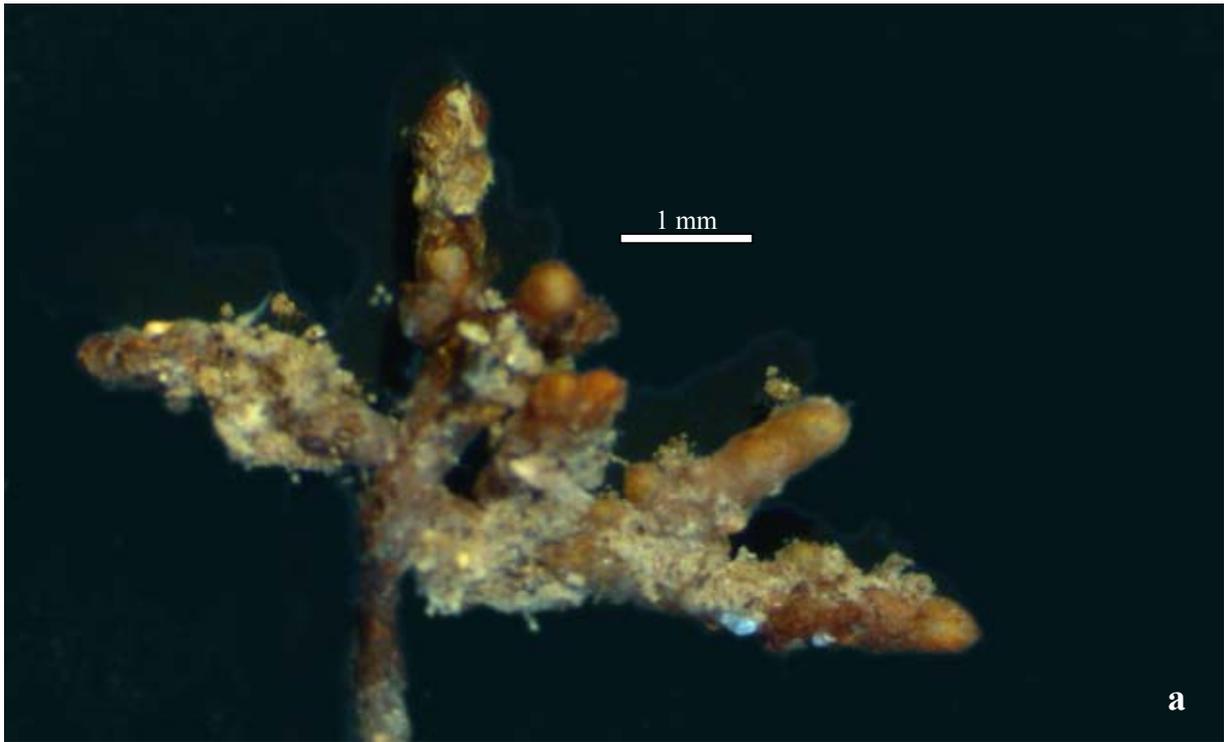
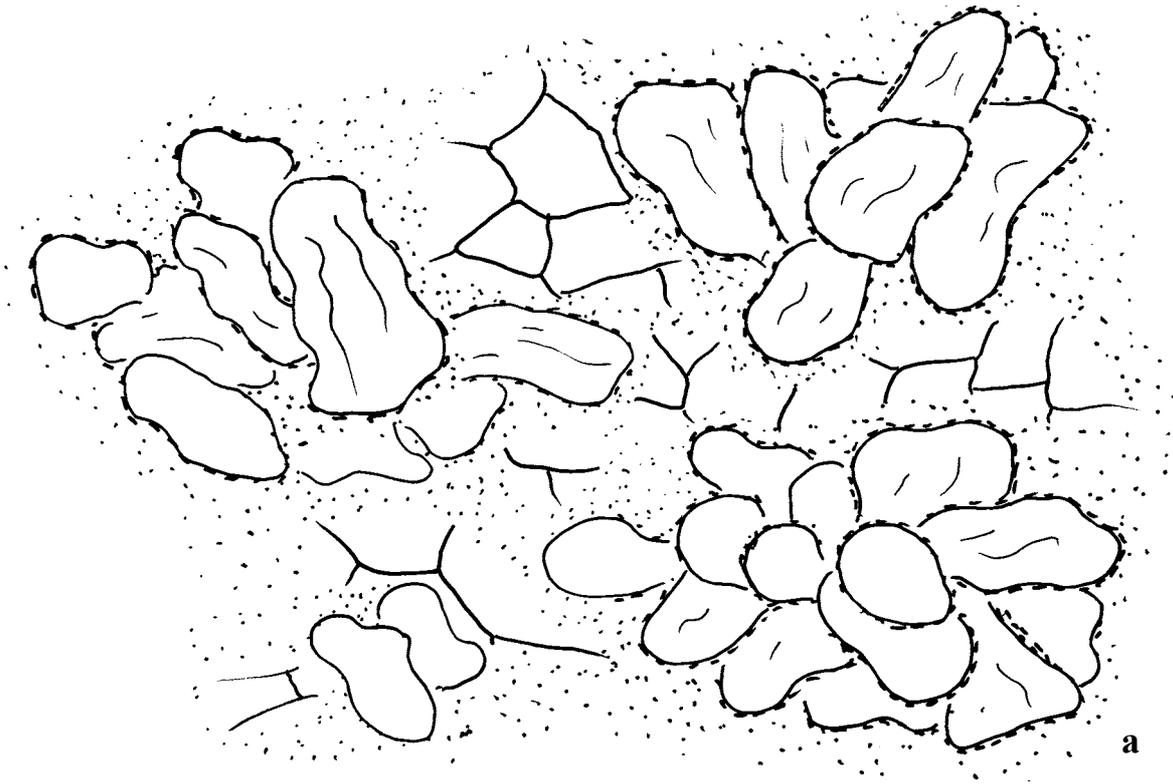
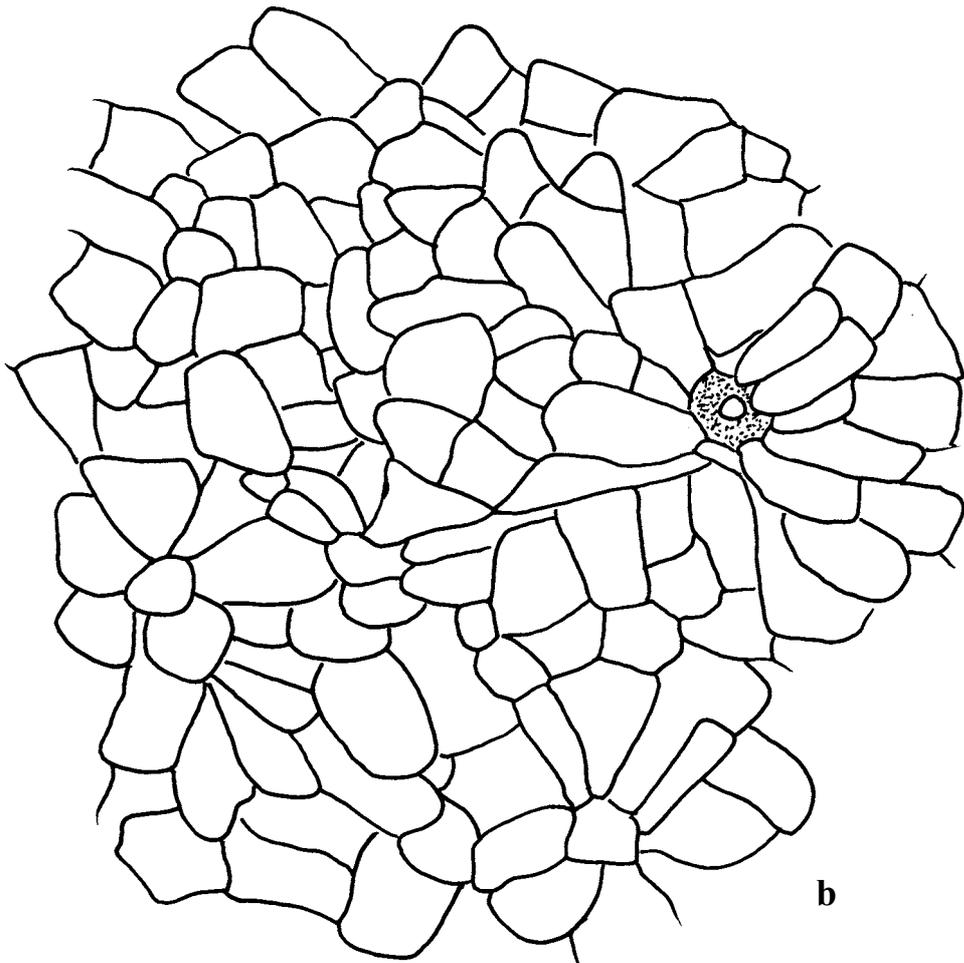


Abb. 123 *Russula viscida*: a. Mykorrhizensystem mit anhaftenden Bodenpartikeln. – b. Mykorrhizaspitze, mit orangen Flocken auf der Oberfläche.



a



10µm

b

Abb. 124 *Russula viscida*, Mantel in Flächenansicht: a. Blasenförmige Zellen der Manteloberfläche, mit Wand-Inkrustationen. - b. Äußere Mantelschicht, mit sternförmig angeordneten Zellen.

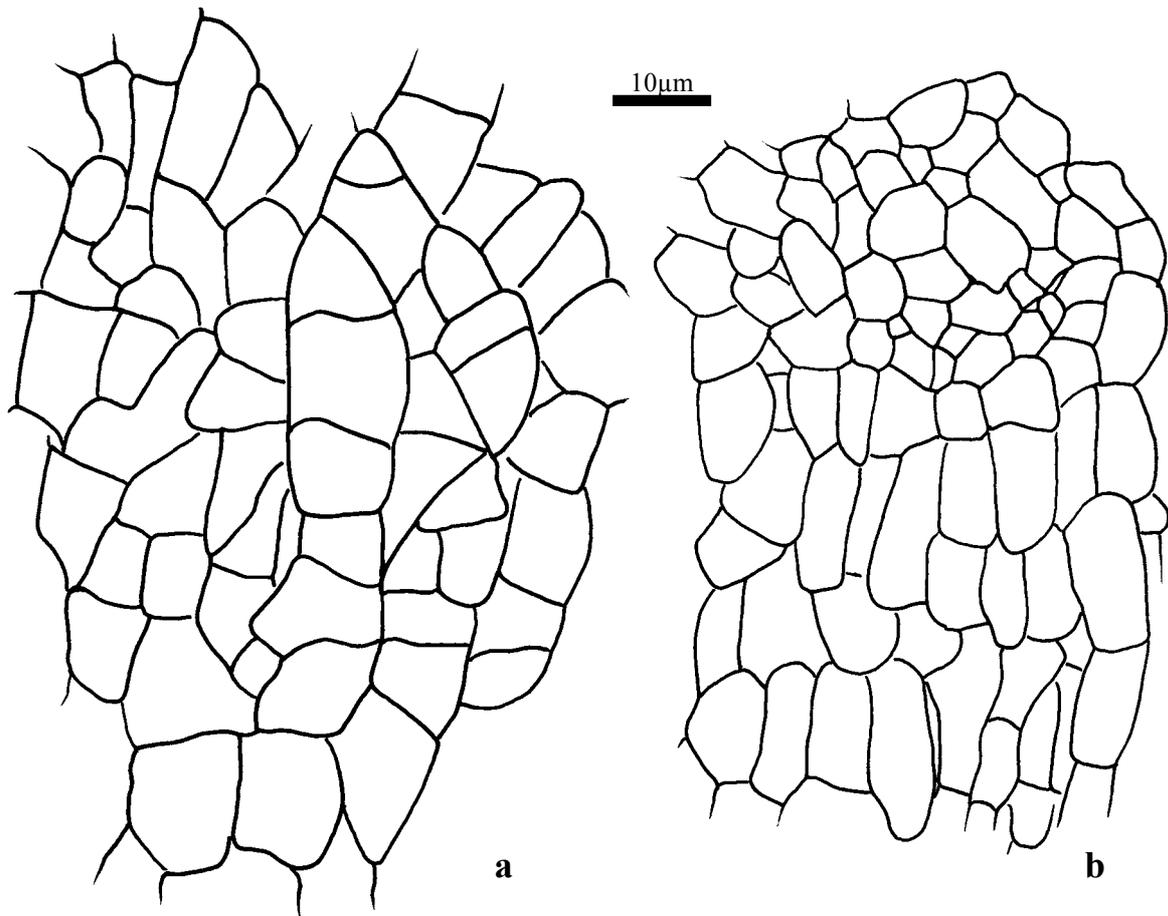


Abb. 125 *Russula viscida*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Mittlere Mantelschicht. – **b.** Äußere Mantelschicht an der Spitze, oben: aus dem apikalen Bereich mit isodiametrischen Zellen, unten: mehr zur Flanke hin mit gestreckten Zellen.

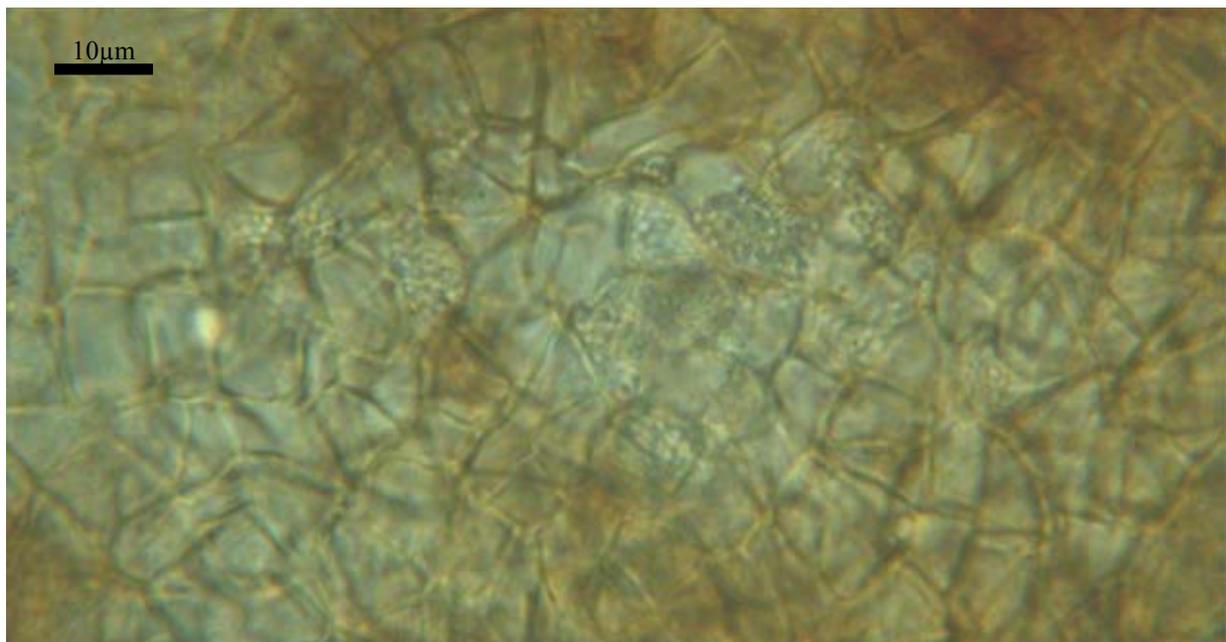


Abb. 126 *Russula viscida*, äußere Mantelschicht in Flächenansicht, Gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

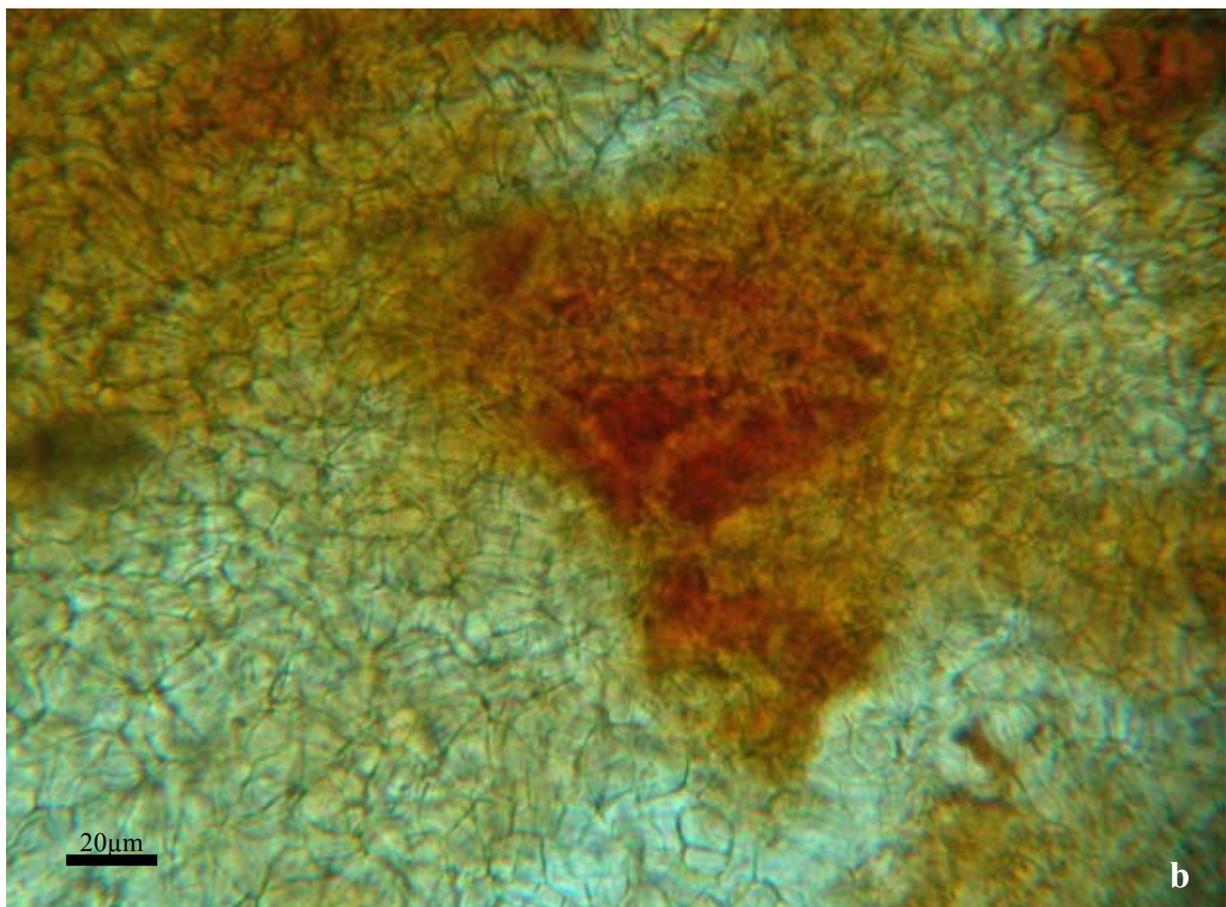
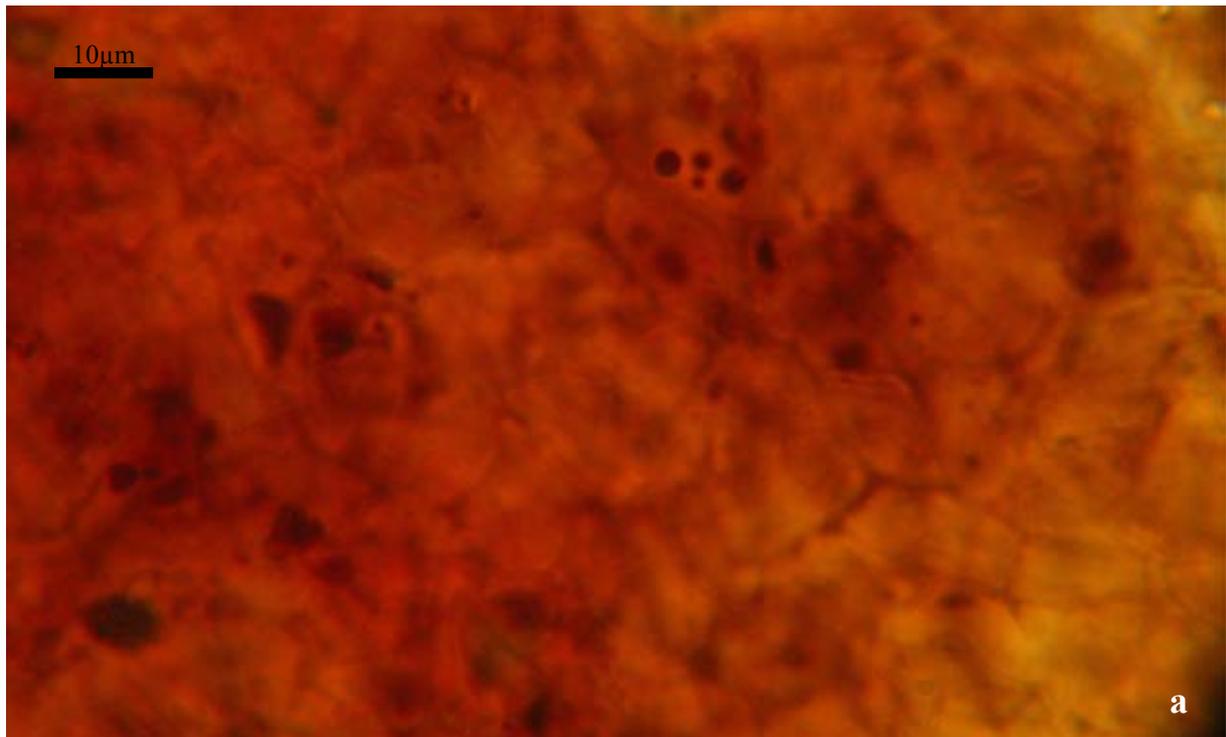


Abb. 127 *Russula viscida*, äußere Mantelschicht in Flächenansicht: **a.** Reaktion mit Sulfovanillin: Inhalt der gloeopleren Zellen zu schwarzen Tropfen zusammengelaufen. – **b.** Reaktion mit KOH: Inkrustationen und Zellinhalte der Blasen zellen rot verfärbt.

4.2.2 Arten mit puzzleteilartigen Zellen und Hyphennetz

4.2.2.1 Sektion *Firmae* Fr.

4.2.2.1.1 Subsektion *Sardoninae* Singer

41. *Russula sardonica* Fr. (Sekt. *Firmae*, Subsekt. *Sardoninae*)

+ *Pinus sylvestris* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig dichotom verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen sehr häufig, mit in Sulfovanillin schwarz-braun werdendem Inhalt. Hyphennetz aus verzweigten, dickwandigen Hyphen, mit spitzen Hyphenenden, mit gloeoplere Zellen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 128)

Mykorrhizensysteme ein- bis mehrfach dichotom verzweigt, bis 5 mm lang. Hauptachse 0,4-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 3,5 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche rau, milchig rosa bis rotbraun, dicht mit weißlichen Flöckchen besetzt, an der Spitze heller, teilweise von abziehenden Hyphen und anhaftenden Bodenpartikeln umgeben.

Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 129, Abb. 130, Abb. 131, Abb. 132)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz, ohne gelatinöse Matrix bedeckt.

Hyphen bzw. Zellen des Netzes stark, geweihartig verzweigt, Zellen mit seitlichen Auswüchsen, diese und Endzellen häufig spitz ausgezogen, Zellen 2-55 x 2-12 µm, Septen 0,3-1 µm dick, selten mit erweitertem Porus, oft zwei dicht hintereinander, Wände 0,3-2 µm, zum Teil wellig verdickt, Zellinhalt farblos, hyalin; mit viele gloeoplere Netzzellen.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, 8-30 x 3-12 µm, Wände farblos bis gelb, 0,3(0,5) µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeoplere Zellen sehr häufig, Inhalt aus Tröpfchen, Tröpfchen 0,5-1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen häufig, Wände 0,3 µm dünn.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen netzartig arrangiert, Zellen gestreckt, 5-40 x 2-3,5(4,5) µm, palmettiartige Strukturen selten, Wände 0,3 µm.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 5-15 x 2-8 µm, Wände 0,3 µm.

Abziehende Hyphen nicht häufig, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3-1 µm.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Inhalt der gloeopleren Zellen aus Tröpfchen, im Alter farblos kristallin, irisierend (Abb. 131, Abb. 132)

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend, sich blau-schwarz verfärbend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst, kristalliner Inhalt bleibt erhalten.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B

PCR-Produkt: 940 Bp

Alu I: 520 Bp, 390 Bp, 300 Bp, 95 Bp, 60 Bp

EcoR I: 520 Bp, 350 Bp

Hinf I: 380 Bp, 350 Bp, 120 Bp

Taq I: 300 Bp, 260 Bp, 130 Bp, 75 Bp, 65 Bp, 55 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Kelheim, Gmd. Siegenburg, Daßfeld, Dürnbucher Forst, Kiefernforst auf Sand, unter *Pinus sylvestris* L., 48°45'30''N, 11°5'00''O, ca. 380 m ü. N.N. 12.10.1996, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 300 und Mykorrhiza MLB 300 (in M).

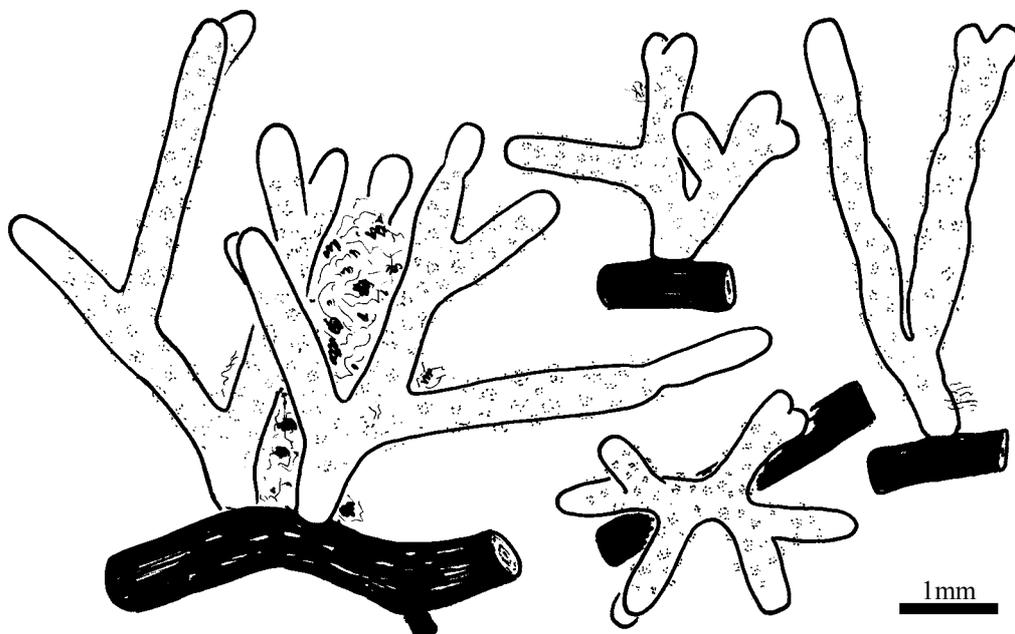


Abb. 128 *Russula sardonica*, Habitus der Mykorrhizen.

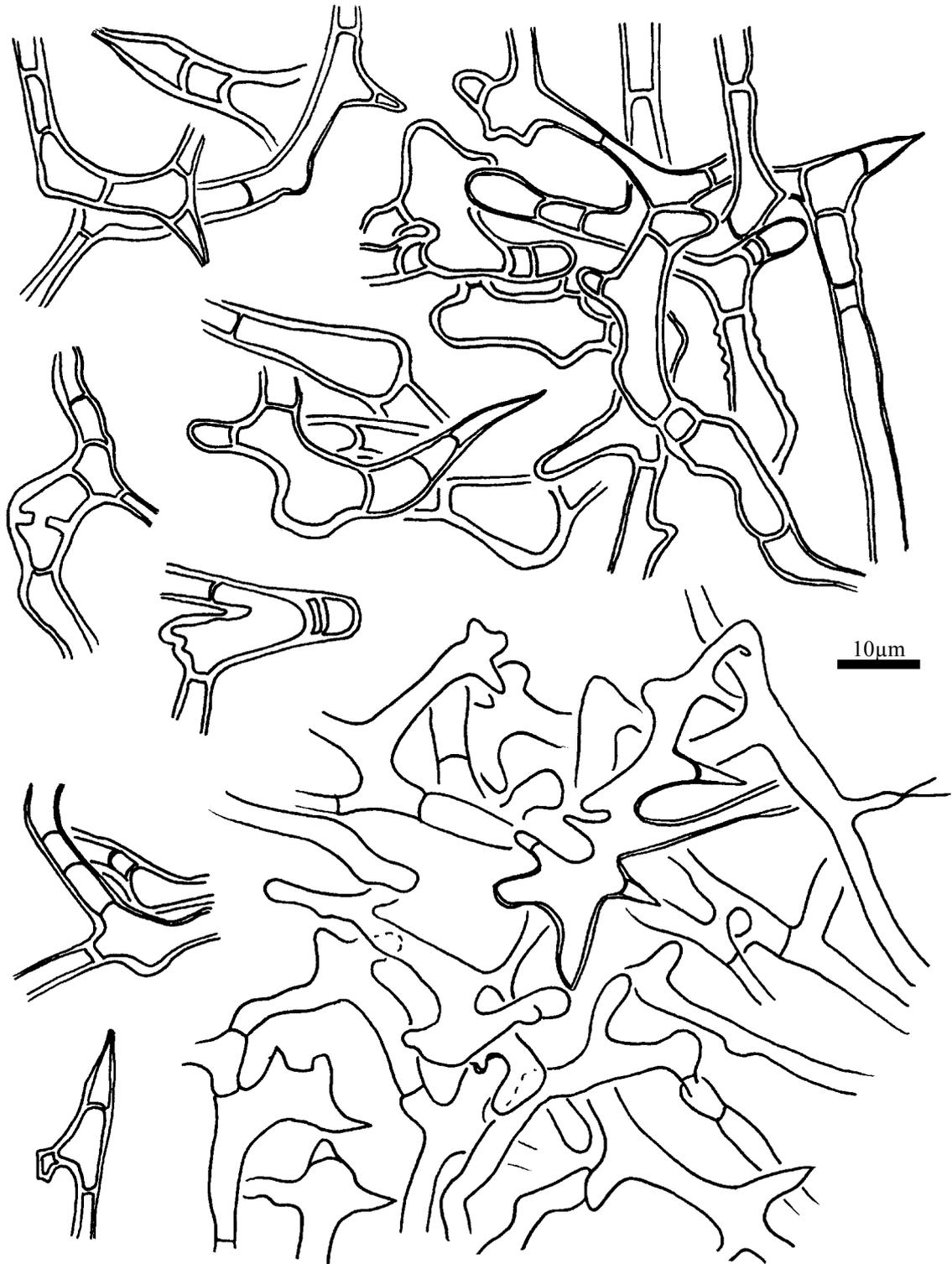


Abb. 129 *Russula sardonica*, Mantel in Flächenansicht: Elemente des Hyphennetzes.

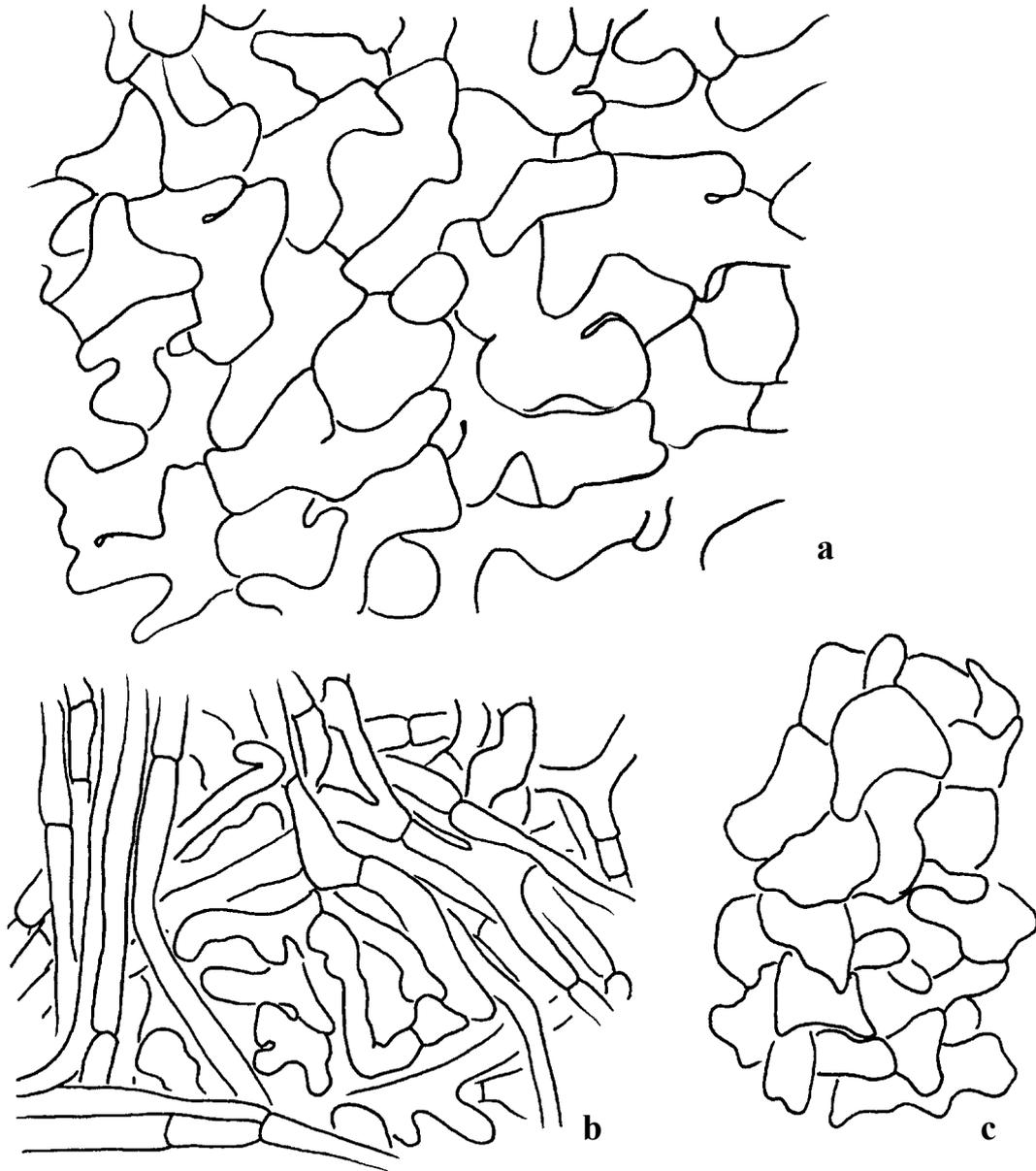


Abb. 130 *Russula sardonia*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht. – **b.** Mantelinnenseite. - **c.** Äußere Mantelschicht an der Spitze.

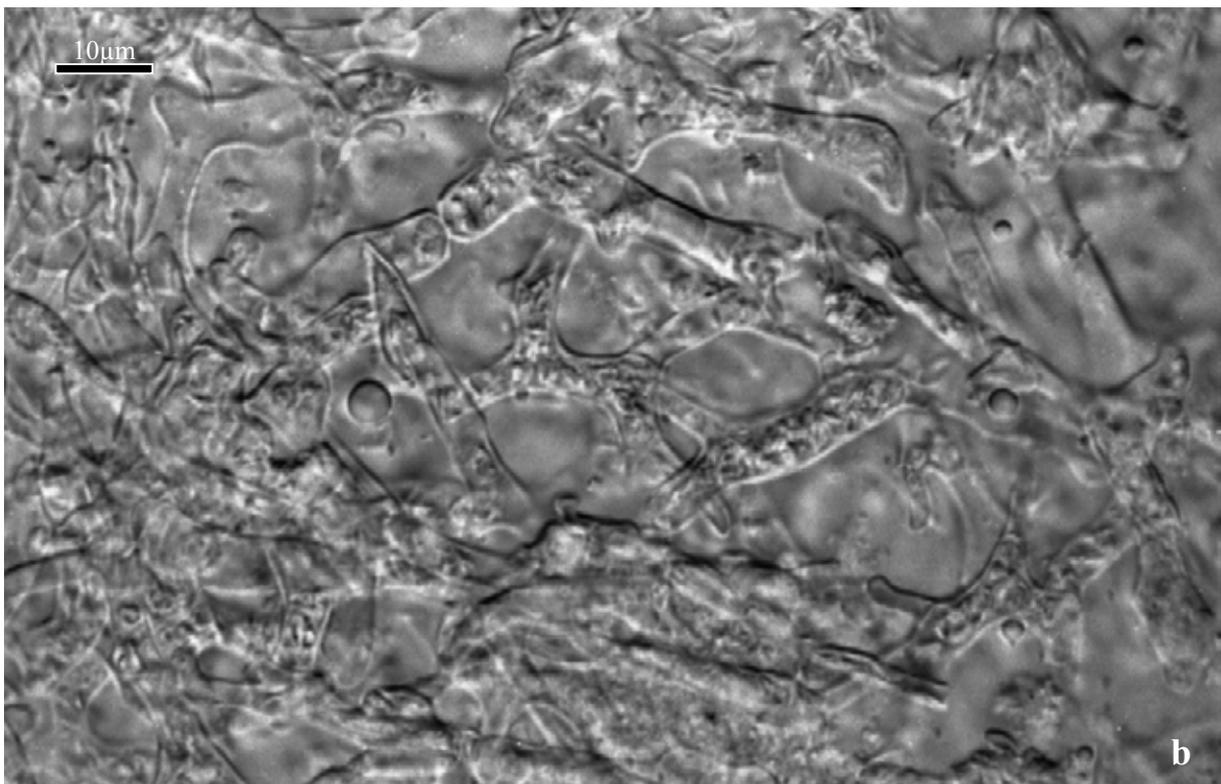
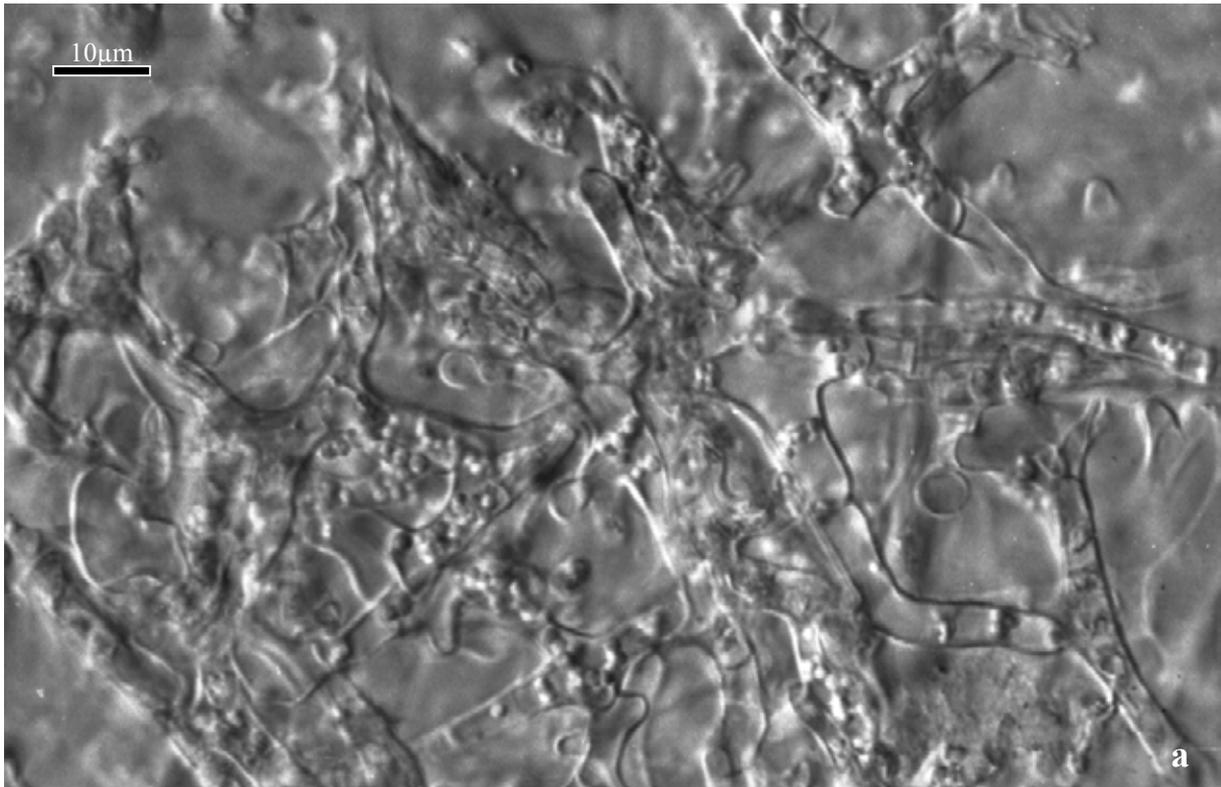


Abb. 131 *Russula sardonia*, mikroskopische Aufnahmen des Mantels in Flächenansicht in Wasser: **a.** Hyphennetz, gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen– **b.** Hyphennetz, gloeoplere Zellen mit kristallinem Inhalt.

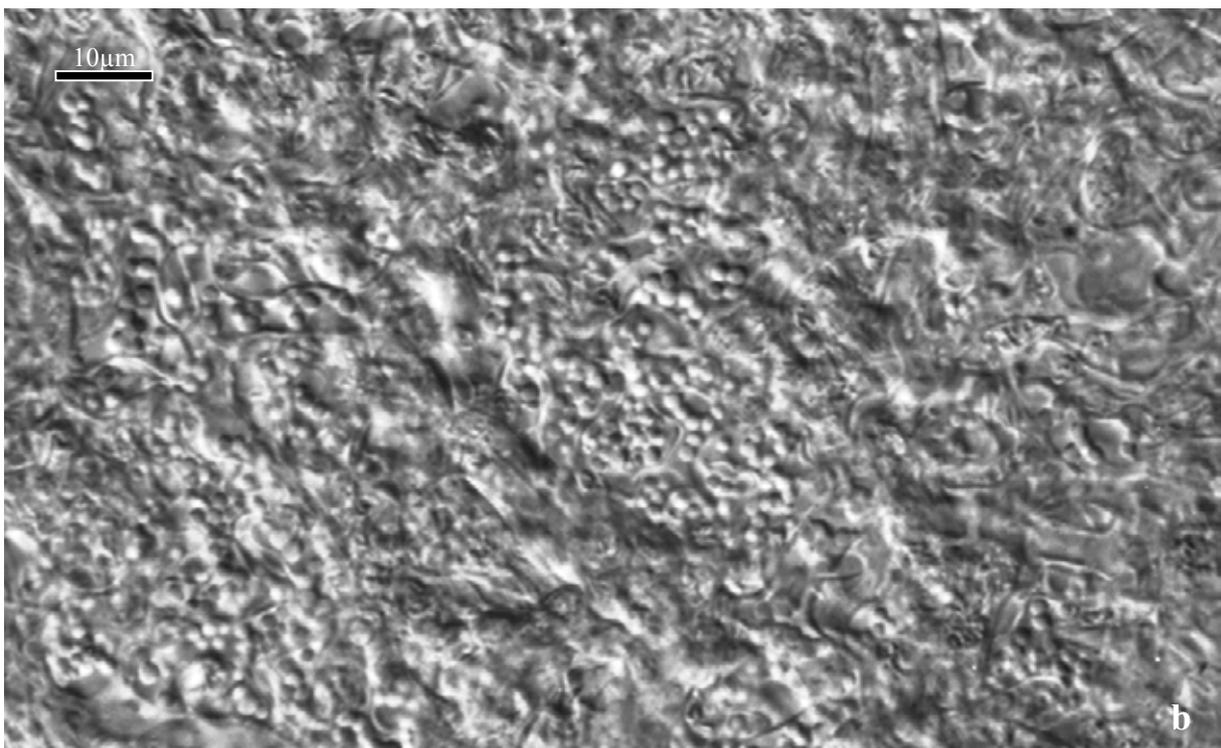
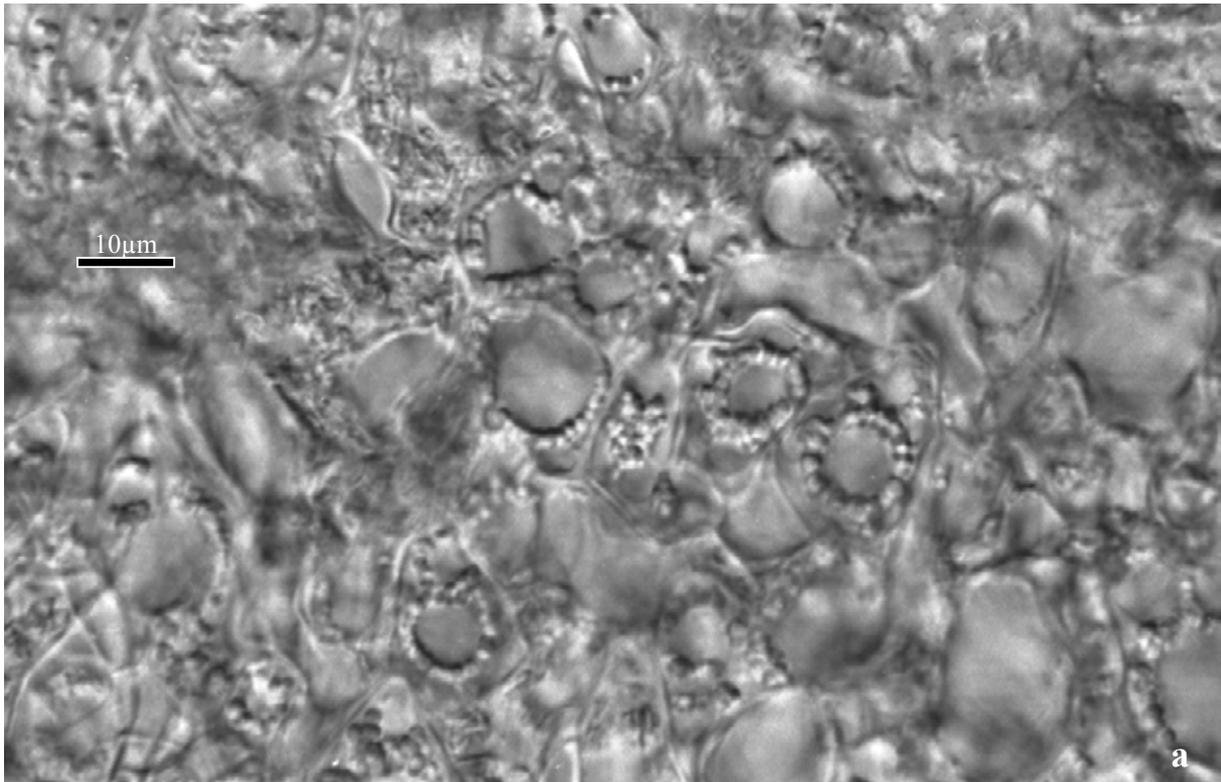


Abb. 132 *Russula sardonia* mikroskopische Aufnahmen des Mantels in Flächenansicht in Wasser: **a.** Äußere Mantelschicht, gloeoplere Zellen mit Inhalt aus um Vakuolen angeordneten Tröpfchen. – **b.** Mittlere Mantelschicht, gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

42. *Russula sanguinea* Fr. (Sekt. *Firmae*, Subsekt. *Sardoninae*)

+ *Pinus sylvestris* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig dichotom verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen sehr häufig, mit in Sulfovanillin grau bis schwarz werdendem Inhalt. Hyphennetz aus dickwandigen verzweigten Hyphen, mit gloeoplere Zellen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 133)

Mykorrhizensysteme ein- bis mehrfach dichotom verzweigt, bis 6,5 mm lang. Hauptachse 0,4-0,6 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 2,5 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche rau, rosa bis rotbraun, dicht mit weißlichen Flöckchen besetzt, an der Spitze heller, teilweise von abziehenden Hyphen und anhaftenden Bodenpartikeln umgeben. Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 134, Abb. 135)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz, ohne gelatinöse Matrix bedeckt.

Hyphen bzw. Zellen des Netzes stark, geweihartig verzweigt, Zellen mit seitlichen Auswüchsen, diese stumpf oder selten spitzausgezogen, Zellen 2-35 x 2-8 (11) µm, Septen 0,3-0,5 µm dick, oft zwei dicht hintereinander, Wände 0,3-1,5 µm, Zellinhalt farblos, hyalin; mit viele gloeoplere Netzzellen.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, puzzleteilartig ineinander greifend, 8-35 x 3-10 µm, Wände farblos bis gelb, 0,3-0,5(1) µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeoplere Zellen sehr häufig, Inhalt aus Tröpfchen, Tröpfchen 0,5-1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen häufig, Wände 0,3 µm dünn.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen netzartig arrangiert, Zellen gestreckt, 5-40 x 2-4,5 µm, palmettiartige Strukturen selten, Wände 0,3 µm.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 5-18 x 2-6 µm, wenig stärker puzzleteilartig ineinandergreifend, Wände 0,3 µm.

Abziehende Hyphen nicht häufig, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3-1 µm.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Inhalt der gloeoplere Zellen aus Tröpfchen, im Alter farblos kristallin, irisierend.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeoplere Zellen zusammenfließend, sich blau-schwarz verfärbend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeoplere Zellen aufgelöst, kristalliner Inhalt bleibt erhalten.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 680 Bp

Alu I: 450 Bp, 230 Bp

EcoR I: 380 Bp, 300 Bp

Hinf I: 360 Bp, 310 Bp

Taq I: 180 Bp, 115 Bp, 70 Bp, 60 Bp, 50 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Kelheim, Gmd. Siegenburg, Daßfeld, Dürnbucher Forst, Kiefernforst auf Sand, unter *Pinus sylvestris* L., 48°45'30''N, 11°5'00''O, ca. 380 m ü. N.N. 12.10.1996, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 304 und Mykorrhiza MLB 304 (in M).

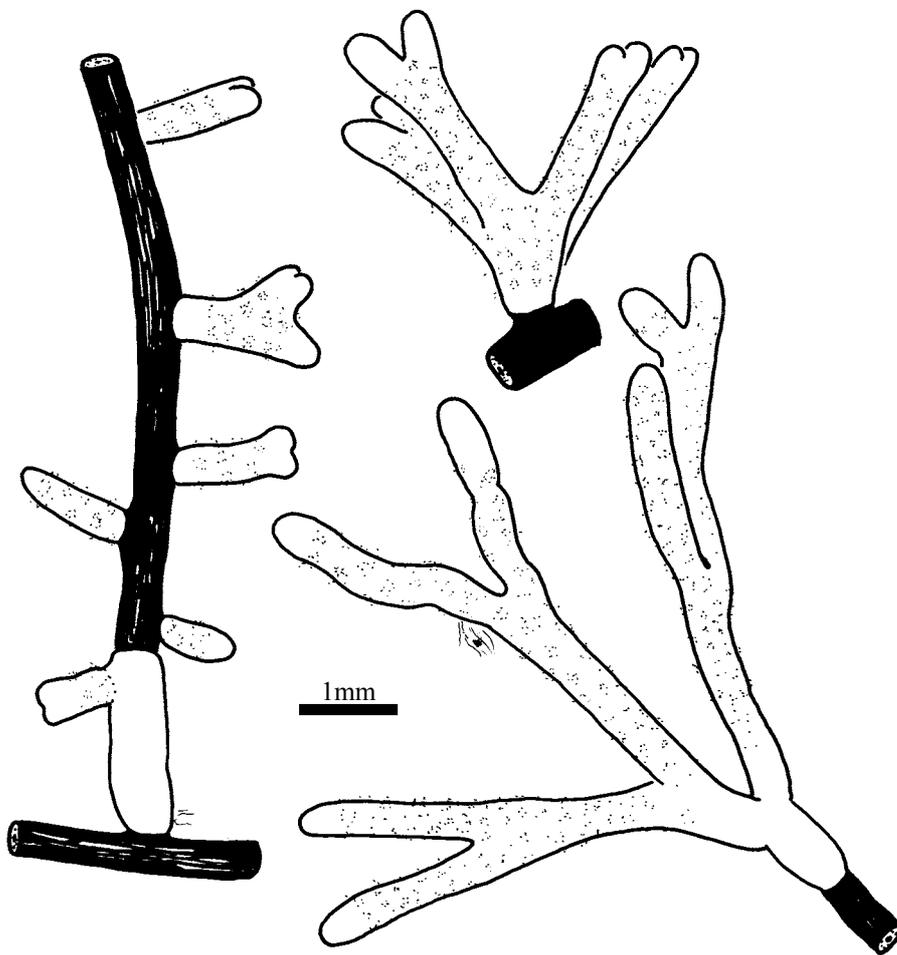


Abb. 133 *Russula sanguinea*, Habitus der Mykorrhizen.

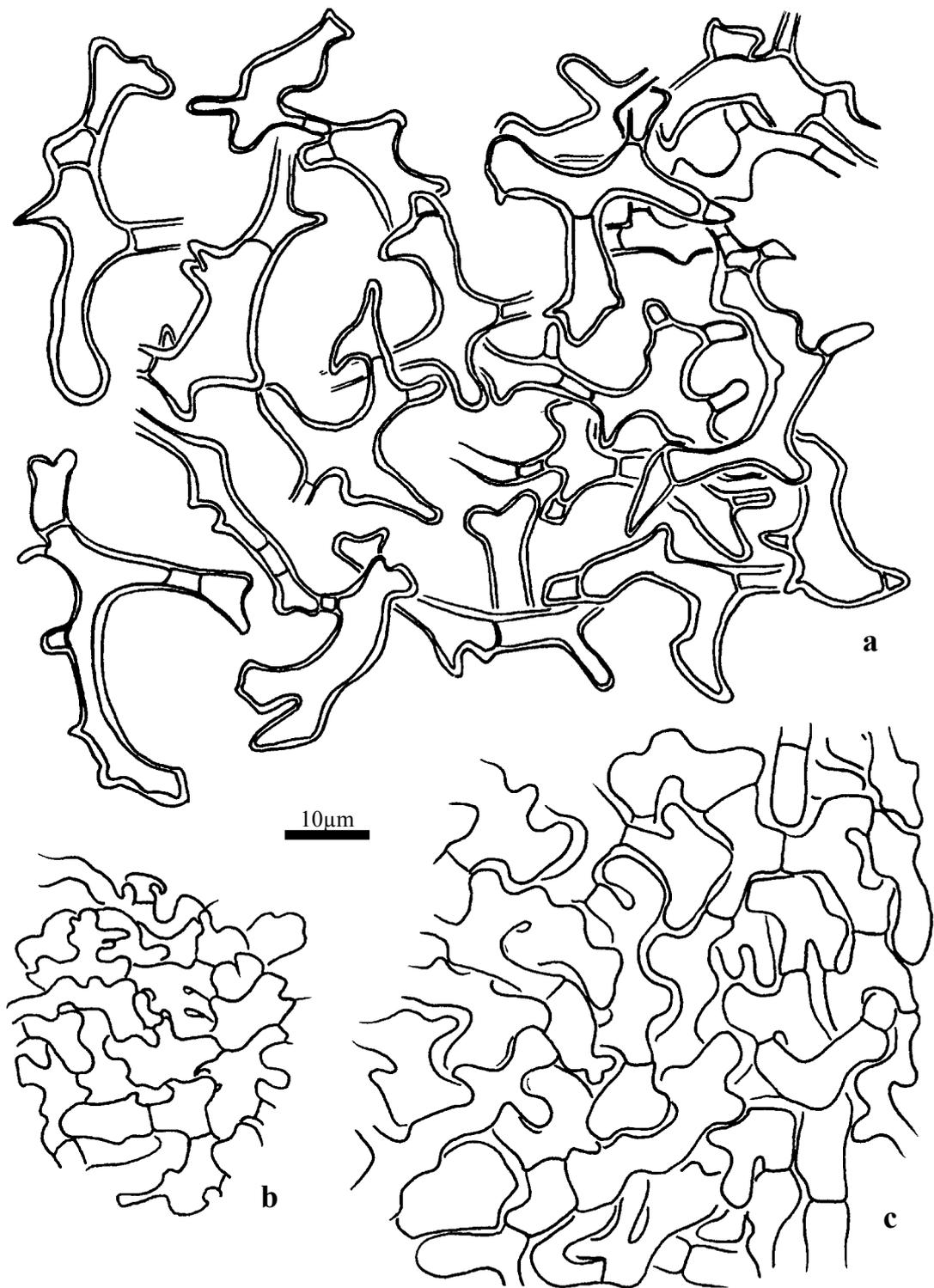


Abb. 134 *Russula sanguinea*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz. – **b.** Äußere Mantelschicht an der Spitze. – **c.** Äußere Mantelschicht.

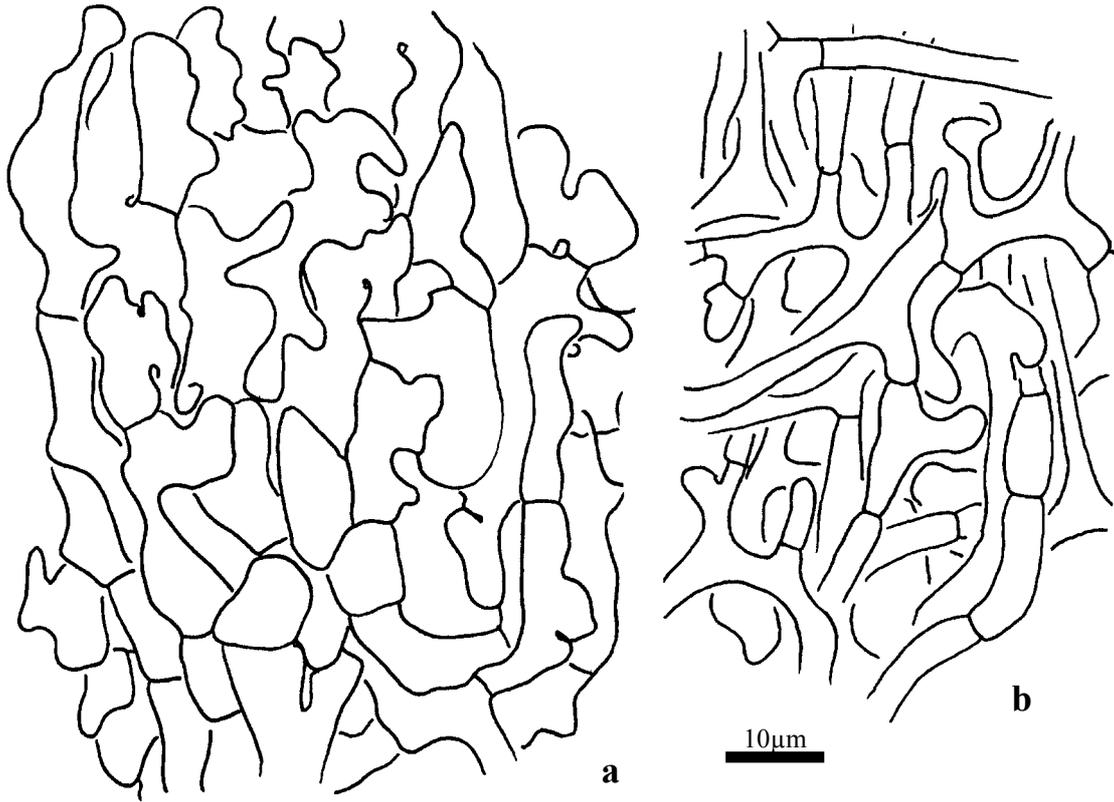


Abb. 135 *Russula sanguinea*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Mittlere Mantelschicht. – **b.** Mantelinnenseite.

4.2.2.1.2 Subsektion *Persicinae* Romagn.

43. *Russula luteotacta* Rea (Sekt. *Firmae*, Subsekt. *Persicinae*)

+ *Quercus robur* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, jung rosa mit gelblichen Flecken, Oberfläche glatt. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen häufig, mit in Sulfovanillin schwarz werdendem Inhalt. Inhalt der gloeoplere Zellen im Alter oder bei Beschädigung chromgelb werdend. Hyphennetz aus geweihartig verzweigten Hyphen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 136, Abb. 139)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 5 mm lang. Hauptachse gerade bis gebogen, 0,2-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade bis stark gebogen, bis 3 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, jung rosa, alt rosa-braun, an Druckstellen schwach gelbfleckig, an der Spitze heller. Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht

(Abb. 137, Abb. 138, Abb. 139, Abb. 140)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz mit gelatinöser Matrix bedeckt.

Hyphen bzw. Zellen des Netzes unregelmäßig gebogen, oft geweihartig verzweigt, Zellen 8-50 x 2-8 µm, mit vielen seitlichen Auswüchsen, kurze Seitenäste oft durch Septen abgetrennt, diese Septen teilweise bis zu 1 µm verdickt, Wände 0,3-1 µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, puzzleteilartig ineinandergreifend, 4-30 x 3-7 µm, Wände farblos, 0,3 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeoplere Zellen mit Tröpfchen oder gelben Kristallen, Tröpfchen 0,5-1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, mit netzartigen Strukturen, Zellen gestreckt, 10-40 x 2-5 µm, mit wenigen palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 6-15 x 1,5-5 µm, puzzleteilartig ineinandergreifend.

Abziehende Hyphen nicht häufig, der Mantelaußenseite entspringend, 1,5-2 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt (Abb. 141)

Mantel 20-30 µm dick, an der Spitze bis 22 µm, undeutlich zweischichtig, äußere Hyphen locker, innere dicht, Zellen tangential 2-10 µm, radial 2-5 µm. Reste von Kalyptrazellen ca. 1,5 x 20 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 10-30 µm, schräg-radial 30-50 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Mantelzellen mit Inhalt aus Tröpfchen, mit der Zeit oder bei Beschädigung aus diesen sich chromgelbe Kristalle formend.

Sulfovanillin: Tröpfchen der gloeopleren Zellen zusammenfließend, schwarz werdend; gelber kristalliner Inhalt nicht reagierend oder braun werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst; gelber kristalliner Inhalt lange erhalten bleibend.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiaac: Mantelpräparat langsam grünblau werdend.

KOH: gelber kristalliner Inhalt der gloeopleren Zellen rotbraun werdend.

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 760 Bp

Alu I: 490 Bp, 235 Bp

EcoR I: 400 Bp, 310 Bp, 45 Bp

Hinf I: 320 Bp, 215 Bp, 160 Bp, 45 Bp

Taq I: 380 Bp, 260 Bp, 60 Bp, 45 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. München, Gmd. Pullach, Großhesseloh, auf Wiese unter Eiche, 48°04'N, 11°32'O, ca. 580 m ü. N.N. 02.07.2000, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper HLB 2336 und Mykorrhiza MLB 2336 (in M).

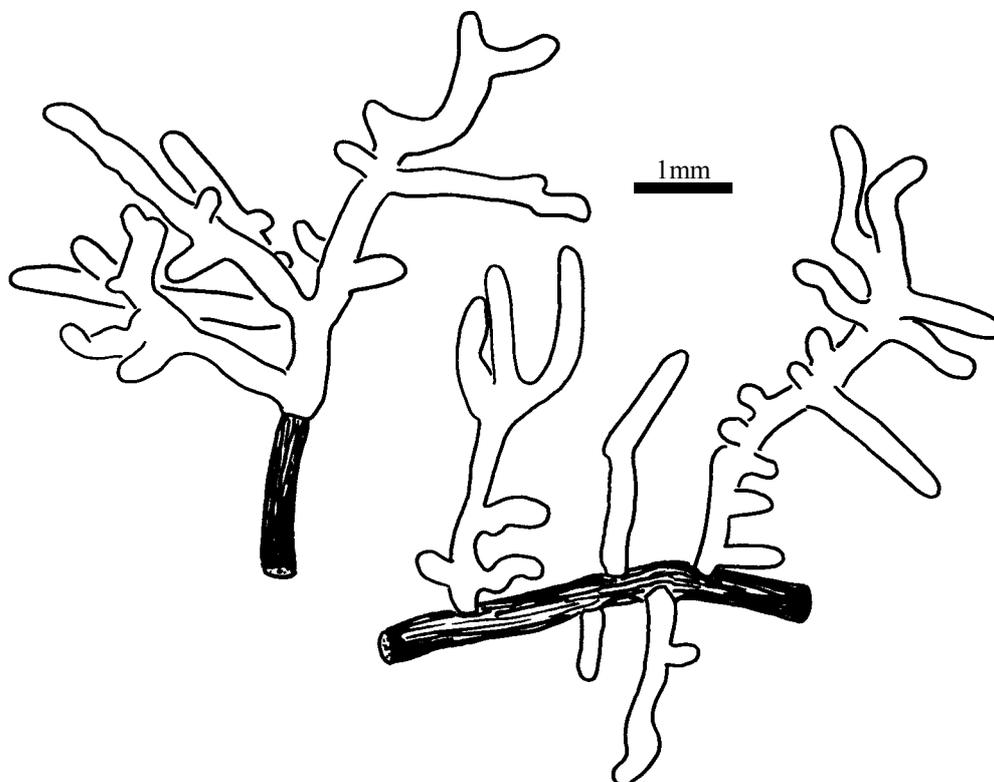


Abb. 136 *Russula luteotacta*, Habitus der Mykorrhizen.

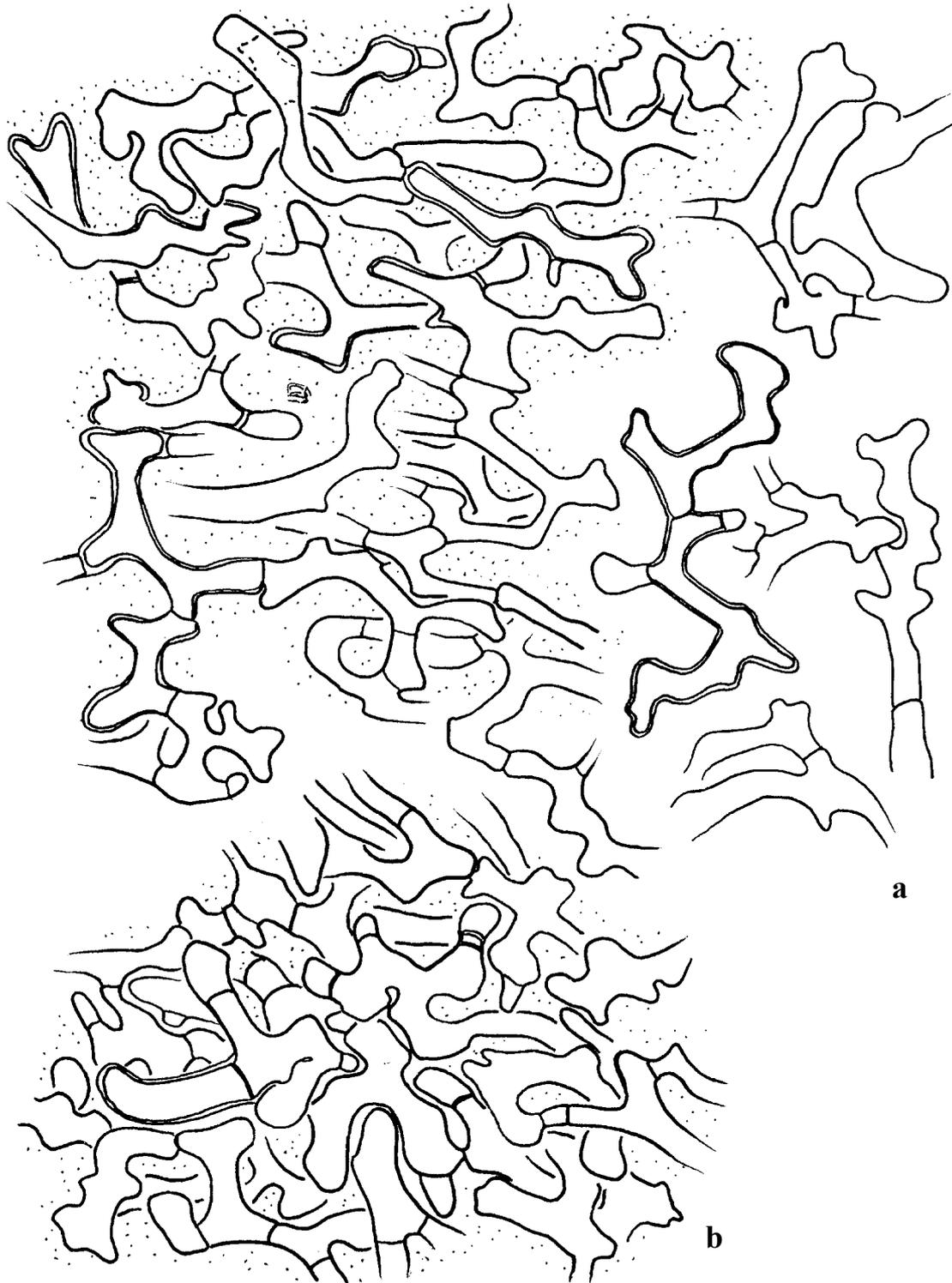


Abb. 137 *Russula luteotacta*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz. - **b.** Äußere Mantelschicht.

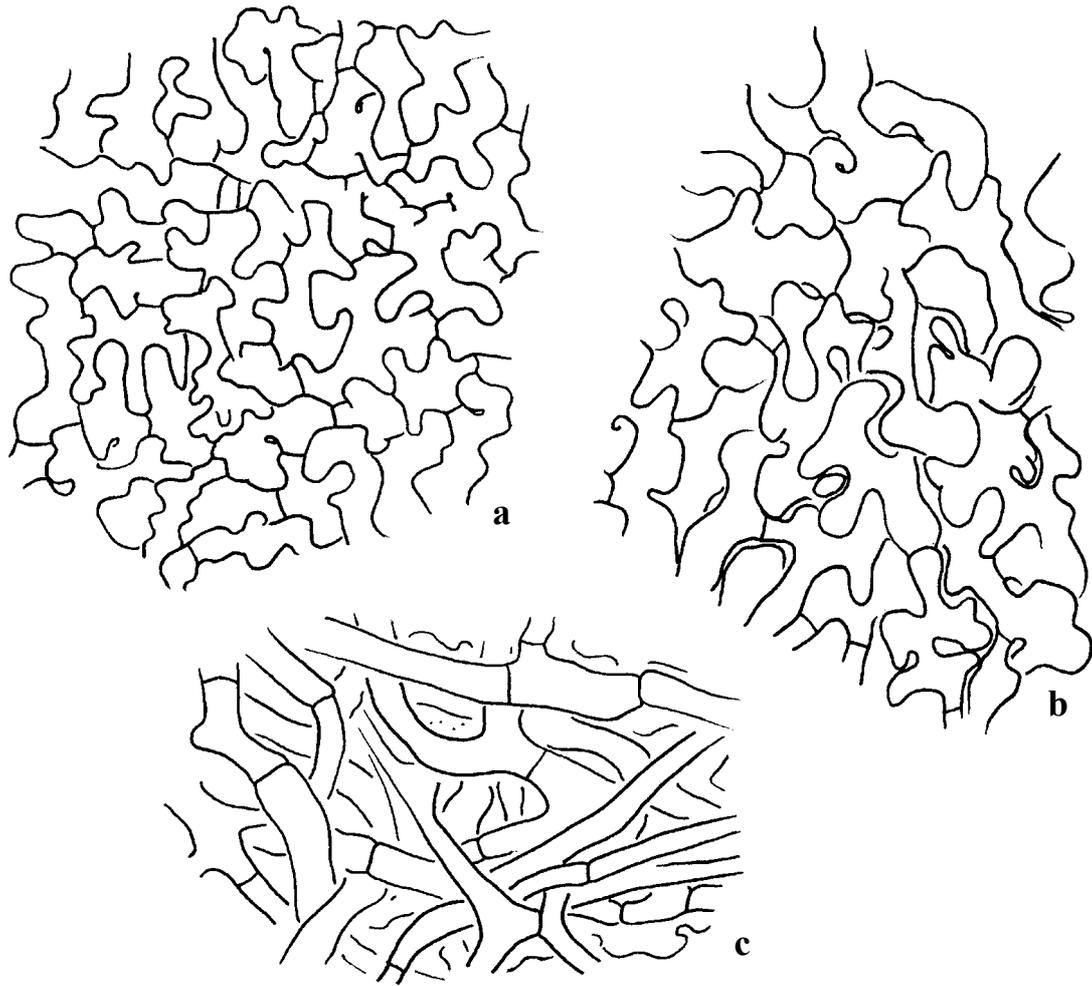


Abb. 138 *Russula luteotacta*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht an der Spitze. - **b.** Mittlere Mantelschicht. - **c.** Mantelinnenseite.

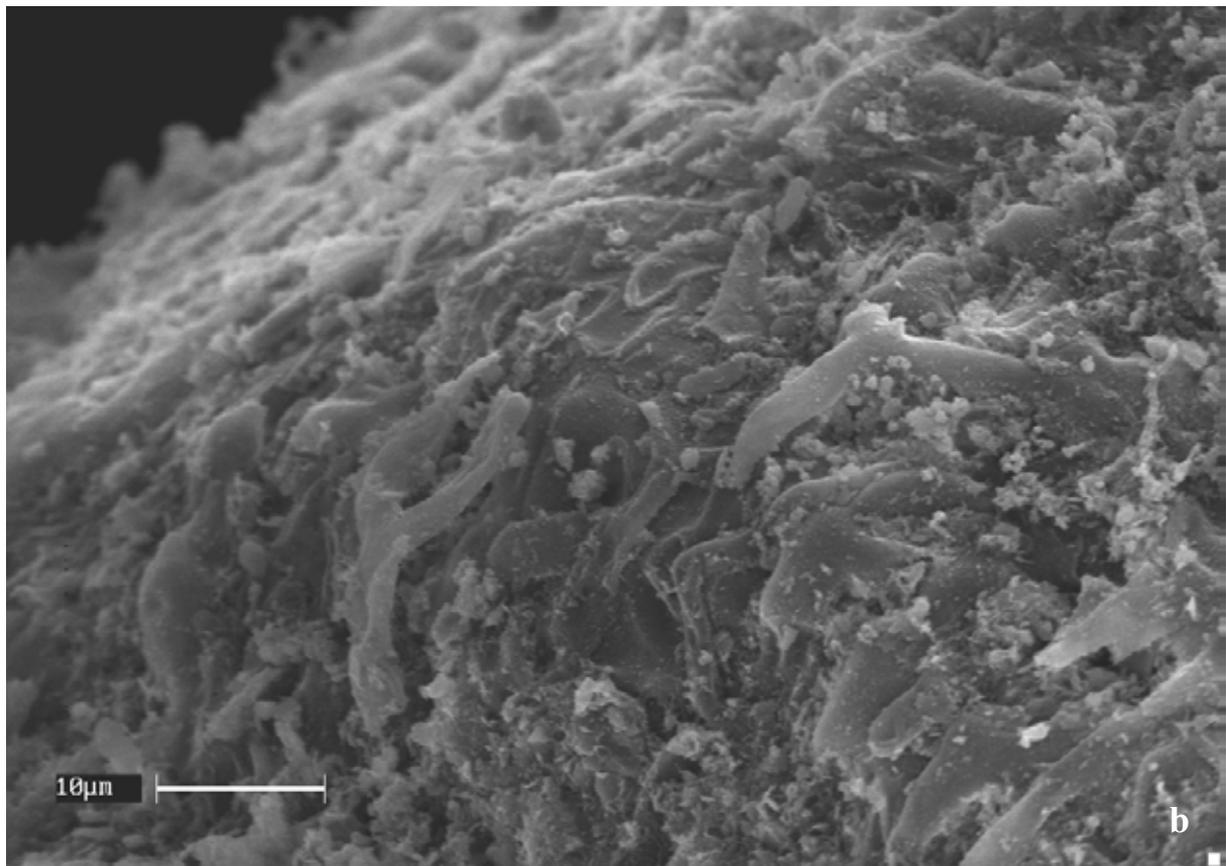
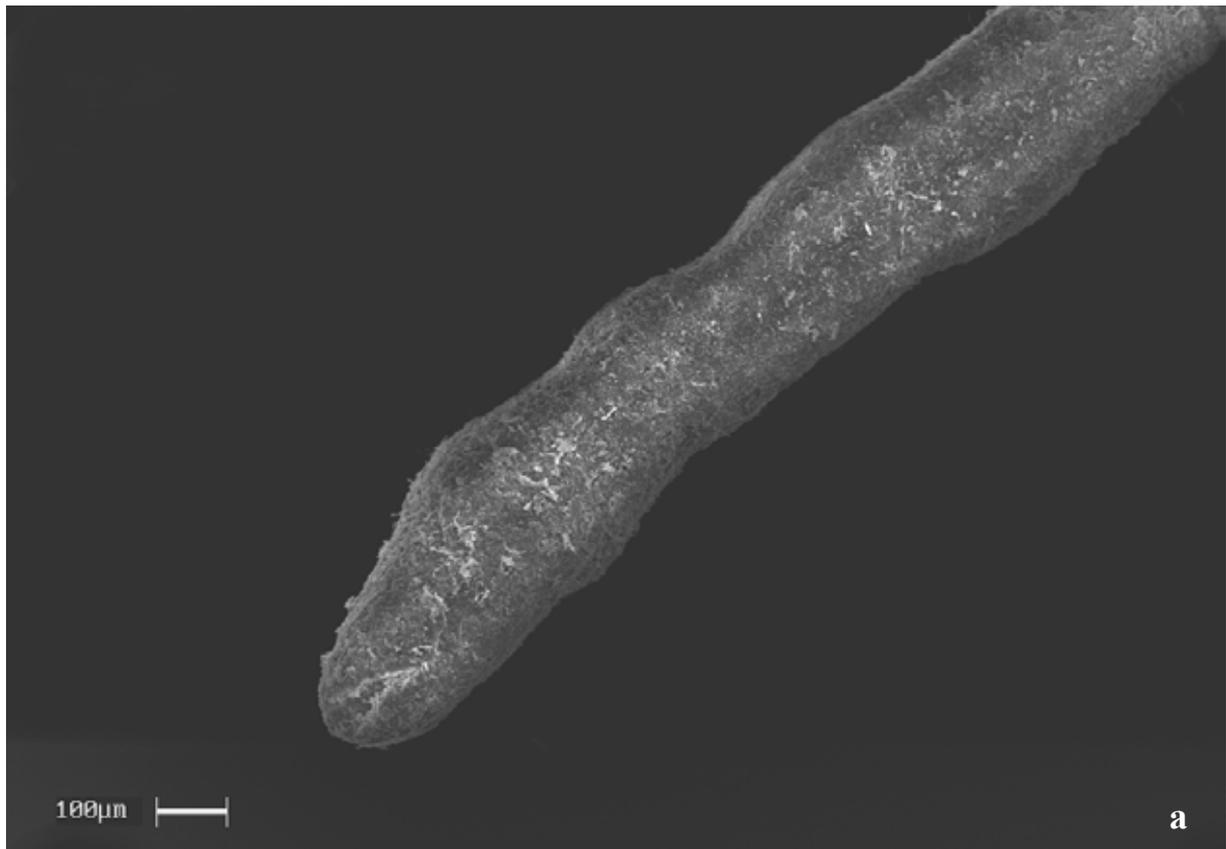


Abb. 139 *Russula luteotacta*, REM-Aufnahmen: **a.** Mykorrhizaspitze. - **b.** Manteloberfläche mit Zellen des Hyphennetzes.

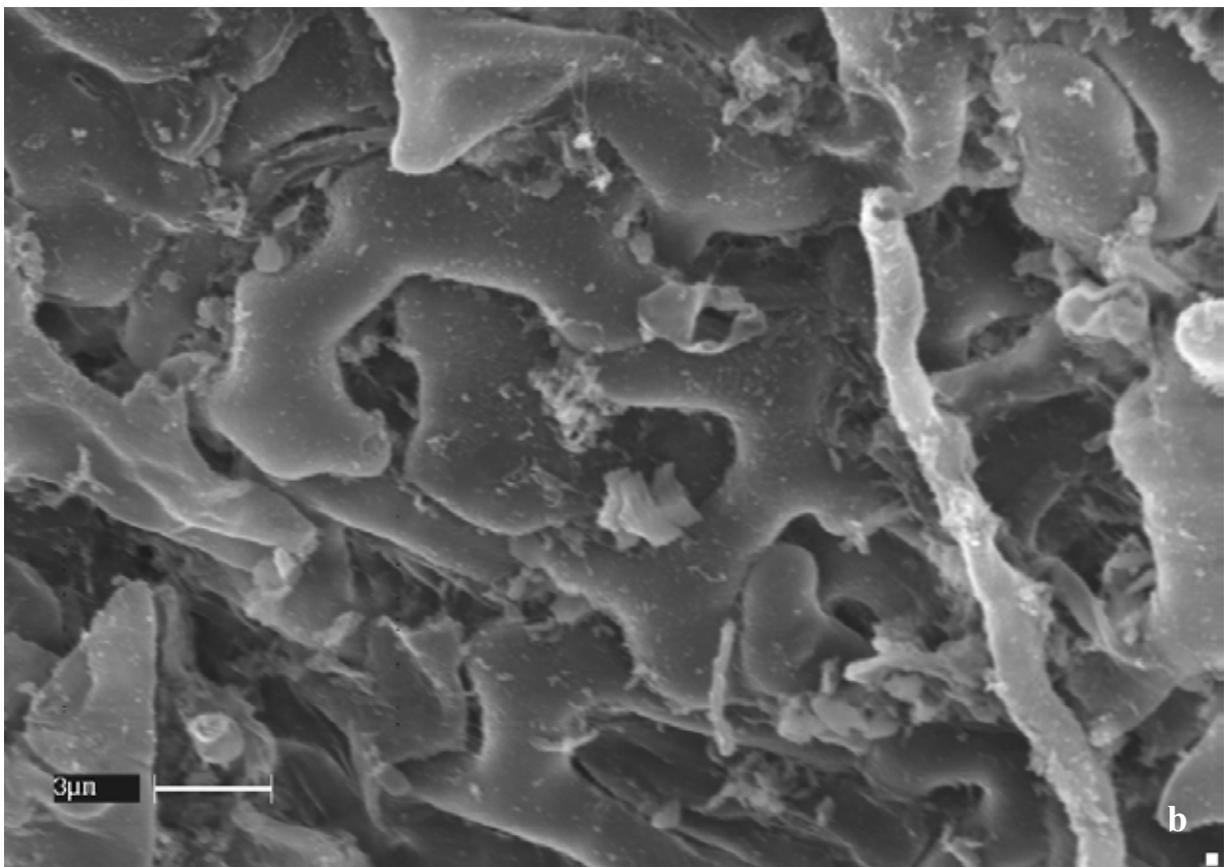
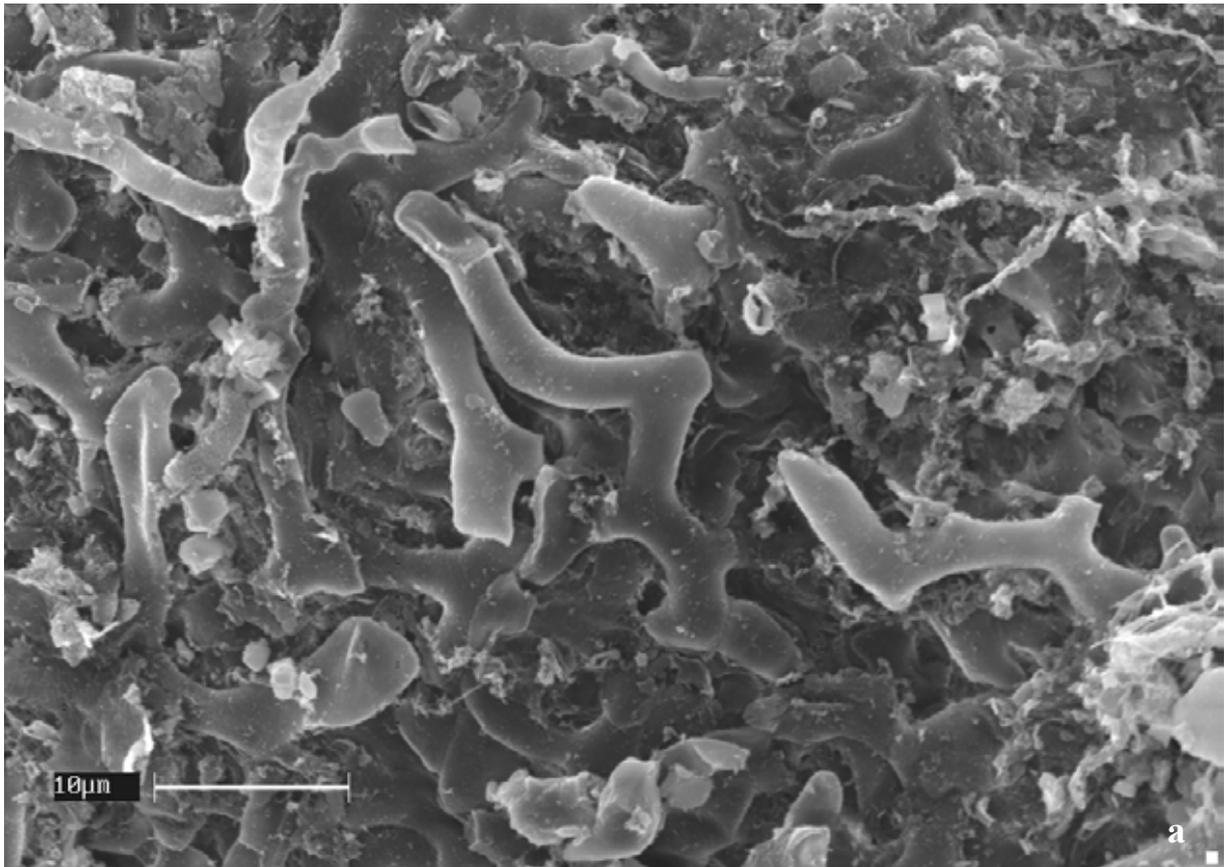


Abb. 140 *Russula luteotacta*, REM-Aufnahmen: a.-b. Manteloberfläche mit Zellen des Hyphennetzes.

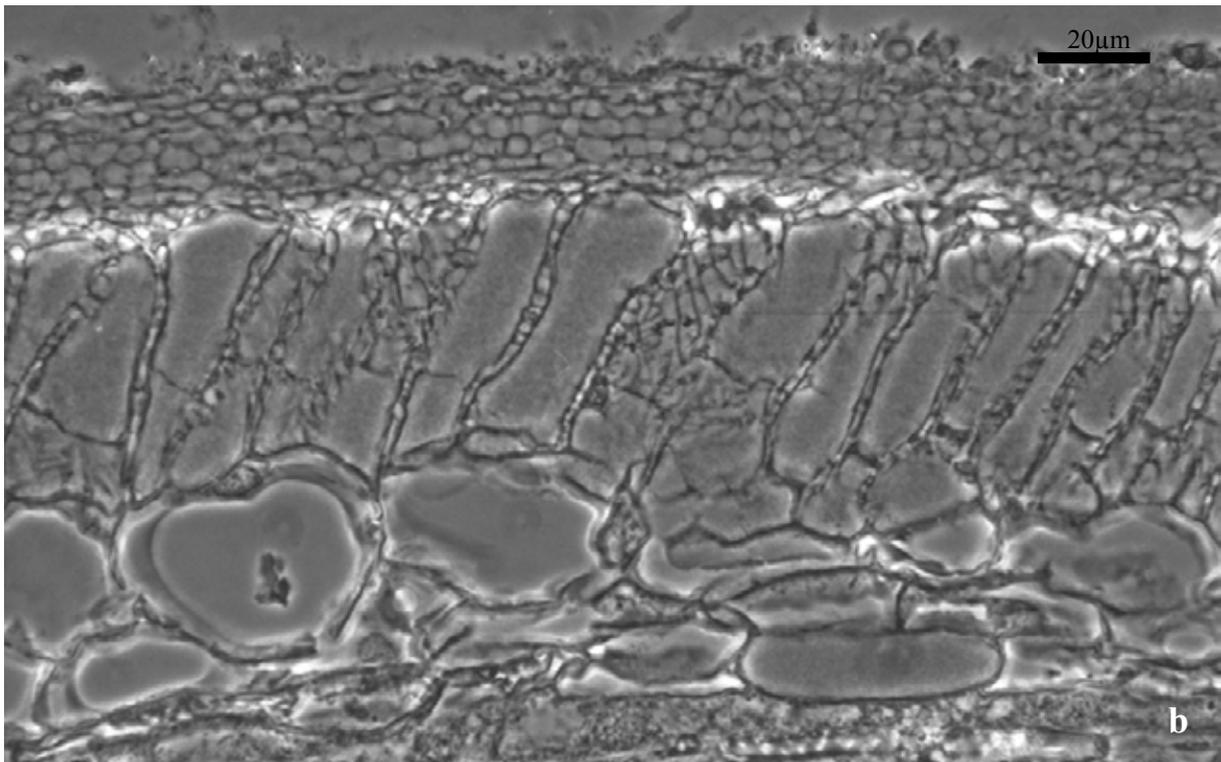
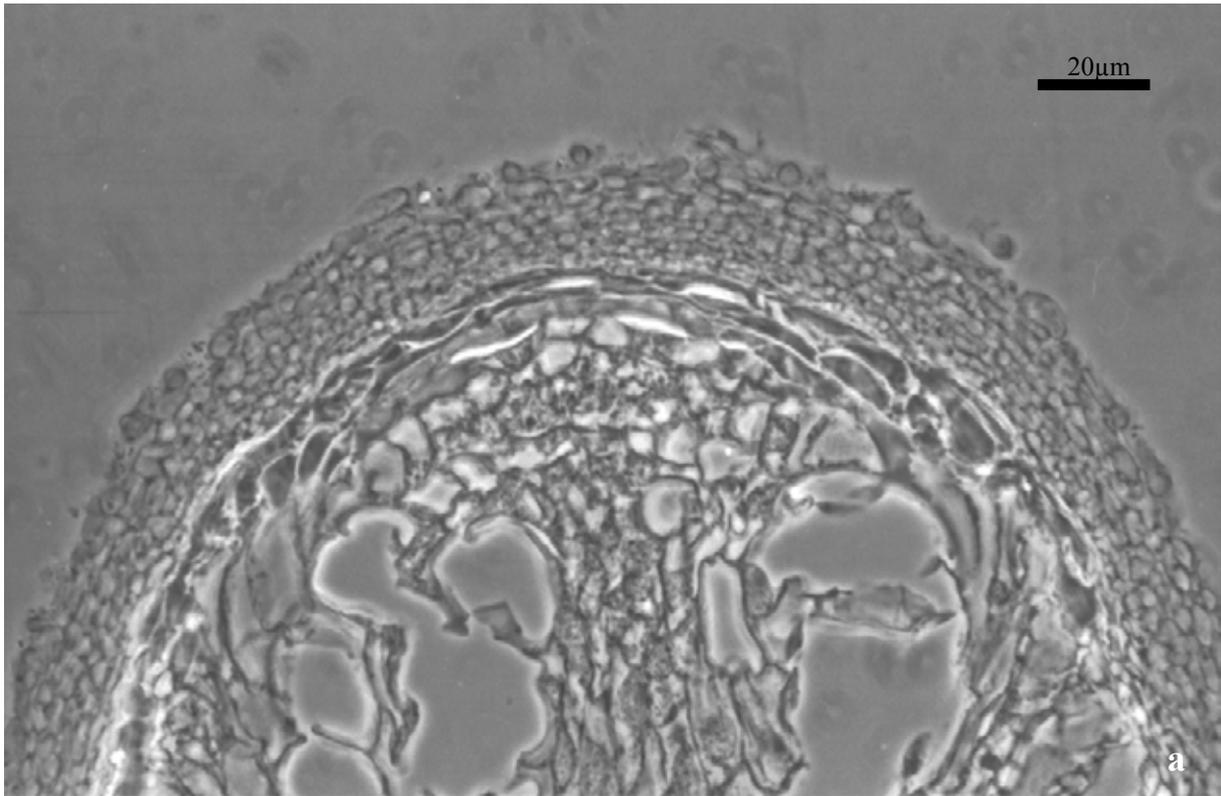


Abb. 141 *Russula luteotacta*, Historesin-Längsschnitte durch die Mykorrhiza: **a.** Spitze.
– **b.** Flanke, Hartigsches Netz im Schnitt und Flächenansicht.

4.2.2.2 Sektion *Rigidae* Fr.

4.2.2.2.1 Subsektion *Lepidinae* Melzer & Zvára

44. *Russula lepida* Fr. (Sekt. *Rigidae*, Subsekt. *Lepidinae*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche glatt. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit stark verzweigten, irregulär geformten und puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen mit in Sulfovanillin grau oder braun werdendem Inhalt. Hyphennetz aus geweihartig verzweigten Hyphen in einer gelatinösen Matrix. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht wattig, aus locker arrangierten Hyphen, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit geraden und leicht gebogenen Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 144)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 3 mm lang. Hauptachse 0,2-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 1,2 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, hell rotbraun, an der Spitze heller.

Rhizomorphen sehr selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, wenig verzweigt, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,4 mm breit, über wenige Hyphen mit der Mykorrhizabasis verbunden. Oberfläche stark wattig, gelb bis orange-braun, umgeben von abziehenden Hyphen.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 142)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz, mit deutlicher gelatinöser Matrix bedeckt.

Hyphen des Netzes stark verzweigt, Zellen zylindrisch bis leicht spindelförmig oder unregelmäßig geweihartig verzweigt, 4-35 x 1,5-5,5 µm, teilweise an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3 (0,5) µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, stark verzweigt und puzzleteilartig ineinandergreifend, 10-45 µm lang, 2-7 µm breit, Wände farblos, 0,3-0,5 µm dick, im Übergang zu Netz mit gelatinöser Matrix zwischen den Zellen. Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeoplere Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese ca. 1-2 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 5-40 x 2-4 µm, mit wenigen palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 5-15 x 1-3 µm, puzzleteilartig ineinandergreifend.

Abziehende Hyphen (Abb. 142b) häufig dem Netz entspringend, 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5(0,7) µm, Anastomosen ohne Septen, selten mit intrahyphalen Hyphen.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 143)

Unterteilt in eine äußere Schicht und einen inneren Bereich.

Äußere Schicht mit dichter gelatinöser Matrix, mit Bodenpartikeln zwischen den locker arrangierten Hyphen, diese gestreckt, 2-3(4) µm im Durchmesser, Abstand zwischen Septen 10-50 µm, Wände 0,3-0,5(0,7) µm dick, glatt, farblos. Mit vielen abziehenden Hyphen und Hyphenenden.

Innerer Teil 150 µm mächtig, mit dünner gelatinöse Matrix, einfache Hyphen 2-4,5 µm im Durchmesser, Wände 0,3(0,5) µm; Gefäßhyphen sehr selten, teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen bis 150 µm, 6-9 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1 µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus oder aufgelöst; leiterartige Hyphen sehr häufig, verzweigt, 5-9 µm im Durchmesser, Wände 0,5-2 µm, an Septen eingeschnürt oder nicht, Abstand zwischen Septen 2-35 µm, Septen oft in Gruppen von 2-4 dicht hintereinander stehenden, 0,3-1,5 µm dick, ohne sichtbaren Porus oder Septen teilweise bis fast vollständig aufgelöst, Septen gerade oder leicht gebogen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeoplere Zellen zusammenfließend und grau oder braun werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeoplere Zellen aufgelöst, Kristalle bildend.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 690 Bp

Alu I: 370 Bp, 230 Bp, 90 Bp

EcoR I: 390 Bp, 300 Bp

Hinf I: 370 Bp, 310 Bp

Taq I: 290 Bp, 170 Bp, 2 x 85 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberpfalz, Lkr. Regensburg, Gmd. Altenthann, Forstmühle, Bayerischer Wald, „Rabenzipfel“ ca. 1 km südl. von Forstmühle, unter *Fagus sylvatica* und *Picea abies*, 49°04'45''N, 12°19'30''O, ca. 500 m ü. N.N., MTB Nr. 6939, 31.07.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 936 und Mykorrhiza MLB 936 (in M).

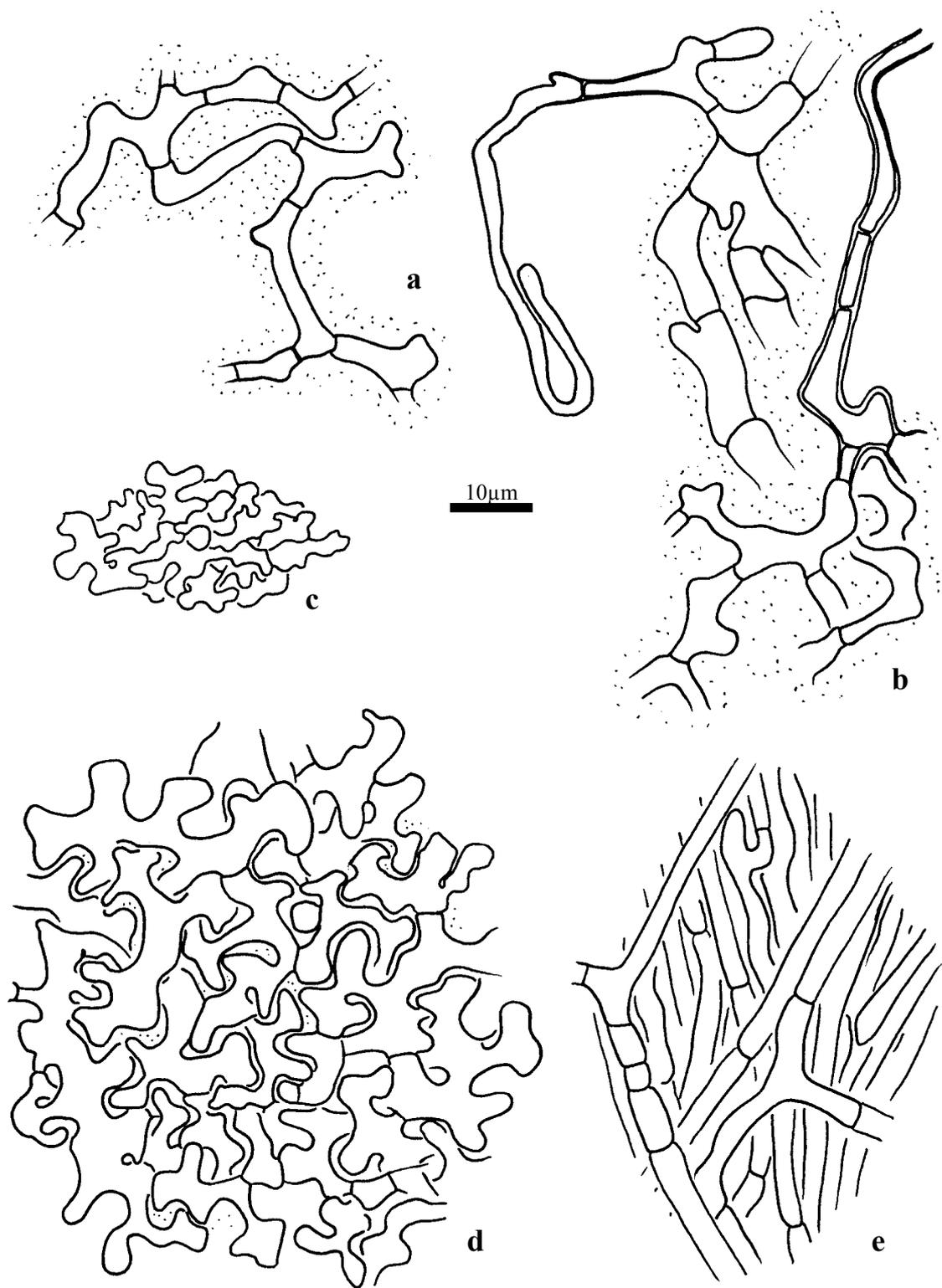


Abb. 142 *Russula lepida*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz. - **b.** Hyphennetz mit abziehenden Hyphen. - **c.** Äußere Mantelschicht an der Spitze. - **d.** Äußere Mantelschicht. - **e.** Mantelinnenseite.

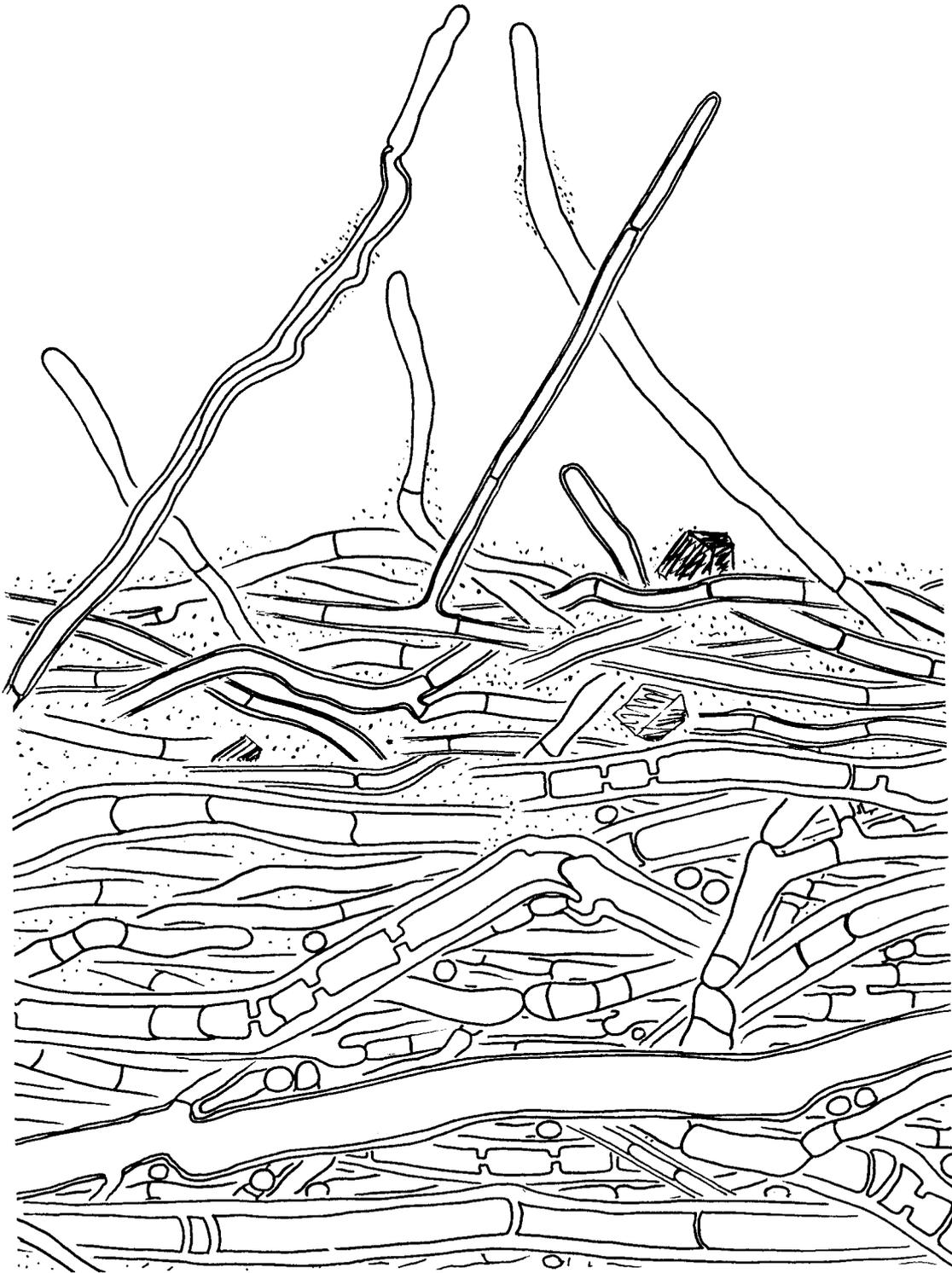


Abb. 143 *Russula lepida*, Längsschnitt durch Rhizomorphe.

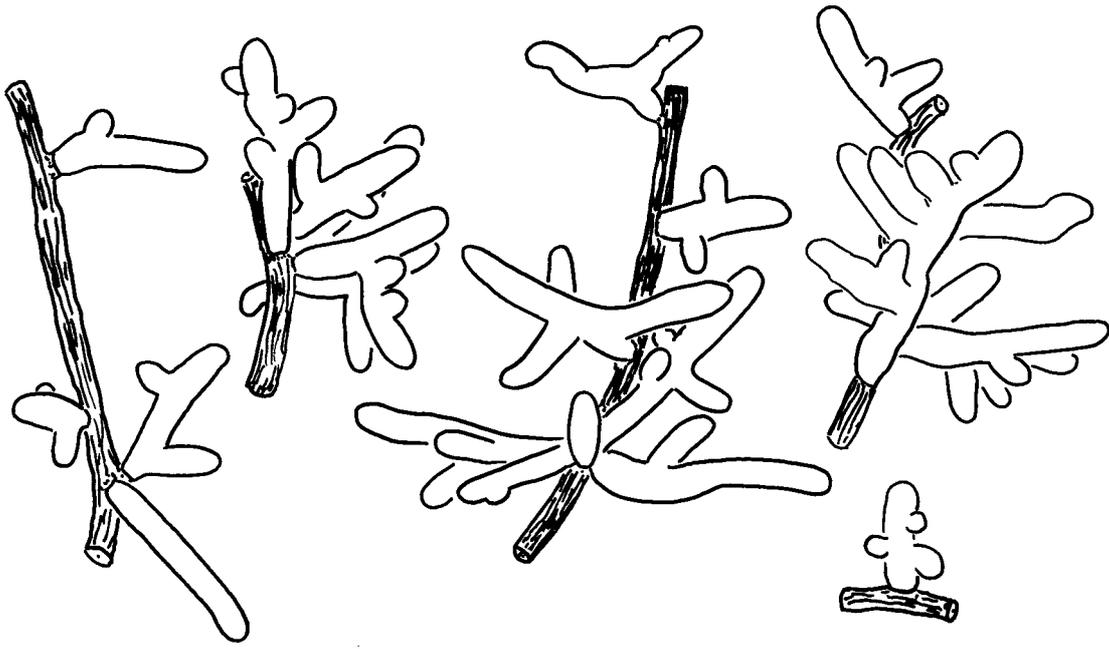


Abb. 144 *Russula lepida*, Habitus der Mykorrhizen

4.2.2.2 Subsektion *Roseinae* Singer

45. *Russula aurora* Krombholz (Sekt. *Rigidae*, Subsekt. *Roseinae*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche glatt. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen mit in Sulfovanillin grau werdendem Inhalt. Hyphennetz aus geweihartig verzweigten Hyphen, mit wenigen nadelförmigen Auswüchsen, in einer gelatinösen Matrix. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 145)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 5 mm lang. Hauptachse 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 3 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, rotbraun, an der Spitze heller.

Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 146)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz mit gelatinöser Matrix bedeckt.

Hyphen bzw. Zellen des Netzes gestreckt bis unregelmäßig gebogen, oft geweihartig verzweigt, Zellen mit wenigen seitlichen Auswüchsen, diese teilweise nadelförmig zugespitzt, 5-30 x 2-3 (4,5) µm, teilweise an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3 µm dünn, die nadelförmigen Bereiche mit bis 0,5 µm dicken Wänden (Abb. 146b).

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, schwach puzzleteilartig ineinandergreifend, 5-25 x 4-10 µm, Wände farblos, 0,3-1,5 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese 0,5-1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht, Wände 0,3 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen netzartig arrangiert, Zellen gestreckt, 10-50 x 2-4 µm, palmettiartige Strukturen selten.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 5-20 x 2-5 µm, stärker puzzleteilartig ineinandergreifend, fast plektenchymatisch.

Abziehende Hyphen nicht häufig, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und grau werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 700 Bp

Alu I: 470 Bp, 230 Bp

EcoR I: 400 Bp, 300 Bp

Hinf I: 380 Bp, 310 Bp

Taq I: 250 Bp, 170 Bp, 85 Bp, 70 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Starnberg, Gmd. Leutstetten, Einbettl, Sonnenberg, Buchenwald, 48°01'30''N, 11°23'00''O, ca. 600 m ü. N.N. 13.07.1997,
leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 430 und Mykorrhiza MLB 430 (in M).

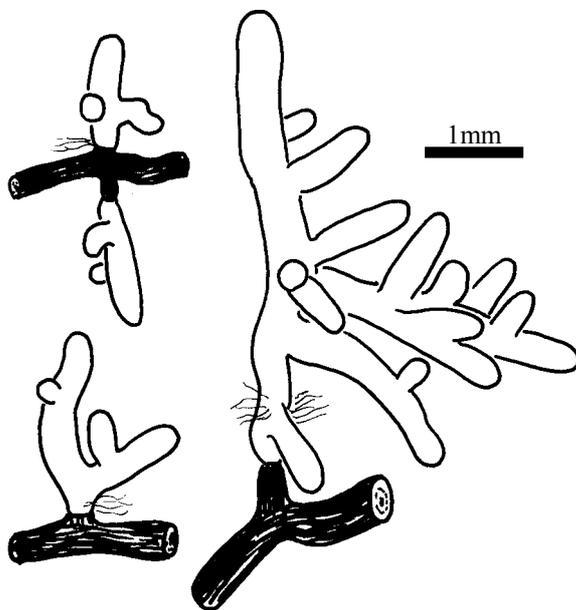


Abb. 145 *Russula aurora*, Habitus der Mykorrhizen.

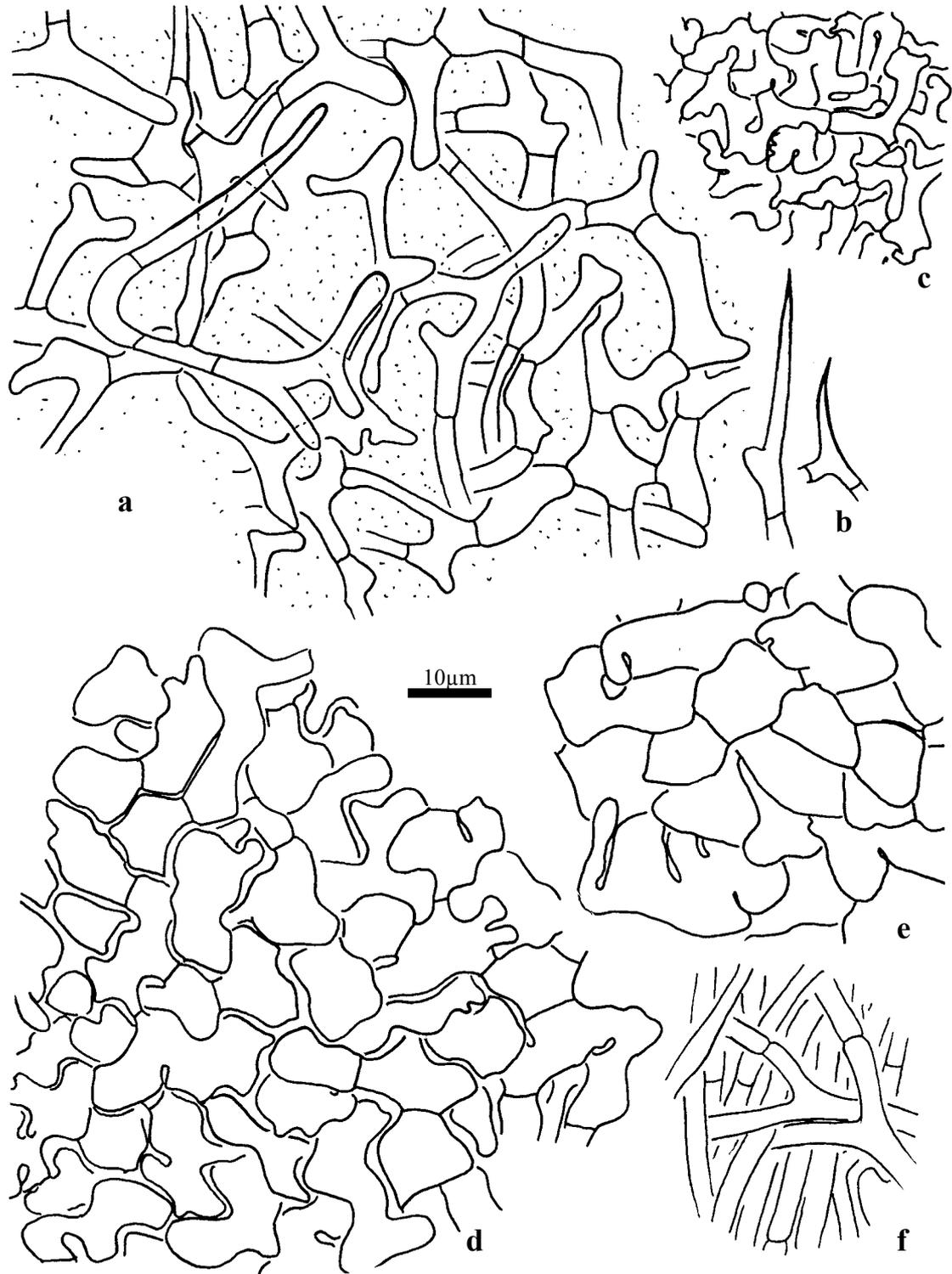


Abb. 146 *Russula aurora*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz. – **b.** Spitze Auswüchse der Netzhyphen. – **c.** Äußere Mantelschicht an der Spitze. – **d.** Äußere Mantelschicht. – **e.** Mittlere Mantelschicht. – **f.** Mantelinnenseite.

4.2.2.3 Sektion *Tenellae* Quél. emend. Romagn.

4.2.2.3.1 Subsektion *Puellarinae* Singer

46. *Russula versicolor* Jul. Schäff. (Sekt. *Tenellae*, Subsekt. *Puellarinae*)

+ *Betula pubescens* Ehrh.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche körnig bis flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzle-teilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen mit in Sulfovanillin schwarz werdendem Inhalt. Hyphennetz aus geweihartig verzweigten Hyphen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 149a)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 5 mm lang. Hauptachse 0,3-0,4(0,5) mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 2 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche körnig bis fein flockig, orange, mit weißlichen Flöckchen besetzt, an der Spitze heller, teilweise silbrig durch eingeschlossene Luft, teilweise von abziehenden Hyphen und anhaftenden Bodenpartikeln umgeben.

Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 148, Abb. 149b-d)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz, ohne gelatinöse Matrix bedeckt.

Hyphen bzw. Zellen des Netzes unregelmäßig gebogen, oft geweihartig verzweigt, Zellen mit vielen seitlichen Auswüchsen, 8-50 x 2-8 µm, teilweise an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3 µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, puzzleteilartig ineinandergreifend, 8-60 x 4-15 µm, Wände farblos, 0,3 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese 0,5-1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, mit netz- und ringartigen Strukturen, Zellen gestreckt, 10-50 x 2-6 µm, mit wenigen palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 6-20 x 4-8 µm, stärker puzzleteilartig ineinandergreifend.

Abziehende Hyphen (Abb. 149c) nicht häufig, je einer Zelle der Mantelaußenseite entspringend, 2-4(5) µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5(0,8) µm.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt (Abb. 147)

Mantel (ohne Netz) 15-20 µm dick, an der Spitze 10-15 µm, ungeschichtet, Zellen tangential 2-25 µm, radial 1,5-6 µm, an der Spitze Zellen kleiner. Reste von Kalyptrazellen ca. 2 x 15 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 4-20 µm, schräg-radial 50-60 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches

Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen (Abb. 148c).

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend, sich schwarz verfärbend (Abb. 148c*).

Milchsäure: Tröpfchen in Zellen lösen sich auf.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 760 Bp

Alu I: 490 Bp, 235 Bp

EcoR I: 400 Bp, 310 Bp, 45 Bp

Hinf I: 320 Bp, 215 Bp, 160 Bp, 45 Bp

Taq I: 380 Bp, 260 Bp, 60 Bp, 45 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Traunstein, Gmd. Grassau im Chiemgau, Kendlmühlfilz, südl. des Chiemsees, in Moor unter *Betula pubescens*, 47°47'30''N, 12°26'30''O, ca. 535 m ü. N.N. MTB Nr. 8240. 13.07.1997, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 552, Mykorrhiza MLB 552 (in M).

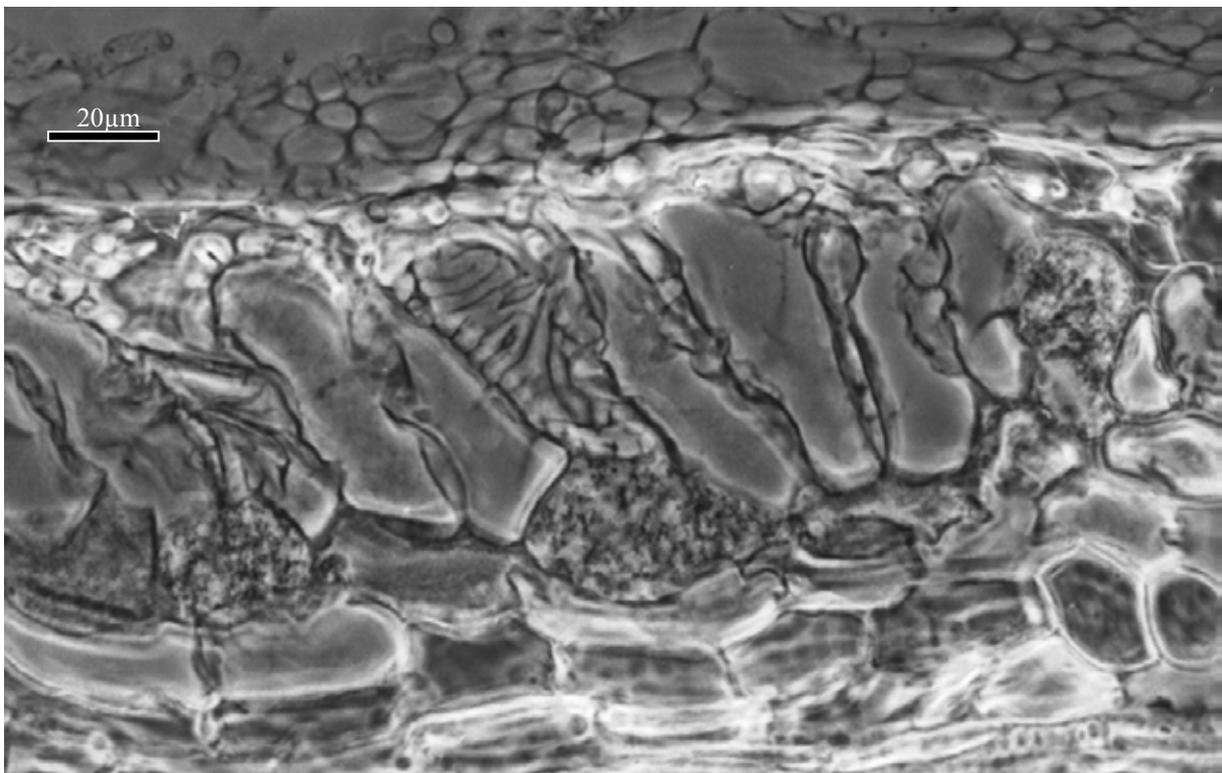


Abb. 147 *Russula versicolor*, Historesin-Längsschnitt durch die Mykorrhiza: Hartig-sches Netz im Schnitt und Flächenansicht.

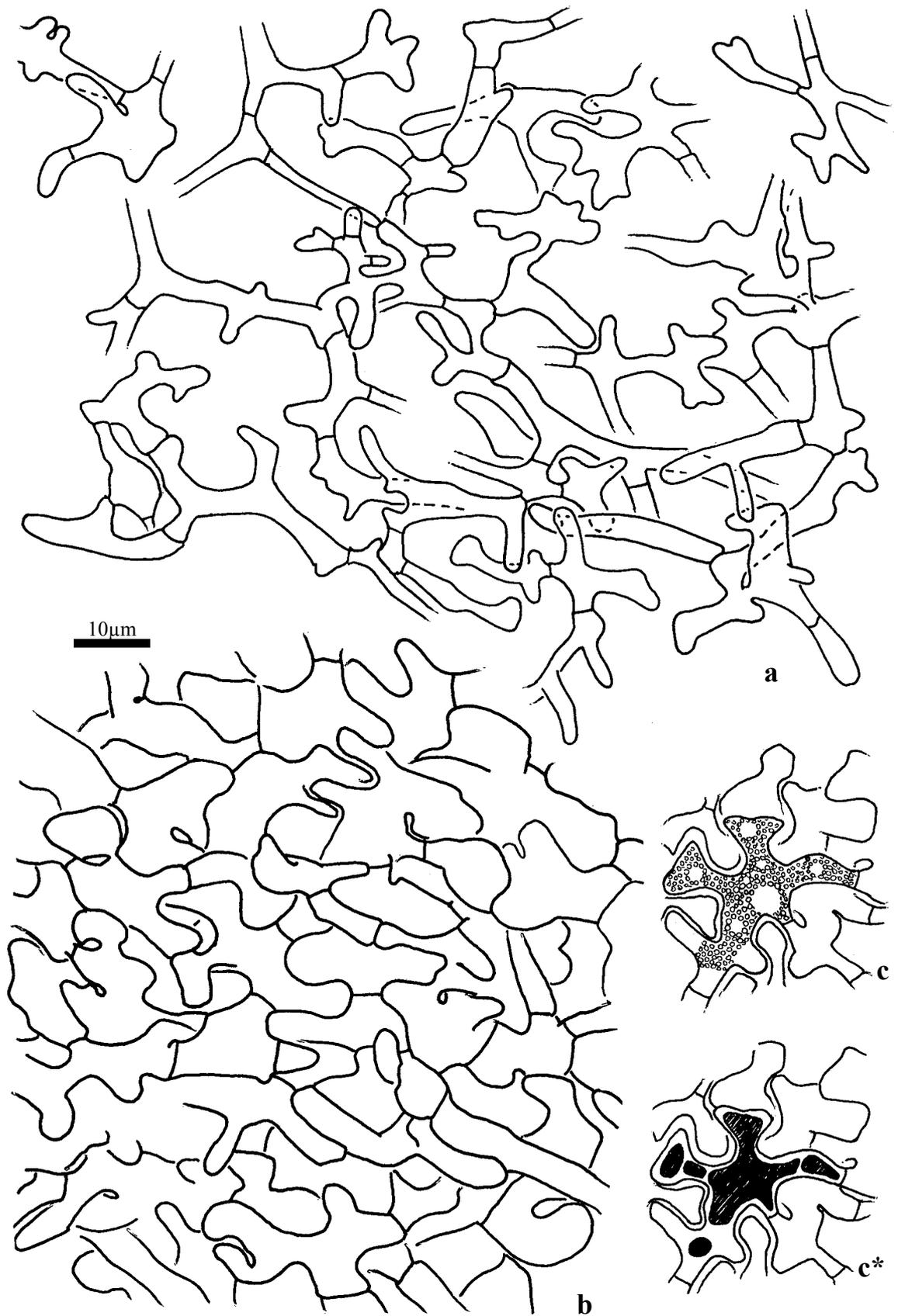


Abb. 148 *Russula versicolor*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz. – **b.** Äußere Mantelschicht. – **c.** Zelle der äußeren Mantelschicht vor und nach Reaktion mit Sulfovanillin (**c***).

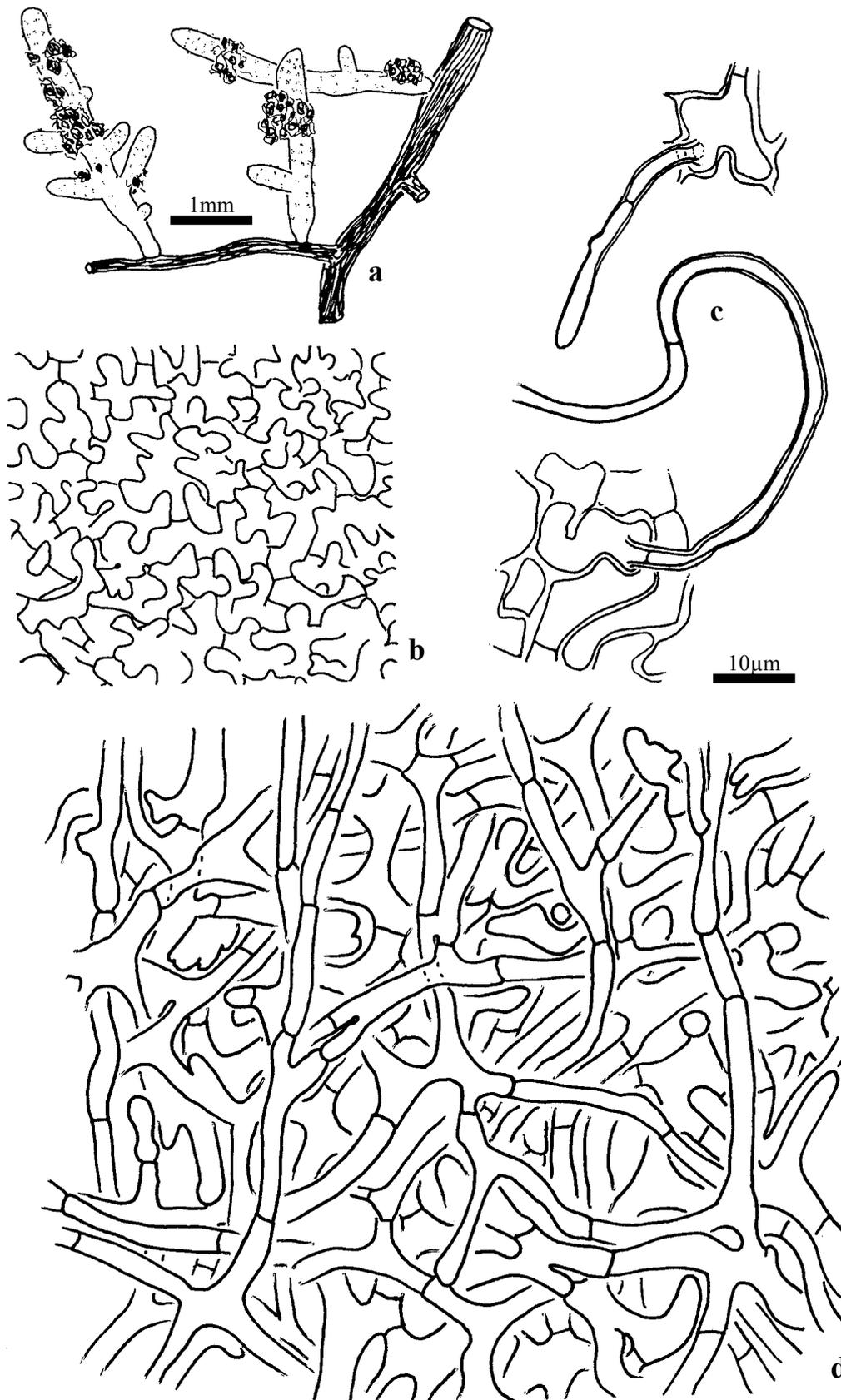


Abb. 149 *Russula versicolor* a. Habitus der Mykorrhizen. – b.-d. Mantel in Flächenansicht: b. Äußere Mantelschicht an der Spitze. - c. Abziehende Hyphen, äußeren Mantelzellen entspringend. - d. Mantelinnenseite.

47. *Russula odorata* Romagn. (Sekt. *Tenellae*, Subsekt. *Puellarinae*)

+ *Quercus robur* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche glatt. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeopleren Zellen mit in Sulfovanillin schwarz werdendem Inhalt. Hyphennetz aus geweihartig verzweigten Hyphen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 150)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 4 mm lang. Hauptachse 0,25-0,35 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 0,6 mm lang, 0,2-0,25 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, hell rotbraun, an der Spitze heller. Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 151)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz mit gelatinöser Matrix bedeckt.

Hyphen bzw. Zellen des Netzes gestreckt bis unregelmäßig gebogen, oft geweihartig verzweigt, Zellen mit wenigen seitlichen Auswüchsen, 10-30 x 2-5 µm, teilweise an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3-0,7 µm dick.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, schwach puzzleteilartig ineinandergreifend bis abgerundet angulär, 5-30 x 4-9 µm, Wände farblos, 0,3-1,5 µm dick, im Übergang zu Netz mit gelatinöser Matrix zwischen den Zellen. Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese 0,5-1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeopleren Zellen seltener als in der äußeren Schicht, Wände 0,3 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen netzartig arrangiert, Zellen gestreckt, 10-50 x 2-3,5 µm, palmettiartige Strukturen selten.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 5-20 x 2-6 µm.

Abziehende Hyphen nicht häufig, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend, sich schwarz verfärbend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 690 Bp

Alu I: 460 Bp, 230 Bp

EcoR I: 390 Bp, 300 Bp

Hinf I: 370 Bp, 310 Bp

Taq I: 375 Bp, 255 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Rottal-Inn, Gmd. Eggenfelden, St. Sebastian, Parkplatz des Gymnasiums unter *Quercus robur* L., 48°23'40''N, 12°46'10''O, ca. 420 m N. 28.06.1997, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 405 und Mykorrhiza MLB 405 (in M).

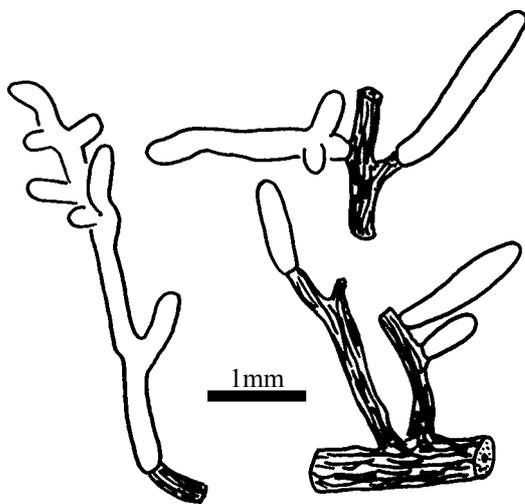


Abb. 150 *Russula odorata*, Habitus der Mykorrhizen.

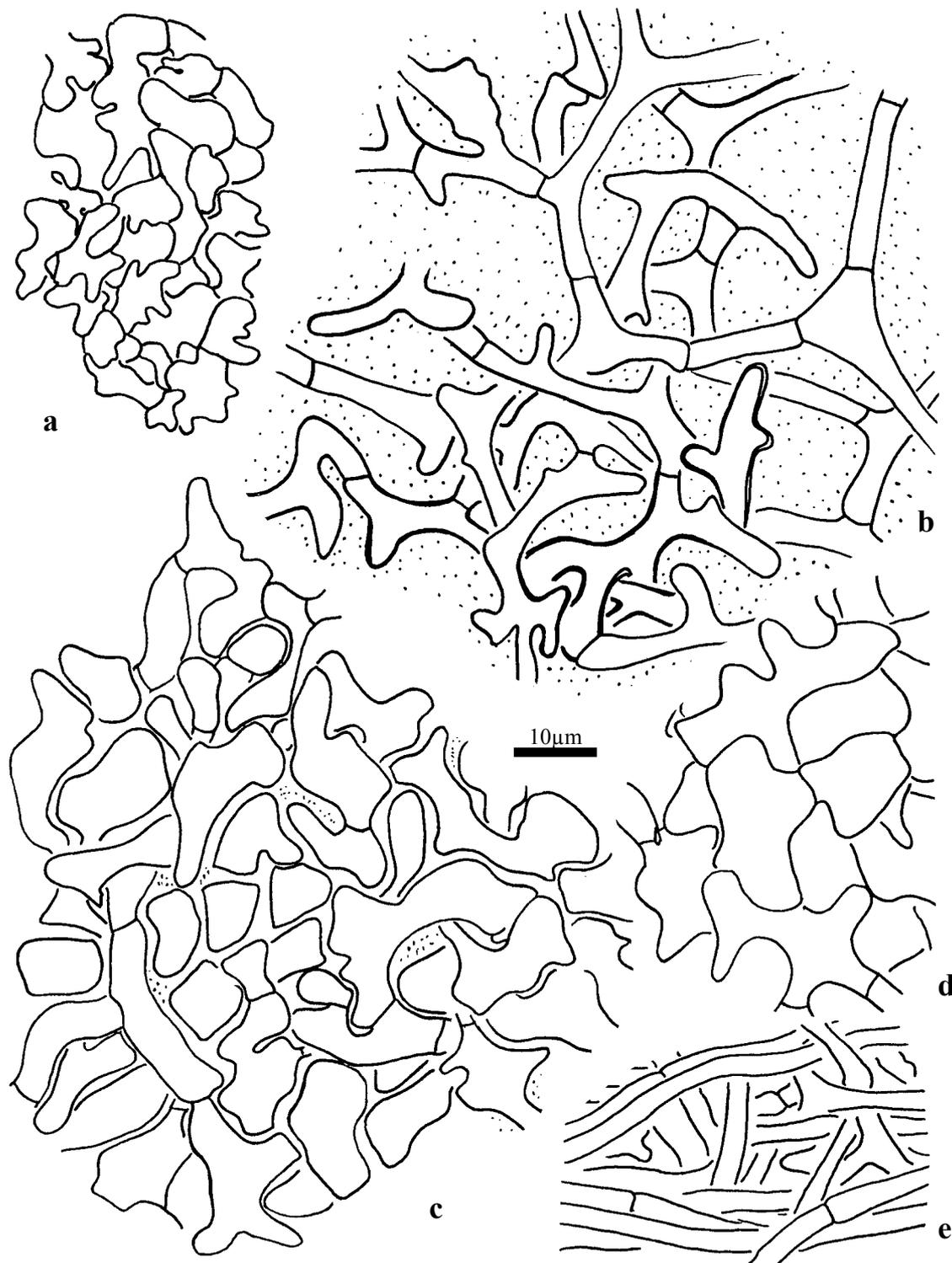


Abb. 151 *Russula odorata*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht an der Spitze. – **b.** Hyphennetz. – **c.** Äußere Mantelschicht. – **d.** Mittlere Mantelschicht. – **e.** Mantelinnenseite

4.2.2.3.2 Subsektion Laricinae Romagn.

48. *Russula nauseosa* (Pers.) Fr. (Sekt. *Tenellae*, Subsekt. *Laricinae*)

+ *Picea abies* (L.) H. Karst.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen monopodial-pinnat verzweigt, orange-braun, Oberfläche glatt bis flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeopleren Zellen mit in Sulfovanillin schwarz werdendem Inhalt. Hyphennetz aus geweihartig verzweigten Hyphen mit verdickten Zellwänden. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 152)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 6,5 mm lang. Hauptachse 0,4-0,6 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 4 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt bis fein flockig, orange-braun, an der Spitze heller, teilweise silbrig durch eingeschlossene Luft.

Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 153, Abb. 154)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz ohne gelatinöse Matrix bedeckt.

Hyphen bzw. Zellen des Netzes gestreckt bis unregelmäßig gebogen, oft geweihartig verzweigt, Zellen mit wenigen seitlichen Auswüchsen, 10-35 x 2-5 µm, Wände 0,3-1(1,5) µm dick.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, schwach puzzleteilartig ineinandergreifend, 10-30 x 4-10 µm, Wände farblos, 0,3-0,5 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese 0,5-1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeopleren Zellen seltener als in der äußeren Schicht, Wände 0,3 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen netzartig arrangiert, Zellen gestreckt, 10-50 x 2-4 µm, palmettartige Strukturen selten.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, stärker ineinander greifend, 5-20 x 2-6 µm.

Abziehende Hyphen nicht häufig, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend, sich blau-schwarz verfärbend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -
KOH: -
Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4
PCR-Produkt: 670 Bp
Alu I: 455 Bp, 215 Bp
EcoR I: 380 Bp, 290 Bp
Hinf I: 360 Bp, 300 Bp
Taq I: 360 Bp, 170 Bp, 80 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Bad Tölz-Wolfratshausen, Gmd. Vorderriß, Oberes Isartal, Ochsenitzer Berg, Südhang, Fichtenschonung, unter *Picea abies*, 47°33'N, 11°24'O, ca. 790 m ü. N.N. 01.10.1997, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 575 und Mykorrhiza MLB 575 (in M).

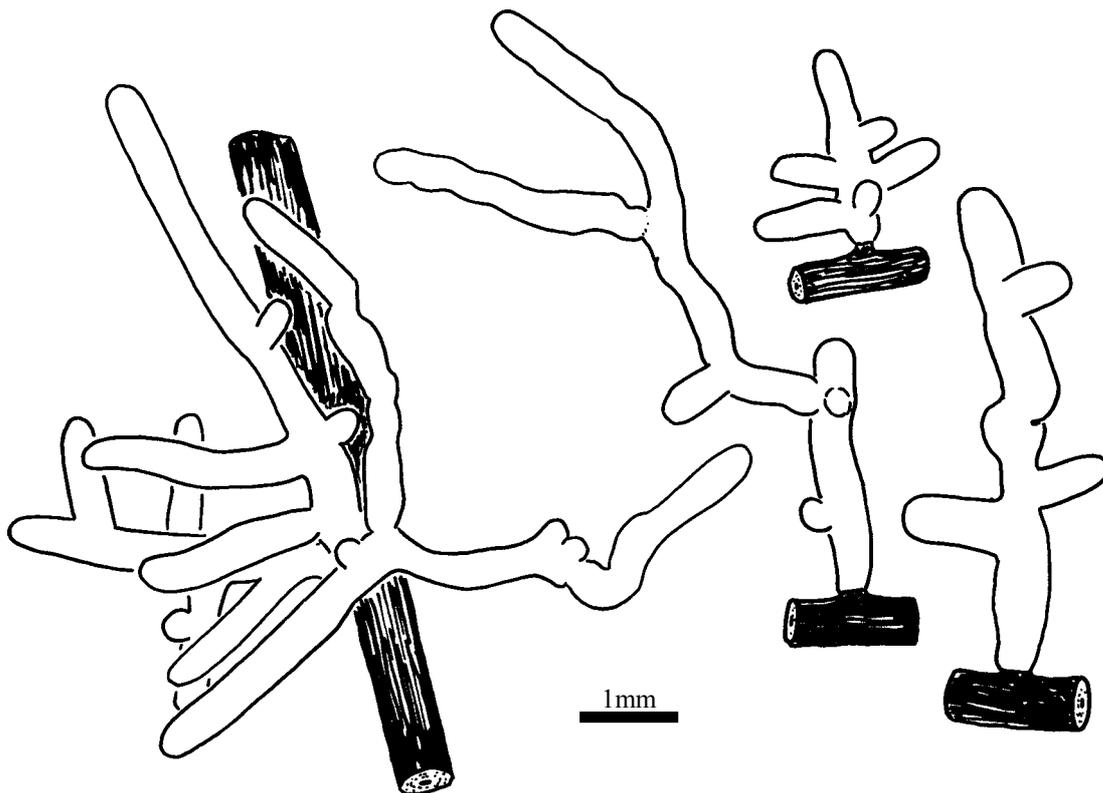


Abb. 152 *Russula nauseosa*, Habitus der Mykorrhizen.

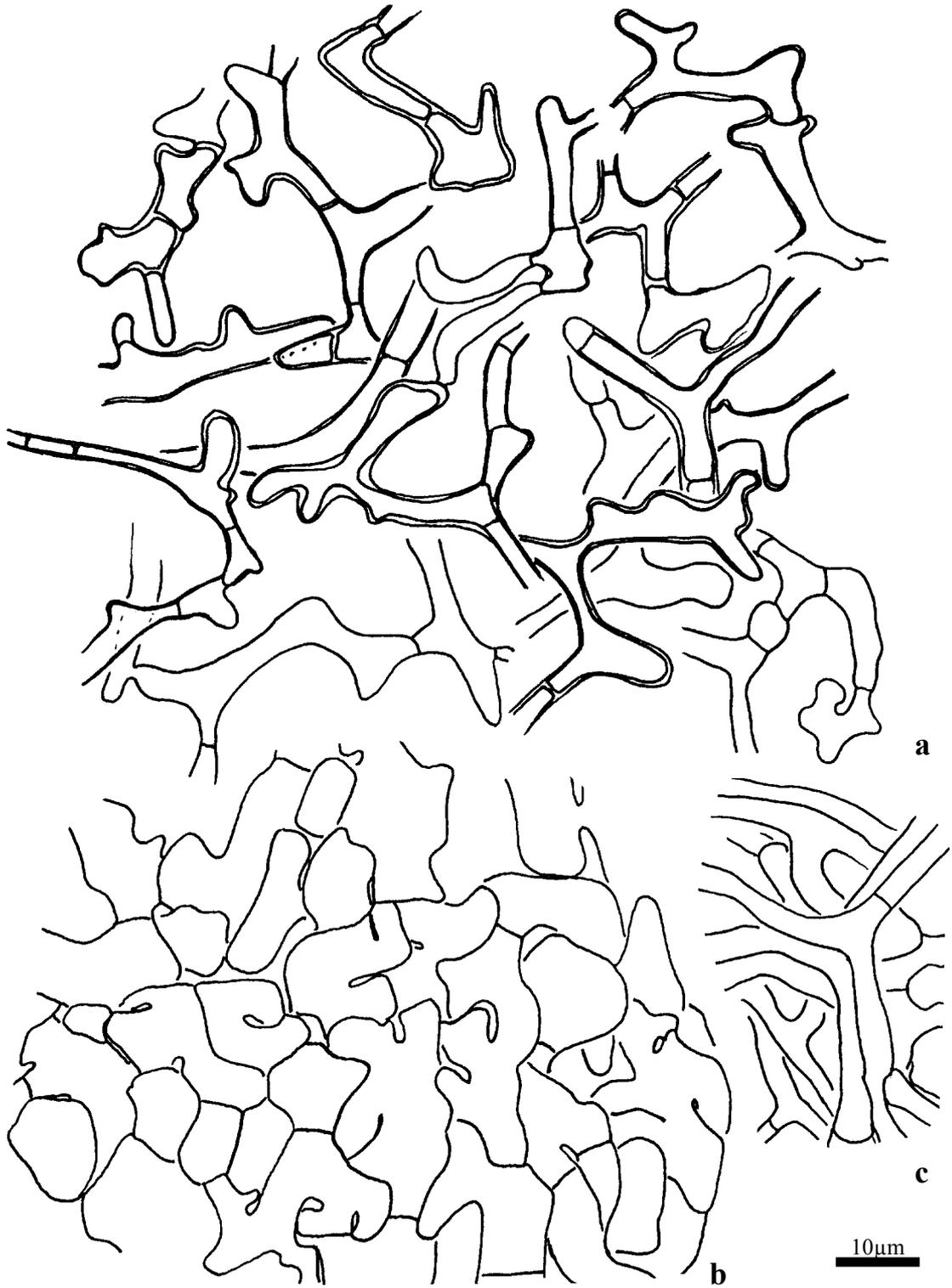


Abb. 153 *Russula nauseosa*, Mantel in Flächenansicht: a. Hyphennetz. – b. Äußere Mantelschicht. – c. Mantelinnenseite.

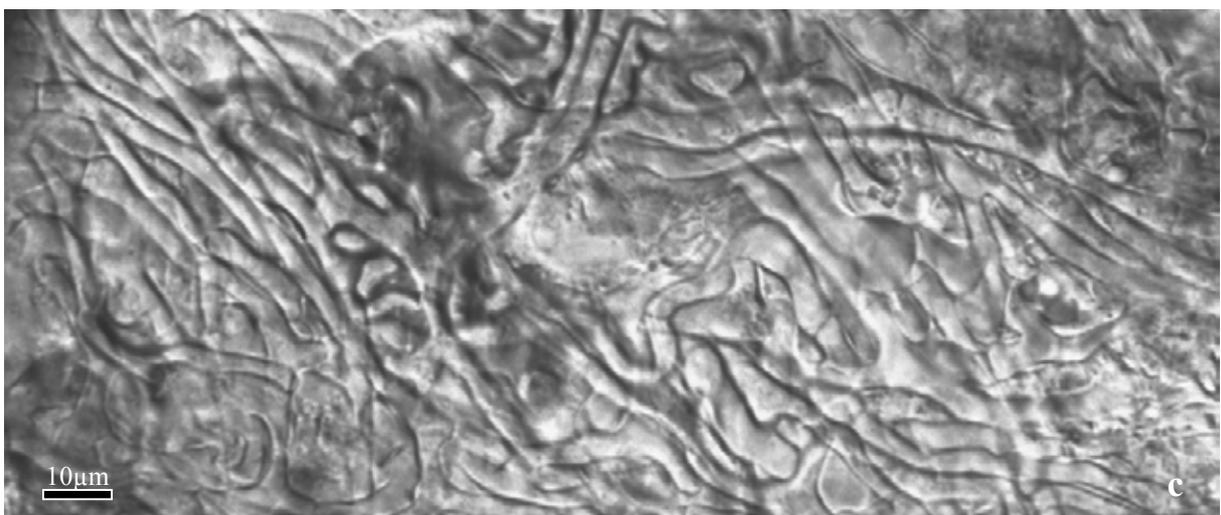
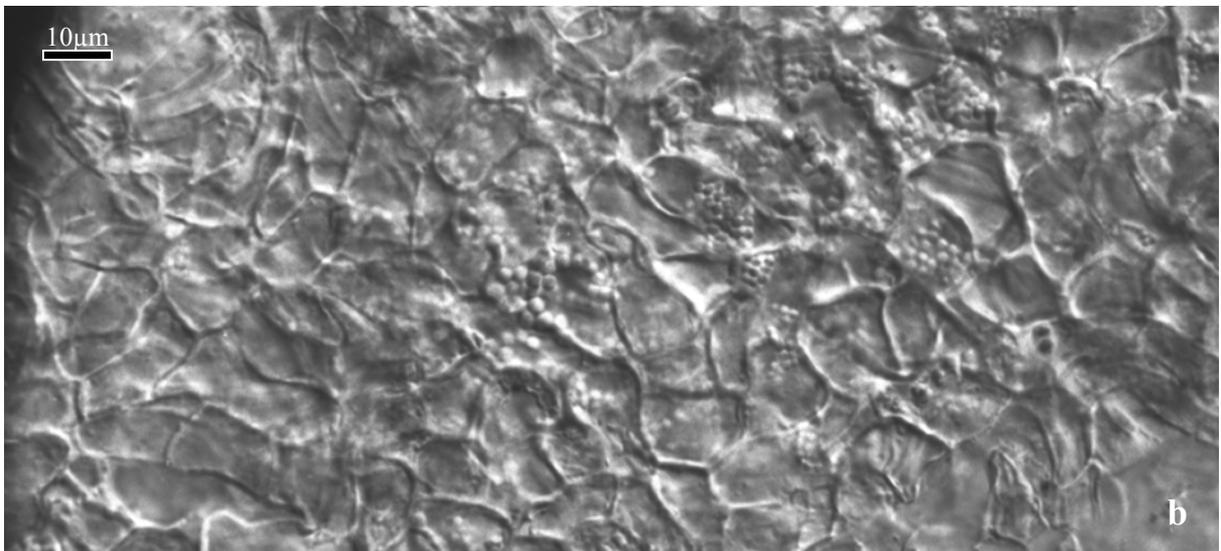
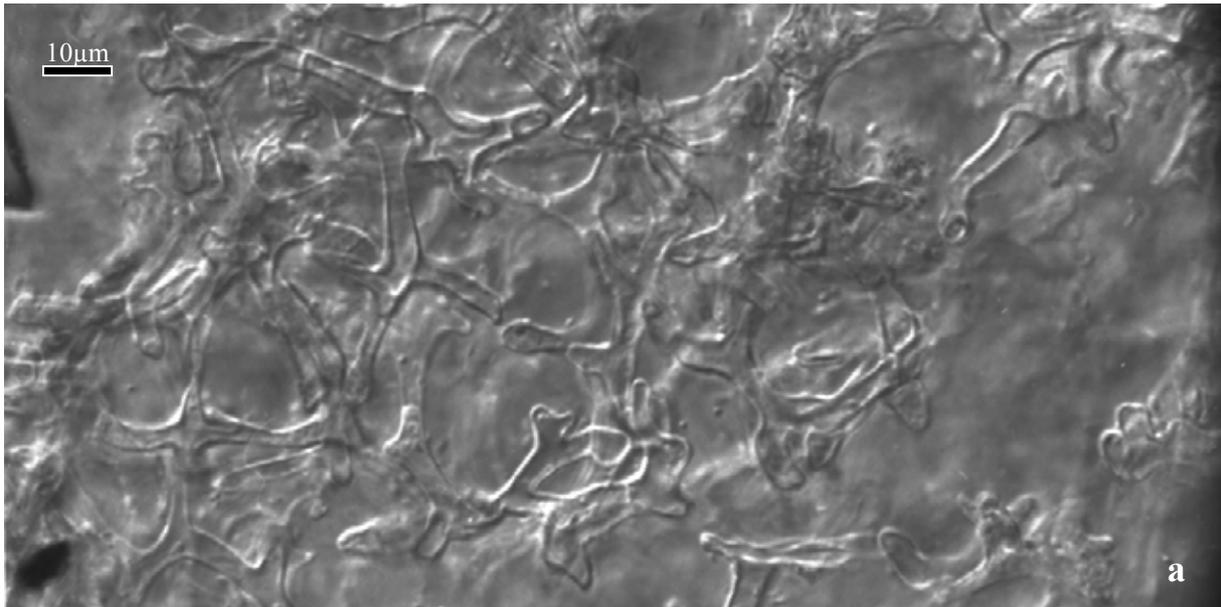


Abb. 154 *Russula nauseosa*, Mantel in Flächenansicht (in Wasser): **a.** Hyphennetz. – **b.** Äußere Mantelschicht, gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen. – **c.** Mantelinnenseite.

4.2.2.4 Sektion *Insidiosinae* Quél.

4.2.2.4.1 Subsektion *Cupreinae* Bon

49. *Russula adulterina* (Fr.) Peck (Sekt. *Insidiosinae*, Subsekt. *Cupreinae*)

+ *Picea abies* (L.) H. Karst.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche glatt. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen mit in Sulfovanillin schwarz-grau werdendem Inhalt. Hyphennetz aus geweihartig verzweigten Hyphen, mit gelatinöser Matrix. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 155)

Mykorrhizensysteme einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 11 mm lang. Hauptachse 0,4-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 4 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, rotbraun, an der Spitze heller. Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 156)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz mit gelatinöser Matrix bedeckt.

Hyphen bzw. Zellen des Netzes gestreckt bis unregelmäßig gebogen, oft geweihartig verzweigt, Zellen mit wenigen seitlichen Auswüchsen, 5-40 x 1,5-3 µm, teilweise an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3 µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, puzzleteilartig ineinandergreifend, 6-30 x 3-8 µm, Wände farblos, 0,3 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese 0,5-1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen netzartig arrangiert, Zellen gestreckt, 10-50 x 3-5 µm, palmettiartigen Strukturen nicht beobachtet.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 6-20 x 2-6 µm, stärker puzzleteilartig ineinandergreifend.

Abziehende Hyphen nicht häufig, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend, sich grau bis schwarz verfärbend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: - . Guaiac: - . KOH: - . Melzers Reagenz: - .

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 700 Bp

Alu I: 440 Bp, 240 Bp

EcoRI: 400 Bp, 300 Bp

Hinf I: 380 Bp, 320 Bp

Taq I: 380 Bp, 100 Bp, 80 Bp, 75 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Italien, Reg. Friuli-Venezia-Guilia, Prov. Udine, Passo del Pura, zwischen Ampezzo und Sauris, unter *Picea abies*, 46°25'N, 22°45'O, ca. 1050 m ü. N.N. 01.08.1997, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 462, Mykorrhiza MLB 462 (in M).

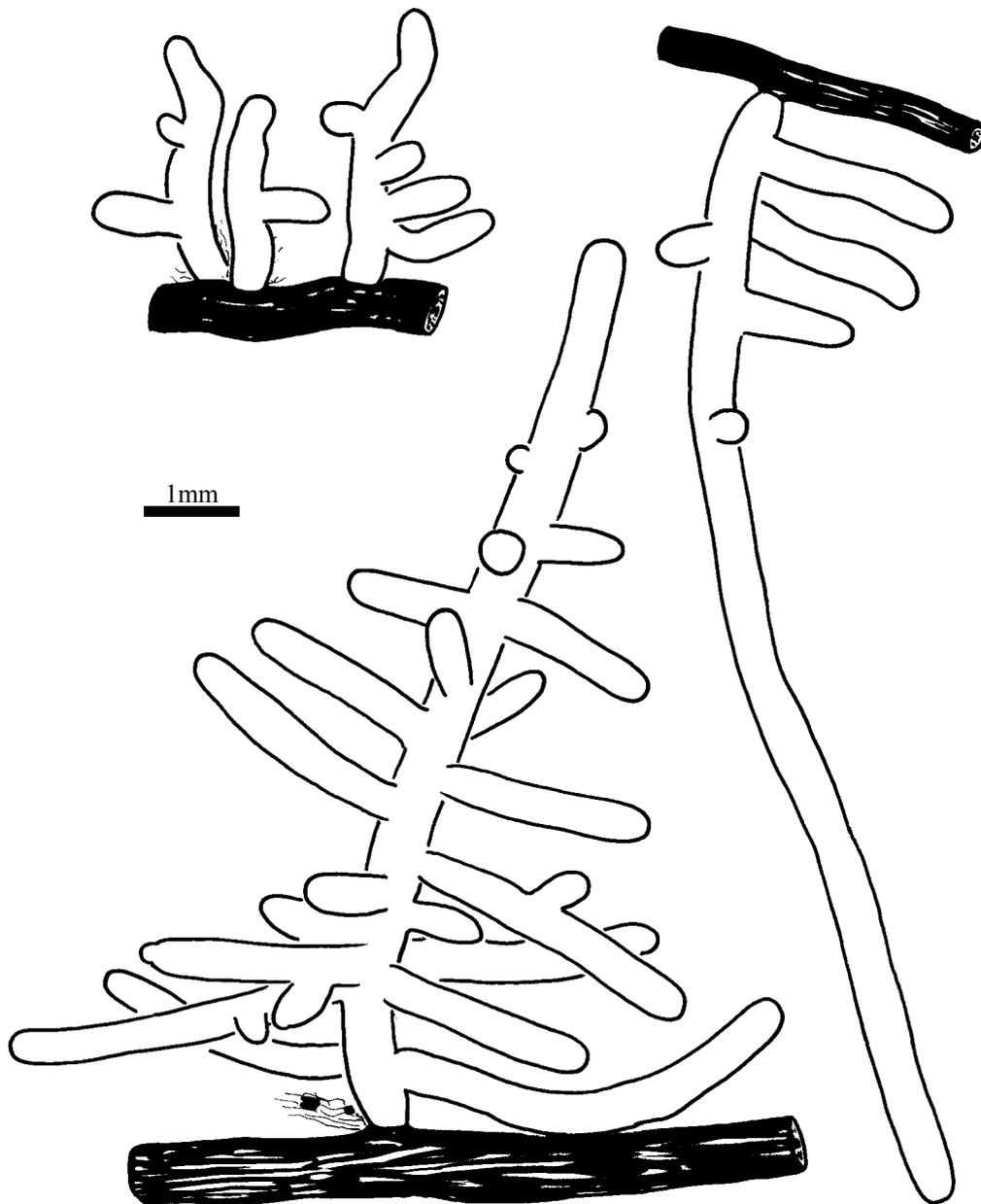


Abb. 155 *Russula adulterina*, Habitus der Mykorrhizen.

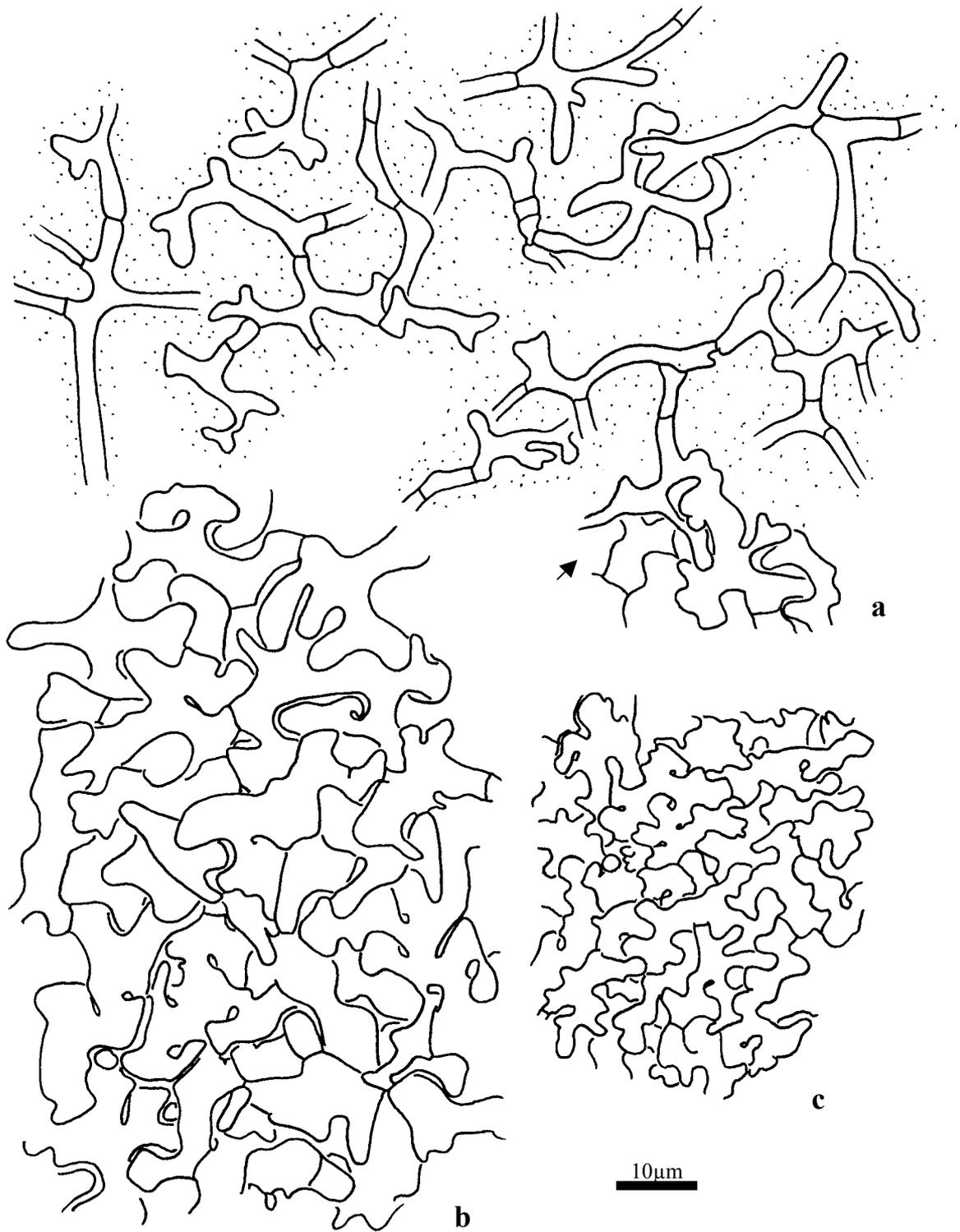


Abb. 156 *Russula adulterina*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz mit Übergang zur äußeren Mantelschicht (Pfeil). – **b.** Äußere Mantelschicht. – **c.** Äußere Mantelschicht an der Spitze.

4.2.2.5 Sektion *Viridantes* Melzer & Zvára

4.2.2.5.1 Subsektion *Viridantinae* Melzer & Zvára

50. *Russula xerampelina* Schaeff. : Fr. (Sekt. *Viridantes*, Subsekt. *Viridantinae*)

+ *Pinus sylvestris* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig dichotom verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche glatt bis flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen mit in Sulfovanillin grau bis schwarz werdendem Inhalt. Hyphennetz aus verzweigten Hyphen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 157)

Mykorrhizensysteme ein- bis mehrfach dichotom verzweigt, bis 4 mm lang. Hauptachse 0,4-0,6 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 2 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, orange, bisweilen mit weißlichen Flöckchen besetzt, an der Spitze heller, teilweise von abziehenden Hyphen und anhaftenden Bodenpartikeln umgeben. Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 158)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz bedeckt, ohne gelatinöse Matrix.

Hyphen des Netzes oft verzweigt, Zellen gestreckt bis unregelmäßig geweihartig verzweigt, 7-45 x 2-5 µm, teilweise an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3(0,5) µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, stark verzweigt und puzzleteilartig ineinandergreifend, 15-30 µm x 3-9 µm, Wände farblos, 0,3-1 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht, Wände 0,3 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen netzartig arrangiert, Zellen gestreckt, 6-40 x 2-6 µm, palmettiartige Strukturen selten, Wände 0,3 µm.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 5-20 x 2-6 µm, stärker puzzleteilartig ineinandergreifend, Wände 0,3 µm.

Abziehende Hyphen nicht häufig, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und grau bis schwarz werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -
Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4
PCR-Produkt: 710 Bp
Alu I: 470 Bp, 240 Bp
EcoR I: 410 Bp, 290 Bp
Hinf I: 400 Bp, 300 Bp
Taq I: 270 Bp, 170 Bp, 125 Bp, 80 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Kelheim, Gmd. Siegenburg, Daßfeld, Dürnbucher Forst, Kiefernforst auf Sand, unter *Pinus sylvestris* L., 48°45'30''N, 11°5'00''O, ca. 380 m ü. N.N. 27.10.1996, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 331 und Mykorrhiza MLB 331 (in M).

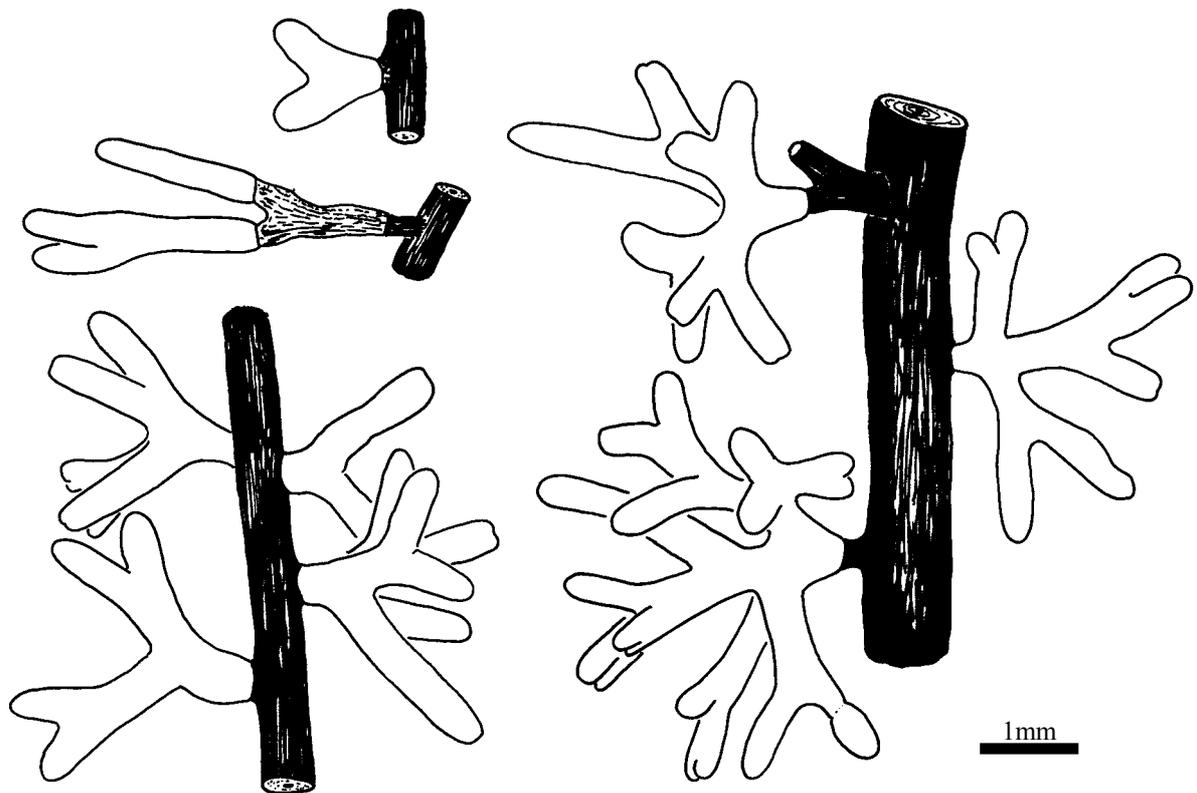


Abb. 157 *Russula xerampelina*, Habitus der Mykorrhizen

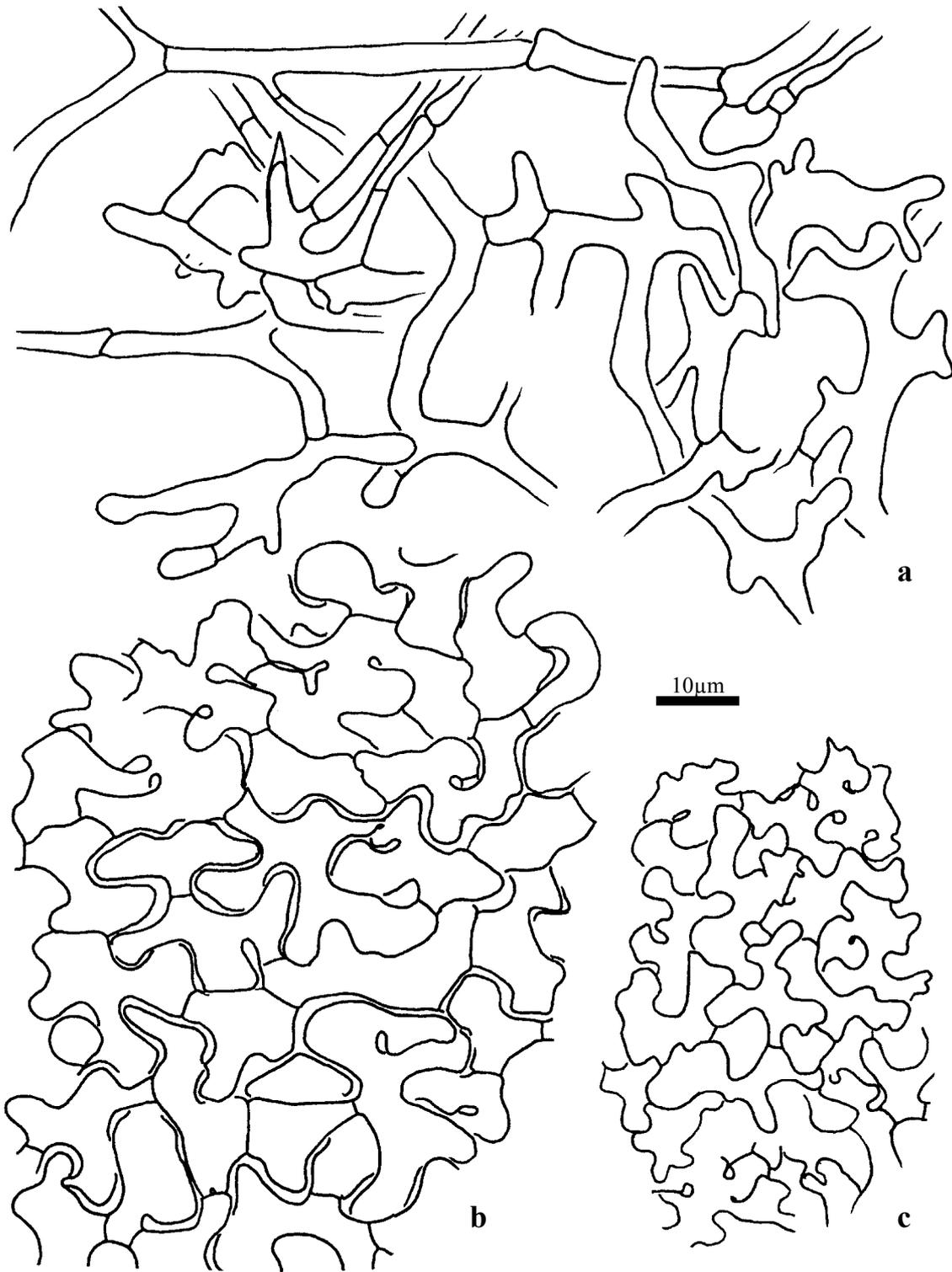


Abb. 158 *Russula xerampelina*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz. – **b.** Äußere Mantelschicht. – **c.** Äußere Mantelschicht an der Spitze.

51. *Russula pascua* (Moell. et Schff.) Kuehn. (Sekt. *Viridantes*, Subsekt. *Viridanti-nae*)

+ *Salix herbacea* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen meistens einfach monopodial-pinnat verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche körnig bis flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit stark verzweigten, irregulär geformten und puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen mit in Sulfovanillin schwarz-braun werdendem Inhalt. Hyphennetz aus geweihartig verzweigten Hyphen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 159)

Mykorrhizensysteme: einfach, selten monopodial-pinnat verzweigt, bis 4 mm lang. Hauptachse 0,2-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 0,5 mm lang, 0,15-0,2 mm im Durchmesser. Oberfläche körnig bis flockig, rosa bis hell rotbraun, an der Spitze heller. Rhizomorphen nicht beobachtet.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 160)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz bedeckt, größten teils ohne deutliche gelatinöse Matrix, in kleinen Bereichen gelatinöse Substanzen an den Hyphen.

Hyphen des Netzes stark verzweigt, Zellen unregelmäßig geweihartig verzweigt, 7-50 x 1,5-5 µm, teilweise an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3 µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, stark verzweigt und puzzleteilartig ineinandergreifend, 15-40 µm x 3-9 µm, Wände farblos, 0,3-1 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht, Wände 0,3 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen irregulär bis gestreckt, 5-40 x 2-3 µm, mit vielen palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 5-30 x 1-3 µm, stärker puzzleteilartig ineinandergreifend.

Abziehende Hyphen 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt (Abb. 161, Abb. 162)

Mantel 15-30 µm dick, an der Spitze bis 15 µm, undeutlich zweischichtig, außen wenige Lagen lockerer Hyphen, innen Zellen dicht, Zellen tangential 2-10 µm, radial 2-5 µm. Reste von Kalyptrazellen bis ca. 1 x 20 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen unregelmäßig schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 5-20 µm, schräg-radial 20-40 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, reicht teilweise nur bis zur Hälfte der Rindenzellen, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und schwarz-braun werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 710 Bp

Alu I: 470 Bp, 240

EcoR I: 410 Bp, 290 Bp

Hinf I: 300 Bp, 220 Bp, 170 Bp,

Taq I: 400 Bp, 170 Bp, 80 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Österreich, Kärnten, Bez. Spital an der Drau, Großglockner Hochalpenstraße, südl. des Hochtors, an *Salix herbacea* L., in alpinem Rasen, 47°04'N, 12°50'O, ca. 2500 m ü. N.N., S-Hang, 20.09.1997, leg. L. Beenken & Ch. Hahn, det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 533 und Mykorrhiza MLB 533(in M).

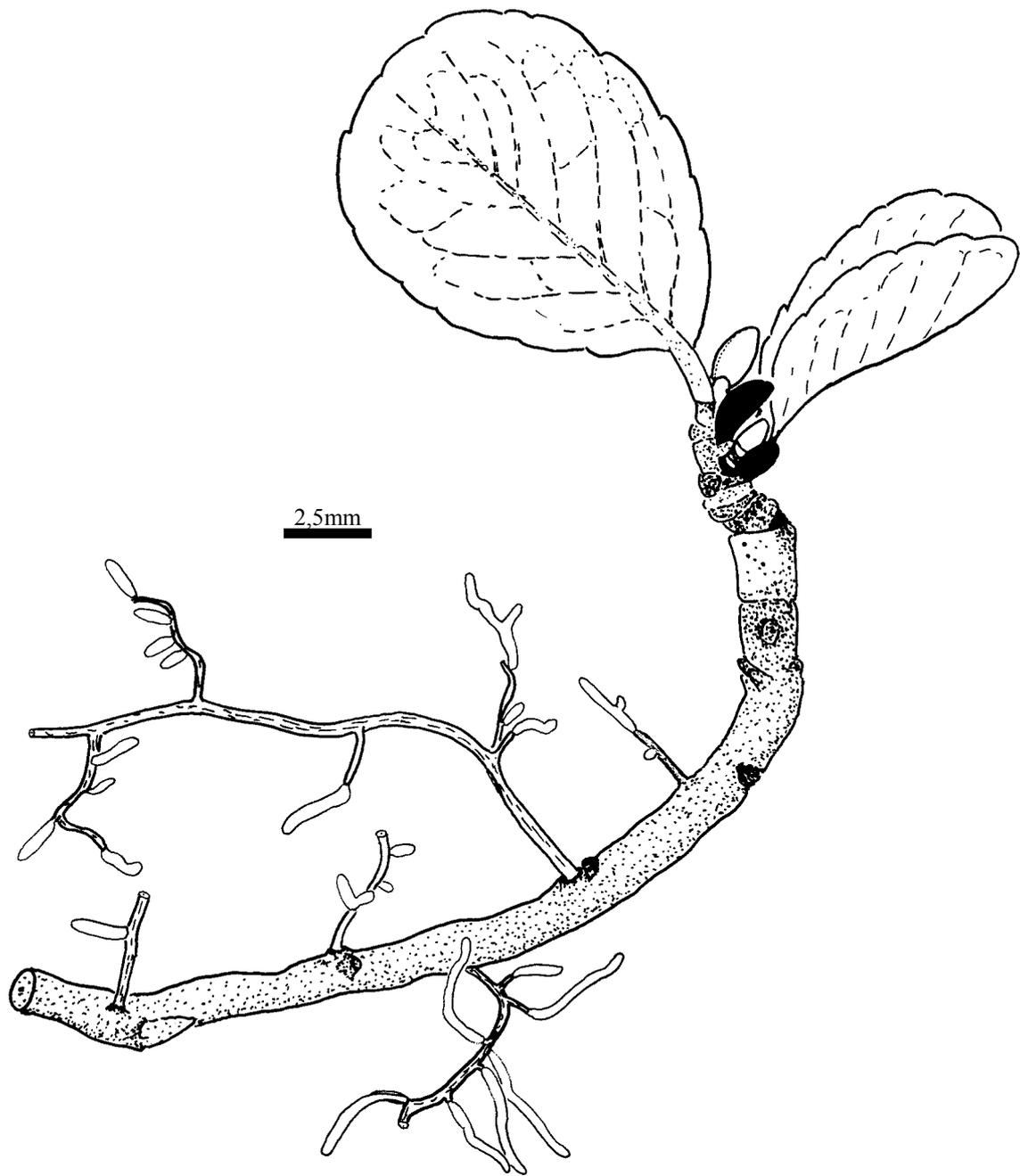


Abb. 159 *Russula pascua*, *Salix herbacea* Pflanze mit mykorrhizierten Wurzeln.

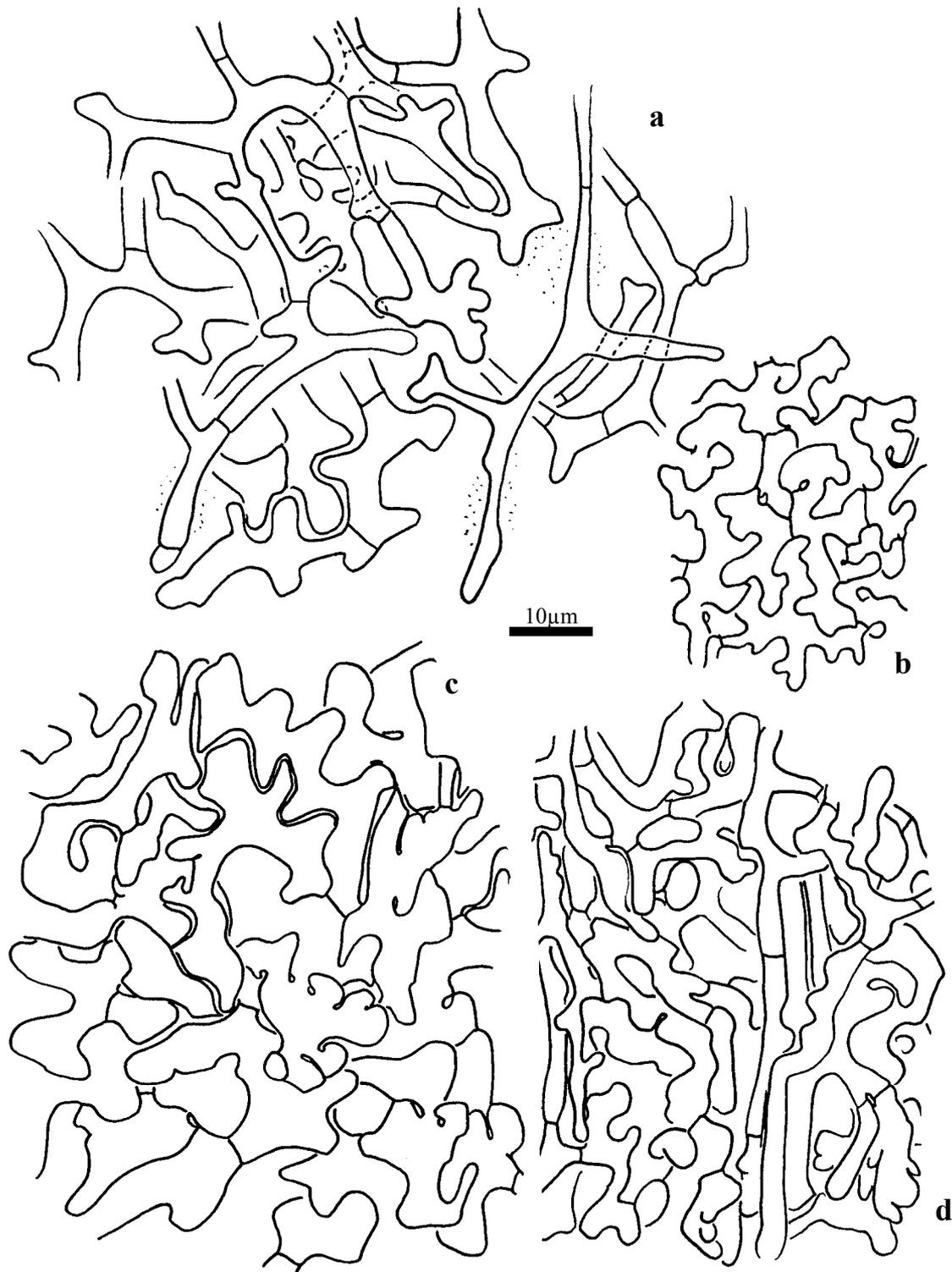


Abb. 160 *Russula pascua*, Mantel in Flächenansicht: a. Hyphennetz. – b. Äußere Mantelschicht. – c. Äußere Mantelschicht an der Spitze. – d. Mantelinnenseite.

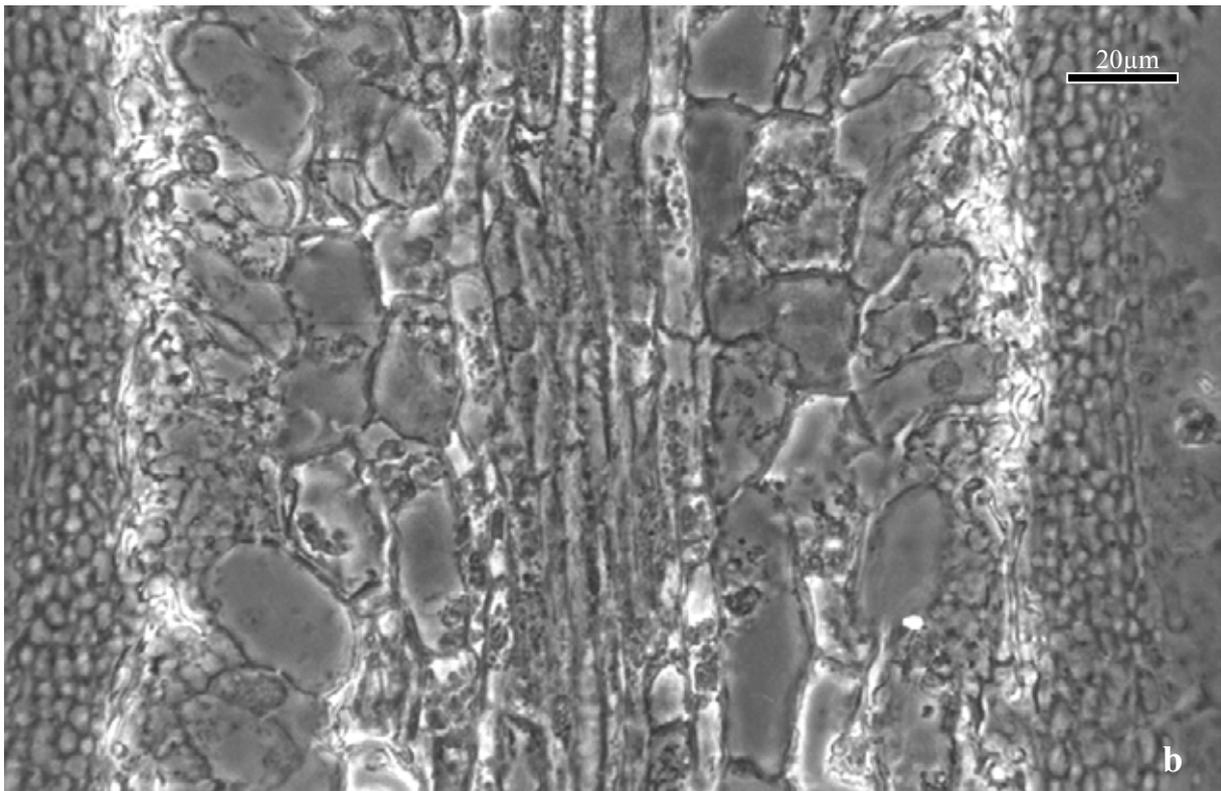
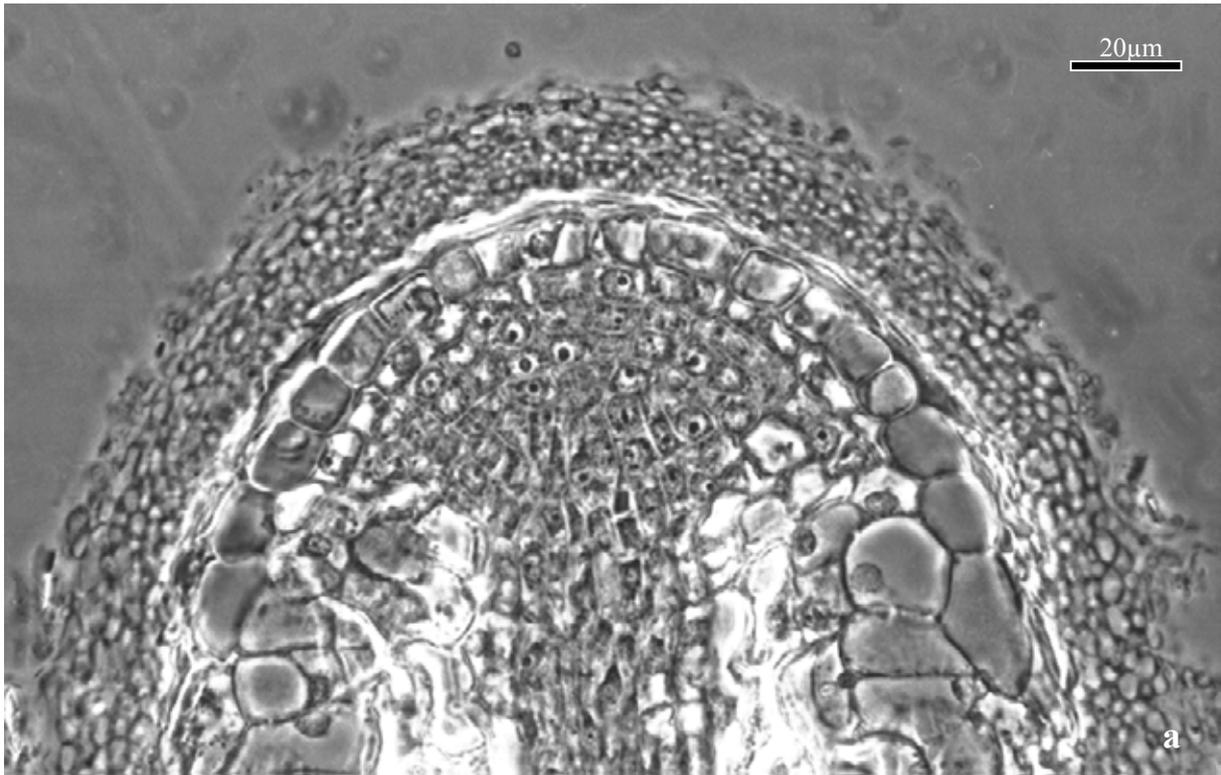


Abb. 161 *Russula pascua*, Historesin-Längsschnitte durch die Mykorrhiza: **a.** Spitze. – **b.** Mitte, Hartigsches Netz im Schnitt und Flächenansicht.

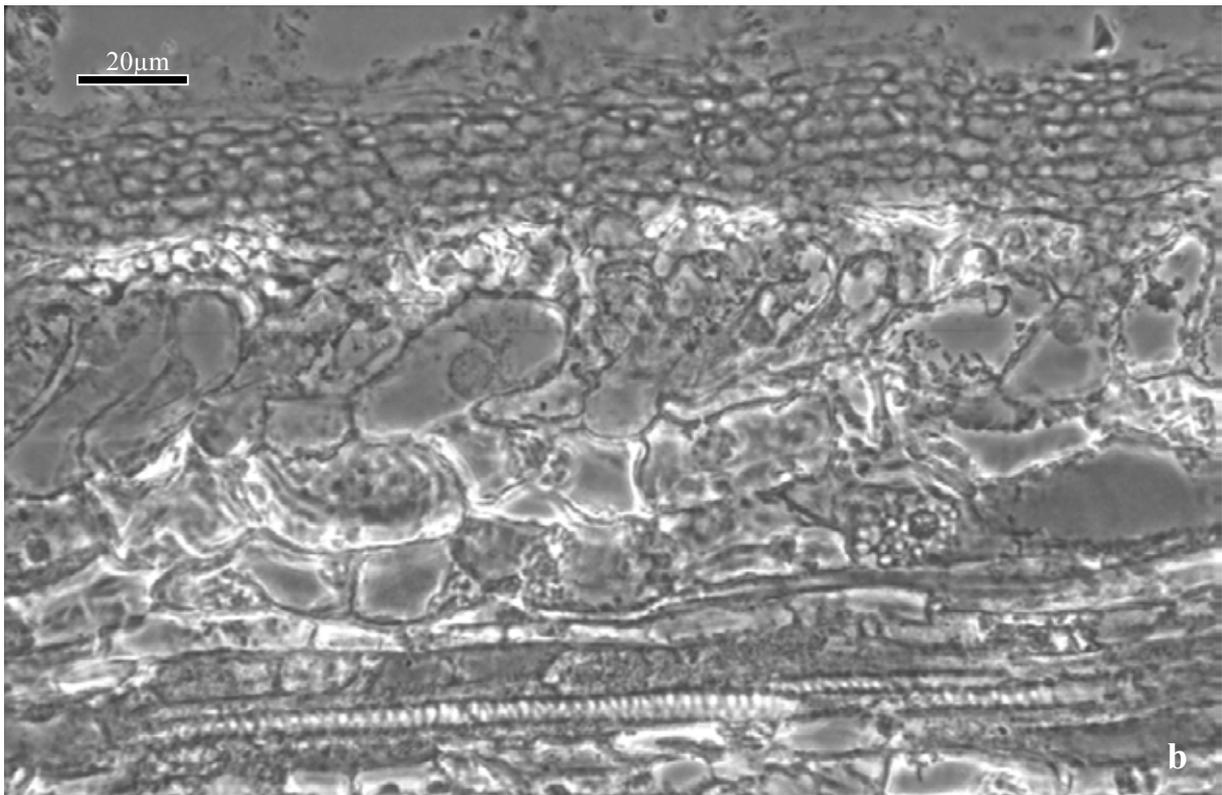
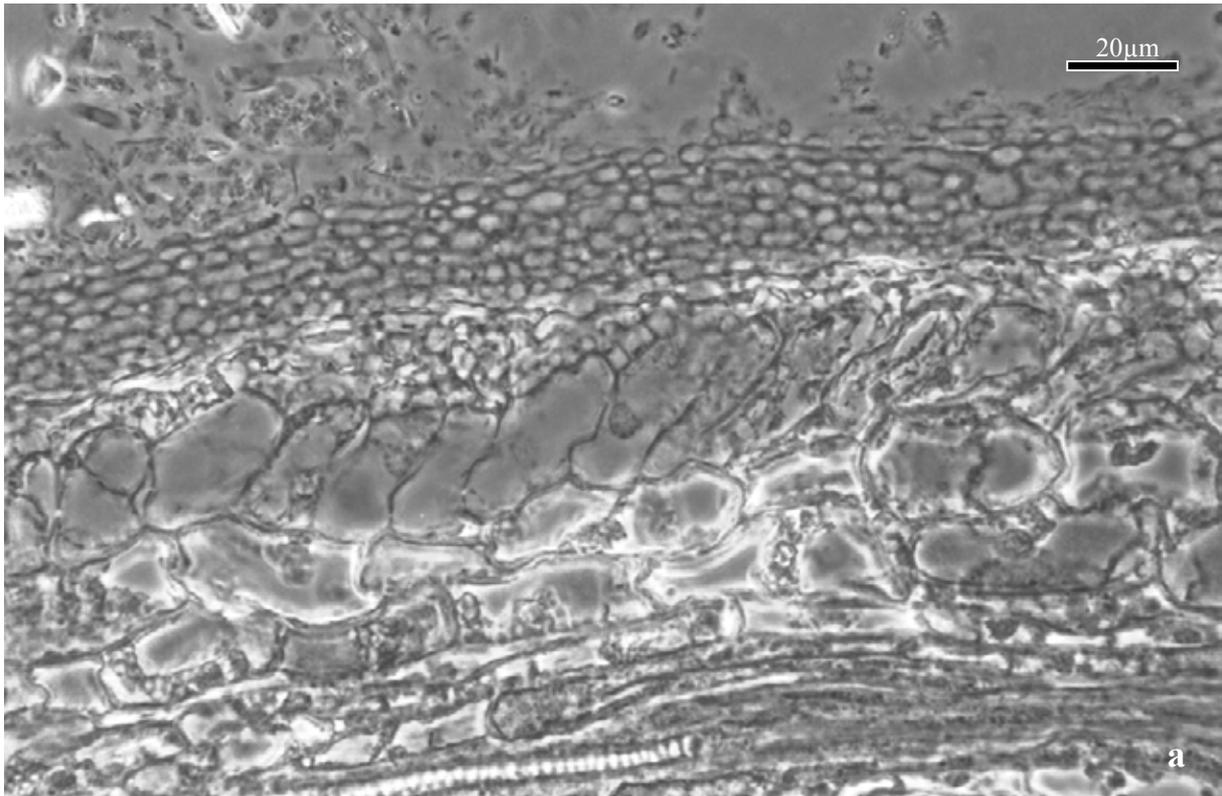


Abb. 162 *Russula pascua*, Historesin-Längsschnitte durch die Mykorrhiza: **a.–b.** Flanken, Hartigsches Netz im Schnitt und Flächenansicht.

4.2.2.6 Sektion *Alutaceae* Maire

4.2.2.6.1 Subsektion *Olivaceinae* Singer

52. *Russula olivacea* (Schaeff.) Pers. (Sekt. *Alutaceae*, Subsekt. *Olivaceinae*)

+ *Fagus sylvatica* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche glatt bis wollig, stark mit Bodenpartikeln besetzt. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit sehr kleinen, stark verzweigten, irregulär geformten und puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen sehr selten, mit in Sulfovanillin braun werdendem Inhalt aus Tröpfchen. Hyphennetz aus geweihartig verzweigten Hyphen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 163)

Mykorrhizensysteme: Einfach bis unregelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, bis 5 mm lang. Hauptachse 0,2-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 3 mm lang, 0,2-0,35 mm im Durchmesser. Oberfläche wollig, hell rotbraun, an der Spitze heller, teilweise silbrig durch eingeschlossene Luft, oft stark von anhaftenden Bodenpartikeln und abziehenden Hyphen umgeben.

Rhizomorphen nicht beobachtet.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 164)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem dichtem Hyphennetz, bedeckt, größten teils ohne deutliche gelatinöse Matrix, in kleinen Bereichen gelatinöse Substanzen mit anhaftenden Bodenpartikeln zwischen den Hyphen.

Hyphen des Netzes stark verzweigt, stellenweise ein Ringmuster bildend, Zellen unregelmäßig geweihartig verzweigt, 10-40 x 1,5-5 µm, teilweise an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3 µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, stark verzweigt und puzzleteilartig ineinandergreifend, 12-25 µm lang, 2-5 µm breit, Wände farblos, 0,3 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin. Gloeoplere Zellen fehlend oder sehr selten, Inhalt mit Tröpfchen, diese ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 5-45 x 1,5-3 µm, mit wenigen palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 5-15 x 1,5-3 µm, puzzleteilartig ineinandergreifend.

Abziehende Hyphen häufig, dem Netz entspringend, 2-3 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5(0,7) µm, Anastomosen ohne Septen, selten mit intrahyphalen Hyphen.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeoplere Zellen zusammenfließend und braun werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeoplere Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 980 Bp

Alu I: 420 Bp, 330 Bp, 230 Bp

EcoR I: 570 Bp, 420 Bp

Hinf I: 240 Bp, 220 Bp, 195 Bp, 175 Bp, 140 Bp

Taq I: 530 Bp, 300 Bp, 100 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Starnberg, Gmd. Leutstetten, Einbettl, Sonnenberg, Buchenwald, 48°01'30''N, 11°23'00''O, ca. 600 m ü. N.N. 23.07.1998,
leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 927 und Mykorrhiza MLB 927 (in M).

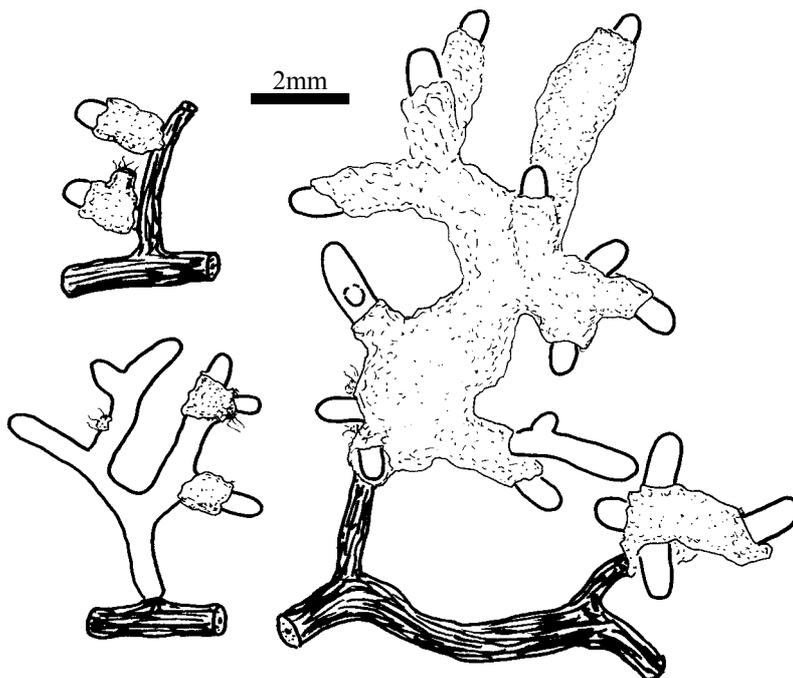


Abb. 163 *Russula olivacea*, Habitus der Mykorrhizen

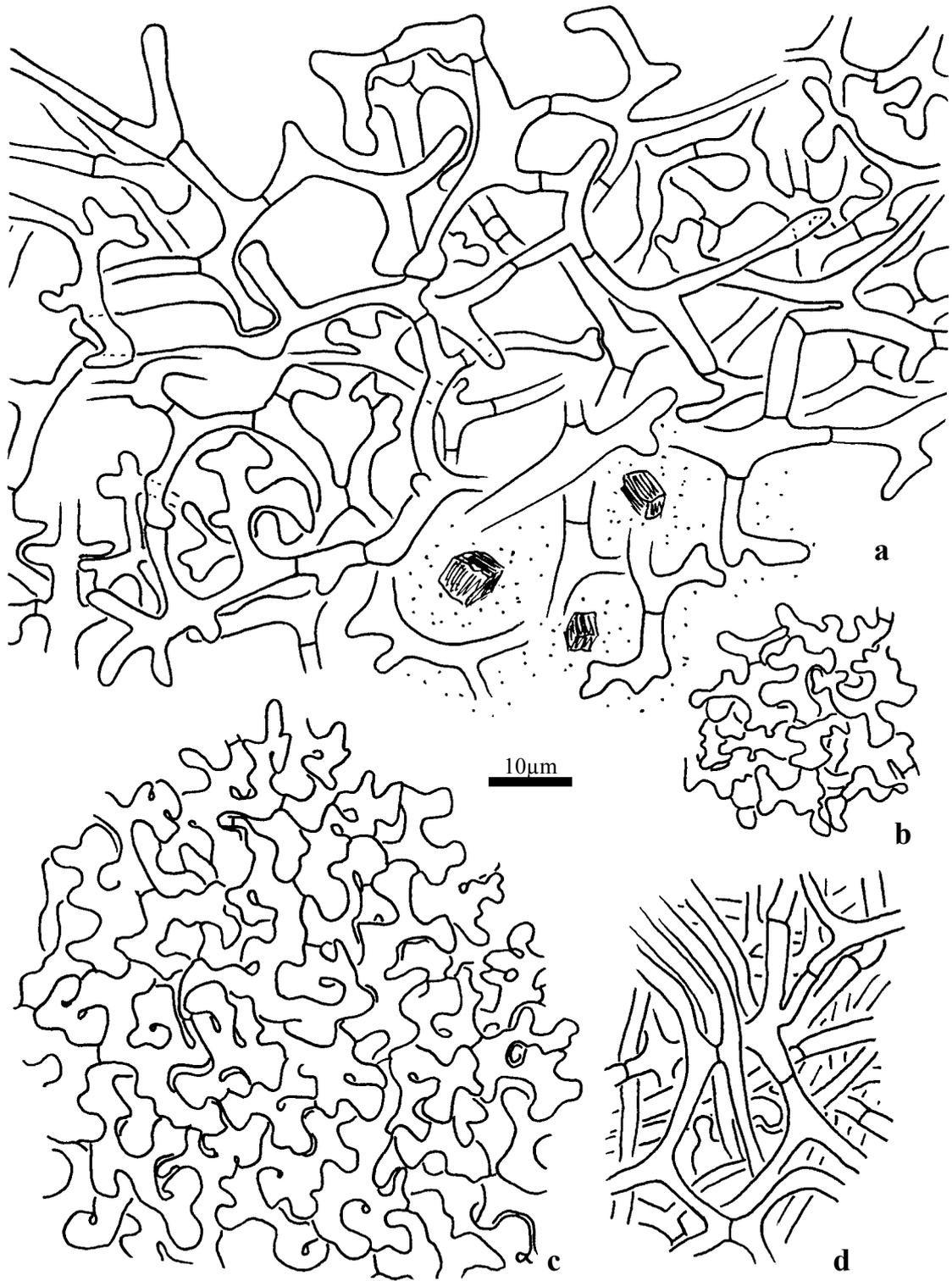


Abb. 164 *Russula olivacea*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz. – **b.** Äußere Mantelschicht an der Spitze. – **c.** Äußere Mantelschicht. – **d.** Mantelinnenseite.

4.2.2.7 Sektion *Integrinae* Maire

4.2.2.7.1 Subsektion *Paludosinae* Jul. Schäff.

53. *Russula paludosa* Britz. (Sekt. *Integrinae*, Subsekt. *Paludosinae*)

+ *Pinus sylvestris* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig dichotom verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche glatt bis flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, abgerundeten, wenig ineinandergreifenden, dickwandigen Zellen, gloeopleren Zellen mit in Sulfovanillin braun werdendem Inhalt. Hyphennetz aus verzweigten Hyphen in gelatinöser Matrix. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 165)

Mykorrhizensysteme ein- bis mehrfach dichotom verzweigt, bis 5 mm lang. Hauptachse 0,4-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 2,5 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, orange, mit weißlichen Flöckchen besetzt, an der Spitze heller, teilweise von abziehenden Hyphen und anhaftenden Bodenpartikeln umgeben. Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 166, Abb. 167, Abb. 168)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz mit gelatinöser Matrix bedeckt.

Hyphen bzw. Zellen des Netzes gestreckt, stark verzweigt, Zellen mit wenigen seitlichen Auswüchsen, Endzellen teilweise baumartig verzweigt, 7-40 x 3-6 µm, teilweise an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3 µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, zum Teil fast angulär, 10-35 x 5-13 µm, Wände farblos bis gelb, 0,5-2,5 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese 0,5-1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen irregulär geformt, 6-30 x 5-10 µm, gloeopleren Zellen seltener als in äußeren Schicht, Wände 0,3 µm dünn.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen netzartig arrangiert, Zellen gestreckt, 7-45 x 3-7 µm, palmettiartige Strukturen selten, Wände 0,3 µm.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 7-25 x 2,5-8 µm, stark puzzleteilartig ineinandergreifend, Wände 0,3 µm.

Abziehende Hyphen nicht häufig, 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und braun werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -
Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1F + ITS 4B

PCR-Produkt: 940 Bp

Alu I: 520 Bp, 390 Bp, 300 Bp, 95 Bp, 60 Bp

EcoR I: 550 Bp, 330 Bp

Hinf I: 420 Bp, 350 Bp, 120 Bp

Taq I: 550 Bp, 220 Bp, 80 Bp, 65 Bp, 50 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Kelheim, Gmd. Siegenburg, Daßfeld, Dürnbucher Forst, Kiefernforst auf Sand, unter *Pinus sylvestris* L., 48°45'30''N, 11°5'00''O, ca. 380 m ü. N.N. 21.07.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 920 und Mykorrhiza MLB 920 (in M).

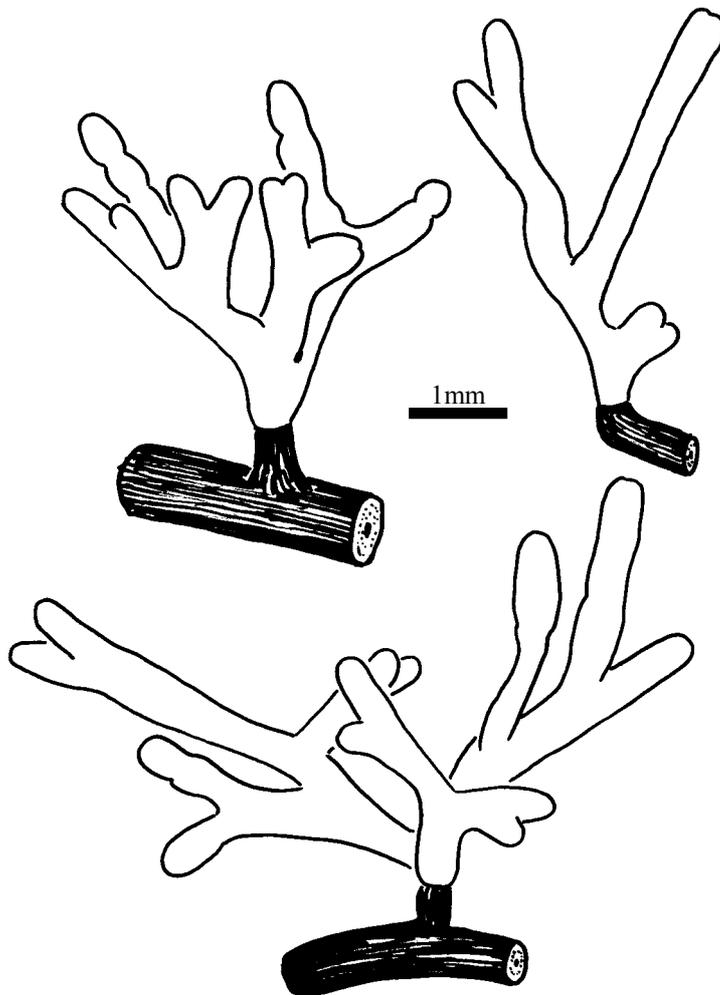


Abb. 165 *Russula paludosa*, Habitus der Mykorrhizen

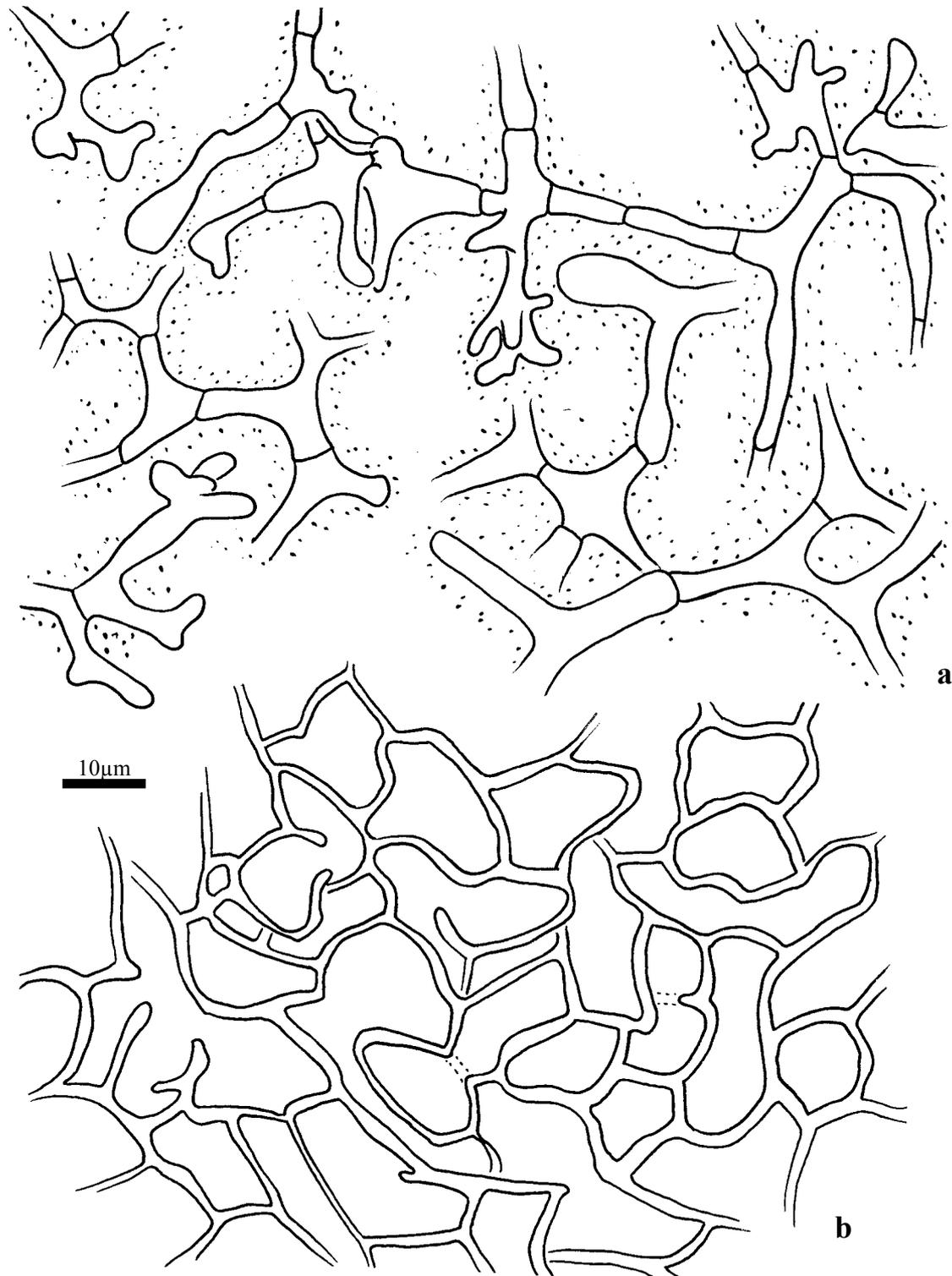


Abb. 166 *Russula paludosa*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz. – **b.** Äußere Mantelschicht.

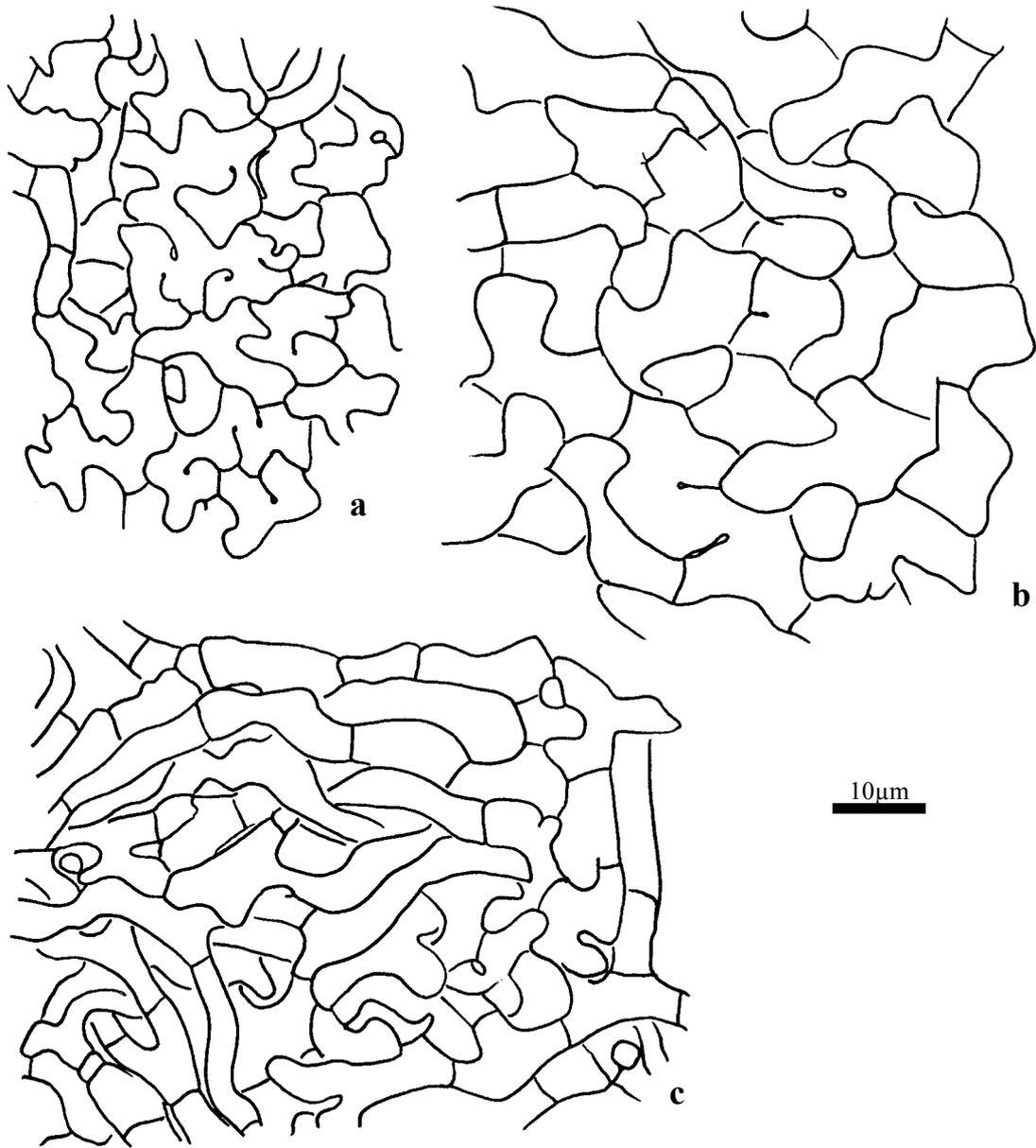


Abb. 167 *Russula paludosa*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht an der Spitze. – **b.** Mittlere Mantelschicht. - **c.** Mantelinnenseite.

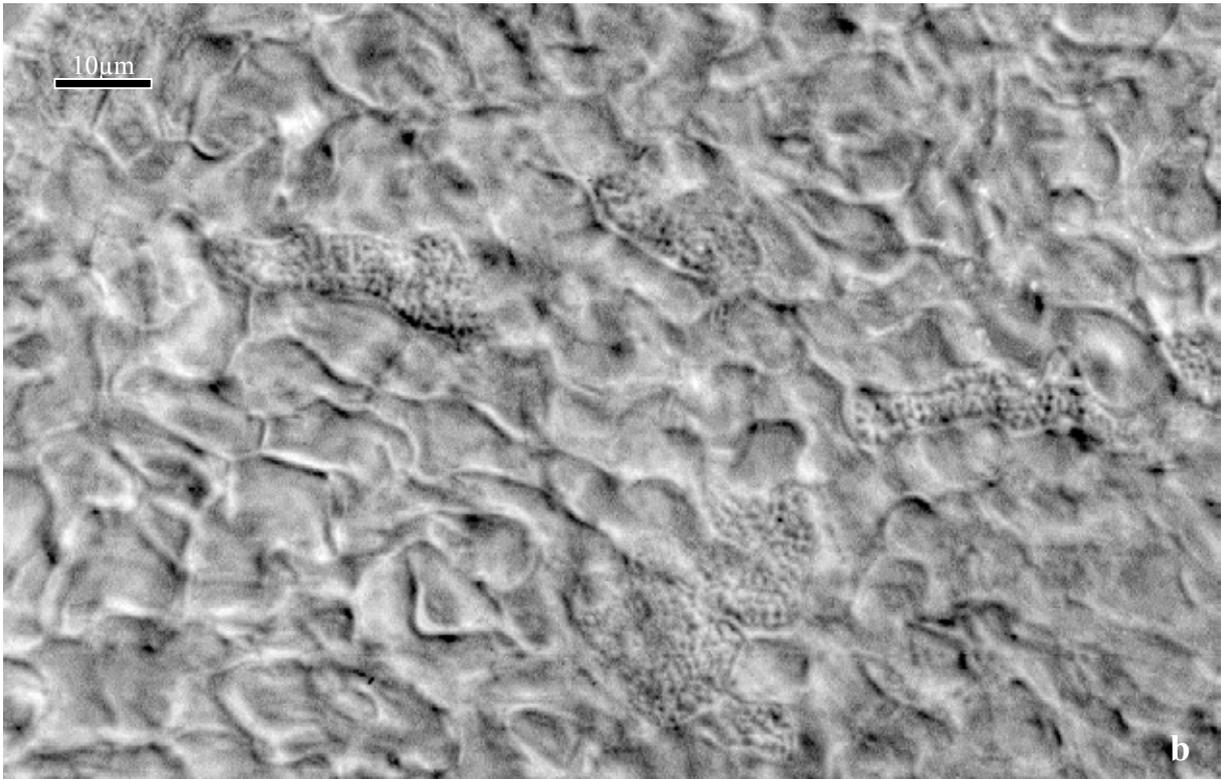


Abb. 168 *Russula paludosa* Mantels in Flächenansicht (in Wasser) **a.** Äußere Mantelschicht, gloeoplere Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen. – **b.** Mittlere Mantelschicht nahe der äußeren, gloeoplere Zellen mit Tröpfchen

4.2.2.7.2 Subsektion Integroidinae Romagn.

54. *Russula claroflava* Grove (Sekt. *Integrinae*, Subsekt. *Integroidinae*)

+ *Betula pubescens* Ehrh.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hell orange-braun, Oberfläche körnig bis flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, wenig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen mit in Sulfovanillin schwarz werdendem Inhalt. Hyphennetz aus gestreckten Zellen ohne gelatinöse Matrix. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht wattig, aus locker arrangierten Hyphen, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit geraden Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 172c)

Mykorrhizensysteme: Mehrere oft zu kugelförmigen Knäueln angeordnet, einzelne einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 10 mm lang. Hauptachse 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 8 mm lang, 0,25-0,35 mm im Durchmesser. Oberfläche körnig bis filzig, hell orange-braun, an der Spitze heller, teilweise silbrig durch eingeschlossene Luft, partiell von abziehenden Hyphen und anhaftenden Bodenpartikeln umgeben.

Rhizomorphen sehr selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, wenig verzweigt, bis 20 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,2 mm hoch und 0,5 mm breit, über die Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche stark wattig, gelb bis orange-braun, umgeben von abziehenden Hyphen.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 169, Abb. 170, Abb. 171, Abb. 172a-b)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz ohne gelatinöse Matrix bedeckt.

Hyphen des Netzes fast ringartig angeordnet, stark verzweigt, Zellen meistens zylindrisch bis spindelförmig, daneben irregulär geformte mit kurzen Auswüchsen, 5-50(70) x 3-10 µm, oft an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3 µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, 10-35 x 5-15 µm, Wände farblos, 0,3(1,5) µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen irregulär geformt oder gestreckt, 5-40 x 1,5-5 µm, mit palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 5-15 x 2-5 µm, stärker puzzleteilartig ineinandergreifend.

Abziehende Hyphen häufig, der Mantelaußenseite oder dem Netz entspringend, 2-4(5) µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 173)

Unterteilt in eine äußere Schicht und einen inneren Bereich.

Äußere Schicht ohne gelatinöse Matrix, mit Bodenpartikeln zwischen den locker arrangierten Hyphen, diese gestreckt, 1,5-2,5 (3) µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm dick, glatt, farblos.

Innerer Teil 100 µm mächtig, ohne sichtbare gelatinöse Matrix, einfache Hyphen 2-5 µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm; Gefäßhyphen selten, teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-150 µm, 5-8 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1 µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus oder aufgelöst; leiterartige Hyphen häufig, verzweigt, 5-9 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1,5 µm, an Septen eingeschnürt oder nicht, Abstand zwischen Septen 2-40 µm, Septen oft in Gruppen von 2-4 dicht hintereinander stehenden, 0,5-1,5(2) µm dick, ohne sichtbaren Porus oder Septen teilweise bis fast vollständig aufgelöst, Septen gerade.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und grau bis schwarz werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 710 Bp

Alu I: 470 Bp, 240 Bp

EcoR I: 380 Bp, 330 Bp

Hinf I: 390 Bp, 310 Bp

Taq I: 390 Bp, 260 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Fürstenfeldbruck, Gmd. Olching, Graßlfinger Moos, nordöstl. der A8/Eschenrieder Spange, unter *Betula pubescens* Ehrh., 48°12'24" N, 11°24' O, 500 m über NN, MTB Nr. 7734, 20.07.1996, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 210 und Mykorrhiza MLB 210 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Traunstein, Gmd. Pettins, Schönram, Schönramer Filz, teilweise abgetorfte Hochmoor, unter *Betula pubescens* Ehrh., 47°53'40" N, 12°51' O, 450 m über NN, MTB Nr. 8143. 26.06.1999, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1107 und Mykorrhiza MLB 1107 (in M).

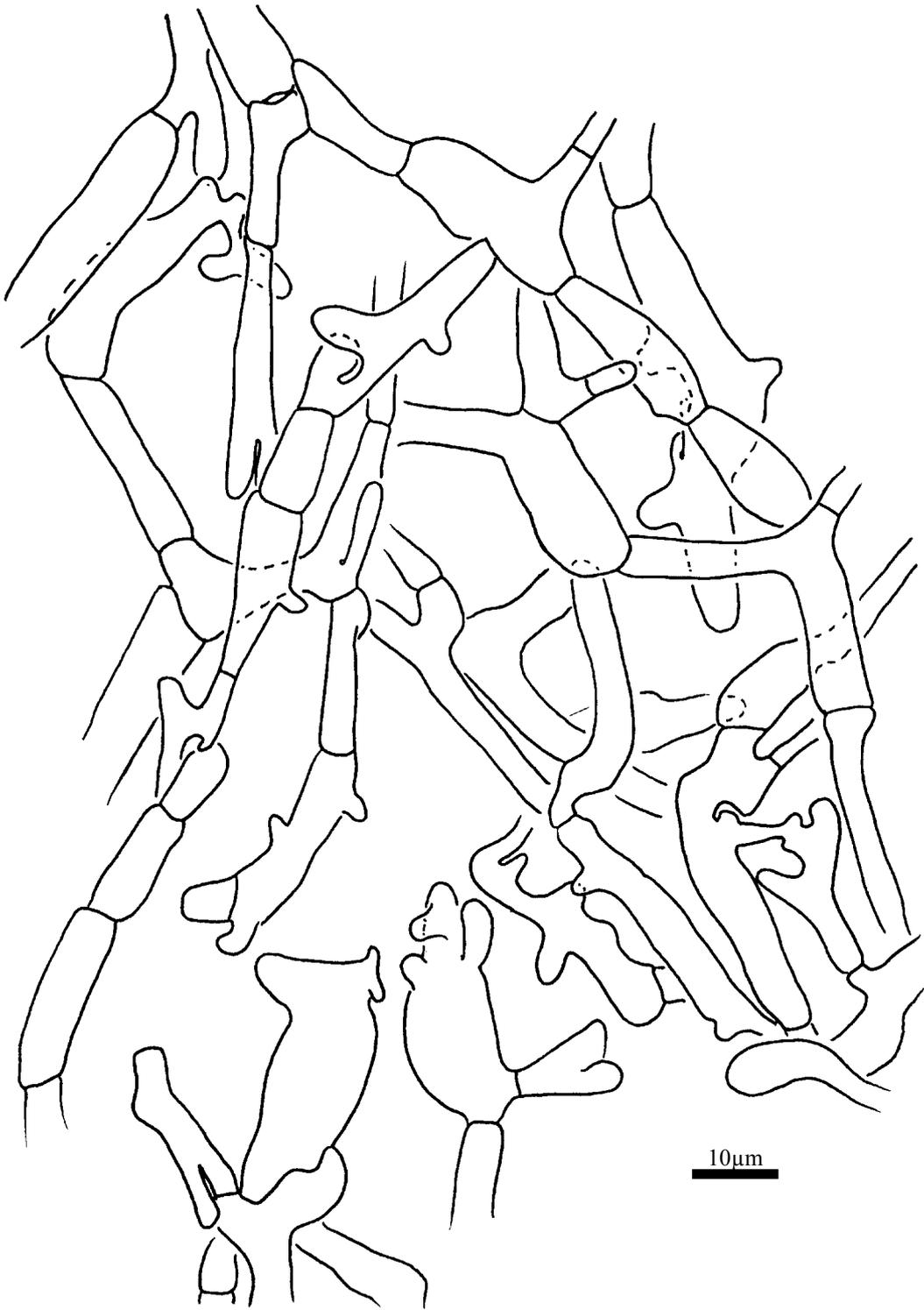


Abb. 169 *Russula claroflava*, Mantel in Flächenansicht: Hyphennetz.

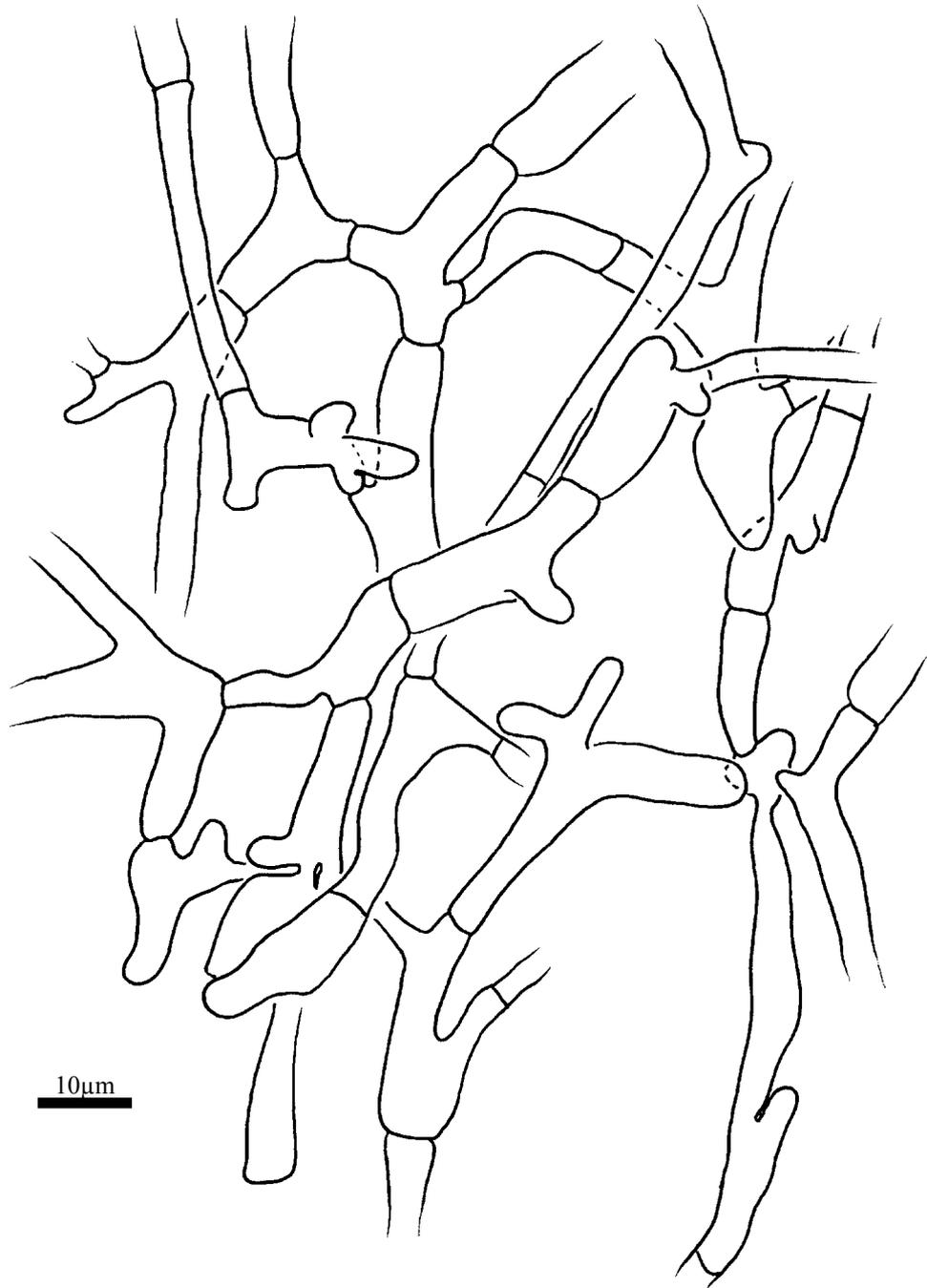


Abb. 170 *Russula claroflava*, Mantel in Flächenansicht: Hyphennetz.

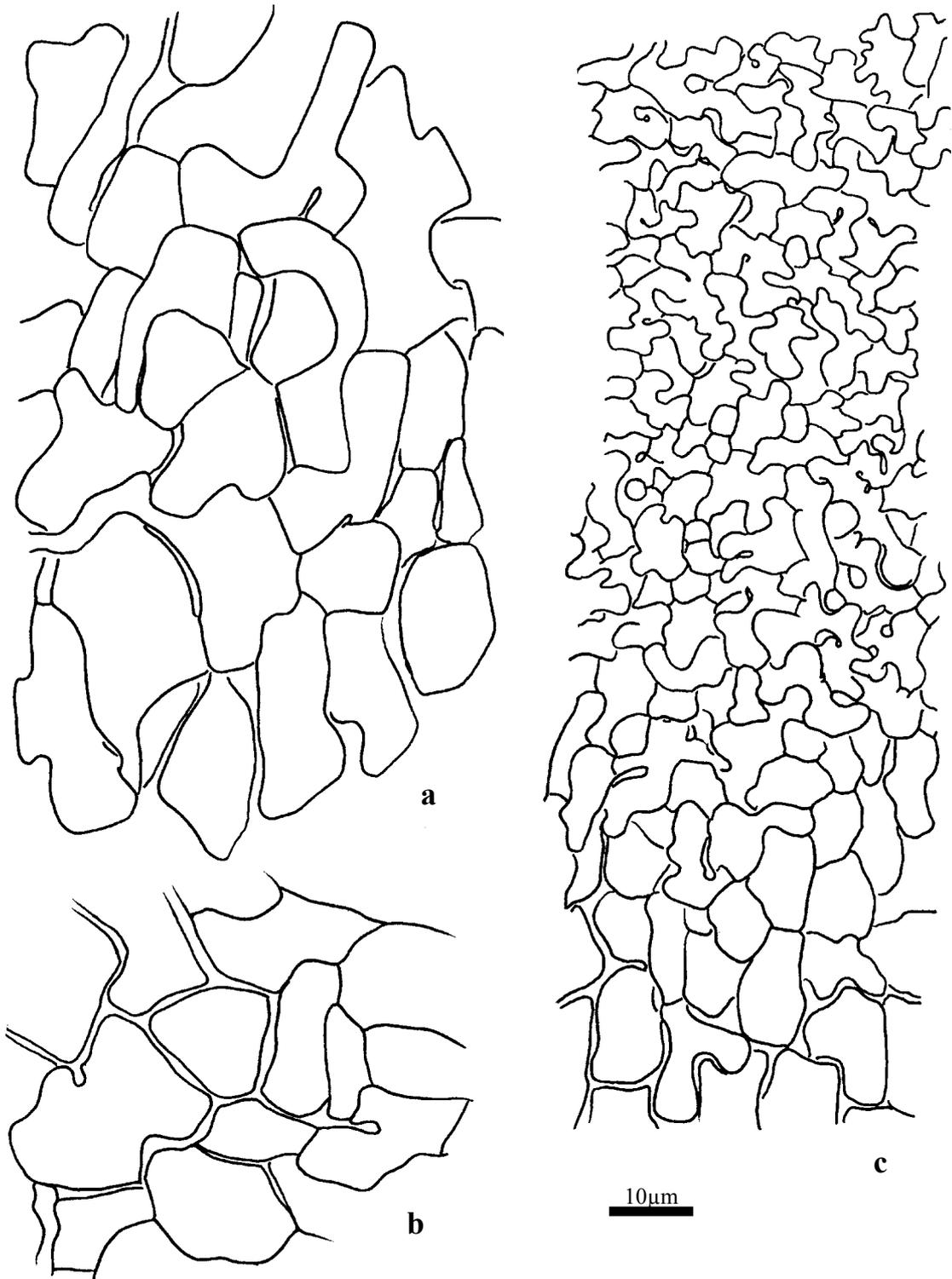


Abb. 171 *Russula claroflava*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht. - **b.** Mittlere Mantelschicht nahe der äußeren. **c.** Äußere Mantelschicht mit von der Spitze (oben) zu den Flanken hin (unten) größer werdenden Zellen.

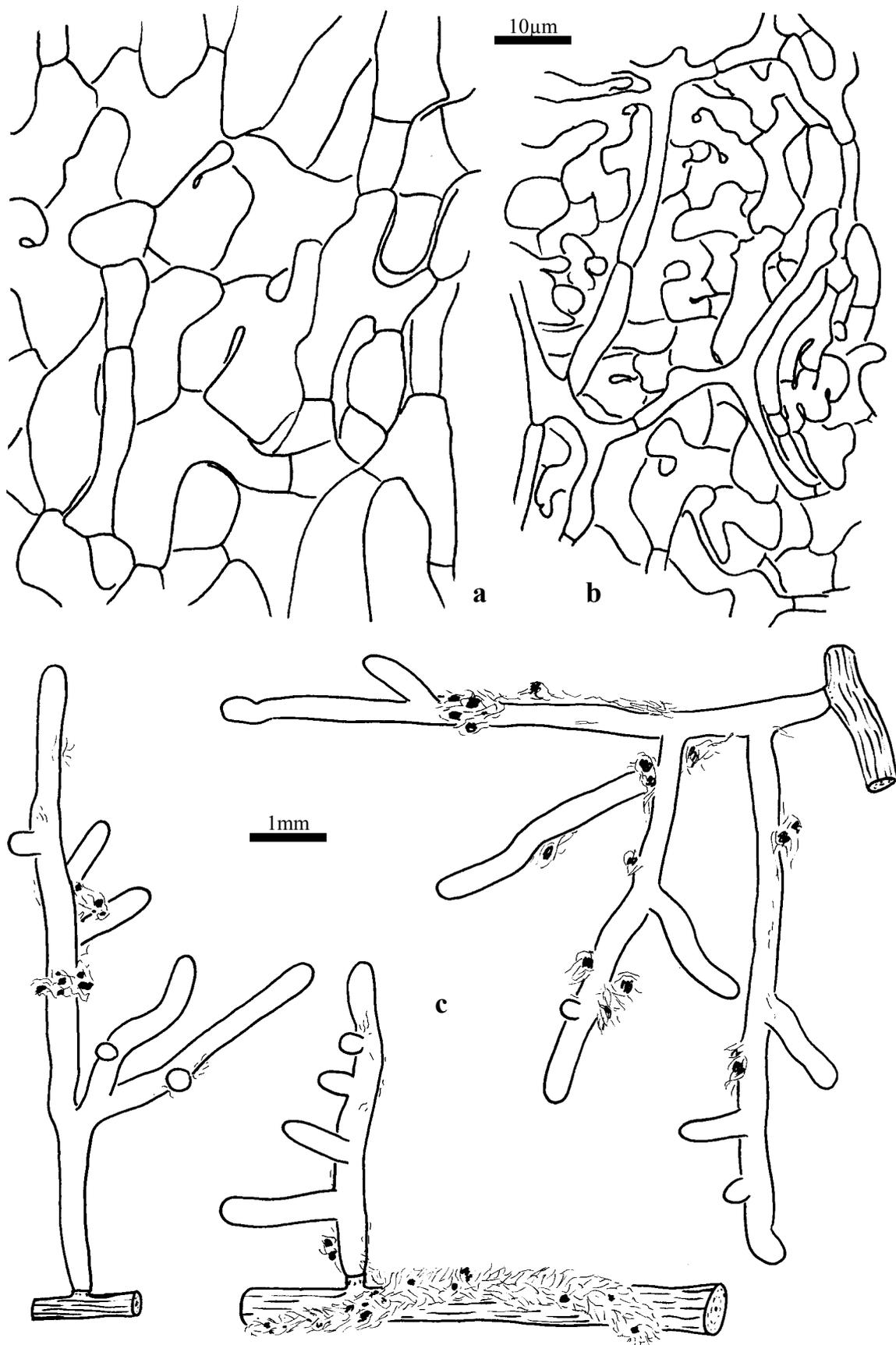


Abb. 172 *Russula claroflava*, a-b Mantel in Flächenansicht: a. Mittlere Mantelschicht nahe der Innenseite. - b. Mantelinnenseite. - c. Habitus von Mykorrhizen und Rhizomorphen.

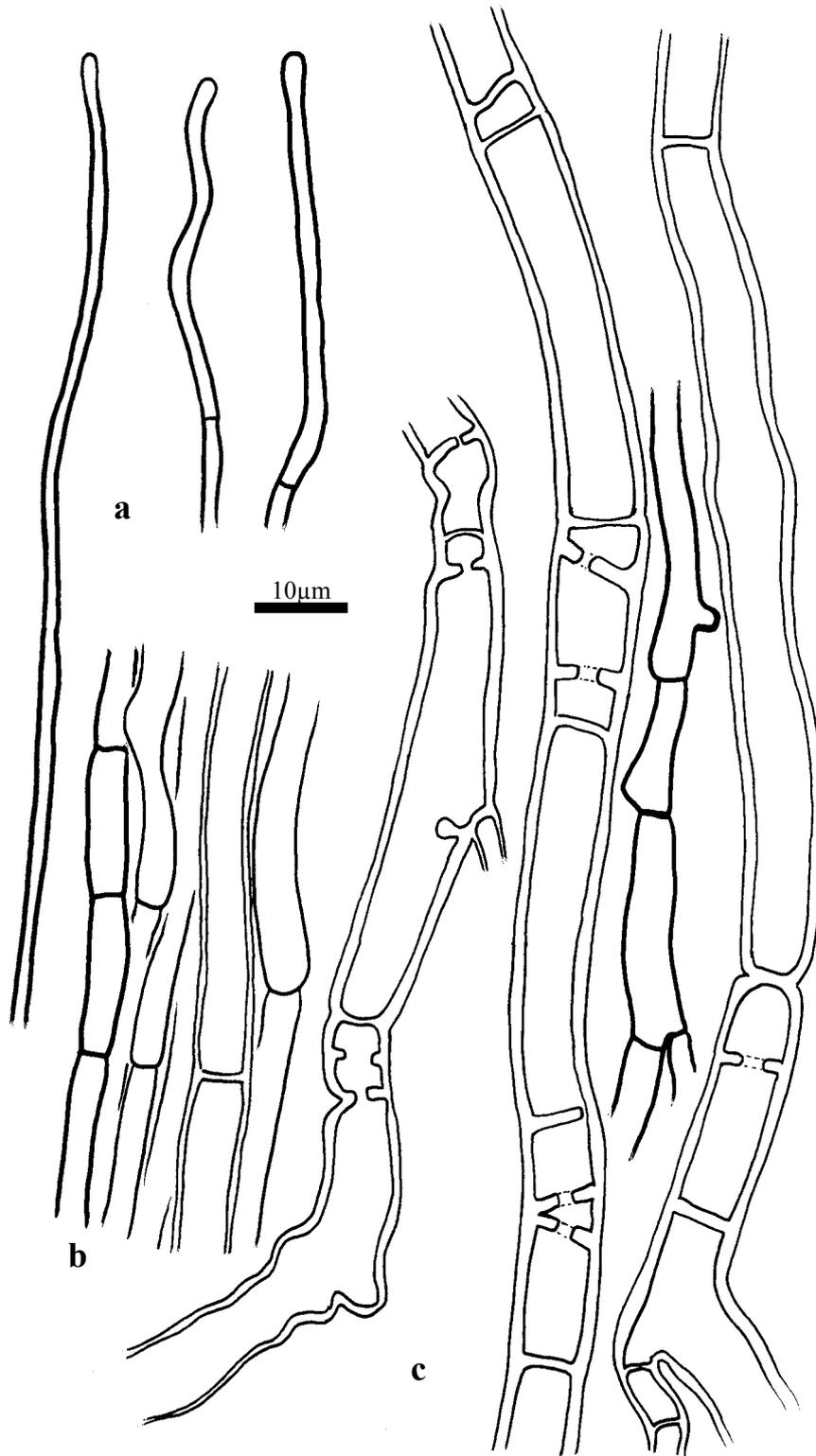


Abb. 173 *Russula claroflava*, Rhizomorpe, im Längsschnitt: **a.** Hyphenenden aus der Außenschicht. – **b.** Innerer Teil, mit Gefäßhyphen. – **c.** Leiterartige Hyphen, zum Teil mit partiell aufgelösten Septen.

55. *Russula vinosa* Lindbl. (Sekt. *Integrinae*, Subsekt. *Integroidinae*)

+ *Picea abies* (L.) H. Karst.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche körnig bis flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, wenig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen mit in Sulfovanillin grau bis schwarz werdendem Inhalt. Hyphennetz aus gestreckten Zellen ohne gelatinöse Matrix. Rhizomorphen entlang von Wurzeln laufend, Außenschicht wattig, aus locker arrangierten Hyphen, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit geraden Septen. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 174a)

Mykorrhizensysteme: Mehrere oft zu kugelförmigen Knäueln angeordnet, einzelne einfach bis monopodial-pinnat verzweigt, bis 12 mm lang. Hauptachse 0,4-0,5(0,6) mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 3(5) mm lang, 0,3-0,4(0,5) mm im Durchmesser. Oberfläche glatt bis filzig, hell rotbraun, an der Spitze heller, teilweise silbrig durch eingeschlossene Luft, partiell von abziehenden Hyphen und anhaftenden Bodenpartikeln umgeben.

Rhizomorphen sehr selten (nicht jedes Mykorrhizasystem ist mit einer verbunden), an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend, wenig verzweigt, bis 30 mm lang, an die Wurzelrinde angepresst, im Querschnitt halbkreisförmig, bis 0,4 mm hoch und 0,8 mm breit, über die Basis der Mykorrhiza entlang der Wurzel über wenige Hyphen verbunden. Oberfläche stark wattig, gelb bis orange-braun, umgeben von abziehenden Hyphen.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 174b, Abb. 175)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz, ohne gelatinöse Matrix bedeckt.

Hyphen des Netzes ringartig angeordnet, häufig mit sternförmigen Verzweigungspunkten, gestreckt, stark verzweigt, Zellen zylindrisch bis leicht spindelförmig, 4-50 x 2-10 µm, teilweise an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3 µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, 10-35 x 6-10 µm, Wände farblos, 0,3 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeoplere Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese ca. 1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 5-25 x 2-4,5 µm, mit wenigen palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 6-20 x 4-8 µm, stärker puzzleteilartig ineinandergreifend.

Abziehende Hyphen (Abb. 175d) häufig, der Mantelaußenseite oder dem Netz entspringend, 2-4(5) µm im Durchmesser, Abstand zwischen Septen 8-90 µm, Wände 0,3-0,5(0,7) µm, Anastomosen ohne Septen, intrahyphale Hyphen häufig.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 176)

Unterteilt in eine orange äußere Schicht und in einen farblosen bis gelblichen inneren Bereich.

Äußere Schicht ohne gelatinöse Matrix, mit Bodenpartikeln zwischen den locker arrangierten Hyphen, diese gestreckt, 2-4(5) µm im Durchmesser, Abstand zwischen Septen (8)30-90 µm, Wände 0,3-0,5(0,7) µm dick, glatt, farblos bis gelb.

Innerer Teil 350 µm mächtig, ohne sichtbare gelatinöse Matrix, einfache Hyphen 2-4(6) µm im Durchmesser, Wände 0,3-0,5 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, Abstand zwischen Septen 50-300 µm, 5-7 µm im Durchmesser, Wände 0,5-1 µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus oder aufgelöst; leiterartige Hyphen selten, verzweigt, 5-12 µm im Durchmesser, Wände 0,5-2 µm, an Septen eingeschnürt oder nicht, Abstand zwischen Septen 5-35 µm, Septen oft in Gruppen von 2-4 dicht hintereinander stehenden, 0,5-1,5(2) µm dick, ohne sichtbaren Porus oder Septen teilweise bis fast vollständig aufgelöst, Septen gerade, mit septenlosen Anastomosen.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt

Mantel (ohne Netz) 30-40(50) µm dick, an der Spitze 30-35 µm, in zwei Schichten, Zellen der äußeren tangential 3-27 µm, radial 3-10 µm, Zellen der inneren tangential 2-3 µm, radial 2-3 µm, an der Spitze Zellen kleiner. Reste von Kalyptrazellen ca. 2 x 15 µm. Tanninzellen in 1-2 Reihen, tangential 40-60(100) µm, radial 10-20 µm. Vom Hartigschen Netz umgebene Rindenzellen elliptisch bis rechteckig, parallel zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, tangential 60-100 µm, radial 20-40 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz umgibt eine Reihe Rindenzellen, die Endodermis nicht erreichend, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und grau bis schwarz werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 730 Bp

Alu I: 390 Bp, 245 Bp, 90 Bp

EcoR I: 410 Bp, 300 Bp

Hinf I: 400 Bp, 320 Bp

Taq I: 410 Bp, 265 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Schwaben, Lkr. Oberallgäu, Gmd. Obersdorf, Faistenoj, Fellhorn, Kanzelwand, unter Fichte, 47°20'50''N, 10°13'30''O, ca. 1790 m ü. N.N., 03.09.1997, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 953 und Mykorrhiza MLB 953(in M).

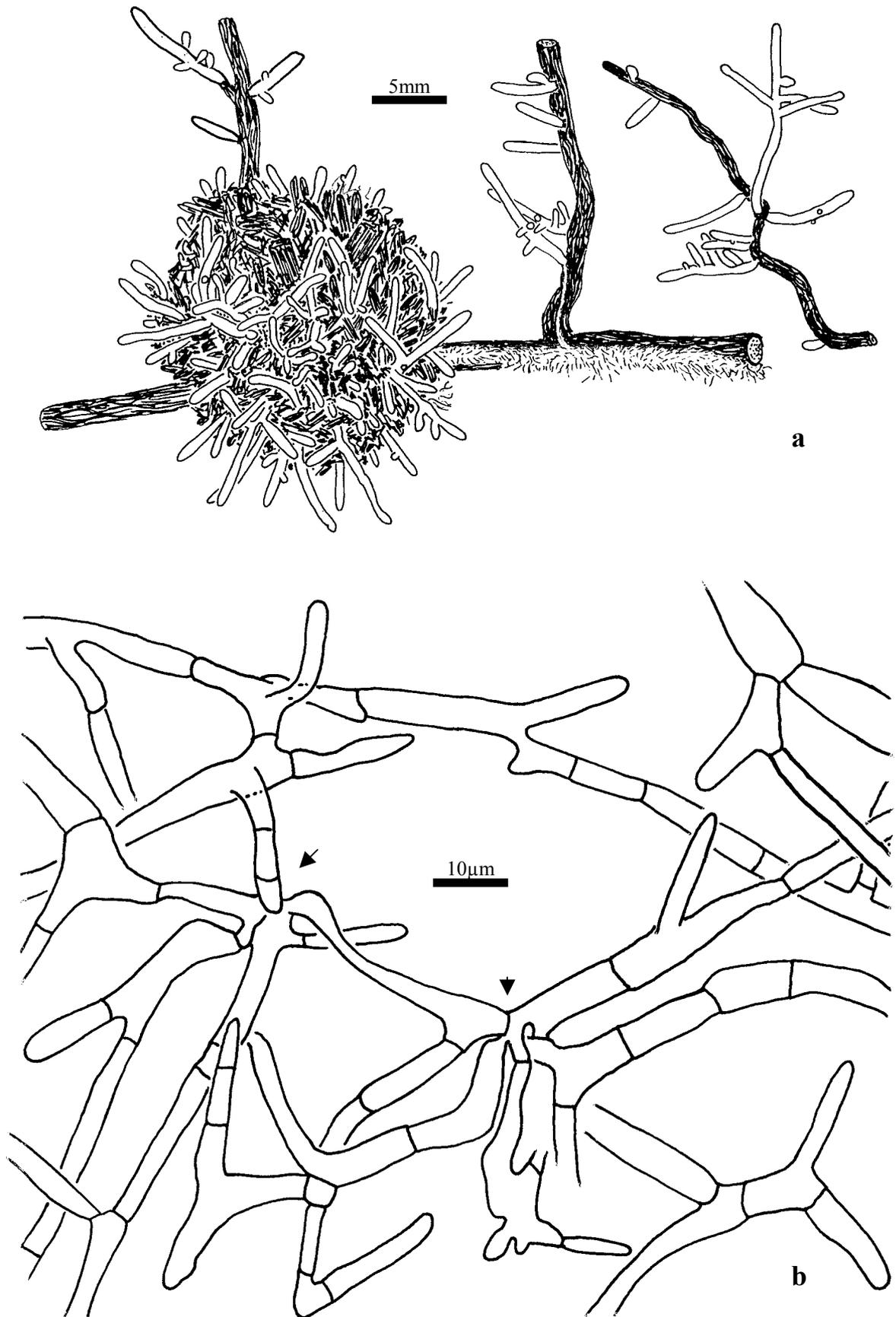


Abb. 174 *Russula vinosa*, a. Habitus der Mykorrhizen und Rhizomorphen. –b. Mantel in Flächenansicht: Hyphennetz mit sternförmigen Verzweigungspunkten (Pfeile).

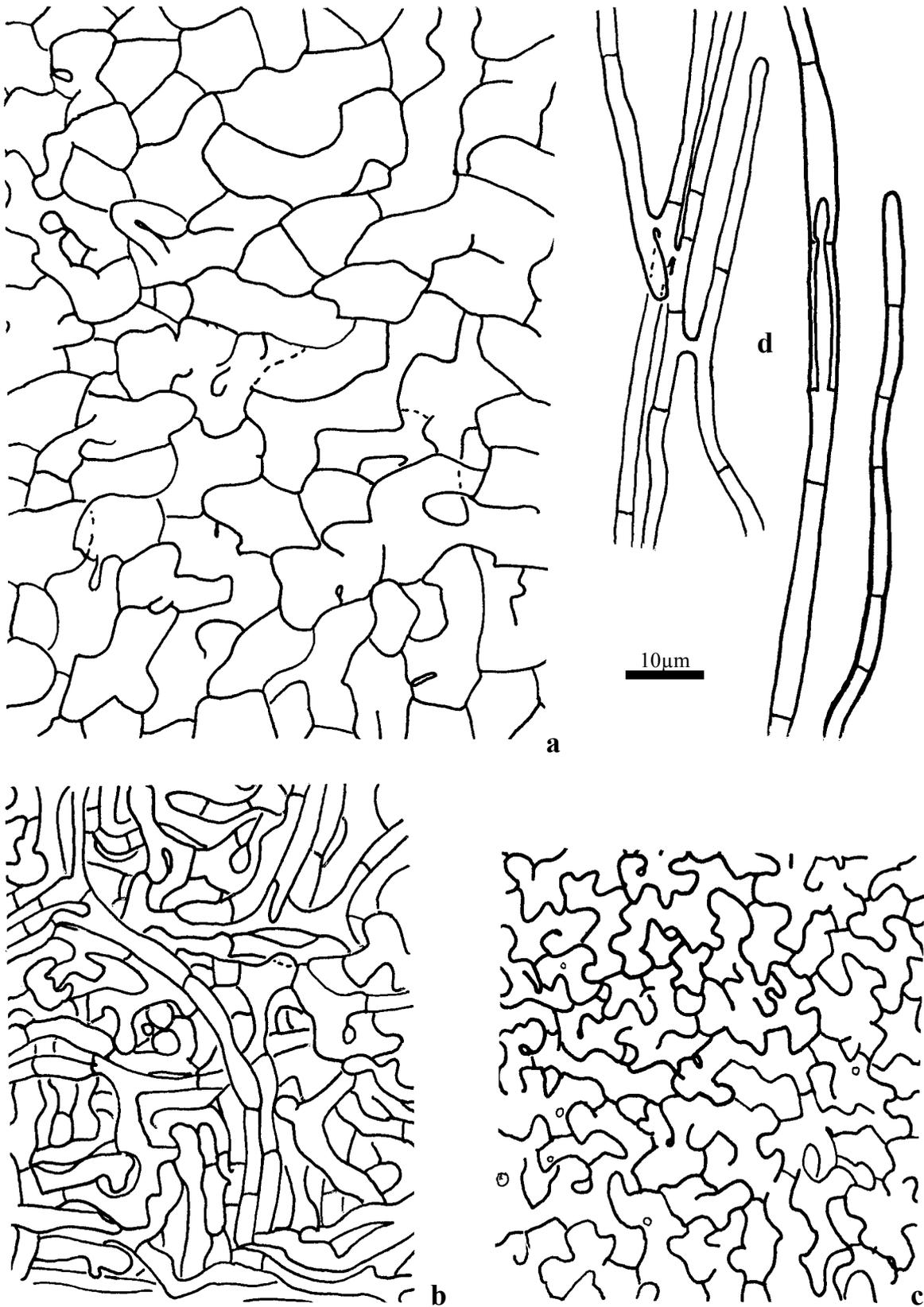


Abb. 175 *Russula vinosa*, Mantel in Flächenansicht: a. Äußere Mantelschicht. – b. Mantelinnenseite. - c. Mantelschicht an der Spitze. – d. Abziehende Hyphen mit Anastomosen und intrahyphaler Hyphe.

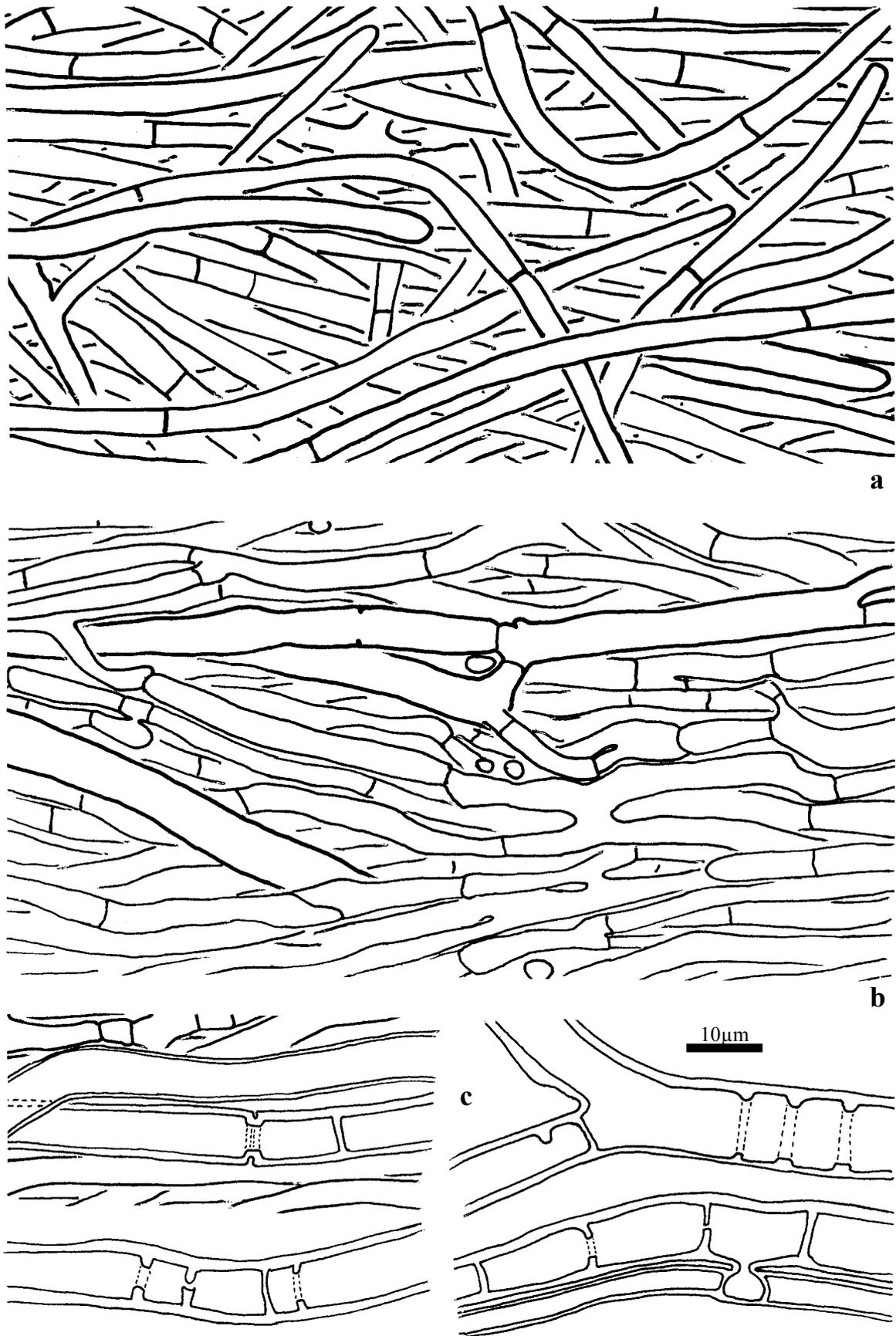


Abb. 176 *Russula vinosa*, Rhizomorpe: a. Außenschicht in Flächenansicht. – b. Innerer Teil im Längsschnitt, mit Gefäßhyphen. – c. Leiterartige Hyphen, zum Teil mit partiell aufgelösten Septen.

4.2.2.8 Sektion Amethystinae Romagn.

4.2.2.8.1 Subsektion Amethystinae Romagn.

56. *Russula turci* Bres. (Sekt. *Amethystinae*, Subsekt. *Amethystinae*)

+ *Pinus sylvestris* L.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig dichotom verzweigt, hell rotbraun, Oberfläche glatt bis flockig. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, fast angulären Zellen, gloeopleren Zellen mit in Sulfovanillin grau werdendem Inhalt. Hyphennetz aus dicken, verzweigten Hyphen mit gelatinöser Matrix. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 177)

Mykorrhizensysteme ein- bis mehrfach dichotom verzweigt, bis 3 mm lang. Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 1 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, orange bis hell rotbraun, bisweilen mit weißlichen Flöckchen besetzt, an der Spitze heller, teilweise von abziehenden Hyphen und anhaftenden Bodenpartikeln umgeben.

Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 178, Abb. 179)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären bis fast angulären Zellen, von einem Hyphennetz mit gelatinöser Matrix bedeckt.

Hyphen bzw. Zellen des Netzes gestreckt, stark verzweigt, Zellen meistens zylindrisch, Endzellen teilweise irregulär verzweigt, 7-40 x 3-6 µm, an den Septen eingeschnürt, Wände 0,3 µm.

Eigentliche Mantelzellen irregulär bis fast angulär geformt, 10-35 x 5-13 µm, Wände farblos bis gelb, 0,5-1 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit Tröpfchen als Inhalt, diese 0,5-1 µm im Durchmesser, um kugelige Vakuolen angeordnet.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen irregulär geformt, 10-30 x 3-12 µm, gloeopleren Zellen seltener als in äußerer Schicht, Wände 0,3 µm dünn.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Hyphen netzartig arrangiert, Zellen gestreckt, 6-50 x 2-5 µm, palmettiartige Strukturen selten, Wände 0,3 µm.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 5-16 x 2-7 µm, stärker puzzleteilartig ineinandergreifend, Wände 0,3 µm.

Abziehende Hyphen 2-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: Gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und grau werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 690 Bp

Alu I: 460 Bp, 230 Bp

EcoR I: 390 Bp, 300 Bp

Hinf I: 380 Bp, 310 Bp

Taq I: 255 Bp, 195 Bp, 185 Bp, 60 Bp

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Kelheim, Gmd. Siegenburg, Daßfeld, Dürnbucher Forst, Kiefernforst auf Sand, unter *Pinus sylvestris* L., 48°45'30''N, 11°5'00''O, ca. 380 m ü. N.N. 08.10.1997, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 582 und Mykorrhiza MLB 582 (in M).

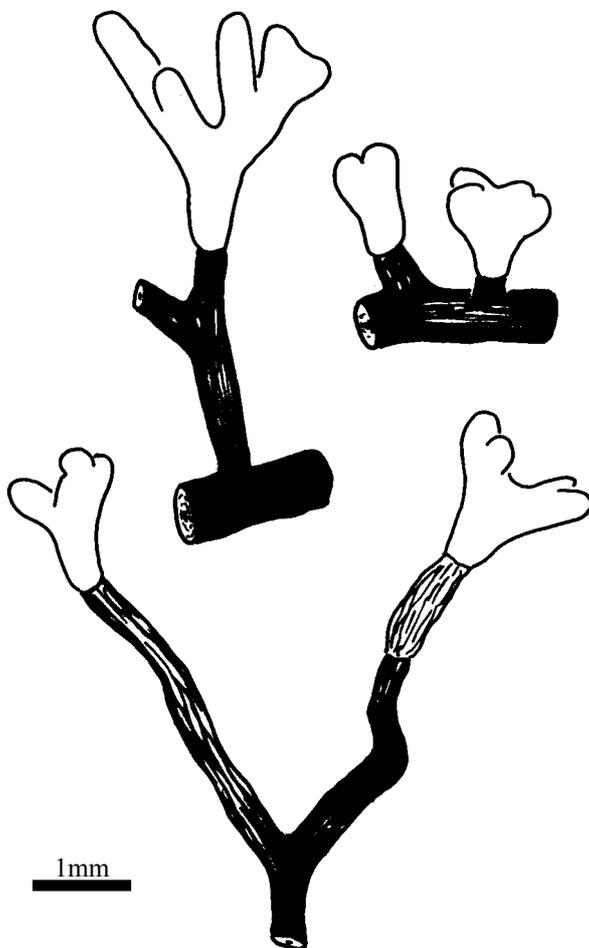


Abb. 177 *Russula turci*, Habitus der Mykorrhizen

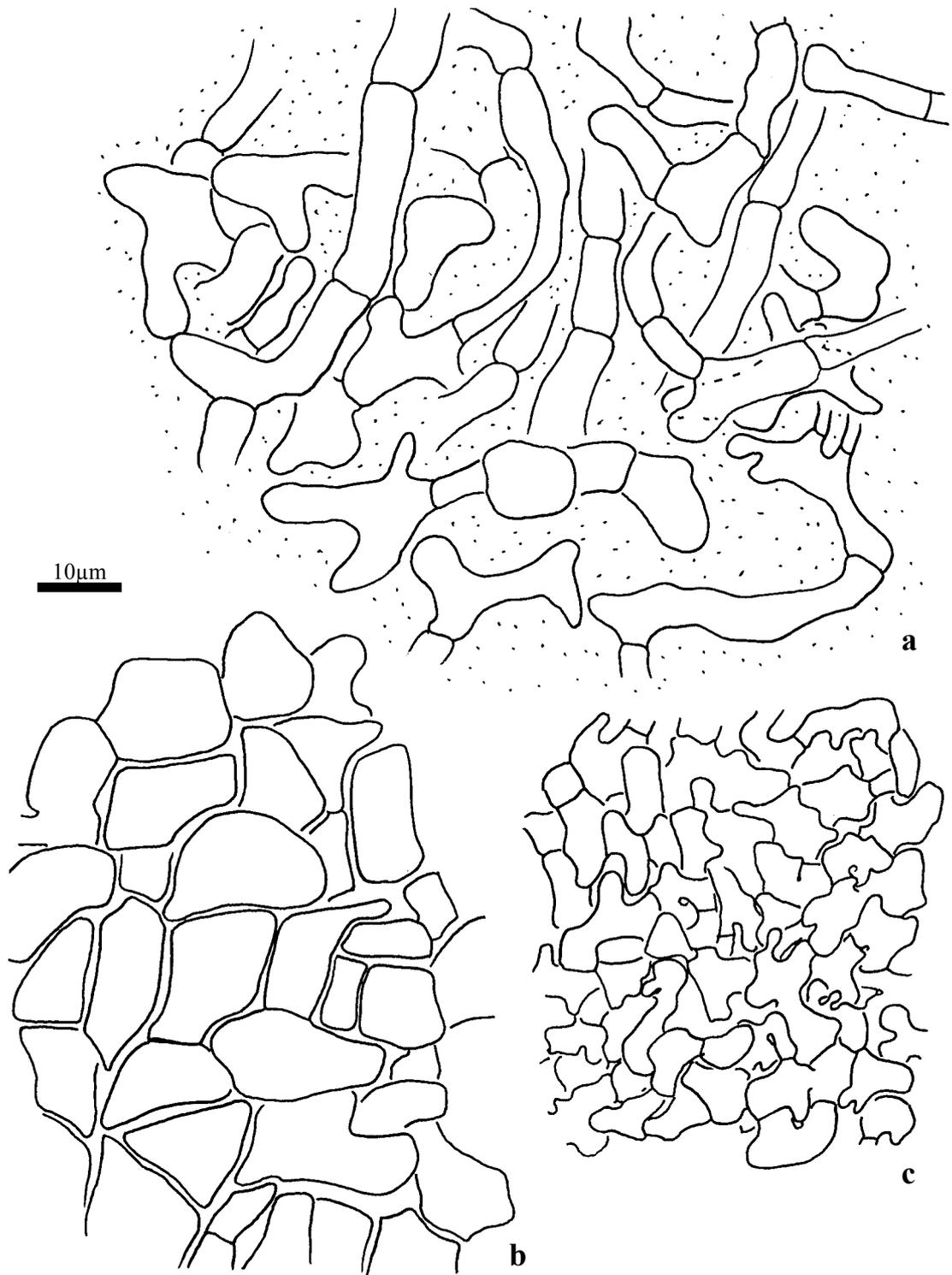


Abb. 178 *Russula turci*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz. – **b.** Äußere Mantelschicht. – **c.** Äußere Mantelschicht an der Spitze.

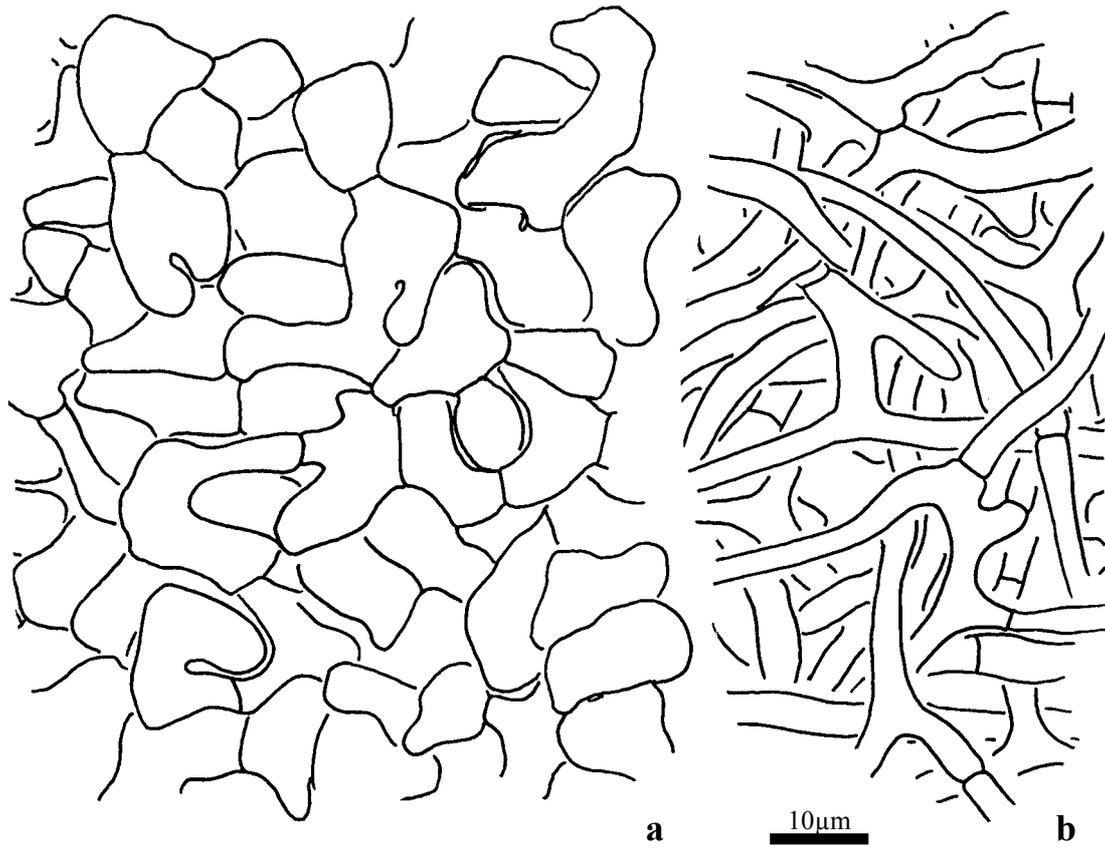


Abb. 179 *Russula turci*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Mittlere Mantelschicht. - **b.** Mantelinnenseite.

4.2.2.9 Sektion „Nothofagineae“

57. *Russula nothofaginea* Sing. (Sekt. „Nothofagineae“)

+ *Nothofagus dombeyi* (Mirbel) Oersted

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, hell orange-braun, Oberfläche glatt. Äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, mit irregulär geformten, puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen, gloeoplere Zellen mit in Sulfovanillin schwärzendem Inhalt. Hyphennetz aus geraden, dünnwandigen Hyphen, in einer gelatinösen Matrix. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale (Abb. 181d)

Mykorrhizensysteme einfach oder monopodial-pinnat bis monopodial-pyramidal verzweigt, bis 11 mm lang. Hauptachse 0,3-0,4(0,5) mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 3 mm lang, 0,2-0,3 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, hell orange-braun.

Rhizomorphen nicht gefunden.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht (Abb. 180, Abb. 181a-c)

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus irregulären Zellen, von einem Hyphennetz mit deutlich gelatinöser Matrix bedeckt.

Hyphen des Netzes gestreckt, stark verzweigt, Verzweigungen oft kreuzförmig, Zellen zylindrisch, 8-90 x 4-6 µm, teilweise an den Septen leicht eingeschnürt, Wände sehr dünn (< 0,3 µm).

Eigentliche Mantelzellen irregulär geformt, puzzleteilartig ineinandergreifend, 9-30 x (3)4-10 µm, teilweise mit einer gelatinösen Matrix zwischen den Zellen, Wände farblos, 0,3 µm dick, Zellinhalt farblos, hyalin.

Gloeopleren Zellen mit um kugelige Vakuolen angeordneten Tröpfchen als Inhalt.

Mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch, Zellen in Form und Größe jenen der äußeren Mantelschicht gleichend, gloeoplere Zellen seltener als in der äußeren Schicht. Zum Mantelinneren hin mehr plektenchymatisch werdend, Zellen 8-25 x 2-7 µm.

Mantelinnenseite dicht plektenchymatisch, Zellen gestreckt, 5-50 x 1,5-4 µm, mit wenigen palmettiartigen Strukturen.

Mantel der Spitze ähnlich aufgebaut wie jener der Flanken, in Hyphennetz und Mantelinnenseite keine Unterschiede zur Flanke zeigend, Zellen der äußeren und mittleren Mantelschicht kleiner, 4-25 x 2-4 µm, stärker puzzleteilartig ineinandergreifend.

Abziehende Hyphen nicht häufig, 3-4 µm im Durchmesser, Wände 0,3 µm.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt (Abb. 182)

Mantel (ohne Netz) 15-20 µm dick, an der Spitze 10-15 µm, ungeschichtet, Zellen tangential 2-22 µm, radial 1-5 µm, an der Spitze Zellen kleiner. Reste von Kalyptrazellen ca. 2 x 15 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 4-20 µm, schräg-radial 50-60 µm; Haustorien nicht beobachtet; Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, Zellen rechteckig, 2-3 µm dick, in Flächenansicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Loben 1-2 µm breit.

Makro- und mikrochemische Reaktionen

Wasser: gloeopleren Zellen mit Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Zellen zusammenfließend und grau bis schwarz werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst.

Baumwollblau: Zellwände blau.

Guaiac: -

KOH: -

Melzers Reagenz: -

DNA

Primer: ITS 1 + ITS 4

PCR-Produkt: 730 Bp

Alu I: 490 Bp

EcoR I: 420 Bp, 310 Bp

Hinf I: 320 Bp, 200 Bp, 175 Bp

Taq I: 390 Bp, 260 Bp

Untersuchtes Material

Argentinien, Pcia DeRio Negro, Dep. San Carlos de Bariloche, west slope of the Cerro Los Moscos, *Nothofagus dombeyi* forest, on rotten stem. 41°20'48''S, 71°35'54''W, alt. ca. 900 m, 23.04.1998, leg. L. Beenken & Ch. Hahn, det. E. Horak, Fruchtkörper LB 1115, Mykorrhiza MLB 1115 (in M).

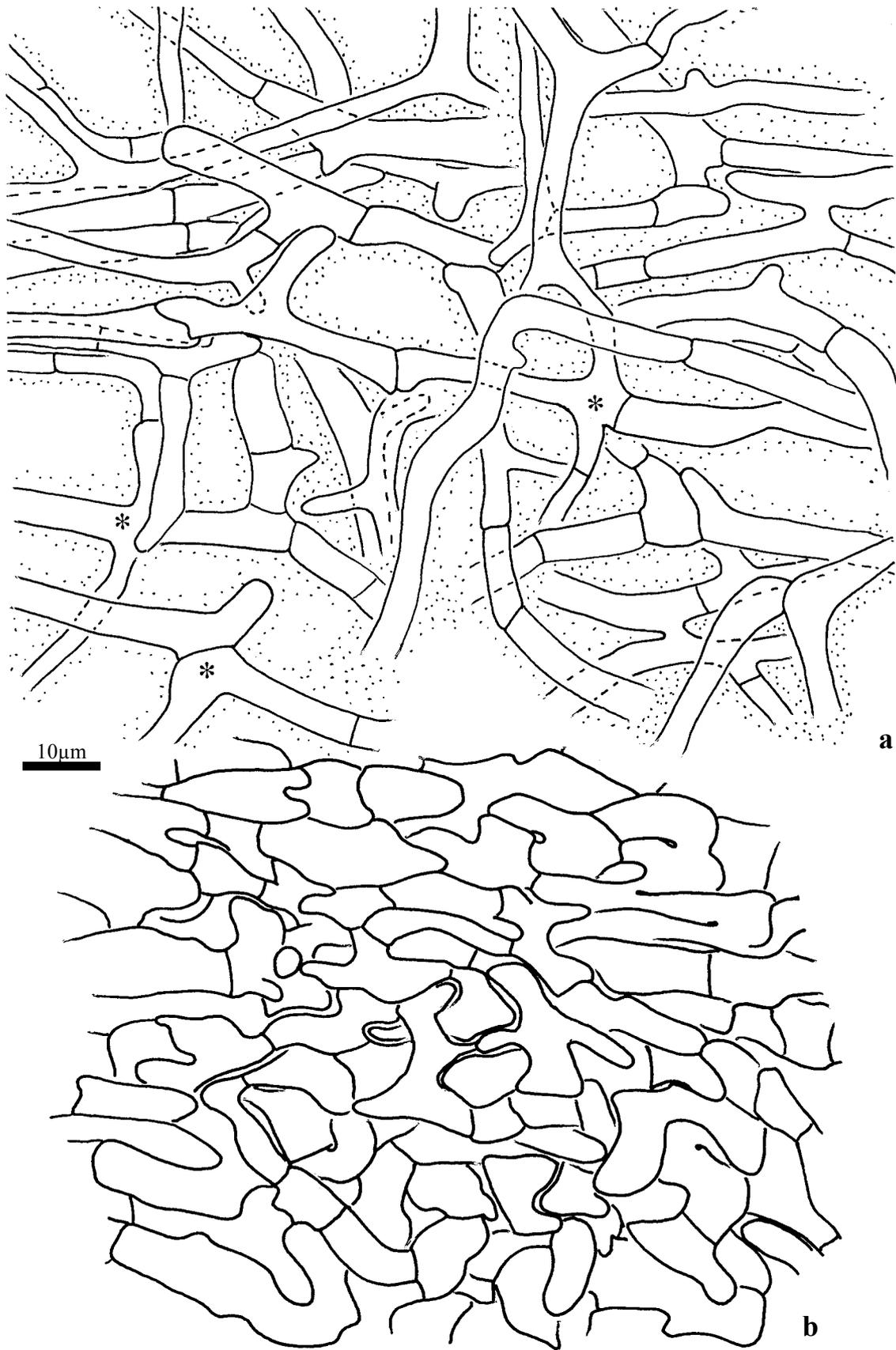


Abb. 180 *Russula nothofaginea*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Hyphennetz mit kreuzförmigen Verzweigungen (*). – **b.** Äußere Mantelschicht.

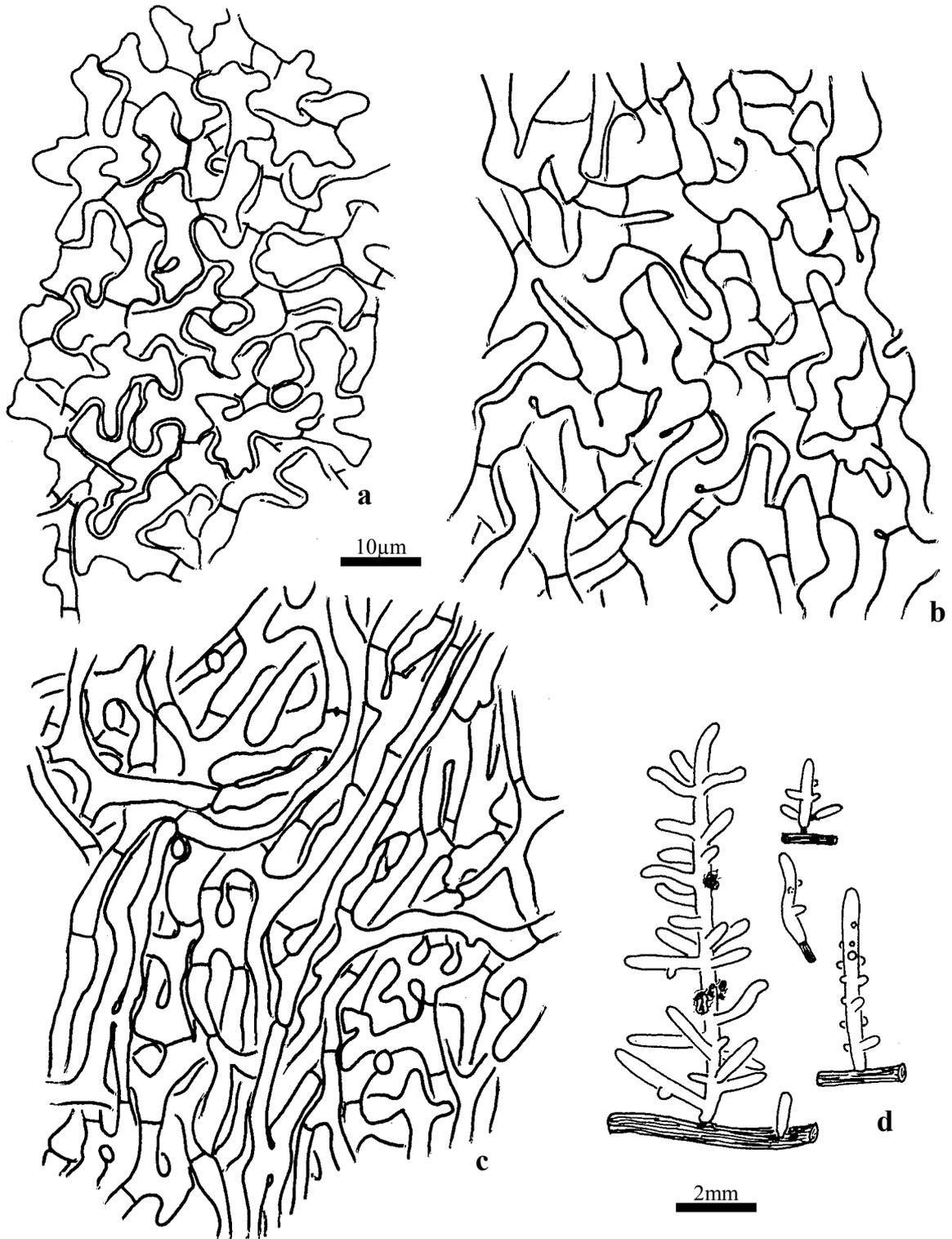


Abb. 181 *Russula nothofaginea* a-c Mantel in Flächenansicht: **a.** Äußere Mantelschicht an der Spitze. – **b.** Mittlere Mantelschicht. – **c.** Mantelinnenseite. – **d.** Habitus der Mykorrhizen.

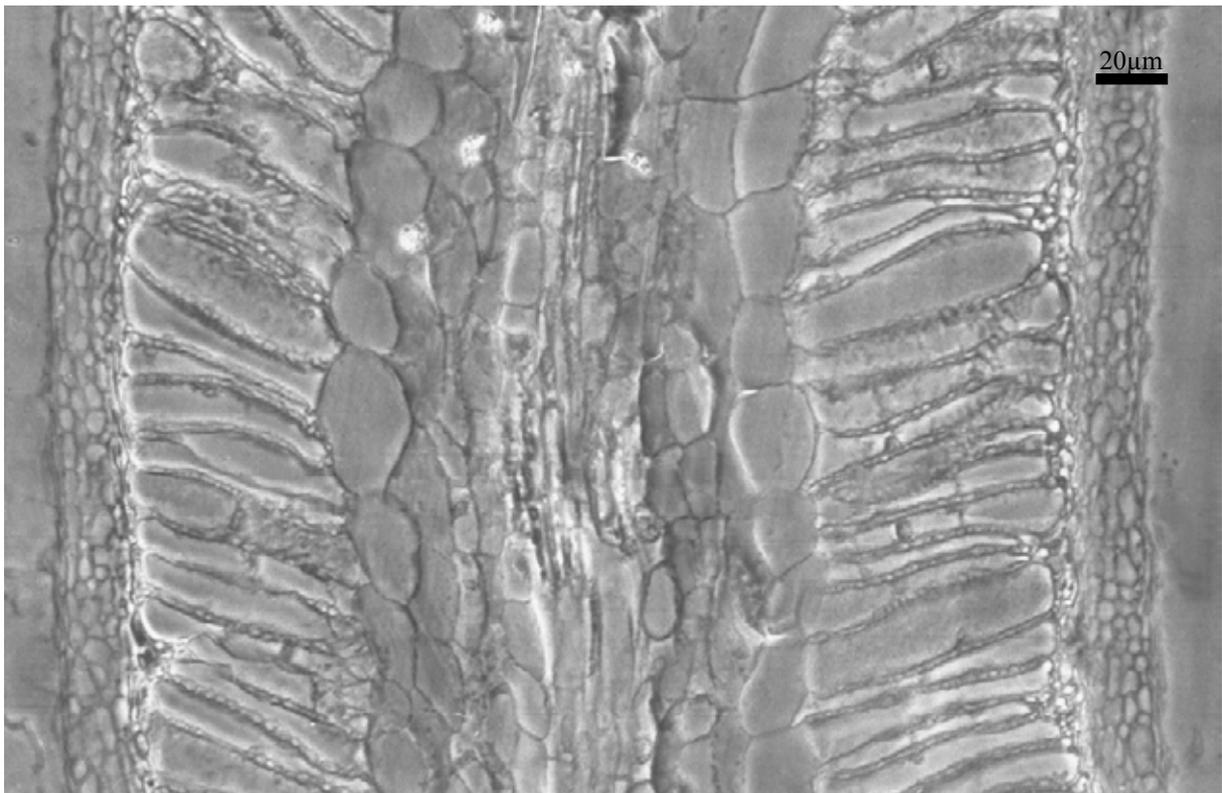
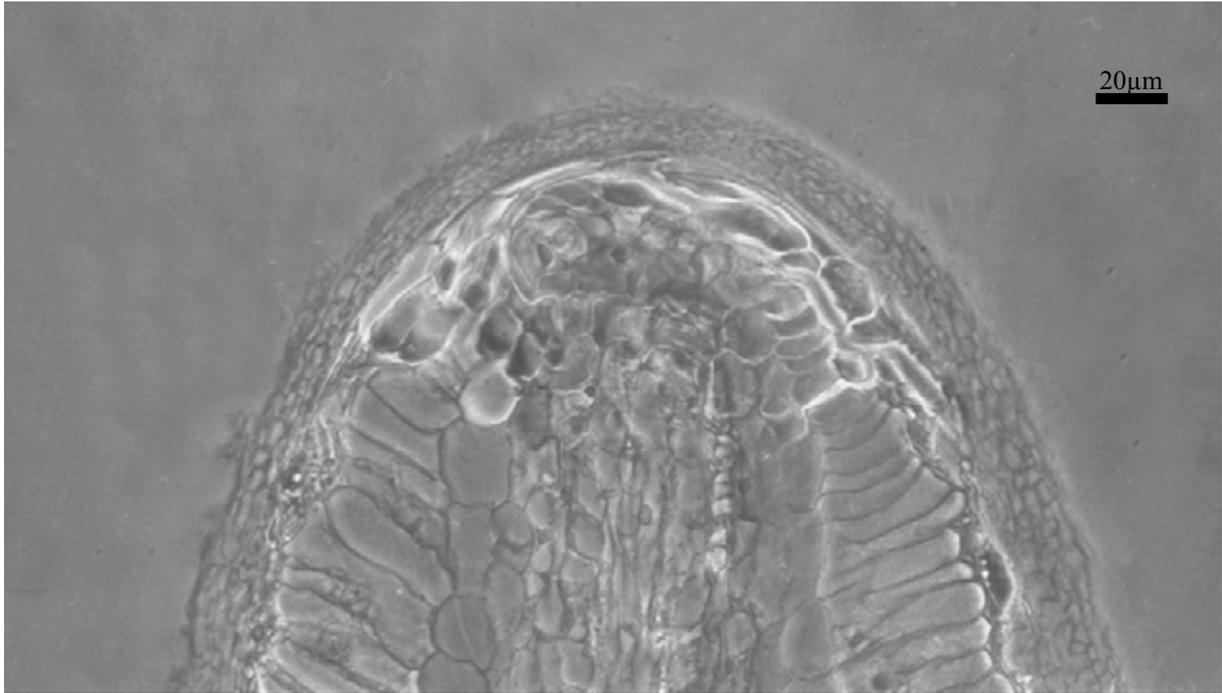


Abb. 182 *Russula nothofaginea*, Historesin-Längsschnitte durch die Mykorrhiza: **a.** Spitze. – **b.** Mitte, Hartigsches Netz im Schnitt und Flächenansicht.

4.3 Lactarius

58. *Lactarius piperatus* (L.: Fr.) Gray

+ *Quercus robur* L.

Kurzbeschreibung (Abb. 183, Abb. 184, Abb. 185, Abb. 186)

Ektomykorrhizen monopodial verzweigt, irisierend silbrig-weiß, mit wolliger Oberfläche aus langen dickwandigen Hyphen, weite bereiche mit Bodenpartikeln bedeckt. Äußere und, mittlere Mantelschicht pseudoparenchymatisch mit angulären, dünnwandigen Zellen. Gloeopleren Elemente nicht gefunden.

Rhizomorphen entlang von Wurzeln, Außenschicht wollig wie der Mantel, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Reaktionen mit KOH und Melzers Reagenz sind negativ. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Identifizierung

Die Mykorrhiza wurde über Hyphenverbindung mit dem Fruchtkörper identifiziert. Die Stielbasis besitzt die selben dickwandigen Hyphen wie die Oberflächen der Rhizomorphen und Mykorrhizen.

Untersuchtes Material

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Nymphenburg, Kapuzinerhölzl, zw. Bahnlinie nach Freising und Menzinger Str., nördl. Institutsgelände, u. *Quercus robur* L. 48°10'20" N, 11°29'40" O, 515m über NN, MTB Nr. 7834. 12.07.2001, leg & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 3378 und Mykorrhiza MLB 3378 (in M).

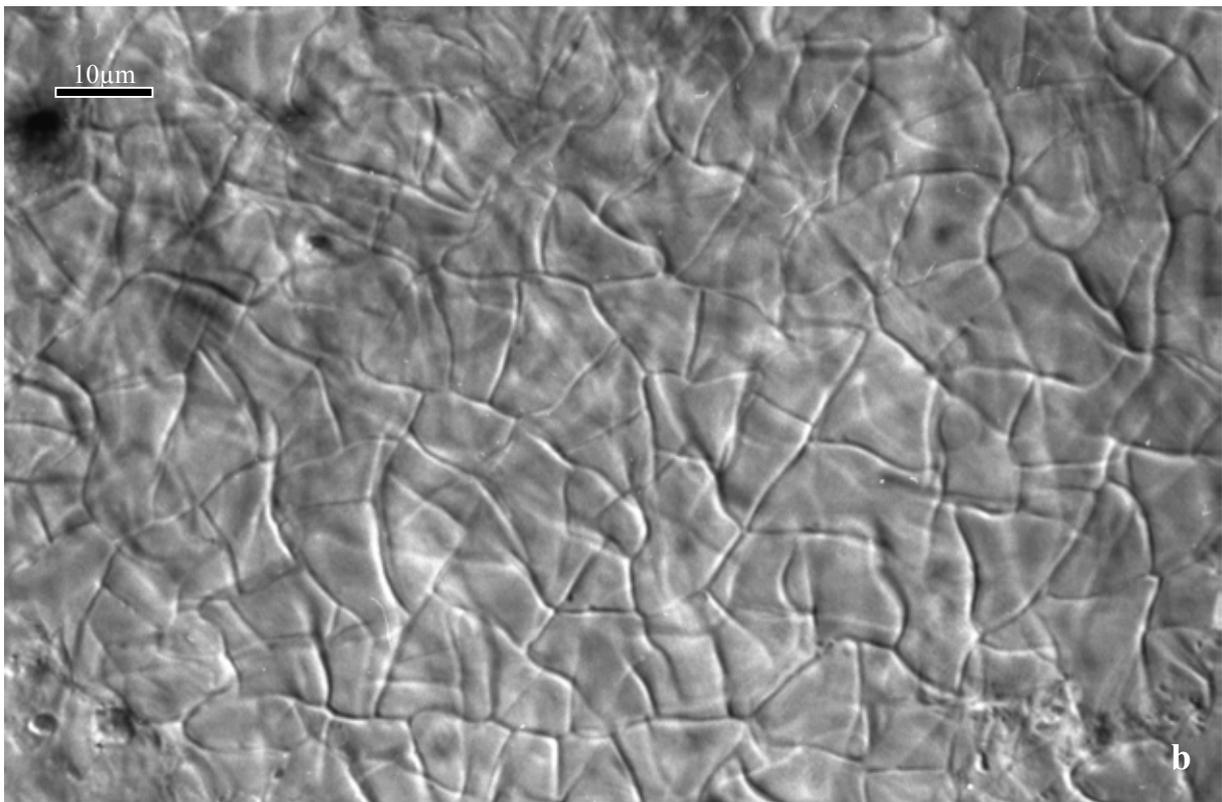
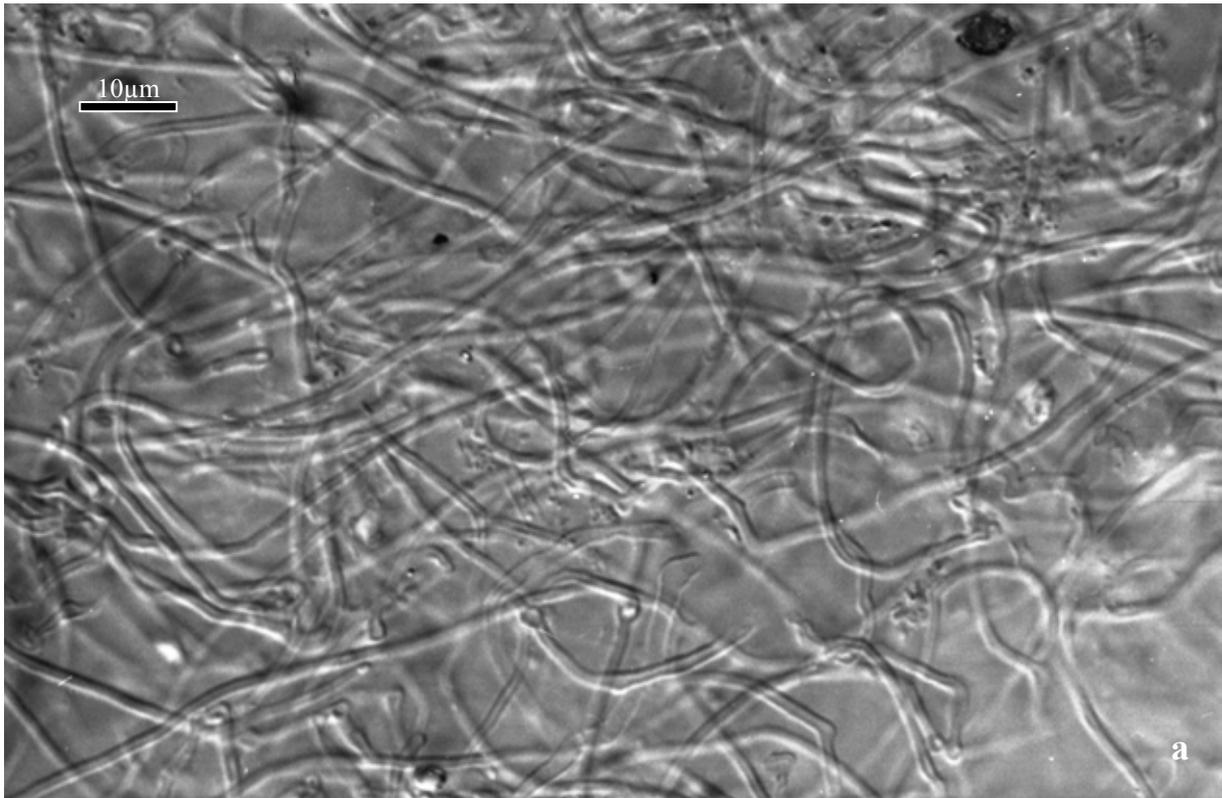


Abb. 183 *Lactarius piperatus*, Mantel in Flächenansicht: **a.** Manteloberfläche aus dickwandigen Hyphen. – **b.** Mittlere Mantelschicht.

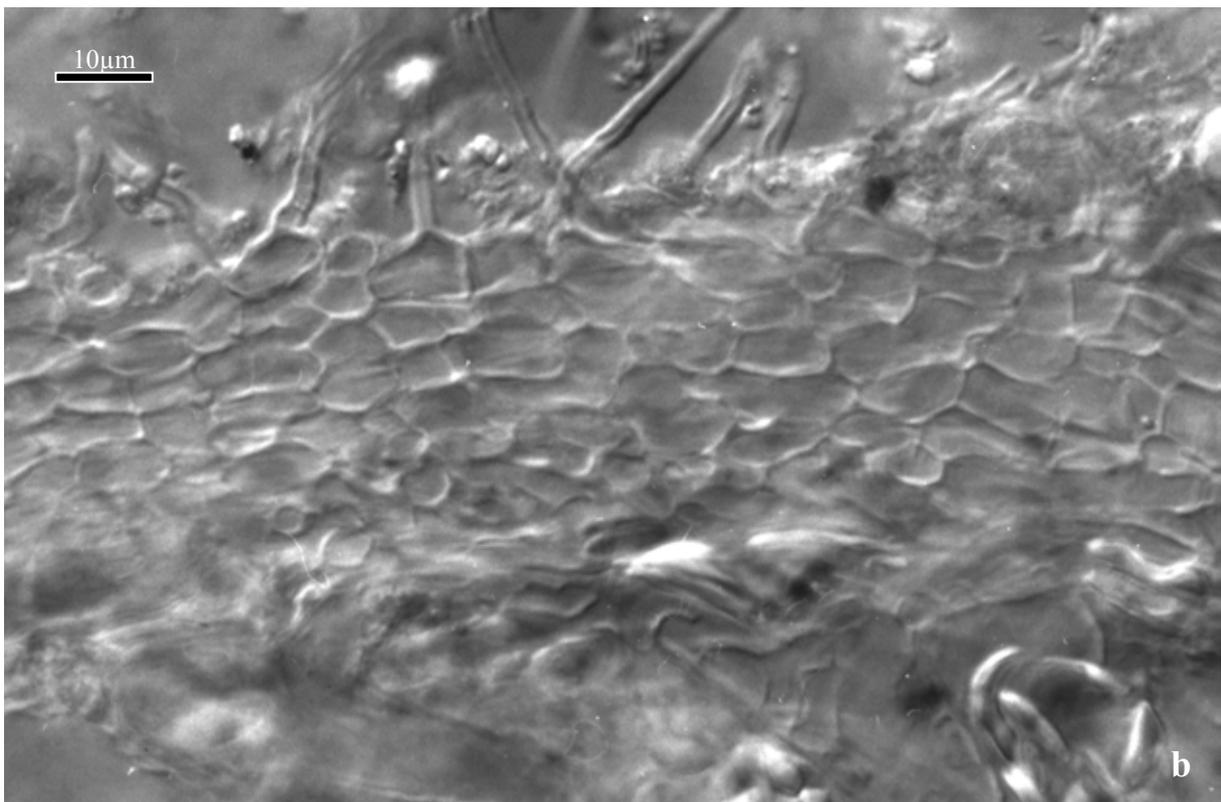
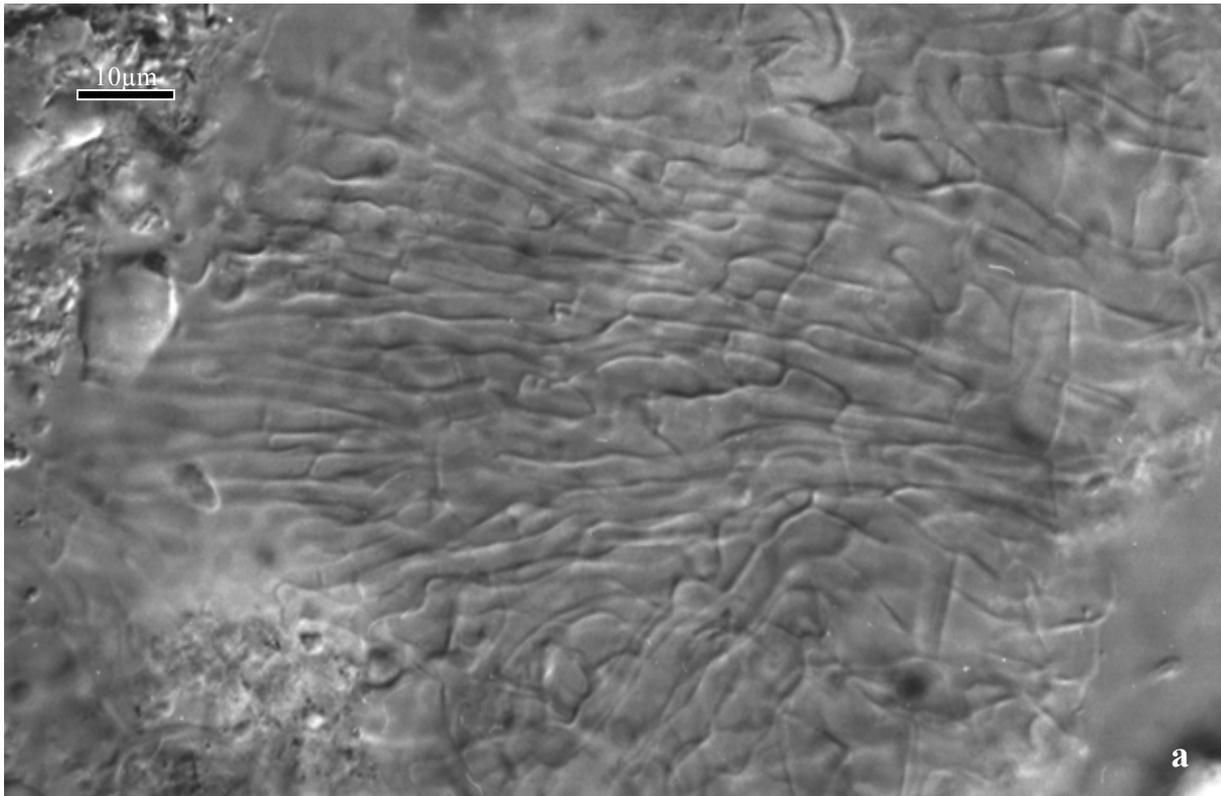


Abb. 184 *Lactarius piperatus*: **a.** Mantelinnenseite in Flächenansicht. – **b.** Mantel im Schnitt, aus den Zellen der äußeren Mantelschicht entspringen dickwandige Hyphen.

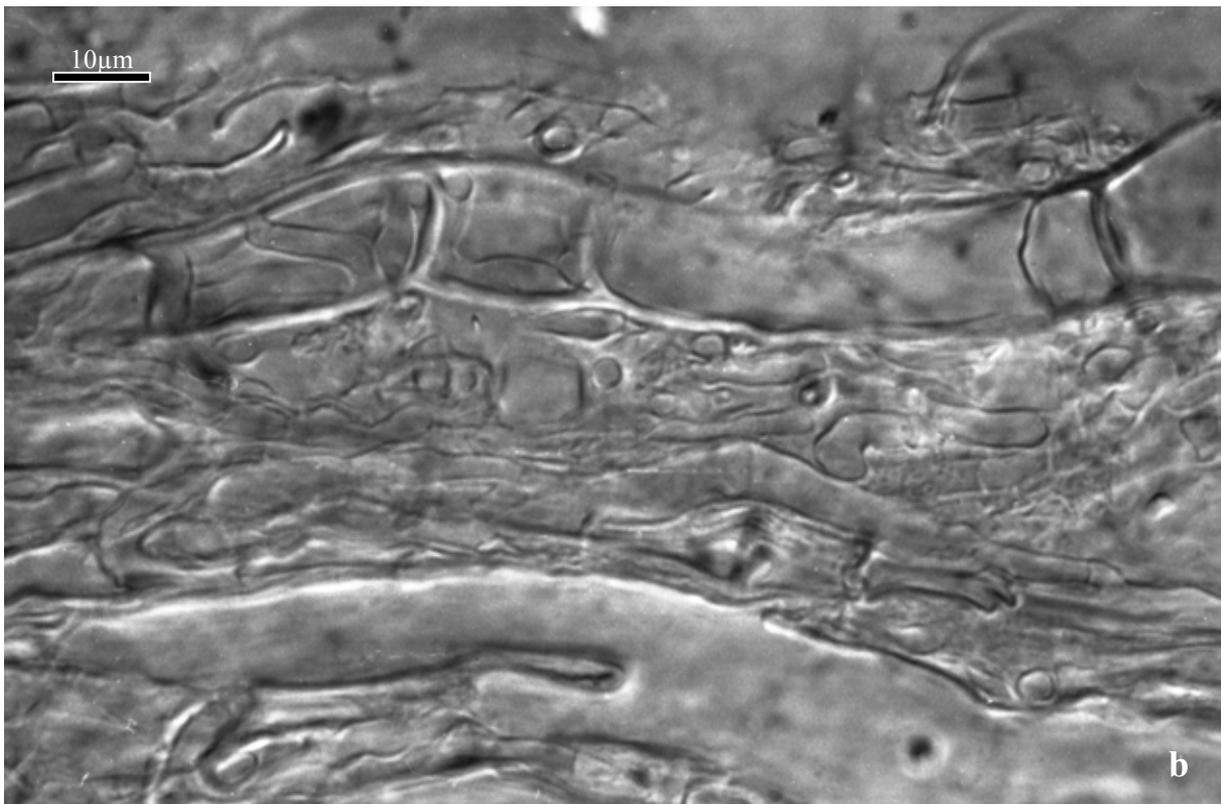
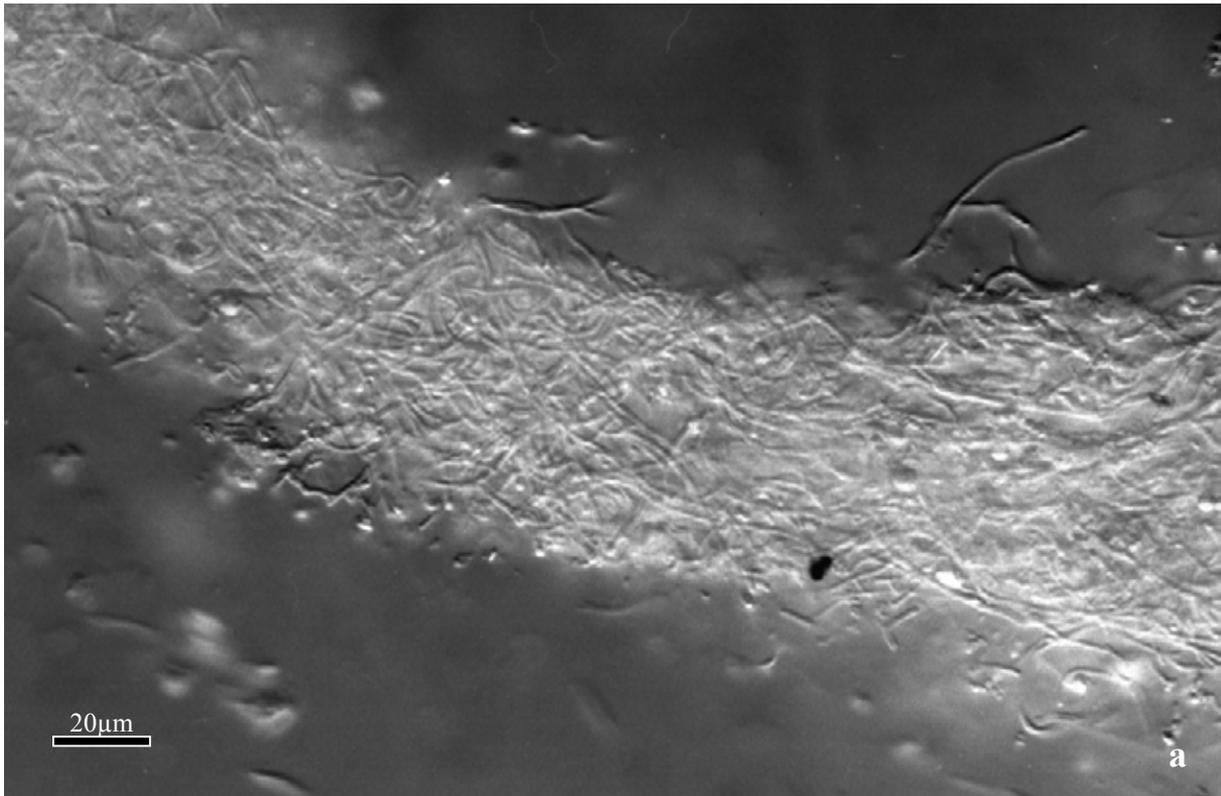


Abb. 185 *Lactarius piperatus*, Rhizomorphen: **a.** Dünne Rhizomorphe in Aufsicht, umgeben von stark lichtbrechenden, dickwandigen Hyphen. – **b.** Längsschnitt durch den inneren Teil der Rhizomorphe mit Gefäßhyphe (unten) und mit leiterartigen Hyphe, die von einer intrahyphalen Hyphe durchwachsen wird (oben).

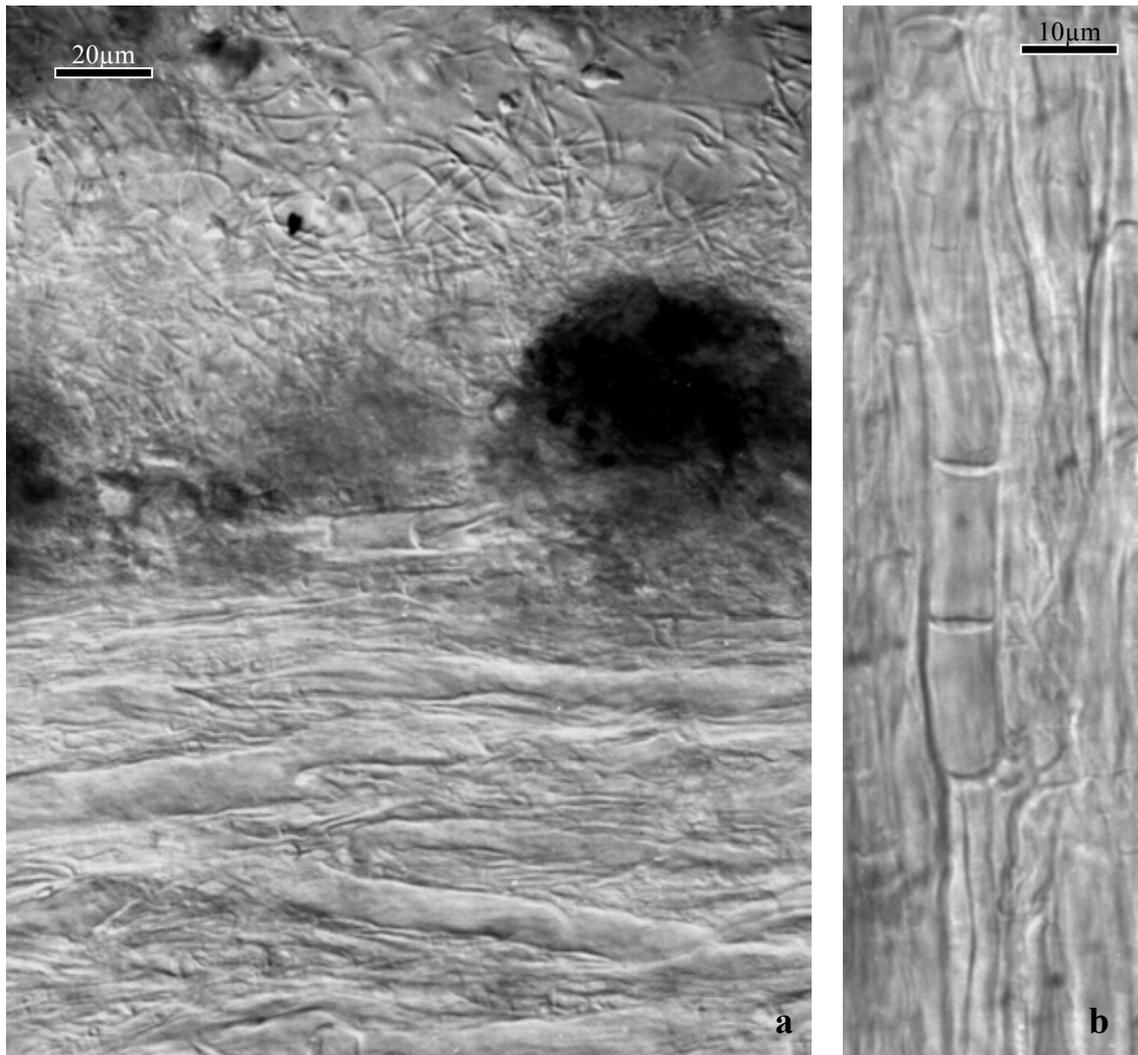


Abb. 186 *Lactarius piperatus*, Rhizomorphen: **a.** Längsschnitt, oben Außenschicht mit dickwandigen abziehenden Hyphen, innerer Teil mit Gefäß- und leiterartigen Hyphen. – **b.** Leiterartige Hyphe.

5 Nachweis zweier Pilzpartner in einer Ektomykorrhiza

5.1 Feldbeobachtungen

Unter den Fruchtkörpern von *Russula exalbicans* (Pers.) Melz. & Zv. befinden sich an *Betula pendula* Roth nur Ektomykorrhizen, die denen von *Lactarius pubescens* Fr. gleichen, wie sie INGLEBY et al. (1990) beschreiben. Es werden oft die Fruchtkörper beider Arten gleichzeitig oder zeitlich versetzt am selben Ort gefunden. Die Fruchtkörper von *Russula gracillima* Jul. Schäff. und *Lactarius torminosus* (Schaeff.: Fr.) S. F. Gray wachsen ebenfalls direkt nebeneinander unter *Betula pubescens* Ehrh. Die darunter befindlichen Bodenproben enthalten wiederum nur *Betula*-Ektomykorrhizen vom *Lactarius pubescens*-Typ. Morphologisch sind die unter den beiden *Russula*-Arten gefundenen Mykorrhizen vom *Lactarius*-Typ durch die sichtbaren Laticiferen und bei Verletzung austretende Milch gekennzeichnet. Sie gleichen morphologisch den Mykorrhizen von *L. pubescens* und *L. torminosus* ohne *Russula*-Beteiligung. Mykorrhizen eines der bekannten *Russula*-Typen (s.o.) sind nie bei *R. exalbicans* und *R. gracillima* gefunden worden.

Russula exalbicans wird im untersuchten Gebiet nur auf kalkhaltigen Böden gefunden, *Russula gracillima* dagegen bevorzugt saure, torfige Böden.

5.2 Molekularen Untersuchungen

(Tabelle 1)

Die PCR der Fruchtkörper-DNA mit den Primern ITS1 und ITS4 ergeben jeweils nur ein Produkt von unterschiedlichen Längen. Die PCR amplifiziert dagegen aus der Gesamt-DNA der Ektomykorrhizen jeweils zwei Produkte. Die Länge des kleineren PCR-Produkts der Ektomykorrhiza unter *R. exalbicans* stimmt mit der Länge des PCR-Produkts des Fruchtkörpers von *R. exalbicans* überein (650 Bp), das längere PCR-Produkt entspricht dem des Fruchtkörpers von *L. pubescens* (710 Bp). Ebenso verhält es sich mit den PCR-Produkten der Ektomykorrhiza unter *R. gracillima* (675 Bp) und *L. torminosus* (710 Bp) bezüglich der zugehörigen Fruchtkörper. Auch in der Restriktionsanalyse ergab sich, dass zu jedem DNA-Fragment der *Lactarius*- wie auch der *Russula*-Fruchtkörper ein entsprechendes DNA-Fragment aus der Ektomykorrhiza gefunden werden konnte. Die *Lactarius*- und *Russula*-DNA war in vergleichbaren Mengen in der Ektomykorrhiza vorhanden (abgeschätzt durch Vergleich der Bandenstärke).

Man kann folglich von einer Doppelmykorrhiza aus *R. gracillima* und *L. torminosus* bzw. aus *R. exalbicans* und *L. pubescens* sprechen.

In den reinen Mykorrhizen von *L. pubescens* und *L. torminosus* wird keine DNA von *Russula*-Arten nachgewiesen.

In den Rhizomorphen der Doppelmykorrhizen kann nur DNA der entsprechenden *Lactarius*-Art aber nicht von einer der *Russula*-Arten nachgewiesen werden.

Die einzelnen Arten lassen sich gut anhand ihres RFLP-Bandenmusters voneinander trennen. Eine innerartliche Variabilität der RFLPs wird nicht festgestellt.

	R. grac. Frk.	R. grac. + L. tor. My.	L. tor. Frk.	R. grac. + L. tor. Rh.	L.tor. My.	R. exal. Frk.	R. exal. + L. pub. My.	L. pub. Frk.	R. exal. + L. pub. Rh.	L. pub. Myk.
Unges.		710	710	710	710		710	710	710	710
	675	675								
						650	650			
Alu I		510	510	510	510		510	510	510	510
	460	460								
						440	440			
	225	230	230	230	230					
						220	220	215	215	215
EcoR I		405	405	405	405					
							390	392	392	392
	385	385				380	380			
		345	345	345	345		345	345	345	345
	305	305								
						285	285			
Hinf I		395	395	395	395					
	375	375				380	380	380	380	380
		360	360	360	360					
	320	320								
						310	310			
Taq I							360	360	360	360
		305	305	305	305		310	310	310	310
	270	270								
		195	195	195	195		195	195	195	195
						165	165			
	155	155								
	120	120				120	120			
							105	105	105	105
	85	85				80	80			
							70	70	70	70
	60	60				60	60	60	60	60
						50	50			

Tabelle 1 Ergebnisse der PCR und RFLP-Analyse mit vier Restriktionsenzymen in Basenpaaren. (Frk. = Fruchtkörper, My. = Mykorrhiza, Rh. = Rhizomorphe)

5.3 Morphologie und Anatomie

Da sich die beiden Doppelmykorrhizen (Nr. 59 und 60) bzw. die *Lactarius*-Mykorrhizen (Nr. 61 und 62) gleichen, werden sie jeweils in einer Beschreibung zusammengefasst.

5.3.1 Doppelmykorrhizen

59. *Lactarius torminosus* (Schaeff.: Fr.) S. F. Gray (Subgen. *Piperites*, Sekt. *Piperites*)

+ *Russula gracillima* Jul. Schäff. (Sekt. *Firmae*, Subsekt. *Exalbicantinae*)

+ *Betula pubescens* Ehrh.

60. *Lactarius pubescens* Fr. (Subgen. *Piperites*, Sekt. *Piperites*)

+ *Russula exalbicans* (Pers.) Melz.& Zv. (Sekt. *Firmae*, Subsekt. *Exalbicantinae*)

+ *Betula pendula* Roth

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, rosa bis hell orange-braun, Oberfläche glatt, von weißlichen Laticiferen netzartig durchzogen, bei Verletzung eine weiße Milch ausscheidend. Mantelschichten plektenchymatisch. Hartigsches Netz aus breiten und schmalen (Palmetti-Typ) Loben. Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Rhizomorphen häufig, zur entsprechenden *Lactarius*-Art gehörend.

Morphologische Merkmale

Mykorrhizensysteme (Abb. 187b) einfach bis mehrfach monopodial-pinnat verzweigt, bis 25 mm lang. Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 10 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, hell rosa bis orange-braun, an der Spitze heller, von weißlichen Laticiferen netzartig durchzogen, bei Verletzung eine weiße Milch ausscheidend.

Rhizomorphen (Abb. 187a) häufig, an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend oder frei ins Substrat gehend, stark netzartig verzweigt, bis 50 mm lang, bis 0,3 mm im Durchmesser, dem Mantel direkt entspringend. Oberfläche glatt rosa bis orange-braun. Abziehende Hyphen häufig.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht

Mantelcystiden: fehlend.

Äußerste Mantelschicht (Abb. 188, Abb. 192) locker bis dicht plektenchymatisch, Hyphen in stark ausgebildeter gelatinöse Matrix eingebettet, stark verzweigt, Zellen 5-60(70) x 2-6 µm, oft an den Septen bis 13µm trompetenartig erweitert, Wände 0,3 µm. Von Laticiferen netzartig durchzogen, diese verzweigt, (5) 7-10 µm breit, oft bis selten oder nicht septiert, Abstand zwischen den Septen 8-100(>150) µm. Auf der äußeren Mantelschicht ein lockeres Netz aus 2-5 µm dünnen Hyphen, diese in gelatinöse Matrix ringartig angeordnet (Abb. 188a, Abb. 192a).

Mittlere Mantelschicht (Abb. 189, Abb. 190a, Abb. 193, Abb. 194a) dicht plektenchymatisch, Hyphen, Zellen nahe der Außenschicht 10-50 x 2-7µm, an den Septen seltener trompetenartig erweitert, Zellen nach innen breiter (5-10 µm) werdend, trompetenartige Erweiterun-

gen an den Septen schwach ausgeprägt, meistens fehlend, Wände 0,3 µm. Von Laticiferen netzartig durchzogen, diese verzweigt, (7) 10-20 µm breit, nicht oder selten septiert, Abstand zwischen den Septen 8-150(200) µm.

Mantelinnenseite (Abb. 190b, Abb. 194b) dicht plektenchymatisch, gestreckt, 10-60 x 2-6 µm.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zum Mantel der Flanke zeigend.

Abziehende Hyphen 2-4 µm breit, Wände 0,3 µm.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 191):

Beschreibung siehe bei *Lactarius torminosus*.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt (Abb. 200a):

Mantel 15-20 µm dick, an der Spitze ca. 15 µm, ungeschichtet, Zellen tangential 1-20 µm, radial 1-6 µm, an der Spitze Zellen tangential 1-10 µm, radial 1-5 µm. Reste von Kalyptrazellen in einer Reihe, in einer Lage von 5-10 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 8-20 µm, schräg-radial 30-50 µm; Haustorien nicht beobachtet. Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, zwei Typen von Loben, (1) im Schnitt Zellen subglobos bis fusiform, 5-10 x 5-20 µm, in Aufsicht grob gelappte, 5-12 µm breite Loben, (2) im Schnitt Zellen rechteckig, 1-2 µm dick, in Aufsicht unregelmäßig gelappt (Palmetti-Typ), Einzelloben 1-2 µm breit. Hartigsches Netz im Tangentialschnitt aus großen runden Zellen (7-12 µm im Durchmesser) und kleinen rechteckigen Zellen (1-2 µm breit) zusammengesetzt (Abb. 201).

Makro- und mikrochemische Reaktionen:

Wasser: gloeopleren Elemente (Latexzellen und Laticiferen) mit weiß-milchigem Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Elementen zusammenfließend, blau-schwarz werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst, Kristalle bildend.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: blau.

KOH: -

Melzers Reagenz: -

Untersuchtes Material *Russula gracillima*:

Tschechien, České Budejovice, Kraj: Jihocesky, Okres: Prachatice, Husinec, trockengelegtes Moor, unter *Betula pubescens* Ehrh. zusammen mit *Lactarius torminosus* (Schaeff.: Fr.) S. F. Gray (LB 286), 14.09.1996, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 285 und Mykorrhiza MLB 285 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Landshut, Gmd. Essenbach, Unterwattenbach, ca. 2,5 km östl. von Unterwattenbach, südl. des Moorgrabens, unter *Betula pubescens* Ehrh., 48°37'20" N, 12°16'30" O, 375m über NN, MTB Nr. 7339, 17.09.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 980 und Mykorrhiza MLB 980 (in M).

Untersuchtes Material *Russula exalbicans*:

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Allach, Alter Autobahndamm, Kiesaufschüttung von ca.1940, zwischen Goteboldstr. und Paul Erlich Weg, unter *Betula pendula* Roth, 48°11'18" N, 11°26'30" O, 510m über NN, MTB Nr. 7834, 22.09.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 969 und Mykorrhiza MLB 969 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Allach, Alter Autobahndamm, Kiesaufschüttung von ca.1940, östl. des Lochholz, unter *Betula pendula* Roth, 48°11'55" N, 11°27'15" O, 510m über NN, MTB Nr. 7834, 22.09.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 976 und Mykorrhiza MLB 976 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Allach, Pasteurstr., östl. des Bahnübergangs, auf alter Kiesaufschüttung unter *Betula pendula* Roth auf kalkigem Kies, 48°11'50" N, 11°27'30" O, 500m über NN, MTB Nr. 7834, 27.09.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 983 und Mykorrhiza MLB 983 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Fasanarie Nord, nördl. des Rangierbahnhofs, westl. Bahnlinie n. Freising, unter *Betula pendula* Roth, 48°11'40" N, 11°31' O, 500m über NN, MTB Nr. 7835, 02.11.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1085 und Mykorrhiza MLB 1085 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Allach, Kiesaufschüttung (Reste des Autobahndammes von ca. 1940) an der Pasteurstr., westl. des Bahnübergangs, unter *Betula pendula* Roth neben *Lactarius pubescens* Fr. (Nr. 1989), 48°12'08" N, 11°27'43" O, 500m über NN, MTB Nr. 7734, 27.10.1999, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1990 und Mykorrhiza MLB 1990 (in M).

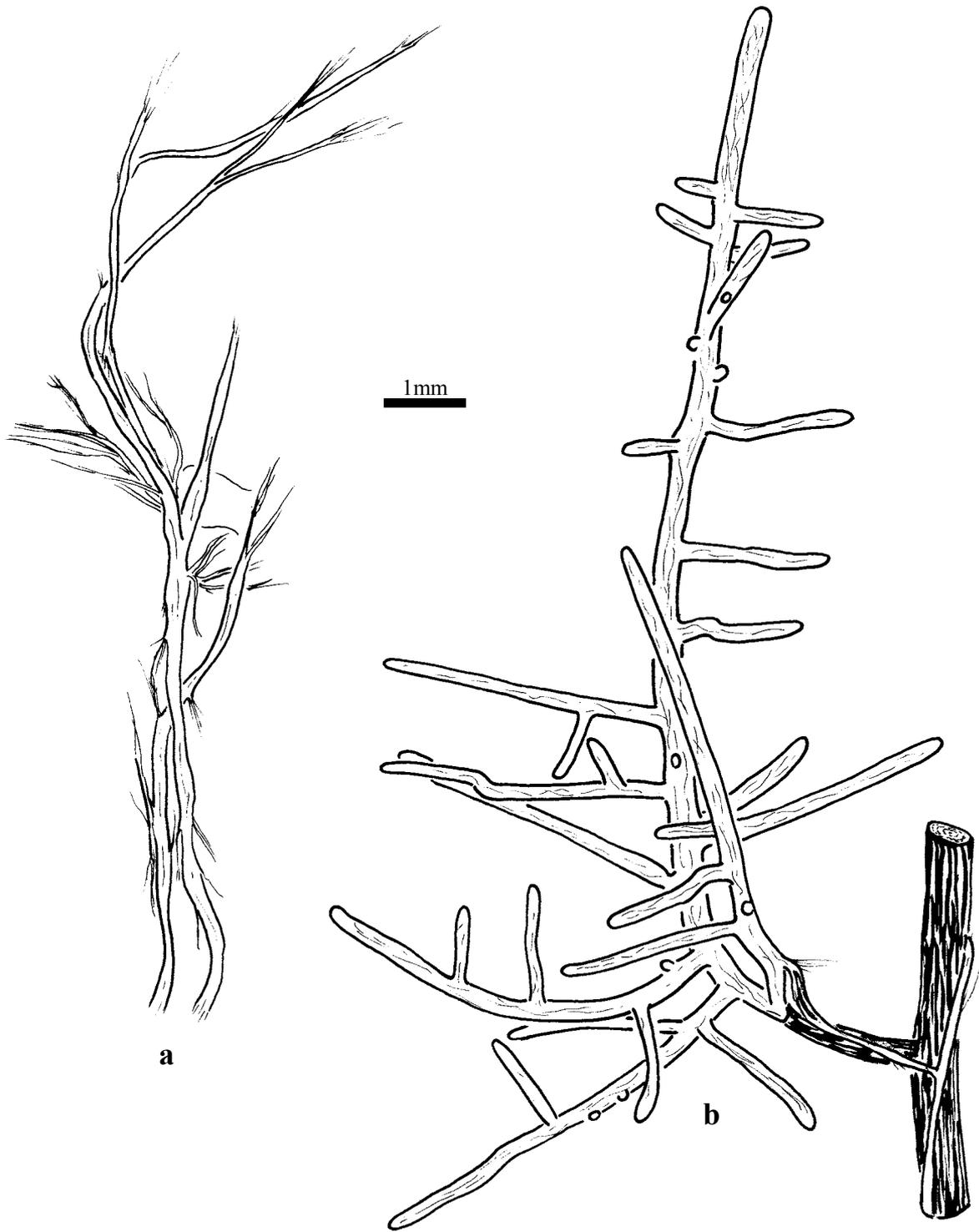


Abb. 187 *Lactarius torminosus* + *Russula gracillima* (MLB 285), Habitus: **a.** Freie Rhizomorphen. – **b.** Mykorrhizensystem mit Rhizomorphen.

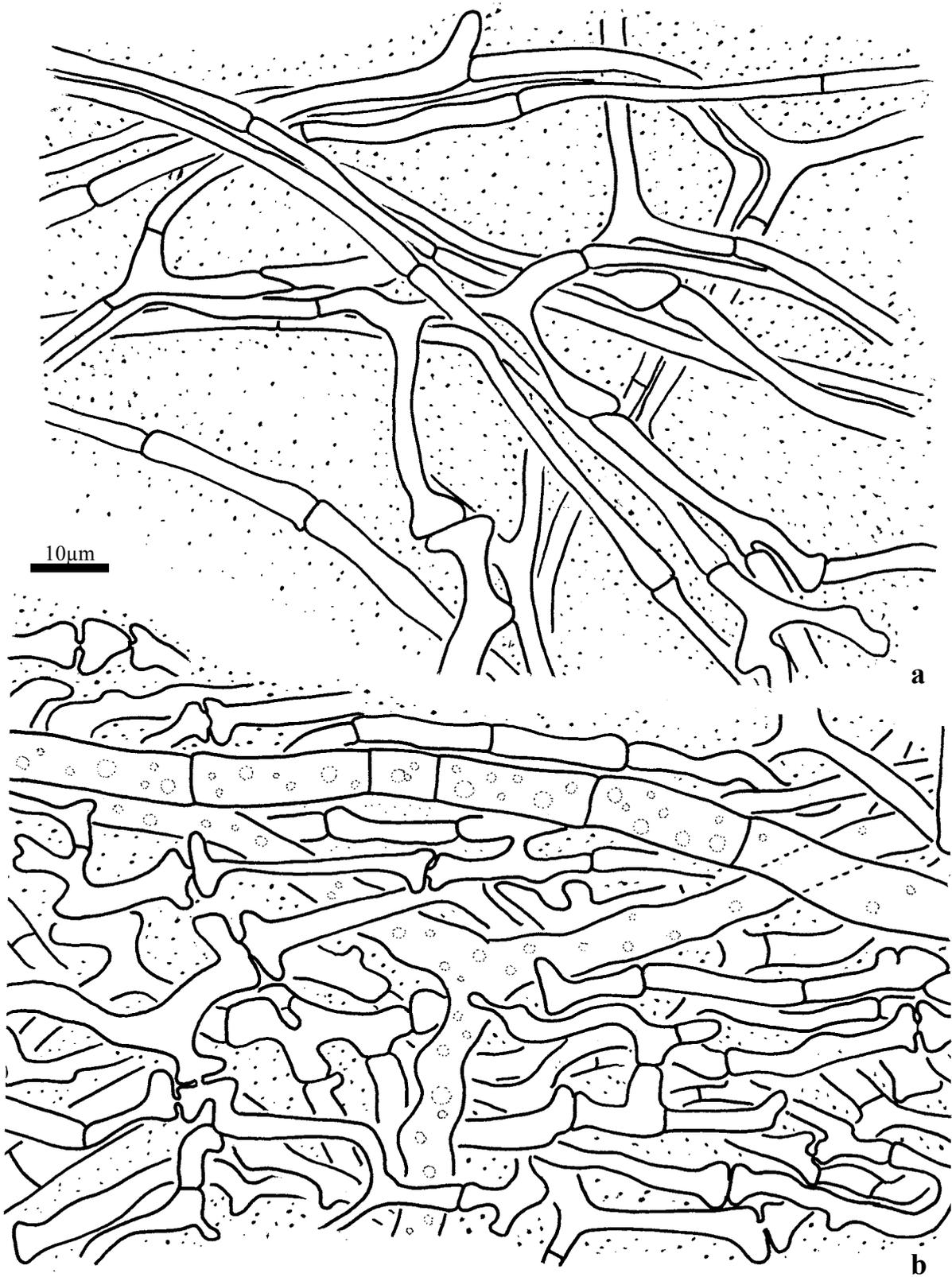


Abb. 188 *Lactarius torminosus* + *Russula gracillima* (MLB 285), Mantel in Flächenansicht: a. Dünne Hyphen auf der Manteloberfläche. – b. Äußere Mantelschicht mit Laticiferen.

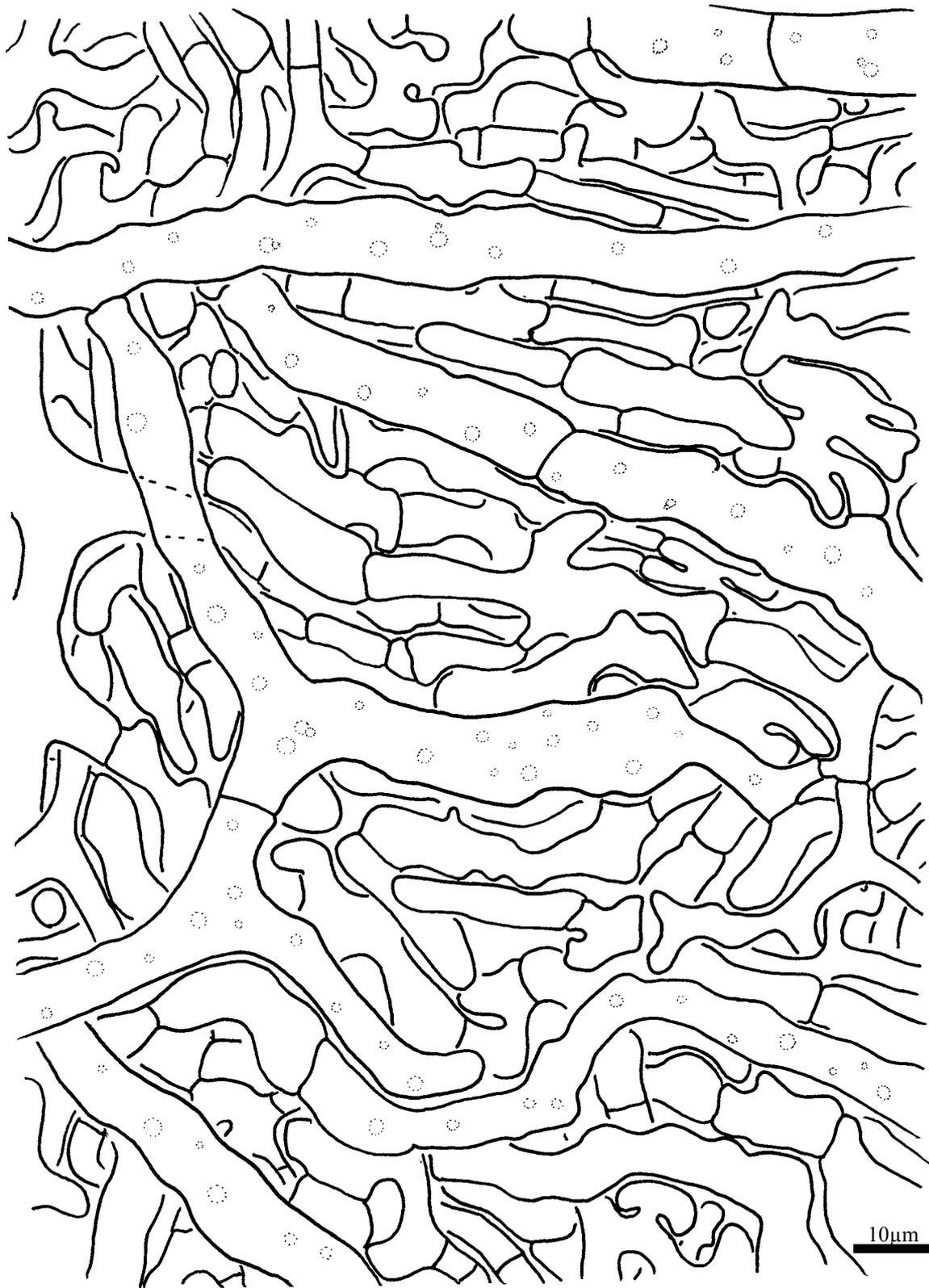


Abb. 189 *Lactarius torminosus* + *Russula gracillima* (MLB 285), Mantel in Flächenansicht: Mittlere Mantelschicht.

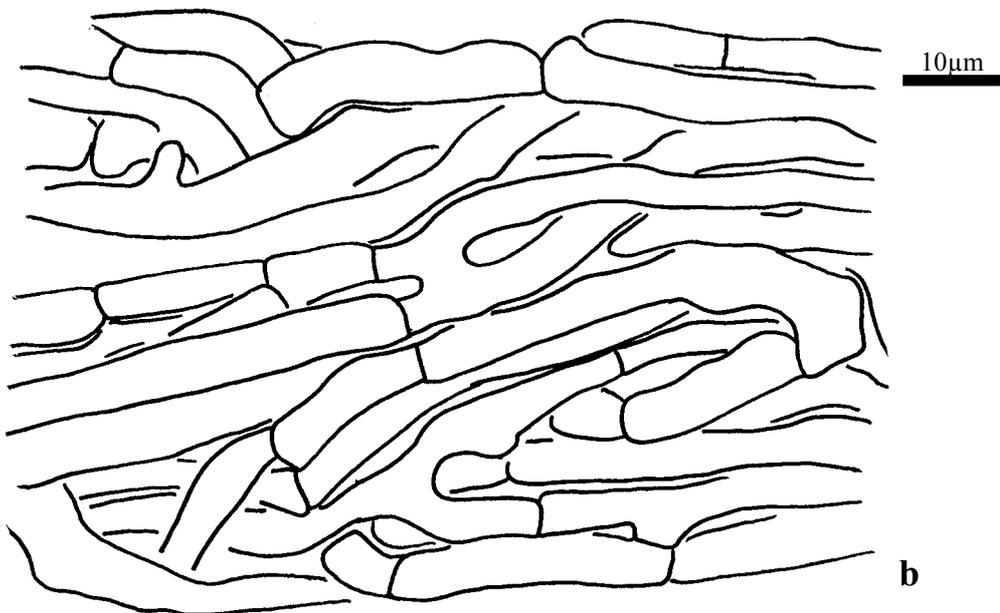
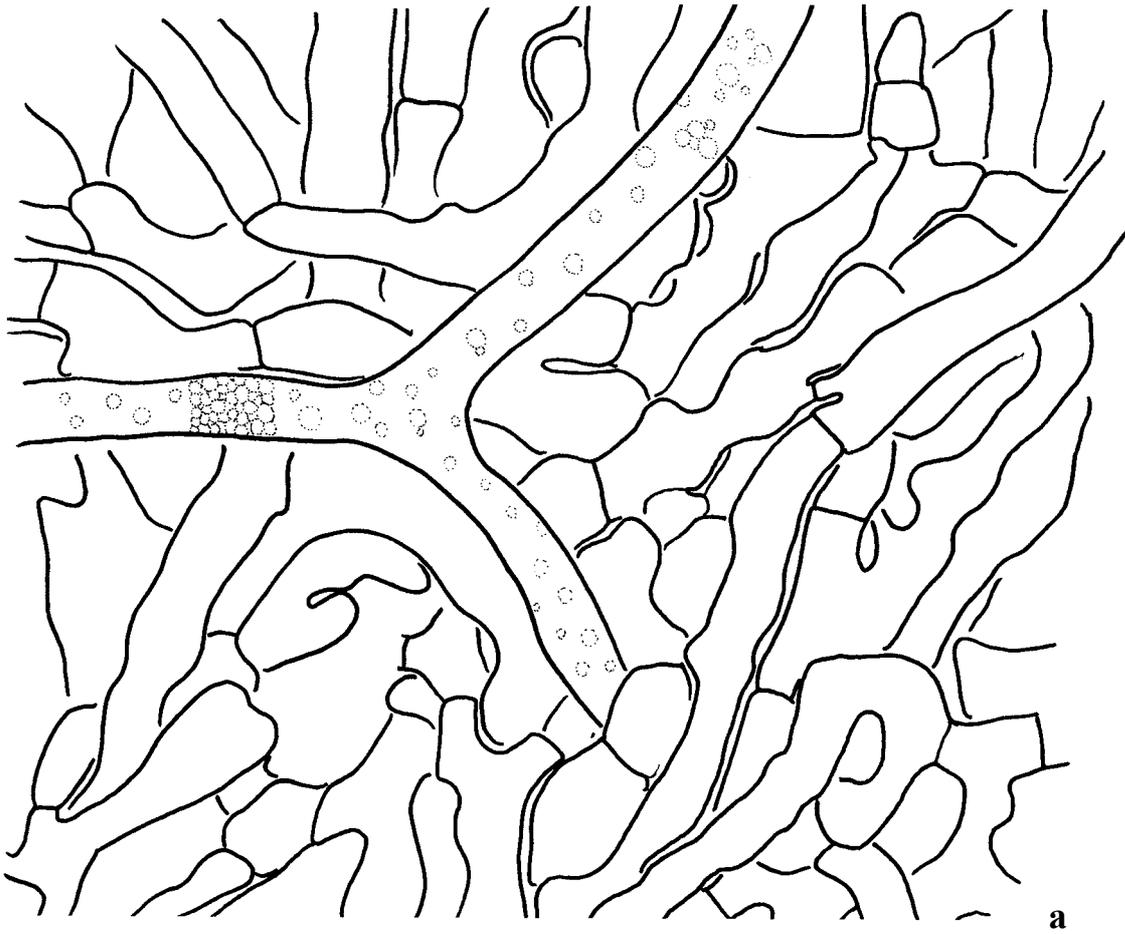


Abb. 190 *Lactarius torminosus* + *Russula gracillima* (MLB 285), Mantel in Flächenansicht: **a.** Mittlere Mantelschicht nahe der Innenseite. – **b.** Mantelinnenseite.

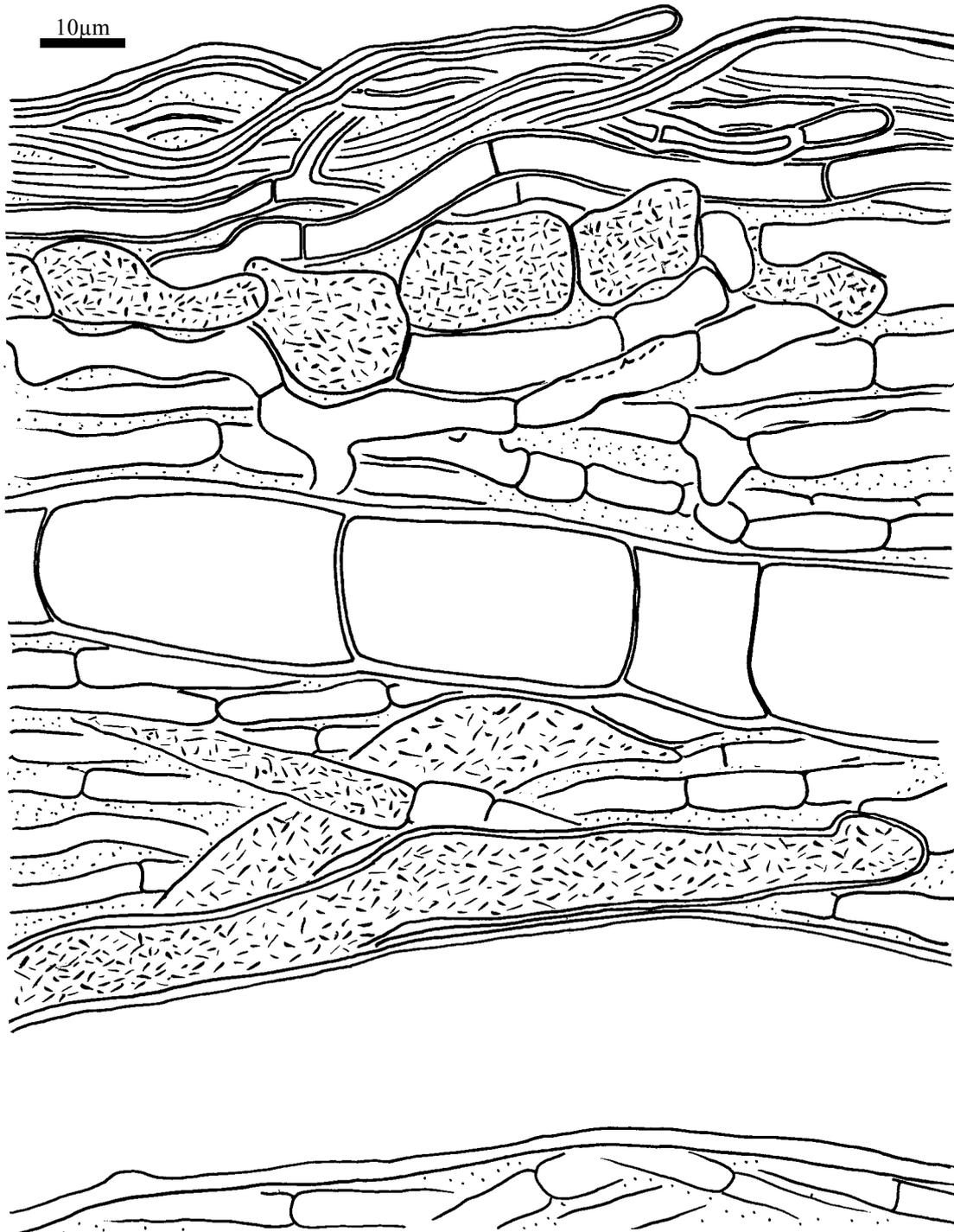


Abb. 191 *Lactarius torminosus* (MLB 285), Rhizomorpe im Längsschnitt: Äußere Schicht (oben) aus dickwandigen Hyphen, darunter Schicht mit kurzen gloeopleren Zellen mit kristallinem Inhalt, innerer Teil mit Laticiferen mit kristallinem Inhalt, Gefäß- und leiterartigen Hyphen. (Text bei *Lactarius*-Mykorrhizen).

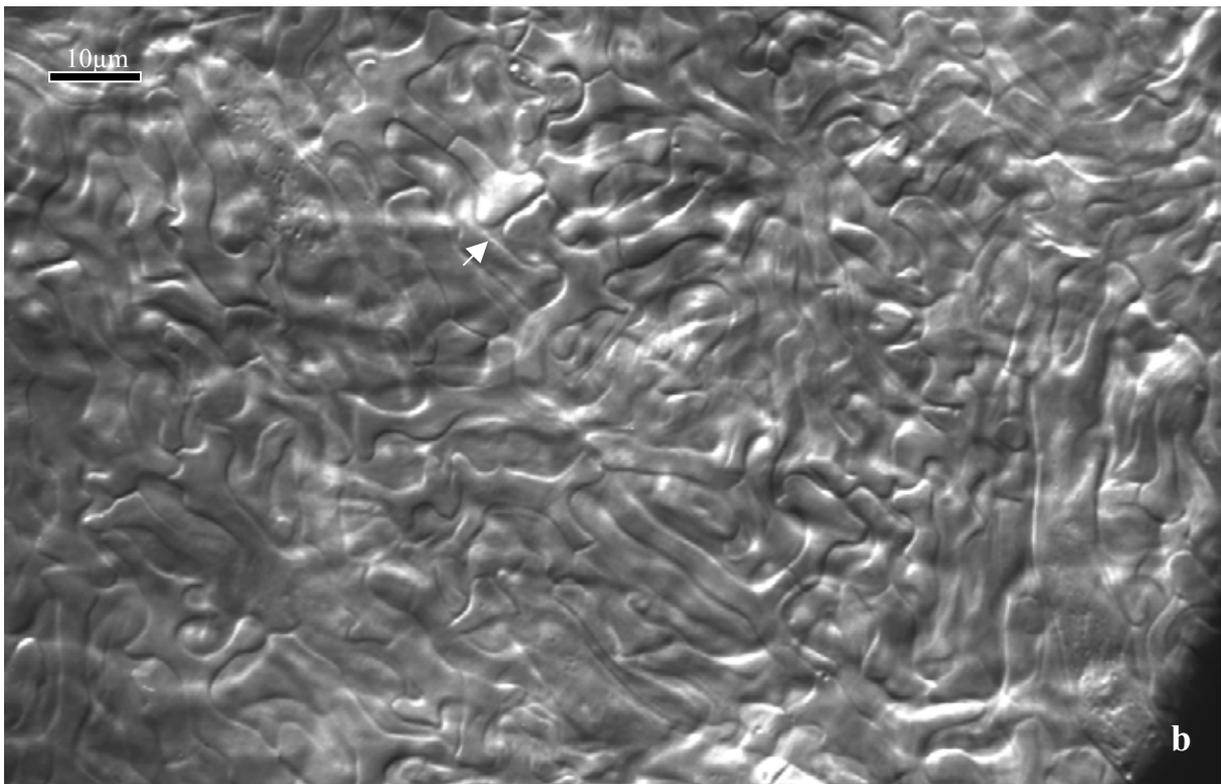
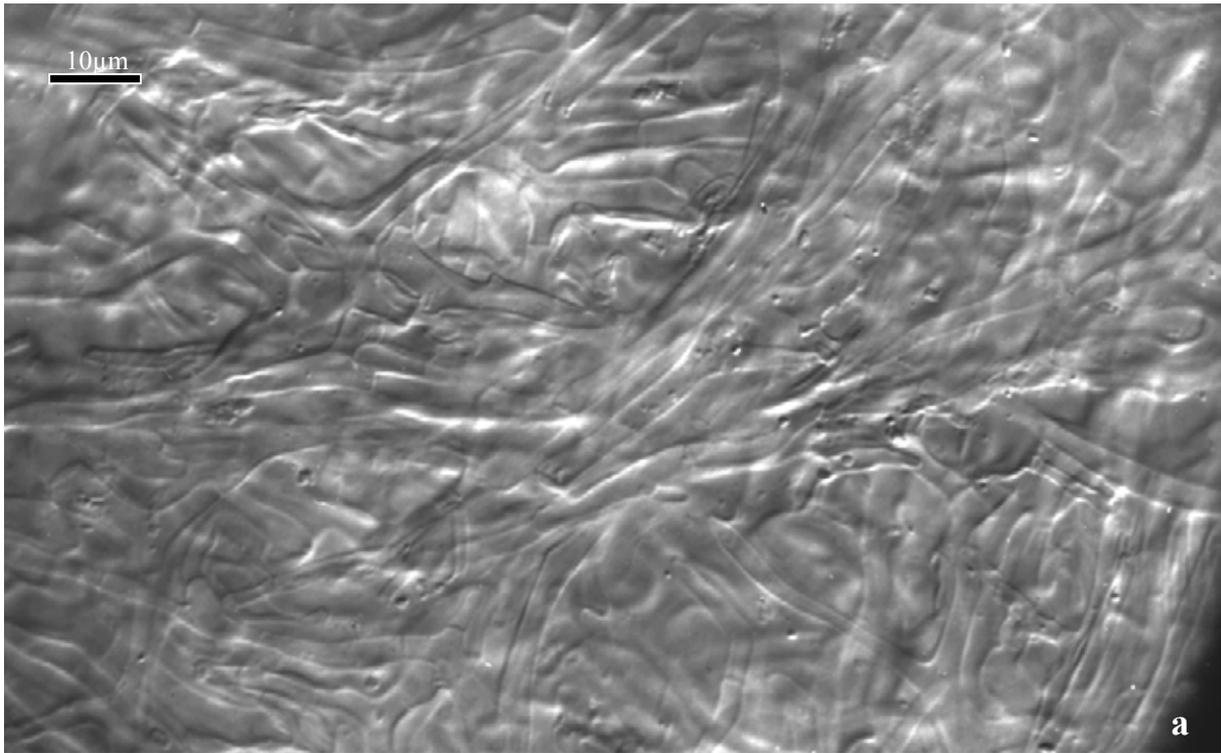


Abb. 192 *Lactarius pubescens* + *Russula exalbicans* (MLB 983), Mantel in Flächenansicht: **a.** Manteloberfläche mit dünnen Hyphen in gelatinöser Matrix. – **b.** Äußere Mantelschicht, Hyphen zum Teil mit trompetenartigen Aufblähungen an den Septen (Pfeil).

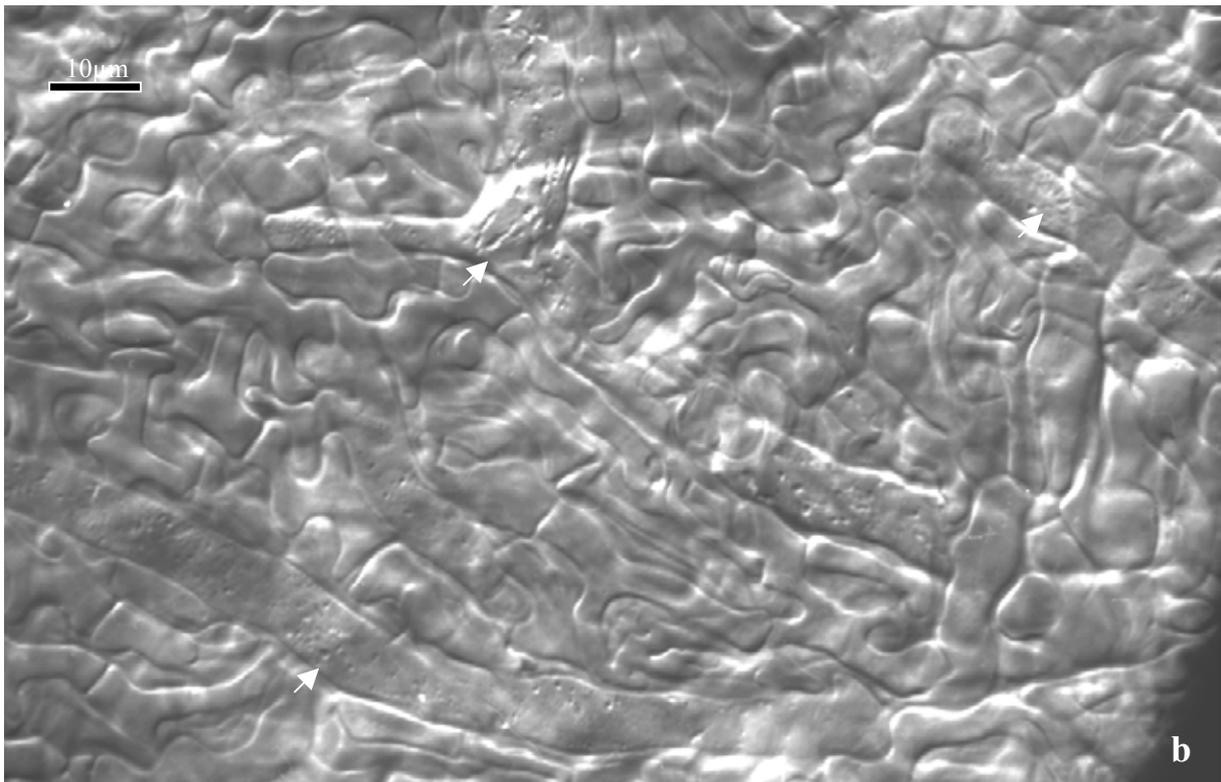
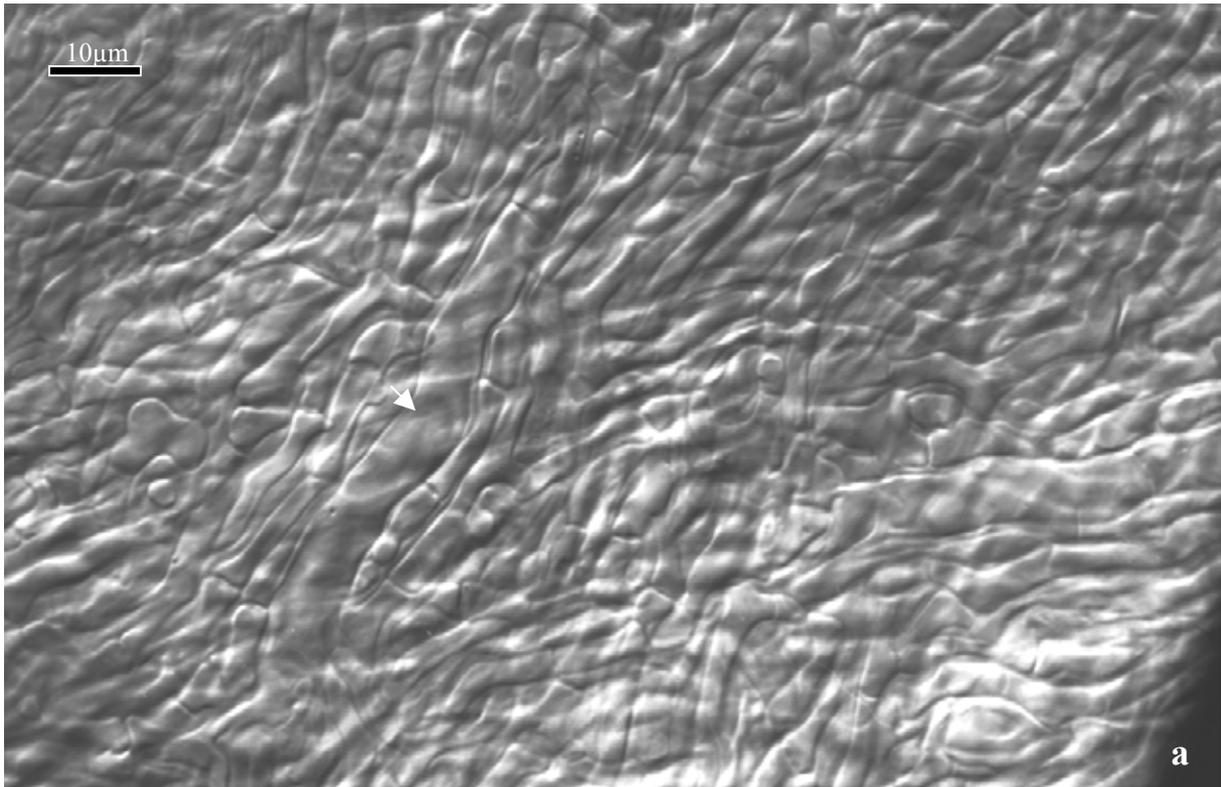


Abb. 193 *Lactarius pubescens* + *Russula exalbicans* (MLB 983), Mantel in Flächenansicht: **a.** -**b.** Mittlere Mantelschichten nahe der Außenseite mit Laticiferen (Pfeile).

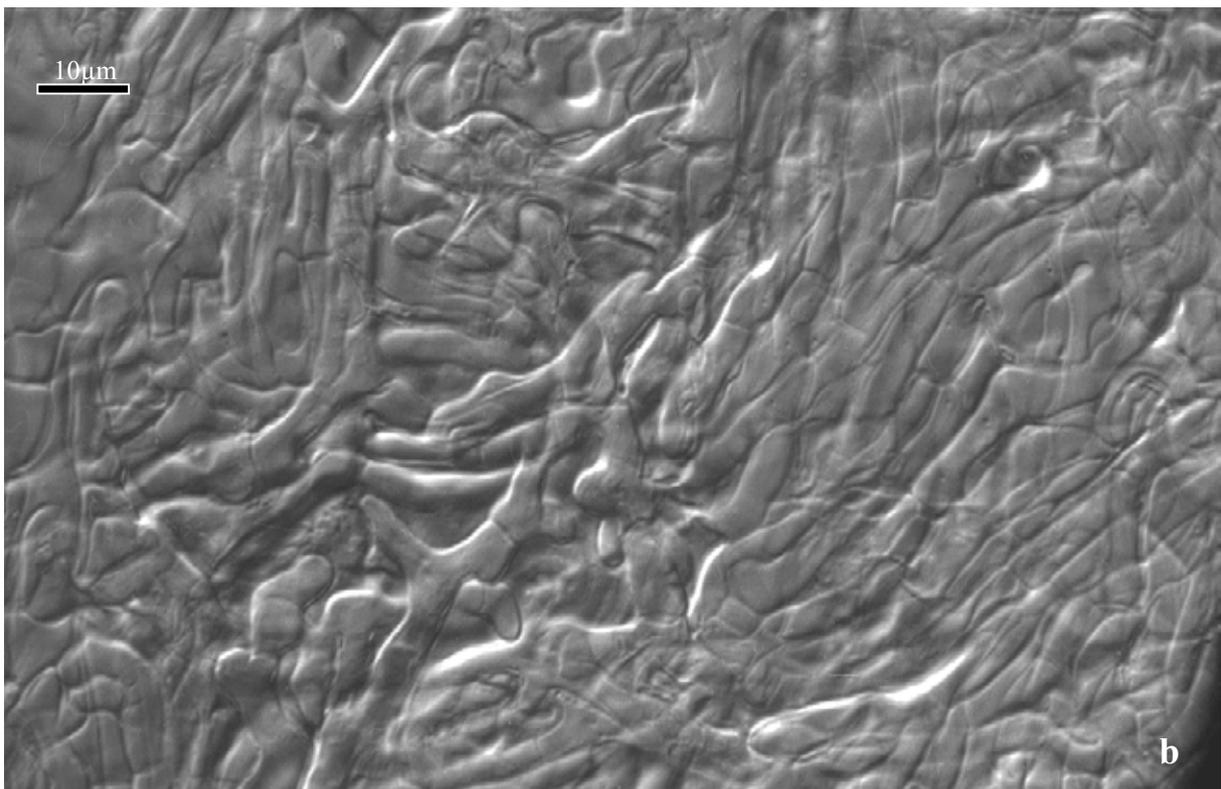
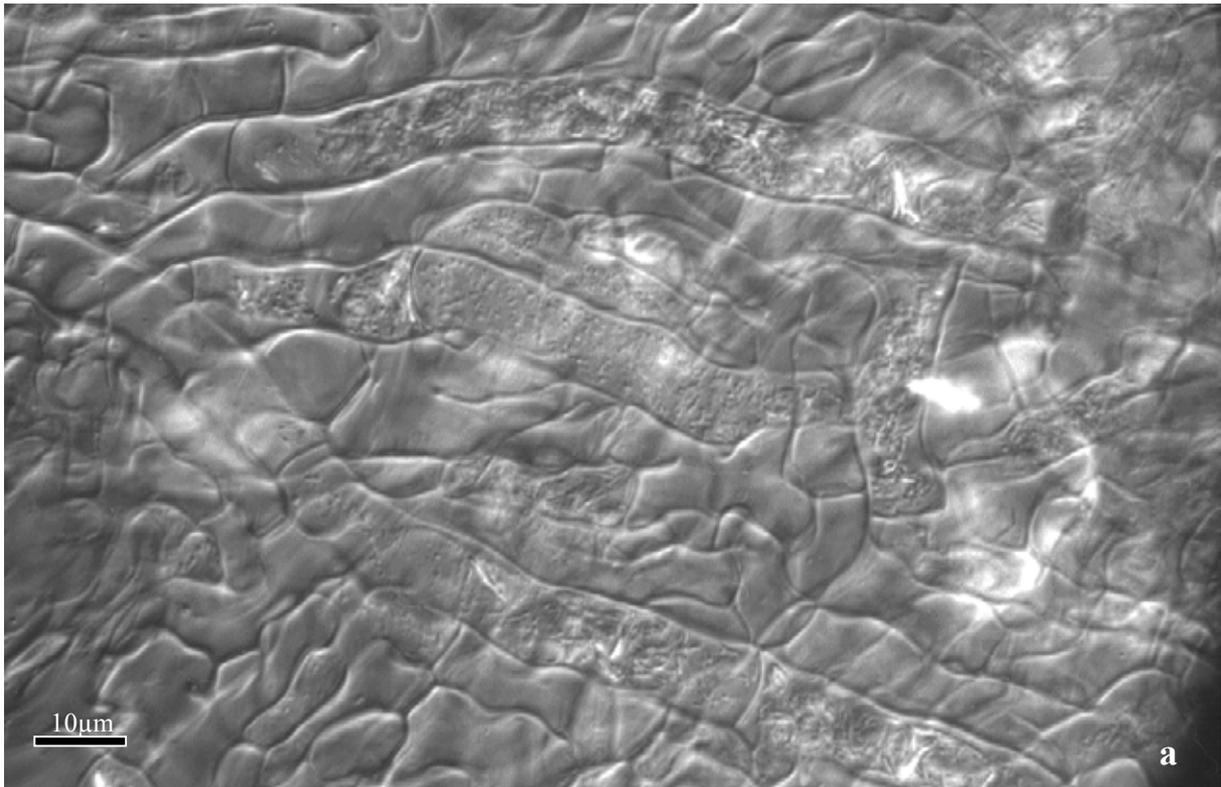


Abb. 194 *Lactarius pubescens* + *Russula exalbicans* (MLB 983), Mantel in Flächenansicht: **a.** Mittlere Mantelschicht mit Laticiferen. - **b.** Mantelinnenseite.

5.3.2 *Lactarius*-Mykorrhizen

61. *Lactarius torminosus* (Schaeff.: Fr.) S. F. Gray (Subgen. *Piperites*, Sekt. *Piperites*)

+ *Betula pubescens* Ehrh (+ *Betula pendula* Roth.)

62. *Lactarius pubescens* Fr. (Subgen. *Piperites*, Sekt. *Piperites*)

+ *Betula pendula* Roth.

Kurzbeschreibung

Ektomykorrhizen regelmäßig monopodial-pinnat verzweigt, rosa bis hell orange-braun, Oberfläche glatt, von weißlichen Laticiferen netzartig durchzogen, bei Verletzung eine weiße Milch ausscheidend. Mantelschichten plektenchymatisch. Hartigsches Netz nur aus breiten Loben.

Rhizomorphen häufig, Außenschicht aus dickwandigen Hyphen und großen Latex gefüllten Zellen, innerer Teil mit Gefäßhyphen und engseptierten, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen und Laticiferen.

Alle Septen einfach, Schnallen fehlend.

Morphologische Merkmale

Mykorrhizensysteme einfach bis mehrfach monopodial-pinnat verzweigt, bis 25 mm lang Hauptachse 0,3-0,5 mm im Durchmesser. Seitenachsen gerade, bis 10 mm lang, 0,3-0,4 mm im Durchmesser. Oberfläche glatt, hell rosa bis orange-braun, an der Spitze heller, von weißlichen Laticiferen netzartig durchzogen, bei Verletzung eine weiße Milch ausscheidend.

Rhizomorphen häufig, an Wurzeln des Wirtsbaumes entlanglaufend oder frei ins Substrat gehend, stark netzartig verzweigt, bis 50 mm lang, bis 0,3 mm im Durchmesser, meistens dem Mantel direkt entspringend. Oberfläche glatt, rosa bis orange-braun. Abziehenden Hyphen häufig.

Anatomische Merkmale des Mantels in Flächenansicht

Mantelcystiden fehlend.

Äußerste Mantelschicht (Abb. 195, Abb. 198) plektenchymatisch, Hyphen in stark ausgebildeter gelatinöse Matrix eingebettet, stark verzweigt, Zellen 5-60(70) x 2-10 µm, oft an den Septen bis 19µm trompetenartig erweitert, Wände 0,3 µm. Von Laticiferen netzartig durchzogen, diese verzweigt, (5) 9-13 µm breit, oft bis selten oder nicht septiert, Abstand zwischen den Septen 10-110(>150) µm. Auf der äußeren Mantelschicht ein lockeres Netz aus 2-5 µm dünnen Hyphen, diese in gelatinöse Matrix ringartig angeordnet (Abb. 198a).

Mittlere Mantelschicht (Abb. 196, Abb. 197, Abb. 199a) dicht plektenchymatisch, Hyphen in gelatinöse Matrix eingebettet, Zellen nahe der Außenschicht 10-50 x 2-7µm, an den Septen seltener trompetenartig erweitert, Zellen nach innen breiter (5-10 µm) werdend, trompetenartige Erweiterungen an den Septen schwach ausgeprägt, meistens fehlend, Wände 0,3 µm. Von Laticiferen netzartig durchzogen, diese verzweigt, (5) 10-17 µm breit, oft bis selten oder nicht septiert, Abstand zwischen den Septen 10-100(>150) µm.

Mantelinnenseite (Abb. 199b) dicht plektenchymatisch, gestreckt, 10-60 x 2-6 µm.

Mantel der Spitze keine Unterschiede zum Mantel der Flanke zeigend.

Abziehende Hyphen 2-4 µm breit, Wände 0,3 µm.

Anatomische Merkmale der Rhizomorphen im Längsschnitt (Abb. 191)

Unterteilt in eine äußere Schicht und einen inneren Bereich.

Äußere Schicht mit gelatinöser Matrix, Hyphen gestreckt, 2,5-4(5) µm breit, Wände 1-1,5 µm dick, glatt, gelblich bis hellbraun. Darunter Schicht aus 1-2 Reihen mit Latex gefüllten Zellen, diese 10-30 µm lang, 5-15 µm breit, Wände farblos bis gelblich, 0,3 µm dick.

Innerer Teil bis ca. 250 µm mächtig, mit gelatinöser Matrix, einfache Hyphen 3-6 µm breit, Wände 0,3 µm; Gefäßhyphen teilweise verzweigt, 10-30 µm breit, mehrere 100 µm lang, Wände 1-2,5 µm, an den Septen meistens eingeschnürt, Septen ohne sichtbaren Porus oder aufgelöst; leiterartige Hyphen verzweigt, 10-25 µm breit, Wände 1-1,5 µm, an Septen nicht eingeschnürt, Abstand zwischen Septen 10-40 µm, Septen 0,5-1 µm dick, ohne sichtbaren Porus, gruppenweise in die gleiche Richtung gewölbt oder gerade. Laticiferen 5-20 µm breit, Wände 0,3-1,5 µm dick. Alle Wände hyalin, farblos.

Anatomische Merkmale im Längsschnitt (Abb. 200b)

Mantel 15-20 µm dick, an der Spitze ca. 15 µm, ungeschichtet, Zellen tangential 1-20 µm, radial 1-6 µm, an der Spitze Zellen tangential 1-10 µm, radial 1-5 µm. Reste von Kalyptrazellen in einer Reihe, in einer Lage von 5-10 µm. Tanninzellen fehlend. Rhizodermiszellen schräg zur Wurzeloberfläche ausgerichtet, schräg-tangential 8-20 µm, schräg-radial 30-50 µm. Haustorien nicht beobachtet. Hartigsches Netz paraepidermal, im Schnitt Hyphen in einer Reihe, nur ein Typ von Loben, im Schnitt Zellen subglobos bis fusiform, 5-10 x 5-20 µm, in Aufsicht wenige, 5-12 µm breite Loben. Hartigsches Netz im Tangentialschnitt (Abb. 201b) nur aus großen runden Zellen (7-12 µm im Durchmesser) zusammengesetzt

Makrochemische Reaktionen

Wasser: gloeopler Elemente (Latexzellen und Laticiferen) mit weiß-milchigem Inhalt aus Tröpfchen.

Sulfovanillin: Tröpfchen in gloeopleren Elementen zusammenfließend, blau-schwarz werdend.

Milchsäure: Tröpfchen in gloeopleren Zellen aufgelöst, Kristalle bildend.

Baumwollblau: Zellwände blau.

FeSO₄: -

Guaiac: blau.

KOH: -

Melzers Reagenz: -

Untersuchtes Material *Lactarius torminosus*:

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Traunstein, Gmd. Grassau im Chiemgau, Kendlmühlfilz, südl. des Chiemsees, *Betula pubescens* Ehrh. 47°47'30" N, 12°26'30" O, 535m über NN, MTB Nr. 8240. 28.09.1997, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 550 und Mykorrhiza MLB 550 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Niederbayern, Lkr. Landshut, Gmd. Essenbach, Unterwattenbach, ca. 2,5 km östl. von Unterwattenbach, südl. des Moorgrabens, unter *Betula pubescens* Ehrh. 48°37'20" N, 12°16'30" O, 375m über NN, MTB Nr. 7339. 17.09.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 981 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Starnberg, Gmd. Tutzing, Waldschmidt-Schlucht, am Bach Kalkgraben, nördl. des Dorfes, östl. der Bahnlinie, südl. des Pfaffenbergs, unter *Betula pendula* Roth. 47°55'20" N, 11°17' O, 640m über NN, MTB Nr. 8033, 24.09.1997 leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 545 und Mykorrhiza MLB 545 (in M).

Tschechien, České Budejovice, Kraj: Jihočeský, Okres: Prácheň, Husinec, trockengelegtes Moor, unter *Betula pubescens* Ehrh. In der Nähe von *Russula gracillima* (LB Nr. 285), 14.09.1996, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 286 und Mykorrhiza MLB 286 (in M).

Untersuchtes Material *Lactarius pubescens*:

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Allach, Kiesaufschüttung (Reste des Autobahndammes von ca. 1940) an der Pasteurstr., westl. des Bahnübergangs, unter *Betula pendula* Roth. 48°12'08" N, 11°27'43" O, 500m über NN, MTB Nr. 7734, 03.10.1996, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 316 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Allach, Alter Autobahndamm, Kiesaufschüttung von ca.1940, zwischen Goteboldstr. und Paul Erlich Weg, südl. Teil, unter *Betula pendula* Roth, 48°11'18" N, 11°26'30" O, 510m über NN, MTB Nr. 7834, 23.10.1996, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 326 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Allach, Kiesaufschüttung (Reste des Autobahndammes von ca. 1940) an der Pasteurstr., westl. des Bahnübergangs, unter *Betula pendula* Roth neben *Russula exalbicans* (Pers.) Melz.& Zv. (Nr. 1990) 48°12'08" N, 11°27'43" O, 500m über NN, MTB Nr. 7734, 27.10.1999, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB Nr. 1989 und Mykorrhiza MLB 1989 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, Lkr. Traunstein, Gmd. Grassau im Chiemgau, Kendlmühlfilz, südl. des Chiemsees, Wegrand, unter *Betula pubescens* Ehrh., 47°47'30" N, 12°26'30" O, 535m über NN, MTB Nr. 8240, 28.08.1999, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB 1229 und Mykorrhiza MLB 1229 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Fasanarie Nord, nördl. des Rangierbahnhofs, westl. Bahnlinie n. Freising, unter *Betula pendula* Roth. 48°11'40" N, 11°31' O, 500m über NN, MTB Nr. 7835, 02.11.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB Nr. 1088 und Mykorrhiza MLB 1988 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Allach, Pasteurstr., östl. des Bahnübergangs, auf alter Kiesaufschüttung unter *Betula pendula* Roth auf kalkigem Kies. 48°11'50" N, 11°27'30" O, 500m über NN, MTB Nr. 7834, 27.09.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB Nr. 984 (in M).

Deutschland, Bayern, Bez. Oberbayern, München, Allach, Alter Autobahndamm, Kiesaufschüttung von ca.1940, zwischen Goteboldstr. und Paul Erlich Weg, unter *Betula pendula* Roth, 48°11'18" N, 11°26'30" O, 510m über NN, MTB Nr. 7834, 22.09.1998, leg. & det. L. Beenken, Fruchtkörper LB Nr. 971 und Mykorrhiza MLB 971 (in M).

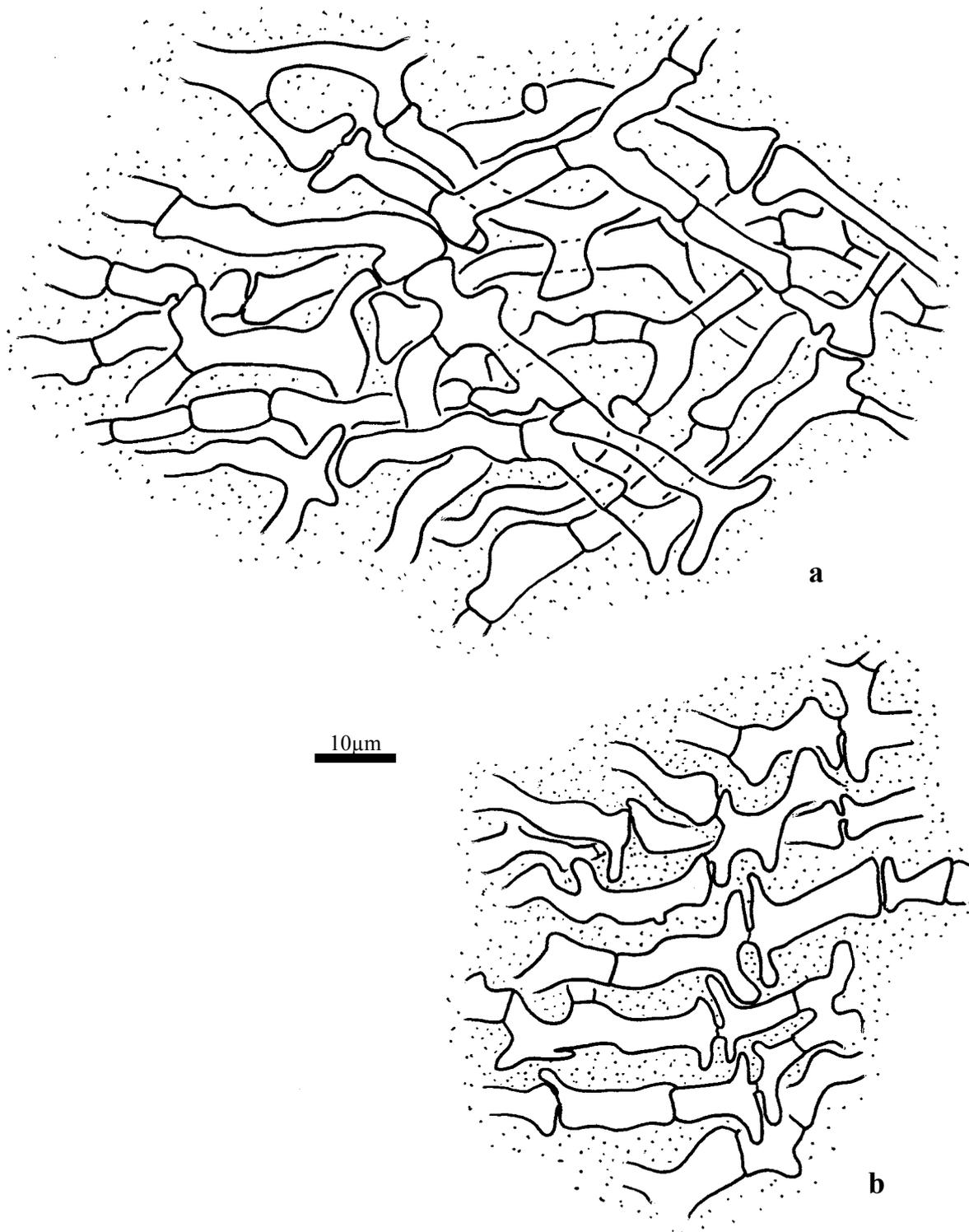


Abb. 195 *Lactarius torminosus* (MLB 545), Mantel in Flächenansicht: **a.-b.** Äußere Mantelschicht, Hyphen an den Septen oft trompetenartig erweitert.

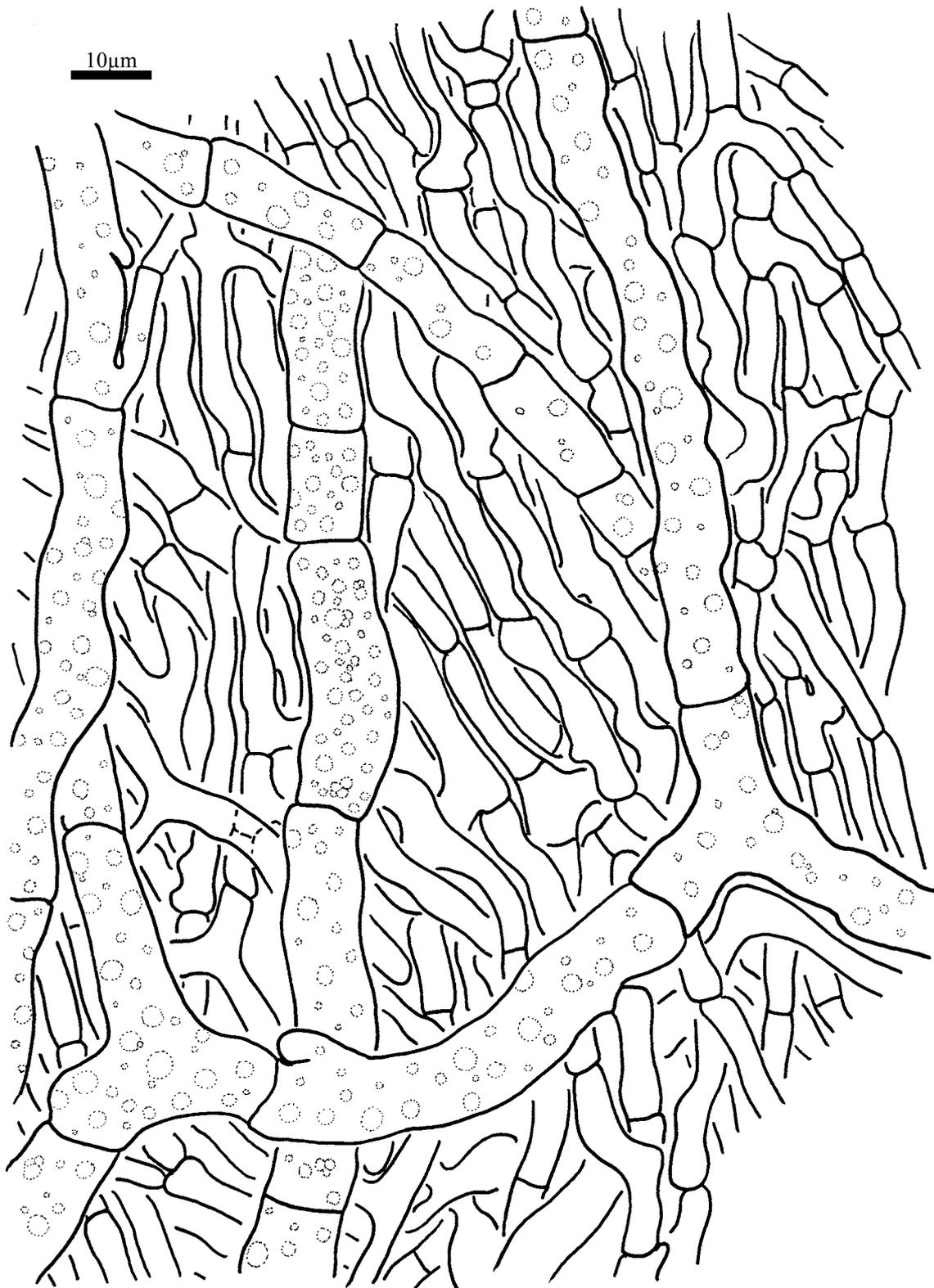


Abb. 196 *Lactarius torminosus* (MLB 545), Mantel in Flächenansicht: Mittlere Mantelschicht mit Laticiferen, nahe der Oberfläche.

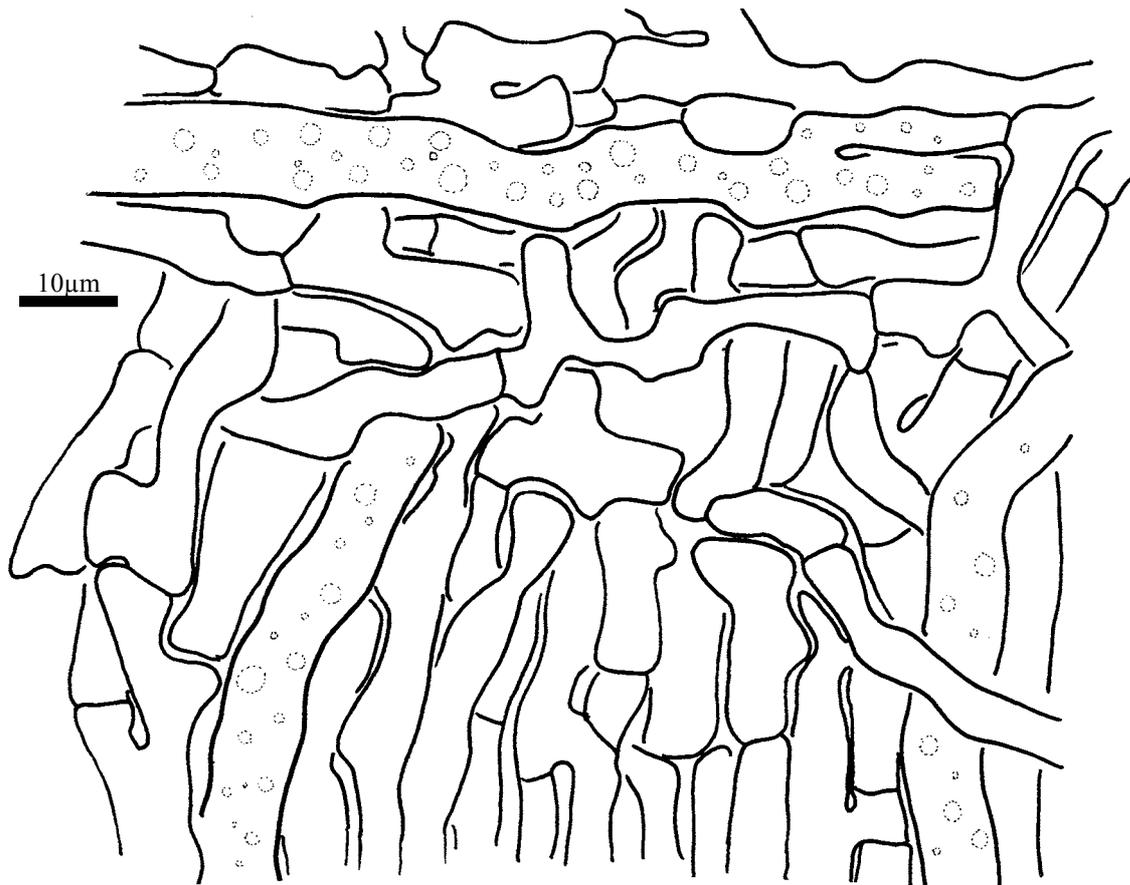


Abb. 197 *Lactarius torminosus* (MLB 545), Mantel in Flächenansicht: Mittlere Mantelschicht nahe der Innenseite, mit Laticiferen.

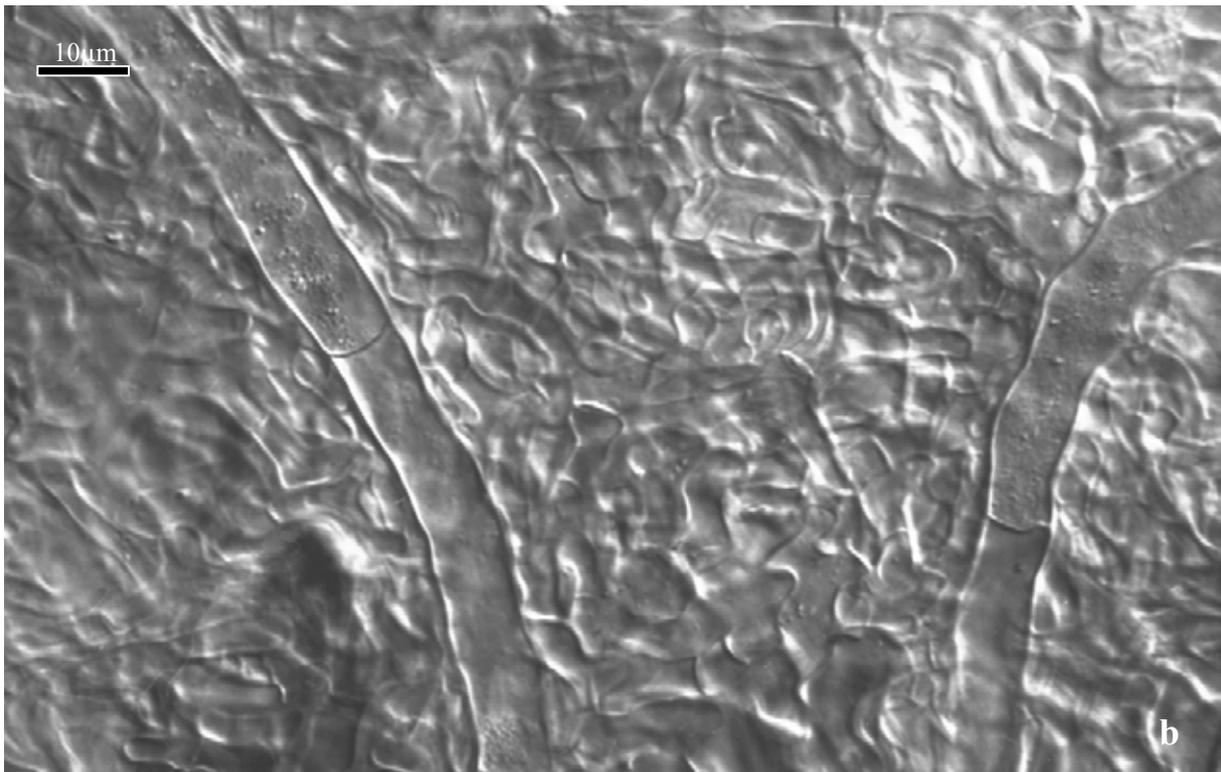
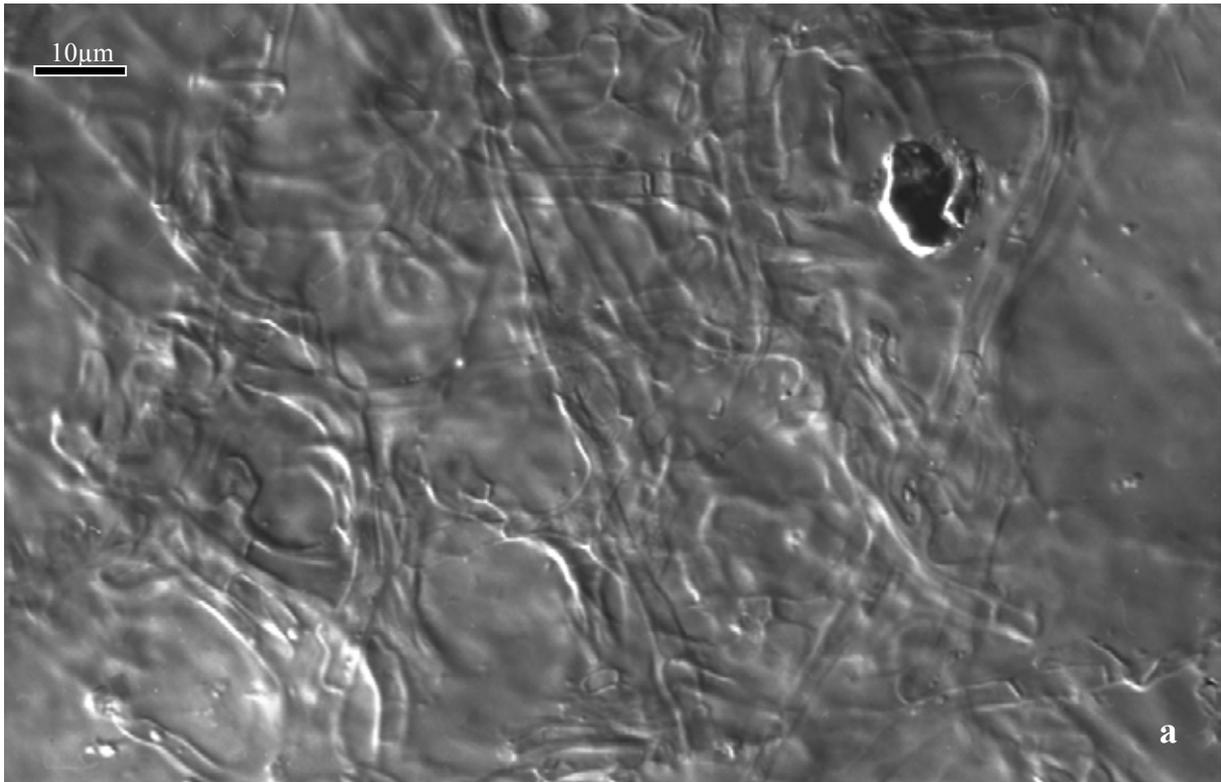


Abb. 198 *Lactarius pubescens* (MLB 1229), Mantel in Flächenansicht: **a.** Manteloberfläche mit dünnen Hyphen in gelatinöser Matrix. – **b.** Äußere Mantelschicht mit Laticiferen.

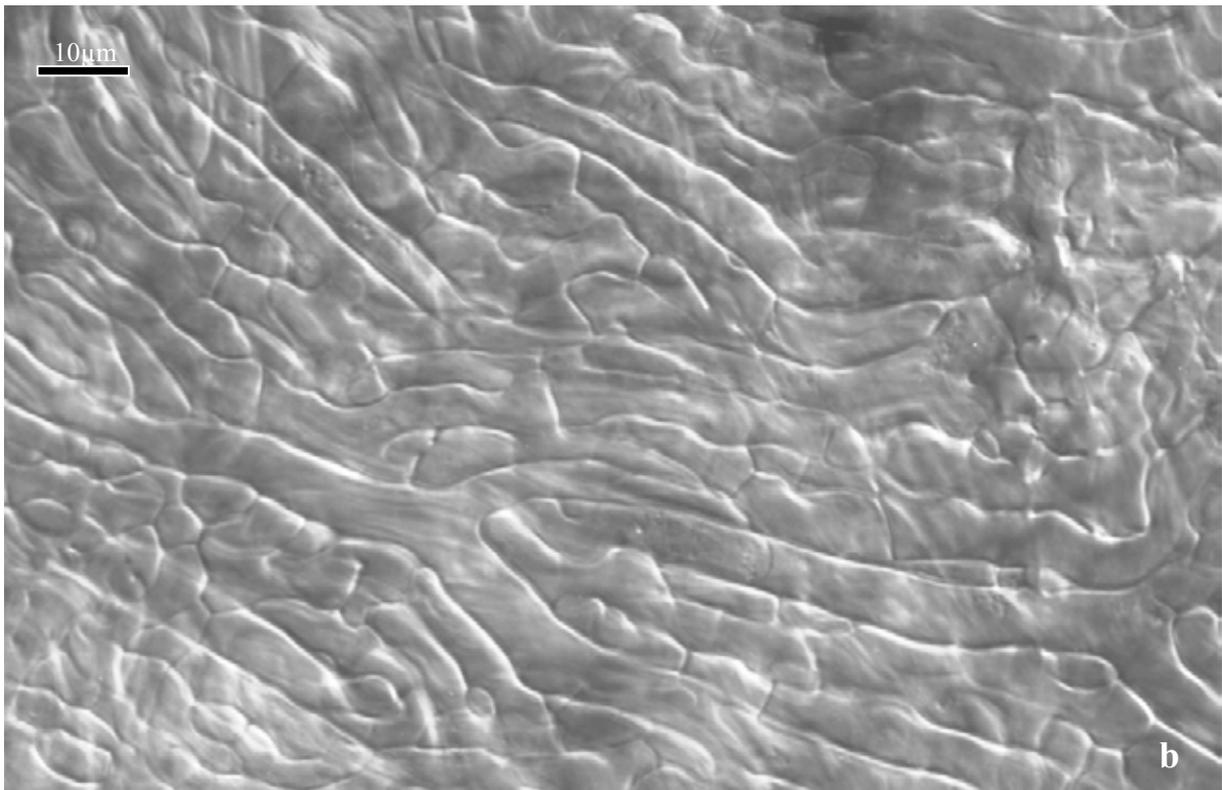
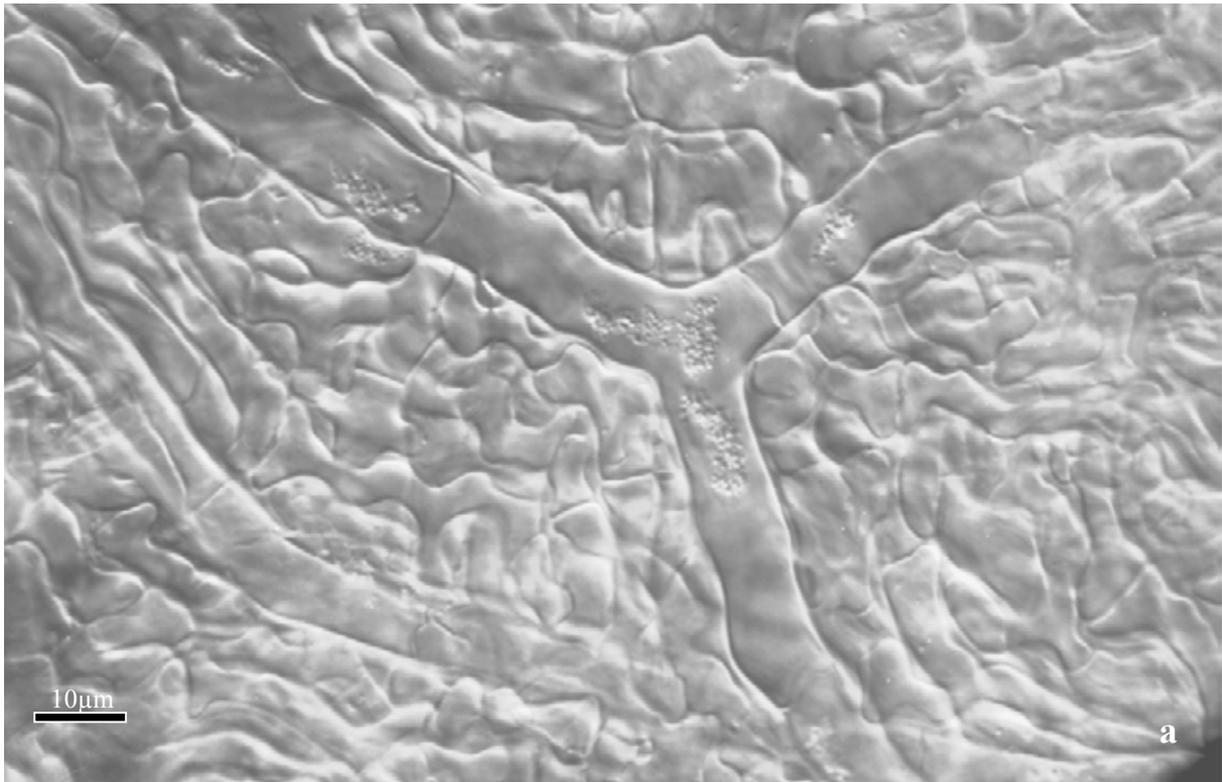


Abb. 199 *Lactarius pubescens* (MLB 1229), Mantel in Flächenansicht: **a.** Mittlere Mantelschicht mit verzweigter Laticifere. – **b.** Mantelinnenseite

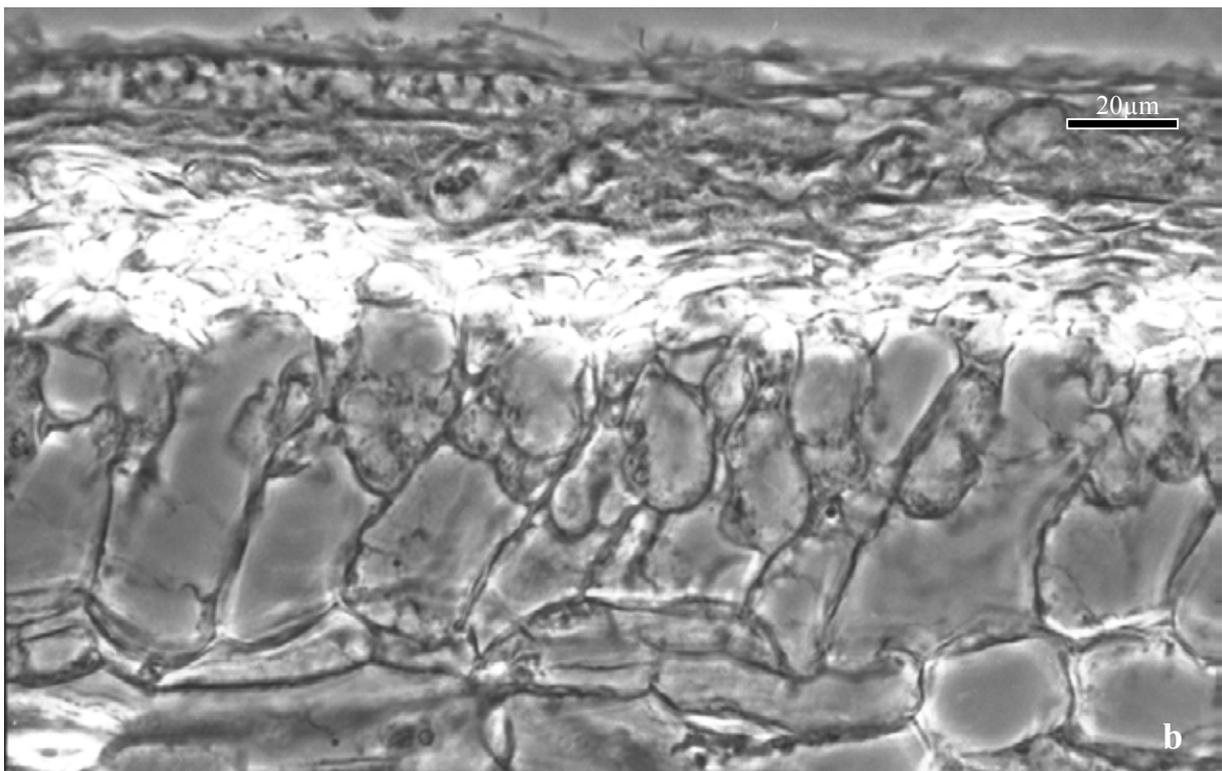
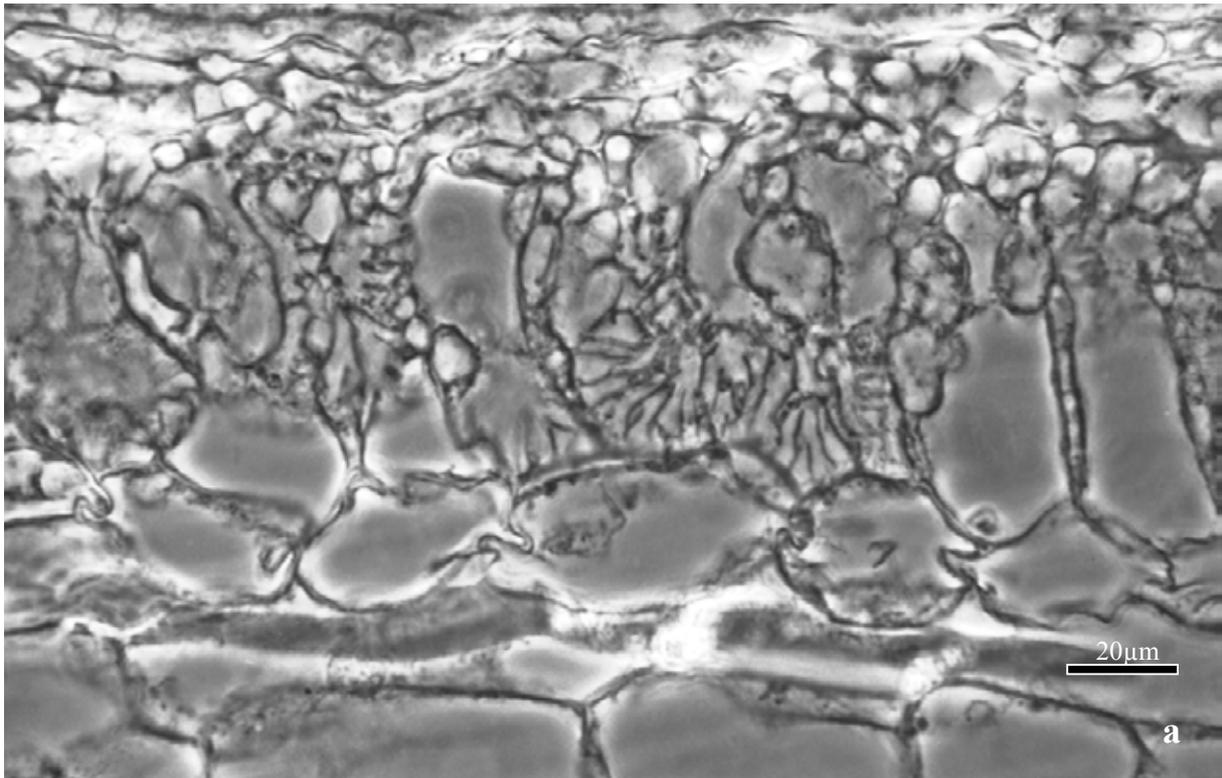


Abb. 200 Mykorrhizen Historesin-Längsschnitt: **a.** *Lactarius pubescens* + *Russula exalbicans*: Hartigsches Netz mit feinen Loben vom Palmetti-Typ der *Russula* und breiten Loben des *Lactarius*. – **b.** *Lactarius pubescens*: Hartigsches Netz nur mit breiten Loben.

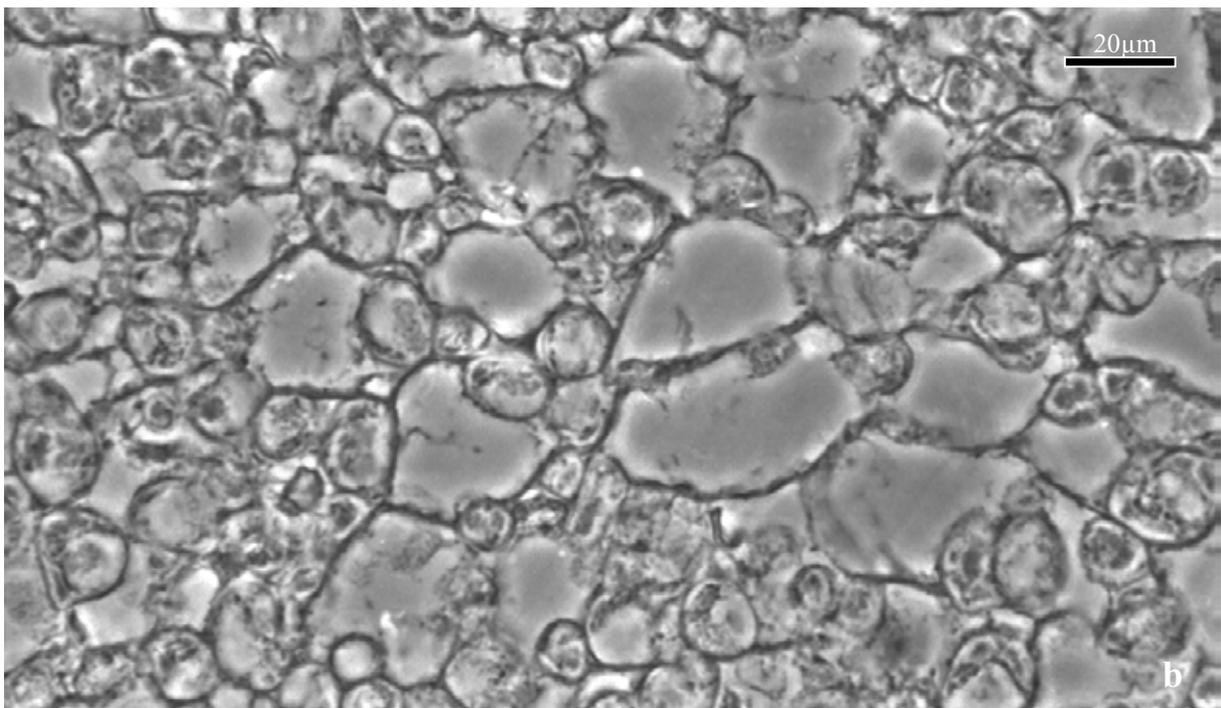
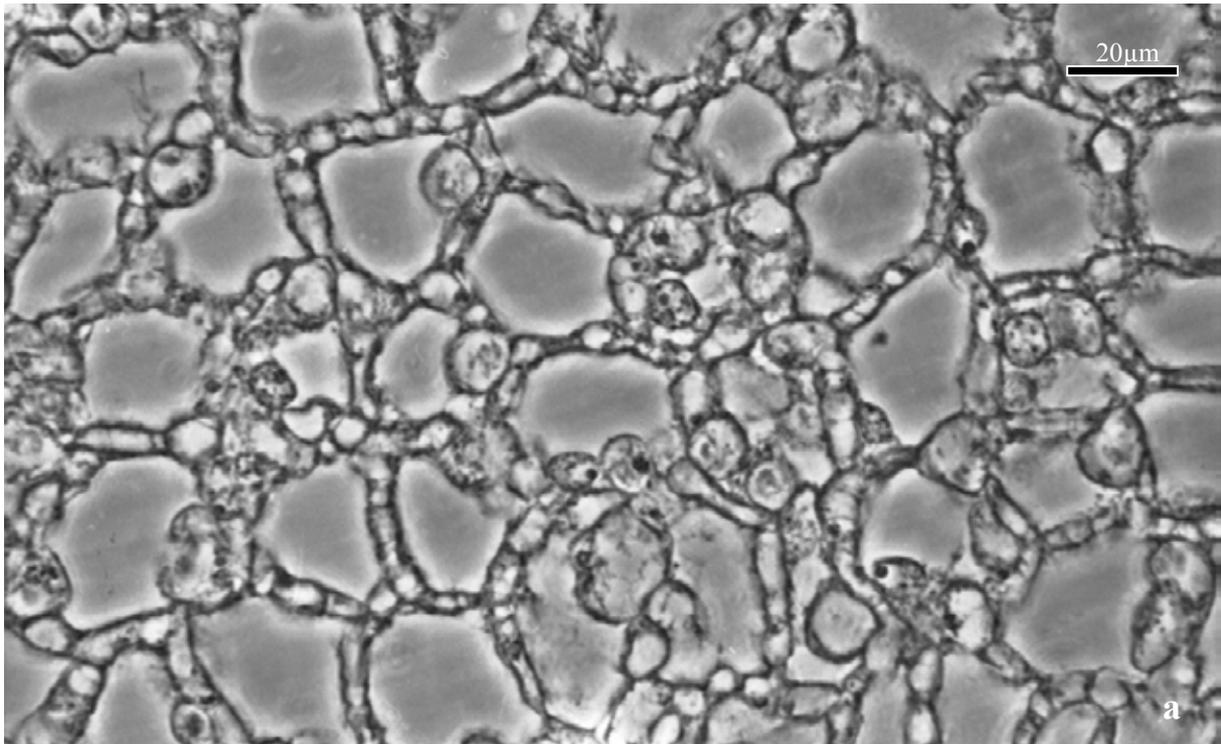


Abb. 201 Mykorrhiza, Historesin-Tangentialschnitt: **a.** *Lactarius pubescens* + *Russula exalbicans*: Hartigsches Netz aus großen Zellen des *Lactarius* und aus den kleinen Zellen der *Russula* zusammengesetzt. – **b.** *Lactarius pubescens*: Hartigsches Netz nur aus großen runden Zellen zusammengesetzt.

5.4 Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen

Die Mäntel der beiden Doppelmykorrhizen unterscheiden sich anatomisch nicht von jenen der Mykorrhizen, die ausschließlich von der jeweiligen *Lactarius*-Art gebildet werden. Da sich die Mäntel der beiden *Lactarius*-Arten untereinander ebenfalls gleichen, lassen sich die beiden Doppelmykorrhizen durch anatomische Merkmale nicht voneinander trennen. Zwar scheint in der Tendenz das Laticiferensystem bei den reinen *Lactarius*-Mykorrhizen stärker und dichter ausgeprägt zu sein, als das bei den Doppelmykorrhizen, aber eine Abgrenzung beider Mykorrhizaformen mittels dieses quantitativen Merkmals ist nicht möglich, da es in beiden Fällen sehr variiert. Eine Beteiligung von Zellen der *Russula*-Arten am Aufbau des Mantels kann lichtmikroskopisch nicht nachgewiesen werden.

Das Hartigsche Netz der Doppelmykorrhizen unterscheidet sich deutlich von dem der *Lactarius*-Mykorrhizen. Während das Hartigsche Netz bei den reinen *Lactarius*-Mykorrhizen nur aus breiten nicht bis wenig zerteilten Loben aufgebaut ist, zeigt das der Doppelmykorrhiza zusätzlich in feine Loben zerteilte Elemente (Palmetti-Typ) (Abb. 200, Abb. 201), wie sie für *Russula*-Mykorrhizen typisch sind (z.B. Abb. 147). Ebenfalls breite Loben besitzen die Mykorrhizen von *Lactarius blennius* Fr. (BRAND & AGERER 1986 und BRAND 1986b als *L. velleus*, in BRAND 1991a *L. blennius* zugeordnet).

5.5 Diskussion

Enge Assoziationen zwischen Ektomykorrhizapilzen sind nichts Außergewöhnliches. AGERER (1990, 1991b, 2002b) konnte erstmals die enge Vergesellschaftung von Arten der Gattungen *Gomphidius* und *Chroogomphus* (Fam. Gomphidiaceae) mit Arten der Gattungen *Suillus* und *Rhizopogon* anatomisch aufklären. Obwohl die Arten der Gomphidiaceae selbstständig Ektomykorrhizen bilden können, wachsen ihre Hyphen in Mykorrhizen der Gattungen *Suillus* und *Rhizopogon* ein. Beispiele hierfür sind *Chroogomphus helveticus* ssp. *tatrensis* (Pil.) Kuth. & Singer + *Rhizopogon* cf. *vulgaris* (AGERER 1990) und *Gomphidius roseus* (Fr.) Karst + *Suillus bovinus* (L. ex Fr.) O. Kuntze (AGERER 1991b).

Die Hyphen der Gomphidiaceae befinden sich im Mantel des jeweiligen Partners und in dessen Hartigschem Netz, von dem aus sie Haustorien in die Rindenzellen der Wurzel bilden. In den Rhizomorphen der Wirte werden sie ebenfalls gefunden. Von den Hyphen des Wirtes lassen sie sich durch ihre amyloide Reaktion mit Melzers Reagenz trennen (AGERER 1990, 1991b, Farbabbildungen in AGERER 2002b).

Gomphidius glutinosus (Schaeff. : Fr.) Fr. ist eine Ausnahme, da seine Hyphen nicht amyloid sind (AGERER 1991b, 2002b). Es werden zwar Hyphen dieser Art in den Rhizomorphen der assoziierten *Suillus*- und *Rhizopogon*-Arten gefunden, aber in deren Ektomykorrhizen konnten keine Haustorien nachgewiesen werden (AGERER 1991b, 2002b). *Gomphidius glutinosus* bildet mit *Picea* selbständig Ektomykorrhizen (AGERER 1991b).

OLSSON et al. (2000) bestätigen die Doppelmykorrhiza für das Artenpaar *Suillus bovinus* + *Gomphidius roseus* auch mit molekularen Methoden.

Ein weiteres Artenpaar, das in einer engen Beziehung steht ist *Xerocomus parasiticus* (Bull. : Fr.) Qué. und *Scleroderma citrinum* Pers. Zwar zeigt RAIDL (1997), dass *Xerocomus parasiticus* nicht nur die Fruchtkörper von *Scleroderma citrinum* Pers. parasitiert sondern auch in deren Rhizomorphen wächst, aber für die Mykorrhizen von *Scleroderma citrinum* liegen keine Hinweise auf eine Infektion durch Hyphen des Parasiten vor. Da es im Labor möglich ist, Ektomykorrhizen von *Xerocomus parasiticus* zu synthetisieren (RICHTER & BRUHN 1989), vermutet RAIDL (1997), dass die parasitische Bindung zwischen den beiden Arten hauptsächlich im Zusammenhang mit der Fruchtkörperbildung besteht.

BRAND (1991a, 1992) weist den Ascomyceten *Leucoscypha leucotricha* (A & S : Fr.) Boud. als „endotrophen Zweitpilz“ in den Mykorrhizen von *Lactarius subdulcis*, *L. rubrocinctus*, *L.*

fuliginosus, *Russula ochroleuca* und *R. cf. foetens* nach. Die infizierten Mykorrhizen waren länger und dicker als die nicht befallenen. BRAND (1991a) fand neben *Leucoscypha*-Hyphen in den Mänteln der Mykorrhizen Haustorien des Ascomyceten in den Rindenzellen der mykorrhizierten Wurzel. Eine ähnliche Zweitinfektion der Mykorrhiza von *Lactarius scrobiculatus* beschreiben AMIET & EGLI (1991). Direkt auf den von ihm befallenen Fichtenektomykorrhizen fruktifiziert der Ascomycet *Moserella radicola* Pöder & Scheurer (PÖDER & SCHEURER 1994). Seine Hyphen finden sich in Mykorrhizenmantel sowie im Zentralzylinder der Wurzel.

Im Gegensatz zu den vorgestellten Assoziationen mit Arten der Gomphidiaceae und *Leucoscypha leucotricha* werden in den Doppelmykorrhizen von *Russula exalbicans* + *Lactarius pubescens* und *R. gracillima* + *L. torminosus* keine Haustorien gebildet, sondern die *Russula*-Arten besitzen einen eigenen Anteil am Hartigschen Netz. *Russula exalbicans* und *R. gracillima* sind offensichtlich nicht wie *Chroogomphus helveticus* ssp. *tatrensis*, *Gomphidius glutinosus*, *Gomphidius roseus* und *Xerocomus parasiticus* fähig, eigenständige Mykorrhizen zu bilden. Es wurden solche trotz intensiver Suche nicht gefunden.

Russula-Hyphen konnten weder lichtmikroskopisch noch molekular in den Rhizomorphen der *Lactarius*-Arten nachgewiesen werden (Dieses könnte aber auch technische Gründe haben, wie zu wenig *Russula*-DNA im Vergleich zur *Lactarius*-DNA in den Rhizomorphen).

Während *Xerocomus parasiticus* in die Fruchtkörper seines Wirtes *Scleroderma citrinum* eindringt und sie stark schädigt (RAIDL 1997), wird dieses für die anderen erwähnten Partnerschaften nicht beobachtet. Zum Beispiel werden voll fertile Fruchtkörper von *Suillus bovinus* neben denen von *Gomphidius roseus* gefunden (AGERER 2002b). Auch die Fruchtkörper von *Russula exalbicans* und *Lactarius pubescens* bzw. von *R. gracillima* und *L. torminosus* werden nebeneinander gefunden. Es fiel aber bei Felduntersuchungen auf, dass in unmittelbarer Nähe der *Russula*-Fruchtkörper weniger und kleinere *Lactarius*-Fruchtkörper wuchsen, als in *Lactarius*-Populationen, in denen keine Doppelmykorrhizen gefunden wurden. Eine Untersuchung, die dieses Verteilungsmuster der Fruchtkörper statistisch untermauert und damit eine echte Schädigung der *Lactarius*-Populativen durch die Doppelmykorrhizen mit *Russula exalbicans* bzw. mit *R. gracillima* beweist, steht noch aus.

Die einzelnen Arten der Gomphidiaceae (AGERER 2002b) und *Xerocomus parasiticus* (RAIDL 1997) weisen eine hohe Wirtsspezifität auf. Da *Russula exalbicans* bisher nur mit *Lactarius pubescens*, nie zusammen mit *L. torminosus*, und umgekehrt *R. gracillima* nie mit *L. pubescens* gefunden wurde, ist auch hier eine hohe Spezifität der Vergesellschaftung anzunehmen.

Eine Spezifität der Vergesellschaftung auf Artebene, ist typisch für viele Parasiten. Auch das Fehlen von eigenständigen *Russula*-Mykorrhizen, die Beschränkung des *Russula*-Anteils an der Doppelmykorrhiza auf das Hartigsche Netz und die teilweise Unterdrückung des Wachstums der *Lactarius*-Fruchtkörper sprächen für einen Parasitismus von *Russula exalbicans* auf *L. pubescens* bzw. von *R. gracillima* auf *L. torminosus*. Genauer gesagt, greift *Russula exalbicans* (bzw. *R. gracillima*) in die Symbiose zwischen *L. pubescens* und *Betula pendula* (bzw. zwischen *L. torminosus* und *Betula pubescens*) ein, da sie nicht direkt auf dem Pilzpartner parasitiert. Wenn die *Russula* keinen Beitrag zur Versorgung des Baumes mit Wasser und Nährsalzen leistet, aber Kohlenhydrate von diesem bezieht, wäre dieses ein Schaden zu Lasten der Birke. Die beiden *Lactarius*-Arten würden beeinträchtigt, da ihnen nicht die gesamte Menge an Assimilaten pro Mykorrhizasystem zur Verfügung stünden: Sie bauen den ganzen Mantel eines Doppelmykorrhizasystems auf, haben aber einen kleineren Nutzen aus der Symbiose mit der Birke als bei einer Ektomykorrhizabildung ohne *Russula*-Beteiligung. Wie weit die *Russula*-Zellen im Hartigschen Netz die *Lactarius*-Zellen verdrängen, illustriert sehr gut der Vergleich von Abb. 200a mit Abb. 200b und von Abb. 201a mit Abb. 201b.

Erst eine physiologische Studie zu den genauen Stoffflüssen in diesen Dreiecksbeziehungen könnte die tatsächlichen Verhältnisse in den Doppelmykorrhizen klären.

Dafür, dass diese eingespielte Vergesellschaftung schon lange Zeit besteht, sprechen auch die phylogenetischen Verhältnisse der beteiligten Arten (MILLER & BUYCK 2002, EBERHARDT 2000). Die Schwesterarten *Russula exalbicans* und *R. gracillima* bilden zusammen in der Sektion *Firmae* die Subsektion *Exalbicantinae* Singer. *Lactarius pubescens* und *L. torminosus* sind ebenfalls Schwesterarten, sie stehen im Subgenus *Piperites* (Fr.) Kauffman. in der Sekt. *Piperites* Fr. Es kann daher vermutet werden, dass der gemeinsame Vorfahre von *Russula exalbicans* und *R. gracillima* schon mit einem Vorfahren von *Lactarius pubescens* und *L. torminosus* vergesellschaftet war. Das Artenpaar *Russula exalbicans* und *L. pubescens* entwickelte dann eine Präferenz für kalkreiche, trockene Böden, *R. gracillima* und *L. torminosus* eine Präferenz für eher saure feuchte Böden (vgl. a. ökologische Angaben zu den einzelnen Arten in: EINHELLINGER 1985, GALLI 1996, HEILMANN-CLAUSEN et al. 1998, KREISEL 1983, 1987, ROMAGNESI 1967, SARNARI 1998), wobei *Russula exalbicans* und *L. pubescens* mit *Betula pendula*, *R. gracillima* und *L. torminosus* mit *Betula pubescens* die Doppelmykorrhizen bilden (nach den vorliegenden Funden). Man kann also für beide Artenpaare eine Synspeziation (parallele Artaufspaltung) annehmen.

6 Die Merkmale der Mykorrhizen und Rhizomorphen

Die verschiedenen Merkmalskomplexe der Ektomykorrhizen und Rhizomorphen der Gattung *Russula* erweisen sich für eine infragenerische Einteilung als unterschiedlich wertvoll. So zeigen die Mykorrhizen als „Mischorgane“ aus Pilzen und Baumwurzeln einige Merkmale, die weitgehend durch den Baum bestimmt sind, und deshalb sich nicht für die Systematik der Pilze eignen. Andere helfen größere Gruppen abzugrenzen oder Sektionen und Subsektionen zu definieren. Die meisten Mykorrhizen lassen sich sogar bis zur Art bestimmen. Die Merkmale der Rhizomorphen lassen eine so feine Einteilung nicht zu.

Im Folgenden sollen die verschiedenen Merkmalskomplexe im Detail diskutiert werden.

6.1 Habitus der Mykorrhizasysteme

Gemeinsam ist den Mykorrhizasystemen, die von *Russula* mit den verschiedenen europäischen Baumarten gebildet werden, dass sie relativ kurz und wenig verzweigt sind. Meistens bleiben sie unter 1 cm lang, sehr selten erreichen sie 2 cm oder mehr (z.B. *Russula densifolia* + *Picea abies*). Es finden sich oft einfache Systeme oder nur welche mit wenigen Seitenzweigen. Verzweigungen zweiter Ordnung findet man selten (z.B. *Russula olivacea* + *Fagus sylvatica*). Bei den dichotom verzweigten Systemen an *Pinus* kommen einfache Gabeln am häufigsten vor. Bei mehrfach gegabelten sind die Abstände zwischen den Verzweigungspunkten kurz. Die untersuchten tropischen Arten an *Uapaca* hingegen bilden auch längere und stärker verzweigte Systeme.

PILLUKAT & AGERER (1992) stellen für *Russula ochroleuca* fest, dass der Habitus, also Größe und Form, eines Mykorrhizasystems hauptsächlich von der vergesellschafteten Baumart abhängt. Dieses spiegeln auch die hier gemachten Beobachtungen wider. Im Fall von *Russula densifolia* sind die Mykorrhizen mit *Picea* länger und dicker als jene mit *Fagus*. Bei *Russula atrorubens* verzweigt sich die Mykorrhiza mit *Pinus* dichotom, mit *Picea* monopodial pinnat. Dieses Muster findet man auch bei nahe verwandten Arten an verschiedenen Baumarten. Dass in der Regel die Mykorrhizen mit Nadelbäumen größer sind als die mit Laubbäumen, zeigen zum Beispiel die Artenpaare *R. delica* + *Tilia* und *R. chloroides* + *Picea*, *R. nigricans* + *Quercus* und *R. albonigra* + *Picea* oder *R. claroflava* + *Betula* und *R. vinosa* + *Picea*. Umgekehrt gleichen sich die Mykorrhizen verschiedener Arten an der gleichen Baumart stark im Habitus.

Aus all diesem folgt, dass für eine Unterteilung der Gattung der Habitus der Mykorrhiza nicht geeignet ist.

Die Farbe der Mykorrhizen resultiert aus der meist ocker- bis rotbraunen Wurzelfarbe die durch den Mantel scheint. Mäntel die viele milchige, gloeoplere Zellen besitzen, wie viele der Sektionen *Russula* und *Firmae*, erscheinen daher weiß bis rosa. Mäntel die gelbe Zellwände (z.B. *R. fellea*) oder gelbe Inkrustationen (z.B. *R. ochroleuca*, *R. viscida*, *R. insignis*) erscheinen gelblich hellbraun.

6.2 Baumspezifität

In der Gattung *Russula* gibt es Arten, die eine sehr hohe Wirtsspezifität haben und solche, die mit einem größeren Baumspektrum eine Symbiose eingehen können (z. B. ROMAGNESI 1967, KREISEL 1987, SARNARI 1998). Wenn eine solche Wirtsspezifität besteht, kann diese für die Bestimmung der Mykorrhizen auf Artebene sehr nützlich sein. Ein Beispiel hierfür sind die Arten der Sektion *Russula* Subsekt. *Russula*, die sich fast nur durch ihren Baumpartner unterscheiden. Umgekehrt können Arten einer Sektion oder Subsektion eng mit einer Baum-Familie oder -Gattung vergesellschaftet sein. So sind die Arten der Sektion *Ingratae* meistens mit Fagaceae vergesellschaftet, insbesondere die Subsektion *Pectinatinae* mit *Quercus*. Die Sub-

sekt. *Sardoninae*, Sekt. *Firmae*, ausschließlich mit *Pinaceae* (z. B. ROMAGNESI 1967). Wobei es immer einzelne Ausnahmen geben kann. Ein Hinweis auf solche „Fehlwirte“ sind die von *R. amoenolens*, Sekt. *Ingratae* Subsekt. *Pectinatinae*, an *Pinus* und an *Populus* (JAKUCS & BEENKEN 1999). Zu bedenken ist auch, dass sich die meisten bisherigen Beobachtungen nur auf das Auftreten von Fruchtkörpern bei bestimmten Baumarten beziehen.

Die Liste ab Seite 28 gibt eine Übersicht darüber, welche *Russula*-Arten an welchen Baumarten als Ektomykorrhiza bis jetzt nachgewiesen sind.

6.3 Manteltypen

Einen einzigen Manteltyp zu definieren, der die „*Russula*-Mykorrhiza“ auszeichnet und von Mykorrhizen anderer Gattungen unterscheidet, ist nicht möglich, da die Gattung in ihren Mykorrhizen zu divers ist. Es lassen sich auf den ersten Blick nur wenige Gemeinsamkeiten feststellen, die aber für die ganze Familie *Russulaceae* (*Russula* und *Lactarius*) gelten.

Typisch für alle Mykorrhizämäntel in der Familie ist das Fehlen von Schnallen. Fast alle besitzen gloeoplere Elemente, deren Inhalt mit Sulfovanillin reagiert. Wenn diese mikrochemische Reaktion positiv ist, gehört die Mykorrhiza eindeutig zu den *Russulaceae*, fehlt sie, kann es sich trotzdem um eine der Ausnahmen in dieser Familie handeln (z. B. *Russula amoena* und *Lactarius piperatus*). *Russula* unterscheidet sich von *Lactarius* durch das Fehlen von Laticiferen.

Innerhalb der Gattung *Russula* ist es deshalb nötig, einzelne Manteltypen zu definieren. Es hat sich gezeigt, dass hierfür die Flächenansichten der Mäntel am aussagekräftigsten sind. Es lassen sich drei Haupttypen von Mykorrhizamänteln umschreiben:

Erstens solche mit plektenchymatischem äußeren Mantel und Cystiden und zweitens solche mit pseudoparenchymatischem äußeren Mantel ohne Cystiden. Die mittleren Mantelschichten der ersten Gruppe können von plektenchymatisch bis pseudoparenchymatisch reichen. In der zweiten Gruppe unterscheiden sich pseudoparenchymatische Mittelschicht und Außenschicht kaum von einander. Die Mantelinnenseite ist fast immer plektenchymatisch.

Einen dritten ganz anderen Manteltyp besitzt *Russula gossypina*: Aus der netzartigen äußeren Mantelschicht entspringen viele dickwandige Hyphen. Mittlere und innere Mantelschichten bestehen aus angulären Zellen.

6.3.1 Mantelaufbau

In der Regel kann der Mantel der *Russula*-Mykorrhizen an der Flanke in drei mehr oder weniger trennbare Schichten unterteilt werden (vgl. AGERER 1991a). Mit vier gut unterscheidbaren Mantelschichten ist die Mykorrhiza von *R. acriannulata* eine Ausnahme. Hinzu kommen je nach Art noch Anhängsel auf der Oberfläche, wie abziehende Hyphen, Cystiden, blasenförmige Zellen oder Hyphennetze, die alle nicht zum eigentlichen Mantel gezählt werden.

Die innerste, ein bis wenige Zellen dicke Schicht, die Mantelinnenseite, liegt direkt auf den äußeren Zellen der Baumwurzel auf. Bei Nadelbäumen sind dies Tanninzellen, bei Laubbäumen die Rhizodermiszellen. In der Flächenansicht ist sie bei den meisten Arten rein plektenchymatisch. Oft finden sich in ihr gelappte Zellen, die den Loben vom Palmettityp des Hartigschen Netzes ähneln. Die Ausnahmen von dieser Form der Mantelinnenseite bilden *Russula gossypina* mit einer Innenseite nur aus angulären Zellen und *R. aucarum* mit Hyphen und angulären Zellen.

Darüber liegt die mehrere Zelllagen dicke mittlere Mantelschicht und als Abschluss des eigentlichen Mantels die äußere Mantelschicht aus einer oder wenigen Zelllagen. Die Form und Anordnung der Hyphen bzw. Zellen in Flächenansicht dieser beiden Schichten haben sich als eines der wichtigsten Merkmale für die Einteilung der Gattung erwiesen.

6.3.1.1 Mäntel mit Cystiden

Alle Mykorrhizen dieser Gruppe tragen auf einer netzförmigen, plektenchymatischen, äußeren Mantelschicht Cystiden. In der mittleren Mantelschicht hingegen unterscheiden sich die Sektionen, bzw. Subsektionen deutlich. Eine plektenchymatische mittlere Schicht, die sich kaum von der äußeren trennen lässt, besitzt *R. fuegiana*, Sekt. „*Fuegianae*“. Ebenfalls plektenchymatisch, aber meistens aus Bündeln parallel verlaufender Hyphen aufgebaut, sind die mittleren Mantelschichten in der Sekt. *Indolentes*, der Sekt. *Heterophyllae* (ohne die Subsekt. *Virescentinae*) und der Sekt. *Ingratae* Subsekt. *Foetentinae*. Weiter ausdifferenziert sind die mittleren Mantelschichten mit aufgeblähten Hyphen in der Sekt. *Compactae*, der Sekt. *Delicoarchoaeae* und den Subsektionen *Pectinatinae* und *Subvelatae* aus der Sekt. *Ingratae*, wobei sie bei den drei letzten Gruppen fast pseudoparenchymatisch erscheinen. Die beiden hier untersuchten Arten aus der Sekt. *Crassotunicatae*, *R. aff. radicans* und *R. acriannulata*, besitzen eine Kombination aus den beiden eben beschriebenen Ausprägungen der mittleren Mantelschicht: Breite, aufgeblähte Hyphen, die in Teilen parallel zueinander angeordnet sind. *R. acriannulata* zeigt eine Besonderheit: Ihre Cystiden sitzen nicht direkt auf der netzförmigen äußeren Mantelschicht aus dünnen Hyphen, sondern auf einer vierten, über dieser liegenden Schicht aus breiten, dickwandigen Zellen.

Ein Pseudoparenchym aus irregulär geformten Zellen findet man in der mittleren Mantelschicht von *R. virescens*, Sekt. *Heterophyllae* Subsekt. *Virescentinae*, eines aus fast angulären Zellen bei Arten der Sekt. *Lactarioides*.

Russula gossypina weicht im Mantelaufbau stark von allen bekannten Arten ab: Mittlere und innere Mantelschicht sind aus eckigen, isodiametrischen Zellen aufgebaut und über der plektenchymatischen äußeren Schicht liegt eine „Wolle“ aus dickwandigen Hyphen.

6.3.1.2 Pseudoparenchymatische Mäntel ohne Cystiden

Die Mykorrhizen in den Sektionen *Alutaceae*, *Amethystinae*, *Firmae*, *Insidiosinae*, *Integrinae*, „*Nothofagineae*“, *Rigidae*, *Russula*, *Tenellae* und *Viridantes* zeigen nur wenige Unterschiede zwischen der jeweiligen äußeren und mittleren Mantelschicht: Beide sind pseudoparenchymatisch und ihre Zellen gleichen sich stark in Form und Größe. Hingegen sind die Zellwände in der äußeren Schicht oft dicker. Wenn gloeoplere Zellen vorhanden sind, stehen diese in der äußeren Schicht dichter als in der mittleren.

In der Sektion *Russula* sitzen auf der Mantelaußenseite einzeln oder in Häufchen blasenförmige Zellen. In den übrigen Sektionen bedeckt ein Netz aus mehr oder weniger stark verzweigten Hyphen die Mykorrhizenoberfläche. Da es innerhalb eines Mykorrhizasystems sehr unterschiedlich stark entwickelt sein - sogar partiell fehlen - kann, wird es hier nicht als eigene Schicht gewertet, sondern zur äußeren Schicht gezählt. Bei Arten mit stark verzweigten äußeren Mantelzellen ist es schwer, den Übergang von „eigentlichem“ Mantel in das Hyphennetz zu definieren (z.B. *R. versicolor*, *R. olivacea*, *R. xerampelina*). Die Form und Wandstärke der Hyphen des Netzes und das Fehlen oder Auftreten einer gelatinösen Matrix können bei der Bestimmung von Arten helfen.

6.3.2 Wachstum und Entwicklung der verschiedenen Manteltypen

Um mit dem Wachstum der infizierten Wurzel mitzukommen, muss der Mantel an der Wurzelspitze weiterwachsen. Die Entwicklung der Mantelschichten von der Mykorrhizenspitze zur Mykorrhizenflanke und -basis hin kann mit zur Einteilung der Gattung herangezogen werden.

6.3.2.1 Mäntel mit Cystiden

An rein plektenchymatischen Mänteln bzw. plektenchymatischen Mantelschichten lassen sich keine Unterschiede zwischen den Mykorrhizenspitzen und -flanken feststellen. Bei den Gruppen, die in der mittleren Mantelschicht der Mykorrhizenflanke aufgeblähte Hyphen zei-

gen, sind diese an der Spitze noch nicht erweitert (Sektion *Compactae*; Sekt. *Ingratae*, Subsekt. *Pectinatinae* und Subsekt. *Subvelatae*). Die Arten der Sektion *Lactarioides* besitzen im proximalen, mittleren Mantel ein Pseudoparenchym aus dickwandigen, fast angulären Zellen. Dieses entwickelt sich aus dünnwandigen, irregulär geformten Zellen in der Mantelspitze. Die puzzleteilartigen Zellen der pseudoparenchymatischen mittleren Mantelschichten von *R. virescens* vergrößern zur Basis hin ihr Volumen.

6.3.2.2 Pseudoparenchymatische Mäntel ohne Cystiden

In dieser Gruppe hat die Entwicklung der äußeren und mittleren Mantelschichten für die Einteilung in Sektionen eine sehr hohe Aussagekraft.

Die Arten der Sektion *Russula* besitzen einen Mantel aus angulären Zellen, die durch Teilung und Vergrößerung von kleinen angulären Zellen an der Spitze entstehen (vgl. PILLUKAT & AGERER 1992). Die Wände verdicken sich während und nach der Zellstreckung, so dass man die Abfolge der eingezogenen Septen an ihrer Dicke erkennen kann. Gibt es keine bevorzugte Teilungsrichtung, sind die Zellen nicht in einem besonderen Muster angeordnet (Abb. 202 oben) wie bei den Subsektionen *Russula*, *Felleinae* und *R. ochroleuca*, Subsekt. *Ochroleucinae*. Werden die Sekundärwände hauptsächlich senkrecht zur Wachstumsrichtung der Mykorrhiza, der Mykorrhizenachse, eingezogen, entstehen Zellreihen (Abb. 202 unten), wie man sie bei der Sekt. *Russula* Subsekt. *Atropurpurinae* und *R. viscida* aus der Subsekt. *Ochroleucinae* findet. Die aufsitzenden blasenförmigen Zellen zeigen keine Unterschiede zwischen Mykorrhizenspitze und –flanke.

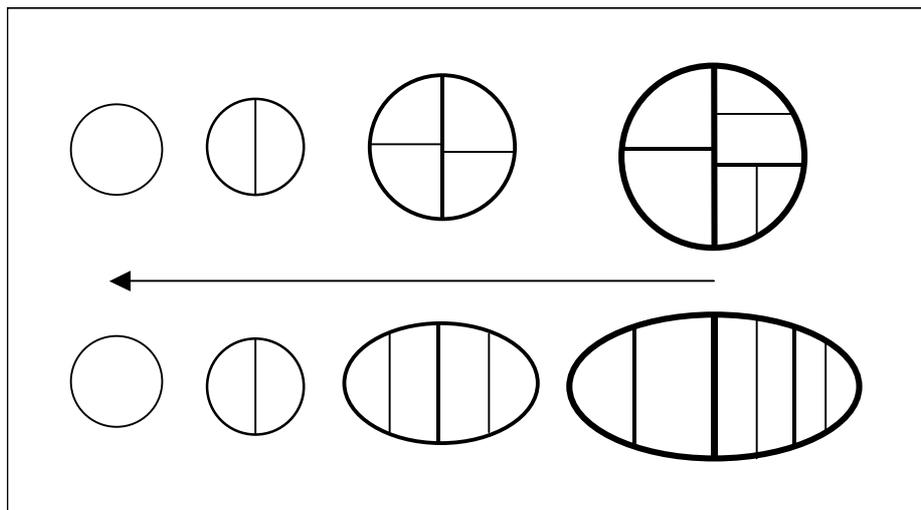


Abb. 202 Zellteilungsmuster der Mäntel in der Sektion *Russula* (schematisch von links nach rechts) **Oben:** Zellteilung ohne Vorzugsrichtung. – **Unten:** Wände werden senkrecht zur Wachstumsrichtung der Mykorrhiza (Pfeil) eingezogen. (Weitere Erläuterung im Text).

Die folgenden Sektionen besitzen Mäntel aus stark puzzleteilartigen Zellen an der Spitze, die sich unterschiedlich zu den Flanken hin weiterentwickeln. Die aufliegenden Hyphennetze verändern sich dagegen nicht.

Bei den untersuchten Arten der Sektionen *Firmae*, *Viridantes*, *Tenellae*, *Insidiosinae*, *Rigidae*, *Alutaceae* und „*Nothofagineae*“ bleiben die Zellen mehr oder weniger puzzleteilartig und werden nur größer. Die stark ineinander gewundenen Zellen von *R. olivacea* Sekt. *Alutaceae* zeigen fast keine Veränderung zwischen Mykorrhizaspitze und Flanke.

In den hier untersuchten Arten der Sektionen *Amethystinae* und *Integrinae* blähen sich die puzzleteilartigen Zellen auf und runden sich ab. Sie können schließlich fast angulär erscheinen. Zusätzlich verdicken sich die Zellwände.

AGERER (1995, 1987-2002) führt zwei Manteltypen aus angulären Zellen auf, die sich nur in der Form der aufliegenden Blaszellen unterscheiden (runde = Manteltyp K, abgeflachte = Manteltyp O). Da Übergänge zwischen beiden Typen bzw. beide Formen von Blaszellen auf ein und demselben Mantel gefunden werden, werden diese hier nicht getrennt. Für Mäntel aus puzzleteilartigen Zellen mit darüberliegendem Netz wird bei AGERER (1995, 1987-2002) ein Manteltyp Q aufgeführt. Zusätzlich definiert AGERER (1995, 1987-2002) noch einen Manteltyp N durch das Vorhandensein von gloeopleren Zellen. Da dadurch einer Art gleichzeitig zwei Manteltypen zugeordnet werden, wird hier vorgeschlagen, den Manteltyp N zu streichen und durch den Manteltyp, der nur das Zellmuster beschreibt, mit dem Zusatz „mit gloeopleren Zellen“ zu ersetzen.

6.3.3 Vergleich mit Mänteln der Gattung *Lactarius*

Die nah verwandte Gattung *Lactarius* zeigt in den Mänteln ihrer Mykorrhizen zum Teil Übereinstimmungen aber auch deutliche Unterschiede zur Gattung *Russula*.

Lactarius piperatus ähnelt in seinem Mantel deutlich *Russula gossypina*. Beide besitzen anguläre Zellen und eine wollige Ummantelung aus dickwandigen Hyphen. *L. piperatus* fehlt wie den *Russula*-Arten Laticiferen im Mantel.

Alle anderen bis jetzt untersuchten *Lactarius*-Arten besitzen dagegen Laticiferen in ihren Mänteln. Gloeocystiden, wie sie für einige *Russula*-Arten typisch sind, fehlen ihnen jedoch.

Folgende Arten besitzen einen rein plektenchymatischen Mantel aus gestreckten Hyphen, der von Laticiferen durchsetzt ist. Sie gehören alle in *Lactarius* Subgenus *Piperites*: Sekt. *Piperites*: *Lactarius torminosus* und *L. pubescens* (INGLEBY et al. 1990); Sekt. *Dapetes*: *L. deliciosus* (L.: Fr.) Gray (UHL 1988), *L. salmonicolor* R. Heim & Leclair (PILLUKAT 1996, 1998) *L. deterrimus* Gröger (AGERER 1986) und *L. rubrilacteus* Heseler & Smith (EBERHART & LUOMA 1997); Sekt. *Zonarii*: *L. scrobiculatus* (Scop.: Fr.) Fr. (AMIET & EGLI 1991, KERNAGHAN & BERCH 1997) und *L. intermedius* (Krombh.) Berk. & Broome (EBERHARDT et al. 2000), *L. porninsis* Roll. (TREU 1990a, d), *L. controversus* Pers. (JAKUCS et al. 2001); Sekt. *Colorati*: *L. lilacinus* (Lasch) Fr. (PRITSCH 1996).

Mit dieser Merkmalskombination zeigen die Mykorrhizen dieser Arten keine Ähnlichkeit zu einer der *Russula*-Mykorrhizen.

Ebenso zum Subgenus *Piperites* gehören *L. blennius* (Fr.: Fr.) Fr. und *L. pallidus* Pers ex Fr. aus der Sekt. *Glutinosi*. Ihre Mäntel sind plektenchymatisch, aus stark labyrinthisch gewundenen Hyphen, auf der Oberfläche ist ein Hyphennetz erkennbar, Laticiferen finden sich nur in der innersten Mantelschicht (BRAND 1991a). Einen ähnlichen Mantel zeigt auch *L. chryserrheus* (Fr.) Fr. (PALFNER & AGERER 1996) aus der Sekt. *Zonarii*.

Ein Hyphennetz und abgerundete bis eckigen Zellen im Mantel besitzen die Arten aus *Lactarius* Subgen. *Russularia*: Sekt. *Russularia*: *L. subdulcis* Bull. ex Fr. (BRAND & AGERER 1986, BRAND 1987a), *L. badiosanguineus* Kühn. & Romagn. (TREU 1990a); Sekt. *Tabidi*: *L. rubrocinctus* Fr. (BRAND 1991a); *L. obscuratus* (Lasch) Fr., *L. omphaliformis* Romagn. (PRITSCH 1996); Sekt. *Olentes*: *L. camphoratus* (Bull.) Fr. (BRAND 1991a), *L. serifluus* DC.: Fr. (PALFNER & AGERER 1996). Puzzleteilartige äußere Mantelzellen und ein Hyphennetz finden sich auch bei *Russula* (Sektionen *Firmae*, *Viridantes*, *Tenellae*, *Insidiosinae*, *Rigidae*, *Alutaceae* und „*Nothofagineae*“), deren Mäntel fehlen aber immer Laticiferen. Gloeopleren Zellen im äußeren Mantel, wie sie für *L. rubrocinctus* und *L. subdulcis* angegeben sind (BRAND 1991a, BRAND & AGERER 1986), finden sich hingegen auch bei *Russula*.

Die Arten aus *Lactarius* Subg. *Plinthogalus*, Sekt. *Plinthogali*, *L. lignyotus* Fr. (KRAIGHER et al. 1995) *L. picinus* Fr. (AGERER 1986) und *L. acris* Bolt. ex Fr. (BRAND 1991a), haben einen

plektenchymatischen Mantel mit Laticiferen und mit aus der Manteloberfläche herausragenden Hyphenenden. Letztere sind meistens mit Latex gefüllt (BRAND 1991a) und somit in der Funktion den Gloeocystiden bei *Russula* vergleichbar. Da sie sich aber deutlich in der Form, durch eine Septierung und das Fehlen von Knöpfchen von den Gloeocystiden unterscheiden (KRAIGHER et al. 1995, AGERER 1986, BRAND 1991a), sind sie als konvergente Entwicklung anzusehen.

Die Mykorrhizen von *Arcangeliella borziana* Cavara (Russulaceae) besitzt Mäntel, die denen von *Lactarius* Subgen. *Russularia* sehr ähnlich sehen (EGLI et al. 2001).

Folgt man den molekularen Ergebnissen von EBERHARDT (2000, 2002, s. a. Anhang 2, Fig. 1-3), müssen diese ähnlichen Mantelstrukturen in *Russula* und *Lactarius* unabhängig, konvergent entstanden sein, und zwar jeweils aus rein plektenchymatischen Vorstufen (vgl. EBERHARDT 2000). Das mehrfache Vorkommen von Pseudoparenchymen in den Mykorrhizen der Russulaceae könnte mit einer Tendenz Sphaerocysten zu bilden, wie sie für die Fruchtkörper typisch sind, zusammenhängen.

6.3.4 Vergleich mit Ektomykorrhiza-Mänteln in anderen Familien

Mäntel, die denen bei *Russula* gefundenen in der Struktur ähneln, findet man auch außerhalb der Fam. Russulaceae Ord. Russulales und sogar außerhalb der Basidiomycetes. Ihnen fehlen aber immer die für die Russulaceae kennzeichnenden gloeopleren Elemente.

Während rein plektenchymatische Mäntel sehr verbreitet sind, kommen parenchymatische Mäntel und solche mit Cystiden in relativ wenigen Verwandtschaftskreisen vor (AGERER 1995).

Ein Beispiel aus den Basidiomyceten für eine große Variabilität in den Manteltypen sind auch die beiden sehr nahe miteinander verwandten Gattungen *Thelephora* und *Tomentella* (Fam. Thelephoraceae, Ord. Thelephorales) (vgl. molekularen Stammbaum in KÖLJALG et al. 2001). Dabei sind ähnliche Tendenzen wie in der Gattung *Russula* bzw. *Lactarius* - zu Pseudoparenchymen hin - zu erkennen. Zeigt *Tomentella brunneorufa* M. J. Larsen (AGERER & BOUGHER 2001) einen rein plektenchymatischen Mantel, besitzt *Thelephora terrestris* Pers. zusätzlich Nadelcystiden (AGERER & WEISS 1989). *Tomentella ferruginea* (Pers.) Pat. besitzt unter einem plektenchymatischen äußeren Mantel eine fast pseudoparenchymatische mittlere Mantelschicht (RAIDL & MÜLLER 1996). Der Mantel von *Tomentella albomarginata* (Bord. & Galz.) M. J. Larsen ist ein Pseudoparenchym aus irregulär geformten Zellen mit einem Hyphennetz darüber (AGERER 1996c). *Tomentella galzinii* Bourdot, *T. subtestacea* Bourdot & Galzin und *T. pilosa* (Burt) Bourdot & Galzin haben pseudoparenchymatische Mäntel aus angulären Zellen mit Cystiden, die unmittelbar auf dem Mantel oder auf einem Hyphennetz sitzen (KÖLJALG et al. 2001, JAKUCS et al. 1997, JAKUCS & AGERER 1999, 2001).

Gattungen, die ähnliche Manteltypen wie in *Russula* aufweisen finden sich auch in den Ascomyceten. Die Gattung *Tuber* (Fam. Tuberaceae, Ord. Pezizales) beinhaltet Arten mit pseudoparenchymatischen Mänteln aus angulären Zellen: *Tuber aestivum* Vitt. (MÜLLER et al. 1996a), *T. mesentericum* Vitt. (RAUSCHER et al. 1996) und *T. uncinatum* Chat. (MÜLLER et al. 1996b). Einen pseudoparenchymatischen Mantel aus puzzleteilartigen Zellen mit einem darüber liegenden Netz, das zusätzlich verzweigte Cystiden bzw. Nadelcystiden trägt, besitzen *Tuber melanosporum* Vitt., *T. rufum* Pico (RAUSCHER et al. 1995) und *T. borchii* Vitt. (RAUSCHER et al. 1996).

Ein Beispiel für den Zusammenhang zwischen Fruchtkörper- und Mykorrhizenanatomie ist die Gattung *Genea* (Fam. Pyronemataceae, Ord. Pezizales). Ihre Mykorrhizen besitzen pseudoparenchymatische Mäntel aus angulären Zellen (BRAND 1991a, JAKUCS et al. 1998), die Peridie der Fruchtkörper ist ebenfalls ein Pseudoparenchym (MONTECCHI & SARASINI 2001).

Obwohl sich die Ektomykorrhiza in den Ordnungen Russulales, Thelephorales und Pezizales unabhängig voneinander entwickelt hat (MONCALVO et al. 2002), zeigen ihre Mitglieder auffällig viele Analogien in der Mantelstruktur. Man kann deshalb einen selektiver Druck auf eine Entwicklung hin zu bestimmten Manteltypen annehmen. Aus diesem Grund ist die Mantelstruktur kein unabhängiges Merkmal, was bei Verwandtschaftsanalysen höherer Taxa berücksichtigt werden muß. Innerhalb einer Gattung hat sich dagegen dieses Merkmal für die systematische Einteilung bewährt (s. Kap. 7, 7.4.).

6.4 Die Manteloberfläche (Abb. 203)

Da die meisten Mykorrhizen in der Gattung *Russula* nur wenige abziehende Hyphen besitzen, hat die Manteloberfläche für den Kontakt mit dem umgebenden Boden eine wichtige Aufgabe. Sie trennt die Wurzel physisch von der Umgebung. Der Stoffaustausch mit dem Boden muß hauptsächlich über die Zellen der äußeren Mantelschicht erfolgen. Bei den Arten mit Cystiden und einem plektenchymatischen äußeren Mantel dichtet eine gelatinöse Matrix, die die Hohlräume zwischen den Hyphen ausfüllt, den Mantel ab. Auch viele der cystidenlosen Arten mit Hyphennetz besitzen eine solche Matrix zwischen den Hyphen des Netzes. Im Gegensatz dazu sitzen die angulären oder puzzleteilartigen Zellen der pseudoparenchymatischen Mänteln ohne Zwischenraum dicht an dicht.

Bei den Arten mit einer wolligen Oberfläche (Sekt. *Gossypinae*, Sekt. *Indoletes*), mit vielen Cystiden (Sekt. *Compatae*, *Lactarioides*, *Delicoacheae*, *Heterophyllae*, *Ingratae* und *Crasotunicatae*) oder mit einem Hyphennetz ohne gelatinöse Matrix (Sekt. *Integrinae* Subsekt. *Integroidinae*; Sekt. *Firmae* Subsekt. *Sardoninae*; Sekt. *Viridantes*; Sekt. *Tenellae* R. *versicolor*, R. *nauseosa*; Sekt. *Alutaceae* R. *olivacea*) bleibt in Wasser ein Luftfilm um die Mykorrhiza bestehen. Diese Oberflächen können als hydrophob gekennzeichnet werden. Mykorrhizasysteme dieser Arten besitzen aber auch Bereiche auf ihren Oberflächen, die dicht mit Bodenpartikeln besetzt und deshalb nicht hydrophob sind. An diesen werden viele kurze abziehende Hyphen gebildet, die von Schleim umgeben sein können. Bei den Cystiden tragenden Arten finden sich in diesem Bereich dann keine Cystiden.

Hydrophil sind die Mykorrhizen mit glatten oder rauen Oberflächen. Hier bildet sich kein Luftfilm. Aus der Sektion *Heterophyllae* sind nur zwei Arten mit fast glatten Oberflächen bekannt: R. *amoena* (Subsekt. *Amoeninae*) und R. aff. *parasitica* (Subsekt. *Pseudoepitheliosinae*). Bei diesen Arten sind die in der Sektion sonst dichtstehenden Cystiden stark in Größe und Anzahl reduziert, der äußere plektenchymatische Mantel ist von einer gelatinösen Schicht bedeckt. Bei den cystidenlosen Arten sind die der Sektion *Russula* auf Grund ihres pseudoparenchymatischen Mantelaufbaus aus angulären Zellen glatt, nur die in Gruppen stehenden Blaszellen rauhen die Oberfläche leicht auf. Bei einigen Arten ist die Oberfläche zusätzlich mit einer gelatinösen Schicht bedeckt (R. *alnetorum*, R. *atopupurea*, R. *norvegica*, R. *viscida*). Eine gelatinöse Matrix glättet auch die Mäntel der meisten Arten mit einem Hyphennetz über einem pseudoparenchymatischen Mantel aus irregulär geformten Zellen.

Nach UNESTAM (1991) und UNESTAM & SUN (1995) spielt die Hydrophilie bzw. Hydrophobie der Myzelien von Pilzen im Boden eine große Rolle bei der Aufnahme von Bodenwasser und Nährsalzen. Übertragen auf die Mykorrhizen bei *Russula* heißt dies, dass die hydrophilen Bereiche bzw. ganze Oberflächen der Mykorrhizen zur Wasser- und Stoffaufnahme dienen. Auch die Korrelation von hydrophoben Mänteln und den Besitz von Rhizomorphen, den UNESTAM (1991) und UNESTAM & SUN (1995) angeben, findet man bei *Russula*. Fast alle Arten mit hydrophoben Mänteln besitzen Rhizomorphen. Dieses sind die Arten mit wolligem Mantel und solche mit Cystiden. Unter den Arten mit Netz ohne gelatinöse Matrix sind dieses die Arten aus der Sekt. *Integrinae* Subsekt. *Integroidinae*. Die Ausnahmen bilden Arten mit hydrophilen Mänteln und Rhizomorphen (R. *amoena*, R. *parasitica*, R. *alnetorum* und R. *lepidota*). Die Oberflächen der Rhizomorphen sind bei Arten mit hydrophoben Mänteln ebenfalls hydrophob bzw. umgekehrt.

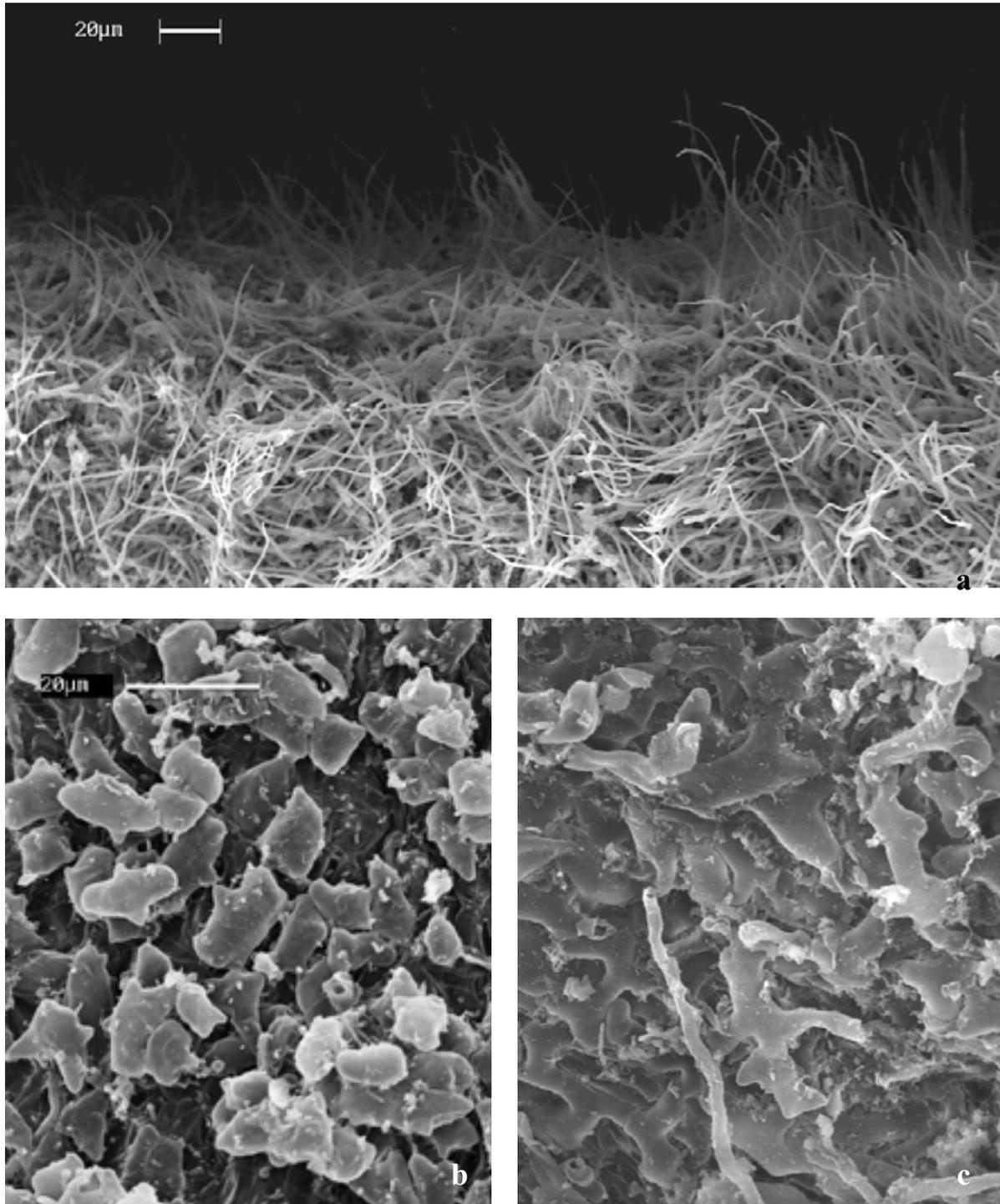


Abb. 203 **Verschiedene Manteloberflächen (REM):** **a.** Dichtstehende Nadelcystiden (*R. grisea*). – **b.** Blasenzellen auf Mantel aus angulären Zellen (*R. betularum*). – **c.** Hyphennetz mit gelatiöser Matrix zwischen den geweihförmigen Hyphen (*R. luteotacta*).

6.5 Die gloeopleren Elemente

Viele Mitglieder der Ordnung Russulales (ss. KIRK et al. 2001) besitzen als typisches Merkmal Zellen mit einem Inhalt, der mit Sulfobenzaldehyden reagiert (OBERWINKLER 1977, HIBBET & THORN 2001). Übergeordnet werden hier alle Zellen und Hyphen mit einem solchem Inhalt als gloeoplere Elemente bezeichnet (OBERWINKLER 1977 nennt ihre Gesamtheit Gloeocystidialsystem). Am weitesten verbreitet sind die Gloeocystiden und Oleoferen (vgl. PRICE 1973, LARSEN & BURDSALL 1976 und CLÉMENÇON 1997). Hinzu kommen noch die Laticiferen (=Lactiferen) in der Gattung *Lactarius*.

Zellen mit einem Sulfobenzaldehyd-positiven Inhalt stellen auch eines der auffälligsten Merkmale in Mykorrhizamänteln der Gattung *Russula* dar. Analog zu solchen Elementen bei Fruchtkörpern (z.B. JÜLICH 1984, MOSER 1983, CLÉMENÇON 1997) werden diese hier auch als gloeoplere Hyphen und Gloeocystiden bezeichnet. Gloeopleren Zellen, wie in den pseudo-parenchymatischen Mänteln der cystidenlosen Mykorrhizen, finden sich hingegen nicht in Fruchtkörpern (vgl. ROMAGNESI 1967).

6.5.1 Inhalt und Funktion der gloeopleren Elemente bei den Russulaceae

Lichtmikroskopisch sieht man in den gloeopleren Elementen kleine lichtbrechende Tröpfchen (ca. 1-2 µm im Durchmesser), die um große kugelige Vakuolen angeordnet sind (Abb. 204, Abb. 205, Abb. 209, Abb. 210). Mit Sulfobenzaldehyden, z.B. Sulfovanillin, fließen diese Tröpfchen zusammen und verfärben sich dunkelbraun bis blauschwarz (Abb. 213). Mit der Zeit, bei Verletzung oder mit Reagenzien wie Milchsäure formen sich die Tröpfchen zu einer amorphen Masse um, die meistens durch nadelartige Strukturen einen kristallinen Eindruck macht (Abb. 207, Abb. 208). Der amorphe Inhalt zeigt mit Sulfovanillin keine oder nur noch eine sehr schwache Reaktion. Diese Umformung kann auch mit einem Farbwechsel einhergehen. So wird der Inhalt der gloeopleren Elemente bei *R. luteotacta* gelb. In 2-10 %iger KOH-Lösung bleiben die Tröpfchen meistens erhalten.

Ausnahmen bilden Arten, die nur schwach reagierende gloeopleren Elemente besitzen. Eine schwache Reaktion mit Sulfovanillin ist dadurch gekennzeichnet, dass der Inhalt der gloeopleren Elemente, obwohl er das typische Tröpfchenmuster zeigt, nur schwach grau wird (z.B. *R. raoultii*, *R. lepida*).

Diese bei den Russulaceae gemachten Beobachtungen finden sich auch an den gloeopleren Elementen anderer Mitglieder der Russulales (ROMAGNESI 1967, PRICE 1973, LARSEN & BURDSALL 1976, CLÉMENÇON 1997).

CAMAZINE & LUPO (1984) konnten für scharf schmeckende *Lactarius*-Arten nachweisen, dass es sich bei den scharf schmeckenden Stoffen um die Sesquiterpene Velleral und Isovelleral handelt. Diese entstehen aus der Vorstufe Stearylvelutinal, welches sich in den Laticiferen befindet und für deren dunkelblaue Reaktion mit Sulfovanillin verantwortlich ist. Velleral und Isovelleral sind für Tiere toxische Verbindungen.

CAMAZINE & LUPO (1984) fassen folgende Punkte zusammen:

„1. Die labile Vorstufe, Stearylvelutinal, ist im Laticiferensystem abgekapselt. 2. In intakten Laticiferen ist diese Verbindung gegen den Zerfall in die labilen Dialdehyde geschützt. 3. Wenn die Laticiferen beschädigt werden, werden Velleral und Isovelleral schnell gebildet. Diese Verbindungen wirken als chemische Abwehrstoffe, um die Pilze vor verschiedenen Fraßfeinden zu schützen. 4. Isovelleral und Velleral sind selber labil und zerfallen schnell (vielleicht durch pilzliche Enzyme), um zu verhindern, dass diese toxischen Verbindungen den Pilz schädigen. Folglich dienen die laticiferen Hyphen wohl als Vorratsspeicher für die inaktiven Vorstufen der toxischen sesquiterpenen Dialdehyde, Isovelleral und Velleral“.



Abb. 204 *Russula emetica*: Gloeoplerer Elemente mit im optischen Schnitt ringförmig angeordneten Tröpfchen. (in Wasser) - **a.** Septierte Huthaut-Gloeocystiden. – **b.** Äußere Mantelschicht mit gloeopleren Zellen.

Für die mildschmeckenden *Lactarius deliciosus*, *L. deterrimus* (BERGENDORFF & STERNER 1988) und *L. mitissimus* (DANIEWSKI et al. 1990) wurden ebenfalls Sesquiterpene nachgewiesen. STERNER (1995) stellt die These auf, dass die Sesquiterpene in verschiedenen *Lactarius*-Arten ein Verteidigungssystem gegen Fraßfeinde bilden. Auch die Untersuchungen von STADLER & STERNER (1998) an verschiedenen *Lactarius*- und *Russula*-Arten bestätigen, dass erst nach Beschädigung der Fruchtkörper - bzw. der gloeopleren Elemente - die aktiven, bioziden Stoffe entstehen, die in diesem Fall an Nematoden getestet wurden. Sie stellten außerdem eine antibiotische Wirkung fest.

Es liegt nahe, dass es sich bei den Sulfovanillin-positiven Zellen der Mitglieder der Familie Russulaceae und weiterer Familien der Ordnung Russulales um homologe Bildungen handelt (ROMAGNESI 1967, CAMAZINE & LUPO 1984). Genauere chemische Untersuchungen der Inhaltsstoffe in allen Familien stehen aber noch aus.

Aus den oben genannten Untersuchungen lässt sich schließen, dass die gloeopleren Elemente der Rhizomorphen und Mykorrhizen ebenfalls Sesquiterpene enthalten und die Funktion der Abwehr von Prädatoren haben. Hierzu passt auch die Beobachtung, dass bei scharf schmeckenden *Russula*-Arten (*R. emetica* und *R. sardonica*) manchmal angefressene Mykorrhizenspitzen gefunden werden, bei denen die Baumwurzeln mit den Hartigschen Netzen fehlen,

wohingegen deren an gloeopleren Zellen reiche Mäntel als leere Hüllen übrig bleiben. Zwar konnte der Mantel offensichtlich nicht verhindern, dass sie durchdrungen wurden, sie selber wurden aber nicht gefressen.

Primordien sind wie Mykorrhizen und Rhizomorphen ebenfalls über längere Zeit im Boden Fraßfeinden ausgesetzt. Auch in ihnen und in jungen Fruchtkörpern sind die gloeopleren Elemente, wie Gloeocystiden und Oleiferen, besonders dicht (Abb. 206, Abb. 207). In reifen Fruchtkörpern dagegen sind die gloeopleren Elemente stärker verteilt. Als Ort der Sporenproduktion wird das Hymenium schon im jungen Fruchtkörper mit besonders vielen Gloeocystiden geschützt (Abb. 208).



Abb. 205 *Russula paludosa*: Gloeopler Elemente mit im optischen Schnitt ringförmig angeordneten Tröpfchen. (in Wasser) - **a.** Septierte Huthaut-Gloeocystiden. – **b.** Äußere Mantelschicht mit gloeopleren Zellen.

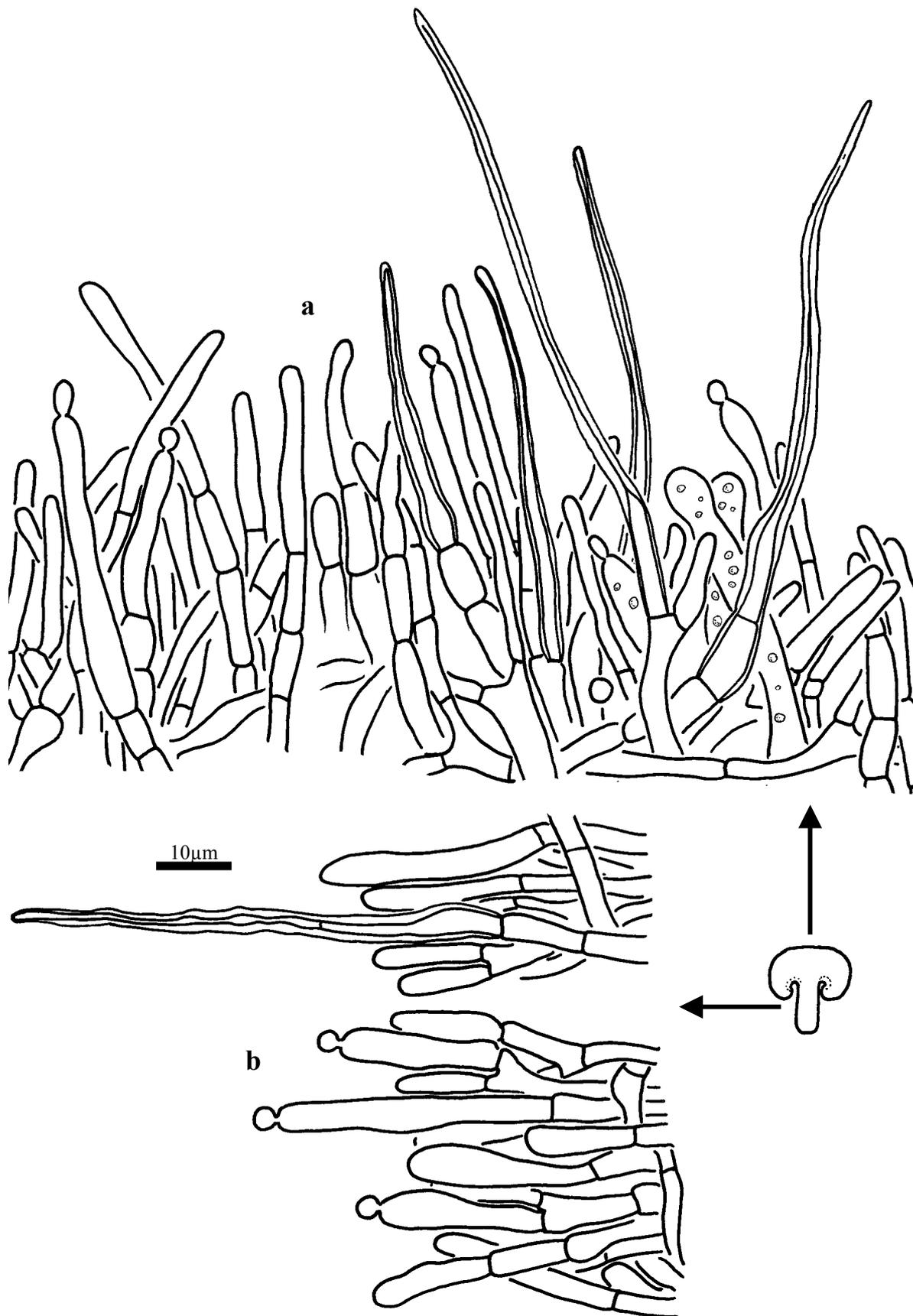


Abb. 206 *Russula heterophylla*: Primordium im Längsschnitt, Nadel- und Gloeocystiden palisadenartig dicht stehend. a. Huthaut – b. Stielrinde.

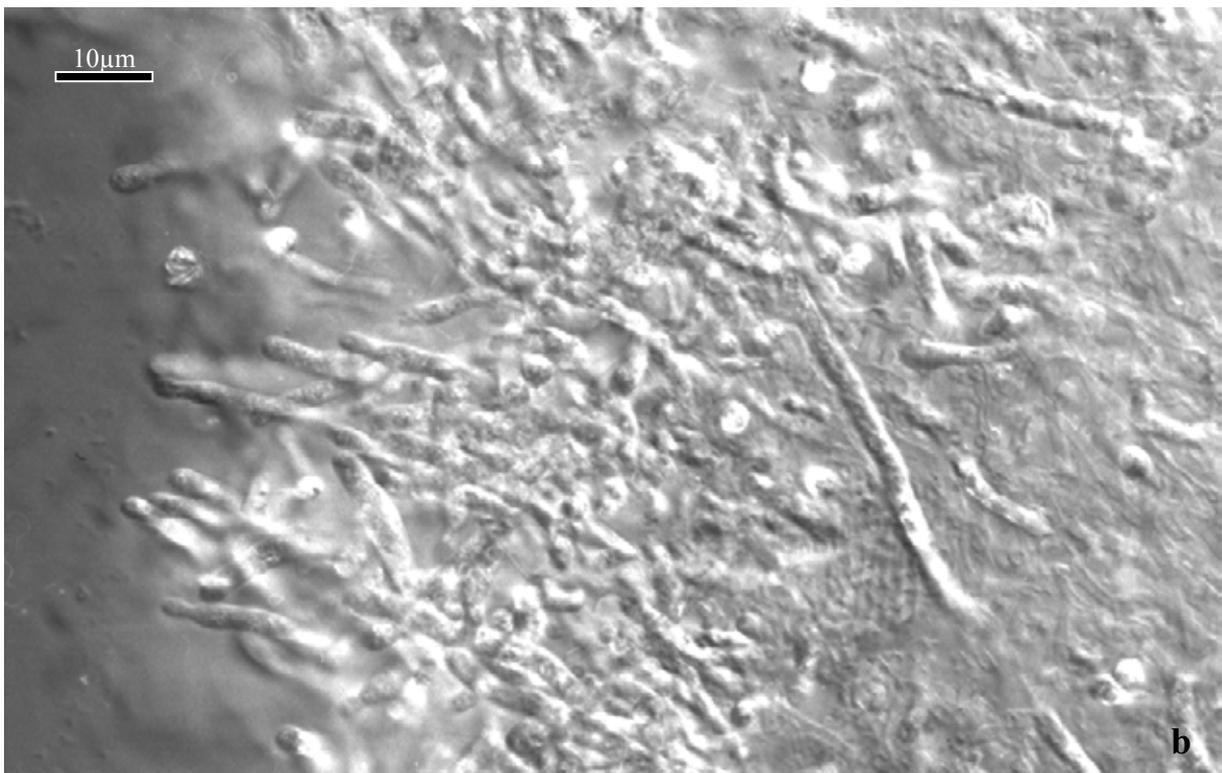
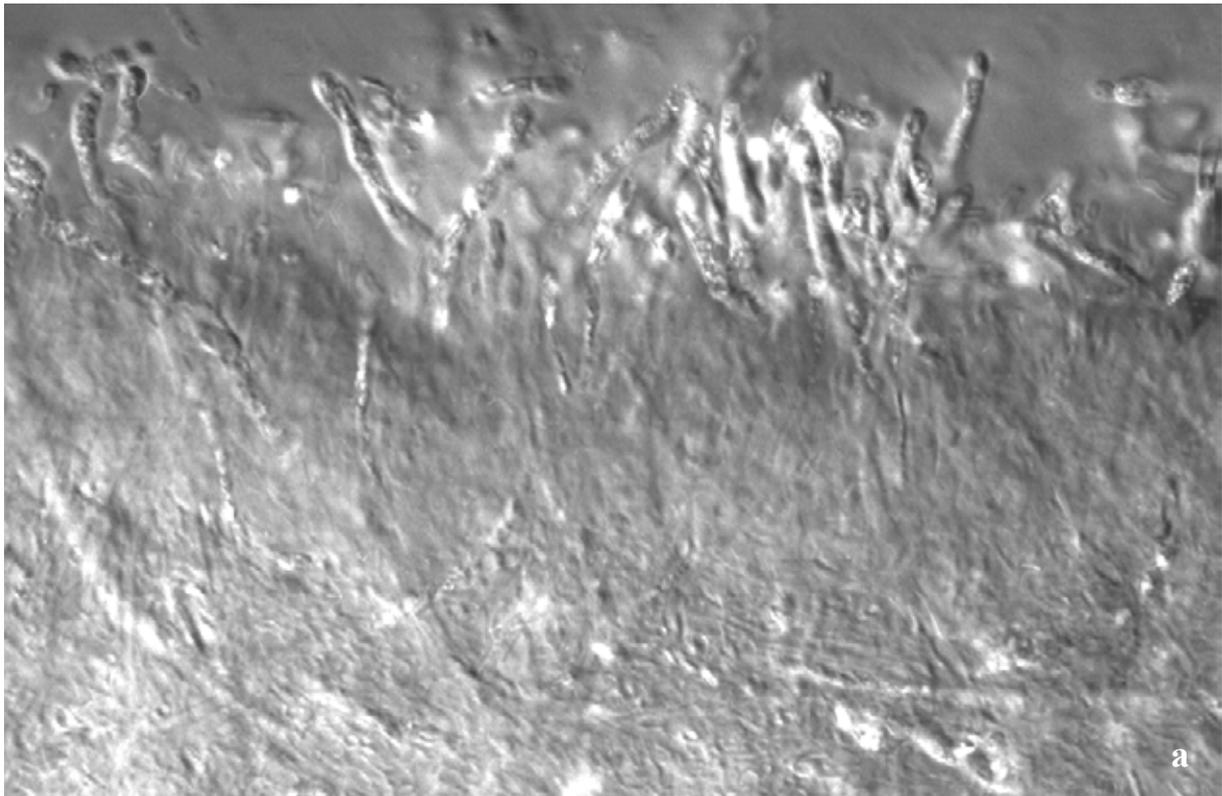


Abb. 207 *Russula luteotacta* gloeoplere Elemente eines Primordium im Längsschnitt, (Inhalt in Milchsäure zu lichtbrechenden Kristallen zerfallen): **a.** Huthaut mit palisadenartig stehenden Gloeocystiden und Oleiferen in tieferen Schichten. – **b.** Stielrinde mit dichtstehenden Gloeocystiden und Oleiferen im Stielfleisch (rechts).

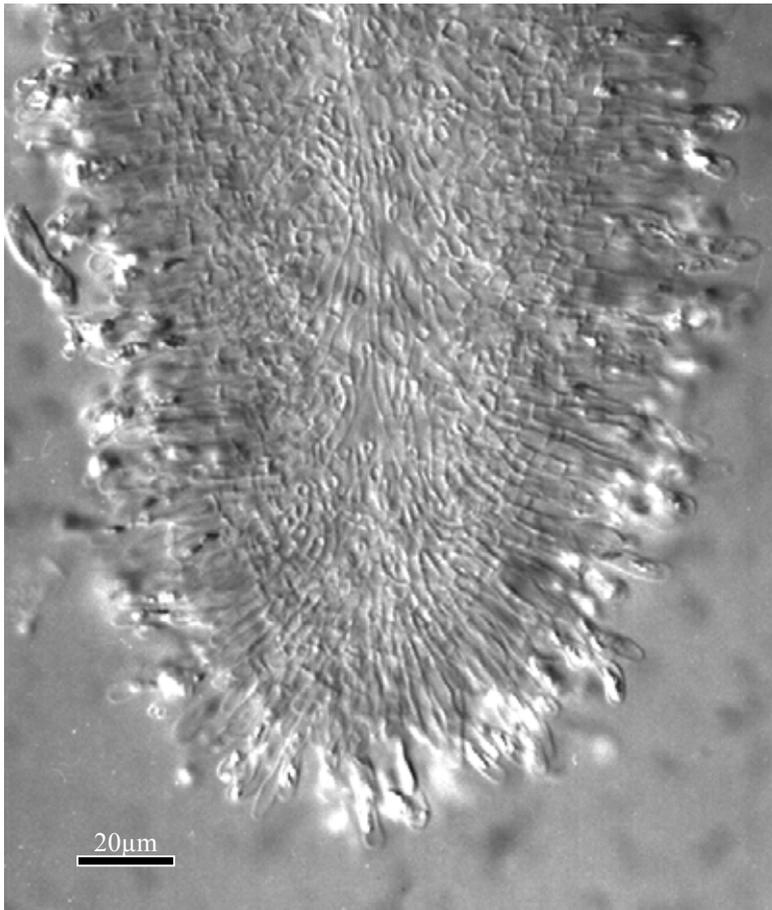


Abb. 208 *Russula nigricans*, Lamelle eines Primodiums im Querschnitt: Gloeocystiden (Inhalt in Milchsäure zu lichtbrechenden Kristallen zerfallen) des Hymeniums stehen dicht an dicht, Basidien sind noch nicht entwickelt. Lamellentrama nur aus schmalen Hyphen, die typischen Sphaerocysten sind noch nicht gebildet.

6.5.2 Vergleich von Fruchtkörper und Mykorrhiza

Die Fruchtkörper der Gattung *Russula* besitzen in verschiedenen Teilen Gloeocystiden und gloeoplere Hyphen. Diese werden klassisch nach ihrem Vorkommen eingeteilt: Die Gloeocystiden im Hymenium werden Macrocystiden (ROMAGNESI 1944, eine Abhandlung zur Verwendung dieses Begriffes gibt CLÉMENÇON 1997: 526-530) genannt. Die gloeoplere Elemente der Huthaut werden im allgemeinen als Pileo- oder Dermatocystiden, die des Stiels als Caulocystiden und jene des Fleisches meistens als Oleiferen bezeichnet (z.B. CLÉMENÇON 1997).

Während die Gloeocystiden des Hymeniums bei allen Arten der Gattung *Russula* sehr ähnlich aussehen (vgl. z.B. ROMAGNESI 1967, GALLI 1996), kann man zwei Gruppen bei den Pileo- und Caulocystiden unterscheiden. Bei den europäischen Arten der Sektionen *Compactae*, *Lactarioides*, *Heterophyllae*, *Indolentes*, und *Ingratae* sind die Gloeocystiden der Huthaut und Stielrinde einzellig (uniloculär oder unicellulär nach GALLI 1996: 23) besitzen oft ein apikales Knöpfchen (bei der Sekt. *Compactae* bis zu zwei). Die hier untersuchten außereuropäischen Arten der Sektionen *Gossypinae*, „*Fuegianae*“, *Delicoachaeae*, *Heterophyllae* und *Crassotunicatae* besitzen ebenfalls nur einzellige Gloeocystiden. Die übrigen europäischen Sektionen der Gattung, *Russula*, *Firmae*, *Viridantes*, *Tenelae*, *Insidiosinae*, *Integrinae* und *Rigidae*, besitzen meistens mehrzellige (pluriloculär oder pluricellulär nach GALLI 1996: 23) Gloeoc-

cystiden (Abb. 204a), mehrzellige Primordialhyphen (Sekt. *Amethystinae* und Sekt. *Rigidae*) (Abb. 211b, c) oder beides (Sekt. *Integrinae*) an der Oberfläche des Fruchtkörper (ROMAGNESI 1967), selten kommen auch knöpfchenartige Abschnürungen vor (Abb. 209a). Die hier anhand der Mykorrhizen festgestellte Aufteilung der Gattung (Kap. 6.3) korrespondiert gut mit der Zweiteilung, die die gloeoplere Elemente der Fruchtkörper erkennen lassen. Die Arten der oben genannten Sektionen mit einzelligen, knöpfchentragenden Gloeocystiden tragen auch auf der Oberfläche der Mykorrhizen einzellige, knöpfchentragende Gloeocystiden (z.B. Abb. 216, Abb. 217). Die untersuchten Arten der Sektionen, mit mehrzelligen Pileocystiden oder Primordialhyphen und Oleiferen an der Stielrinde besitzen keine Cystiden auf den Mykorrhizen, sondern auf und in den Mänteln gloeoplere Zellen (z.B. Abb. 204, Abb. 210, Abb. 209, Abb. 205).

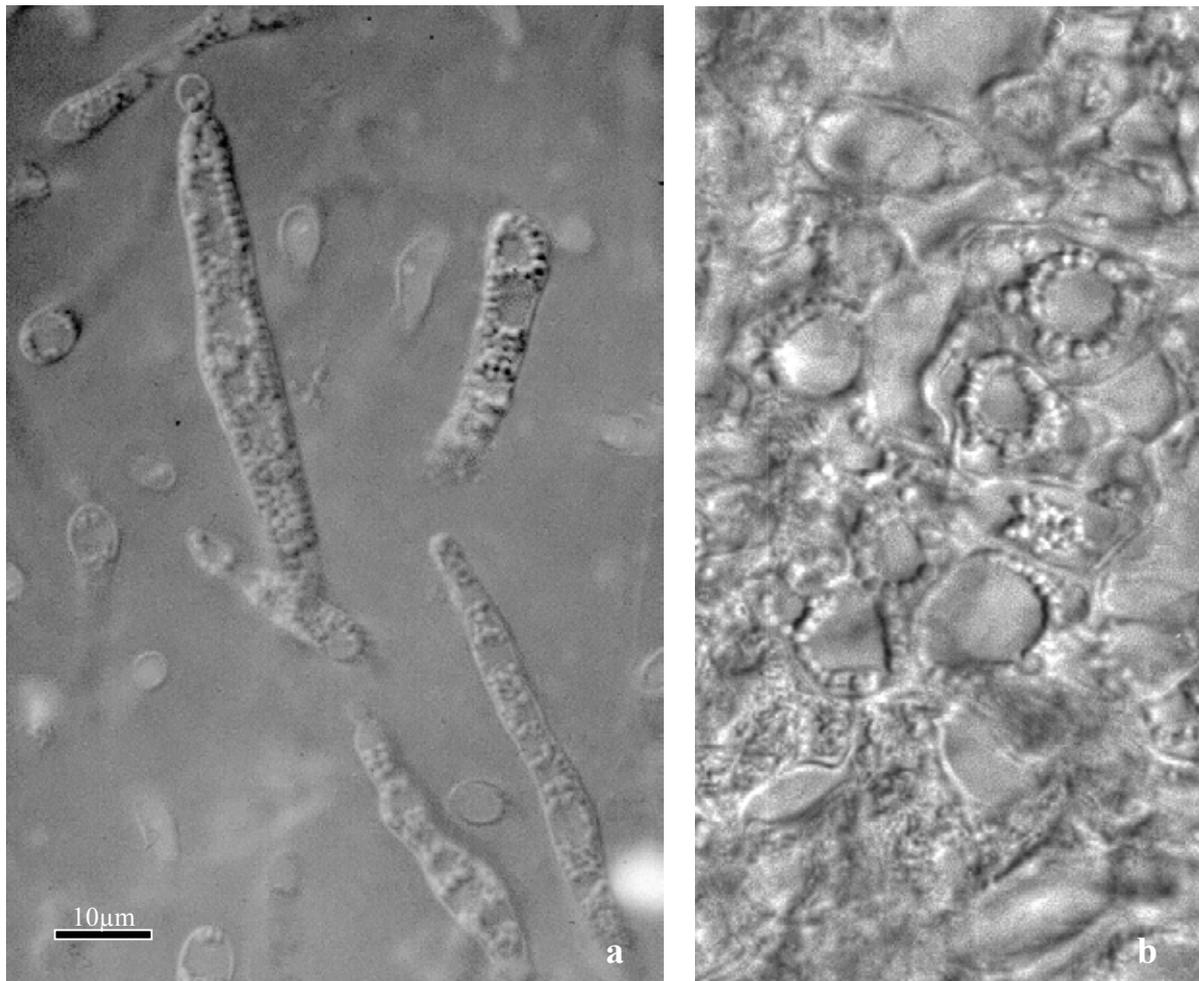


Abb. 209 *Russula sardonia*, Gloeoplere Elemente mit im optischen Schnitt ringförmig angeordneten Tröpfchen. (in Wasser): **a.** Septierte Huthaut-Gloeocystiden. Eine mit apikaler Einschnürung – **b.** Äußere Mantelschicht mit gloeoplere Zellen.

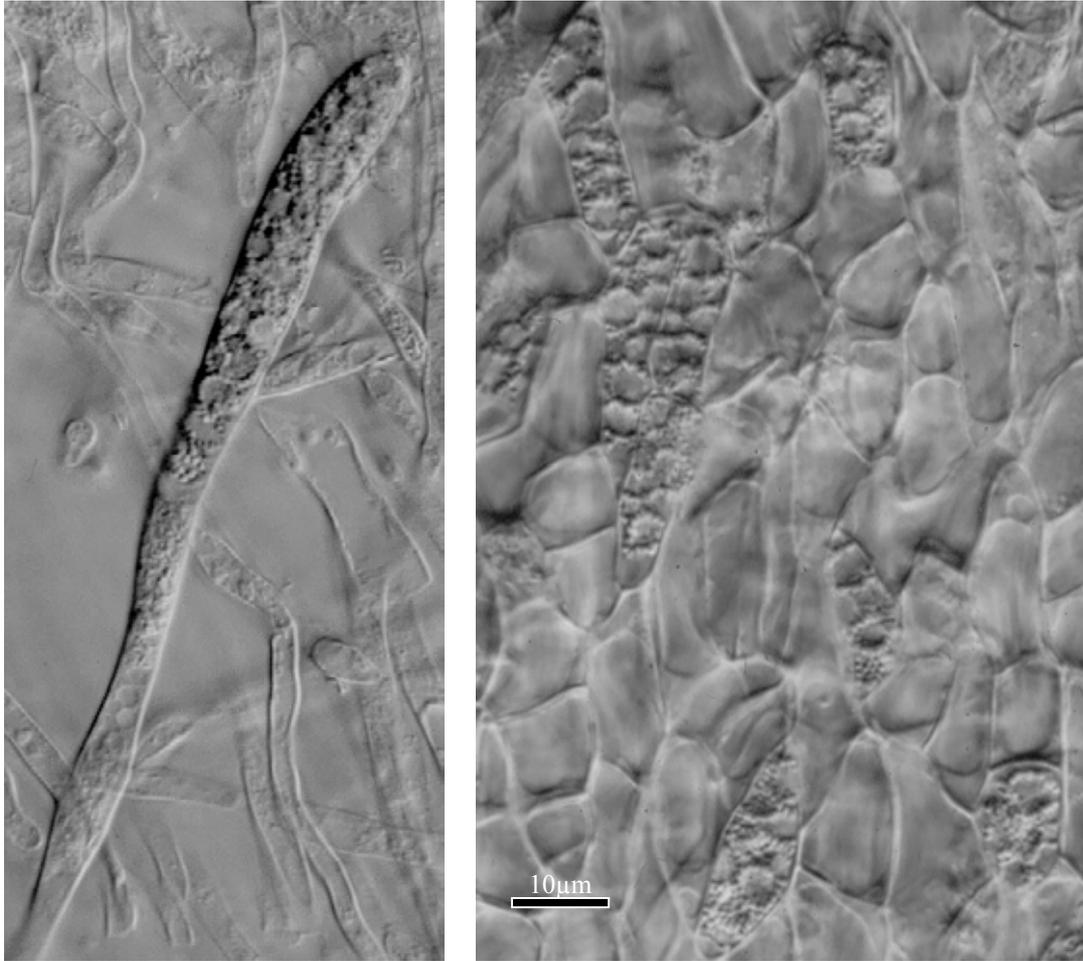


Abb. 210 *Russula alnetorum*, Gloeoplere Elemente mit im optischen Schnitt ringförmig angeordneten Tröpfchen. (in Wasser): **a.** Septierte Gloeocystide der Huthaut. – **b.** Äußere Mantelschicht mit gloeoplere Zellen.

Eine Ausnahme bildet *R. amoena* aus der Sekt. *Heterophyllae*, die weder in den Fruchtkörpern noch in den Mykorrhizen gloeoplere Elemente besitzt. *R. olivacea* aus der Sekt. *Alutaceae* besitzt nur Gloeocystiden im Hymenium und keine bis wenige gloeoplere Zellen im Mykorrhizamantel.

Besondere Übereinstimmungen zwischen gloeoplere Elementen der Fruchtkörper und Mykorrhizen zeigt *R. luteotacta*, indem der Inhalt der Gloeocystiden und gloeoplere Zellen bei Verletzung chromgelb wird. Sehr schwach mit Sulfovanillin reagieren die gloeoplere Elemente von Fruchtkörper und Mykorrhiza bei *R. lepida*, Sekt. *Rigidae*, hier fallen die im Verhältnis zu anderen Arten sehr großen Tropfen des Inhaltes auf (Abb. 211a).



Abb. 211 Huthautcystiden (in Wasser): **a. *Russula lepida***: Gloeocystide mit großen Tröpfchen. – **b.-c. *Russula turci***: Primordialhyphen mit Wandauflagerungen, Inhalt in den Endzellen z. T. als ringförmig angeordnete Tröpfchen (Pfeile).

Eine weitere Form von Cystiden der Huthaut sind die Primordialhyphen (eingeführt durch MELZER 1934, ROMAGNESI 1967) mit Wandauflagerungen, die sich in Säurefuchsin anfärben. Obwohl sie definitionsgemäß keinen Sulfovanillin-positiven Inhalt besitzen, sind sie von den mehrzelligen Gloeocystiden der Huthaut herzuleiten. Erster Hinweis hierfür sind die Gloeocystiden der Huthaut mit ebensolchen Wandauflagerungen bei den Arten *Russula integra*, *R. carminipes* und *R. melitodes* der Sektion *Integrinae* (s. ROMAGNESI 1967, EINHELLINGER 1985). Zweitens können Primordialhyphen in jungen Fruchtkörpern auch einen Inhalt aus Tröpfchen besitzen (Abb. 211b, c). Die Mykorrhizenmäntel der hier untersuchten Arten mit Primordialhyphen, *R. turci* aus der Sekt. *Amethystinae*, *R. aurora* aus der Sekt. *Rigidae* sowie *R. claroflava* und *R. vinosa* aus der Sekt. *Integrinae* Subsekt. *Integroidinae*, besitzen gloeoplere Zellen, deren Inhalt mit Sulfovanillin reagiert. Auflagerungen wie bei den Primordialhyphen finden sich an den Mykorrhizen dagegen nicht.

Auch die Zellen mit einem gelben Inhalt, der sich mit KOH rot verfärbt, bei *R. ochroleuca* und *R. viscida*, Sekt. *Ochroleucinae*, dürften sich von gloeoplere Zellen herleiten. Hier für spricht die gleiche Form von gloeoplere Huthautcystiden und solchen mit KOH sensitivem Inhalt bei *R. viscida* (s. folgendes Kapitel).

6.5.3 Vergleich von Mykorrhiza und Fruchtkörper bei *Russula viscida*

Russula viscida eignet sich besonders für den anatomischen Vergleich des Fruchtkörpers mit der Mykorrhiza, da sie sowohl Sulfovanillin-positive gloeoplere Elemente als auch Zellen besitzt, deren gelblicher Inhalt mit KOH rot wird.

Stücke aus der Huthaut und der Stielrinde von frischen Fruchtkörpern verschiedenen Alters wurden mit frischen Präparaten des Mykorrhizamantels verglichen. Erst wurde in Wasser und dann nach der Reaktion mit Sulfovanillin bzw. mit 10%iger KOH-Lösung mikroskopiert.

Die gloeoplere Elemente der Huthaut sind mehrzellige Gloeocystiden (Abb. 212a), die der Stielrinde mehrzellige Oleiferen (Abb. 212b) und die des Mykorrhizamantels anguläre gloeoplere Zellen (Abb. 212c). Der Inhalt aller drei besteht aus feinen Tröpfchen von ungefähr gleicher Größe (ca. 1 - 1,5 µm) (Abb. 212). In Sulfovanillin läuft der Inhalt zusammen, wobei jener der Huthautcystiden blau-schwarz und jener der anderen schwarzbraun wird (Abb. 213). Der zweite Zelltyp, der eine spezifische Farbreaktion zeigt, sind in der Huthaut einzelne Cystiden mit einem gelbbraunen bis honigfarbenen Inhalt (Abb. 214a-c). An der Stielrinde - besonders an der Basis des Stiels - befinden ebenfalls Cystiden mit einem gelbbraunen Inhalt, die meistens in Gruppen büschelig zusammen stehen (Abb. 214). Auf der Manteloberfläche der Mykorrhizen sitzen in kleinen Haufen dünnwandige Blasen zellen mit gleichem Inhalt. Zusätzlich sind auf und zwischen den Zellen gelbliche Inkrustationen (Abb. 213). Mit KOH schlägt die Farbe des Inhaltes nach Rot bis Rotbraun um (Abb. 213b-d, Abb. 214b, c). Dieser Farbumschlag ist durch Säure reversibel. Diese KOH-Reaktion ist für die Stielbasis der Fruchtkörper von *R. viscida* schon lange bekannt (z. B. ROMAGNESI 1967, GALLI 1996) und dort auch besonders stark ausgeprägt.

Gloeocystiden und KOH-sensitive Cystiden der Huthaut und des Stieles gleichen sich in Form und Größe. Es dürften sich daher um die gleichen Cystiden in verschiedenen Altersstufen handeln. Hierfür spricht auch, dass die Anzahl der KOH-sensitiven Cystiden mit dem Alter der Fruchtkörper zunimmt, die der Sulfovanillin-positiven Gloeocystiden dagegen abnimmt.

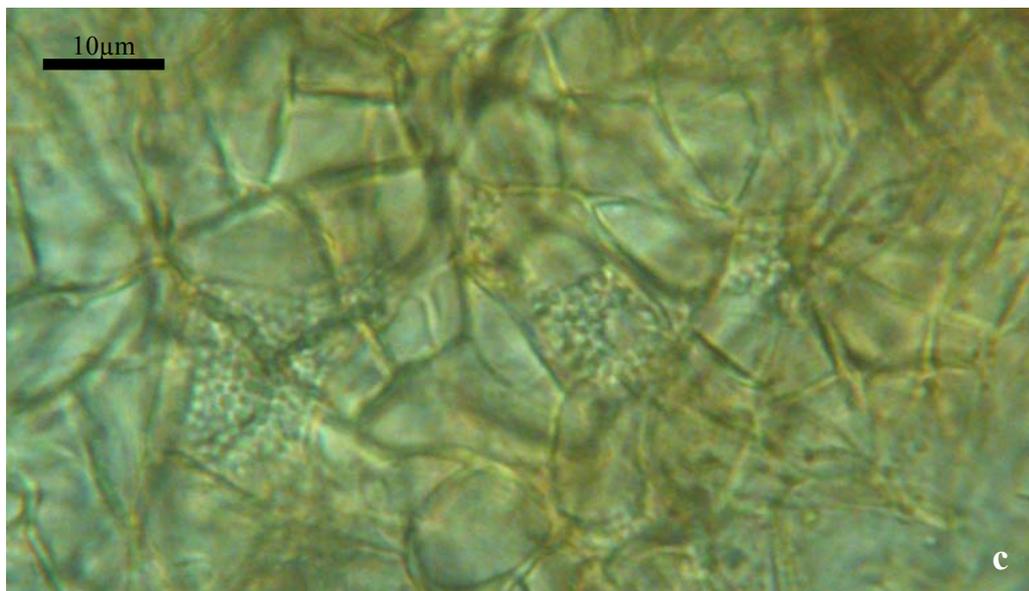


Abb. 212 *Russula viscida*, gloeoplere Elemente in Wasser: **a.** Gloeocystide der Huthaut. – **b.** Gloeocystiden der Stielrinde. – **c.** Gloeoplere Zellen des Mykorrhizamantels.

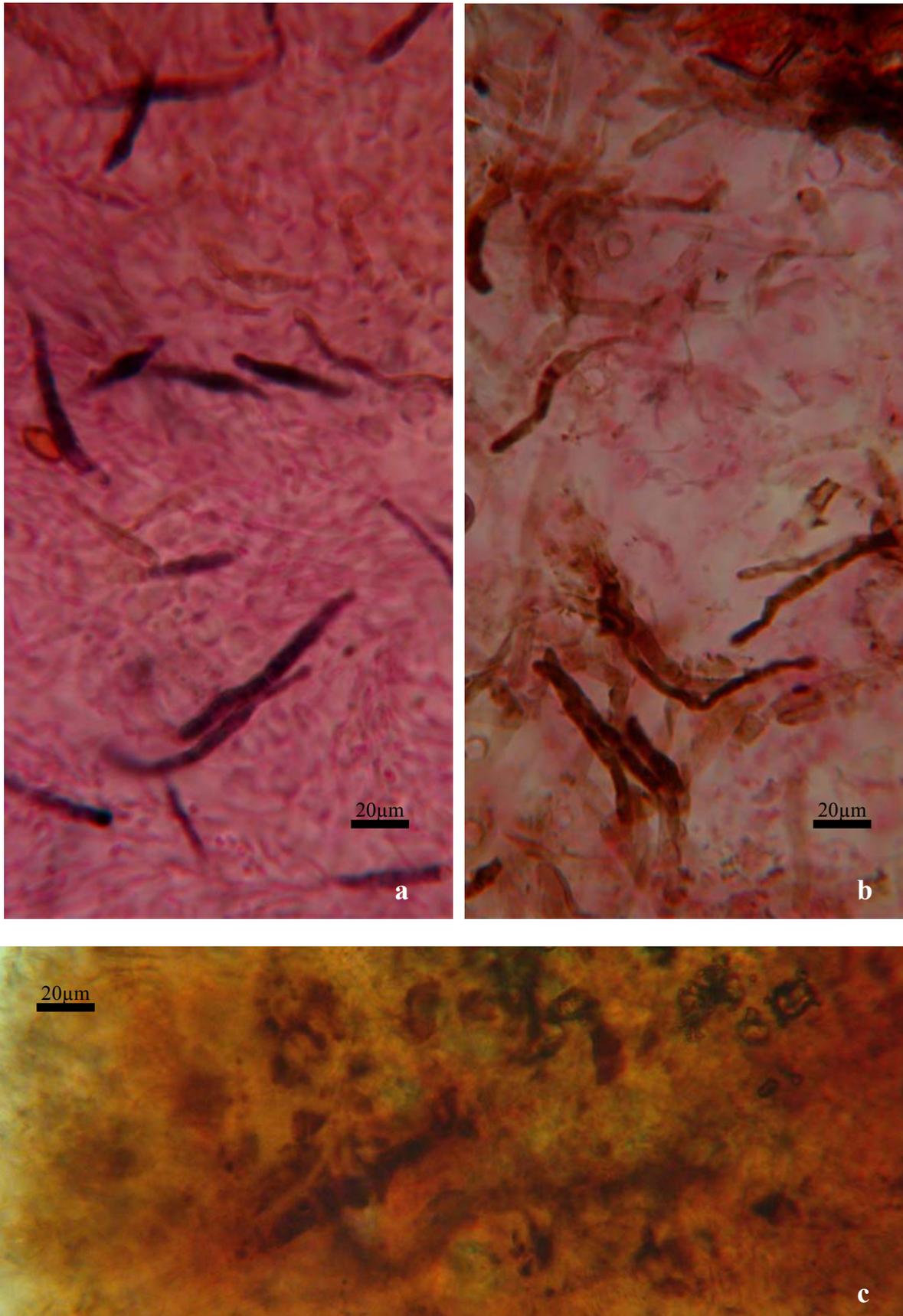


Abb. 213 *Russula viscida*, gloeoplere Elemente nach Reaktion mit Sulfovanillin: **a.** Gloeocystide der Huthaut blau-schwarz. – **b.** Gloeocystiden der Stielrinde schwarzbraun. – **c.** Gloeoplere Zellen des Mykorrhizamantels schwarzbraun.

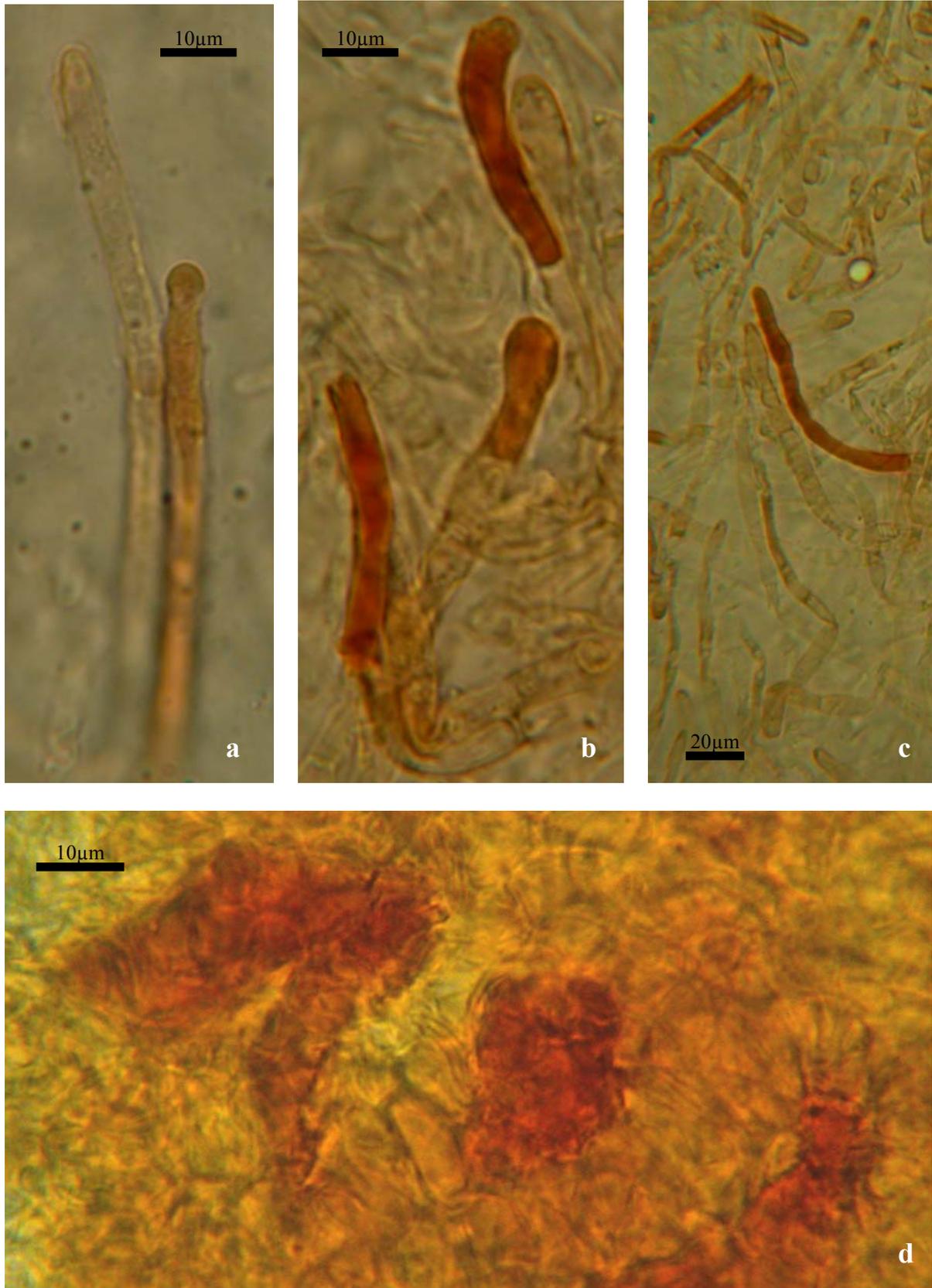


Abb. 214 *Russula viscida*, KOH-sensitive Elemente: **a.** Cystide in der Huthaut in Wasser mit gelbbraunem Inhalt. – **b.-c.** Inhalt der Huthautcystiden in KOH rotbraun verfärbt. – **d.** Inhalt der Blaszellen auf der Mykorrhiza in KOH rot.

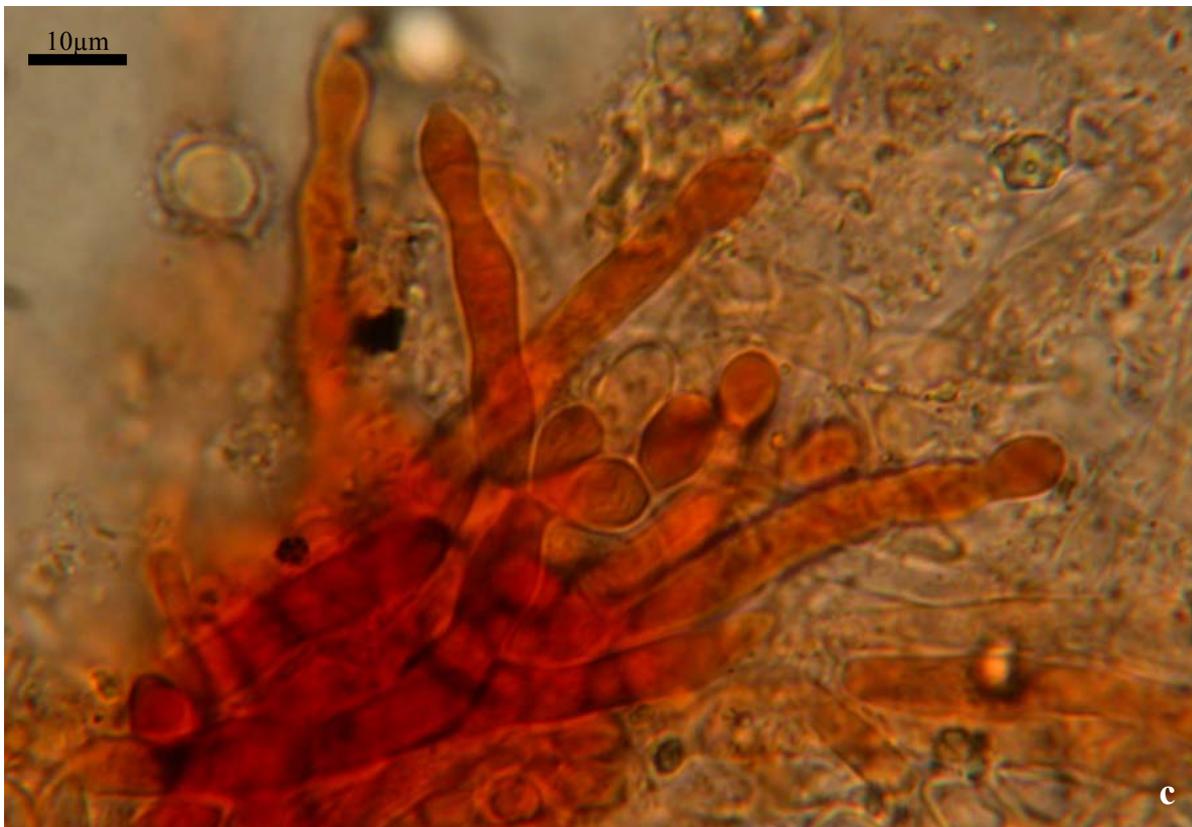
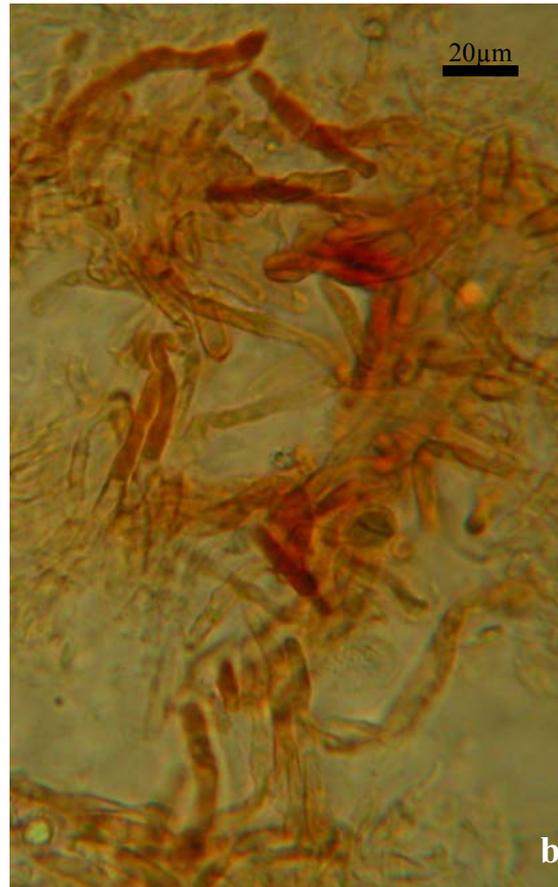
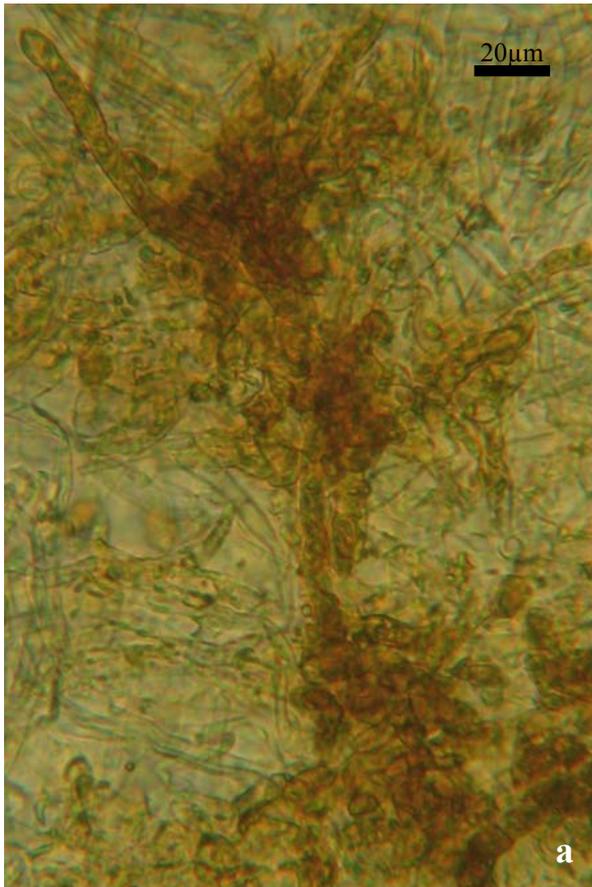


Abb. 215 *Russula viscida*, KOH-sensitive Elemente: **a.** Inhalt der Cystiden auf der Stielrinde in Wasser braun. – **b.-c.** Inhalt der Stielcystiden in KOH rot verfärbt.

6.5.4 Die Knöpfchen tragenden Gloeocystiden

Eine Besonderheit unter den gloeopleren Elementen stellen die einzelligen, Knöpfchen tragenden Gloeocystiden der Sektionen *Gossypinae*, *Compactae*, *Lactarioides*, *Delicoarcheae*, „*Fuegianaë*“, *Hetrophyllae*, *Indolentes*, *Ingratae* und *Crassotunicatae* dar. Im Aufbau und Funktion sind diese mit den Brennhaaren der Brennnessel vergleichbar: An der Spitze einer Zelle sitzt ein Knöpfchen, das bei Berührung an einer Sollbruchstelle abbricht und einen Porus öffnet. Durch diesen tritt die in der Zelle gespeicherte toxische Flüssigkeit nach außen (vgl. BRAND 1991a). Im Falle der Gloeocystiden handelt es sich bei dem Inhalt um Sesquiterpene (s. Kap. 6.5.1), deren Freisetzung aus den Vorstufen beim Abbrechen des Knöpfchens erfolgt. Da die Knöpfchen sehr leicht abbrechen und der Inhalt in älteren Cystiden oft schon degeneriert ist, kann man diesen Vorgang, wie auch die Sulfovanillin-Reaktion, nur an jungen, frisch aus dem Boden isolierten, unbeschädigten Mykorrhizaspitzen beobachten. BRAND (1991a, b) beschreibt und bildet die Knöpfchen tragenden Gloeocystiden von *R. illota* ab, AGERER et al. (1994) die von *R. acrifolia* und PALFNER & GODOY (1996a, b) die von *R. fuegiana*. Für diese Arten geben die Autoren (BRAND 1991a, AGERER et al. 1994, PALFNER & GODOY 1996a) eine negative Sulfovanillin-Reaktion des Cystideninhalts an. Für die Gloeocystiden der Fruchtkörper und Mykorrhizen von *R. illota* und die Gloeocystiden der Stielbasis von *R. acrifolia* konnte hier bei frischem Material hingegen - wie bei allen anderen untersuchten Arten mit Gloeocystiden - eine positive Sulfovanillin-Reaktion festgestellt werden. EDWARDS & GESSNER (1984) untersuchten die Gloeocystiden einer unidentifizierten Eichenmykorrhiza (die von der Anatomie her zu den Foetentinae gehört) im Transmissions-Elektronenmikroskop. Sie vermuten auch eine sekretorische Aufgabe der Gloeocystiden.

Aufgrund der rasenartigen Anordnung der Gloeocystiden auf den Mykorrhizamänteln, stehen die Knöpfchen nach außen, den Fraßfeinden entgegen. Man kann aber beobachten, dass diese rasige Anordnung nur dort ausgebildet ist, wo die Mykorrhizaoberfläche nicht dicht von Bodenpartikeln bedeckt ist. Gerade in lehmigen Böden sind oft große Bereiche mit einer fest-sitzenden Lehmschicht verklebt, unter der sich dann keine Cystiden ausbilden (z.B. bei *R. cyanoxantha*). In lockeren Böden hingegen sind die ganzen Mykorrhizen mit Cystiden dicht bedeckt (z.B. *R. atroglauca* in torfigem Boden). In den Bereichen, in denen Cystiden dicht stehen, bildet die Luft zwischen ihnen ein Wasser abweisendes Polster.

Beim Vergleich der Knöpfchen tragenden Gloeocystiden des Fruchtkörpers mit denen der unterirdischen Organe fällt deren Ähnlichkeit auf (Abb. 216, Abb. 217, Abb. 220). Auch wenn sie sich in ihrer Größe und Form unterscheiden, besitzen sie meistens die für die jeweilige Gruppe typischen Knöpfchen. Trotz der Unterschiede zwischen den Arten, zeigt der Vergleich zwischen den Gloeocystiden einer Art ein ähnliches Schema:

Die Gloeocystiden im Hymenium (Abb. 217c, Abb. 208, Abb. 220) sind dünnwandig und sehr viel größer als die übrigen. Ihre zylindrische bis spindelige Form wird durch die enge Anordnung zwischen den Basidien bestimmt. Die apicalen Knöpfchen sind oft in Größe und Anzahl reduziert oder fehlen.

Die Anordnung der Knöpfchen bei den Gloeocystiden der Huthaut und der Stielrinde, insbesondere der Stielbasis, entspricht meistens der bei den Cystiden der Mykorrhizen (Abb. 206, Abb. 216; Abb. 217, Abb. 219, Abb. 220, Abb. 221). Besonders auffällig sind die zwei Knöpfchen pro Gloeocystide in der Sekt. *Compactae* (Abb. 216, AGERER et al. (1994) für *Russula acrifolia*). Gut lässt sich diese Ähnlichkeit auch an den flaschenförmigen Gloeocystiden in der Sekt. *Ingratae* demonstrieren (Abb. 217). In Größe und Form sind die Cystiden der Fruchtkörper relativ variabel, lassen aber die typische Form der jeweiligen Cystiden an den Mykorrhizen erkennen.

Die Gloeocystiden der Mykorrhizenmäntel sind in Größe und Form weniger variabel als die des Fruchtkörpers. Sie besitzen meistens ein sehr einheitliches, für die jeweilige Art typisches

Aussehen. Die Wände sind dünn oder dick. Bei den dickwandigen Cystiden sind die Knöpfchen durch eine dünne Stelle in der Wand vom Cystidenkörper getrennt.

Die Gloeocystiden der Rhizomorphen vermitteln zwischen jenen der Mykorrhizen und jenen des Fruchtkörpers. Ihre Form ist nicht so stark festgelegt, sie sind meistens schlanker als die Gloeocystiden der Mykorrhizen. Die Wandstärke ist oft geringer als die der Mantelcystiden.

Die Gloeocystiden haben sich als sehr wertvolles Merkmal bei der Bestimmung von Ektomykorrhizen erwiesen. Mit ihrer Hilfe lassen sich die Sektionen *Compactae*, *Lactarioides*, *Heterophyllae* und *Ingratae* von einander trennen. Innerhalb der Sektionen *Lactarioides*, *Heterophyllae* und *Ingratae* können teilweise Arten anhand der Form, Größe und Wandstärke der Gloeocystiden unterschieden werden. In der Sekt. *Compactae* hingegen sind die Gloeocystiden sehr einheitlich und die gefundene Variabilität innerhalb einer Art ist ähnlich derjenigen zwischen den verschiedenen Arten.

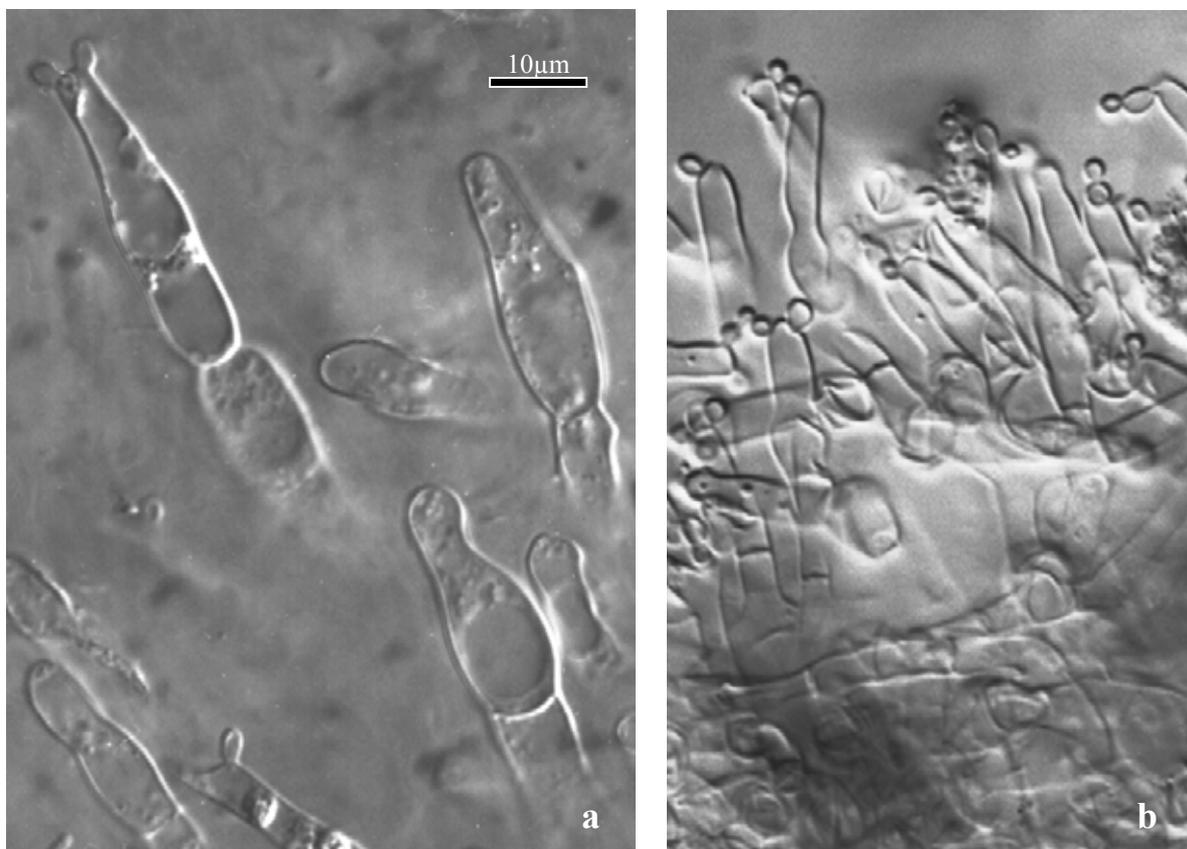


Abb. 216 *Russula densifolia*, Knöpfchentragende Gloeocystiden: a. Huthaut (LB 929).
– b. Mykorrhiza (MLB 929)

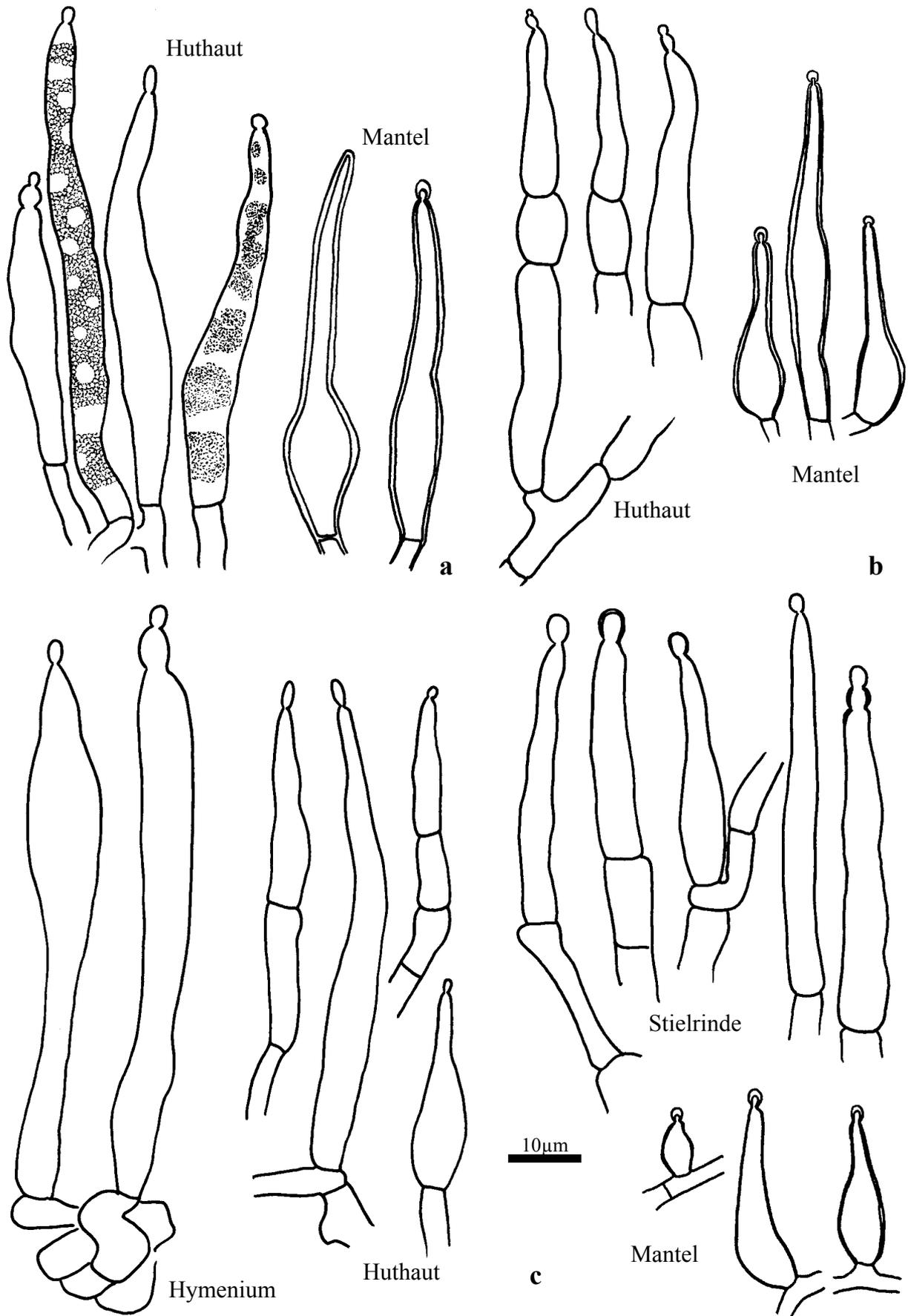


Abb. 217 Gloeocystiden von Fruchtkörpern und Mykorrhizen aus der Sekt. *Ingratae* im Vergleich: a. *Russula illota* – b. *R. pectinatoides* – c. *R. amoenolens*.

Sulfovanillin-positive Gloeocystiden mit apicalen Knöpfchen - die dann häufig als Schizopapillen bezeichnet werden (z. B. CLÉMENÇON 1997) - kommen auch bei anderen Gattungen aus verschiedenen Familien der Russulales vor. Bei den folgenden corticioiden und stereoiden Vertretern der Ordnung Russulales wurden diese Gloeocystiden bisher nur aus dem Hymenium beschrieben:

Asterostroma laxum Bres., Lachnocladiaceae D. A. Reid (KOTIRANTA 2001); *Peniophora aurantiaca* (Bres.) v. Höhn. & Litsch. und *P. lilacea* Bourd. & Galz, Peniophoraceae Lotsy (ERIKSSON et al. 1978); *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) S.F. Gray (Abb. 218) und *S. subtomentosum* Pouz., Stereaceae Pilát (ERIKSSON et al. 1984); *Aleurodiscus aurantius* (Fr.) Schroet., Stereaceae (ERIKSSON & RYVARDEN 1973); *Gloeocystidiellum karstenii* (Bourd. & Galz) Donk und *G. subasperisporum* (Litsch.) Erikss. & Ryv., Stereaceae (ERIKSSON & RYVARDEN 1975); *Metulodotia Parm. nivea* (Karst.) Parm., Stereaceae (ERIKSSON & RYVARDEN 1976); *Pseudoxenasma verrucisporum* Larss. & Hjortst., Stereaceae (ERIKSSON et al. 1981); *Scytinostromella heterogena* (Bourd. & Galz.) Parmasto und *S. nannfeldtii* (John Erikss.) Freeman & Petersen, Stereaceae (ERIKSSON et al. 1981, FREEMAN & PETERSEN 1979).

Knöpfchen tragende Gloeocystiden sind offensichtlich in der Ordnung Russulales weit verbreitet. Es kann also angenommen werden, dass es sich dabei um ein sehr ursprüngliches Merkmal handelt, und die Sektionen *Gossypinae*, *Compactae*, *Lactarioides*, *Delicoarchaeae*, „*Fuegianaee*“, *Hetrophyllae*, *Indolentes*, *Ingratae* und *Crassotunicatae*, bei denen sie in der Gattung *Russula* auftreten, auch als relativ ursprünglich angesehen werden können. Dieses würde auch mit den molekularen Daten (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1) korrespondieren.

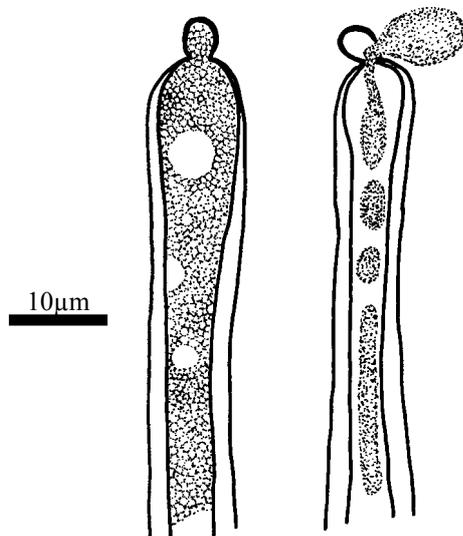


Abb. 218 *Stereum hirsutum*: Gloeocystiden aus den Hymenium, links: Knöpfchen intakt und Inhalt mit Tröpfchen, rechts: Knöpfchen ist abgebrochen, koagulierter Inhalt tritt aus (Handschnitt von Frischmaterial, in Wasser).

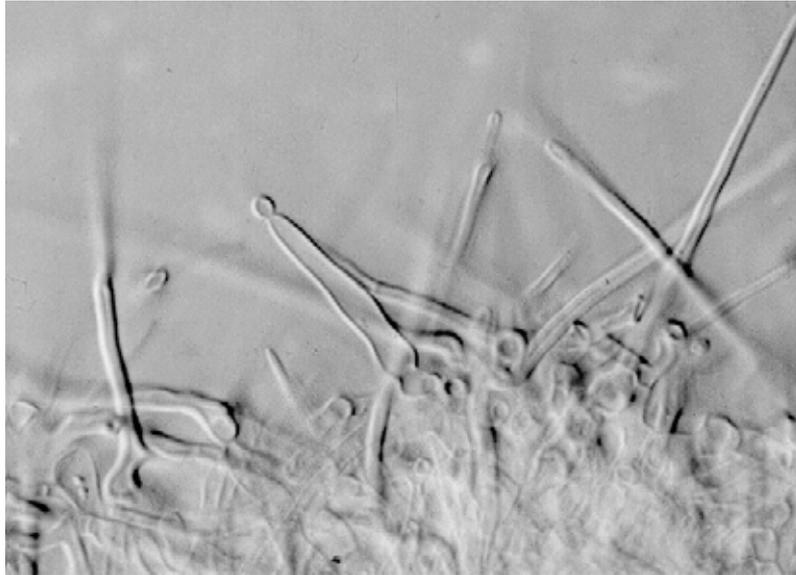


Abb. 219 *Russula vesca*: Knöpfchen tragende Gloeocystide zwischen Nadelcystiden des Mykorrhizamantels.

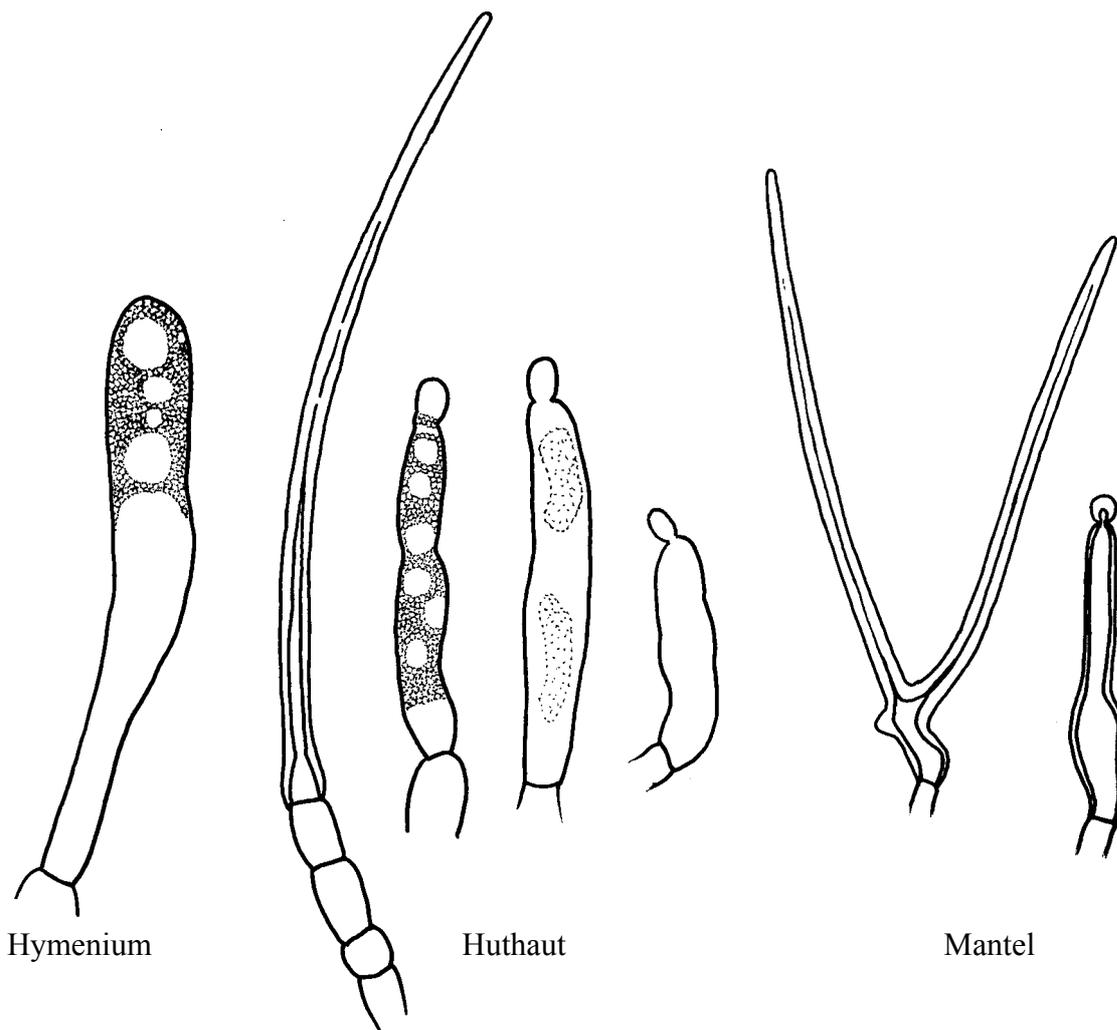


Abb. 220 *Russula heterophylla*: Gloe- und Nadelcystiden des Fruchtkörpers und der Mykorrhiza im Vergleich.

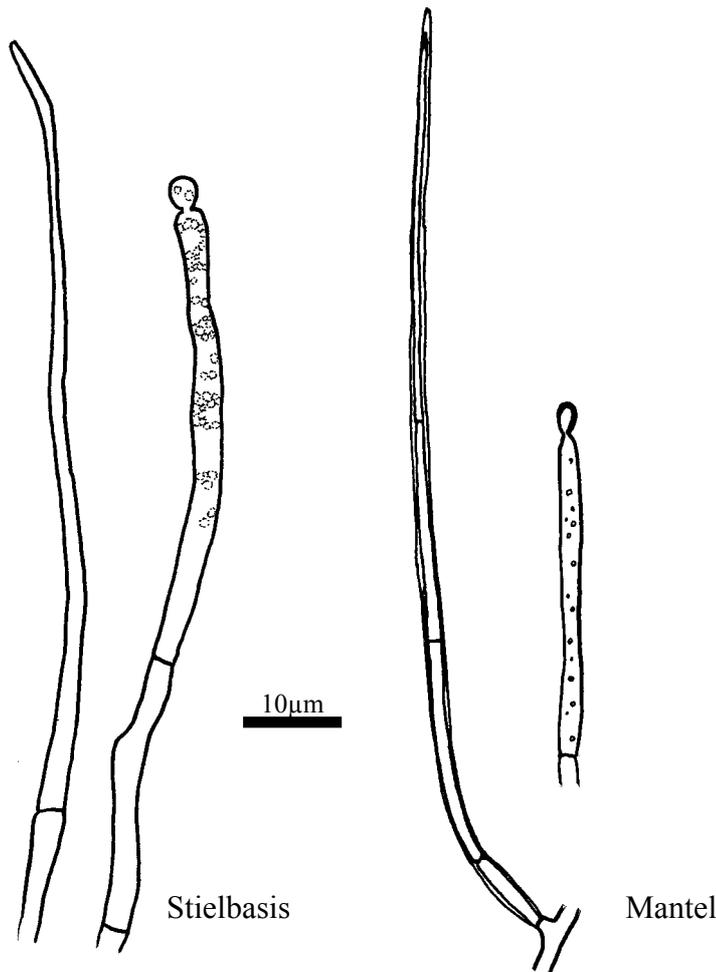


Abb. 221 *Russula virescens*: Gloeo- und Nadelcystiden des Fruchtkörpers und der Mykorrhiza im Vergleich.

6.6 Nadelcystiden

Nadelförmige Cystiden werden in der Sekt. *Heterophyllae* und bei *R. insignis*, Sekt *Ingratae*, Subsekt. *Subvelatae*, gefunden (s. auch Diskussion dort).

Die Nadelcystiden der Sekt. *Heterophyllae* sind durch farblose bis leicht gelbliche, dicke Wände, durch spitz zulaufende Enden und durch eine oft blasig erweiterte Basis gekennzeichnet. Das Lumen ist farblos, hyalin, oft sind dünne Sekundärsepten eingezogen. Die Form und Länge der Nadelcystide ist mitunter arttypisch. Die meisten der untersuchten Arten tragen einfache Nadelcystiden auf ihren Mykorrhizamänteln, *R. mustelina* besitzt zusätzlich bifurcate Cystiden, *R. heterophylla* und *R. vesca* mehrfach verzweigte. Die Nadelcystiden stehen rasig auf den Mykorrhizen und Rhizomorphen, untermischt mit Gloeocystiden. Sie befinden sich ebenso an den Stielbasen der Fruchtkörper (Abb. 221) und bei *R. heterophylla* und *R. vesca*, Sekt *Heterophyllae*, Subsekt. *Heterophyllae*, in der Mitte der Huthaut (Abb. 220) (bei ROMAGNESI 1967 als „crins“ bezeichnet). Die Untersuchung sehr junger Fruchtkörper der beiden letztgenannten Arten zeigt, dass es sich bei den Nadelcystiden der reifen Fruchtkörper, um die Reste eines dichten Cystidenwaldes auf den Primordien handelt, wie es auch schon für die Gloeocystiden festgestellt wurde (Abb. 206). *R. aeruginea* Subsekt. *Ilicinae* besitzt nur wenige stark reduzierte Nadelcystiden an den Mykorrhizen.

R. insignis besitzt mehrzellige, dünnwandige, stumpf endende, nadelförmige Cystiden mit einer eiförmigen Basis. *R. insignis* ist die einzige bekannte Art mit nadelähnlichen Cystiden in der Sekt. *Ingratae*.

Hyphenähnliche Cystiden finden sich bei *R. cyanoxantha* aus der Sekt. *Indolentes*. Die Bildung von Anastomosen zwischen ihnen ist ein Hinweis, dass es sich bei ihnen nicht um Homologe zu den echten Nadelcystiden, sondern um eine eigenständige Entwicklung handelt. Sie lassen sich daher als abziehenden Hyphen mit beschränktem Längenwachstum und leicht verdickten Wänden interpretieren.

6.7 Verzweigte Hyphenenden und Dendrohyphidien

In fast allen Cystiden tragenden Sektionen werden zwischen den Cystiden dünne, kurze, verzweigte Hyphen gefunden. Diese Auswüchse der äußeren Mantelschicht sind oft stark gewunden, wenig bis dicht septiert und besitzen dünne Wände. Auf Grund ihrer Seltenheit und Unscheinbarkeit sind sie wohl bei den meisten Arten übersehen worden. Nur auf den Mänteln von *R. aff. radicans* sind sie häufiger und so deutlich baumartig entwickelt, dass hier der Begriff Dendrohyphidien angebracht ist. Eine Besonderheit dieser Dendrohyphidien von *R. aff. radicans* ist, dass sie einzellig sind, die Verzweigungen also nicht durch Septen abgetrennt werden. PALFNER (2001) beschreibt für die nicht identifizierte *Russula*-Mykorrhiza „*Nothofagihiza tricystidiis*“ eine Cystidenform „Typ B“ mit einer erweiterten Basalzelle, der ein gewundener, verzweigter Fortsatz entspringt.

6.8 Abziehende Hyphen

Abziehende Hyphen sind auf den glatten oder kurzstacheligen Mykorrhizen der Russulaceae relativ selten, Ausnahmen sind die wolligen Mykorrhizen von *Russula gossypina* und *Lactarius piperatus*. Einige Autoren fanden keine abziehenden Hyphen an den Ektomykorrhizen (PALFNER 1996: *R. fuegiana*; PILLUKAT 1996: *L. salmonicolor*; TREU 1990a: *L. alpinus*, *L. badiosanguineus*, *R. firmula*; BRAND 1991a: *L. acris*).

Die abziehenden Hyphen sind nicht gleichmäßig über den Mantel verteilt, sondern entspringen meistens in Gruppen. In diesen Bereichen sind die Mykorrhizen oft von Bodenpartikeln besetzt. Bei mehreren Arten, die in lehmigen Böden vorkommen, bilden viele abziehenden Hyphen zusammen mit Bodenpartikeln eine feste Schicht um die Mykorrhizen. Besonders stark ausgebildet sind diese Art von Krusten z. B. bei *R. cyanoxantha* und *R. olivacea*.

Sie sind Elemente der äußeren Mantelschicht. Bei Netz tragenden Mänteln wachsen einzelne Netzhyphen aus, oder die abziehenden Hyphen entspringen direkt aus einer der puzzleeteilartigen Mantelzelle. Bei pseudoparenchymatischen Mänteln mit angulären Zellen sind diese ihr Ursprung, seltener die Zellen der aufsitzenden Zellhaufen. Bei Cystiden tragenden Mänteln ist die äußerste plektenchymatische Schicht der Ausgangspunkt der abziehenden Hyphen. In wenigen Fällen findet man Gloeocystiden, die zu abziehenden Hyphen auswachsen (*R. albonigra*: Abb. 16c, *R. pectinatoides*: Abb. 86b).

Mikroskopisch unterscheiden sich die abziehenden Hyphen bei *Russula* fast nicht von einander. Sie sind 2-4 µm breit. Sind die glatten Hyphenwände in der Nähe des Mantels noch sehr dick (bis 1 µm), werden sie bald dünner (ca. 0,3 µm). In den distalen Bereichen findet man auf den sehr dünnen (< 0,2 µm) Wänden Schleim aufgelagert, an dem Bodenpartikel haften. Oft zeigen die Hyphen hier ein stark gewundenes bis knotiges Aussehen, mit vielen kurzen, seitlichen Auswüchsen. RAIDL (1997) hat diese „Hyphen mit Substratanlagerungen“ auch bei vielen anderen Gattungen gefunden und interpretiert sie als jene Orte, an denen der Pilz Substanzen aus dem Boden löst und aufnimmt.

6.9 Rhizomorphen

Rhizomorphen kommen in der gesamten Gattung *Russula* nur bei relativ wenigen Arten vor. Wobei sie in der Gruppe der Cystiden tragenden Arten fast durchgehend anzutreffen sind. Bei der Gruppe ohne Cystiden sind Rhizomorphen nur von folgenden Arten bekannt: *Russula alnetorum*, *R. lepida*, *R. claroflava*, *R. ochroleuca* (AGERER 1986, 1987a), *R. vinosa* und *R. xerampelina* (AGERER 1986, 1987b).

6.9.1 Verteilung

An den Fruchtkörpern findet man nur sehr selten Rhizomorphen. Diese sind dann nicht hoch differenziert (s. u.). So besitzen *R. nigricans* und *R. foetens* Fruchtkörper-Rhizomorphen aus locker gebündelten Hyphen mit breiteren selten septierten Hyphen, Gefäßhyphen, dazwischen. AGERER (1986) beschreibt eine ähnliche Rhizomorphe auch für *R. ochroleuca* („russuloid rhizomorph type“ nach AGERER 1999). Für *R. acrifolia* (AGERER et al 1994, AGERER 1996b) und *R. amoenolens* (Abb. 84) sind undifferenzierte Rhizomorphen („uniform-compact rhizomorph type“ nach AGERER 1999), die mit den Fruchtkörpern in Verbindung stehen, nachgewiesen. Bei anderen Arten findet man nur abziehendes Myzel aus einfachen Hyphen, die teilweise dochtartig gebündelt sein können und dann meistens entlang eines länglichen Bodenpartikels eine kurze Strecke in den Boden führen. Durchgehende Rhizomorphen, die Ektomykorrhizen mit Fruchtkörpern verbinden, wurden bei *Russula* nicht gefunden.

Die dicken Rhizomorphen, die in Verbindung mit den Mykorrhizen stehen, sind dagegen hoch organisiert („russuloid rhizomorph type“ nach AGERER 1999). Sie laufen fast immer entlang von dickeren Wurzeln, an der sie mit der flachen Unterseite aufliegen. Dadurch erhalten sie einen fast halbkreisförmigen Querschnitt (Abb. 222). Seltener wachsen sie entlang anderer Bodenpartikel oder völlig frei in den Boden hinein. Die Verbindung zwischen Mykorrhizen und Rhizomorphen erfolgt in der Regel über dünne Hyphenbündel, die von der Basis der Mykorrhiza entlang der kolonisierten Wurzel bis zur höher differenzierten Hauptrhizomorphe führt. Nur selten findet man einfache Rhizomorphen (Typ B nach AGERER 1987-2002), die von der Mykorrhizenmitte direkt in den Boden führen (bei *R. densifolia*: Abb. 22d, *R. delica*: Abb. 28a und bei *R. fuegiana*: PALFNER & GODOY 1996a, b, PALFNER 2001).

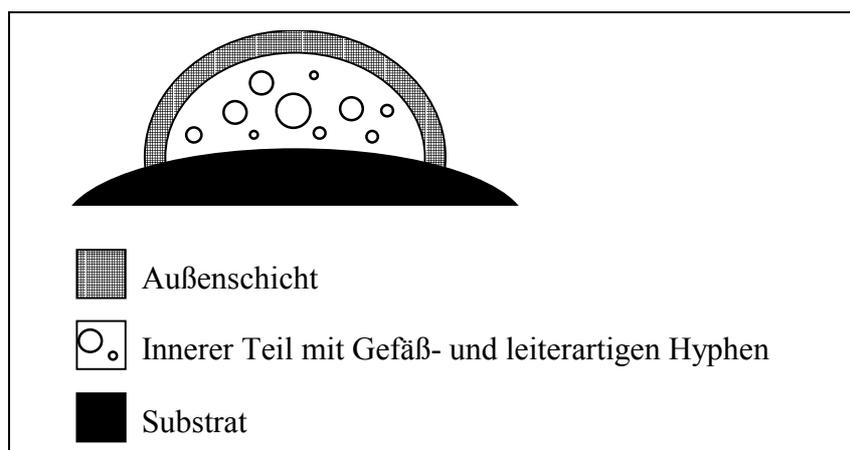


Abb. 222 Schema einer Rhizomorphe im Querschnitt

6.9.2 Aufbau

Dicke Rhizomorphen sind mehr oder weniger deutlich in eine Außenschicht und einen inneren Teil differenziert (Abb. 222).

Die Außenschicht besteht aus einfachen Hyphen, die sich von jenen des inneren Teils meistens durch dickere Wände unterscheiden.

Bei den Cystiden tragenden Arten entspringen ihr den jeweiligen Mantelcystiden ähnelnde Rhizomorphencystiden. Meistens sind diese aber einfacher gebaut als die des Mantels: So sind die Gloeocystiden der Rhizomorphen oft nicht so bauchig und ähneln mehr einfachen Hyphenenden, die teilweise die typischen Knöpfchen tragen. Bei *R. heterophylla* und *R. vesca* sind die Nadelcystiden der Rhizomorphen im Gegensatz zu jenen des Mantels meistens unverzweigt. Die Rhizomorphen von *R. aeruginea* besitzen dickwandige Nadelcystiden, ihre Mykorrhizen hingegen nicht.

In der Gruppe der *Russula*-Arten, die keine Cystiden an den Mykorrhizen haben, fehlen diese auch an den Rhizomorphen. Die Oberfläche bilden ineinander verwobene, mehr oder weniger abstehende Hyphenenden. Gloeopleren Elemente sind nicht beobachtet worden.

Die Rhizomorphen von *R. gossypina* sind wie ihre Mykorrhizen von einer Wolle dickwandiger Hyphen umgeben.

Der innere Teil aller Rhizomorphen zeigt keine weitere Zonierung. Die verschiedenen Hyphentypen sind gleichmäßig über den Querschnitt verteilt. Rhizomorphen, die an Wurzeln entlang laufen, liegen direkt mit den Innenteilen auf diesen auf. Teilweise dringen Hyphen in die äußeren Schichten der Wurzelrinde ein, und abgelöste Teile dieser werden in die Rhizomorphen integriert. Häufig sind die Zwischenräume zwischen den Hyphen von einer gelatinösen Matrix ausgefüllt. Man kann drei Hyphentypen unterscheiden:

1. **Einfache Hyphen** mit dünnen Wänden, einem Durchmesser bis 6 μm . Sie gleichen damit Myzelhyphen z.B. der Stielbasis. Sie füllen den Raum zwischen den beiden folgenden Typen aus.
2. **Gefäßhyphen** mit dicken Wänden, einem Durchmesser bis 20 μm und einem Septenabstand von bis zu 300 μm . Sie sind an den Septen meistens eingeschnürt. Der Porus im Septum kann erweitert sein. Selten finden sich Reste fast vollständig aufgelöster Septen.
3. **Leiterartige Hyphen** („ladder-like hyphae“ nach AGERER 1999) sind dickwandige Hyphen mit einem Durchmesser bis 20 μm , die viele dichtstehende dicke Septen besitzen. Als erstes beschreibt solche Hyphen MOYERSON (1996a, b) für die nicht identifizierte *Russula*-Mykorrhiza „Tetraberliniaerhiza heterocystidia“. Aufgrund des Aussehens im optischen Längsschnitt führt AGERER (1999) für diese Hyphen den Begriff „ladder-like hyphae“ (leiterartige Hyphen) ein. In der Ausformung der leiterartigen Hyphen unterscheiden sich die cystidentragenden von den cystidenlosen Arten. Bei ersteren sind die Septen gruppenweise in eine Richtung gebogen (Abb. 223), bei letzteren meistens gerade und oft partiell aufgelöst. Die Arten der Sektion *Ingratae* bilden eine Ausnahme, da bei ihnen fast nie leiterartige Hyphen beobachtet werden.

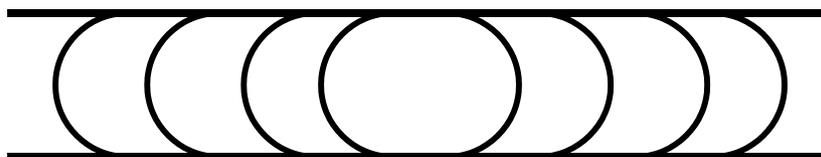


Abb. 223 Schema einer leiterartigen Hyphe: Die Septen sind konzentrisch, von einer ovalen Zelle ausgehend gewölbt.

Übergänge zwischen den drei Hyphentypen sind möglich. Es gibt z. B. Gefäßhyphen die Bereiche mit dünnen engstehenden Septen zeigen, ohne dass diese durch eingeschnürte Primärsepten abgetrennt sind.

Die leiterartigen Hyphen enthalten oft einfache Hyphen (intrahyphale Hyphen). Diese dringen mit einem Appressorium durch einen dünnen Porus von außen durch die Wand der leiterartigen Hyphe ein und durchwachsen in der gleichen Weise deren dicke Septen von Zelle zu Zelle.

Im Zelllumen der Gefäßhyphen wie auch der leiterartigen Hyphen werden bei einigen Arten (*R. albonigra*, *R. fuegiana*, *R. aff. parasitica* und *R. vesca*) farblose, stark lichtbrechende, polyedrische Kristalle gefunden. Ähnliche Kristalle werden von FRANZ & ACKER (1995a, b) als „von einer Membran umgebene, kristalline Proteineinschlüsse“ aus den Gefäßhyphen der Rhizomorphen von Pilzarten aus verschiedenen Familien beschrieben. Ebenso berichtet AGERER (1999) von solche Kristallen in Gefäßhyphen bei Boletaceae.

In der Schwestergattung *Lactarius* sind für wenige Arten Rhizomorphen mit leiterartigen Hyphen nachgewiesen. Die Rhizomorphen von *Lactarius piperatus* zeigen im inneren Teil neben Gefäßhyphen leiterartige Hyphen mit gebogenen Septen, aber die für *Lactarius* typischen Laticiferen fehlen. Mit der Außenschicht aus dickwandigen abziehenden Hyphen ähneln sie den Rhizomorphen von *R. gossypina*. *Lactarius torminosus* und *L. pubescens* haben ebenfalls neben großen Gefäßhyphen leiterartige Hyphen in den Rhizomorphen und besitzen zusätzlich Laticiferen. Die Außenschicht wird hier von dickwandigen Hyphen gebildet, unter der sich eine Schicht mit Latex gefüllter gloeoplerer Zellen befindet. TREU (1990a, d) gibt für die relativ undifferenzierten Rhizomorphen von *Lactarius porninsis* Roll. engseptierte Hyphen an, die den leiterartigen Hyphen gleichen (TREU 1990d, 1. Schwarzweistafel, Abb. b). Rhizomorphen der *Lactarius*-Arten führen in der Regel direkt aus den Mykorrhizenmänteln frei in das umgebende Substrat. Nur *L. piperatus* bildet hier wieder eine Ausnahme. Seine Rhizomorphen verhalten sich so wie jene der *Russula*-Arten, die entlang von Wurzeln laufen.

Dieser Typ von Rhizomorphen mit leiterartigen Hyphen ist kennzeichnend für die Gattung *Russula* und für einige Mitglieder der Gattung *Lactarius*. Sie wurden bisher in keiner Gruppe außerhalb der Russulaceae gefunden (vgl. AGERER 1999).

6.9.3 Funktion

RAIDL (1997) und AGERER (2001) beschreiben verschiedene Explorationstypen der Ektomykorrhizen mit Rhizomorphen, die direkt von Mykorrhizenmänteln ausgehen. Hingegen sind bei *Russula* nie hoch differenzierte Rhizomorphen, die unmittelbar den Mykorrhizenmantel entspringen, gefundenen worden. Auch gehen sie nicht in den Boden hinein, sondern laufen fast immer an Wurzeln des Wirtsbaumes entlang. Ein solcher Explorationstyp ist bis jetzt nur von Russulaceae bekannt und von RAIDL (1997) nicht berücksichtigt. AGERER (2001) zählt die Mykorrhizen von *Russula* – wie auch von *Lactarius* – zu einem „Contact exploration type“, der Mykorrhizen umfasst, die nur über abziehenden Hyphen mit dem Substrat in Kontakt treten, oder zum „Medium-distance explorations type, Smooth subtype“, bei dem einfache bis hoch differenzierte Rhizomorphen in den Boden ziehen. Der „Contact exploration type“ gilt für die rhizomorphenlosen Mykorrhizensysteme der verschiedenen *Russula*-Arten. Der „Medium-distance explorations type, smooth subtype“ passt auf die *Lactarius*-Arten, deren Rhizomorphen den Mykorrhizenmänteln entspringen (bis auf *L. piperatus*), die Rhizomorphen von *Russula* werden von diesem aber nur unzureichend umschrieben. Die Besonderheit der die Wurzeln entlanglaufenden *Russula*-Rhizomorphen ist, dass hier wohl mehr die Vernetzung der Mykorrhizensysteme und die Neubesidelung junger Wurzeln im Vordergrund steht, als in das Substrates einzudringen, um es für den Pilz und den Baum aufzuschließen (vgl. z. B. KAMMERBAUER et al. 1989). Man findet auch Rhizomorphen auf Wurzeln, die

keine Verbindung zu Mykorrhizen erkennen lassen. Für diese ist eine Transportfunktion noch weniger erklärbar. Andererseits finden sich dort, wo man einen hohen Stofftransport erwarten würde, nämlich zwischen Mykorrhiza und Fruchtkörper, keine Rhizomorphen. Für eine endgültige Abklärung der Funktion und Ontogenie der hoch differenzierten Rhizomorphen bei *Russula* wären In-vitro-Untersuchungen, wie z. B. bei RAIDL (1997) beschrieben, nötig.

6.10 Längsschnitte durch die Mykorrhiza

Die Mäntel zeigen im Schnitt keine zusätzlichen Merkmale, die für die Systematik verwertbar wären. Das Hartigsche Netz ist vom Palmetti-Typ, mit schmalen Loben. Eine Besonderheit zeigen die Hartigschen Netze der Doppelmykorrhizen zwischen *Lactarius pubescens* und *R. exalbicans* und zwischen *L. torminosus* und *R. gracillima*. Hier stehen zwischen den vom *Lactarius* gebildeten breiten Loben die schmalen Loben der *Russula* (Kap. 5).

Bäumchenförmige Haustorien in die Rindenzellen der Baumwurzel werden nur einmal bei *R. foetens* gefunden. BRAND (1991a) beschreibt auch für *R. mairei* und *R. emetica* ähnliche Infektionen, die auch vom Hartigschen Netz in die äußeren Wurzelzellen gehen.

Die Form der vom Hartigschen Netz umgebenen Wurzelzellen richtet sich so stark nach der Baumgattung, dass sie sich nicht für die Pilzsystematik eignet.

6.11 Makro- und Mikrochemische Reaktionen

Die Untersuchung von Reaktionen des Fruchtfleisches mit verschiedenen Chemikalien hat bei *Russula* eine lange Tradition. Die für die gloeopleren Elemente der Russulales so typische blau-schwarze Reaktion mit Sulfovanillin entdeckten als erstes ARNOULD & GORIS (1907). MAIRE R. (1909, 1910) übernimmt sie als wichtigen Punkt in seine Gattungsklassifikation. MELZER & ZVÁRA (1927, 1928) führen Eisensulfat als wichtiges Reagenz auf, des weiteren Phenol, Anilinwasser, α -Naphthol, Sulfovanillin, Chlorovanillin und Guaiactinktur. Die meisten dieser Reagenzien werden noch heute verwendet (z.B. GALLI 1996, SARNARI 1998). AGERER (1986) verwendet für die Beschreibung von Mykorrhizen aus den Russulaceae weitere Reagenzien.

Wasser: Die Beobachtungen in Wasser zeigen den Zustand der frisch präparierten Mykorrhizamäntel vor den makrochemischen Reaktionen. Neben der Farbe von Inkrustationen, Zellinhalt und -wänden werden bei *Russula* der Inhalt der gloeopleren Zellen und Gloeocystiden dokumentiert (s. jeweilige Reaktionen).

Sulfovanillin: Die Reaktion des Inhaltes der gloeopleren Elemente mit Sulfovanillin von farblos nach grau bis schwarz ist die wichtigste mikrochemische Reaktion zur Identifizierung der Mykorrhizen aus der Familie der Russulaceae. Näher wird deshalb darauf im Kapitel 6.5 über die gloeopleren Elemente eingegangen. Bei der Anwendung ist auf sehr frisches und vitales Mykorrhizenmaterial zu achten. Die Präparation und die Reaktion sollte zügig erfolgen, um keine falsch negativen Ergebnisse zu bekommen.

Milchsäure: In Milchsäure klärt sich der Zellinhalt. Aus diesem Grund sind die Zeichnungen überwiegend von Milchsäure-Präparaten erstellt worden. Braune Zellwände werden heller. Der Inhalt der gloeopleren Elemente kristallisiert aus und löst sich nach längerer Lagerung ganz auf. Inkrustationen der Zellwände können ebenfalls verschwinden.

Baumwollblau in Milchsäure: Es färbt Zellwände an. Teilweise wird auch der Zellinhalt blau.

- FeSO₄:** Die Reaktion mit Eisensulfatlösung spielt bei der Bestimmung der Fruchtkörper eine große Rolle. So ist die Sektion *Viridantes* unter anderem durch eine grüne FeSO₄-Reaktion im Fleisch definiert. Auch für die Subsektions- und Artunterscheidung bei der Sekt. *Heterophyllae* wird diese Reaktion herangezogen (z. B. ROMAGNESI 1967, SARNARI 1998). Die Mäntel der Mykorrhizen zeigten dagegen nie eine makro- oder mikrochemische Reaktion mit FeSO₄.
- Guaiac:** Für die Bestimmung der Fruchtkörper spielt die Reaktion mit Guaiac eine gewisse Rolle (ROMAGNESI 1967). AGERER et al. (2000) fanden in fast allen von ihnen untersuchten Fruchtkörpern aus den Russulaceae eine positive Reaktion. Für die Verwendung bei den Mykorrhizen muss man dieses stark einschränken. Die meisten Mykorrhizen bei *Russula* zeigen keine Reaktion, wenn man ein Mantelstück in Guaiaclösung legt. Über die Sektionen verteilt gibt er aber einige Arten, die eine positive Reaktion zeigen. Da auch innerhalb einer Art oder sogar innerhalb einer Aufsammlung die Reaktion variieren kann, liegt der Schluss nahe, dass die Guaiac-Reaktion bei den Mykorrhizen stark von ihrem Zustand abhängt. Die Guaiac-Reaktion wird zum Nachweis von Phenoloxidasen verwendet (AGERER et al. 2000). Ob und wann diese Enzyme in den Mykorrhizamänteln gebildet werden und wie stabil sie sind, ist nicht geklärt. Eine standardisierte Verwendung ist deshalb für die Identifizierung der Mykorrhizen bei *Russula* nicht möglich.
- KOH:** Kalilauge bewirkt bei den meisten Arten keine Veränderung im Vergleich zum Bild in Wasser. Bei den Arten der Sektionen *Ochroleucinae* und *Subvelatae* werden der gelbe Zellinhalt bzw. gelbe Inkrustationen rot. Der gelbgewordene Inhalt der gloeopleren Zellen bei *Russula luteotacta* rötet mit KOH ebenfalls. Gelbe oder bräunliche Zellwände werden dunkler. So werden die gelben Zellwandverdickungen von *Russula atropurpurea* rotbraun. Diese pH-abhängigen Reaktionen sind in Säure reversibel.
- Melzers Reagenz:** Diese Jodlösung wird bei den Russulaceae klassisch zur Anfärbung des amyloiden Sporenornaments verwendet. Mykorrhizen und Rhizomorphen zeigen dagegen keine amyloide Blaufärbung in irgendeinem Bereich. Eine dextronoide Reaktion der Zellwände von Gloeocystiden beschreibt MOYERSOEN (1996a) für „Tetraberliniaerhiza heterocystidiae“. Eine solche Reaktion wurde bei den hier untersuchten Arten nicht gefunden. Wenn die Wände und der Zellinhalt die gelb-braune Eigenfarbe des Melzers Reagenz annehmen, wird dieses nicht als positive Reaktion angesehen.

Für die Identifizierung und systematischen Zuordnung der Mykorrhizen der Gattung *Russula* erweisen sich nur die mikrochemischen Reaktionen mit Sulfovanillin und KOH als aussagekräftig.

6.12 Autofluoreszenz

Alle untersuchten Arten zeigen die gleiche Autofluoreszenz:

Als ganze Mykorrhiza in UV 254 nm und UV 366 nm keine Fluoreszenz.

Der Mantel im Schnitt:

UV-Filter 340-380 nm: durchgehend gelb-grün. Blau-Filter 450-490 nm: durchgehend gelb. Grün-Filter 530-560 nm: durchgehend rot.

6.13 Ergebnisse der molekularen Untersuchungen

Alle untersuchten *Russula*-Arten zeigen ein spezifisches Bandenmuster in der RFLP-Analyse, durch das die Zuordnung der Mykorrhizen eindeutig möglich ist. Aufgrund der zum Teil schlechten Gelläufe und dem damit verbundenen Ausfall der Längenmarker können aber nicht für alle Arten die Bandengrößen angegeben werden. Eine Zuordnung ist dennoch möglich, da hierfür nur der direkte Vergleich der Bandenmuster von Mykorrhiza und Fruchtkörper in einem Gellauf nötig ist.

6.13.1 Primer

Das Primerpaar ITS 1 / ITS 4 eignet sich nicht für alle Arten. So ergibt die PCR mit diesen Primern bei *Russula delica* und den Arten der Sekt *Compactae*, *R. nigricans*, *R. albonigra* und *R. densifolia*, kein oder nur sehr wenig Amplifikat. Mit dem Primerpaar ITS 1F / ITS 4B verläuft die PCR hingegen erfolgreich (Abb. 224). Die DNA weiterer Arten wurde ungeprüft, gleich mit den Primern ITS 1F und ITS 4B amplifiziert (Tabelle 2). EBERHARDT (2000) gibt als günstige Primer-Paarung ITS 1F / ITS 4 an.

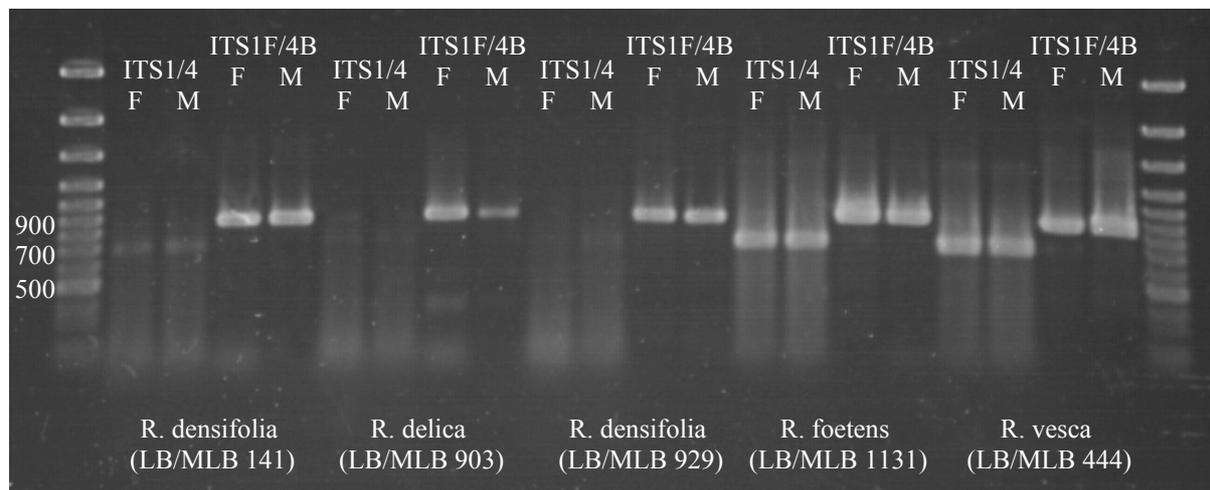


Abb. 224 Vergleich des PCR-Erfolgs mit den Primerpaaren ITS1 / ITS4 und ITS1F / ITS1B bei vier *Russula*-Arten (F = Fruchtkörper, M = Mykorrhiza, Äußere Bahnen mit Größenmarker 100 Basenpaar-Leiter)

6.13.2 PCR-Produkt

Die ungeschnittenen PCR-Produkte mit dem Primerpaar ITS 1 / ITS 4 haben eine Länge von 630-820 Bp, *R. olivacea* bildet mit 980 Bp eine Ausnahme (Tabelle 2). Mit den Primern ITS 1F / ITS 4B sind die Amplifikate länger: 850-940 Bp (Abb. 224, Tabelle 2).

6.13.3 Auswertung der RFLP-Analyse

(Tabelle 2)

Der Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismus nach Schneiden der ITS-Region der nuklearen r-DNA mit den Enzymen Alu I, EcoR I, Hinf I bzw. Taq I erlaubt eine Unterscheidung der untersuchten Arten. Damit konnten die Mykorrhizen eindeutig den Fruchtkörpern der einzelnen Arten zugeordnet werden.

Die verschiedenen Restriktionsenzyme schneiden die ITS-Region nicht gleich häufig. Taq I erzeugt im Durchschnitt die meisten Fragmente, und erlaubt somit die feinste Unterscheidung. Mit EcoR I ergeben sich meistens nur zwei Fragmente, die bei vielen Arten eine ähnliche Größe aufweisen. Alu I und Hinf I haben bei mehreren Arten eine höhere Schnitthäufigkeit als EcoRI.

Nicht immer ergibt die Summe der einzelnen Fragmentlängen einer Restriktionsreaktion die zu erwartende Länge des PCR-Produkts. Dieses kann an einem ungleichmäßigen Gellauf und dem damit verbundenem Auswertungsfehler liegen, der dann über dem angenommenen Messfehler von 3-5% liegt. Meistens wird eine zu geringe Summe auf den Verlust von kleinen Restriktionsfragmenten während des Gellaufes zurückzuführen sein. Fragmente, die kleiner als 40 Bp sind, konnten nicht detektiert werden. Eine höhere Gesamtsumme der Fragmentlängen ist Folge einer unvollständigen Restriktion. Einzelne DNA-Stränge werden nicht an allen der möglichen Stellen geschnitten. Daher bleiben Fragmente übrig, deren Länge der Summe ihrer Teilfragmente entsprechen.

6.13.4 Innerartliche Variabilität der RFLPs

Für die meisten Arten liegen keine Erkenntnisse für die innerartliche Variabilität der RFLPs vor, da nur jeweils ein Individuum pro Art untersucht worden ist. Von *Russula densifolia* zeigen zwei Individuen aus verschiedenen Regionen und von verschiedenen Bäumen (Bayern / *Fagus* und Slowenien / *Picea*) die gleichen Bandenmuster. Die Identifizierung der Mykorrhiza von *R. atroglauca* ist durch die Übereinstimmung der RFLPs, mit denen eines Fruchtkörperbeleg möglich gewesen, obwohl beide von verschiedenen Standorten stammen. Die Form *R. cyanoxantha* f. *cutefracta* zeigt keine Unterschiede zu ihrer Typusform.

Im Gegensatz dazu berichtet EBERHARDT (2000) von einer großen Sequenz-Variabilität der ITS-Region innerhalb einiger Arten. In wieweit es arttypische RFLPs oder nur Stammtypische RFLPs für einzelne Arten gibt, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Im Rahmen dieser Arbeit werden deshalb die RFLPs nur zur Identifizierung verwendet, da sie sich für die Zuordnung der Mykorrhizen zu einem über ihnen wachsenden Fruchtkörper, also innerhalb eines Individuums bzw. einer Population, bewährt haben. Für diesen Zweck ist eine hohe Variabilität sogar erwünscht, um auch nahe verwandte Sippen trennen zu können.

6.13.5 Vergleich der Arten (Tabelle 2)

Verglichen werden nur Arten, deren ITS-Region mit den gleichen Primern amplifiziert wurden.

Mit dem Enzym Taq I zeigen alle untersuchten Proben ein arttypisches Schnittmuster. Die übrigen Enzyme zeigen dagegen Übereinstimmungen zwischen einzelnen Arten. Insbesondere EcoR I erzeugt bei vielen Arten ähnliche Fragmentlängen.

Alle drei Arten aus der Sekt. *Compactae* stimmen im Schnittmuster von Alu I und EcoR I (unter Berücksichtigung des Messfehlers von 3-5%) überein. Hinf I schneidet die ITS-Region zwischen den Primern ITS 1B und ITS4B von *R. albonigra* und *R. densifolia* an den gleichen Stellen. Nur mit Taq I lassen sich die Arten unterscheiden. Ebenfall nur mittels Restriktion durch Taq I sind die nah verwandten Arten aus der Sekt. *Russula* zu unterscheiden. Hier besteht der Unterschied sogar nur in einem Fragmenten bei *R. emetica* (380 Bp), das bei *R. betularum* noch mal geschnitten ist (280 Bp und 95 Bp). Die zweit Arten der Sekt. *Viridantes* gleichen sich im Schnittmuster von Alu I und EcoR I. Mit Hinf I und mit Taq I lassen sie sich unterscheiden. *R. sardonica*, Sekt. *Firmae*, und *R. paludosa*, Sekt. *Integrinae*, besitzen die gleichen Fragmentlängenmuster nach Restriktion mit Alu I.

Auf eine weitere Verwendung der RFLPs für phylogenetische Untersuchungen wird hier verzichtet und auf die Arbeiten von EBERHARDT (2000, 2001) und MILLER und BUYCK (2001) verwiesen, in denen die dafür besser geeigneten Sequenzen verwendet werden.

Art	ITS-Primer	PCR-Prod.	Alu I	EcoRI	Hinf I	Taq I
Compactae:						
<i>R. nigricans</i>	1F/4B	940	670, 220, 130, 90	500, 360	370, 280, 120	320, 220, 190, 120, 65
<i>R. albonigra</i>	1F/4B	940	670, 220, 130, 90	500, 360	2 x 370, 120	320, 270, 210, 65, 50
<i>R. densifolia</i>	1F/4B	940	670, 220, 130, 90	510, 355	2 x 370, 120	270, 210, 195, 110
Lactarioides:						
<i>R. delica</i>	1F/4B	940	530, 370	540, 360	400, 270	230, 210, 190
<i>R. chloroides</i>	1/4	700	460, 155, 80	400, 300	370, 220, 95	260, 100, 90, 80, 70, 60
Heterophyllae:						
<i>R. heterophylla</i>	1/4	630	450, 100, 75	340, 290	300, 320	250, 190, 130, 60
<i>R. vesca</i>	1/4	690	480, 140	360, 310	330, 280	280, 190
<i>R. mustelina</i>	1/4	690	470, 220	380, 310	320, 280, 75	280, 270, 70, 60
<i>R. grisea</i>	1F/4B	920	550, 240, 95	480, 350	370, 230, 130	310, 290, 90, 65, 55, 45
<i>R. atroglaucua</i>	1/4	660	465, 180, 10	340, 310	320, 255, 50	300, 90, 75, 45, 30
<i>R. medullata</i>	1/4	820	510, 210, 50	380, 330, 50, 45	340, 285, 75, 45	280, 95, 80, 75, 65, 45
<i>R. aeruginea</i>	1/4	690	480, 185	340, 315	2 x 330	280, 145, 100, 90
<i>R. virescens</i>	1/4	790	520, 225, 50	380, 340, 45	340, 290, 75, 45	290, 135, 130, 75, 65, 45
<i>R. amoena</i>	1F/4B	940	580, 265, 60	550, 380	390, 215, 120, 50	220, 100, 50
<i>R. aff. parasitica</i>	1F/4B	910	540, 130, 60	520, 340, 55	380, 350, 130, 50	510, 190, 110, 55
Indolentes:						
<i>R. cyanoxantha</i>	1/4	800	525, 205, 50	2 x 330, 55, 45	360, 330, 45	360, 270, 65, 45
<i>R. c. f. cutefracta</i>	1/4	800	525, 205, 50	2 x 330, 55, 45	360, 330, 45	360, 270, 65, 45
Ingratae:						
<i>R. foetens</i>	1/4	710	505, 210	360, 320	350, 335	350, 240
<i>R. laurocerasi</i>	1/4	680	480, 195	360, 320	340, 330	340, 280, 60
<i>R. amoenolens</i>	1/4	720	500, 220	390, 330	340, 260, 115	290, 280, 95, 60
<i>R. pectinatoides</i>	1/4	680	335, 150, 195	360, 320	340, 335	280, 160, 105, 60
<i>R. insignis</i>	1/4	690	490, 205	370, 320	350, 330	2 x 280, 70, 60
Crassotunicatae:						
<i>R. aff. radicans</i>	1F/4B	850	510, 240, 95	500, 350	2x350, 130	490, 290, 70
<i>R. acriannulata</i>	1F/4B	920	560, 270	520, 380	390, 120, 50	330, 270, 210, 65, 50
Russula:						
<i>R. emetica</i>	1/4	700	475, 220	390, 300	375, 310	380, 260, 60
<i>R. betularum</i>	1/4	690	470, 220	390, 300	370, 310	280, 260, 95, 60
<i>R. raoultii</i>	1/4	680	460, 220	370, 310	320, 145, 120, 85	260, 230, 130, 60
<i>R. atropurpurea f.</i>	1/4	680	460, 220	380, 300	360, 315	360, 230, 60
<i>R. alnetorum</i>	1/4	800	500, 240, 50	390, 320, 50	370, 330	380, 275, 60
<i>R. viscida</i>	1/4	680	460, 220	370, 310	350, 320	350, 260, 60
Firmae:						
<i>R. sardonica</i>	1F/4B	940	520, 390, 300, 95, 60	520, 350	380, 350, 120	300, 260, 130, 75, 65, 55
<i>R. sanguinea</i>	1/4	680	450, 230	380, 300	360, 310	180, 115, 70, 60, 50
<i>R. luteotacta</i>	1/4	760	490, 235	400, 310, 45	320, 215, 160, 45	380, 260, 60, 45
<i>R. gracillima</i>	1/4	675	460, 225	385, 305	375, 320	270, 155, 120, 85, 60
<i>R. exalbicans</i>	1/4	650	440, 220	380, 285	380, 310	165, 120, 80, 60, 50
Rigidae:						
<i>R. lepida</i>	1/4	690	370, 230, 90	390, 300	370, 310	290, 170, 2 x 85, 60
<i>R. aurora</i>	1/4	700	470, 230	400, 300	380, 310	250, 170, 85, 70, 60
Tenellae:						
<i>R. versicolor</i>	1/4	760	490, 235	400, 310, 45	320, 215, 160, 45	380, 260, 60, 45
<i>R. odorata</i>	1/4	690	460, 230	390, 300	370, 310	375, 255, 60
<i>R. nauseosa</i>	1/4	670	455, 215	380, 290	360, 300	360, 170, 80, 60
Insidiosinae:						
<i>R. adaltrina</i>	1/4	700	440, 240	400, 300	380, 320	380, 100, 80, 75, 60
Viridantes:						
<i>R. xerampelina</i>	1/4	710	470, 240	410, 290	400, 300	270, 170, 125, 80, 60
<i>R. pascua</i>	1/4	710	470, 240	410, 290	300, 220, 170	400, 170, 80, 60
Alutaceae:						
<i>R. olivacea</i>	1/4	980	420, 330, 230	570, 420	240, 220, 195, 175, 140	530, 300, 100, 60
Intergrinae:						
<i>R. paludosa</i>	1F/4B	940	520, 390, 300, 95, 60	550, 330	420, 350, 120	550, 220, 80, 65, 50
<i>R. claroflava</i>	1/4	710	470, 240	380, 330	390, 310	390, 260, 60
<i>R. vinosa</i>	1/4	730	390, 245, 90	410, 300	400, 320	410, 265, 60
Amethystinae:						
<i>R. turci</i>	1/4	690	460, 230	390, 300	380, 310	255, 195, 185, 60
“Nothofaginae”:						
<i>R. nothofaginea</i>	1/4	730	490	420, 310	320, 200, 175	390, 260

Tabelle 2: Zusammenfassung der molekularen Untersuchungen: Länge des PCR-Produkts und der Restriktionsfragmentlängen in Basenpaaren.

7 Vergleich der Mykorrhizen und Rhizomorphen

Grundsätzlich können in der Gattung *Russula* Mykorrhizen mit Cystiden und solche ohne Cystiden unterschieden werden. Dass diese Zweiteilung aber eine künstliche ist, erweist sich beim Vergleich mit molekularen Daten (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1): Die cystidenlosen Arten bilden dort eine monophyletische Gruppe, die cystidentragenden sind zu diesen paraphyletisch. Aus diesem Grund wird hier nur eine Einteilung in kleine Einheiten, Sektionen und Subsektionen, vorgenommen und auf eine gröbere in Subgenera verzichtet, bis weitere Forschung eine solche ermöglicht. Es wird damit den Konzepten zur Einteilung der Gattung von SINGER (1986) bzw. BUYCK (1993, 1994a, 1997), die auch auf die Verwendung von Subgenera verzichten, gefolgt. Um trotzdem eine übergeordnete Einteilung zu erreichen, werden formale Gruppen eingeführt, die Sektionen mit ähnlichen Merkmalskomplexen beinhalten. Diese Gruppen können, aber müssen nicht, phylogenetischen Einheiten entsprechen.

(Fett gedruckt und unterstrichen sind die Typusarten der Sektionen, nur fett gedruckt die Typusarten der Subsektionen)

7.1 Arten mit Cystiden

Allen untersuchten Ektomykorrhizen aus den Sektionen *Gossypinae*, *Compactae*, *Lactarioioides*, *Delicoarchaeae*, „*Fuegiana*“, *Hetrophyllae*, *Indolentes*, *Ingratae* und *Crassotunicatae* ist gemeinsam, dass sie auf der Mantelaußenseite Cystiden tragen. Neben Gloeocystiden können auch langgestreckte, nadelartige Cystiden oder hyphenförmige Cystiden vorkommen.

Andere gloeopleren Elemente als Gloeocystiden wurden nie gefunden. Die Mantelaußenseite ist ein netzartiges Plektenchym mit einer mehr oder weniger gelatinösen Matrix zwischen den Hyphen. Die mittleren Mantelschichten sind sehr unterschiedlich aufgebaut und reichen von rein plektenchymatisch bis pseudoparenchymatisch mit angulären Zellen. Die Mantelinnenseite ist plektenchymatisch.

Die gefundenen Rhizomorphen sind alle vom russoloiden Typ (ss. AGERER 1999), mit Cystiden auf der Oberfläche, die weitgehend jenen des Mantels gleichen. Typisch für den inneren Teil der Rhizomorphen sind Gefäßhyphen und weitlumige, dickwandige Hyphen mit dichtstehenden gebogenen Septen, sogenannte leiterartige Hyphen (AGERER 1999). Nur in den Rhizomorphen der Sekt. *Ingratae* fehlt letzterer Hyphentyp fast immer.

7.1.1 Gruppe mit wolligem Mantel

7.1.1.1 Sektion *Gossypinae* Buyck 1999

R. gossypina Buyck

Mykorrhizen

Der eigentliche Mantel ist von einer dichten „Wolle“ aus dickwandigen Hyphen umgeben. Nur an diesen Hyphen sitzen die dickwandigen Gloeocystiden, bei denen ein Knöpfchen zentral an der Spitze sitzt. Die äußere Mantelschicht ist ein Netz aus sich stark verzweigenden, dickwandigen Hyphen. Die mittleren Mantelschichten sind pseudoparenchymatisch, aus dickwandigen, angulären Zellen. Die pseudoparenchymatische Mantelinnenseite besteht aus dünnwandigen Zellen und ist teilweise von breiten, dickwandigen Hyphen durchzogen. Die Wände aller Zellen quellen mit KOH bis zur Unkenntlichkeit auf.

Rhizomorphen

Die Rhizomorphen besitzen Gefäßhyphen und leiterartige Hyphen mit gebogenen Septen. Die Außenschicht ist wie die der Mykorrhizen von dickwandigen Hyphen umgeben. Die Zellwände quellen ebenfalls mit KOH.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Wie die Mykorrhizen und Rhizomorphen besitzen auch die Fruchtkörper an der Stielbasis und dem an ihr hängenden Myzel dickwandige, in KOH quellende Hyphen und Cystiden. Die Zellwände der Zellen und Cystiden der Huthaut reagieren dagegen nicht so stark mit KOH. Sie sind aber von einer stark lichtbrechenden, gelatinösen Schicht umgeben (BUYCK 1999).

Vergleich mit anderen Sektionen

Die Mykorrhizen von *Russula gossypina* unterscheiden sich schon makroskopisch durch ihre stark wollige Oberfläche aus dickwandigen Hyphen von allen anderen bekannten *Russula*-Mykorrhizen. Bei allen anderen Arten mit Gloeocystiden sitzen diese direkt auf dem Mantel. Plektenchymatische äußere Mantelschichten finden sich auch bei allen anderen cystidentragenden Sektionen, die Zellwände sind bei diesen aber immer dünner. Mittlere Mantelschichten mit angulären Zellen finden sich nur noch in der Sekt. *Lactarioides*.

Die Mantelinnenseite ist bei anderen Arten ein Plektenchym. Gefäßartige Hyphen im Mantel finden sich sonst nur in der Gattung *Lactarius* in Form von mit Latex gefüllten Laticiferen. In den Hyphen der Mykorrhizen und der Fruchtkörper von *R. gossypina* wird dagegen kein Latex gefunden. Ein weiterer Anknüpfungspunkt zur Gattung *Lactarius* ist die wollige Manteloberfläche aus vielen dickwandigen abziehenden Hyphen, eine solche Manteloberfläche besitzen auch folgende *Lactarius*-Arten (BEENKEN in Vorbereitung): *Lactarius volemus* (Fr. : Fr.) Fr. (Subg. *Lactifluus* (Burl.) Heseler & A.H. Sm; *L. vellereus* (Fr. : Fr.) Fr. und *L. bertillonii* (Neuhoff ex Z. Schaef.) Bon (Subg. *Lactariopsis* (Henn.) R. Heim); *L. piperatus* (L. : Fr.) Pers. und *L. glaucescens* Crossl. (Subg. *Lactarius*). Während *L. volemus*, *L. vellereus* und *L. bertillonii* rein plektenchymatische Mäntel haben, sind die von *L. piperatus* und *L. glaucescens* bis auf die Mantelinnenseite pseudoparenchymatisch aus dünnwandigen, angulären Zellen (BEENKEN in Vorbereitung, Abb. 183, Abb. 184). Die Rhizomorphen von *L. piperatus* sind ebenfalls vom russoloiden Typ mit Gefäßhyphen, leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen und einer wolligen Außenschicht (Abb. 185, Abb. 186). Weder von *Lactarius*-Arten noch von anderen *Russula*-Arten sind KOH-sensitive Zellwände bekannt.

Diskussion

BUYCK (1999) stellt die monotypische Sekt. *Gossypinae* in die Nähe der Sektionen *Compactae* Fr., *Fistulosae* (Singer) Buyck und *Archaeinae* R. Heim ex Buyck & Sarnari. Eine engere Verwandtschaft zu der Sekt. *Compactae* muss auf Grund der großen Unterschiede in den Mykorrhizen ausgeschlossen werden. Für die den *Compactae* nahe stehende Sekt. *Fistulosa* (BUYCK et al. 1996, BUYCK 1993) und die Sekt. *Archeinae* liegen noch keine Mykorrhiza-beschreibungen vor. Molekulare Arbeiten stellen die Sekt. *Archaeinae* mit den Arten *R. archaea* R. Heim und *R. chamarophylla* Romagn. allen anderen *Russula*-Sektionen gegenüber (MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1) oder sehen sie sogar in ihrem Baum vor der Aufspaltung in die Gattungen *Lactarius* und *Russula* abzweigen (EBERHARDT 2000, 2002 mit *R. earlei* Peck, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3).

Da die Mykorrhizen von *R. gossypina* auch Merkmale tragen, wie sie in der Gattung *Lactarius* gefunden werden (s.o.), ist eine Stellung in der Nähe dieser Gattung denkbar. Ihren Fruchtkörpern fehlen aber die für *Lactarius* typischen Laticiferen (BUYCK 1999).

Ob eine eigene Gattung aufgestellt werden kann, müssen weitere Untersuchungen ergeben.

7.1.2 Gruppe mit Cystiden, die zwei Knöpfchen tragen

Diese Gruppe umfaßt das Subgenus *Compactae* (Fr.) Bon, wie es von vielen Autoren aufgefasst wird (z.B. ss. ROMAGNESI 1987, BON 1988, SARNARI 1998, Tabelle 5), und die südamerikanischen Sektionen *Delicoarchaeae* und „Fuegianaee“. Die hier getroffene Einteilung nur in Sektionen folgt weitgehend SINGER (1986, Tabelle 5).

Als gemeinsames Merkmal der Mykorrhizen ist allein aufzuführen, dass sie nur Gloeocystiden besitzen, und diese häufig zwei nebeneinander stehende Knöpfchen tragen (wenn nur eines vorhanden ist, sitzt dieses nicht zentral sondern seitlich an der Cystidenspitze). In der Struktur des Mantels unterscheiden sich die Sektionen deutlich.

7.1.2.1 Sektion *Delicoarchaeae* Singer in Singer, Araujo & Ivory 1983

R. aucarum Singer

Als Baumpartner für die hier untersuchte Ektomykorrhiza von *R. aucarum* kommen Mitglieder der Gattungen *Neea* und *Guapira* (Nyctaginaceae) in Frage, da von den am Fundort vorkommen Bäumen (vgl. ELBERS 1995, SEIDEL 1995), nur diese beiden Gattungen als Ektomykorrhizabildner bekannt sind (SMITH & READ 1997, MOYERSON 1993). Eine genaue Zuordnung zu einem Baum konnte allerdings nicht erfolgen.

Mykorrhizen

Die Mykorrhizen von *Russula aucarum* besitzen die undifferenziertesten Gloeocystiden in der Gattung. Sie gleichen den einfachen Hyphenenden, zwischen denen sie stehen, mit dem Unterschied, dass sie ein, sehr selten zwei apikale Knöpfchen besitzen. Der Mantel ist außen rein plektenchymatisch, zur Mitte hin besteht er aus dicken Hyphen, die nahe der Mantelinnenseite fast ein Pseudoparenchym bilden. Mit dieser Merkmalskombination gleichen sie keiner anderen Mykorrhiza.

Rhizomorphen

Die Rhizomorphen sind vom russoloiden Typ mit Gefäßhyphen und leiterartigen Hyphen mit geraden bis gebogenen Septen. Die Cystiden gleichen denen der Mykorrhizen sind aber seltener.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Einfache, hyphenartige Gloeocystiden finden sich auch in Huthaut und Stielbekleidung der Fruchtkörper (vgl. BUYCK & OVREBO 2002). Die Sporen der hier behandelten Funde zeigen zwar kleine Unterschiede zu denen des Typus der Art, bewegen sich aber in der Variationsbreite der Art (BUYCK pers. Mitteilung, vgl. BUYCK & OVREBO 2002).

Diskussion

R. aucarum ist eine Art aus dem tropischen Süd- und Mittelamerika und wurde bis jetzt in Bolivien, Ecuador (SINGER 1975) und Panama (BUYCK & OVREBO 2002) gefunden.

Ihre Fruchtkörper ähneln im Wuchs denen der Sektionen *Lactarioides* und „Fuegianaee“. Ihr Hutrand ist scharf, die Lamellen sind mit Lamelletten untermischt und eine Pigmentierung fehlt weitgehend. Eine Zugehörigkeit zur Sekt. *Archaeinae* schließt BUYCK (1998) aus. Gegen eine Nähe zu der Sekt. *Compactae* oder Sekt. *Lactarioides* sprechen die großen Unterschiede in der Anatomie der Mykorrhizen. Auf Grund mikroskopischer Merkmale des Fruchtkörpers diskutieren BUYCK & OVREBO (2002) auch eine Verwandtschaft zu *Russula metachromatica* Singer, Sekt. *Metachromaticae* Singer in Singer & Pegler 1980. Von dieser sind die Mykorrhizen nicht bekannt. Die einmalige Merkmalskombination der Mykorrhizen (s.o.) unterstützt die Eigenständigkeit der Sektion *Delicoarchaeae*.

7.1.2.2 Sektion *Compactae* Fr. 1838

(= *Nigricantes* (Bat.) Konr. & Joss. 1938)

R. nigricans Fr. (s. a. MLECZKO 2002a, YAMADA & KATSUYA 1995, 1996, YAMADA 1998 b),

R. acrifolia Romagn. (AGERER et al. 1994, AGERER 1996b)

R. albonigra (Krombh.) Fr.

R. densifolia Secr. ex Gill. (s. a. BEENKEN 2001f, g)

Mykorrhizen:

Die Gloeocystiden der Sekt. *Compactae* sind fusiform bis lageniform und oft leicht capitat, die Knöpfchen stehen seitlich von der Spitze. Die Mittleren Mantelschichten sind plektenchymatisch, mit dünnwandigen, höchstens etwas aufgeblähten Zellen.

Die einzelnen Arten sind nur schwer anhand der Anatomie der Mykorrhizen zu trennen.

R. albonigra ist die einzige Art, die sich von den anderen durch deutlich größere und dickwandigere Gloeocystiden abhebt. Die Gloeocystiden von *R. nigricans* (s. a. YAMADA & KATSUYA 1995, 1996, YAMADA 1998 b), *R. densifolia* (s.a. EBERHART & LUOMA 2000) und *R. acrifolia* (AGERER et al. 1994) sind nicht voneinander zu unterscheiden und zeigen eine große innerartliche Variabilität. So sind die Gloeocystiden von *R. densifolia*, die an *Fagus* gefunden wurden, viel länger und haben dickere Wände als die an *Picea* (BEENKEN 2001f, g). Die von EBERHART & LUOMA (2000) an *Pseudotsuga* beschriebenen liegen in ihren Dimensionen ungefähr zwischen beiden. Die bei YAMADA (1998 b) beschriebenen Gloeocystiden von *R. nigricans* sind mit bis zu 50 µm deutlich länger als die hier vorgestellten. *R. acrifolia* hat 13-21(26) µm lange Gloeocystiden (AGERER et al. 1994) und befindet sich damit im unteren Größenbereich der anderen Arten. Die mittleren Mantelschichten von *R. nigricans*, *R. acrifolia* (AGERER et al. 1994) und *R. albonigra* sind etwas deutlicher von den äußeren Mantelschichten durch aufgeblähte Zellen abgesetzt, als dieses bei *R. densifolia* der Fall ist. *R. nigricans* zeigt außerdem im Übergang zu der Mantelinnenseite irregulär geformte Zellen.

Rhizomorphen

Die Rhizomorphen sind vom russoloiden Typ mit Gloeocystiden, Gefäßhyphen und leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen. Die einzelnen Arten lassen sich nicht voneinander unterscheiden. Nur jene von *R. albonigra* tragen etwas größere Cystiden.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Die Fruchtkörper in der Sekt. *Compactae* sind durch das Schwärzen des Fleisches bei Verletzung und im Alter gekennzeichnet. Bei vielen Arten geht diesem eine Rotverfärbung voraus. Diese Reaktion beruht auf der Verfärbung des Zellinhaltes einiger Hyphen nach Rotbraun bzw. Schwarz. Für die Mykorrhizen kann eine solche Farbreaktion weder makroskopisch noch mikroskopisch festgestellt werden. Gemeinsam sind der Huthaut und der Stielbasis der Fruchtkörper und den Mykorrhizen Gloeocystiden mit meistens zwei Knöpfchen (Abb. 216), wobei die des Fruchtkörpers dünnere Wände besitzen und variabler in der Form sind (vgl. z.B. ROMAGNESI 1965, GALLI 1996, und SARNARI 1998).

7.1.2.3 Sektion *Lactarioides* (Bat.) Konr. & Joss. 1934

(= *Plorantes* Bat. ex Singer 1982)

R. delica Fr. (s. a. BEENKEN 2001e)

R. chloroides (Krombh.) Bres.

R. brevipes Peck (KERNAGHAN et al. 1997)

Mykorrhizen

Die Mykorrhizen in der Sekt. *Lactarioides* tragen lageniforme, dickwandige Gloeocystiden mit einem oder zwei dicht nebeneinander stehenden Knöpfchen an der Spitze. Die mittleren Mantelschichten sind pseudoparenchymatisch, an der Mykorrhizenspitze aus irregulär geformten Zellen, im proximalen Bereich mit großen, dickwandigen, angulären Zellen.

Die beiden europäischen Arten in der Sektion, *R. delica* und *R. chloroides*, lassen sich gut durch die Größe der Gloeocystiden unterscheiden. Die nordamerikanische *R. brevipes* hat mit 13-30 x 3,5-6,5 µm noch kleinere Gloeocystiden, für die pseudoparenchymatische mittlere Mantelschicht sind keine dickwandigen, angulären Zellen beschrieben, sondern nur irregulär geformte (KERNAGHAN et al. 1997). In den Beschreibungen von *R. delica* an *Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* Hara (YAMADA 1998 a), an *Pinus densiflora* Sieb. & Zucc. (YAMADA & KATSUYA 1996) und an *Dryas octopetala* L. (HARRINGTON & MITCHELL 2002) werden ebenfalls nur irregulär geformte Zellen für die mittleren Mantelschichten angegeben. Aus allen diesen Beschreibungen geht aber nicht hervor, ob der Mantel nur im apikalen Bereich der Mykorrhiza angesehen wurde, oder ob auch im proximalen Mantel die angulären Zellen nicht zu finden sind.

Rhizomorphen

Die Rhizomorphen sind vom russoloiden Typ mit Gloeocystiden, Gefäßhyphen und leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen, die gelatinöse Matrix ist sehr stark ausgeprägt. Beide Arten sind einander hierin so ähnlich, dass eine Unterscheidung nicht möglich ist. Rhizomorphen wurden von KERNAGHAN et al. (1997), YAMADA (1998 b), YAMADA & KATSUYA (1996) und HARRINGTON & MITCHELL (2002) nicht gefunden.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Die Fruchtkörper der Sekt. *Lactarioides* tragen auf der Huthaut relativ wenige Gloeocystiden. Diese sind dünnwandig, gleichen einfachen Hyphenenden und besitzen nur selten ein apikales Knöpfchen (vgl. z.B. ROMAGNESI 1965, GALLI 1996, und SARNARI 1998). Mit dieser Merkmalskombination unterscheiden sie sich deutlich von jenen der Mykorrhizen. Die dünnwandigen Gloeocystiden der Stielbasis und des Bodenmyzels liegen in ihrer Form zwischen beiden und ähneln somit jenen der Rhizomorphen.

Vergleich der Sektionen *Compactae* und *Lactarioides*

Alle Arten beider Sektionen tragen auf den Mänteln und Rhizomorphen nur Gloeocystiden. Diese besitzen im idealen Fall zwei Knöpfchen und einen Sulfovanillin-positiven Inhalt. Weiter gehen die Gemeinsamkeiten der Sektionen nicht. Die Gloeocystiden unterscheiden sich deutlich in Form und in der Position der Knöpfchen. Der größte Unterschied zwischen beiden Sektionen besteht im Aufbau der mittleren Mantelschichten: Die der Sekt. *Lactarioides* sind pseudoparenchymatisch, die der Sekt. *Compactae* sind plektenchymatisch.

Die Rhizomorphen beider Sektionen besitzen die für die cystidentragenden Taxa typischen Elemente: im Inneren leiterartige Hyphen und Gefäßhyphen, außen Cystiden, die denen der jeweiligen Mäntel ähneln. Bei *R. delica* und *R. chloroides* ist die gelatinöse Matrix zwischen den Hyphen sehr viel stärker ausgebildet als bei den untersuchten Arten der Sekt. *Compactae*.

Vergleich mit anderen cystidentragenden Sektionen

Die Arten des Sekt. *Heterophyllae* besitzen auf Mykorrhizen und Rhizomorphen dickwandige Nadelcystiden. Die Gloeocystiden der Sekt. *Ingratae* tragen nur ein zentrales, apikales Knöpfchen. Eine mittlere Mantelschicht aus angulären Zellen wie bei der Sekt. *Lactarioides* findet sich bei nur bei *R. gossypina* (s.o.), sonst bei keiner anderen cystidentragenden Art. Ähnliche Gloeocystiden wie in der Sekt. *Compactae* an den Mykorrhizen bildet hingegen *Russula fuegiana* (s.u.).

Diskussion

Die Sektionen *Compactae* Fr. (= *Nigricantes* (Bat.) Konr. & Joss.) und *Lactarioides* (Bat.) Konr. & Joss. (= *Plorantes* (Bat.) Singer) werden bisher von den meisten Autoren (z.B. ROMAGNESI 1987, BON 1988, SARNARI 1998) im Subgenus *Compactae* (Fr.) Bon zusammengefasst. Andere (z.B. MAIRE 1910, SHAFFER 1962, 1964) setzen alles eine Stufe tiefer an und vereinen als Subsektionen *Compactae* Fr. bzw. *Nigrantinae* Bat. und *Lactarioidae* Maire bzw. *Plorantinae* Bat. zur Sektion *Compactae* Fr. Zur Begründung werden hauptsächlich makroskopische Fruchtkörpermerkmale angeführt: Kompakter Wuchs, zahlreiche Lamelletten, Hutrand lange eingerollt. Mikroskopisch unterscheiden sich die Sektionen aber z.B. im Sporenornament: Die Sporen in der Sekt. *Compactae* besitzen ein niedriges, dünnes, amyloides Muster und keinen amyloiden Hilarfleck, die der Sekt. *Lactarioides* ein kräftiges amyloides Muster und einen deutlich amyloiden Hilarfleck (z.B. ROMAGNESI 1967, SARNARI 1998, SHAFFER 1962, 1964). Die Pigmentierung ist ebenfalls unterschiedlich. Als einziges die Sektionen verbindendes Merkmal der Mykorrhizen bleiben die zwei Knöpfchen pro Gloeocystide (s.o.). Diese finden sich aber auch bei den Gloeocystiden in der Sekt. *Heterophyllae* bei „Tetraberliniaerhiza heterocystidiae“ (MOYERSON 1996a, b) und bei *Russula fuegiana* (s.u.). Die Verwandtschaftsanalysen, die auf molekularen Daten beruhen, widersprechen ebenfalls einer Zusammengehörigkeit beider Sektionen, sie sind voneinander sogar relativ weit entfernt (EBERHARDT 2000, 2002, MILLER & BUYCK 2002). Bei MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) bildet die Sekt. *Compactae* die Schwestergruppe zu der Gruppe von *Russula* ohne Cystiden, die Sekt. *Lactarioides* ist die Schwestergruppe zu den Sektionen *Ingratae* und *Indolentes*. Auch in den Kladogrammen von EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3), die auf LSU-Sequenzen der rDNA beruhen, sind beide Sektionen nicht benachbart. Ihre genaue Stellung innerhalb der Gattung *Russula* wird aber durch diese drei Bäume nicht geklärt. Folgt man den molekularen Daten und zieht man noch Unterschiede in anatomischen Merkmalen der Mykorrhizen und Fruchtkörper hinzu, ist ein gemeinsames Subgenus trotz äußerlicher Ähnlichkeit der Fruchtkörper nicht aufrecht zu erhalten. Die genaue Stellung der beiden Sektionen ist durch weitere Untersuchungen noch zu klären.

7.1.2.4 Sektion „Fuegiana“

R. fuegiana Singer (PALFNER & GODOY 1996a, b, PALFNER 2001)

Mykorrhizen

Die bei PALFNER & GODOY (1996a, b) und PALFNER (2001) beschriebenen Mykorrhizen unterscheiden sich stark von denen der Sekt. *Lactarioides*. Die Gloeocystiden haben dünne Wände und die Knöpfchen sitzen meistens seitlich an der Spitze. Sie ähneln damit eher denen aus der Sekt. *Compactae*. Zwei Knöpfchen nebeneinander sind eher selten, mehrere in einer Reihe dagegen häufig. Der Mantel ist rein plektenchymatisch, eine pseudoparenchymatische Schicht, wie in der Sekt. *Lactarioides*, oder aufgeblähte Hyphen, wie in der Sekt. *Compactae*, fehlen. Die Mantelhyphen sind in eine dichte gelatinöse Matrix eingebettet und häufig an den Septen „trompetenartig“ verdickt (PALFNER & GODOY 1996a, b, PALFNER 2001).

Rhizomorphen

Neben den bei PALFNER & GODOY (1996a) und PALFNER (2001) beschriebenen einfachen Rhizomorphen finden sich auch dickere, an den Wurzeln entlanglaufende Rhizomorphen mit Gloeocystiden, Gefäßhyphen und leiterartigen Hyphen mit gebogenen Septen.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Wie der Mykorrhizenmantel besitzt auch die Huthaut eine starke gelatinöse Matrix. Die Gloeocystiden der Huthaut hingegen besitzen keine Knöpfchen (SHAFFER 1964, HORAK 1979, GARRIDO 1988).

Diskussion

Die Fruchtkörper der im südlichen Südamerika mit *Nothofagus* wachsenden *Russula fuegiana* ähneln auf den ersten Blick denen von Arten aus der Sekt. *Lactarioides*. Die Art wird deshalb von SINGER & DIGLIO (1951), SHAFFER (1964) und SINGER (1986), in diese Sektion gestellt. SHAFFER (1964) findet aber folgende Fruchtkörpermerkmale, die *R. fuegiana* von den Arten um *R. delica* trennen: Die Sporen sind durch eine niedrige, komplett amyloide Ornamentation gekennzeichnet, ein amyloider Hilarfleck fehlt, die Huthaut ist durch eine gelatinöse Matrix zwischen ihren Hyphen klebrig. Die Mykorrhizenmäntel unterscheiden sich so stark in Form der Gloeocystiden und im Aufbau des Mantels (s.o., Tabelle 3), dass ein Verbleib in der Sekt. *Lactarioides* nicht gerechtfertigt ist.

Eine nähere Verwandtschaft zu der Sekt. *Compactae* ist auf Grund der Übereinstimmungen bei den Gloeocystiden (s.o.) und dem Sporenornament mit weiteren Merkmalen noch zu überprüfen. Eine Abgrenzung zu dieser Sektion ist aber durch die Unterschiede in den Mykorrhizamänteln (s.o.) und der Pigmentierung der Fruchtkörper gegeben.

Aufgrund der deutlichen Unterschiede in den Fruchtkörpern und den Mykorrhizen erscheint es sinnvoll, *R. fuegiana* aus der Sektion *Lactarioides* in eine neue, eigenständige Sektion „*Fuegianae*“ zu stellen.

7.1.2.5 Zusammenfassung zur Gruppe mit Cystiden, die zwei Knöpfchen tragen

Alle vier Sektionen, *Compactae*, *Lactarioides*, „*Fuegianae*“ und *Delicoarchaeae*, unterscheiden sich deutlich in der Anatomie ihre Mykorrhizenmäntel. Neben den Unterschieden in der Form der Gloeocystiden sind die Ausformungen der mittleren Mantelschichten wichtige Trennungsmerkmale (Tabelle 3).

Trotz ihrer Ähnlichkeit im Habitus ihrer Fruchtkörper scheinen sie nicht näher miteinander verwandt zu sein, wie es auch die molekularen Ergebnissen für die Sektionen *Compactae* und *Lactarioides* zeigen (EBERHARDT 2000, 2002, MILLER & BUYCK 2002). Ein gemeinsames Subgenus für alle oder einige der Sektionen ist deshalb nicht gerechtfertigt.

	Gloeocystiden	Mittlere Mantelschicht
Sekt. <i>Delicoarchaeae</i>	Ähnlich einfachen Hyphenenden, ein bis zwei Knöpfchen seitlich der Spitze	plektenchymatisch, nahe der Mantelinnenseite fast pseudoparenchymatisch.
Sekt. <i>Compactae</i>	Fusiform bis lageniform, leicht capitat, Knöpfchen seitlich der Spitze	plektenchymatisch, mit dünnwandigen, etwas aufgeblähten Zellen
Sekt. <i>Lactarioides</i>	Lageniform, dickwandig, Knöpfchen dicht nebeneinander an der Spitze	pseudoparenchymatisch, mit großen, dickwandigen, angulären Zellen
Sekt. <i>Fuegianae</i>	Fusiform, dünnwandig, ein bis zwei Knöpfchen seitlich der Spitze	plektenchymatisch, häufig an den Septen „trompetenartig“ verdickt

Tabelle 3 Gruppe mit Cystiden, die zwei Knöpfchen tragen.

7.1.3 Gruppe mit verschiedenartigen Cystidentypen

Diese Gruppe enthält Arten (mit Ausnahmen), deren Mykorrhizen und Rhizomorphen neben den Gloeocystiden langgestreckte Cystiden tragen. Sie entspricht dem Subgenus *Heterophyllidia* Ronagnesi 1987. Sie umfasst die Sekt. *Heterophyllae* und Sekt. *Indolentes*. Die Sektionen und Subsektionen lassen sich einfach nach Merkmalen des Mantels trennen (Tabelle 4).

	Cystiden	Nadelcystiden	Gloeocystiden	Mittlere Mantelschicht
Sekt. <i>Heterophyllae</i>		+	+	
Subsekt. <i>Heterophyllae</i>	dichtstehend	verzweigt, lang	+	plektenchymatisch
Subsekt. <i>Griseinae</i>	dichtstehend	einfach, lang	+	plektenchymatisch
Subsekt. <i>Ilicinae</i>	dichtstehend	reduziert, selten	+	plektenchymatisch
Subsekt. <i>Virescentinae</i>	dichtstehend	einfach, lang	+	pseudoparenchymatisch
Subsekt. <i>Amoeninae</i>	vereinzelt	einfach, kurz	-	plektenchymatisch
Subsekt. <i>Pseudoepitheliosinae</i>	vereinzelt	einfach, kurz	+	plektenchymatisch
Sekt. <i>Indolentes</i>	dichtstehend	Hyphenenden	+	plektenchymatisch

Tabelle 4 Gruppe mit verschiedenartigen Cystidentypen.

7.1.3.1 Sektion *Heterophyllae* Fr.

Mykorrhizen

Die Ektomykorrhizen und die Rhizomorphen aus der Sekt. *Heterophyllae* zeichnen sich durch den Besitz von Gloeocystiden mit nur einem apikalen Knöpfchen und spitzen Nadelcystiden aus. Die Gloeocystiden stehen dicht an dicht bis einzeln oder können fehlen. Sie sind dünn- bis dickwandig, zylindrisch, leicht lageniform, fusiform bis oval oder zylindrisch. Die Nadelcystiden sind dickwandig, einfach oder verzweigt, häufig bis selten. Wenn sie am Mykorrhizenmantel fast fehlen und nur dünnwandig sind, dann finden sich dickwandige an den Rhizomorphen. Die äußere Mantelschicht ist plektenchymatisch, aus netzartig arrangierten Hyphen, mit gelatiöser Matrix. Die mittleren Mantelschichten sind durchwegs plektenchymatisch oder sie sind nahe der Innenseite pseudoparenchymatisch mit irregulär geformten, ineinandergreifenden Zellen (Subsekt. *Virescentinae*). Die Mantelinnenseite ist plektenchymatisch.

Rhizomorphen

Die Rhizomorphen sind vom russoloiden Typ (AGERER 1999). Sie besitzen dickwandige Gefäßhyphen und leiterartige Hyphen mit gewölbten, dichtstehenden Septen. Auf der Außenseite stehen Gloeocystiden und Nadelcystiden.

Vergleich mit Fruchtkörpermerkmalen

Wie bei den anderen Taxa der Gruppe der cystidentragenden Arten finden sich bei der Sekt. *Heterophyllae* Cystiden an den Fruchtkörpern. Insbesondere die Stielbasis und das an ihr hängende Myzel tragen oft Gloeo- und/oder Nadelcystiden, die jenen des Mantels und noch mehr denen der Rhizomorphen ähneln.

Die untersuchten Mitglieder dieser Sektion, lassen sich durch die Anatomie ihrer Mykorrhizen in die Subsektionen *Heterophyllae*, *Griseinae*, *Ilicinae*, *Virescentinae*, *Amoeninae* und *Pseudoepitheliosinae* einteilen (Tabelle 4).

7.1.3.1.1 Subsektion *Heterophyllae* (Fr.) Jul. Schöff.

R heterophylla Fr.

R. vesca Fr. (s. a. BEENKEN 20011)

R. mustelina Fr

Mykorrhiza

Die Nadelcystiden der Arten, *R. heterophylla* und *R. vesca* sind mit bis zu vier Seitenästen sternförmig verzweigt. Eine basale Anschwellung ist nicht oder nur schwach ausgeprägt. Bei den wenigen einfachen Nadelcystiden hingegen ist sie deutlich ausgebildet. Die Bedeutung der Gloeocystiden tritt bei den beiden Arten deutlich hinter die der Nadelcystiden zurück. Besonders bei *R. vesca* sind sie ausgesprochen klein und dünnwandig, bei *R. heterophylla* dagegen sind sie dickwandig. Die mittleren Mantelschichten in der Subsekt. *Heterophyllae* sind plektenchymatisch.

Mykorrhizen von *R. mustelina* tragen sowohl einfache wie bifurcate Nadelcystiden. Beide Cystidentypen haben meistens eine stark erweiterte Basis. Gloeocystiden sind relativ groß und häufig.

Rhizomorphen

Die Rhizomorphen von *R. heterophylla* und *R. vesca* gleichen denen der *Griseinae* (s. u.). Sie besitzen nur einfache Nadelcystiden. Die leiterartigen Hyphen sind aber deutlich häufiger und haben dickere Wände und Septen als bei den anderen Gruppen der Sekt. *Heterophyllae*. Rhizomorphen wurden für *R. mustelina* nicht nachgewiesen.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Nadelcystiden in der Huthaut besitzen nur *R. vesca* und *R. heterophylla*, sie entsprechen den einfachen Nadelcystiden mit leicht angeschwollener Basis der Rhizomorphen. ROMAGNESI (1967) beschreibt diese als „crins“. Gehäuft kommen die Cystiden in der Hutmitte und an sehr jungen, primordialen Fruchtkörpern vor (Abb. 206). *R. mustelina* und die Arten der übrigen Subsektionen besitzen diese „crins“ nicht. Bei den untersuchten Fruchtkörpern von *R. mustelina* werden auch keine Nadelcystiden an der Stielbasis beobachtet, wie sie bei *R. vesca* und *R. heterophylla* häufig sind. Huthaut und Stiel der drei Arten enthalten Gloeocystiden, die wie jene der Mykorrhizen Knöpfchen tragen können (Abb. 220).

Diskussion

In der Subsekt. *Heterophyllae* sind *R. vesca* und *R. heterophylla* durch mehrfach verzweigte Nadelcystiden gekennzeichnet. Ob das Merkmal der unterschiedlichen Wandstärke der Gloeocystiden wirklich ausreicht, um diese beide Arten allein an den Mykorrhizen zu unterscheiden, müssen weitere Aufsammlungen zeigen. Auch die Nadelcystiden in der Huthaut und die molekularen Daten (EBERHARDT 2000, 2002, MILLER & BUYCK 2002) zeigen ihre enge Verwandtschaft. Die Stellung der Subsekt. *Heterophyllae* wird bei EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-4) und MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) als basal zu den übrigen Gruppen der Sekt. *Heterophyllae* angegeben.

R. mustelina steht bei den meisten Autoren (z.B. Romagnesi 1967, Sarnari 1998) in der Subsekt. *Heterophyllae*. Ob sie in diese Subsektion gehört ist nach der Mykorrhiza-Analyse und molekularen Daten (MILLER & BUYCK 2002) fraglich. SINGER (1986) stellt sie in die Subsekt. *Modestinae* Singer. Die Mykorrhizen besitzen zwar auch verzweigte Nadelcystiden, aber häufiger die typischen einfachen der Subsekt. *Griseinae*. Die bifurcaten Nadelcystiden besitzen außerdem eine starke basale Anschwellung, die jenen von *R. vesca* und *R. heterophylla* fehlt. Auch die relativ großen Gloeocystiden ähneln eher jenen der Subsekt. *Griseinae*. Ihre Fruchtkörper zeigen ebenfalls Merkmale beider Gruppen: Zwar hat *R. mustelina* eine orange-rosa

Eisensulfatreaktion des Fleisches wie *R. vesca* und *R. heterophylla*, aber das cremefarbene, nicht weiße Sporenpulver und das Fehlen von Nadelcystiden in der Huthaut unterscheidet sie deutlich von den beiden und verweist wieder auf die Subsekt. *Griseinae*. *R. mustelina* nimmt also anatomisch eine Stellung zwischen den beiden Subsektionen ein. Im Baum von MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) steht *R. mustelina* nicht in der unmittelbaren Nähe von *R. vesca* und *R. heterophylla* sondern neben *R. virescens*. Eine Einordnung der Art in die Subsekt. *Virescentinae* ist aber mit der Anatomie der Mykorrhizen und der Fruchtkörper nicht begründbar. Vorläufig bis zur endgültigen Klärung wird die Art hier in der Subsekt. *Heterophyllae* belassen.

Mykorrhizen, die zu *R. vesca* oder *R. heterophylla* gehören dürften, bildet MANGIN (1910, Fig. 38) und PEYRONEL (1963, Abb. 2) ab.

7.1.3.1.2 Subsektion *Griseinae* Jul. Schöff.

R. grisea Gill.

R. atroglauca Einhellinger (s. a. BEENKEN 2001c)

R. faustiana Sarnari

R. medullata Romagn. (s. a. BEENKEN 2001i)

Mykorrhizen

Alle Mykorrhizen dieser Arten tragen dichtstehende, einfache, spitz zulaufende Nadelcystiden mit einer basalen Anschwellung. Verzweigte Cystiden sind nur äußerst selten neben den einfachen zu finden. Die einzelnen Arten lassen sich durch die Länge der Nadelcystiden und der Form ihrer Spitze unterscheiden. Weitere Differenzierungsmerkmale sind die Form, Größe und Wandstärke der Gloeocystiden. Auch gibt es Unterschiede zwischen den Arten im Zahlenverhältnis von Nadel- zu Gloeocystiden. So ist bei *R. atroglauca* die Anzahl der Gloeocystiden genauso hoch oder auch höher als die der Nadelcystiden. Bei den anderen Arten sind die Nadelcystiden immer deutlich in der Überzahl. Da aber eine große Variabilität dieses Verhältnisses innerhalb einer Mykorrhizenpopulation und sogar innerhalb eines einzelnen Mykorrhizasystems besteht, ist dieses Merkmal schwer zu erfassen. Die mittleren Mantelschichten aller Arten sind netzartig, plektenchymatisch, mit mehr oder weniger in Bündeln parallel laufenden Hyphen.

Rhizomorphen

Die Rhizomorphen (von *R. atroglauca* wurden keine gefunden) gleichen einander im innerem Teil. Ihre Nadelcystiden ähneln sich in der Länge und besitzen meistens keine basale Anschwellung. Allein in der Ausprägung der Spitze gibt es kleine Unterschiede. Die Cystidenspitzen bei *R. faustiana* sind zwar nicht wie bei den Mantelcystiden eingekrümmt, aber wie bei diesen dünnwandig. Die Nadelcystiden der Mäntel und der Rhizomorphen von *R. grisea* und *R. medullata* besitzen dickwandige Spitzen.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Die Arten der Subsekt. *Griseinae* besitzen Nadelcystiden nur an der untersten Stielbasis und im Myzel. Gloeocystiden finden sich auch in der Huthaut und Rinde des Stiels.

Diskussion

Die untersuchten Arten der Subsektion *Griseinae* bilden im Bezug auf die Morphologie und Anatomie ihrer Fruchtkörper (vgl. z.B. ROMAGNESI 1967, GALLI 1996, SARNARI 1998) und ihrer Mykorrhizen eine sehr einheitliche Gruppe. In den molekularen Arbeit von MILLER und BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) sind aus der Subsekt. *Griseinae* *R. grisea* und *R. parazurea* Jul. Schöff. und bei EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 4) nur *R. parazurea* verwendet

worden. Sie liegen auch dort in der Sekt. *Heterophyllae*. Da von *R. parazurea* keine Mykorrhizabeschreibung vorliegt, lassen sich keine weitergehenden Vergleiche anstellen. Die von CERUTI & BUSSETTI (1962) beschriebene Mykorrhiza von *R. grisea* gleicht der hier vorgestellten weitgehend.

7.1.3.1.3 Subsektion *Ilicinae* (Romagn.) Buyck

R. aeruginea Lindl. ex Fr. (s. a. BEENKEN 2001a)

Mykorrhiza

Der Mantel der Mykorrhiza von *R. aeruginea* ist fast ausschließlich mit fusiformen bis ovalen, dünnwandigen Gloeocystiden besetzt. Die äußerst seltenen Nadelcystiden des Mantels sind dünnwandig und kurz mit einer angeschwollenen Basis. Nur über den Vergleich mit sehr jungen Nadelcystiden aus der Sekt. *Griseinae*, denen sie gleichen, sind sie als solche zu identifizieren. Die mittleren Mantelschichten gleichen wieder denen der Sekt. *Griseinae*.

Rhizomorphen

Auch die Rhizomorphen weisen Ähnlichkeiten mit denen der Subsektionen *Griseinae* und *Heterophyllae* auf, da sie ebenso dickwandige Nadelcystiden besitzen. Diese unterscheiden sich von jenen darin, dass sie nicht spitz zulaufen, sondern stumpf enden und nie basal verdickt sind. Die Gloeocystiden sind schmal zylindrisch. Die Gefäßhyphen sind relativ schmal und leiterartige Hyphen eher selten.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Gloeocystiden befinden sich in Huthaut und Stielrinde. Nadelcystiden fehlen hingegen.

Diskussion

R. aeruginea steht auch in der molekularen Arbeit von EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 4) in der Sektion *Heterophyllae*. Die Typusart der Subsekt. *Ilicinae*, *R. ilicis* Romagnesi, Chevassut & Privat, steht bei MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) dagegen nicht in der Sektion *Heterophyllae*, sondern neben *R. cyanoxantha* und der Sekt. *Ingratae*. Es liegen aber keine Mykorrhizadaten dieser Art für einen anatomischen Vergleich vor.

TAYLOR & ALEXANDER (1989) konnten Ektomykorrhizen von *R. aeruginea* mit Sämlingen von *Picea sitchensis* Bong. Carr. synthetisieren. Die hier gefundenen Gloeocystiden und Mantellagen stimmen mit den dort beschriebenen überein. TAYLOR & ALEXANDER (1989) fanden aber keine Nadelcystiden und Rhizomorphen.

7.1.3.1.4 Subsektion *Virescentinae* Singer

R. virescens Schaeff. ex Fr. (s. a. BEENKEN 2001n)

Mykorrhizen

Die Ektomykorrhizen von *R. virescens* unterscheiden sich am deutlichsten in der mittleren Mantelschicht von jenen der übrigen Arten der Sekt. *Heterophyllae*. Während sie bei jenen durchgängig plektenchymatisch ist, formen die Hyphen bei *R. virescens* nahe der Mantelinnenseite ein Pseudoparenchym aus puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen. Den einfachen spitzen Nadelcystiden des Mantels fehlen jene basalen Anschwellungen, die Nadelcystiden der Sekt. *Heterophyllae* sonst auszeichnen. Die Gloeocystiden sind sehr selten und nur wie einfache Hyphenenden mit Knöpfchen gebaut.

Rhizomorphen

Im inneren Teil zeigen sie die für die Sekt. *Heterophyllae* typischen Elemente.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Bei *R. virescens* fehlen zwar die Gloeocystiden in der Huthaut, aber am Stiel und im Basismyzel sind sie vorhanden. An der Stielbasis sitzen lange, dünne Nadelcystiden (Abb. 221), in der Huthaut finden sich dagegen breite, konische Elemente.

7.1.3.1.5 Subsektion *Amoeninae* Singer

R. amoena Quéél. var. *acystidiata* Romagn.

R. mariae Peck (YAMADA & KATSUYA 1995)

Mykorrhizen und Rhizomorphen

Die Mykorrhizen und Rhizomorphen von *R. amoena* unterscheiden sich von allen anderen aus der Sekt. *Heterophyllae* und fast allen anderen Arten der Gattung *Russula* durch das Fehlen von Gloeocystiden oder anderen Formen von gloeopleren Elementen. Dennoch lässt die Art sich der Sekt. *Heterophyllae* zuordnen, da sie Nadelcystiden besitzt. Diese stehen aber nicht dicht auf den Mykorrhizamantel, sondern einzeln oder nur in kleinen Gruppen, sind sehr kurz und haben dünne Wände. Mit diesen Merkmalen unterscheiden sich die Nadelcystiden von denen der Sekt. *Griseinae*. Eine Ähnlichkeit besteht auch in der basalen Anschwellung vieler der Cystiden. Auch die mittleren Mantelschichten mit gebündelten Hyphen gleichen jenen der Sekt. *Griseinae*. Die gelatinöse Matrix, die bei den anderen Arten der Sekt. *Heterophyllae* nur Räume zwischen den Hyphen der äußeren Mantelschicht füllt, bedeckt bei *R. amoena* zusätzlich die Oberfläche der Mykorrhiza. Der eindeutigste Hinweis auf eine Verwandtschaft mit der Sekt. *Heterophyllae* ist die Merkmalskombination der Rhizomorphen: Die Außenschicht ist mit den typischen dickwandigen Nadelcystiden besetzt, und im Inneren verlaufen viele leiterartige Hyphen und Gefäßhyphen.

YAMADA & KATSUYA (1995) bilden die Mantelcystiden von *R. mariae* ab. Diese entsprechen in Form und Größe den bei *R. amoena* gefundenen.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Die Fruchtkörper von *R. amoena* besitzen wie die Mykorrhizen und Rhizomorphen keine gloeopleren Elemente. Die Art besitzt im Hymenium und an den Lamellenschneiden leere Cystiden, in der Huthaut und an der Stielbasis dünnwandige, konische Elemente, die alle wenig Gemeinsamkeiten mit den dickwandigen Nadelcystiden der unterirdischen Organe zeigen. *R. amoena* var. *acystiata* unterscheidet sich von *R. amoena* var. *amoena* nur durch das Fehlen dieser Cystiden auf den Lamellenflächen (ROMAGNESI 1985). SARNARI (1998) hält dagegen beide Taxa für synonym.

Diskussion

Da *R. virescens* und *R. amoena* sich in ihren Mykorrhizen sehr deutlich von einander und von den anderen Arten der Sekt. *Heterophyllae* unterscheiden, sind eigene Subsektionen für beide gerechtfertigt (vgl. SINGER 1986, ROMAGNESI 1987 und BON 1988). Eine eigene Sektion *Virescentinae* (Singer) Sarnari oder gar ein eigenes Subgenus *Amoenula* Sarnari (SARNARI 1998) scheint hingegen nicht begründbar, da auch die molekularen Daten dem widersprechen (MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1). Dort stehen *R. virescens* und die Arten der Subsekt. *Amoeninae* *R. amoenicolor* und *R. violeipes* in der Sekt. *Heterophyllae*.

7.1.3.1.6 Subsektion *Pseudoepitheliosinae* Buyck

R. aff. parasitica (Heim) Buyck

Mykorrhizen

Diese afrikanische Art bildet mit den Wurzeln von Bäumen der Gattung *Uapaca*, Euphorbiaceae, Mykorrhizen, die die typischen Merkmale für die Sekt. *Heterophyllae* besitzen. Die Cystiden stehen locker, vereinzelt oder in kleinen Gruppen auf dem stark gelatinisierten, netzförmigen äußeren Mantel. Die Gloeocystiden sind fusiform bis leicht lageniform, mit einem meistens länglichem Knöpfchen und dünnen Wänden. Die dickwandigen Nadelcystiden sind sehr kurz, gleichlang oder nur wenig länger als die Gloeocystiden. Sie sind basal leicht bis deutlich erweitert, unseptiert oder mit 1-2 Septen. Die mittleren Mantelschichten bestehen aus Bündeln parallellaufender Hyphen. Die Mantelinnenseite ist plektenchymatisch.

Rhizomorphen

Die Rhizomorphen zeigen ebenfalls die typischen Merkmale der *Heterophyllae*. Der innere Teil besteht aus langgestreckten dünnen Hyphen in die leiterartige Hyphen und Gefäßhyphen eingebettet sind. Die Hyphen der Außenschicht sind etwas dickwandiger. Die Cystiden stehen vereinzelt oder in Gruppen, weite Bereiche der Rhizomorphen sind frei von ihnen. Die Gloeocystiden gleichen jenen des Mantels. Die Nadelcystiden hingegen sind viel länger als die des Mantels und meistens sichelförmig gebogen, die basale Anschwellung ist schwach oder nicht ausgeprägt. Es wurden nur Rhizomorphen zwischen Mykorrhizen im Boden gefunden, zu den Fruchtkörpern führten nie welche, auch nicht wenn diese bis zu ca. 30 cm über dem Boden an lebenden Baumstämmen fruktifizierten.

Vergleich mit Fruchtkörpern

R. aff. parasitica trägt an keinem Teil des Fruchtkörpers Nadelcystiden. Gloeocystiden werden in Huthaut und Stielrinde gefunden.

Diskussion

Die Subsekt. *Pseudoepitheliosinae* wurde von BUYCK (1990) als neue Subsektion der Sekt. *Heterophyllae* beschrieben. Sie umfasst tropische Arten, die sich von den anderen Subsektionen durch ihren kleinen, zarten Wuchs und eine Huthaut, deren äußerste Schicht (Suprapellis) aus großen Sphaerocysten epithelium-ähnlich aufgebaut ist (BUYCK 1990, 1994a). Die Zuordnung zu der Sekt. *Heterophyllae* (BUYCK 1990, 1994a) wird auch durch die Anatomie der Mykorrhiza von *R. aff. parasitica* bestätigt. Besonders ähnlich ist die Mykorrhiza von *R. amoena*, deren Cystiden ebenfalls weit auseinander stehen und die auch eine ausgeprägte gelatinöse Schicht auf der Manteloberfläche besitzt, Gloeocystiden fehlen ihr hingegen (Tabelle 4).

R. aff. parasitica fruktifiziert oft erhöht über dem Boden auf lebenden Stämmen und auch an grünen krautigen Pflanzen (eigene Beobachtungen, HEIM 1970). Letzteres veranlasste wohl HEIM (1970) eine parasitische Lebensweise für *R. parasitica* anzunehmen. Diese Annahme wird hier, durch den Fund der Mykorrhiza von *R. aff. parasitica* widerlegt. Sie wuchs an beiden Standorten mit *Uapaca*-Arten zusammen, auf deren Stelzwurzeln sie auch fruktifizierte.

Die Fruchtkörper aller Aufsammlungen von *R. aff. parasitica* unterscheiden sich von der Typusbeschreibung (HEIM 1970 als *R. annulata* ssp. *parasitica*, BUCK 1994a) dadurch, dass das Velum nicht als Ring um den Stiel, sondern als weiße Flocken am Hutrand hängt. Nach Aussage von Bart Buyck (pers. Mitteilung) ist das Vorhandensein eines Ringes arttypisch. Ob es sich bei der hier untersuchten *R. aff. parasitica* um die Art *R. parasitica* s.str., eine neue Unterart oder eine eigenständige Art handelt, müssen noch Vergleiche mit dem Typusmaterial von *R. parasitica* zeigen.

7.1.3.1.7 Unidentifizierte Ektomykorrhiza aus der Sekt. *Heterophyllae*

MOYERSON (1996a, b) beschreibt eine unidentifizierte Mykorrhiza von *Tetraberlinia bifoliolata* (Harms) Hauman aus Kamerun als „Tetraberliniaerhiza heterocystidia“. Diese gehört mit Sicherheit auch in die Sekt. *Heterophyllae*, da sie die typischen Nadelcystiden besitzt. Die Gloeocystiden (als „oleocystidia“ bezeichnet, MOYERSON 1996a, b) unterscheiden sich aber von jenen in der Sekt. *Heterophyllae* dadurch, dass sie oft zwei nebeneinander sitzende, apikale Knöpfchen tragen und ihre Wände in Melzers Reagenz dextrenoid reagieren. Die Rhizomorphen entsprechen wieder denen der *Heterophyllae*.

7.1.3.2 Sektion *Indolentes* Melzer-Zvára 1927

(= Subsektion Cyanoxanthinae Singer 1932)

R. cyanoxantha (Schaeff.) Fr. (s. a. BEENKEN 2001d)

R. cyanoxantha (Schaeff.) Fr. f. *cutefracta* (Cook) Sarnari

Mykorrhizen

Die Mykorrhiza von *R. cyanoxantha* setzt sich von jenen aus der Sekt. *Heterophyllae* am stärksten durch ihre Cystiden ab. Neben den Gloeocystiden tragen sie wie jene auch einen zweiten Typ von Cystiden. Diese Cystiden sind aber nicht nadelförmig, sondern gleichen einfachen Hyphenenden, die sich von abziehenden Hyphen nur durch die etwas dickeren Wände und das begrenzte Wachstum unterscheiden (Kap. 6.6). Die Gloeocystiden sind viel kleiner als die in der Sekt. *Heterophyllae* und sehr variabel in der Form. Die gelatinöse Matrix der Mantelaußenschicht reicht bis zwischen die Cystiden. Die mittleren Mantelschichten sind plektenchymatisch, netzartig. Nahe der Mantelinnenseite sind die Hyphen parallel zueinander angeordnet.

Die Mykorrhizen der *R. cyanoxantha* f. *cutefracta* können nicht von jenen der Typusform unterschieden werden.

Rhizomorphen

Sie zeigen den für die cystidentragenden *Russula*-Arten typischen Aufbau. Die Cystiden gleichen jenen des Mantels. Die gelatinöse Matrix ist stark entwickelt.

Eine Besonderheit, die bei keiner anderen *Russula*-Art beobachtet wurde, sind die kugeligen Aufblähungen an den abziehenden Hyphen.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Die Huthaut von *R. cyanoxantha* besitzt auch sehr kleine Gloeocystiden, mit Knöpfchen. Hyphenähnliche Cystiden und Gloeocystiden befinden sich an der Stielbasis und im darunter liegendem Myzel.

Diskussion

Von ROMAGNESI (1967, 1987), MOSER (1983), Einhellinger (1985), SINGER (1986), BON (1988), KNUDSEN & STORDAL (1992), BUYCK (1994a), REMAUX et al. (1996) und SARNARI (1998) wird *R. cyanoxantha* als Teil des Subgen. *Heterophyllidia* (bzw. Subgen. *Heterophyllae*, bzw. Sekt. *Heterophyllae*, vgl. Tabelle 5) gesehen. Die Mykorrhizen von *R. cyanoxantha* unterscheiden sich aber durch die hyphenartige Cystiden, und kleine Gloeocystiden von allen anderen untersuchten Arten der Gattung *Russula*. Diese einmalige Merkmalskombination der Mykorrhizen legt nahe, dass die Sekt. *Indolentes* mit *R. cyanoxantha* ein eigenständiges Taxon bildet, das den übrigen cystidentragenden Sektionen gleichrangig ist (Tabelle 4). Schon ROMAGNESI (1967 S. 237) schreibt, dass die Sekt. *Indolentes* (als *Indolentinae*) durch „carac-

tères importants“ von den übrigen *Heterophyllae* separiert ist. Er führt Merkmale der Huthaut und makrochemische Reaktionen auf (ROMAGNESI 1967).

Die Ausgliederung von *R. cyanoxantha* aus der Sekt. *Heterophyllae*, folgt ebenfalls aus den molekularen Daten von EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-4) und MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1): In keinem der dort aufgeführten Stammbäumen steht *R. cyanoxantha* innerhalb der Sekt. *Heterophyllae*, wie sie hier definiert wird.

Sowohl in den ITS-Kladogrammen von EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 4) als auch von MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) ist sie die Schwesterart zu der Sekt. *Ingratae* (s. auch Diskussion dort). In auf LSU-Sequenzen beruhenden Bäumen (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3) ist sie hingegen Schwesterart zu den Sektionen *Heterophyllae* und *Ingratae*.

7.1.4 Gruppe mit flaschenförmigen Gloeocystiden

Diese Gruppe umfasst Arten aus dem Subgenus *Ingratula* Romagnesi, Sektion *Ingratae* Quélet, und der Sektion *Crassotunicae* (Singer) Singer. Als entscheidendes Mykorrhizamerkmal ist die Form der Gloeocystiden zu bewerten. Unterschiede, die eine Einteilung ermöglichen, ergeben sich aus der Anatomie der Mantelschichten (Abb. 225).

7.1.4.1 Sektion *Ingratae* Quélet

7.1.4.1.1 Subsektion *Foetentinae* Melzer & Zvára 1927 ss. str. Bon 1988

R. foetens Pers. ex Fr. (s. a. BEENKEN 2001h)

R. illota Romagn. (BRAND 1991a, b)

R. laurocerasi Melzer

7.1.4.1.2 Subsektion *Pectinatae* Bon 1988

R. amoenolens Romagn. (s. a. JAKUCS & BEENKEN 1999, JAKUCS 2002)

R. pectinatoides Peck ss. Singer

7.1.4.1.3 Subsektion *Subvelatae* (Singer) Singer 1986

R. insignis Quélet

Mykorrhizamäntel

Die für die Sektion *Ingratae* typischen Gloeocystiden des Mantels sind flaschenförmig, lageniform bis lanceolat. Sie haben ihre breiteste Stelle in der unteren Hälfte, verschmälern sich allmählich in einen konischen bis zylindrischen Hals und besitzen selten bis häufig ein apikales Knöpfchen, manchmal auch zwei in einer Reihe. Die Reaktion des Inhaltes mit Sulfovanillin geht von dunkelbraun bis fast schwarz. Die Cystiden stehen dicht auf der netzförmigen äußeren Mantelschicht.

Die Mäntel aller untersuchten Arten der Subsektionen *Foetentinae* und *Pectinatae* besitzen nur Gloeocystiden. *Russula insignis* aus der Subsektion *Subvelatae* besitzt zusätzlich nadel-förmige Cystiden.

Die Subsekt. *Foetentinae* unterscheidet sich von den beiden anderen Subsektionen deutlich in der Struktur der mittleren Mantelschichten. Während sie bei den Arten der Subsekt. *Foetentinae* aus kreuzweise angeordneten Hyphenbündeln aufgebaut sind, bestehen sie bei den Arten der Subsektionen *Pectinatae* und *Subvelatae* aus irregulär angeordneten aufgeblähten Zellen. Die Mantelinnenseiten sind einfache Plektenchyme.

Die Mykorrhizen aus der Subsekt. *Foetentinae* lassen sich nur schwer von einander trennen, nur die Größe und Form der Gloeocystiden sind verschieden. Es gibt aber große Überlappungen zwischen ihnen. *R. laurocerasi* besitzt mit bis zu 35 µm die kürzesten Gloeocystiden, während die von *R. foetens* und *R. illota* (vgl. BRAND 1991a) bis 50 µm lang werden können. *R. foetens* hat die breitesten mit bis zu 12 µm, *R. laurocerasi* mit höchstens 6,5 µm die schmalsten. Die Form der Gloeocystiden bei *R. laurocerasi* und *R. illota* geht von fusiform, lageniform bis lanceolat. Mit einem Verhältnis von Länge zu Breite von 2,5–7 bzw. 3–6,5 sind sie schlanker als bei *R. foetens* mit 2–4, deren Gloeocystiden breit lageniform sind. Ein weiteres Merkmal sind die Cystidenwände: *R. laurocerasi* hat bis zu 1,5 µm dicke, die der anderen werden nur bis zu 1 µm dick. In den Mantelschichten der drei Arten (vgl. BRAND 1991a) können keine Unterschiede festgestellt werden.

Die Mykorrhizen aus der Subsekt. *Pectinatinae*, *R. amoenolens* und *R. pectinatoides*, sind einander sehr ähnlich. Die geringen Unterschiede bestehen in der Größe der Gloeocystiden und Größe der Zellen der mittleren Mantelschichten. *R. amoenolens* hat bis 35 µm lange Gloeocystiden und Mantelzellen von 10–30 x 5–13 µm, *R. pectinatoides* hat bis 45 µm lange Gloeocystiden und Mantelzellen von 5–20 x 3–7 µm. Das Verhältnis von Länge zu Breite der Gloeocystiden ist mit 2 bis 6(7) bei *R. amoenolens* und 2 bis 7,5 bei *R. pectinatoides* sehr ähnlich. *R. pectinatoides* besitzt mit bis zu 0,7(1) µm die dickeren Cystidenwände.

R. insignis aus der Subsekt. *Subvelatae* unterscheidet sich von den anderen der Sekt. *Ingratae*, indem nur bei ihr neben den Gloeocystiden auch septierte, dünnwandige, nadelartige Cystiden vorkommen. Deren aufgeblähte Basalzelle ähnelt in der Form dem unteren Teil einer entsprechenden Gloeocystide. So entsteht der Eindruck einer weitergewachsenen Gloeocystide, aber ohne deren Sulfovanillin-positiven Zellinhalt aus Tröpfchen. Eine weitere Besonderheit dieser Art sind die gelben Inkrustationen auf und zwischen den Cystiden, die mit KOH rot werden. Die eigentlichen Gloeocystiden sind wie bei den anderen Arten der Sekt. *Ingratae* typisch lageniform und besitzen einen Sulfovanillin-positiven Inhalt, sie haben ein Längenbreitenverhältnis von 2 bis 4,5. Die Mantelstruktur ist eindeutig die gleiche wie jene in der Subsekt. *Pectinatinae*. Die mittleren Mantelschichten aller drei Arten sind fast pseudoparenchymatisch aus puzzleteilartig ineinandergreifenden Zellen.

Rhizomorphen

In den Fällen, in denen Rhizomorphen gefunden wurden (*R. foetens*, *R. illota* und *R. amoenolens*), waren sie vom Russula-Typ mit Gloeocystiden, aber fast immer ohne Leiterhyphen. Nur einmal konnte eine einzelne Leiterhyphne bei *R. amoenolens* beobachtet werden. Die Rhizomorphen von *R. amoenolens* zeigen eine nicht so deutliche Differenzierung in eine Außenschicht und inneren Teil, und die gelatinöse Matrix zwischen den Hyphen ist nicht so stark ausgebildet wie bei *R. foetens* und *R. illota*. Eine Unterscheidung der Rhizomorphen der beiden Letztgenannten ist nicht möglich.

Von den Rhizomorphen anderer Sektionen sind sie durch die Form der Cystiden und das Fehlen bzw. die extreme Seltenheit der Leiterhyphen getrennt.

Vergleich mit bereits beschriebenen Ektomykorrhizen aus der Sekt. Ingratae

BRAND (1991a, b) beschreibt als erster mit *R. illota* an *Fagus sylvatica* L. eine Ektomykorrhiza aus der Sekt. *Ingratae*. Im Gegensatz zu dem hier untersuchtem Material findet er keinen Sulfovanillin-positiven Cystideninhalt, sondern dessen braune Reste. Es werden keine höher differenzierten Rhizomorphen beschrieben, nur solche aus einfachen Hyphen.

JAKUCS & BEENKEN (1999) beschreiben für *R. amoenolens* an *Populus alba* L. einen kurzen Cystidentyp mit apikalem Knöpfchen und einen längeren ohne Knöpfchen. Die Sulfovanillin-Reaktion beider Cystidentypen wird mit negativ angegeben, wodurch eine Entscheidung, ob es sich bei beiden Typen um Gloeocystiden handelt, erschwert wird. Da bei den hier zusätzlich herangezogenen Fund von *R. amoenolens* an *Quercus robur* L. alle Mantelcystiden einen

Sulfovanillin-positiven Inhalt besitzen, es ein Kontinuum von kurzen zu langen Cystiden gibt und auch die längsten Knöpfchen besitzen, ist zu schließen, dass *R. amoenolens* nur einen Typ von Gloecystiden besitzt. Die von JAKUCS & BEENKEN (1999) getroffene Einteilung ist somit künstlich. Die negative Sulfovanillin-Reaktion (JAKUCS & BEENKEN 1999) dürfte auf der Sichtung nicht mehr vitalem Materials beruhen. Knöpfchen brechen bei den weit herausragenden Cystiden sehr leicht ab.

Vergleich mit nicht identifizierten Ektomykorrhizen

Bereits MANGIN (1910, Fig 37) bildet die für die Sekt. *Ingratae* typischen flaschenförmigen Cystiden ab. EDWARDS & GESSNER (1984) untersuchten eine unbestimmte Eichenektomykorrhiza elektronenmikroskopisch. Die gezeigten lageniformen Gloecystiden weisen auf ein Mitglied der Subsektionen *Foetentinae* oder *Pectinatinae* hin. Bei „Pinihriza cephalocystidia“ an *Pinus sylvestris* L. (WÖLLECKE et al. 1999) dürfte es sich wegen den lageniformen, knöpfchentragenden Mantelcystiden und dem rein plektenchymatischen mittleren Mantelschichten, um die Ektomykorrhiza einer *Russula*-Art aus der Subsekt. *Foetentinae* handeln. Von der Cystidenform kommt *R. foetens* „Pinihriza cephalocystidia“ am nächsten, auch wenn ihre Cystiden nur bis 20 µm lang werden. Der von CHILVERS (1968) beschriebene „Eucalypt Mycorrhiza Type 4“ und die zugehörigen Rhizomorphen tragen Cystiden wie sie für die Subsekt. *Subvelatae* typisch sind. PALFNER (2001) beschreibt eine „Nothofagirhiza tricystidiis“ an *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst., die ebenfalls *R. insignis* in vielen Merkmalen gleicht. Sie besitzt ebenso lageniforme Gloecystiden (dort mit Typ C benannt) mit einem apikalem Knöpfchen, die aber mit 27 µm länger werden können, und septierte, nadelartige Cystiden mit aufgeblähter Basalzelle (Typ A), die zwar von der Form denen von *R. insignis* exakt gleichen, aber mit höchstens 65 µm kürzer und frisch rötlich pigmentiert sind. Der von PALFNER (2001) gefundene dritte Typ B mit einer Basalzelle, der ein gewundener, teilweise verzweigter Fortsatz entspringt, fehlt bei *R. insignis*. Gelbe Inkrustationen wie bei *R. insignis* wurden von PALFNER (2001) nicht beobachtet. Die mittleren Mantelschichten beider Mykorrhizen ähneln sich wieder stark. Als Pilzpartner von „Nothofagirhiza tricystidiis“ ist demnach eine mit *R. insignis* nahe verwandte Art zu erwarten und nicht *Russula major* Singer, wie von PALFNER (2001) vermutet, da diese *R. nothofaginea* Singer nahe steht (SINGER 1986), die keinen cystidentragenden Mantel besitzt (s. u., BEENKEN 2001j).

Vergleich mit Fruchtkörpern

Die Sektion *Ingratae* stellt auch in der Morphologie und Anatomie der Fruchtkörper eine von allen anderen Sektionen der Gattung *Russula* gut abgrenzbare Gruppe dar (vgl. z.B. ROMAGNESI 1965, BON 1988, GALLI 1996, EINHELLINGER 1990, und SARNARI 1998). Die Huthaut ist meistens stark gelifiziert und der Hutrand ist warzig gerippt. Die kräftigeren Arten der Subsekt. *Foetentinae* weisen mehr gelbliche Brauntöne auf, die zierlichen Arten der Subsektionen *Pectinatinae* und *Subvelatae* sind mehr graubraun. Typisch für die Sektion ist auch der Geruch, der von Käse bis Bittermandeln reicht. Die Gloecystiden der Huthaut sind fusiform bis lageniform und fast immer einzellig. Oft besitzen sie das für die Mantelcystiden typische apikale Knöpfchen (Abb. 217). Besonders gut zu finden sind diese bei sehr jungen Fruchtkörpern. Am augenfälligsten ist der Zusammenhang von Huthaut, Stielbasis und Mykorrhizamantel bei *R. insignis*: in allen drei Bereichen sind die ähnlichen lageniformen Gloecystiden mit einem gelben Pigment inkrustiert, das sich in KOH rot färbt. Die nadelartigen Cystiden des Mantels werden hingegen am Fruchtkörper von *R. insignis* nicht gefunden.

Vergleich mit anderen cystidentragenden Sektionen

Die Arten der Sektion *Heterophyllae* besitzen im Gegensatz zu den der Sekt. *Ingratae* an Mykorrhizen und Rhizomorphen dickwandige Nadelcystiden. Die dünnwandigen nadelförmigen Cystiden von *R. insignis* sind mit diesen nicht zu verwechseln. *R. aeruginea*, Sekt. *Hete-*

rophyllae, Subsekt. *Ilicinae* bildet hiervon eine Ausnahme, ihre seltenen Nadelcystiden auf dem Mantel sind kurz und dünnwandig. Von den Arten der Sekt. *Ingratae* lässt sie sich dennoch gut durch die dünnwandigen, ovalen Gloeocystiden und den dickwandige Nadelcystiden auf ihren Rhizomorphen unterscheiden. Rein plektenchymatische Mäntel mit gebündelten Hyphen in den mittleren Mantelschichten wie bei der Subsekt. *Foetentinae* findet man auch häufig in den Sektionen *Heterophyllae* und *Indolentes*. Mittlere Mantelschichten aus fast pseudoparenchymatischen, irregulären Zellen ähnlich denen der Subsekt. *Pectinatinae* sind ein Kennzeichen der Mykorrhizen von *R. virescens*, Sekt. *Heterophyllae*, Subsekt. *Virescentinae*. Die Arten der Sekt. *Compactae* besitzen wie die der Sekt. *Ingratae* an Mykorrhizen und Rhizomorphen nur Gloeocystiden. Diese tragen aber typischerweise zwei Knöpfchen nebeneinander. Wenn bei den *Compactae* Gloeocystiden nur ein Knöpfchen besitzen, sitzt es meistens subapikal, seitlich von deren Spitze. Ihre mittleren Mantelschichten aus breiten Hyphen können jenen in der Subsekt. *Pectinatinae* ähnlich sehen. Die Gloeocystiden in der Sekt. *Lactarioides* könnten wegen ihrer Form und da sie oft nur ein Knöpfchen haben, zu Verwechslungen führen, wenn die Mykorrhizen nicht eine aus dickwandigen, angulären Zellen aufgebaute mittlere Mantelschicht hätten.

Diskussion

Die Subsektion *Foetentinae* Melzer & Zvára wird hier in engeren Sinne wie bei BON (1988) aufgefasst und den Subsektionen *Pectinatinae* Bon und *Subvelatae* (Singer) Singer gegenübergestellt. Viele Autoren fassen unter der Subsekt. *Foetentinae* Melzer & Zvára entweder nur die beiden erst genannten Subsektionen (SINGER 1986) oder alle drei (ROMAGNESI 1967, 1985, 1987, REUMAUX et al. 1996, GALLI 1996 und SARNARI 1998, Tabelle 5) zusammen. Im Gegensatz dazu erscheint, wegen der deutlichen Unterschiede in den Mykorrhizen, die Einteilung in drei eigene Subsektionen gerechtfertigt (Abb. 225). BON (1988) zählt *R. insignis* zu den *Pectinatinae* Bon. Auf Grund von Fruchtkörpermerkmalen (z.B. BON 1988) und der ähnlichen mittleren Mantelschicht könnte man ihm zwar folgen, die verschiedene Zusammensetzung der Mantelcystiden macht aber eine Trennung in die Subsektionen *Pectinatinae* und *Subvelatae* sinnvoll.

Unterstützt wird diese Einteilung zum Teil auch durch molekulare Daten. EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 4) zeigt einen auf ITS-Sequenzen beruhenden Baum, in dem *R. laurocerasi* und *R. foetens* die Schwestergruppe zu *R. amoenolens* bilden. In dem auf den gleichen DNA-Abschnitten basierenden Baum von MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) sind die Subsekt. *Pectinatinae*, mit *R. pectinata* Fr. und *R. pectinatoides*, und die Subsekt. *Subvelatae*, mit *R. pulverulentula* Peck und *R. insignis*, Schwestergruppen. Die Subsekt. *Foetentinae* mit *R. foetens* und *R. laurocerasi* ist hingegen paraphyletisch zu diesen. Dass bei MILLER & BUYCK (2002) *R. laurocerasi* als Schwestergruppe zu allen anderen Arten der Sektion *Ingratae* steht, widerspricht sowohl den Ergebnissen von EBERHARDT (2000, 2002) wie auch den hier vorgestellten.

Die systematische Stellung der Sekt. *Ingratae* innerhalb der Gattung *Russula* kann durch die Anatomie der Mykorrhiza nicht endgültig geklärt werden. Wie der obige Vergleich zeigt, gibt es Beziehungen zu anderen cystidentragenden Taxa. Auch die Autoren der molekularen Arbeiten kommen zu widersprüchlichen Ergebnissen. Im ITS-rDNA Kladogramm von MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) bilden *R. cyanoxantha* und *R. ilicis* Romagn., Chevassut & Privat die Schwestergruppe zur Sekt. *Ingratae*. Die nächst verwandte Gruppe zu diesen ist die Sekt. *Lactarioides* mit *R. delica* und *R. chloroides*. Erst dann sehen MILLER & BUYCK (2002) eine Verbindung zu den übrigen Arten der Sekt. *Heterophyllae*. EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 4) kommt mit ITS zu anderen Resultaten. Auch bei ihr ist *R. cyanoxantha* die Schwesterart zu der Sekt. *Ingratae*, aber zu diesen wiederum bildet die Sekt. *Heterophyllae* die Schwestergruppe. In allen drei LSU-Analysen (EBERHARDT 2000,

2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3) sind die Sektionen *Heterophyllae* und *Ingratae* Schwestergruppen, und *R. cyanoxantha* spaltet sich früher ab.

Die Subsektion *Felleinae* Melzer & Zvara wird aus der Sektion *Ingratae* in die Sektion *Russula* gestellt (s. Diskussion Kap. 7.2.1.1, vgl. BEENKEN 2001f).

7.1.4.2 Sektion *Crassotunicatae* (Singer) Singer

7.1.4.2.1 Subsektion *Aureotactinae* Heim ex Buyck (1990)

R. acriannulata Buyck

R. aff. radicans Heim

Die beiden Arten ähneln sich stark in der mittleren Mantelschicht. Diese ist aus Bündeln breiter, zueinander paralleler Hyphen aufgebaut, die sich kreuzweise überlagern. Darüber liegt bei beiden eine Schicht aus netzartig verwobenen dünnen Hyphen, mit gelatinöser Matrix. Während bei *R. aff. radicans* die Cystiden direkt auf dieser Schicht sitzen, folgt bei *R. acriannulata* eine weitere Schicht aus breiten, dickwandigen Hyphen, denen die Gloeocystiden entspringen. Der Mantel von *R. aff. radicans* ist somit deutlich drei-, der von *R. acriannulata* vierschichtig. Die Gloeocystiden von *R. acriannulata* sind dickwandig und lageniform, mit einem dickwandigen, apikalen Knöpfchen. Sie ähneln damit sehr denen der Sekt. *Ingratae*. Die Gloeocystiden von *R. aff. radicans* unterscheiden sich deutlich von diesen. Sie sind sehr dünnwandig, schmal-lageniform, ihre apikalen Knöpfchen sind relativ groß und ebenfalls sehr dünnwandig. Oft haben sie kurze, seitliche Auswüchse. Neben diesen Gloeocystiden besitzt *R. aff. radicans* baumartig verzweigte Dendrohyphidien und schmale Hyphenenden mit apikalem Knöpfchen. Die Mantelinnenseiten beider Arten sind plektenchymatisch.

Diskussion

Bei SINGER (1986) steht *R. radicans* in der Subsekt. *Radicantes* Heim, Sekt. *Pelliculariae* Heim. BUYCK (1994a) definiert die Subsektion *Aureotactinae* Heim ex Buyck, u. a. mit den Arten *R. radicans* und *R. acriannulata*, neu, und stellt in die Sektion *Crassotunicatae*. Diese Sektion wurde von SINGER (1957) als Subsektion *Crassotunicatinae* der Sektion *Ingratae* beschrieben und später (SINGER 1986) aber zur eigenen Sektion *Crassotunicatae* erhoben. BUYCK (1990) sieht in der Sekt. *Crassotunicatae* eine Schwestergruppe zur Sekt. *Ingratae*. Diese Stellung der Sekt. *Crassotunicatae* wird durch molekulare Daten zum Teil unterstützt (EBERHARDT 2002). In zwei von drei Bäumen, die auf der Auswertung von LSU-Sequenzen beruhen, ist *Russula compacta* Frost aus der Sekt. *Crassotunicatae* die Schwesterart zu den Arten *R. amoenolens* und *R. foetens* aus der Sekt. *Ingratae* (EBERHARDT 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 2-3). In dem dritten der Bäume (EBERHARDT 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1) steht sie hingegen der Sekt. *Heterophyllae* näher. Ganz gesichert ist die Stellung der Sekt. *Crassotunicatae* also nicht, zumal hierfür die bootstrap-Werte in den genannten molekularen Bäumen unter 70% liegen (EBERHARDT 2002).

Da nur die Mykorrhizen von zwei Arten der Sektion *Crassotunicatae* Subsektion *Aureotactinae* vorliegen, können hier keine typischen Merkmalkombinationen dieser Taxa gegeben werden. Gemeinsam ist beiden Arten nur der Aufbau der drei innersten Mantelschichten (s.o.). Da sich beide aber in der Mantelaußenschicht und den Cystiden so grundlegend unterscheiden, ist die Stellung beider in einer gemeinsamen Subsektion fraglich. HÄRKÖNEN et al. (1993) diskutieren für *R. acriannulata* auch Ähnlichkeiten mit der Subsekt. *Concolorinae* Buyck, Sekt. *Fistulosae* Buyck.

Bei *R. aff. radicans* handelt es sich wahrscheinlich um eine neue Art, die aber sehr nah mit der aus Madagaskar beschriebenen *R. radicans* Heim verwandt ist. Ähnliche Arten sind auch *R. aureotacta* Heim, *R. brunneoannulata* Buyck und *R. xylophila* Beeli (vgl. BUYCK 1994a). Eine endgültige Abklärung kann erst nach einem Vergleich mit dem entsprechendem Typusmaterial erfolgen.

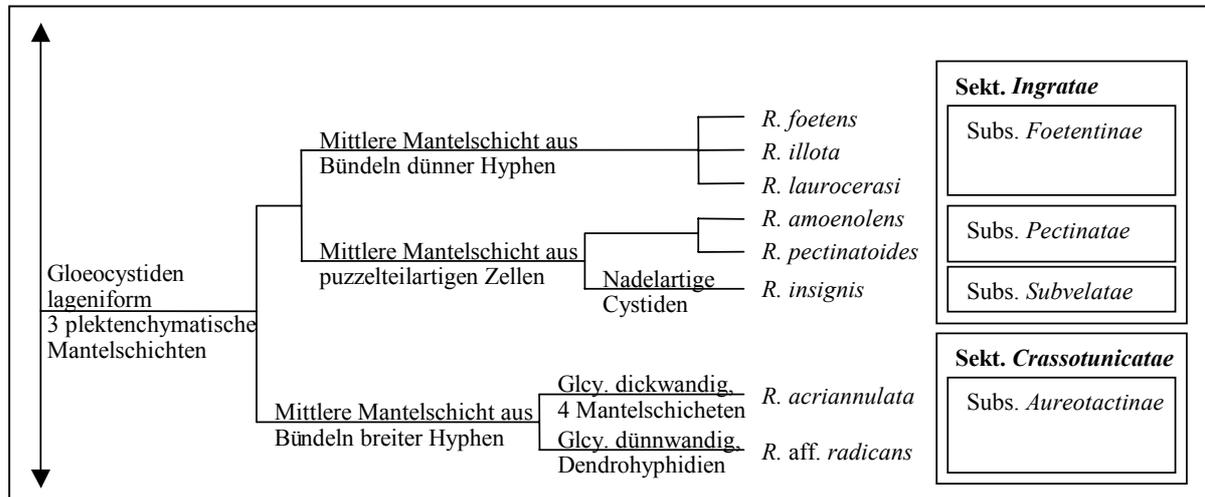


Abb. 225 Kladogramm des Sekt. *Ingratae* und *Crassotunicatae* nach Mykorrhizamerkmale

7.1.5 Schlussfolgerungen zur Systematik der Arten mit Cystiden

Oberflächlich gesehen bilden die Arten mit Cystiden eine Einheit, die durch den Besitz von Gloeocystiden zusammengehalten wird. Der innere Aufbau der Mäntel zeigt jedoch eine große Variabilität (Tabelle 3, Tabelle 4, Abb. 225). Nimmt man noch molekulare Daten (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1) hinzu, kommt man zum Schluss, dass es sich bei den Arten mit Cystiden nicht um eine systematische Einheit handelt. Aus den Sektionen mit europäischen Arten lässt sich dennoch eine größere Gruppe zusammenfassen, die auch molekular unterstützt ist (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1): Die Sektionen *Heterophyllae*, *Indolentes* und *Ingratae* besitzen Gloeocystiden mit nur einem Knöpfchen. Das Auftreten von in Bündeln verlaufenden Hyphen in der mittleren Mantelschicht ist eine weitere anatomische Gemeinsamkeit. Letzteres Merkmal ist allerdings nicht durchgehend bei allen Subsektionen dieser Sektionen verwirklicht (Tabelle 4, Abb. 225). Die Sektionen *Compactae*, *Lactarioides*, „*Fuegiana*“ und *Delicoarchaeae* lassen sich nicht zu größeren Gruppen vereinigen, für die Sekt. *Gossypinae* ist eine Stellung außerhalb der Gattung *Russula* zu diskutieren (s. o.).

Nach Fruchtkörperanatomie (Romagnesi 1967), molekularen Daten (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1) und Mykorrhiza- und Rhizomorphenanatomie stellen die Arten mit Cystiden an ihren Mykorrhizen ursprüngliche Vertreter der Gattung *Russula* dar. Die Arten der im Folgenden diskutierten Gruppe ohne Cystiden können hingegen unter Berücksichtigung der selben Merkmalskomplexe als abgeleitet gelten.

7.2 Mykorrhizen ohne Cystiden

Mykorrhizen

Diese Gruppe von Arten zeichnet sich dadurch aus, dass die gloeopleren Elemente keine Cystiden sind, sondern durch gloeoplere Zellen vertreten werden. Man kann zwei Mantel-Haupttypen unterscheiden: Mäntel aus angulären Zellen und solche aus irregulär geformten Zellen.

Rhizomorphen

Diese sind sehr selten und wurden nur bei wenigen Arten gefunden. Sie haben Gefäßhyphen und Leiterhyphen mit geraden oder nur leicht gebogenen, dichtstehenden Septen, die häufig zum Teil aufgelöst sind. Die Außenschicht besteht aus einfachen Hyphen, ohne Cystiden.

Vergleich mit den Fruchtkörpern

Im Gegensatz zu den cystidentragenden Arten gibt es in dieser Gruppe nur wenige Übereinstimmungen zwischen anatomischen Merkmalen der Mykorrhizen und Fruchtkörper. Einziger Punkt ist der gleichartige Inhalt in den jeweiligen gloeopleren Elementen. In der Sektion *Ochroleucinae* kommt noch ein gelber Farbstoff hinzu, der in KOH rot wird.

7.2.1 Arten mit angulären Zellen

In der vorliegenden Arbeit werden alle Arten mit cystidenlosen Mykorrhizenmänteln aus eckigen Zellen (s. u.) in nur einer Sektion *Russula* (Pers.) Fr. zusammengefasst. Dagegen stehen diese Arten in bisherigen Systemen in verschiedenen Subgenera, Sektionen und Subsektionen (Tabelle 5).

7.2.1.1 Sektion *Russula* (Pers.) Fr.

Mykorrhizen

Der Mantel ist bis auf die plektenchymatische Innenseite aus angulären Zellen aufgebaut, auch der der Mykorrhizenspitze. Die Mehrheit der Arten besitzt gloeoplere Zellen mit einer starken, blau-schwarzen Sulfovanillin-Reaktion. Auf der Mantelaußenseite sitzen Zellhaufen aus dünnwandigen Zellen.

Rhizomorphen

Höher entwickelte Rhizomorphen wurden nur bei *R. alnetorum* (vorliegende Arbeit, BEENKEN 2001b) und *R. ochroleuca* (AGERER 1986, 1987a) festgestellt. Jene von *R. alnetorum* zeichnen sich durch eine ausgeprägte gelatinöse Matrix zwischen den Hyphen der Außenschicht aus. Diese fehlt der von AGERER (1986) beschriebenen Rhizomorphen von *R. ochroleuca*, ebenso fehlen ihr die sonst für *Russula* so typischen Leiterhyphen.

7.2.1.1.1 Subsektion *Russula* (Pers.) Fr.

(= Subsekt. Emeticinae Melzer & Zvara)

R. emetica Bull. ex Fr.

R. betularum Hora

R. nana Killerm. (BRAND 1991a)

R. mairei Singer (BRAND 1991a, c)

R. silvicola Shaffer (KERNAGHAN et al. 1997)

R. raoultii Quél.

Mykorrhizen

Die Mäntel dieser Arten bestehen aus angulären Zellen, die mehr oder weniger isodiametrisch sind. Es ist im Zellmuster keine Ausrichtung zu erkennen. Die aufsitzenden Zellen sind subglobos bis fusiform, zum Teil haben sie seitliche Ausbuchtungen. Es sind sehr viele gloeoplere Zellen vorhanden, die eine sehr starke, blau-schwarze Sulfovanillin-Reaktion zeigen. Nur bei *R. raoultii* ist diese Reaktion schwächer, nämlich graublau. Zu unterscheiden sind die Arten der Emetica-Gruppe (= *Emeticinae* ss. Romagnesi), *R. emetica*, *R. betularum*, *R. nana*, *R. mairei* und *R. silvicola*, nur in ihren Mykorrhizapartnern und den durch diese bestimmten Merkmalen, wie Größe, Form und innerer Aufbau der Mykorrhizensysteme.

Diskussion

SARNARI (1998) zählt *R. betularum* zu den Arten seiner Serie *Atropurpurea*. Wegen der isodiametrischen Mantelzellen und den molekularen Daten (MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1) ist sie aber in die Nähe von *R. emetica* zu stellen.

R. raoultii gehört bei ROMAGNESI (1967) in die Sekt. *Russula*, Subsekt. *Citrinae* Romagnesi. Von SARNARI (1998) wird sie in die Subsekt. *Russula*, Serie *Atropurpurea* verlegt. Neben der Anatomie der Mykorrhiza hat sie auch einige Merkmale der Fruchtkörper mit der Emetica-Gruppe gemein: ein rein weißes Sporenpulver, den gleichen Geruch und den scharfen Geschmack. Die blass-gelbe Farbe des Hutes ohne Rot unterscheidet sie zwar von dieser, doch blassen auch Arten wie *R. betularum* und *R. mairei* oft aus und zeigen dann ebenfalls gelbliche Farbtöne. Deshalb passt *R. raoultii* besser in die Subsekt. *Russula*, insbesondere da sie auch in den Sequenzanalysen mit den übrigen Arten der Subsektion eine monophyletische Gruppe bildet (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3, 5,6, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1). Die andere Art aus der Subsekt. *Citrinae* Romagnesi, von der die Mantelanatomie bekannt ist, ist *R. solaris* Ferd. & Winge. Diese besitzt einen Mantel aus irregulär geformten Zellen (EBERHARDT 2000, 2002). Sie steht im ITS-rDNA Kladogramm bei EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 5, 6) weit getrennt von *R. raoultii*. Die Fruchtkörper der beiden Arten unterscheiden sich hauptsächlich durch das cremefarbene Sporenpulver von *R. solaris*. *R. solaris* gehört somit nicht in die Nähe der Sekt. *Russula* sondern in die Gruppe der Arten mit Mykorrhizen mit puzzleteilartigen Zellen und Hyphennetz. Sie ist nach molekularen Daten (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 5,6) mit Arten der Sekt. *Tenellae* verwandt.

7.2.1.1.2 Subsektion *Atropurpurinae* Romagn.

R. atropurpurea (Krombh.) Britzlm. f. *dissidens* Zvara

R. alnetorum Romagn. (s. a. BEENKEN 2001b)

(= *R. pumila* Rouz. & Mass.; PRITSCH 1996, PRITSCH et al. 1997)

R. atrorubens Quél.

R. fragilis (Pers.: Fr.) Fr.

R. norvegica Reid (= *R. laccata* Huijsmann)

Mykorrhizen

Auch hier sind die Zellen angulär, aber oft gestreckt. Viele Zellen sind in Reihen und Gruppen mit fusiformem Umriss angeordnet. Die Anordnung der Zellen zeigt dadurch eine deutliche Ausrichtung an der Mykorrhizen-Längsachse. Die aufsitzenden Zellen sind subglobos bis fusiform, zum Teil haben sie seitliche Ausbuchtungen. Die gloeopleren Zellen zeigen bei allen Arten, mit Ausnahmen von *R. alnetorum*, eine starke, blau-schwarze Sulfovanillin-Reaktion.

Diskussion

R. fragilis und *R. atrorubens* sind mit anatomischen und morphologischen Merkmalen nicht von einander zu trennen. *R. norvegica* ist von beiden aufgrund ihrer Bindung an Zwergweiden zu unterscheiden.

R. alnetorum hat als Besonderheit in der Gruppe neben der schwachen braunen Sulfovanillin-Reaktion auf der Außenseite eine gelatinöse Schicht und Zellen mit rauen Wänden. EINHELLINGER (1985) erkannte die mit *Alnus glutinosa* wachsende *R. pumila* als synonym zu *R. alnetorum*, die mit *Alnus viridis* vergesellschaftet ist. Die Mykorrhizen von *R. alnetorum* an *Alnus glutinosus* werden von PRITSCH (1996) und PRITSCH et al. (1997) als *R. pumila* beschrieben. Sie gleichen in den meisten Merkmalen denen der Art an *A. viridis* (BEENKEN 2001b). Das Zellmuster ist dasselbe und die Größe der Mantelzellen ist fast gleich (2-20 x 5-10 µm). Die Sulfovanillin-Reaktion wird als negativ angegeben und eine gelatinöse Schicht und die rauen Zellen auf der Oberfläche werden nicht erwähnt. Insgesamt werden mit *A. glutinosa* als Wirt die Achsen der Mykorrhizensysteme breiter (0,5-1,5 mm) und die Mäntel dicker (25-70 µm) (PRITSCH 1996, PRITSCH et al. 1997). Zum größten Teil lassen sich die Unterschiede mit den unterschiedlichen Baumpartnern erklären (vgl. PILLUKAT & AGERER 1992). Ob es sich doch um zwei getrennte Sippen, vielleicht auf Varietätsebene, handelt oder um Ökorassen ein und derselben Art, können nur weitere (z. B. molekulare) Untersuchungen klären. In den molekularen Arbeiten von EBERHARDT (2000, 2002) und MILLER & BUYCK (2002) sind beide Sippen nicht berücksichtigt.

Die hier beschriebene *R. atropurpurea* f. *dissidens* fällt innerhalb der *Atropurpurinae* etwas aus dem Rahmen. Zwar zeigt auch sie das für diese Subsektion typische Zellmuster, aber die Bereiche mit gestreckten Zellen sind seltener. Die Zellwände sind im Gegensatz zu den anderen Arten deutlich gelb und weisen kugelige Wandverdickungen auf. In KOH werden die Zellwände insbesondere an den Verdickungen rotbraun, eine Reaktion die sie mit den Arten der Subsekt. *Ochroleucinae* gemeinsam hat. Diese Nähe zu den *Ochroleucinae* zeigen auch MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) in ihrer molekularen Arbeit und EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3) in ihren LSU-rDNA Kladogrammen. In dem ITS-rDNA Kladogramm von EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 5, 6) steht *R. atropurpurea* hingegen neben *R. fellea*.

7.2.1.1.3 Subsektion *Felleinae* Melzer & Zvara

R. fellea Fr. (BRAND & AGERER 1987 und BRAND 1988 als „Fagirhiza granulosa“, BRAND 1991a als *R. fellea*)

Mykorrhizen

Die Mykorrhizen von *R. fellea* besitzen isodiametrische, anguläre Mantelzellen mit braunen Zellwänden. Die aufsitzenden Zellen sind spitz, eckig, mit goldbraunem, granulärem Inhalt. Ihre braunen Zellwände haben schollige Auflagerungen (BRAND & AGERER 1987). Nur bei sehr frischem Material können gloeoplere Zellen nachgewiesen werden, deren Inhalt in Sulfovanillin graublau wird.

Diskussion

SINGER (1986), REUMAUX et al. (1996), GALLI (1996) und SARNARI (1998) folgen ROMAGNESI (1967, 1985, 1987) und stellen die *Felleine* als Subsektion in die Sektion *Ingratae* bzw. als Sektion in das Subgenus *Ingratula*. Auf Grund der Anatomie der Mykorrhizen wird die Subsektion *Felleinae* mit einer einzigen Art *R. fellea* (Fr.: Fr.) Fr. in die Sektion *Russula* gestellt (s. Kap.7.1.4.1, vgl. BEENKEN 2001f). Der gleiche Schritt wurde schon von BON (1988) in ähnlicher Weise vollzogen. Auch die Huthautelemente sprechen dafür, da *R. fellea* im Gegensatz zu den Arten der Sekt. *Ingratae*, wie sie hier interpretiert wird, zylindrische, langgestreckte und mehrzellige gloeoplere Pileocystiden hat. Diese Einteilung wird auch von molekularen Arbeiten gestützt (EBERHARDT 2000, 2002, MILLER & BUYCK 2002).

Im vielen Systemen (ROMAGNESI 1967, SINGER 1986, GALLI 1996) sind *R. fellea* und *R. ochroleuca* in der Sekt. *Felleinae* zusammengefasst. Die im Detail sehr unterschiedlichen Mykorrhizen (s.u.) und die molekularen Daten (EBERHARDT 2000, 2002, MILLER & BUYCK 2002) sprechen aber für eine Trennung in zwei eigenständige Subsektionen.

7.2.1.1.4 Subsektion *Ochroleucinae* (Romagn.) Bon

R. ochroleuca Pers. (AGERER 1986, 1987a, BRAND 1991a und PILLUKAT & AGERER 1992)

R. viscida Kudrina

Mykorrhizen

Die Arten der Subsektion *Ochroleucinae* gehören ebenfalls in die Gruppe mit Mykorrhizenmänteln aus angulären Zellen. Ausgezeichnet sind sie durch ein gelbes Pigment, das mit KOH rot wird. Dieses ist sowohl an der Stielbasis und Teilen der Huthaut der Fruchtkörper als auch auf den Mykorrhizen lokalisiert. Bei letzteren befindet es sich als feine Kristalle direkt auf der Mantelaußenseite und in den blasigen Zellen, die in Häufchen auf der Außenseite der Mantels sitzen (BRAND 1991a). Makroskopisch sind deshalb die Mykorrhizen beider Arten leicht an gelben Flöckchen und Inkrustationen zu erkennen, wobei die Grundfarbe der Mykorrhiza von *R. viscida* ein dunkleres Braun ist und die Flöckchen feiner sind als bei *R. ochroleuca*. Dass es sich in beiden Arten um den selben Farbstoff handelt, wurde von SONTAG (1999) nachgewiesen. Aufgrund der gelben Beflockung konnten die Mykorrhizen von *R. ochroleuca* sehr früh identifiziert werden und sind deshalb sehr intensiv untersucht worden (AGERER 1986, 1987, GRONBACH 1988, BERG 1989, BRAND 1991a und PILLUKAT & AGERER 1992). Bei allen diesen (l.s.) und bei den eigenen Untersuchungen sind keine gloeoplere Zellen mit einer positiven Reaktion mit Sulfovanillin gefunden worden. Dazu passt auch, dass keine Sesquiterpene in den Mykorrhizen nachzuweisen waren (STADLER & AGERER pers. Mitteilung). BRAND (1991a) beschreibt einige Zellen, die im frischen Mantelpräparat einen granulären Inhalt besitzen. Bei diesen könnte es sich um Abkömmlinge der gloeoplere Zellen handeln. Im

Gegensatz dazu besitzt *R. viscida* gloeoplere Zellen, die eine deutliche blau-schwarze Sulfovanillin-Reaktion zeigen. Damit und mit den gelblichen Zellwänden zeigt sie eine Nähe zu *R. atropurpurea*, unterscheidet sich aber von dieser durch eine richtig rote KOH-Reaktion der blasenförmigen Zellen. Eine weitere Verbindung zur Sektion *Atropurpurinae* ist die Anordnung der Mantelzellen zu Gruppen mit fusiformem Umriss, wie sie auch bei dieser Sektion bei *R. viscida* gefunden werden. *R. ochroleuca* besitzt dagegen isodiametrische Zellen ohne ein erkennbares Muster (AGERER 1986, 1987a, GRONBACH 1988, BERG 1989, BRAND 1991a und PILLUKAT & AGERER 1992).

Diskussion

R. viscida steht bei ROMAGNESI (1967) und BON (1988) in das Subgenus bzw. Sekt. *Polychromae* Romagn. Subsekt. *Melliolentinae* Singer zusammen mit *R. melliolens* Qué., die aber keine rote KOH-Reaktion am Fruchtkörper zeigt. Die sich aus der Anatomie der Mykorrhizen und der Chemie ergebende Verwandtschaft zu *R. ochroleuca* spiegelt sich auch in den molekularen Ergebnissen von MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) wider, ebenso wie die Nähe beider Arten zu *R. atropurpurea*. Die bei BON (1988) in der Subsekt. *Ochroleucinae* stehende *R. claroflava* gehört aufgrund der Mantelstruktur nicht hierher, sondern in die Sekt. *Integrinae*, Subsekt. *Integroidinae* (Kap.7.2.2.7.3).

7.2.1.2 Schlussfolgerungen zur Systematik der Sektion *Russula*

Die Sektion *Russula* kann anatomisch sehr gut über ihre angulären Mantelzellen definiert werden. In den molekularen Arbeiten von EBERHARDT (2000, 2002) und MILLER & BUYCK (2002) hingegen bilden sie keine eindeutige Einheit. So sind bei EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 5, 6) im ITS-rDNA Kladogramm die Subsektionen *Russula*, *Atropurpurinae* und *Felleinae* mit der Sektion *Firmae* näher verwandt als mit *R. ochroleuca*. Bei MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) sieht dieses wiederum anders aus: Die an einem Ast sitzenden Arten der Sektionen *Atropurpurinae* und *Ochroleucinae* stehen den Arten der Sektionen *Russula*, *Felleinae* und *Firmae* als Schwestergruppen gegenüber, *R. fellea* steht in der Sekt. *Firmae*. Die LSU-Region der rDNA eignet sich zur Auflösung dieses Artkomplexes dagegen nicht (EBERHARDT 2000, 2002 s.a. Anhang 2, Fig. 1-3).

Beide Arbeitsgruppen (EBERHARDT 2000, 2002 MILLER & BUYCK 2002) sehen also eine enge Verwandtschaft zwischen den Arten der Sektionen *Russula* und *Firmae*, wie sie hier aufgefasst werden. Sie können sie aber mit den molekularen Mitteln nicht sauber voneinander trennen, was die sich im Detail widersprechenden Ergebnisse belegen. Anatomisch sind aber die beiden Sektionen im Mykorrhizenmantel grundverschieden. Die Arten der Sektion *Firmae* (mit Ausnahme der Subsekt. *Exalbicantinae* s. Kap.7.2.2.1.2) besitzen puzzleteilartige Zellen und ein stark ausgebildetes Hyphennetz (s. u.), während die Arten der Sekt. *Russula* anguläre Zellen und kein Netz haben. Es erscheint unwahrscheinlich, dass sich diese Mykorrhizenmäntel der Mitglieder der Sekt. *Russula* mehrmals unabhängig von einander entwickelt haben, da hierzu mehrere Schritte notwendig wären. Erstens der Verlust des Hyphennetzes, zweitens die Entwicklung der blasigen Zellen und drittens das Aufkommen der angulären Zellen. Können die beiden ersten Punkte noch zusammengefasst und als Reduktion des Hyphennetzes gedeutet werden, sind die beiden Mantelzelltypen nicht so leicht ineinander zu überführen. Zwar finden sich auch bei den Sektionen *Integrinae* und *Amethystinae* Arten, die im proximalen Teil der Mykorrhiza fast angulärer Zellen aufweisen (s. u.), aber diese sind immer aus stark puzzleteilartigen Zellen an der Mykorrhizenspitze entstanden (s. z.B. *R. claroflava* Abb. 171.). In der Sektion *Russula* hingegen beginnt die Ontogenie der Mantelzellen immer mit kleinen angulären Zellen. Gemeinsam haben die vielen Arten der Sekt. *Russula* (s. o.) mit jenen der Sekt. *Firmae* (s. u.), dass die Mykorrhizen viele gloeoplere Zellen aufweisen, die eine starke Sulfovanillin-Reaktion zeigen.

7.2.2 Arten mit puzzleteilartigen Zellen und Hyphennetz

Die Sektions- und Subsektionsgliederung folgt hier weitgehend der klassischen auf Fruchtkörpermerkmalen basierenden Einteilung nach ROMAGNESI (1967, 1985, 1987) bzw. BON (1988), da die Mykorrhizen bis auf ein paar Ausnahmen zu wenige Charakteristika, die eine eindeutige Einteilung zuließen, zeigen. Zusätzlich werden deshalb auch die DNA-Daten von EBERHARDT (2000, 2002, s.a. Anhang 2) und MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) berücksichtigt.

Mykorrhizen

Diese Gruppe umfasst Arten, deren pseudoparenchymatische Mykorrhizamäntel aus irregulär geformten, meistens puzzleteilartigen Zellen aufgebaut sind. Zum Vergleich der Arten werden nur ausdifferenzierte äußere Mantelzellen der Mykorrhizaflanken herangezogen, da die Zellen der Mykorrhizenspitze weitgehend gleich stark puzzleteilartig ineinandergreifen. Die Mantelinnenseite ist plektenchymatisch. Bedeckt wird die Mantelaußenseite von einer lockeren Schicht netzartig miteinander verbundener Hyphen.

Rhizomorphen

Rhizomorphen wurden nur bei *R. xerampelina* (Agerer 1986, 1987b), *R. lepida*, *R. claroflava* und *R. vinosa* gefunden. Für *R. xerampelina* gibt Agerer (1986) keine Leiterhyphen an. Die beiden anderen Arten hingegen besitzen welche mit geraden oder nur wenig gebogenen Septen. Ein Teil dieser dichtstehenden Septen zeigt in der Mitte einen großen Porus. Sie ähneln damit sehr den Rhizomorphen von *R. alnetorum*. Die Außenschicht der Rhizomorphen von *R. lepida* und *R. alnetorum* zeigt eine ausgeprägte gelatinöse Matrix zwischen den Hyphen, die jedoch bei *R. claroflava* und *R. vinosa* fehlt.

7.2.2.1 Sektion Firmae Fr.

Diese Sektion zeichnet sich durch Mykorrhizen mit einem stark entwickelten Netz aus, dessen Elemente zum Teil sehr dicke Wände haben können. Der Mantel besteht aus stark puzzleteilartigen Zellen und besitzt sehr viele gloeoplere Zellen. Eine Besonderheit stellt die Subsektion *Exalbicantinae* dar, da ihre Arten keine eigenständigen Ektomykorrhizen bilden, sondern mit *Lactarius*-Arten der Sekt. *Piperites* Fr. „Doppelmikorrhizen“ eingehen (s. Kap. 5).

7.2.2.1.1 Subsektion Sardoninae Singer

R. sardonina Fr. (s. a. MLECZKO 2002b)

R. sanguinea Bull. ex Fr.

Mykorrhizen

Die Zellen des Hyphennetzes besitzen besonders dicke Wände. Hyphenenden und –seitenzweige sind oft zu spitzen Auswüchsen ausgezogen. Engstehende Septen sind häufig. Alle diese Merkmale sind bei *R. sardonina* viel stärker ausgeprägt als bei *R. sanguinea*. Nur bei diesen beiden Arten wurden gloeopleren Zellen im Netz beobachtet.

7.2.2.1.2 Subsektion *Exalbicantinae* Singer

R. exalbicans Secr. mit *Lactarius pubescens* Fr.

R. gracillima Jul. Schäff. mit *Lactarius torminosus* (Schaeff.: Fr.) Pers.

Mykorrhizen

Die beiden Arten bilden „Doppelmykorrhizen“ (s. Kap. 5) mit *Lactarius*-Arten der Sekt. *Piperites* Fr. Als einzige Elemente der Mykorrhiza sind die palmettiartigen Loben im Hartigschen Netz den *Russula*-Arten zuzuordnen, die neben den breiten Loben der jeweiligen *Lactarius*-Art vorkommen. Der Mantel selbst ist nicht von dem einer reinen *Lactarius*-Mykorrhiza zu unterscheiden.

7.2.2.1.3 Subsektion *Persicinae* Romagn.

R. luteotacta Rea

Mykorrhizen

Das Hyphennetz besitzt neben dünnwandigen Zellen auch wenige dickwandige und ist in eine gelatinöse Matrix eingebettet. Die Besonderheit an *R. luteotacta* ist, dass der Inhalt der gloeopleren Zellen chromgelb wird. Ein Phänomen das auch an den gloeopleren Elementen des Fruchtkörpers beobachtet werden kann.

Diskussion

Die Mykorrhizen der Sekt. *Firmae* zeigen im Gegensatz zu den Fruchtkörpern nur wenige zusammenhaltende Charakteristika, wie dickwandige Zellen im Hyphennetz und starke Sulfovanillin-Reaktion der gloeopleren Zellen. Beides findet man aber auch bei den Sektionen *Tenellae* und *Insidiosinae*. Nach ROMAGNESI (1967, 1985, 1987) stehen die Arten der Sekt. *Firmae*, wie sie hier definiert ist, der Sekt. *Russula*, besonders der Subsekt. *Artopurpurinae*, nahe (vgl. Tabelle 5). Dieser Zusammenhang wird auch durch ITS-Sequenzen unterstützt (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 5, 6, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1). Die Unterschiede in den Mykorrhizamänteln sprechen aber eher dagegen (s. Diskussion Kap. 7.2.1.2).

7.2.2.2 Sektion *Rigidae* Fr.

7.2.2.2.1 Subsektion *Lepidinae* Melzer & Zvára

R. lepida Fr.

7.2.2.2.2 Subsektion *Roseinae* Singer

R. aurora Krombh. (= *R. rosea* Quél., = *R. velutipes* Velen.)

Mykorrhizen

Die beiden hier vorgestellten Arten der Sektion *Rigidae* zeichnen sich durch ein Hyphennetz mit dünnen Wänden in einer gelatinösen Matrix und gloeopleren Zellen mit schwacher Sulfovanillin-Reaktion aus. Sie unterscheiden sich aber in den Mantelzellen. Bei *R. lepida* sind sie sehr stark gewunden und puzzleteilartig ineinander greifend, bei *R. aurora* mehr abgerundet und weniger stark ineinandergreifend. Letztere besitzt im Netz nadelförmige Hyphenauswüchse, die bei anderen Arten nicht gefunden werden.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Die kennzeichnende schwache Sulfovanillin-Reaktion der gloeopleren Zellen der Mykorrhizen korrespondiert mit der ebenfalls schwachen oder sogar fehlenden Reaktion der gloeopleren Elemente in den Fruchtkörpern. Auch sind die Tröpfchen in den gloeopleren Elementen größer als bei allen anderen untersuchten Arten.

Diskussion

Hier wird die Sektion *Rigidae* Fr. so wie bei BON (1988), unter Einbeziehung von *R. aurora* (Subsekt. *Roseinae*), aufgefasst und nicht wie bei SINGER (1987, vgl. Tabelle 5). Die Sekt. *Rigidae* ist in dieser Form auch molekular abgesichert (MILLER & BUYCK 2002, Anhang 1 mit *R. aurora* als *R. rosea*).

7.2.2.3 Sektion *Tenellae* Qué. emend. Romagn.

Die Mykorrhizen der Arten in den Sektionen *Tenellae* und *Insidiosinae* sind einander so ähnlich, dass sie hier zusammen abgehandelt werden.

7.2.2.3.1 Subsektion *Puellarinae* Singer

R. versicolor Jul. Schäff. (s. a. BEENKEN 2001k)
R. odorata Romagn.

7.2.2.3.2 Subsektion *Laricinae* Romagn.

R. laricina Vel. (TREU 1990a, c)
R. nauseosa Fr.

7.2.2.4 Sektion *Insidiosinae* Qué.

7.2.2.4.1 Subsektion *Cupreinae* Bon

(= Subsekt. *Urentes* Maire ss. auct.)
R. firmula Jul. Schäff. (TREU 1990a, b)
R. adulterina Fr.

Mykorrhizen

Allen Mykorrhizen der Arten aus den Sektionen *Tenellae* und *Insidiosinae* sind mehr oder minder stark ineinandergreifende Mantelzellen und Sulfovanillin-positive gloeoplere Zellen gemeinsam. Die Ausbildung des Hyphennetzes zeigt die größten Unterschiede in den Wanddicken und Ausprägung einer gelatinösen Matrix. Dicke Hyphenwände findet man bei *R. odorata*, *R. laricina*, *R. nauseosa* und *R. firmula*. Eine deutlich sichtbare gelatinöse Matrix besitzen nur *R. odorata* und *R. adulterina*.

Diskussion

Aufgrund der Merkmalsüberlappungen lassen sich die Sektionen bzw. die Subsektionen anhand der Mykorrhizen nicht trennen. Auch die molekularen Ergebnisse von MILLER & BUYCK (2002) führen zu keiner Einteilung der Gruppen, die auf die hier vorgestellten anatomischen Ergebnisse passt. So stehen dort die Subsekt. *Cupreinae* und ein Teil der Subsekt. *Laricinae* (hier durch *R. laricina* vertreten) nebeneinander im ITS-rDNA Kladogramm und *R. nauseosa* scheint den hier aufgeführten Arten der Subsekt. *Puellarinae* näher zu stehen (MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1). Ob die hier übernommene Einteilung nach den Fruchtkörpermerkmalen (ROMAGNESI 1967, 1985, 1987, BON 1988) so bestehen bleibt, werden erst Untersuchungen an weiteren Arten zeigen können.

7.2.2.5 Sektion *Viridantes* Melzer & Zvára

7.2.2.5.1 Subsektion *Viridantinae* Melzer & Zvára

R. xerampelina Fr. (= *R. erythropoda* Pelt.) (AGERER 1986, 1987b)
R. pascua (Moell. & Schff.) Kühner

Mykorrhizen

Die Arten der Sekt. *Viridantes* unterscheiden sich nur wenig von anderen Arten mit der Kombination folgender Merkmale: Hyphennetz aus verzweigten Zellen mit dünnen Wänden, gelatinöse Matrix und stark puzzleteilartig Mantelzellen mit Sulfovanillin-positiven gloeopleren Zellen. Ein subtiles Merkmal, das für die Hyphennetze beider Arten typisch ist, sind die eher geraden Hyphenabschnitte mit nur wenigen seitlichen Auswüchsen, womit sie sich von Arten wie z.B. *R. versicolor* Sekt. *Tenellae* trennen lassen.

Diskussion

Die für die Fruchtkörperbestimmung so wichtige Grünverfärbung des Fleisches mit Eisensulfatlösung zeigen die Mäntel nicht. Diese makrochemische Reaktion mit Eisensulfat begründet aber hauptsächlich die Eigenständigkeit der Sektion (vgl. z.B. SARNARI 1998). Die Sequenz-Daten (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 5, 6, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1) zeigen, dass die Sektion zu Recht besteht.

7.2.2.6 Sektion *Alutaceae* Maire

7.2.2.6.1 Subsektion *Olivaceinae* Singer

R. olivacea Fr.

Mykorrhizen

R. olivacea hat unter allen untersuchten Arten die kleinsten Mantelzellen. Die proximalen Zellen sind kaum größer als jene der Mykorrhizenspitze. Sie sind sehr stark puzzleteilartig. Gloeopleren Zellen fehlen meistens ganz, nur in wenigen Mantelpräparaten wurden einzelne mit Sulfovanillin braun reagierende gloeopleren Zellen gefunden. Das Hyphennetz ist sehr dicht und mächtig und meistens mit Bodenteilchen durchsetzt.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Das fast vollständige Fehlen von gloeopleren Zellen im Mykorrhizamantel korreliert mit dem Fehlen von gloeopleren Elementen in Huthaut und Stielrinde. Im Hymenium sind dagegen die Gloeocystiden reichlich vorhanden, diese färben sich aber mit Sulfovanillin nur zu einem kleinem Teil blauschwarz. *R. olivacea* ist somit eine Art, bei der die gloeopleren Elemente im Fruchtkörper wie auch in der Mykorrhiza stark reduziert sind.

Diskussion

Vom Zellmuster des Mantels ähnelt sie am meisten *R. lepida*. Eine daraus eventuell zu folgende systematische Stellung wird aber von keiner der molekularen Arbeiten unterstützt (EBERHARDT 2000, 2002, MILLER & BUYCK 2002). *R. olivacea* nimmt in den jeweiligen Bäumen unterschiedliche Positionen ein (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3, 5, 6, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1). Wahrscheinlich liegt dieses an der von EBERHARDT (2000, 2002) festgestellten „großen innerartlichen Variabilität zwischen den *R. olivacea* Isolat“ in der ITS-Region.

7.2.2.7 Sektion *Integrinae* Maire

7.2.2.7.1 Subsektion *Integrinae* Maire

R. integra (Vittad.) Fr. KERNAGHAN (2001)

7.2.2.7.2 Subsektion *Paludosinae* Jul. Schöff.

R. paludosa Britz.

7.2.2.7.3 Subsektion *Integroidinae* Romagn.

R. claroflava Grove

R. vinosa Lindbl. (s. a. BEENKEN 2001m)

Mykorrhizen

KERNAGHAN (2001) beschreibt die Ektomykorrhiza von *R. integra* an *Abies lasiocarpa* so knapp, dass eine genaue anatomische Zuordnung nicht möglich ist. Sie hat einen Mantel aus mehr oder weniger puzzleteilartigen Zellen mit vielen gloeopleren Zellen und ein Hyphennetz. Die untersuchten Arten der Subsektionen *Paludosinae* und *Integroidinae* haben dagegen als gemeinsames Merkmal abgerundete Mantelzellen, die kaum ineinander greifen, mit dicken bis sehr dicken Zellwänden. Die Wände des Hyphennetzes sind dünn. Bei *R. paludosa* enthält es baumartig verzweigte Hyphenenden und ist in eine gelatinöse Matrix eingebettet. Bei den Arten der Subsekt. *Integroidinae*, *R. vinosa* und *R. claroflava*, fehlt eine solche Matrix vollständig und die Elemente des Netzes sind fusiform und häufig um die Verzweigungspunkte sternförmig angeordnet. In der Anordnung der Mykorrhizensysteme zeigen beide Arten eine Besonderheit: Sie bilden große kugelförmige Cluster an den Wurzeln. Ohne Kenntnis des Baumpartners sind *R. claroflava* und *R. vinosa* nicht eindeutig an den Mykorrhizen zu unterscheiden.

Rhizomorphen

R. vinosa und *R. claroflava* besitzen hoch differenzierte Rhizomorphen mit einer stark watti- gen Oberfläche. Bis auf einige Unterschiede in den Zellabmessungen gleichen sich die Rhizomorphen.

Vergleich mit Fruchtkörpern

Das für die Fruchtkörper der beiden Arten der Subsekt. *Integroidinae* so typische Schwärzen des Fleisches ist an den Mykorrhizen und Rhizomorphen nicht zu beobachten. Wie die Merkmale der Fruchtkörper, zeigt auch die Ähnlichkeit der Mykorrhizen und Rhizomorphen die sehr enge Verwandtschaft beider Arten.

Diskussion

Die Einheit der Sektion ist auch durch DNA-Daten belegt (MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1).

7.2.2.8 Sektion *Amethystinae* Romagn.

7.2.2.8.1 Subsektion *Amethystinae* Romagn.

R. turci Bres.

Mykorrhizen

Die Merkmale von *R. turci* würden auch auf die Arten der vorhergehenden Sektion *Integrinae* passen. Auch hier sind die Mantelzellen abgerundet und haben dickere Zellwände. Die in eine

gelatinöse Matrix eingebetteten Hyphen auf der Manteloberfläche bilden aber kein so dichtes Netz. Sie sind relativ breit und wenig verzweigt.

Diskussion

Eine nähere Verwandtschaft zur Sektion *Integrinae* lässt sich aus den molekularen Daten (MILLER & BUYCK 2002) nicht herleiten. Verwirrend hingegen ist, dass bei MILLER & BUYCK (2002, s.a. Anhang 1) die an den Fruchtkörpern nur schwer zu unterscheidenden Arten *R. turci* und *R. amethystina* (vgl. z.B. ROMAGNESI 1967, EINHELLINGER 1985) relativ weit von einander getrennt stehen.

7.2.2.9 Sektion „Nothofagineae“

R. nothofaginea Singer (s. a. BEENKEN 2001j)

Mykorrhizen

Während der Mantel mit puzzleteilartigen Zellen und gloeopleren Zellen sich nicht von denen anderer Arten unterscheidet, ist das in einer gelatinösen Matrix eingebettete Hyphennetz einzigartig. Es besteht aus gleichförmig zylindrischen Hyphen mit sehr dünnen Wänden. Verzweigungen erfolgen meistens kreuzförmig und fast im rechtem Winkel.

Diskussion

SINGER & DIGLIO (1951) stellen die im südlichen Südamerika mit *Nothofagus* vergesellschaftete *R. nothofaginea* in die Sekt. *Rigidae*, Subsekt. *Lepidinae*, SINGER (1986) in die Sekt. *Rigidae*, Subsekt. *Lilaceinae*.

Im Vergleich zu den Mykorrhizen von *R. nothofaginea* sind bei den Mykorrhizen von *R. lepida* (Subsekt. *Lepidinae*) die Hyphen des Netzes geweihartig verzweigt und die Mantelzellen viel stärker gewunden. Auch in den Fruchtkörpermerkmalen, insbesondere in der Huthautstruktur (HORAK 1979, GARRIDO 1988), passt sie nicht in die Sektion *Rigidae* oder in eine andere der europäischen Sektionen.

Deshalb wird vorgeschlagen, eine eigene Sektion „*Nothofagineae*“ aufzustellen. Ob die ebenfalls im südlichen Südamerika mit *Nothofagus* assoziierte *Russula maior* Singer in diese neue Sektion gehört, muss noch geklärt werden, da Mykorrhiza- oder molekulare Daten nicht vorliegen. Die Fruchtkörper beider Arten ähneln sich zwar im rosa Stiel und purpurfarbenen Hut, die mikroskopischen Merkmale besonders der Huthaut zeigen aber deutliche Unterschiede (HORAK 1979, GARRIDO 1988).

7.2.3 Schlussfolgerungen zur Systematik der Arten ohne Cystiden

Alle *Russula*-Arten, die einen pseudoparenchymatischen Mantel besitzen, sind auch nach molekularen Daten nahe miteinander verwandt und monophyletisch (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-3, 5, 6, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1). Nach den Mykorrhizen ist innerhalb dieser Gruppe nur die Sektion *Russula* gut umrissen und als Monophylum anzusehen (s. Kap. 7.2.1.2). Die Abgrenzung der anderen Sektionen zueinander ist dagegen nicht so eindeutig. Auf der Ebene der Subsektionen lassen sich dennoch einige Gruppen durch besondere Merkmalskombinationen gut definieren (s. o.).

7.3 Vergleich der Großgruppen

Da nach DNA-Daten (EBERHARDT 2000, 2002; MILLER & BUYCK 2002) die Gruppe mit cystidenlosen Mykorrhizen aus der mit Cystiden entstanden sein soll, wird versucht, dieses auch anhand der Mykorrhizen nachzuvollziehen. Insbesondere die Sekt. *Compactae* ist zu untersuchen, da sie von EBERHARDT 2000, 2002 s. a. Anhang 2 Fig. 1-3) und MILLER & BUYCK (2002 s. a. Anhang 1) als Schwestergruppe der Cystidenlosen angegeben wird.

Um die doch sehr verschiedenen Manteltypen anatomisch zu vergleichen, ist es nötig die homologen Bereiche zu identifizieren, da es sich bei den Bezeichnungen der einzelnen Mantelschichten um rein topologische Zuordnungen handelt.

Die Mantelinnenseite ist durch ihre Lage auf den Rindenzellen der kolonisierten Wurzel festgelegt. Die darüber liegende mittlere Mantelschicht zeigt bei vielen der cystidentragenden Mäntel die deutliche Tendenz zur Aufblähung der Hyphen bis zum Pseudoparenchym (s.o.), so auch in der Sekt. *Compactae*. So könnten demnach die fast pseudoparenchymatischen mittleren Schichten dieser Sektion mit den pseudoparenchymatischen mittleren und äußeren Schichten der cystidenlosen Mäntel homolog sein. Das Hyphennetz der cystidenlosen Mäntel entspräche dann dem äußeren Mantel der cystidentragenden Mykorrhizen. Beide sind meistens in eine gelatinöse Matrix eingebettet. Die am weitesten abgeleitete Form wäre der Mantel aus angulären Zellen. Die auf diesem sitzenden blasigen Zellen wären als Reste des Hyphennetzes zu interpretieren. Die Gloeocystiden auf den Mänteln wären durch gloeoplere Zellen in den Mänteln ersetzt.

Um diese Hypothese der Evolution der Mykorrhizenmäntel in der Gattung *Russula* zu untermauern, müssten Übergangsformen zwischen den Manteltypen gefunden werden. Die Gesamtontogenie der verschiedenen Mykorrhizotypen während der Neubesiedelung einer Wurzel könnten weitere Hinweise auf die Homologien der einzelnen Mykorrhizenelemente geben.

7.4 Vergleich der Systeme (Tabelle 5)

Das hier aus den Merkmalen der Mykorrhizen erarbeitete System für die Gattung *Russula* folgt weitest gehend den Systemen von ROMAGNESI (1967, 1985, 1987) und BON (1988), zeigt aber einige deutliche Veränderungen zu diesen (Tabelle 5). Es wurde auf die Unterteilung in Subgenera verzichtet, da hierfür die Datenlage aus den Mykorrhizen noch zu gering ist und die molekularen Daten (EBERHARDT 2000, 2002, s.a. Anhang 2, Fig. 1-6, MILLER & BUYCK 2002, s.a. Anhang 1) eine Einteilung in monophyletische Gruppen oberhalb der Sektionen noch nicht zulassen. SINGER (1986) und BUYCK (1993, 1994a, 1997) verwenden ebenfalls nur Sektionen zur Untergliederung der Gattung.

ROMAGNESI teilt die Gattung in zwei Gruppen: In die *Compactae* und *Genuinae* (KÜHNER & ROMAGNESI 1953), bzw. *Compactae* und *Russula* ROMAGNESI (1967). Auch BON (1988) übernimmt diese Aufteilung in zwei Subgenera, *Compactae* und *Russula*. Die *Compactae* umfasst bei diesen Autoren die Sekt. *Lactarioides* (= *Plorantes*) und die Sekt. *Compactae* (= *Nigriscantes*), die restlichen Sektionen sind in den *Genuinae*, bzw. *Russula* untergebracht. Diese Zweiteilung entspricht nicht der hier gefundenen Einteilung in Arten mit und Arten ohne Cystiden an den Mykorrhizen (Tabelle 5).

Die Einteilung der Arten mit zwei Knöpfchen pro Gloeocystide folgt mit Ausnahme der neuen Sekt. „*Fuegiana*“ dem System von SINGER (1986). *Lactarioides* (Bat.) Konr. & Joss. ist der heute gültige Name für die Sekt. *Plorantes* Bat. ex Singer (G. REDEULIH in SARNARI 1998). Die Sekt. *Heterophyllae* wird wie bei BON (1988) unterteilt, wobei *R. cyanoxantha* als eigene Sektion *Indolentes* Melzer-Zvára abgetrennt wird. Auch die Sekt. *Ingratae* wird hier ähnlich wie bei BON (1988) aufgefasst, wie bei SINGER (1986) und SARNARI (1998) steht aber *R. insignis* in einer eigenen Subsektion *Subvelatae*.

Die größten Unterschiede zu den bisherigen Systemen ergeben sich in der Sektion *Russula*. ROMAGNESI (1967, 1985, 1987), SINGER (1986) und SARNARI (1998) zählen *R. fellea* und

Tabelle 5 Vergleich der Systeme:

	Nach Mykorrhizenmerkmalen		Romagnesi (1967, 1985, 1987)		Singer (1986)		Bon (1988)		Sanari (1998)	
	1	W	Äußere Mantelschicht plektenchymatisch mit Cystiden		Äußere Mantelschicht plektenchymatisch mit Cystiden		Äußere Mantelschicht plektenchymatisch mit Cystiden		Äußere Mantelschicht plektenchymatisch mit Cystiden	
	Gloeocystiden mit 2 Knöpfchen		Gloeocystiden mit 1 Knöpfchen		Gloeocystiden mit 1 Knöpfchen		Gloeocystiden mit 1 Knöpfchen		Gloeocystiden mit 1 Knöpfchen	
			Nadelcystiden		Nadelcystiden		Nadelcystiden		Nadelcystiden	
			H		H		H		H	
<i>R. gossypina</i>		S <i>Gossypinae</i>								
<i>R. auarum</i>		S <i>Delicoarchaeae</i>								
<i>R. acrifolia</i>		S <i>Compactae</i>	Sg <i>Compacta</i>		S <i>Compactae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Compactae</i>	S <i>Compactae</i>	S <i>Compactae</i>	Sg <i>Compactae</i>
<i>R. nigricans</i>			S <i>Nigricantinae</i>							
<i>R. albonigra</i>		S <i>Lactarioides</i>	Sg <i>Compacta</i>		S <i>Plorantes</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Plorantes</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	Sg <i>Compactae</i>
<i>R. densifolia</i>			S <i>Plorantinae</i>							
<i>R. delica</i>		S "Fuegiana"	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. chloroides</i>			S <i>Heterophyllinae</i>							
<i>R. brevipes</i>		S "Fuegiana"	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. fuegiana</i>			S <i>Heterophyllinae</i>							
<i>R. heterophylla</i>		S <i>Heterophyllinae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. vesca</i>			S <i>Grieseinae</i>							
<i>R. mustelina</i>		S <i>Heterophyllinae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. grisea</i>			S <i>Ilicinae</i>							
<i>R. atroglauc</i>		S <i>Heterophyllinae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. faustiana</i>			S <i>Grieseinae</i>							
<i>R. medullata</i>		S <i>Heterophyllinae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. aeruginea</i>			S <i>Ilicinae</i>							
<i>R. virescens</i>		S <i>Heterophyllinae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. amoena</i>			S <i>Virescentinae</i>							
<i>R. maria</i>		S <i>Heterophyllinae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. aff. parasitica</i>			S <i>Virescentinae</i>							
<i>R. cyanoxantha</i>		S <i>Indolentes</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. foetens</i>			S <i>Indolentinae</i>							
<i>R. illota</i>		S <i>Indolentes</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. laurocerasi</i>			S <i>Indolentinae</i>							
<i>R. amoenolens</i>		S <i>Indolentes</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. pectinatoides</i>			S <i>Indolentinae</i>							
<i>R. insignis</i>		S <i>Indolentes</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Rigidae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	S <i>Rigidae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>
<i>R. acriannulata</i>			S <i>Indolentinae</i>							
<i>R. aff. radicans</i>		S <i>Indolentes</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>		S <i>Indolentinae</i>	S <i>Delicoarchaeae</i>	S <i>Indolentinae</i>	S <i>Indolentinae</i>	S <i>Indolentinae</i>	Sg <i>Heteopyllidia</i>

R. ochroleuca und *R. viscida* nicht zur Sekt. *Russula*. Arten, die hier in den Sektionen *Firmae* und *Rigidae* stehen, zählen sie jedoch zur Sekt. *Russula* (Tabelle 5). Einzig BON (1988) sieht eine nähere Verwandtschaft von *R. fellea* zu den Arten der Sekt. *Russula*. Er trennt von jener auch die Sekt. *Firmae*. Die Sekt. *Rigidae* wurde von SINGER (1986) sehr weit gefasst und umfasst dort auch Arten mit Nadelcystiden. Hier wird nur die Subsekt. *Lepidinae*, mit dem Sektionstypus *R. lepida*, und die Subsekt. *Roseinae* zur Sekt. *Rigidae* gezählt. Das hier vorgestellte System folgt in der Einteilung der Sektionen *Tenellae*, *Insidiosinae*, *Viridantes*, *Alutaceae* und *Amethystinae* wiederum BON (1988). Die Subsektionen *Integrinae*, *Paludosinae* und *Integroidinae* werden hier zur Sekt. *Integrinae* zusammengefasst. *Russula nothofaginea* steht nicht wie bei Singer (1987) in der Subsekt. *Lilacinae*, sondern erhält eine eigene Sektion: „*Nothofaginae*“.

Tabelle 5 Vergleich der Systeme

Abkürzungen: Sg = Subgenus, S = Sektion, Ss = Subsektion, Ser = Serie, St = Strips, G = Gruppe, H = Hypheartige Cystiden, N = Nadelcystiden, W = Wolliger Mantel, 1 = Gloeocystiden mit einem Knöpfchen.

Alutac. = *Alutaceae*, *Ameth.* = *Amethystinae*, Sg *H.* = Sg *Heterophyllidia*, S *H.* = S *Heterophyllae*, *Inc.* = *Incrustatula*, *Integr.* = *Integrinae*, *Integroi.* = *Integroidinae*, *Lepidin.* = *Lepidinae*, *Lila./Lilaci.* = *Lilacinae*, *Mellion.* = *Melliontinae*, *Ochrol./Ocroleucin.* = *Ochroleucinae*, *Olivace.* = *Olivaceinae*, *Paludo.* = *Paludosinae*, *Pasc.* = *Pascuinae*, *Pellic.* = *Pelliculariae*, *Polychr.* = *Polychromae*, *Rosein.* = *Roseinae*, *Rigid.* = *Rigidae*, *R.* = *Russula*, *Sang.* = *Sanguinea*, *Sard.* = *Sardonina*, *Virid.* = *Viridantinae*.

7.4.1 Vorläufiges System nach Mykorrhizenmerkmalen

Mykorrhizen mit Cystiden

Gruppe mit wolligem Mantel

Sekt. GOSSYPINAE Buyck

R. gossypina Buyck

Gruppe mit Cystiden, die zwei Knöpfchen tragen

Sekt. DELICOARCHAEAE Singer

R. aucarum Singer

Sekt. COMPACTAE Fr. (= Nigricantes (Bat.) Konr. & Joss.)

R. nigricans Fr.

R. acrifolia Romagn.

R. albonigra (Krombh.) Fr.

R. densifolia Secr. ex Gill. Sekt.

Sekt. LACTARIOIDES (Bat.) Konr. & Joss. (= Plorantes Bat. ex Singer)

R. delica Fr.

R. chloroides (Krombh.) Bres.

R. brevipes Peck

Sekt. „FUEGIANAE“

R. fuegiana Singer

Gruppe mit verschiedenartigen Cystidentypen

Sekt. HETEROPHYLLAE Fr.

Subsekt. Heterophyllae (Fr.) Jul. Schöff.

R. heterophylla Fr.

R. vesca Fr.

R. mustelina Fr.

Subsekt. Griseinae Jul. Schöff.

R. grisea Gill.

*R. atroglauc*a Einhellinger

R. faustiana Sarnari

R. medullata Romagn.

Subsekt. Ilicinae (Romagn.) Buyck:

R. aeruginea Lindl. ex Fr.

Subsekt. Virescentinae Singer:

R. virescens Schaef. ex Fr.

Subsekt. Amoeninae Singer:

R. amoena Quélet.

R. mariae Peck

Subsekt. Pseudoepitheliosinae Buyck

R. aff. parasitica (Heim) Buyck

Sekt. INDOLENTES Melzer-Zvára (= Subsekt. Cyanoxanthinae Singer)

R. cyanoxantha (Schaeffer) Fr.

R. cyanoxantha (Schaeffer) Fr. f. *cutefracta* (Cook) Sarnari

Gruppe mit flaschenförmigen Gloeocystiden

Sekt. INGRATAE Quélet (=Subgenus Ingratula Romagn.)

Subsekt. Foetentinae Melzer & Zvára ss. str.

R. foetens Pers. ex Fr.

R. illota Romagn.

R. laurocerasi Melzer

Subsekt. Pectinatinae Bon

R. amoenolens Romagn.

R. pectinatoides Peck ss. Singer

Subsekt. Subvelatae (Singer) Singer

R. insignis Quélet. (= *R. livescens* (Batsch) Quélet.)

Sekt. CRASSOTUNICAE (Singer) Singer

Subsekt. Aureotactinae Heim ex Buyck

R. acriannulata Buyck

R. aff. radicans Heim

Mykorrhizen ohne Cystiden

Arten mit angulären Zellen

- Sekt. RUSSULA (Pers.) Fr.
 - Subsekt. Russula (Pers.) Fr. (= Subsekt. Emeticinae Melzer & Zvara)
 - R. emetica* Bull. ex Fr.
 - R. betularum* Hora
 - R. nana* Killerm.
 - R. mairei* Singer
 - R. silvicola* Shaffer
 - R. raoultii* Quel.
 - Subsekt. Atropurpurinae Romagn.
 - R. atropurpurea* (Krombh.) Britzlm. f. *dissidens* Zvara
 - R. alnetorum* Romagn. (= *R. pumila* Rouz. & Mass)
 - R. norvegica* Reid
 - R. fragilis* (Pers.: Fr.) Fr.
 - R. atrorubens* Quel.
 - Subsekt. Felleinae Melzer & Zvara
 - R. fellea* Fr.
 - Subsekt. Ochroleucinae (Romagn.) Bon (=Subsekt. Viscidinae Sarnari)
 - R. ochroleuca* Pers.
 - R. viscida* Kudrina

Arten mit puzzleteilartigen Zellen und Hyphennetz

- Sekt. FIRMAE Fr.
 - Subsekt. Sardoninae Singer
 - R. sardonica* Fr.
 - R. sanguinea* Bull. ex Fr.
 - Subsekt. Exalbicantinae Singer
 - R. exalbicans* Secr.
 - R. gracillima* Jul. Schäff.
 - Subsekt. Persicinae Romagn.
 - R. luteotacta* Rea
- Sekt. RIGIDAE Fr.
 - Subsekt. Lepidinae Melzer & Zvara
 - R. lepida* Fr.
 - Subsekt. Roseinae Singer
 - R. aurora* Krombh. (= *R. rosea* Quéél., = *R. velutipes* Velen.)
- Sekt. TENELLAE Quéél.
 - Subsekt. Puellarinae Singer
 - R. versicolor* Jul. Schäff.
 - R. odorata* Romagn.
 - Subsekt. Laricinae Romagn.
 - R. laricina* Vel.
 - R. nauseosa* Fr.
- Sekt. INSIDIOSINAE Quéél.
 - Subsekt. Cupreinae Bon
 - R. firmula* Jul. Schäff.
 - R. adulterina* Fr.
- Sekt. VIRIDANTES Melzer & Zvara
 - Subsekt. Viridantinae Melzer & Zvara (Subsekt. Xerampelinae Singer)
 - R. xerampelina* Fr.
 - R. pascua* (Moell. & Schff.) Kühner
- Sekt. ALUTACEAE Maire
 - Subsekt. Olivaceinae Singer
 - R. olivacea* FR.
- Sekt. INTEGRINAE Maire
 - Subsekt. Integrinae
 - R. integra* L. ex Fr.
 - Subsekt. Paludosinae Jul. Schäff.
 - R. paludosa* Britz.

- Subsekt. Integroidinae Romagn.
 - R. claroflava* Grove
 - R. vinosa* Lindbl.
- Sekt. AMETHYSTINAE Romagn.
 - Subsekt. Amethystinae Romagn.
 - R. turci* Bres.
- Sekt. „NOTHOFAGINEAE“
 - R. nothofaginea* Singer

7.4.2 System nach ROMAGNESI (1967, 1985, 1987, EINHELLINGER 1990)

Subgenus COMPACTA (Fr.) Bon

- Sekt. ARCHAEINAE Heim ex Romagnesi
- Sekt. PLORANTINAE Bataille
- Sekt. NIGRICANTINAE Bataille

Subgenus HETEROPHYLLIDIA Romagnesi (1987)

- Sekt. VIRESCENTINAE Singer
 - Gruppe *virescens*
 - Gruppe *amoena*
- Sekt. INDOLENTINAE Melzer & Zvara
- Sekt. HETEROPHYLLINAE R. Maire, emend.
- Sekt. ILICINAE Romagnesi (1985)
- Sekt. GRISEINAE J. Schaeffer

Subgenus INGRATULA Romagnesi (1987)

- Sekt. FOETENTINAE Melzer & Zvara
 - Gruppe *R. foetens*
 - Gruppe *R. pectinata*
- Sekt. FELLEINAE Melzer & Zvara

Subgenus RUSSULA (Pers.) Fries emend. Romagnesi

- Sekt. RUSSULA (Quél.) Romagnesi
 - Subsekt. Lepidinae Melzer & Zvara
 - Subsekt. Rubrinae Singer ss. str.
 - Subsekt. Emeticinae Melzer & Zvara ss. str. Persicinae Romagnesi
 - Subsekt. Citrinae Romagnesi
- Sekt. ATROPURPUREAE Romagnesi
 - Subsekt. Atropurpurinae Romagnesi
 - Subsekt. Violaceinae Romagnesi
 - Subsekt. Exalbicantinae Singer, emend.
 - Subsekt. Sardoninae Singer, emend.

Subgenus INCRUSTATULA Romagnesi (1987)

- INCRUSTATULA LEUCOSPORAE Romagnesi
 - Sekt. ROSEINAE Singer
 - Sekt. LILACINAE Melzer & Zvara ss. str.
- INCRUSTATULA XANTHOSPORAE Romagnesi
 - Sekt. AMETHYSTINAE Romagnesi
 - Sekt. CHAMAELEONTINAE Singer, emend.
 - Sekt. OCHROLEUCINAE Romagnesi (1985)

Subgenus TENELLULA Romagnesi (1987)

- Sekt. PUELLARINAE Singer
- Sekt. RHODELLINAE Romagnesi
- Sekt. SPHAGNOPHILINAE Singer
- Sekt. LARICINAE Romagnesi

Subgenus POLYCHROMIDIA Romagnesi (1987)

- Sekt. MELLIOLENTINAE Singer
- Sekt. VIRIDANTINAE Melzer & Zvara
- Sekt. INTEGROIDINAERORNAGNESI
- Sekt. OLIVACEINAE Singer ss. str.
- Sekt. INTEGRINAE R. Maire ss. str.

Subgenus COCCINULA Romagnesi (1987)

Sekt. DECOLORANTINAE R. Maire ss. str.

Sekt. PALUDOSINAE J. Schaeffer

Sekt. LAETINAE Romagnesi

Subgenus INSIDIOSULA Romagnesi (1987)

Sekt. URENTINAE R. Maire ss. str.

Sekt. MACULATINAE Konrad & Josserand

7.4.3 System nach SINGER (1986)

Sekt. PELLICULARIAE Heim

Subsekt. Epitheliosae Singer

Subsekt. Guayarensis Singer

Subsekt. Radicantes Heim

Subsekt. Heliochrominae Heim

Subsekt. Discopodinae Heim

Subsekt. Diversicolores Singer

Subsekt. Pluviales Singer

Subsekt. Batistinae

Sekt. DELICOARCHAEAE Singer

Sekt. ARCHAEINAE Heim

Sekt. PLORANTES Bat. ex Singer

Sekt. CRASSOTUNICATAE (Singer) Singer

Sekt. COMPACTAE Fr.

Sekt. PACHYCYSTIDES Singer

Sekt. METACHROMATICAЕ Singer

Sekt. DECOLORANTES (R. Maire) Singer

Subsekt. Decolorantinae R. Maire

Subsekt. Vinosinae Singer

Sekt. INGRATAE QuéI.

Subsekt. Fistulosinae Heim ex Singer

Subsekt. Subvelatae Singer

Subsekt. Foetentinae Melzer & Zvára

Stirps Granulata

Stirps Foetens

Stirps Pectinata

Subsekt. Farinipedes Singer

Subsekt. Felleinae Melzer & Zvára

Sekt. RIGIDAE Fr.

Subsekt. Cyanoxanthinae Singer

Subsekt. Schizoderminae Singer

Subsekt. Polypyllinae Singer

Subsekt. Lividinae Melzer & Zvára

Subsekt. Modestinae Singer

Subsekt. Subcompactinae Singer

Subsekt. Amoeninae Singer

Stirps Amoena

Stirps Ochroleuroides

Subsekt. Virescentinae Singer

Subsekt. Lilaceinae Melzer & Zvára

Subsekt. Roseinae Singer

Subsekt. Lepidinae Melzer & Zvára

Subsekt. Xerampelinae Singer

Subsekt. Pusillinae Singer

Sekt. RUSSULA Fr.

Subsekt. Melliolentinae Singer

Subsekt. Puellarinae Singer

Subsekt. Citrinae Singer

- Subsekt. Russula Fr.
 - Stirps Atropurpurea
 - Stirps Emetica
- Subsekt. Sardoninae Singer
 - Subsekt. Sanguineae Melzer & Zvára
 - Stirps Luteotacta
 - Stirps Sanguinea
 - Stirps Pulchella
- Subsekt. Betulinae Romagnesi
- Subsekt. Integrae R. Maire
- Subsekt. Olivaceinae Singer
- Subsekt. Amethystinae Romagnesi
- Subsekt. Chamaeleontinae Singer
- Subsekt. Laetinae Romagnesi
- Subsekt. Integroideae (Romagnesi) Romagnesi
- Subsekt. Firmiores Konr. & Maubl.
- Subsekt. Polychromae (Maire) Singer
 - Subsekt. Rubrinae Melzer & Zvára
- Subsekt. Urentes R. Maire

7.4.4 System nach BON (1988)

Subgenus COMPACTA (Fries) Bon

Sekt. COMPACTAE Fries

Sekt. PLORANTES (Bataille) Singer

- Subsekt. Delicinae Bataille

- Subsekt. Pallidosporinae Bon

Subgenus RUSSULA

Sekt. INGRATAE Quelet

- Subsekt. Foetentinae Melzer & Zvara

- Subsekt. Pectinatae Bon

Sekt. RUSSULA (Fragiles)

- Subsekt. Felleinae Melzer & Zvara

- Subsekt. Citrinae (Romagnesi) Bon

- Subsekt. Emeticinae Melzer & Zvara

- Subsekt. Atropurpurinae (Romagnesi) Bon

Sekt. VIOLACEAE Romagnesi

Sekt. FIRMAE Fries

- Subsekt. Exalbicantinae Singer

- Subsekt. Sanguininae Melzer & Zvara

Sekt. INSIDIOSINAE Romagnesi 1987

- Subsekt. Cupreinae Bon

- Subsekt. Maculatinae Konr. & Joss.(= Urentinae R. Maire)

Sekt. HETEROPHYLLAE Fries

- Subsekt. Indolentinae Melzer & Zvara

- Subsekt. Heterophyllinae (Fries) J. Schaeffer

- Subsekt. Virescentinae Singer

- Subsekt. Amoeninae Singer

- Subsekt. Griseinae J. Schaeffer ex Bon

Sekt. TENELLAE Quel. emend. Romagnesi

- Subsekt. Laricinae (Romagn.) Bon

- Subsekt. Puellarinae Singer

- Subsekt. Odoratinae Bon

- Subsekt. Rhodellinae (Romagnesi) Bon

- Subsekt. Sphagnophilinae Singer

Sekt. POLYCHROMAE R. Maire emend. Bon

- Subsekt. Decolorantinae R. Maire

- Subsekt. Melliolentinae Singer

- Subsekt. Laeticolorinae Bon

- Subsekt. Integriforminae Bon

- Sekt. VIRIDANTES Melzer & Zvara
 - Subsekt. Viridantinae (Melzer & Zvara) Konr. & Joss.
 - Subsekt. Pascuinae ad int.
 - Subsekt. Xerampelinae Singer
- Sekt. RUSSULINAE (Schroet.) Singer
 - Subsekt. Integrinae R. Maire
 - Subsekt. Paludosinae J. Schaeffer emend.
 - Subsekt. Laetinae Romagnesi emend.
- Sekt. RIGIDAE Fries
 - Subsekt. Lepidinae Melzer & Zvara
 - Subsekt. Rubrinae Melzer & Zvara emend. Romagn.
- Sekt. LILACEAE {Melzer & Zvara} Konrad & Jossierand
 - Subsekt. Roseinae Singer
 - Subsekt. Lilaceinae Melzer & Zvara
 - Subsekt. Chamaeleontinae Singer
 - Subsekt. Amethystinae (Romagnesi) Bon
 - Subsekt. Ochroleucinae (Romagnesi) Bon
 - Subsekt. Integroidinae (Romagnesi) Bon
- Sekt. ALUTACEAE R. Maire
 - Subsekt. Olivaceinae Singer
 - Subsekt. Auratinae Bon

7.4.5 System nach SARNARI (1998)

Subgenus COMPACTAE (Fr.) Bon

- Sekt. COMPACTAE Fries [Nigricantes (Bataille) Konrad & Joss.]
- Sekt. ARCHAEINAE Heim ex Buyck & Sarnari, emend.
- Sekt. LACTARIOIDES (Bataille) Konrad & Joss. (Plorantes Singer non Bataille)

Subgenus HETEROPHYLLIDIA Romagnesi, emend.

- Sekt. HETEROPHYLLAE Fries
 - Subsekt. Cyanoxanthinae Singer (Indolentes Melzer & Zvara)
 - Subsekt. Heterophyllae (Fries) J. Schaeffer
 - Subsekt. Griseinae J. Schaeffer
 - Subsekt. Ilicinae (Romagn.) Buyck
- Sekt. VIRESCENTINAE (Singer) Sarnari
- Sekt. GRISEOFLACCIDAE Sarnari ad int.

Subgenus AMOENULA Sarnari

Subgenus INGRATULA Romagnesi

- Sekt. INGRATAE (Quelet) Maire
 - Subsekt. Farinipedes Singer
 - Subsekt. Foetentinae (Melzer & Zvara) Singer
- Sekt. SUBVELATAE Singer
- Sekt. FISTULOSAE (Heim ex Singer) Buyck (extraeuropee)
- Sekt. FELLEINAE (Melzer & Zvara) Sarnari, emend.

Subgenus RUSSULA, emend.

- Sekt. RUSSULA, emend.
 - Subsekt. Russula, emend.
 - Serie Atropurpurea
 - Serie Russula
 - Subsekt. Consobrinae Sarnari
 - Subsekt. Sardoninae Singer, emend.
 - Serie Sanguinea
 - Serie Sardonina
 - Serie Exalbicans
 - Serie Persicina
 - Subsekt. Violaceinae (Romagnesi) Sarnari
 - Subsekt. Urentes Maire, emend.
 - Subsekt. Rubrinae (Melzer & Zvara) Singer, emend.
- Sekt. VISCIDINAE (Sarnari) Sarnari

- Sekt. POLYCHROMAE Maire, emend. (subgen. Polychromidia Romagn. p.p.)
 - Subsekt. Xerampelinae Singer
 - Subsekt. Melliolentinae Singer, emend.
 - Subsekt. Integriforminae Bon, emend.
 - Subsekt. Paraintegrinae Sarnari
 - Subsekt. Auratinae Bon
- Sekt. PARAINCRUSTATAE Sarnari
 - Subsekt. Integrae Maire, emend.
 - Subsekt. Lepidinae (Melzer & Zvara) Singer
- Sekt. TENELLAE Quelet (subgen. Tenellula Romagn.)
 - Subsekt. Puellarinae Singer
 - Subsekt. Rhodellinae (Romagn.) Bon
 - Subsekt. Laricinae (Romagn.) Bon, emend.
 - Subsekt. Betulinae (Romagn.) Sarnari (Sphagnophilae Singer)
- Sekt. MESSAPICAE Sarnari
- Subgenus INCRUSTATULA Romagnesi, emend.**
 - Sekt. LILACEINAE (Melzer & Zvara) Konrad & Joss. (Incrustatae leucosporae Romagn.)
 - Subsekt. Lilaceinae (Melzer & Zvara) J. Schaeffer
 - Subsekt. Roseinae Singer ex Sarnari, emend.
 - Sekt. AMETHYSTINAE Romagnesi, emend. (Incrustatae xanthosporae Romagn. p.p.)
 - Subsekt. Amethystinae (Romagn.) Bon
 - Subsekt. Chamaeleontinae Singer
 - Subsekt. Integroidinae Romagnesi in Bon
 - Subsekt. Olivaceinae Singer

8 Zusammenfassung

Für die vorliegende Arbeit wurden 59 Ektomykorrhizen aus der Gattung *Russula* und drei Ektomykorrhizen aus der Gattung *Lactarius* morphologisch und anatomisch charakterisiert. Für die Identifizierung der Mykorrhizen wurden die DNA der Fruchtkörper und der Mykorrhizen isoliert. Mit den pilzspezifischen Primerpaaren ITS1/ITS2 und ITS1F/ITS4B wurde die ITS-Region der ribosomalen Kern-DNA mittels PCR amplifiziert. Mit vier Restriktionsenzymen wurde eine RFLP-Analyse durchgeführt. Alle Mykorrhizen ließen sich eindeutig durch den Vergleich der so erhaltenen Bandenmuster den Fruchtkörpern zuordnen. Das Enzym Taq I zeigte die größte Spezifität, mit ihm konnten auch sehr nahe verwandte Arten getrennt werden.

Zusammen mit den bereits in der Literatur beschriebenen Ektomykorrhizen sind damit insgesamt 56 Arten und eine Varietät aus Europa berücksichtigt. Dieses entspricht ca. einem Drittel der in Mitteleuropa vorkommenden *Russula*-Arten. Zehn außereuropäische Arten aus Afrika, Nord- und Südamerika ergänzen das Bild.

Die einzelnen morphologischen und anatomischen Merkmalskomplexe der Mykorrhizen und Rhizomorphen wurden ausführlich besprochen und mit denen der Fruchtkörper verglichen. Die Mykorrhizen der Schwestergattung *Lactarius* und weiterer Gattungen wurden ihnen gegenübergestellt.

Die Mantelstrukturen der Mykorrhizen besitzen die meisten Merkmale, die sich zur Lösung systematischer Fragestellungen eignen. Eine herausragende Rolle spielen hierbei die für die Russulaceae typischen gloeopleren Elemente. Sie können in den Mykorrhizen der Gattung *Russula* als Gloeocystiden oder als gloeoplere Zellen vorliegen.

Man kann die Mykorrhizen danach in zwei Hauptgruppen einteilen: In solche, die Cystiden besitzen, und in solche, die keine besitzen. Diese Zweiteilung entspricht aber nicht der bekannten in *Compactae* und *Genuinae*, die sich als künstlich erwiesen hat.

Beide Gruppen lassen sich noch weiter unterteilen.

Mykorrhizen mit Cystiden:

- Die Sektion *Gossypinae*, mit *R. gossypina* aus Madagaskar, unterscheidet sich von allen anderen Mykorrhizen der Gattung durch eine wollige Manteloberfläche. Hierin sieht sie jenen von *Lactarius piperatus* sehr ähnlich.
- Die Mykorrhizen der Sektionen *Compactae* und *Lactarioides* besitzen Gloeocystiden, die zwei apicale Knöpfchen tragen. Sie sind dennoch voneinander zu trennen, da der Aufbau der mittleren Mantelschichten sehr verschieden ist.
- Für *R. fuegiana* aus dem südlichen Südamerika ist aufgrund der einzigartigen Mykorrhizamäntel eine eigene Sektion "*Fuegianae*" zu schaffen.
- Die Eigenständigkeit der Sektion *Delicoarchaeae* mit der Art *R. aucarum* (Bolivien) wird auch durch die Besonderheiten der Mykorrhizen bestätigt.
- Die Sektion *Heteropyllae* lässt sich durch das Vorhanden sein von Nadelcystiden definieren. Ihre Subsektionen *Heteropyllae*, *Griseinae*, *Ilicinae*, *Virescentinae*, *Amoeninae* und *Pseudoepitheliosinae* (*R. aff. parasitica* aus Kamerun) unterscheiden sich in Form der Nadelcystiden, Vorhandensein von Gloeocystiden und Aufbau der mittleren Mantelschicht.
- Auf Grund ihrer hyphenartigen Cystiden ist *R. cyanoxantha* aus der Sektion *Heteropyllae* in eine eigene Sektion *Indolentes* gestellt worden.

- Die Sektion *Ingratae* zeigt eine einheitliche Flaschenform der Gloeocystiden. Die Subsektionen *Foetentinae* und *Pectinatinae* unterscheiden sich in der mittleren Mantelschicht, die Sekt. *Subvelatae* in zusätzlichen Nadelcystiden.
- Erstmals sind mit *R. acriannulata* und *R. aff. radicans* aus West Afrika Mykorrhizen aus der Sektion *Crassotunicatae*, Subsekt. *Aureotactinae* beschrieben.

Mykorrhizen ohne Cystiden:

- Es können Mykorrhizenmäntel aus angulären Zellen und Mäntel aus puzzleteilartigen Zellen mit einem Hyphennetz auf der Außenseite unterschieden werden.
- Die Sektion *Russula* - wie sie hier aufgefasst wird - ist durch anguläre Mantelzellen bestimmt. Die Mäntel der Subsektionen *Russula* und *Atropurpurinae* unterscheiden sich durch ihr Zellmuster.
- *R. ochroleuca* und *R. viscida* stehen mit einer eigenen Subsekt. *Ochroleucinae* in der Sekt. *Russula*. Beide besitzen ein gelbes Pigment in der Mykorrhizenaußenseite, das sich mit KOH rot färbt.
- *R. fellea* Subsekt. *Felleinae* gehört ebenfalls in die Sekt. *Russula*.
- *R. raoultii* wird aus der Sekt. *Citrinae* in die Subsekt. *Russula* gestellt.
- Alle untersuchten Arten der europäischen Sektionen *Firmae*, *Rigidae*, *Tenellae* *Insidiosinae*, *Viridantes*, *Alutaceae*, *Integrinae* und *Amethystinae* besitzen Mykorrhizen mit puzzleteilartigen Mantelzellen und Hyphennetz. Sie lassen sich auf Grund der Ausprägung des Hyphennetzes und der Form der äußeren Mantelzellen zwar trennen, aber die Unterteilung ist nicht in allen Fällen so eindeutig wie in den anderen Gruppen.
- Für die südamerikanische *R. nothofaginea* wird die neue Sektion *Nothofagineae* vorgeschlagen.

Die für die Gattung *Russula* typischen Rhizomorphen besitzen Gefäßhyphen und sogenannte leiterartige Hyphen im inneren Teil. Wenn die Mykorrhizen Cystiden tragen, ist dieses auch bei den Rhizomorphen der Fall.

Eine Besonderheit in der Lebensweise wurde für die beiden Mitglieder der Sekt. *Firmae* Subsekt. *Exalbicantinae* *R. exalbicans* und *R. gracillima* aufgedeckt. Sie bilden zusammen mit den Arten *Lactarius pubescens* bzw. *L. torminosus*, Subgenus *Piperites* Sekt. *Piperites*, sogenannte Doppelmykorrhizen. Morphologisch und anatomisch gleichen diese den Mykorrhizen des jeweiligen *Lactarius*. Nur im Hartigschen Netz ist die Beteiligung der *Russula* erkennbar. Mit molekularen Methoden lässt sich die DNA beider Partner, *Lactarius* und *Russula*, in den Doppelmykorrhizen nachweisen.

Ein Bestimmungsschlüssel ermöglicht die Identifizierung aller behandelten Ektomykorrhizen anhand anatomischer Merkmale auf Sektions-, Subsektions- und Artebene.

Die Übereinstimmungen und Unterschiede dieser so erzielten Einteilung der Gattung *Russula* zu den bestehenden Systemen von ROMAGNESI, SINGER, BON und SARNARI wurden diskutiert. Der Vergleich mit molekularer Technologie gewonnenen Hypothesen zur Phylogenie der Gattung aus der Literatur ergab, dass diese weitestgehend mit den anatomischen Ergebnissen korrespondieren.

Die vorgelegte Arbeit konnte exemplarisch zeigen, wie wichtig die Merkmale der Ektomykorrhizen und Rhizomorphen für die Lösung systematischer Fragestellungen sind. Bei zukünftigen Arbeiten sollten deshalb die unterirdischen Strukturen immer mit berücksichtigt werden.

9 Literatur

- 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 (1987a) *Russula ochroleuca*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 1, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- AGERER R (1987b) *Russula xerampelina*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 2, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- AGERER R (1987-2002) Colour Atlas of ectomycorrhizae. 1st-12th del., Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- 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 (1991a) Characterisation of ectomycorrhiza. In NORRIS JR, READ DJ, VARMA AK (eds.): Techniques for the study of mycorrhiza: Methods in Microbiology 23: 25-73.
- AGERER R (1991b) Studies on ectomycorrhizae XXXIV. Mycorrhizae of *Gomphidius glutinosus* and of *G. roseus* with some remarks on Gomphidiaceae (Basidiomycetes). *Nova Hedwigia* 53: 127-170.
- AGERER R (1995) Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: An attempt towards a natural classification. In VARMA A, HOCK B (eds.): Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology, pp. 685-734, Springer, Berlin.
- AGERER R (1996a) Characterisation of Ectomycorrhizae: A Historical Overview. *Descr. Ectomyc.* 1: 1-22.
- AGERER R (1996b) *Russula acrifolia*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 105, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- AGERER R (1996c) Ectomycorrhizae of *Tomentella albomarginata* (Thelephoraceae) on Scots pine. *Mycorrhiza* 6: 1-7.
- 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 (2001) Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* 11: 107-114
- AGERER R (2002a) Rhizomorph structures confirm the relationship between Lycoperdales and Agaricaceae (Hymenomycetes, Basidiomycota). *Nova Hedwigia* 75: 367-385.
- AGERER R (2002b) Die besonderen Beziehungen von *Gomphidius roseus* und seiner Verwandten, oder wie intim können Mykorrhizapilze sein? *Der Tintling* 7(1): 12-20
- AGERER R, BOUGHER N (2001) *Tomentella brunneorufa* M. J. Larsen + *Eucalyptus* spec. *Descr. Ectomyc.* 5: 205-212.
- AGERER R, GÖTTLEIN A (2003) Correlations between projection area of ectomycorrhizae and H₂O extractable nutrients in organic soil layers. *Mycological Progress* 2: 45-52.
- AGERER R, WEISS M (1989) Studies on ectomycorrhizae XX. Mycorrhizae formed by *Thelephora terrestris* on Norway spruce. *Mycologia* 81(3): 444-453.
- AGERER R, FRANZ F, ACKER G (1994) The ectomycorrhiza of *Russula acrifolia*: an anatomical and ultrastructural treatise. *Mycol. Helvetica* 6: 23-48.
- AGERER R, MÜLLER W R, BAHNWEIG G (1996) Ectomycorrhiza of *Rhizopogon subcaerulescens* on *Tsuga heterophylla*. *Nova Hedwigia* 63: 397-415.
- AGERER R, SCHLOTTER M, HAHN C (2000) Fungal enzymatic activity in fruitbodies. *Nova Hedwigia* 71: 315-336.
- AGERER R, GROTE R, RAIDL S (2002) The new method 'micromapping', a means to study species-specific associations and exclusions of ectomycorrhizae. *Mycological Progress* 1: 155-166.

- AMIET R, EGLI S (1991) Die Ektomykorrhiza des Grubigen Milchlings (*Lactarius scrobiculatus* (Scop.: Fr.) Fr.) an Fichte (*Picea abies* Karst.). Schweiz. Z. Forstwes. 142(1): 53-60
- ARNOULD I, GORIS A (1907) Sur une réaction chez les Russules et les Lactaries – Application à la diagnose de certaines espèces. Bull. Soc. Myc. France 23: 174-178.
- BEENKEN L (1995) Morphologische und molekularbiologische Charakterisierung von Ektomykorrhizen der Gattung *Inocybe* und einer nicht identifizierten Fichtenmykorrhiza. Diplomarbeit an der Fakultät für Biologie der LMU München.
- BEENKEN L (1999) Classification of *Russula* by their ectomycorrhizae. Poster in: 25 Years of mycology in Tübingen. Annual meeting of the “Gesellschaft für Mykologie und Lichenologie e. V. (GML)” and the “Sektion Mykologie und Lichenologie der Deutschen Botanischen Gesellschaft (SML)”. 3-9. Juni 1999, Tübingen: 39.
- BEENKEN L (2001a) *Russula aeruginea* Lindbl. ex Fr. + *Betula pendula* Roth. Descr. Ectomyc. 5: 107-113.
- BEENKEN L (2001b) *Russula alnetorum* Romagn. + *Alnus viridis* (Chaix) DC. Descr. Ectomyc. 5: 115-123.
- BEENKEN L (2001c) *Russula atroglauca* Einhellinger + *Betula pubescens* Ehrh. Descr. Ectomyc. 5: 125-130.
- BEENKEN L (2001d) *Russula cyanocantha* (Schaeff.) Fr. + *Fagus sylvatica* L. Descr. Ectomyc. 5: 131-137.
- BEENKEN L (2001e) *Russula delica* Fr. + *Tilia* sp. Descr. Ectomyc. 5: 139-145.
- BEENKEN L (2001f) *Russula densifolia* Secr. ex Gil. + *Fagus sylvatica* L. Descr. Ectomyc. 5: 147-155.
- BEENKEN L (2001g) *Russula densifolia* Secr. ex Gil. + *Picea abies* (L.) Karsten. Descr. Ectomyc. 5: 157-161.
- BEENKEN L (2001h) *Russula foetens* Pers. ex Fr. + *Fagus sylvatica* L. Descr. Ectomyc. 5: 163-168.
- BEENKEN L (2001i) *Russula medullata* Romagn. + *Populus tremula* L. Descr. Ectomyc. 5: 169-174.
- BEENKEN L (2001j) *Russula nothofaginea* Sing. + *Nothofagus dombeyi* (Mirbel) Oersted. Descr. Ectomyc. 5: 175-179.
- BEENKEN L (2001k) *Russula versicolor* J. Schaeff. + *Betula pubescens* Ehrh. Descr. Ectomyc. 5: 181-185.
- BEENKEN L (2001l) *Russula vesca* Fr. + *Quercus robur* L. Descr. Ectomyc. 5: 187-192.
- BEENKEN L (2001m) *Russula vinosa* Lindbl. + *Picea abies* (L.) Karsten. Descr. Ectomyc. 5: 193-198.
- BEENKEN L (2001n) *Russula virescens* (Schaeff.) Fr. + *Quercus robur* L. Descr. Ectomyc. 5: 199-203.
- BEENKEN L, AGERER R, BAHNWEG G (1996a) *Inocybe appendiculata* Kühn. + *Picea abies* (L.) Karst. Descr. Ectomyc. 1: 35-40.
- BEENKEN L, AGERER R, BAHNWEG G (1996b) *Inocybe fuscomarginata* Kühn. + *Salix* spec./*Populus* spec. Descr. Ectomyc. 1: 41-46.
- BEENKEN L, AGERER R, BAHNWEG G (1996c) *Inocybe obscuroidia* (J. Favre) Grund & D. E. Stuntz + *Picea abies* (L.) Karst. Descr. Ectomyc. 1: 47-52.
- BEENKEN L, AGERER R, BAHNWEG G (1996d) *Inocybe terrigena* (Fr.) Kuyper + *Pinus sylvestris* L. Descr. Ectomyc. 1: 53-58.
- BERG B (1989) Charakterisierung und Vergleich von Ektomykorrhizen gekalkter Fichtenbestände. Dissertation Univ. München.
- BERGENDORFF O, STERNER O (1988) The sesquiterpenes of *Lactarius deliciosus* and *Lactarius deterrimus*. Phytochemistry 27 (1):97-100.

- BLUM J (1962) Les Russules – Flore monographique des Russules de le France et Pays Voisins. Paul Lechevalier, Paris.
- BON M (1988) Clé monographique des russules d'Europe. Doc. Mycol. 71-72: 1-125.
- BRAND F (1986a) *Lactarius subdulcis*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 5, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- BRAND F (1986b) *Lactarius vellereus*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 6, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- BRAND F (1988) *Fagrhiza granulosa*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 16, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- BRAND F (1991a) Ektomykorrhizen an *Fagus sylvatica*. Charakterisierung und Identifizierung, ökologische Kennzeichnung und unsterile Kultivierung. Libri Botanici 2: 1-229.
- BRAND F (1991b) *Russula illota*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 64, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- BRAND F (1991c) *Russula mairei*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 65, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- 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. Z. Mycol. 52 (2): 287-320.
- BRAND F, AGERER R (1987) Studien an Ektomykorrhizen XIII. Drei häufige Ektomykorrhizen der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Charakterisierung und unsterile Kultivierung von Buchenektomykorrhizen. Sydowia 40: 1-37.
- BRESINSKY A (1985) Die Arten der Gattung *Russula* in der Bundesrepublik Deutschland und deren Bestimmung nach Romagnesi. Hoppa 43: 287 –342.
- BRESINSKY A, BESL H (1985) Giftpilze, ein handbuch für Apotheker, Ärzte und Biologen. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- BRUNS T D, SZARO T M, GARDES M, CULLINGS K W, PAN J J, TAYLOR D L, HORTON T R, KRETZER A, GARBELOTTO M, LI Y (1998) A sequence database for identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis. Mol Ecol. 7: 257-272.
- BUYCK B (1990) New taxa of tropical Russulae: Pseudoepitheliosinae subsect. nov. Mycotaxon 39: 317-327.
- BUYCK B (1993) *Russula* I. In RAMMELOO J, HEINEMANN P (eds.) Flore illustrée des champignons d' Afrique centrale 15: 335-407, Pl. 55-68
- BUYCK B (1994a) *Russula* II. In RAMMELOO J, HEINEMANN P (eds.) Flore illustrée des champignons d' Afrique centrale 16: 409-542, Pl. 69-87
- BUYCK B (1994b) Ubwoba: Les champignons comestibles de l'Ouest du Burundi. Administration Générale de la Cooperation au Développement, Puplication Agricole 34: 1-123
- BUYCK B (1997) *Russula* III. In RAMMELOO J, HEINEMANN P (eds.) Flore illustrée des champignons d' Afrique centrale 17: 544-598, Pl. 88-93
- BUYCK B (1998) Une révision critique de sect. Archaeinae (*Russula*, Russulales). Belg. Jour. Bot. 131 (2): 116-126.
- BUYCK B (1999) Two remarkable new African *Russula* species with redding context. Kew Bull. 54: 663-673.
- BUYCK B, OVREBO C L (2002) New and interesting *Russula* species from Pamamá. Mycologia 94 (5): 888-901.
- BUYCK B, THOEN D, WATLING R (1996) Ectomycorrhizal fungi of the Guinea-Congo region. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Sect. B 104: 313-333.

- CAMAZINE S, LUPO AT (1984) Labile toxic compounds of the Lactarii: the role of the laticiferous hyphae as a storage depot for precursors of pungent dialdehydes. *Mycologia* 76 (2): 355-358.
- CERUTI A, BUSSETTI L (1962) Sulla simbiosi micorrizica tra tigli e *Boletus subtomentosus*, *Russula grisea*, *Balsamia platyspora* e *Hysterangium clathroides*. *Allionia* 8: 55-66.
- CHILVERS G A (1968) Some Distinctive Types of Eucalypt Mycorrhiza. *Aust. J. Bot.* 16: 49-70.
- CLÉMENÇON H (1997) Anatomie der Hymenomyceten, F. Flück-Wirth, Teufen
- CRAWSHAY R (1930) The Spore Ornamentation of the Russulae. Bailliere, Tindall & Cox, London.
- DANIEWSKI W M, GUMUŁKA M, SKIBICKI P (1990) Furantriol, a lactarane sesquiterpene from *Lactarius mitissimus*. *Phytochemistry* 29 (2): 527-529.
- DE KESEL A, CODJIA J T C, YOROU S N (2002) Guide des Champignons comestibles du Bénin. Cotounou.
- DESJARDIN D E (2003) A unique ballistosporic hypogeous sequestrate *Lactarius* from California. *Mycologia* 95: 148-155.
- EBERHARDT U (2000) Molekulare Analysen zur Verwandtschaft der agaricoiden Russulaceen im Vergleich mit Mykorrhiza- und Fruchtkörpermerkmalen, Dissertation, Eberhard-Karls-Universität Tübingen
- EBERHARDT U (2002) Molecular kinship analyses of the agaricoid Russulaceae: correspondence with mycorrhizal anatomy and sporocarp features in the genus *Russula*. *Mycological Progress* 1(2): 201-223.
- EBERHARDT U, OBERWINKLER F, VERBEKEN A, RINALDI A C, PACIONI G, COMANDINI O (2000) *Lactarius* ectomycorrhizae on *Abies alba*: morphological description, molecular characterization, and taxonomic remarks. *Mycologia* 92(5): 860-873
- EBERHART J, LUOMA D (1997) *Lactarius rubrilacteus* Heseler & Smith + *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. In GOODMAN D M, DURALL D M, TROFYMOV J A, BERCH S M (eds.) A manual of concise descriptions of North American ectomycorrhizae. Mycologue Publications Sidney, B.C., Canada: CDE15.
- EBERHART J, LUOMA D (2000) *Russula densifolia* (Secr.) Gillet + *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. In GOODMAN D M, DURALL D M, TROFYMOV J A, BERCH S M (eds.) A manual of concise descriptions of North American ectomycorrhizae. Mycologue Publications Sidney, B.C., Canada: CDE22
- EDWARDS H H, GESSNER R V (1984) Light and transmission electron microscopy of English oak ectomycorrhizal short roots. *Can. J. Bot.* 62: 1327-1335.
- EGLI S, AYER F, PETER M, SCHNEIDER B (2001) *Arcangeliella borziana* Cavara + *Picea abies* (L.) Karst. *Descr. Ectomyc.* 5: 9-14.
- EINHELLINGER A (1985) Die Gattung *Russula* in Bayern. *Hoppea* 43: 5-286.
- ELBERS J (1995) Estudio de suelos en la zona de colonización Alto Beni, La Paz, Bolivia. *Ecol. Bolivia* 25: 37-69.
- ERIKSSON J, HJORTSTAM K, RYVARDEN L (1978) The Corticiaceae of North Europe Vol. 5, Mycoaciella – Phanerochaete. Oslo.
- ERIKSSON J, HJORTSTAM K, RYVARDEN L (1981) The Corticiaceae of North Europe Vol. 6, Phlebia – Sarcodontia. Oslo.
- ERIKSSON J, HJORTSTAM K, RYVARDEN L (1984) The Corticiaceae of North Europe Vol. 7, Schizopora – Suillospora. Oslo.
- ERIKSSON J, RYVARDEN L (1973) The Corticiaceae of North Europe Vol. 2, Aleurodiscus – Confertobasidium. Oslo.
- ERIKSSON J, RYVARDEN L (1975) The Corticiaceae of North Europe Vol. 3, Coronicium – Hyphoderma. Oslo.

- ERIKSSON J, RYVARDEN L (1976) The Corticiaceae of North Europe Vol. 4, Hyphodermella – Mycoacia. Oslo.
- FRANK A B (1885) Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 3: 128-145.
- FRANZ F, ACKER G (1995a) Rhizomorphs of *Picea abies* ectomycorrhizae: Ultrastructural aspects and elemental analysis (EELS and ESI) on hyphal inclusions. Nova Hedwigia 60, 1-2: 253-267.
- FRANZ F, ACKER G (1995b) Ultrastructural location of proteins in rhizomorphs and mantles of natural spruce ectomycorrhizae. Nova Hedwigia 61, 3-4: 367-376.
- FREEMAN G W, PETERSEN R H (1979) Studies in the genus *Scytinostromella*, Mycologia 71: 85-91.
- FRIES E (1836-1838) Epicrisis Systematis Mycologici.
- FRIES E (1874) Hymenomycetes Europaei. Berling, Uppsala.
- GALLI R (1996) Le Russule, Atlante pratico-monografico per la determinazione delle russule. Edinatura s.r.l., Milano.
- GARDES M T, BRUNS TD (1993) ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes, application to the identification of mycorrhizae and rusts. Molec Ecol 2: 113-118.
- GARRIDO N (1988) Agaricales s.l. und ihre mykorrhizen in den Nothofagus-Wäldern Mittelchiles. Biblioth. Mycol. 120: 1-528.
- GIBELLI G (1883) Nuovi studii sulla malattia del castagno detta dell'inchostro. Mem. Reale. Accad. Sci. Inst. Bologna 4: 287-314.
- GRONBACH E (1988) Charakterisierung und Identifizierung von Ektomykorrhizen in einem Fichtenbestand mit Untersuchungen zur Merkmalsvariabilität in sauer berechneten Flächen. Biblioth. Mycol. 125: 1-216.
- HÄRKÖNEN M (2002) Mushroom Collecting in Tanzania and Hunan (Southern China): Inherited Wisdom and Folklore of Two Different Cultures. In WATLING R, FRANKLAND J C, AINSWORTH A M, ISAAC S, ROBINSON C H (eds.) Tropical Mycology, Vol. 1, Macromycetes, CABI Publishing, Wallingford: 149-165.
- HÄRKÖNEN M, BUYCK B, SAARIMÄKI T, MWASUMBI L (1993) Tanzanian mushrooms and their uses I. Russula. Karstenia 33 (1): 11-50.
- HÄRKÖNEN M, NIEMELÄ T, MWASUMBI L (2003) Tanzanian mushrooms. Edible, harmful and other fungi. Norrlinia 10: 1-200.
- HARRINGTON T J, MITCHELL D T (2002) Characterization of *Dryas octopetala* ectomycorrhizas from limestone karst vegetation, western Ireland. Can. J. Bot. 80: 970-982.
- HEILMANN-CLAUSEN J, VERBEKEN A, VESTERHOLT J (1998) The genus *Lactarius*. In LÆSSØE T, PETERSEN J H, ELBORNE S A (eds.) Fungi of Northern Europe Vol 2, Svamperyk, Mundelstrup, Denmark.
- HEIM R (1938) Les Lactario-russulés du domaine oriental de Madagascar, essai sur la classification et la phylogénie des Astérosporales. Prodrome à une flore mycologique de Madagascar et dépendances I: 196 p., 4 pl.
- HEIM R (1970) Particularités remarquables des russules tropicales Pelliculariae lilliputiennes: les complexes annulata et radicans. Bull. Soc. Mycol. France 86: 59-77.
- HIBBETT D S, THORN R G (2001) Basidiomycota: Homobasidiomycetes. In MCLAUGHLIN, MCLAUGHLIN, LEMKE (eds.) The Mycota VII, Part B, Systematics and Evolution, Springer-Verlag, Berlin: 121-168.
- HORAK E (1979) Fungi, Basidiomycetes, Agaricales y Gasteromycetes secotioides. In GUARRERA S A, GAMUNGI DE AMOS I, RABINOVICH DE HALPERIN D (eds.) Flora Criptogámica de Tierra del Fuego, tomo XI, fasc. 6. Buenos Aires.
- INGLEBY K, MASON P A, LAST F T, FLEMING L V (1990) - Identification of ectomycorrhizas. ITE Res. Pupl. 5:1-112.

- JAKUCS E (2002) *Russula amoenolens*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 142, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- JAKUCS E, AGERER R (1999) *Tomentella pilosa* (Burt) Bourton & Galzin + *Populus alba* L. Descr. Ectomyc. 4: 135-140.
- JAKUCS E, AGERER R (2001) *Tomentella subtestacea* Bourton & Galzin + *Populus alba* L. Descr. Ectomyc. 5: 213-219.
- JAKUCS E, BEENKEN L (1999) *Russula amoenolens* Romagn. + *Populus alba* L. Descr. Ectomyc. 4: 115-119.
- JAKUCS E, AGERER R, BRATEK Z (1997) “*Quercirhiza fibulocystidiata*” + *Quercus* spec. Descr. Ectomyc. 2: 67-71.
- JAKUCS E, BRATEK Z, AGERER R (1998) *Genea verrucosa* Vitt. + *Quercus* spec. Descr. Ectomyc. 3: 19-23.
- JAKUCS E, MAJOROS E, BEENKEN L (2001) *Lactarius controversus* Pers. + *Populus alba* L. . Descr. Ectomyc. 5: 55-59
- JÜLICH W (1984) Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze, in Gams (Ed.) Kleine Kryptogamenflora Band IIb/1, Fischer Stuttgart.
- KAMMERBAUER H, AGERER R, SANDERMANN H JR (1998) Studies on ectomycorrhiza XXII. Mycorrhizal rhizomorphs of *Thelephora terrestris* and *Pisolithus tinctorius* in association with Norway spruce (*Picea abies*): formation in vivo and translocation of phosphate. Tree 3: 78-84.
- KERNAGHAN G (2001) Ectomycorrhizal fungi at tree line in the Canadian Rockies II. Identification of ectomycorrhizae by anatomy and PCR. Mycorrhiza 10: 217-229.
- KERNAGHAN G, BERCH S (1997) *Lactarius scrobiculatus* (Fr.) Fr. + *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. In GOODMAN D M, DURALL D M, TROFYMOW J A, BERCH S M (eds.) A manual of concise descriptions of North American ectomycorrhizae. Mycologue Publications Sidney, B.C., Canada: CDE11.
- KERNAGHAN G, CURRAH R S, BAYER R J (1997) Russulaceous ectomycorrhizae of *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii*. Can. J. Bot. 75: 1843-1850.
- KIRK P M, CANNON P F, DAVID J C, STALPERS J A (Eds.) (2001) Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi, 9th Edition, CABI Publishing, Wallingford.
- KNUDSEN H, STORDAL J (1992) *Russula* Pers. In HANSEN L, KNUDSEN H (eds.) Nordic macromycetes Vol. 2, Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales, Nordsvamp, Copenhagen: 374-400.
- KÖLJALG U, JAKUCS E, BÓKA K, AGERER R (2001) Three ectomycorrhiza with cystidia formed by different *Tomentella* species as revealed by rDNA ITS sequences and anatomical characteristics. Folia Cryptog. Estonica 38: 27-39
- KONRAD P, JOSSEMAND M (1934) Sur la classification des Russules. Bull. Soc. Mycol. France 50: 253-269
- KOTIRANTA H (2001) The Corticiaceae of Finland, Publications in Botany from the University of Helsinki 32: 1-29, Kotiranta H & Saarenoksa R (1990) Reports of Finnish corticolous Ahylophorales (Basidiomycetes), Karstenia 30: 43-68.
- KRAIGHER H, AGERER R, JAVORNIK B (1995) Ectomycorrhizae of *Lactarius lignyotus* on Norway spruce, characterized by anatomical and molecular tools Mycorrhiza 5(3): 175-180.
- KREISEL H (1969) Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Verlag von J. Cramer, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- KREISEL H (ed.) (1978) Michael, Hennig, Kreisel, Handbuch für Pilzfreunde, Band 1: Die wichtigsten und Häufigsten Pilze. 3. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- KREISEL H (ed.) (1983) Michael, Hennig, Kreisel, Handbuch für Pilzfreunde, Band 5: Blätterpilze – Milchlinge und Täublinge. 2. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

- KREISEL H (ed.) (1987) Pilzflora der Deutschen Demokratischen Republik, Basidiomycetes (Gallert-, Hut- und Bauchpilze). VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- KREISEL H, SCHAUER F (1987) Methoden des mykologischen Laboratoriums. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- KÜHNER R, ROMAGNESI H (1953) Flore analytique des champignons supérieurs (Agarics, Bolets, Chanterelles). Masson et C^{ie}, Paris.
- LANGE J E (1940) Flora Agaricina Danica. Vol. 5, Kopenhagen.
- LARSEN M J, BURDSALL H H (1976) A consideration of the term gloeocystidium, Mem. New York Bot. Gard. 28 (1): 123-130.
- LOTSY J P (1907) Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Gustav Fischer, Jena 1: 708.
- MAIRE R (1909) The base for the systematic determination of species in the genus *Russula*. Trans. Brit. Mycol. Soc.: 189-219.
- MAIRE R (1910) Les base de la classification dans le genre *Russula*. Bull. Soc. Myc. Fr. 26: 49-125.
- MANGIN L (1910) Introduction a l'étude des mycorhizes des arbres forestiers. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. 5, Ser.2: 245-276.
- MARTIN M P, HÖGBERG N, LLISTOSELLA J (1999) *Macowanites messapicoides*, a hypogeous relative of *Russula messapica*. Mycol Res. 103: 203-208.
- MELZER V (1924) L'ornamentation des spores des Russules. Bull. Soc. Mycol. France 40: 78-81.
- MELZER V (1934) Contribution à l'étude microscopique des Russules. Bull. Soc. Mycol. France 50: 218.
- MELZER V, ZVARA J (1927) České holubinky (Russulae Bohemiae). Archiv pro Prirodovedecký Vyzkum Čech (Praha) 17: 1-126.
- MELZER V, ZVARA J (1928) České holubinky (Russulae Bohemiae). Zusammenfassung in Französisch. Bull. Soc. Myc. France 44: 135-146.
- MILLER S L, BUYCK B (2002) Molecular phylogeny of the genus *Russula* in Europe with a comparison of modern infrageneric classifications. Mycol. Res. 106 (3) 259-276.
- MILLER S L, MCCLEAN T M, WALKER J F, BUYCK B (2001) A molecular phylogeny of the Russulales including agaricoid, gasteroid and pleurotooid taxa. Mycologia 93: 344-354.
- MLECZKO P (2002a) *Russula nigricans*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 167, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- MLECZKO P (2002b) *Russula sardonia*. In AGERER R (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 168, Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- 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, JAKOBSSON S, CLÉMENCON H, MILLER O K JR. (2002) One hundred and seventeen clades of euagarcs. Molecular Phylogenetics and Evolution 23: 357-400.
- MONTECCHI A, SARASINI M (2001) Fungi Ipogei d'Europa. Associazione Micologica Bresadola, Trento, Italien.
- MOSER M (1983) Die Röhrlinge und Blätterpilze, in Gams (Ed.) Kleine Kryptogamenflora Band Iib/2, Fischer Stuttgart.
- MOYERSON B (1993) Ectomicorizas y micorizas vesículo-arbusculares en Caatinga Amazónica del Sur de Venezuela. Sci. Guianae 3: iii-xxvii, 1-82.
- MOYERSON B (1996a) „Tetraberliniaerhiza heterocystidiae“ + *Tetraberlinia bifoliata* (Harms) Hauman. Descr. Ectomyc. 1: 149-153.
- MOYERSON B (1996b) Tetraberliniaerhiza heterocystidiae. In Agerer R. (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 109. Eichhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- MÜLLER W R, RAUSCHER T, AGERER R, CHEVALIER G (1996a) *Tuber aestivum* Vitt. + *Corylus avellana* L. Descr. Ectomyc. 1: 167-172.

- MÜLLER W R, RAUSCHER T, AGERER R, CHEVALIER G (1996b) *Tuber unciatum* Chat. + *Corylus avellana* L. *Descr. Ectomyc.* 1: 179-183.
- OBERWINKLER F (1977) Das neue System der Basidiomyceten. In FREY W, HURKA H, OBERWINKLER F (eds.) *Beiträge zur Biologie der niedern Pflanzen*. Gustav Fischer, Stuttgart: 59-105.
- OLSSON P A, MÜNZZBERGER B, MAHMOOD S, ERLAND S (2000) Molecular and anatomical evidence for a three-way association between *Pinus sylvestris* and the ectomycorrhizal fungi *Suillus bovinus* and *Gomphidius roseus*. *Mycological Research* 104: 1372-1378.
- PALFNER G (2001) Taxonomische Studien an Ektomykorrhizen aus den *Nothofagus*-Wäldern Mittelsüdchiles. *Biblioth. Mycol.* 190: 1-243.
- PALFNER G, AGERER R (1996) Die Ektomykorrhizen von *Lactarius chrysorrhoeus* und *L. serifluus* an *Quercus robur*. *Sendtnera* 3: 119-145.
- PALFNER G, GODOY R (1996a) *Russula fuegiana* Singer + *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser. *Descr. Ectomyc.* 1: 131-136.
- PALFNER G, GODOY R (1996b) *Russula fuegiana*. In Agerer R. (ed.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*, plate 122. Eichhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- PEGLER D N, PIEARCE G D (1980) The edible mushrooms of Zambia. *Kew Bull.* 35: 475-491
- PERSOON C H (1796) *Observationes Mycologicae*. Wolf, Leipzig.
- PEYRONEL (1963) Mykorrhizenstruktur und mykorrhizogene Pilze. In *Mykorrhiza, Internationales Symposium Weimar 1960*: 16-25. Fischer, Jena.
- PILLUKAT A (1996) *Lactarius salmonicolor* R. Heim & Leclair + *Abies alba* Mill. *Descr. Ectomyc.* 1: 59-64.
- PILLUKAT A (1998) *Lactarius salmonicolor*. In Agerer R. (ed.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*, plate 106. Eichhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- PILLUKAT A, AGERER R (1992) Vergleichende Untersuchung zur baumbezogenen Variabilität der Ektomykorrhizen von *Russula ochroleuca*. *Z. Mycol.* 58 (2): 211-242.
- PÖDER R, SCHEURER C (1994) *Moserella fadicicola* gen. Et sp. Nov., a new hypogeous species of the Leotiales on ectomycorrhizae of *Picea abies*. *Mycol. Res.* 98 (11): 1334-1338.
- PRICE I P (1973) A Study of Cystidia in Effused Aphyllophorales. *Nova Hedwigia* 24: 515-618.
- PRITSCH K (1996) Untersuchungen zur Diversität und Ökologie von Mykorrhizen der Schwarzerle (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). Diss Eberhard-Karls-Universität Tübingen.
- PRITSCH K, MUNCH J C, BUSCOT F (1997) Morphological and anatomical characterisation of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) ectomycorrhizas. *Mycorrhiza* 7: 201-216.
- QUÉLET L (1888) *Flore mycologique de la France et des pays limitrophes*. Octave Doin, Paris.
- RAIDL S (1997) Studien zur Ontogenie an Rhizomorphen von Ektomykorrhizen. *Biblioth. Mycol.* 169: 1-184.
- RAIDL S, MÜLLER W R (1996) *Tomentella ferruginea* (Pers.) Pat. + *Fagus sylvatica* L. *Descr. Ectomyc.* 1: 161-166.
- RAMMELOO J, WALLEYN R (1993) The edible Fungi of Africa south of the Sahara: a literature survey. *Scripta Botanica Belgica* 5: 1-62.
- RAUSCHER T, AGERER R, CHEVALIER G (1995) Ektomykorrhizen von *Tuber melanospermum*, *Tuber mesentericum* und *Tuber rufum* (Tuberales) an *Corylus avellana*. *Nova Hedwigia* 61 (3-4): 281-322.
- RAUSCHER T, MÜLLER W R, AGERER R, CHEVALIER G (1996) *Tuber borchii* Vitt. + *Corylus avellana* L. *Descr. Ectomyc.* 1: 173-178.
- REUMAUX P, BIDAUD A, MOËNNE-LOCCOZ (1996) Russules rares ou méconnues. *Fédération Mycologique Dauphiné-Savoie, Bassens*.

- RICHTER D L, BRUHN J L (1989) *Pinus resinosa* ectomycorrhizae: seven host-fungus combinations synthesized in pure culture. *Symbiosis* 7: 211-228.
- ROMAGNESI H (1944) La Cystide chez les Agariacées. *Rev. Mycol.* 9, Suppl. 1: 4-21.
- ROMAGNESI H (1967) Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord, Bordas, Paris.
- ROMAGNESI H (1985) Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord. Reprint mit Supplement. Cramer, Vaduz.
- ROMAGNESI H (1987) Status et Noms nouveaux pour les taxa infrageneriques dans le Genere *Russula*. *Doc. Mycol. Tome XVIII, Fascicule 69, Novitates* 3: 39-40.
- ROZE M E (1876) Catalogue des Agaricinées observées aux environs de Paris. *Bull. Soc. Bot. France* 23: 108-115.
- SAMBROOK J, FRITSCH E F, MANIATIS T (1989) *Molecular Cloning*. Second edition, Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- SARNARI M (1998) Monografia illustrata del Genere *Russula* in Europa, Tomo Primo, Associazione Micologica Bresadola, Trento.
- SCHAEFFER J (19345) Le système naturel des Russules. *Bull. Soc. Mycol. France* 51: 263-276.
- SCHAEFFER J (1952) *Russula*-Monographie. 2. Aufl. In "Die Pilze Mitteleuropas" Band III. Verlag Julius Klinkhardt, Bad Heilbrunn Obb.
- SEIDEL R (1995) Inventario de los árboles en tres parcelas de bosques primario en la Serranía de Marimonos, Alto Beni. *Ecol. Bolivia* 25: 1-35.
- SHAFFER R L (1962) The subsection *Compactae* of *Russula*. *Brittonia* 14: 254-284.
- SHAFFER R L (1964) The subsection *Lactarioideae* of *Russula*. *Mycologia* 56: 202-231.
- SINGER R (1926) Monographie der Gattung *Russula*. *Hedwigia* 66:163-260.
- SINGER R (1932) Monographie der Gattung *Russula*. *Beih. Bot. Centralbl.* 49: 205-380.
- SINGER R (1935) Sur la classification des Russules. *Bull. Soc. Mycol. France* 51: 281-304.
- SINGER R (1957) New and interesting species of Basidiomycetes V. *Sydowia* 11: 141-272.
- SINGER R (1975) Interesting and new species of Basidiomycetes from Ecuador. *Beih. Nova Hedwigia* 51: 239-246.
- SINGER R (1986) The Agaricales in modern taxonomy. Koeltz, Koenigstein.
- SINGER R, ARAUJO I, IVORY M H (1983) The Ectotrophically Mycorrhizal Fungi of the Neotropical Lowlands, especially Central Amazonia. *Beih. Nova Hedwigia* 77: 1-352.
- SINGER R, DIGLIO A P L (1951) Prodomo de la Flora agaricina Argentina. *Lilloa* 25: 5-461.
- SMITH S E, READ D J (1997) *Mycorrhizal Symbiosis*, Second Edition. Academic Press, San Diego, London.
- SONTAG, B (1999) Isolierung und Strukturaufklärung von Chromogenen und anderen Sekundärmetaboliten aus höheren Pilzen. Dissertation an der Fakultät für Chemie der LMU München.
- STADLER M, STERNER O. (1998) Production of bioactive secondary metabolites in the fruit bodies of macrofungi as a response to injury. *Phytochemistry* 49 (4):1013-1019.
- STERNER O (1995) Toxic terpenoids from higher fungi and their possible role in chemical defence systems. *Cryptog. Mycol.* 16 (1): 47-57.
- TAYLOR A F S, ALEXANDER I J (1989) Ectomycorrhizal synthesis with an isolate of *Russula aeruginosa*. *Mycol. Res.* 92: 103-107.
- TREU R (1990a) Charakterisierung und Identifizierung von Ektomykorrhizen aus den Nationalpark Berchtesgaden. *Biblioth. Mycol.* 134: 1-196.
- TREU R (1990b) *Russula firmula*. In AGERER R (ed.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*, plate 43, Eichhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- TREU R (1990c) *Russula laricina*. In AGERER R (ed.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*, plate 44, Eichhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- TREU R (1990d) *Lactarius porninsis*. In Agerer R. (ed.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*, plate 42. Eichhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.

- UHL M (1988) Identifizierung und Charakterisierung von Ektomykorrhizen an *Pinus silvestris* und Ektomykorrhizen aus der Gattung *Tricholoma*. Dissertation an der Fakultät für Biologie der LMU München.
- UNESTAM T (1991) Water repellency, mat formation, and leaf-stimulated growth of some ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 1: 13-20.
- UNESTAM T, SUN Y-P (1995) Extramatrical structures of hydrophobic and hydrophilic ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 5: 301-311.
- VERBEKEN A, BUYCK B (2002) Diversity and ecology of tropical ectomycorrhizal fungi in Africa. In WATLING R, FRANKLAND JC, AINSWORTH AM, ISAAC S, ROBINSON CH (eds.) *Tropical Mycology, Vol. 1, Macromycetes*. CABI Publishing, Wallingford: 11-24.
- WEISS M (1988) Ektomykorrhizen von *Picea abies* Synthese, Ontogenie und Reaktion auf Umweltschadstoffe. Dissertation an der Fakultät für Biologie der LMU München.
- WHITE T J, BRUNS T, LEE S, TAYLOR J (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In INNIS M A, GELFAND D H, SNINSKY, WHITE T J (eds.) *PCR protocols: A guide to methods and applications*: 315-322, Academic Press Inc., New York.
- WÖLLECKE J, MÜNZENBERGER B, HÜTTL R F (1999) "Pinirhiza cephalocystidia" + *Pinus sylvestris* L. *Descr. Ectomyc.* 4: 67-72.
- YAMADA A (1998a) *Russula delica* Fr. + *Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* Hara. In GOODMAN D M, DURALL D M, TROFYMOW J A, BERCH S M (eds.) *Concise Descriptions of North American Ectomycorrhizae*: CDE 16.1-16.4.
- YAMADA A (1998b) *Russula nigricans* (Bull.: Fr.) Fr. + *Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* Hara. In GOODMAN D M, DURALL D M, TROFYMOW J A, BERCH S M (eds.) *Concise Descriptions of North American Ectomycorrhizae*: CDE 17.1-17.4.
- YAMADA A, KATSUYA K (1995) Mycorrhizal association of isolates from sporocarps and ectomycorrhiza with *Pinus densiflora* seedlings. *Mycoscience* 36: 315-323.
- YAMADA A, KATSUYA K (1996) Morphological classification of ectomycorrhizas of *Pinus densiflora*. *Mycoscience* 37:145-155.

10 Anhang

Steven L. Miller and Bart Buyck

269

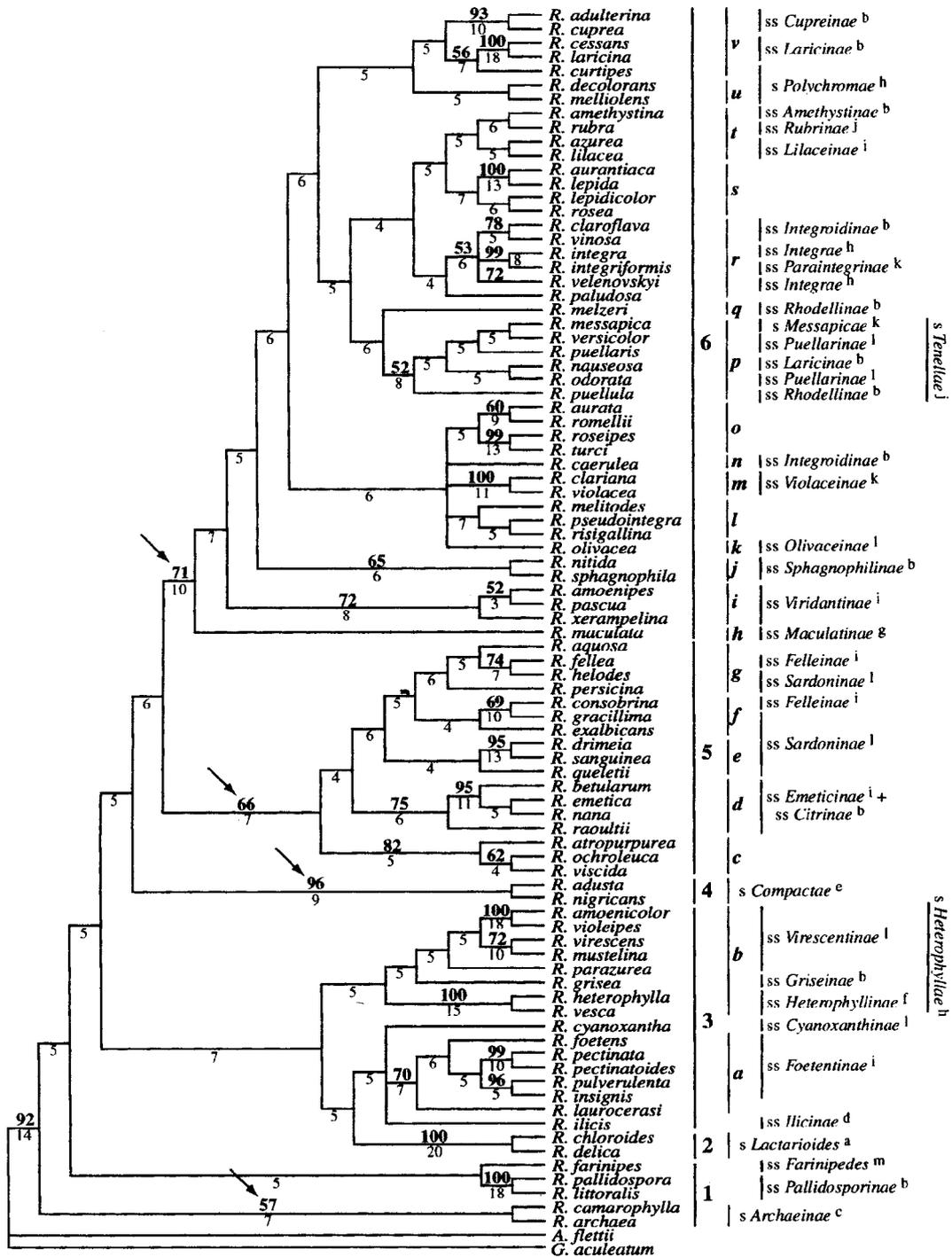


Fig. 2. Strict consensus of 12 most parsimonious trees of 1949 steps resulting from equally weighted parsimony analysis of ITS1, 5.8S, and ITS2 nrDNA sequences. Numbers above branches are bootstrap values above 50% from 100 replicate heuristic searches on all parsimony-informative characters using 10 random sequence addition replications and TBR branch swapping algorithms in PAUP*. Decay indices (Bremer support values) are shown below branches. Deeper nodes are denoted with arrows. ^aBataille (1927); ^bBon (1988); ^cBuyck & Sarnari (1990); ^dBuyck (1994); ^eFries (1838); ^fSchäffer (1933); ^gKonrad & Josserand (1934); ^hMaire (1910); ⁱMelzer & Zvara (1927); ^jRomagnesi (1985); ^kSarnari (1988); ^lSinger (1932); ^mSinger (1986).

Anhang 1: Fig. 2. aus MILLER & BUYCK (2002)

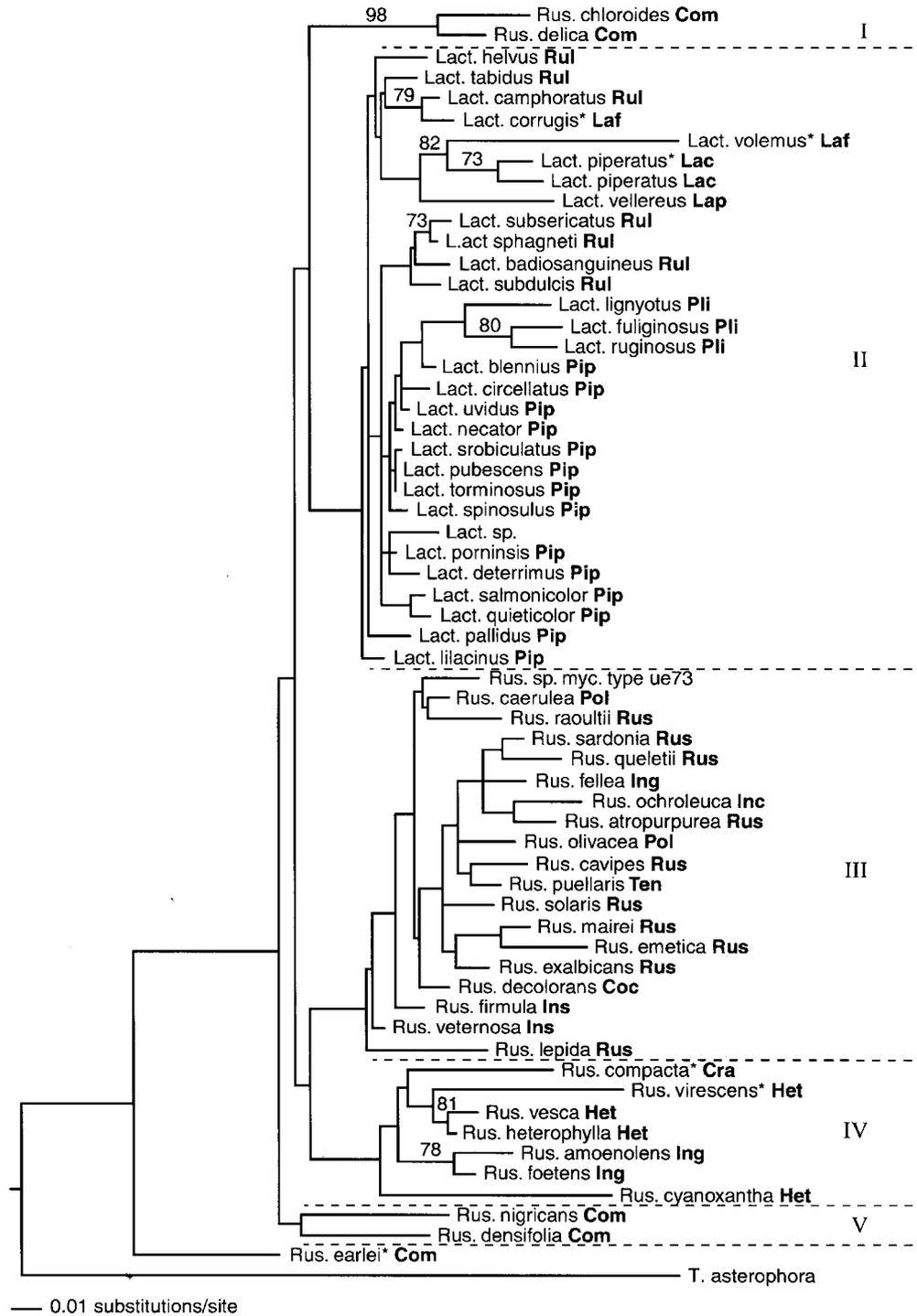


Fig. 1. Maximum likelihood topology calculated under a GTR3+I+G substitution model (for details, see text) from LSU DNA sequence data. The topology is rooted with *Tylospora asterophora*. Only bootstrap values $\geq 70\%$ are given. Lact. – *Lactarius*, Rus. – *Russula*. * indicates sequences obtained from GenBank. The identity of the *Lactarius corrugis* sequences and some other GenBank sequences is considered in the discussion. I *Russula*, subg. *Compacta*, sect. *Plorantinae*, II *Lactarius*, IV *Russula*, subg. *Heterophyllidia* and *Russula*, sect. *Foetentinae*, and *R. compacta* (sect. *Crassitunicatae*), V *Russula*, subg. *Compacta*, sect. *Nigricantinae*, III *Russula*, remaining "Genuinae" (subgenera *Coccinula*, *Incrustatula*, *Insidiosula*, *Russula*, *Polychromidia*, *Tenellula*, and *Ingratula*, and section *Felleinae*). For each species, the abbreviation in bold refers to its classification to subgenus level, as explained in Tab. 1.

Anhang 2: Fig. 1. aus EBERHARDT (2002)

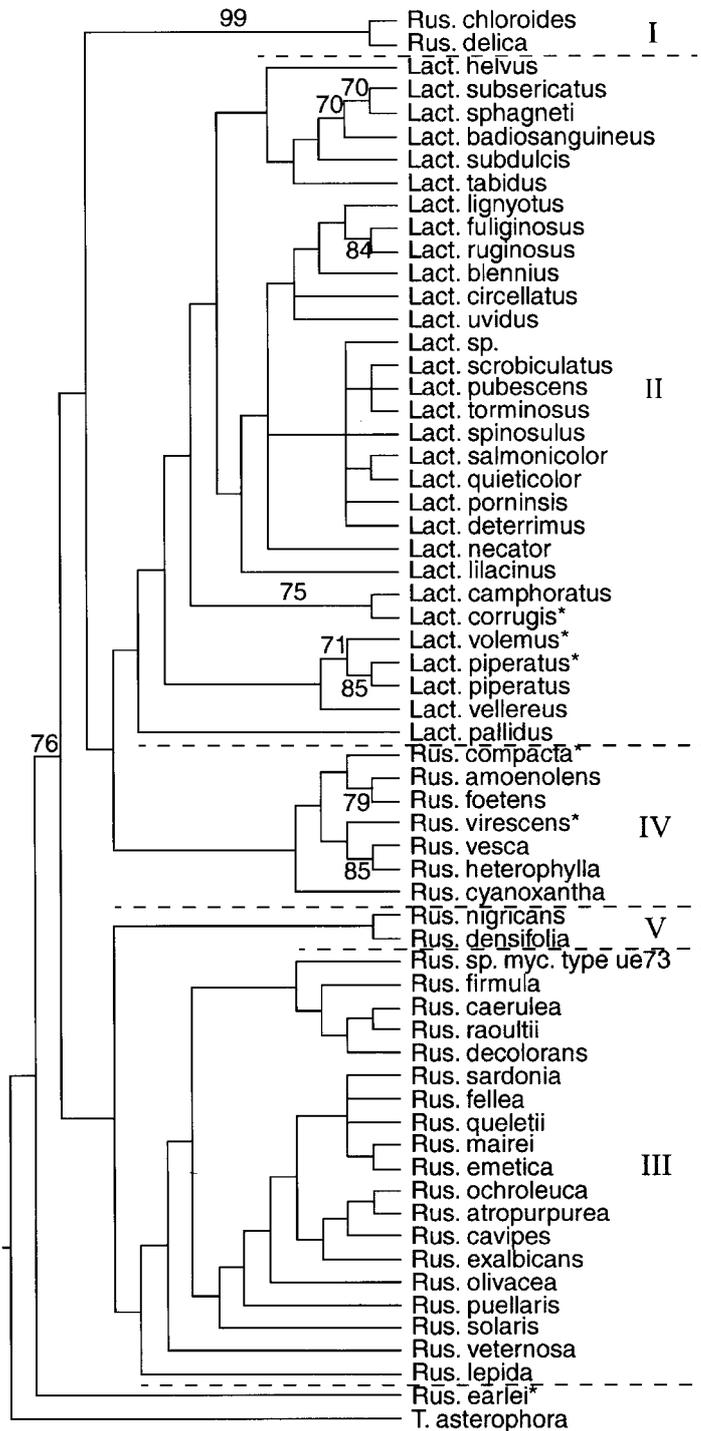


Fig. 2. Strict consensus of the 207 most parsimonious trees, calculated from the LSU DNA sequence data. The topology is rooted with *Tylospora asterophora*. Only bootstrap values $\geq 70\%$ are given. Lact. – *Lactarius*, Rus. – *Russula*. * indicates sequences obtained from GenBank. The identity of the *Lactarius corrugis* sequences and some other GenBank sequences is considered in the discussion. I *Russula*, subg. *Compacta*, sect. *Plorantinae*, II *Lactarius*, IV *Russula*, subg. *Heterophyllidia* and *Russula*, sect. *Foetentinae*, and *R. compacta* (sect. *Crassitunicatae*), V *Russula*, subg. *Compacta*, sect. *Nigricantinae*, III *Russula*, remaining "Genuinae" (subgenera *Coccinula*, *Incrustatula*, *Insidiosula*, *Russula*, *Polychromidia*, *Tenellula*, and *Ingratula*, and section *Felleinae*).

Anhang 2: Fig. 2. aus EBERHARDT (2002)

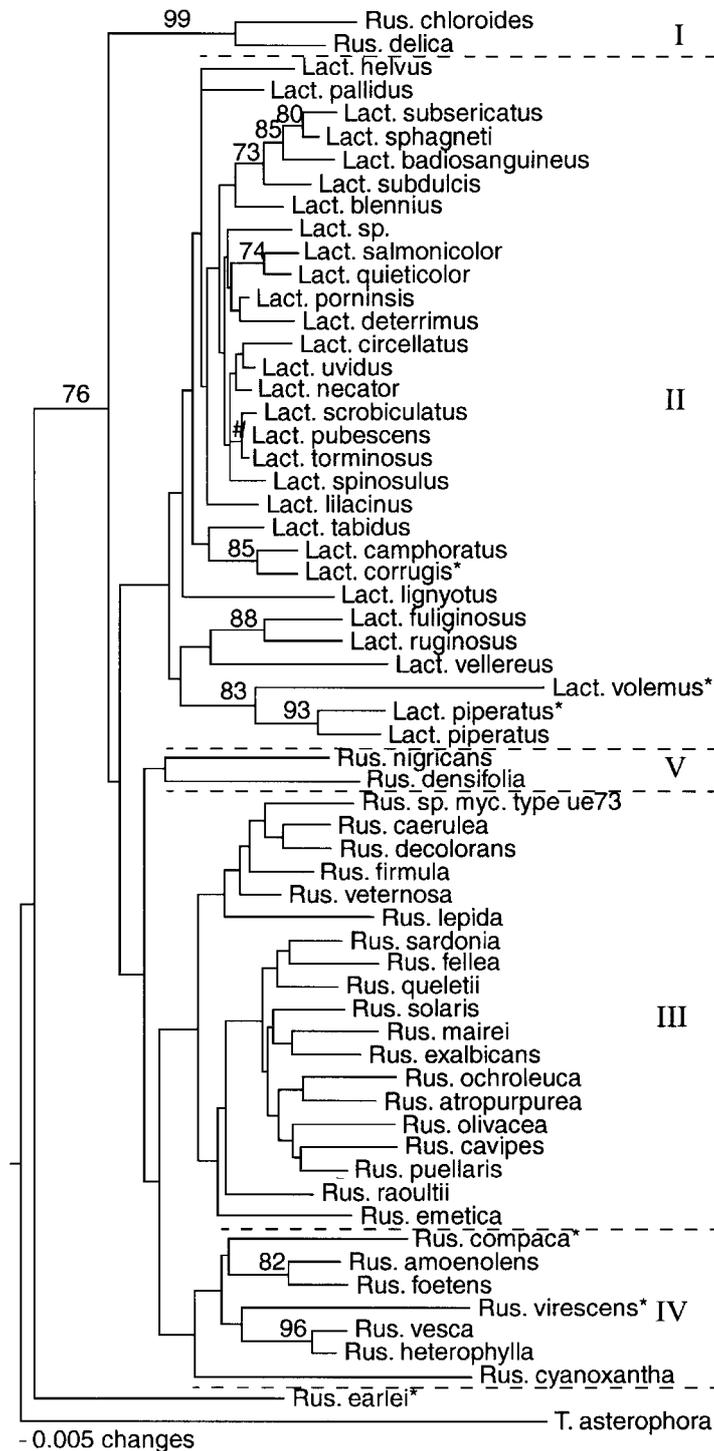


Fig. 3. Neighbor joining topology calculated under the JC substitution model from LSU DNA sequence data. The topology is rooted with *Tylospora asterophora*. Only bootstrap values $\geq 70\%$ are given. Lact. – *Lactarius*, Rus. – *Russula*. * indicates sequences obtained from GenBank. The identity of the *Lactarius corrugis* sequences and some other GenBank sequences is considered in the discussion. I *Russula*, subg. *Compacta*, sect. *Plorantinae*, II *Lactarius*, IV *Russula*, subg. *Heterophyllidia* and *Russula*, sect. *Foetentinae*, and *R. compacta* (sect. *Crassitunicatae*), V *Russula*, subg. *Compacta*, sect. *Nigricantinae*, III *Russula*, remaining "Genuinae" (subgenera *Coccinula*, *Incrustatula*, *Insidiosula*, *Russula*, *Polychromidia*, *Tenellula*, and *Ingratula*, and section *Felleinae*).

Anhang 2: Fig. 3. aus EBERHARDT (2002)

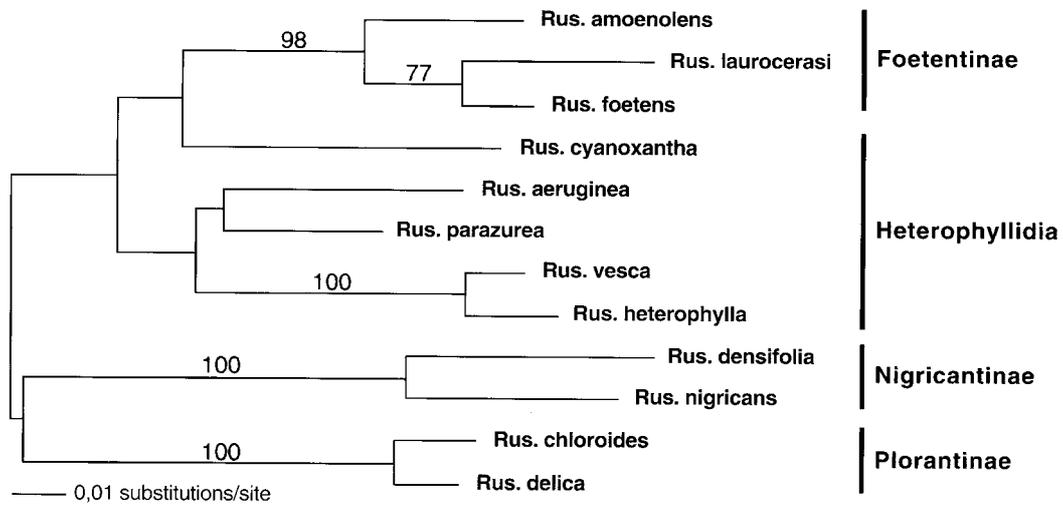


Fig. 4. Unrooted topology of a maximum likelihood analysis calculated from ITS sequences of *Russula* species from the subgenera *Compacta* (sections *Plorantinae* and *Nigricantinae*) and *Heterophyllidia* as well as sect. *Foetentinae* (subg. *Ingratula*) under the HKY85 DNA substitution model. Bootstrap values from 250 replicates of fast bootstrap. Percentage values < 70 % are not shown. Names of species with identified mycorrhizae are shaded.

Anhang 2: Fig. 4. aus EBERHARDT (2002)

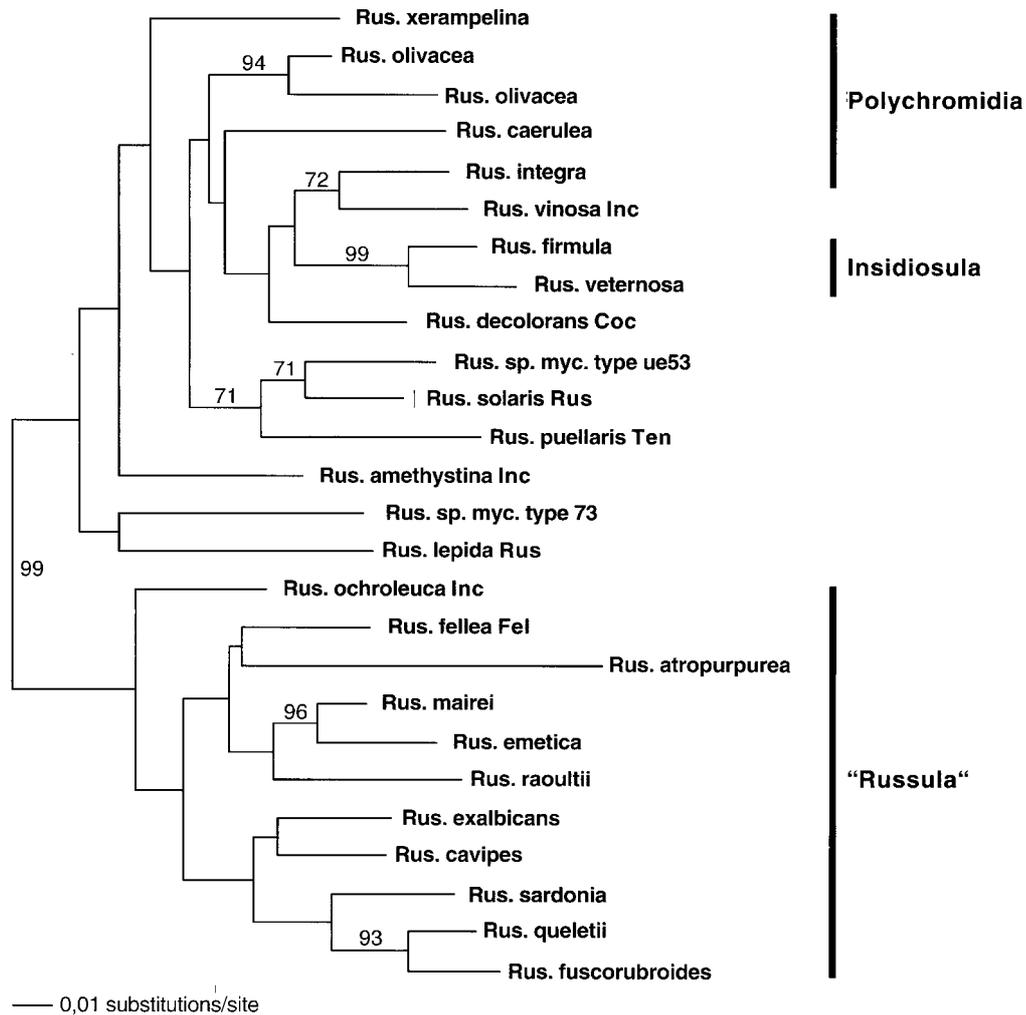
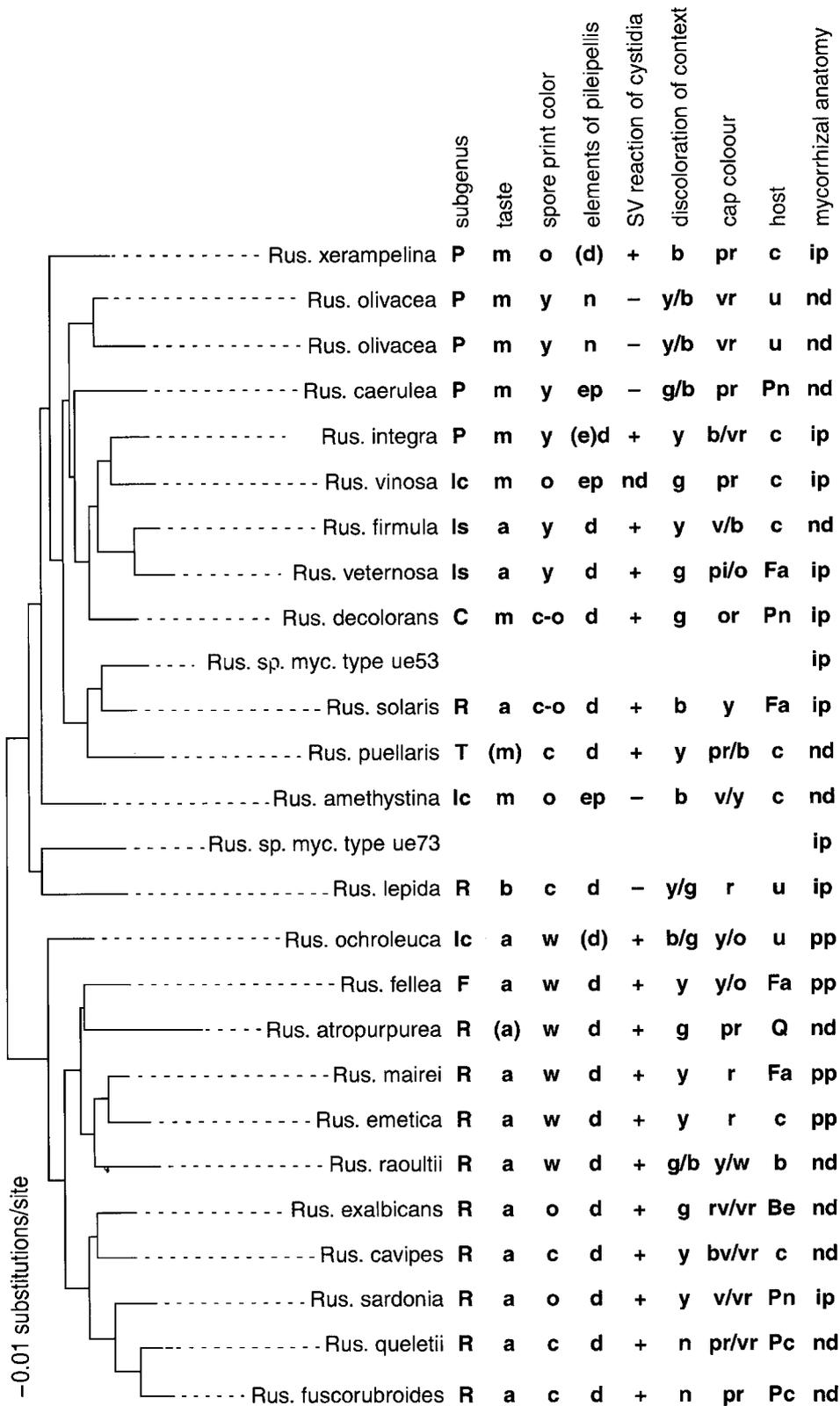


Fig. 5. Unrooted topology of a maximum likelihood analysis calculated from ITS sequences of *Russula* species from the subgenera *Russula* (Rus), *Incrustatula* (Inc), *Tenellula* (Ten), *Coccinula* (Coc), *Polychromidia*, and *Insidiosula* and from sect. *Felleinae* (Fel) of *Russula*, subg. *Ingratula* under the HKY85 DNA substitution model. Bootstrap values from 100 replicates of fast bootstrap, percentage values < 70 % not shown. Rus. myc. type – unidentified mycorrhizal type formed by *Russula* sp. Names of species with identified mycorrhizae are shaded.

Anhang 2: Fig. 5. aus EBERHARDT (2002)

Fig. 6. Table, summarizing classification and features of species (following ROMAGNESI 1967, EINHELLINGER 1985, GRÖGER 1996) appended to the same topology as in Fig. 5. Rus. – *Russula*. Subgenus: *Russula* (R), *Incrustatula* (Ic), *Tenellula* (T), *Coccinula* (C), *Polychromidia*, *Insidiosula* (Is) and from *Ingratula*, sect. *Felleinae* (F). Taste: acrid (a), bitter (b), mild (m). Spore print colour: white (w), crème (c), ochre (o), yellow (y). Elements of the pileipellis: dermatocystidia (d), untypical dermatocystidia ((d)), dermatocystidia and encrusted dermatocystidia ((e)d), encrusted primordial hyphae (ep). Reaction of cystidia with sulfovanillin: positive (+), negative (-), not determined (nd). Discoloration of context: browning (b), greying (g), yellowing or yellowish (y); the extend of the discoloration of the context is rather different between species and in many species dependent on age and environmental conditions. Cap colour: white (w), yellow (y), ochre (o), orange (or), red (r), pink (pi), violet (v), brown (b), brown violet (bv), purple (pr), variable, including greenish, ochre, brownish, violet, vinaceous and other colours (vr); cap colours are generally very variable in *Russula* species and dependent on age and environmental conditions. Host (principal host): conifers (c), broadleaves (b), unspecific (u), *Betula* (Be), *Fagus* (Fa), *Quercus* (Q), *Picea* (Pc), *Pinus* (Pn). Mycorrhizal anatomy: outer mantle layers with irregular pseudoparenchyma (ip), pseudoparenchyma with polygonal cells (pp), not determined (nd).

Anhang 2: Text zu Fig. 6. aus EBERHARDT (2002)



© DGM 2002

Anhang 2: Fig. 6. aus EBERHARDT (2002)

Lebenslauf

Name: Beenken
Vorname: Ludwig, Johann, Christoph
Geboren am: 14.7.1966 in München

Schulbildung

1972-1976 Volksschule, München.
1976-1977 Hauptschule, München.
1977-1987 humanistisches Maximilians-Gymnasium, München.
1988-1989 Zivildienst.

Universität

1989-1995 Studium der Biologie an der Ludwig-Maximilians-Universität München.
Hauptfach: Systematische Botanik.
Nebenfächer: Physiologische Botanik, Zoologie, Ökologie.
1994-1995 Diplomarbeit in systematischer Botanik bei Prof. Dr. R. Agerer mit dem Thema: „Morphologische und molekularbiologische Charakterisierung von Ektomykorrhizen der Gattung *Inocybe*“.
1996 Beginn der Dissertation bei Prof. Dr. R. Agerer am Institut für Systematische Botanik der LMU München.

Folgende Arbeiten wurden vorabpubliziert:

- BEENKEN L (2001a) *Russula aeruginea* Lindbl. ex Fr. + *Betula pendula* Roth. Descr. Ectomyc. 5: 107-113.
- BEENKEN L (2001b) *Russula alnetorum* Romagn. + *Alnus viridis* (Chaix) DC. Descr. Ectomyc. 5: 115-123.
- BEENKEN L (2001c) *Russula atroglauca* Einhellinger + *Betula pubescens* Ehrh. Descr. Ectomyc. 5: 125-130.
- BEENKEN L (2001d) *Russula cyanocantha* (Schaeff.) Fr. + *Fagus sylvatica* L. Descr. Ectomyc. 5: 131-137.
- BEENKEN L (2001e) *Russula delica* Fr. + *Tilia* sp. Descr. Ectomyc. 5: 139-145.
- BEENKEN L (2001f) *Russula densifolia* Secr. ex Gil. + *Fagus sylvatica* L. Descr. Ectomyc. 5: 147-155.
- BEENKEN L (2001g) *Russula densifolia* Secr. ex Gil. + *Picea abies* (L.) Karsten. Descr. Ectomyc. 5: 157-161.
- BEENKEN L (2001h) *Russula foetens* Pers. ex Fr. + *Fagus sylvatica* L. Descr. Ectomyc. 5: 163-168.
- BEENKEN L (2001i) *Russula medullata* Romagn. + *Populus tremula* L. Descr. Ectomyc. 5: 169-174.
- BEENKEN L (2001j) *Russula nothofaginea* Sing. + *Nothofagus dombeyi* (Mirbel) Oersted. Descr. Ectomyc. 5: 175-179.
- BEENKEN L (2001k) *Russula versicolor* J. Schaeff. + *Betula pubescens* Ehrh. Descr. Ectomyc. 5: 181-185.
- BEENKEN L (2001l) *Russula vesca* Fr. + *Quercus robur* L. Descr. Ectomyc. 5: 187-192.
- BEENKEN L (2001m) *Russula vinosa* Lindbl. + *Picea abies* (L.) Karsten. Descr. Ectomyc. 5: 193-198.
- BEENKEN L (2001n) *Russula virescens* (Schaeff.) Fr. + *Quercus robur* L. Descr. Ectomyc. 5: 199-203.

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig angefertigt und nur die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe.

München, den