

Die Gattung *Leccinum* s.l. in Europa

Teil 1: Artkonzepte und Barcoding (eine Einführung) und Teil 2a: die Gattung *Leccinellum* in Europa – ein Überblick und die europäischen Taxa der Sektionen *Leccinellum* und *Calida* sect. nov.

CHRISTOPH HAHN¹

HAHN C (2020) – The genus *Leccinum* s.l. in Europe. Part 1: species concepts and barcoding (an introduction) and part 2a: The genus *Leccinellum* in Europe – an overview and the European species of sect. *Leccinellum* and *Calida* sect. nov. *Mycol. Bav.* **20**: 103-153.

Key words: species concepts, DNA-Barcoding, ITS, *Leccinum*, *Leccinellum* sect. *Calida*, *Leccinellum* sect. *Hemixantha*, *Leccinellum aberrans*, *Leccinellum crocipodium*, *Leccinellum corsicum*, *Leccinellum pseudoscabrum*, *Leccinellum tlemcenense*

Summary: Different species concepts are summarized, potentials and limits of Barcoding in *Leccinum* s.l. are discussed, and a combination of ecological, morphological and genetical species concepts are recommended and used in this paper. The status of the genus *Leccinellum* as an entity for yellow, blackening leccinoid boletes is discussed and confirmed. Two new sections are described as new. The European species of the sections *Leccinellum* and *Calida* are discussed and delimited. As results *Boletus tlemcenensis* is considered as an older name for *Boletus lepidus* and is transferred to the genus *Leccinellum*. Furtherly the following new combinations are made: *Leccinellum aberrans* (replacing *Leccinum blumii*, the former nomen novum für *Boletus aberrans*), *Leccinellum rugosiceps*, *L. pseudoscabrum* var. *brunneobadium*, *L. pseudoscabrum* f. *pseudocarpini*.

Zusammenfassung: Es werden unterschiedliche Artkonzepte dargestellt und zusammengefasst, Möglichkeiten und Grenzen des Barcodings in der Gattung *Leccinum* s.l. diskutiert und eine kombinierte Anwendung des Ökologischen, Morphologischen und Genetischen Artkonzepts empfohlen und hier angewandt. Die Berechtigung und die Definition einer eigenen Gattung *Leccinellum* für schwärzende, gelbe Raufüße wird darauf basierend diskutiert und akzeptiert, die Gattung *Leccinellum* wird in drei Sektionen eingeteilt, von denen zwei neu beschrieben werden, und die in Europa vorkommenden Arten der Sektionen *Leccinellum* und *Calida* werden ausführlich diskutiert und gegeneinander abgegrenzt. Hierbei wird *Boletus tlemcenensis* als älterer Name für *Boletus lepidus* eingeführt und in die Gattung *Leccinellum* überführt. Für *Leccinum blumii* wird wieder auf das in der Gattung freie Epitheton *aberrans* zurückgegriffen. Weitere neue Kombinationen sind *Leccinellum rugosiceps*, *L. pseudoscabrum* var. *brunneobadium*, *L. pseudoscabrum* f. *pseudocarpini*.

Vorbemerkung

Die Anzahl für Europa anerkannter Arten innerhalb der Gattung *Leccinum* Gray s.l. (Raufußröhrlinge bzw. Raufüße ohne gastroide Arten) schwankt zwischen 16 (DEN BAKKER & NOORDELOOS 2005) und ca. 40 (z.B. LANNOY & ESTADÈS 2001). Die unterschiedliche Auffassung hinsichtlich des Trennens oder Synonymisierens von Taxa

Anschrift des Autors: ¹Grottenstr. 17, D-82291 Mammendorf, E-Mail: ch.j.hahn@gmail.com

der Gattung *Leccinum* s.l. sei am Beispiel der Heiderotkappe, *Leccinum versipelle* (Fr. in Fr. & Hök) Snell, verdeutlicht: DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) fassen alle „Rotkappen“ (inklusive heller, eventuell albinotischer Taxa), die an Arten der Gattung *Betula* als Symbiosepartner gebunden sind, zu einer einzigen polymorphen Art zusammen. KORHONEN (2012) hingegen gibt als Vertreter eines engen Artkonzepts ein Plädoyer ab, sechs birkenbegleitende Rotkappen auf Artrang anzuerkennen. Hintergrund dieser Diskrepanz ist aber wohl nicht nur auf den in der Taxonomie oft anzutreffenden Gegensatz zwischen „Spaltern“ und „Zusammenwerfern“ (im englischen Sprachraum „splitter vs. lumpers“ – vgl. SVENSSON 1992, FAURBY et al. 2016) zurückzuführen, sondern beruht auch auf teils in sich deutlich unterschiedlichen, jeweils angewandten Artkonzepten. In Bezug auf die Gattung *Leccinum* s.l. betrifft dies vor allem die Unterschiede zwischen genetischen Artkonzepten (z.B. dem Barcoding) und „klassischen“ Konzepten wie dem Morphologischen oder dem Ökologischen Artkonzept (oder einer Verbindung der beiden zusammen mit dem Klassischen Artkonzept – siehe unten).

Ein Problem innerhalb der Gattung *Leccinum* s.l. ist hierbei, dass die für das Barcoding beliebte Region ITS zumindest in Bezug auf die (allerdings variabelere, weniger konservative) ITS1-Region durch Insertion und Repetition von Mikro- bzw. Minisatelliten (vgl. DEN BAKKER et al. 2004) nur eingeschränkt nutzbar ist. Die Minisatelliten müssen vorher erkannt werden und vor dem Alignment aus den Datensätzen entfernt werden. BINDER & HIBBET (2006) nutzen daher vor allem und DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) zum Teil die 28s-rDNA (LSU) zur Artunterscheidung. Diese Region ist aber für sich allein genommen – ebenso wie die 18s-rDNA (SSU) meist zu konservativ, um damit nah verwandte Arten zu unterscheiden:

„The choice of rRNA genes depends on the purpose. The different genes are conservative to different degrees. The 18s and 28s rDNA are relatively more conserved compared with the ITS regions. Therefore the SSU and LSU genes are bound to be more efficient in differentiating higher taxonomic levels, such as families and genera.“ (RHAGUKUMAR 2017: 334)

Die nicht von Minisatelliten betroffene ITS2-Region allein ist zu kurz und ebenfalls zu konservativ (siehe unten bzw. COLEMAN 2015: 5), um eine gute Auflösung zu garantieren. Kurz gesagt: die Arterkennung über Barcoding ist in der Gattung *Leccinum* erschwert. Dies wiederum macht die Entscheidungsfindung hinsichtlich der Anerkennung von Taxa auf Artebene nicht einfach, wenn das Barcoding ein anderes Ergebnis als klassische Konzepte liefert.

Stehen sich klassische Artkonzepte und das Barcoding gegenüber, so wird zumindest von einigen, aber nicht allen Autoren gerne dem Barcoding der Vorzug gegeben. Genau deshalb ist die Gattung *Leccinum* s.l. so spannend. Weil hier ja das Barcoding erschwert ist, bleibt die Anwendung „klassischer“ Artkonzepte als Alternative erhalten. Oder besser: die Synthese unterschiedlicher Artkonzepte, selbstredend unter Miteinbeziehung der molekularen Ergebnisse, erscheint hier besonders erstrebenswert.

Um diese Synthese zu ermöglichen, werden zu Beginn dieses Reviewartikels zur Gattung *Leccinum* s.l., welcher als mehrteilige Serie angelegt ist (erzungen durch die hohe Anzahl beschriebener Taxa), als erster Teil unterschiedliche Artkonzepte zusammengefasst und verglichen.

Im zweiten Teil des Reviewartikels wird die Gattung *Leccinellum* Bresinsky & Manfr. Binder betrachtet – hierbei liegen die Schwerpunkte in diesem Beitrag auf der Abgrenzung der Gattung *Leccinellum* von anderen „Raufüßen“, der Untergliederung der Gattung und auf Artebene auf den deutlich gelbporigen Taxa der Gattung. Es wird hierbei diskutiert, dass gerade in der Gattung *Leccinellum* die ökologische Einnischung der einzelnen Taxa von Bedeutung sein kann, dass aber auch manche – aber nicht alle – morphologischen Merkmale in ihrer Wichtigkeit wohl früher überschätzt wurden. Die Folgebeiträge dieser geplanten Artikelserie werden den Rest der Gattung *Leccinellum* sowie die Gattung *Leccinum* s.str. behandeln.

Teil 1: Einführung in Artkonzepte

Einleitung

„Die Gattung *Leccinum* ist morphologisch wie physiologisch einheitlich und kann makroskopisch leicht erkannt werden. Die Arterkennung ist dagegen oft recht schwierig!“ (ENGEL et al. 1983: 9).

Hinsichtlich der makroskopischen Erkennbarkeit der Gattung *Leccinum* muss die Aussage heutzutage stark relativiert werden. So ist die makroskopische Definition der Gattung *Leccinum* in Nordamerika alles andere als einfach (vgl. SMITH & THIERS 1968, 1971). Auch in Europa sind Arten mit leccinoidem Habitus (langstielig, Stiel mit Schüppchen besetzt) mittlerweile in drei Gattungen untergebracht: *Leccinum*, *Leccinellum* und *Hemileccinum* Šutara. Insbesondere die Abgrenzung zu *Hemileccinum* ist hierbei mit klassischen Artkonzepten sehr schwierig (vgl. KUO & ORTIZ-SANTANA 2020).

ENGEL et al. (1983) stellen 27 europäische Arten der Gattung *Leccinum* s.l. (inkl. *Leccinellum*) vor, merken aber an, dass einige Arten gerade erst neu beschrieben wurden und dass die Monographie noch nicht als vollständig erachtet werden sollte: „Ich bin mir bewusst, daß auch heute die Kenntnis der *Rauhstielröhrlinge* noch unvollkommen ist, daß noch Klärendes und Neues zu erwarten ist. Daher kann dies Buch keine abgeschlossene Sache darstellen, sondern soll das zur Diskussion stellen, was die Werke von Watling (1970) und Pilat & Dermek (1974) beinhalten und was die Herren Prof. Dr. Roy Watling (Edinburgh) und Aurel Dermek (Bratislava), mit denen ich in engem brieflichen Kontakt stehe, mir an Informationen und an Unterlagen (so an Farbaquarellen) freundlicherweise zur Verfügung stellten.“ (ENGEL et al. 1983 – Vorwort, bzw. ENGEL et al. 1978)

LANNOY & ESTADÈS (1995) behandeln in ihrer französischsprachigen Monographie insgesamt 35 Arten (zzgl. einiger Varietäten und Formen) ausführlich, gehen aber leider

auf mehrere in ENGEL et al. (1983) enthaltene und abgebildete Arten nicht oder nur am Rande ein. LANNOY & ESTADÈS (1995) stellen insbesondere anatomische Merkmale wie den genauen Aufbau der Hutdeckschicht – den Vorarbeiten von BLUM (1962, 1967a, b, 1969) folgend – in den Fokus. Ihre Beschreibungen sind in sich konsistenter als in ENGEL et al. (1983). ENGEL et al. (1983) ist eine Kompilation der Vorarbeiten von z.B. SINGER (1967), PILÁT & DERMEK (1974) und WATLING (1970), die durch eigene Anmerkungen des Erstautors ergänzt werden. Durch den kompilatorischen Ansatz sind die einzelnen Artbeschreibungen oft nicht gut vergleichbar, da immer wieder unterschiedliche Merkmale behandelt werden. Da LANNOY & ESTADÈS (1995) jedoch nicht alle Arten aus ENGEL et al. (1983) bearbeitet hatten, ist die auf dem von den beiden Autoren verwendeten Artkonzept für Europa zu erwartende Artenzahl größer als die von ihnen akzeptierten 35 Arten. LANNOY & ESTADÈS (2001) haben für ihren monographischen Schlüssel schließlich ein paar Lücken geschlossen und nun 39 Arten direkt anerkannt und zudem einige weitere Arten zumindest erwähnt bzw. kurz diskutiert, ohne abschließend den Status derselben festzulegen.

Die Zahl anerkannter Arten stieg also Ende des 20. und Anfang des 21. Jahrhunderts stetig, der Bestimmungsaufwand ebenso, da für die Unterscheidung so vieler Arten ein entsprechend großes Merkmalsspektrum – sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch und/oder makrochemisch – erhoben werden musste, um die damals aktuellen Schlüssel verwenden zu können.

DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) gingen schließlich in eine gänzlich andere Richtung. Sie reduzierten die für Europa anerkannten Arten in der Gattung *Leccinum* s.l. auf nur noch 16:

„Sixteen species are accepted for the European continent, of which one, *Leccinum albo-stipitatum*, is described as new to science.“ (DEN BAKKER & NOORDELOOS 2005: 511).

Weshalb *Leccinellum lepidum* (H. Bouchet ex Essette) Bresinsky & Manfr. Binder oder *Leccinellum corsicum* (Rolland) Bresinsky & Manfr. Binder weggelassen wurden, obwohl sie erwähnt wurden (als Fußnote), wird nicht erklärt. Es handelt sich um gut definierte und anerkannte, mediterrane Arten der Gattung i.w.S., sodass zumindest die erwähnte Anzahl der für Europa anerkannten Arten 18 hätte sein müssen – wenn zwei Arten nicht behandelt werden (warum auch immer), heißt das nicht, dass sie nicht existieren. Zumal der Gattungsname *Leccinum* sogar auf dem von MICHELI (1729) verwendeten Begriff „Leccino“ für *Boletus corsicus* Rolland (\equiv *Leccinellum corsicum*) beruht (vgl. SINGER 1967: 82). Unabhängig davon fehlen aber auch weitere, aus Europa beschriebene Taxa in der Revision – wie z.B. *Leccinum crocistipidosum* H. Engel & Dermek aus dem *Leccinum scabrum*-Formenkreis, obwohl diese Art in der Gattungsbearbeitung von ENGEL et al. (1983) sowohl abgebildet als auch beschrieben wird.

DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) basieren ihr Artkonzept v.a. auf den Ergebnissen der Analyse dreier Loci der DNA: ITS2, *Gapdh*, 28s-rDNA (LSU), während die Vorstudien wie ENGEL et al. (1983), LANNOY & ESTADÈS (1995, 2001), MUÑOZ (2005) rein auf der Morphologie der untersuchten Taxa basieren. Insofern stehen sich hier

unterschiedliche Artkonzepte gegenüber. Doch auch DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) haben sich nicht ausschließlich auf genetische Befunde gestützt – sie versuchten, die molekularen Ergebnisse und morphologische Merkmale zu korrelieren bzw. die Morphologie anhand der Genetik zu bewerten und so auch die Aussagekraft mancher morphologischer Merkmale zu prüfen bzw. zu bewerten. Einige der von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) vorgeschlagenen Synonymisierungen werden allerdings ohne zugrundeliegende DNA-Untersuchungen vollzogen (beispielsweise mangels sequenzierbaren Typusmaterials) oder beruhen auf nicht unbedingt repräsentativen Kollektionen von Taxa, von denen keine Sequenzen von Typusmaterial vorliegen. Manche Schlüsse von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) widersprechen sogar den eigenen genetischen Befunden der Autoren (vgl. auch KLOFAC 2007 hinsichtlich der Diskussion zu *Leccinum cerinum* Korhonen).

Das Konzept von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) wurde in Europa schnell aufgegriffen, obwohl es teils im direkten Widerspruch zu den Ergebnissen anderer, ebenfalls genetischer Studien wie z.B. BINDER & BESL (2001) oder BINDER & HIBBET (2006) steht, die andere Loci der DNA als Basis für ihre Stammbäume verwendeten. Auch der von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) erstellte Bestimmungsschlüssel wurde von einigen Autoren direkt übernommen – so z.B. von GRÖGER (2006), was einen doch großen Einfluss im deutschsprachigen Raum erwirkte. KIBBY (2006) greift ebenfalls (zumindest größtenteils) das Konzept von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) für seinen synoptischen Schlüssel der Gattung *Leccinum* s.l. in Großbritannien auf, ebenso wie die „Funga Nordica“ (KNUDSEN & TAYLOR 2008, 2012). In gängigen Schlüsselwerken findet man nun also eine vergleichsweise kleine, überschaubare Gattung *Leccinum* s.l., und damit sind auch die Schwierigkeiten bei der Artbestimmung deutlich gesunken – wenn man das Konzept so anerkennt. Selbst kritische, diskussionswürdige Ergebnisse von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) wie die Neubeschreibung der „Esenrotkappe“ als *Leccinum albstipitatum* den Bakker, obwohl für diese Art ältere Namen zur Verfügung stehen – so z.B. *Leccinum leucopodium* (Pers.) Dörfelt & G. Berg – wurden direkt von MycoBank und IndexFungorum als „current name“ übernommen.

KLOFAC (2007) greift in seinem Gattungsschlüssel das Konzept von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) nicht auf, sondern behält das frühere, engere Konzept bei und diskutiert das „neue“, breite Konzept kritisch. Folglich schlüsselt er 44 Arten (zzgl. Varietäten und Formen) für Europa aus. Kritik an dem breiten Konzept von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) wird beispielsweise auch von KORHONEN (2011, 2012) am Beispiel von *Leccinum versipelle* s.l. geübt.

Nun stehen sich also zwei Konzepte gegenüber – das stark reduzierende (und nicht vollständige, weil nicht alle beschriebenen Taxa aufgreifende) Konzept von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005), dem im Moment wohl die meisten Autoren folgen, und das auf LANNOY & ESTADÈS (1995, 2001) und ENGEL et al. (1983) beruhende, z.B. von KLOFAC (2007) vertretene Konzept.

ITS-Region (Internal Transcribed Spacer) – ITS1 und ITS2

Die Barcoding-Region ITS ist Grundlage vieler molekular-phylogenetischer Stammbäume (vgl. WHITE et al. 1990,) und wird auch in vielen Gattungen zur Überprüfung von Artkonzepten bei Pilzen genutzt (CHASE & FAY 2009, FAJARNINGSIH 2016). Innerhalb der Boletales seien hierfür beispielhaft BEUGELSDIJK et al. (2008), BINDER (1999), JAROSCH (2001), JARGEAT et al. (2014) und RUSEVSKA et al. (2016) genannt.

Die als RNA transkribierte ITS-Region dient als Spacer (Abstandhalter) bei der Synthese von Ribosomen, wird später aber wieder aus dem Ribosom entfernt und abgebaut (vgl. COLEMAN 2015, MICHOT et al. 1983).

Die ITS-Region codiert also – im Gegensatz zu Strukturgenen – nicht die Reihenfolge von für die Proteinbiosynthese zu verknüpfenden Aminosäuren (vgl. GEMBALLA et al. 2010: 159 ff). Die ITS-Region enthält somit keine Codons, und Punktmutationen führen mangels Genprodukt zu keinen schadhafte Veränderungen von Proteinen. Folglich überrascht es nicht, dass die Mutationsrate der ITS-Region im Schnitt deutlich höher als bei Strukturgenen ist. Nach COLEMAN (2015: 2) ist sie um den Faktor 100 erhöht. Dies ermöglicht die Verwendung der ITS-Regionen für phylogenetische Rekonstruktionen auf Art- bzw. Gattungsebene, denn durch die erhöhte Mutationsrate unterscheiden sich auch relativ nah verwandte Taxa, jedoch ist gewöhnlich die Mutationsrate niedrig genug, damit sich nicht bereits innerartlich eine zu große Variationsbreite einstellt. So sind die z.B. beim Menschen für Vaterschaftstests untersuchten Mikro- bzw. Minisatelliten – kurze Sequenzen, die sich mehrfach wiederholen und in nichtkodierenden Bereichen (Introns) befinden, sodass sie nach der Transkription beim Prozessieren der mRNA ohnehin herausgeschnitten werden und somit frei mutieren können, ohne zu schaden – so variabel, dass man damit einzelne Individuen unterscheiden kann, aber selbstredend keine Arten (vgl. BUTLER 2009).

Da die ITS-Region keine Peptidkette codiert, könnte auch hier ein freies Mutieren, ähnlich wie bei den für Vaterschaftstests verwendeten Introns, denkbar sein. Die beiden aus der ITS-Region gebildeten RNA-Stränge (man unterscheidet zwischen der ITS1- und der ITS2-Region) haben jedoch im Gegensatz zu den Introns eine Aufgabe (eben als Abstandhalter) und werden hierfür eigens prozessiert (vgl. COLEMAN 2015). So bilden sich aus den beiden ITS-RNA-Strängen jeweils Sekundärstrukturen, indem der jeweils gebildete RNA-Strang mit sich selber durch Bilden von Schleifen einen Doppelstrang bildet – es werden so Helices aus mit sich selbst gepaarten RNS-Strängen gebildet – vgl. MICHOT et al. (1983: fig. 1a, 1b, 2a, 2b), COLEMAN (2015: fig. 1, 2). Damit diese Selbstverknüpfung möglich ist, müssen die entsprechenden Basenfolgen mit dem sich anknüpfenden Teil der RNA kompatibel sein. Punktmutationen können sich folglich bei der Bildung der für die Ribosomensynthese zeitweise wichtigen Sekundärstruktur der beiden Abstandhalter ITS1 und ITS2 schädlich auswirken.

Ein weiterer Aspekt, der dafür sorgt, dass die ITS-Region nicht frei mutieren darf, sind Anknüpfungspunkte für Proteine – so z.B. für das Nop15-Protein, welches Teil eines Proteinkomplexes ist, welcher für die Prozessierung der ITS2-RNA zuständig ist:

„Interestingly, Granneman et al. [21], using yeast, showed by chemical modification protection that this same region, the 30 side of helix II and the adjacent single-stranded purine-rich sequence, is the residence of the Nop15 protein, part of the large protein complex responsible for ITS2 processing.“ (COLEMAN 2015: 5, vgl. GRANNE-MAN et al. 2011)

Der Anbindungsbereich für Nop15, ein Teil der ITS2-Region, ist daher u.a. bei Pilzen (z. B. Hefen) sogar sehr konservativ: „In addition, ITS2 contains an enigmatic and highly conserved single-stranded region just 30 to helix II in yeasts, plants, and animals (black underline in Figures 1 and 2B).“ (COLEMAN 2015: 5).

Kurz gesagt: die ITS-Region wird durch Reparaturmechanismen (vgl. z.B. GOE-DECKE & PFEIFFER 2008) geschützt und mutiert nicht frei – manche Bereiche besser, andere schlechter, denn sonst könnten manche Bereiche nicht konservativer als die anderen sein. So ist die gesamte ITS2-Region konservativer als die leichter mutierende ITS1-Region: „...particularly the more stable ITS2, have served to reconstruct family, genus, and species evolutionary histories.“ (COLEMAN 2015: 3).

Da die von den ITS-Regionen durch Transkription gebildeten RNA-Moleküle prozessiert werden, gibt es auch innerhalb der ITS Introns, die nachträglich herausgeschnitten werden und die beispielsweise Mikrosatelliten enthalten können. So haben DEN BAKKER et al. (2004) gezeigt, dass die ITS1-Region in der Gattung *Leccinum* eine auffallend große Heterogenität in der Länge zeigt. Hierfür sind Insertionen von Minisatelliten verantwortlich, die sich durch die mehrfache (12 bis 36fache) Wiederholung der Sequenzen CTATTGAAAAG bzw. CTAATAGAAAAG und Mutationen derselben zeigen (DEN BAKKER et al. 2004). Solche Introns müssen für das Erstellen von Stammbäumen aus der Analyse entfernt werden, da sie viel schneller mutieren als die restliche ITS-Region und somit zu variabel sind, insbesondere hinsichtlich der Anzahl der Wiederholungen.

Abgesehen von zu eliminierenden Introns kann es beim Alignment der ITS-Sequenzen zu Problemen kommen, wenn für die Stammbaumanalyse zu weit entfernt verwandte Arten einbezogen werden, da die ITS-Sequenzen dann bereits zu unähnlich sein bzw. generell Insertionen und Deletionen große Probleme bereiten können (vgl. BRUNS 2001). Hierbei ist die Kenntnis der zu bildenden Sekundärstruktur der ITS1 und ITS2 hilfreich, verlangt aber besondere Kenntnisse der Person, die das Alignment vornimmt.

In Bezug auf das Barcoding, also das Erkennen und Definieren von einzelnen Arten, kann wiederum die ITS-Sequenz auch zu wenig variabel sein – biologische Arten können folglich auch die gleiche ITS-Sequenz aufweisen: „Lack of ITS variation does not provide evidence of conspecificity. It only means that taxa are closely related.“ (BRUNS 2001: 10).

Thomas D. Bruns ist einer der Pioniere hinsichtlich der Verwendung der ITS als Grundlage der Artbestimmung bzw. der Phylogenie nah verwandter Arten – so ist er z.B. der Coautor der Grundlagenarbeit von WHITE et al. (1990). Die Aussage, dass auch eine identische ITS nicht per se als Nachweis für Konspezifität angesehen

werden sollte, bestätigen BEKER et al. (2016: 63) beispielsweise für die Gattung *Hebeloma* (Fr.) P. Kumm. Sie diskutieren mehrere Fälle (Artenpaare, Artengruppen), die genetisch im Moment nicht auflösbar sind, sich aber morphologisch-anatomisch sehr klar unterscheiden lassen und deshalb von den Autoren auf Artebene anerkannt werden. Auf der anderen Seite gibt es auch Beispiele in derselben Gattung, wo die Auflösung aufgrund zu hoher Variabilität der ITS (oder anderer Loci) schwierig bis nicht möglich ist – konkret sei hier der *Hebeloma velutipes*-Komplex genannt. Man kann zwar *Hebeloma leucosarx* P.D. Orton, *H. incarnatum* A.H. Sm. und *H. velutipes* Bruchet mit Hilfe anderer Loci genetisch trennen, hinsichtlich der ITS-Region zeigen aber einige *H. velutipes*-Kollektionen ITS-Sequenzen, die für eine der beiden anderen genannten Arten typisch ist: „*The velutipes-complex in H. sect. Velutipes is a special case because H. velutipes is rather more variable intergenomically than commonly found in Hebeloma (Aanen et al. 2001, Chap. IX), but in fact it is easy to distinguish from both H. leucosarx and in H. incarnatum with one or several loci. The ITS of many H. velutipes collections includes a H. leucosarx and H. incarnatum ITS variant.*“ (BEKER et al. 2016: 63) – vgl. auch AANEN et al. (2001).

Auch bei den Boletales ist bekannt, dass innerhalb einer Gattung die ITS-Region eine artabhängige Variabilität zeigt – so z.B. bei der Gattung *Paxillus* Fr. Während die ITS-Region von *Paxillus cuprinus* Jargeat, Gryta, Chaumeton & Vizzini, *P. involutus* (Batsch : Fr.) Fr. s. str. und *P. obscurisporus* C. Hahn in sich jeweils sehr einheitlich ist, ist die Variationsbreite der ITS-Region bei *Paxillus ammoniavirescens* Contu & Dessi s.l. sehr groß (JARGEAT et al. 2014). Es scheint sich also selbst bei sehr nah verwandten Arten die Mutationsrate der ITS-Region deutlich zu unterscheiden, wodurch die Anwendbarkeit des ITS-Barcodings für die Arterkennung bzw. -definition jeweils im Einzelfall geprüft werden müsste und folglich Unterschiede oder Übereinstimmungen der ITS-Sequenzen nicht per se als Entscheidungskriterium verwendet werden können.

Für die Verwandtschaftsanalyse innerhalb von Familien oder Ordnungen hat es sich wegen der Schwierigkeiten, die die ITS-Region hier macht, durchgesetzt, Stammbäume anhand mehrerer Gene, darunter auch Strukturgene, zu berechnen. So beruhen in der Ordnung Boletales bzw. die Boletaceae die z.B. von BINDER & HIBBET (2006), NUHN et al. (2013) oder WU et al. (2015) erstellten Stammbäume auf Multigenanalysen.

Für die Auflösung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb einer Gattung, also die Gruppierung nah verwandter Arten in monophyletische Sektionen sowie die Unterscheidung einzelner Arten, sind die meisten auf Ordnungs- oder Familienebene verwendeten Loci zu konservativ. Hier wird daher weiterhin gerne auf die Barcodingregion ITS, aber eben auch – aufgrund der Probleme der ITS-Region – auf die als Blaupause für die RNA der LSU und SSU dienenden Gene der DNA zugegriffen. So haben BINDER & BESL (2001) versucht, die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung *Leccinum* s.l. durch Vergleich der 28s-rDNA (LSU) zu rekonstruieren.

Artkonzepte – allgemein und in der Gattung *Leccinum* s.l.

Nachfolgend werden das Biologische, das Morphologische, das Ökologische und Genetische Artkonzept kurz erläutert und zusammengefasst, da diese jeweils einzeln oder auch kombiniert in den unterschiedlichen Artauffassungen in der Gattung *Leccinum* angewendet werden. Es wird hierbei als Vereinfachung aber nicht zwischen den Begriffen „Artkonzept“ und „Arterkennung“ differenziert. Letzteres wäre genau genommen die Anwendung, also das Erkennen von Arten, ersteres die Grundlage für diese Erkennung.

Das **Biologische Artkonzept** beruht auf der Kreuzbarkeit innerhalb von Populationen bzw. zwischen Teilpopulationen. MAYR (1942) definiert die biologische Art entsprechend als „*groups of actually or potentially interbreeding natural populations which are reproductively isolated from other such groups*“ (zitiert nach ALDHEBIANI 2018: 438). Die reproduktive Isolation ist somit entscheidend für die Unterscheidung von Arten. Anders ausgedrückt gehören Populationen, die im gleichen Gebiet vorkommen und daher potentiell in der Lage wären, Nachwuchs zu erzeugen, zu verschiedenen Arten, wenn das Erzeugen von fertilem Nachwuchs nicht möglich ist – sei es aufgrund genetischer Inkompatibilitäten, sei es aufgrund (z.B. bei Pflanzen) unterschiedlicher Bestäuber oder Blühzeiten, sei es bei Tieren aufgrund von Verhalten, das eine Kreuzung verhindert. Erzeugen sie jedoch fertile Nachkommen, so sind sie derselben Art zugehörig („was sich schart und paart gehört zur selben Art“).

Wie ALDHEBIANI (2018) treffend zusammenfasst, gibt es zwei größere Probleme bei der Anwendung des biologischen Artkonzepts. Zum einen kann es bei sich asexuell reproduzierenden Arten per se nicht angewendet werden. Zum anderen kann man geographisch getrennte Teilpopulationen nur sehr erschwert bewerten (z.B. durch künstliches Mischen der Population / durch Kreuzungstests). Eine Anwendung des Biologischen Artkonzepts wird insbesondere auch dann erschwert, wenn Kreuzungstests aufgrund besonderer Symbiosen nicht möglich sind, da die zu kreuzenden Arten nicht in Kultur genommen werden können – so z.B. in der Gattung *Leccinum* (im Gegensatz zur oben erwähnten Gattung *Hebeloma*, in der Kreuzungstests das angewandte Artkonzept stützen). Würde man zudem dieses Artkonzept stringent anwenden, so müssten beispielsweise viele auf Artebene anerkannte Pflanzenarten wegen der Ausbildung von Hybridpopulationen, also aus Kreuzung entstandenen, neuen Populationen, synonymisiert werden. Dies beträfe z.B. viele Weiden (Gattung *Salix* – vgl. GRAMLICH et al. 2018, WAGNER et al. 2018) oder auch Birken (Gattung *Betula* – vgl. ANAMTHAWAT-JÓNSSON & THÓRSSON 2003, TSUDA et al. 2017).

SEIFERT (2014: 85) drückt seine Kritik am Biologischen Artkonzept, wie es MAYR (1942) definiert, sehr deutlich aus: „*It is shown that the species concept of Ernst Mayr does not consider the evolution and modes of reproduction of eucaryotic organisms as a whole. It is only translatable into a taxonomic practice in a very special situation: sexually reproducing and sympatrically occurring organisms that do not exchange genes. Mayr's central criterion of reproductive isolation is not applicable*

to the pervasive cases of reticulate evolution, to numerous groups of organisms with asexual reproduction, to the frequent situations of allopatry and to classification of fossil organisms.“

Die Anwendung des Biologischen Artkonzepts ist folglich nur für Sonderfälle möglich, vor allem für die Entscheidung, ob sympatrisch vorkommende Populationen zu einer gemeinsamen oder zwei getrennten Arten gehören. Ein Problem macht dabei der Aspekt der Netzwerkevolution (vgl. BARONI et al. 2003, GONTIER 2015, HÖRANDL 2014), also das Entstehen neuer Abstammungslinien durch die Verschmelzung bereits bestehender Linien bzw. durch horizontalen Gentransfer.

Später ändert MAYR (1982) seine Definition des Biologischen Artkonzepts: *„A species is a reproductive community of populations (reproductively isolated from others) that occupies a specific niche in nature“*.

Der Fokus auf die reproduktive Gemeinschaft, die eine spezifische Nische in der Natur besetzt, nähert sich dem Ökologischen Artkonzept an (siehe unten).

Hinsichtlich asexueller Organismen ist das **Morphologische Artkonzept** anwendbar. CRONQUIST (1978) definiert beispielsweise Arten als Gruppen von Individuen, die anhand morphologischer Merkmale erkennbar und von anderen Gruppen ähnlicher Individuen sicher und immer unterscheidbar sind. ALDHEBIANI (2018: 438) drückt es, sich auf REGAN (1926) beziehend, so aus: *„In other words, morphological species concept states that a species is a community, or a number of related communities, whose distinctive morphological characters are, in the opinion of a competent systematist, sufficiently definite to entitle it, or them, to a specific name.“*

Auch dieses Artkonzept ist teils problematisch. So ist die Entscheidung, ab wann Populationen für einen „kompetenten Systematiker“ unterscheidbar sind, sehr subjektiv und kaum reproduzierbar, da sie von der jeweiligen Person abhängt, die die Entscheidung trifft (ein generelles Problem – welches bei Pilzen, wo das morphologische Artkonzept gerne angewendet wird, zu unterschiedlichen Schulen führen kann). Auf der anderen Seite können Arten, wenn sie merkmalsarm sind, äußerlich ununterscheidbar sein, dennoch biologische Arten darstellen. In solchen Fällen sind die Merkmale, an denen sich beispielsweise die Individuen der betreffenden Art gegenseitig erkennen, dem „kompetenten Systematiker“ schlicht unbekannt.

Das Morphologische Artkonzept wurde in der Großpilztaxonomie mangels greifbarer Alternativen regelmäßig verwendet, bevor das Genetische Artkonzept anwendbar wurde. So basiert z.B. die Monographie der Gattung *Leccinum* von LANNOY & ESTADÈS (1995) auf diesem Ansatz.

Das **Ökologische Artkonzept** basiert auf der Annahme, dass eine sympatrische Arttaufspaltung nur möglich ist, wenn die sich auseinander entwickelnden Teilpopulationen auf unterschiedliche Nischen ausweichen, da sie sonst in direkter Konkurrenz bleiben und entweder wieder miteinander verschmelzen würden oder sich eine der beiden Teilpopulationen durchsetzen und die andere verdrängen würde. VAN VALEN

(1976: 233) drückt es wie folgt aus: „*A species is a lineage (or a closely related set of lineages) which occupies an adaptive zone minimally different from that of any other lineage in its range and which evolves separately from all lineages outside its range.*“

Dieses Artkonzept versucht mit einzubeziehen, weshalb sich Arten aufgespalten haben, indem ihre ökologische Einnischung nachvollzogen werden kann. Auf die Gattung *Leccinum* bezogen kann dies beispielsweise die Coevolution mit Mykorrhizapartnern (z.B. Nadelbäume bei *Leccinum vulpinum* Watling s.l. im Vergleich zu Laubbäumen bei anderen „Rotkappen“) oder die Spezialisierung auf spezielle Lebensraumtypen sein – so z.B. in Bezug auf Extremstandorte wie Moore (z.B. *Leccinum palustre* M. Korhonen) oder trocken-flachgründige Böden über Schiefer und anthropogen auf Abraumhalden (z.B. *Leccinum schistophilum* Bon).

Das **Genetische Artkonzept** basiert auf folgender Idee (SIMPSON 1943): „*a genetic species is a group of organisms so constituted and so situated in nature that a hereditary character of any one of these organisms may be (possibly, but not necessarily) transmitted to a descendant of any other.*“ (SIMPSON 1943: 146)

Es wird folglich ein vererbbares Merkmal angenommen, welches an die Nachkommen weitergegeben wird. Anhand des Merkmals kann man folglich die Individuen / Populationen, die zur gleichen Art gehören, erkennen. Bezieht man diese Idee auf das Barcoding (siehe oben), so kann man damit für die jeweilige Art typische Basensequenzen spezieller Loci der DNA (z.B. ITS1 und ITS2) meinen.

Anstelle des reinen Vergleichs von Ähnlichkeiten ausgewählter Loci der DNA bzw. der Suche nach typischen Sequenzmustern kann aber auch mithilfe eines Multigenansatzes die zeitliche Abfolge der Artentstehung, also die Phylogenie, untersucht und in das Artkonzept mit einbezogen werden. TAYLOR et al. (2000) drücken es im Rahmen der von ihnen vorgeschlagenen „Genealogical Concordance Phylogenetic Species Recognition“ (GCPSR) so aus: „*Remembering the distinction between species concepts and species recognition, we will use the term Genealogical Concordance Phylogenetic Species Recognition. The strength of GCPSR lies in its comparison of more than one gene genealogy. A requirement of each gene genealogy is that recombination does not occur within the gene, and in practice, parts of genes are often used to construct the genealogies. Where the different gene trees are concordant they have the same tree topology due to fixation of formerly polymorphic loci following genetic isolation; these concordant branches connect species. Conflict among the gene trees is likely to be due to recombination among individuals within a species, and the transition from concordance to conflict determines the limits of species.*“ TAYLOR et al. (2000: 24).

Kurz gesagt – bei der Rekombination werden nicht Teile von Genen, sondern Teile von Chromosomen neu kombiniert. Die Ausprägung unterschiedlicher Allele spezieller Gene, also die genetische Variationsbreite innerhalb einer Population kann dazu führen, dass durch genetische Isolation spezielle Genkombinationen innerhalb der neuen Population fixiert werden. Es geht um die Entstehung von zwei Arten aus einer

vormals variablen, einzelnen Art. Diese Auseinanderentwicklung ist meist ein gradueller Prozess. Es gibt dann folglich keine feste Grenze, wann sich Populationen noch auseinander entwickeln und genau wann sie „plötzlich“ zwei Arten sein sollen. Bei „jungen Arten“ befindet man sich entsprechend in einem Graubereich, bei dem eine Trennung anhand von speziellen Markern kaum möglich ist. TAYLOR et al. (2000: 29) empfehlen daher, dem Artnamen als Zahl das anhand der genetischen Uhr postulierte Alter der Art hinzuzufügen, um zwischen entsprechend unsicheren und klar getrennten Arten unterscheiden zu können. Horizontaler Gentransfer zwischen Arten bzw. Netzwerkevolution (siehe oben, Biologisches Artkonzept) kann hier aber ebenfalls zu nicht eindeutigen Ergebnissen führen. Ein Multigenansatz ist hier aber sicherlich stabiler gegenüber dem Austausch weniger Gene zwischen Arten als der Blick auf nur einen Locus der DNA.

Im Falle von spontaner Artentstehung durch Polyploidisierung greift das Genetische Artkonzept auch nicht, vor allem wenn die Artentstehung erst vor kurzer Zeit passiert ist, sodass sich die DNA-Sequenzen der neu entstandenen Arten nicht von denen der Ausgangspopulationen unterscheiden, wohl aber die Anzahl der Chromosomen im Zellkern. Das klassische Biologische Artkonzept würde hier im Falle sexuell sich fortpflanzender Populationen klar greifen, da es bei unterschiedlichen Chromosomensätzen zu Meioseproblemen kommen kann. Als Gegenbeispiel (bei Gefäßpflanze, hier der Gattung *Betula*) wären hier triploide Hybridpopulationen aus diploiden (*Betula nana* L.) und tetraploiden (*Betula pubescens* Ehrh.) Elternpopulationen (siehe ANAMTHAWAT-JÓNSSON & THÓRSSON 2003) zu nennen. Das Morphologische Artkonzept greift in dem Fall zumindest potentiell, da sich die Polyploidie auf den Phänotyp auswirken kann (was im oben zitierten Fall wiederum nicht der Fall ist, da sich die Hybridpopulationen *Betula nana* x *pubescens* morphologisch nicht von kleinwüchsigen Individuen von *Betula pubescens* unterscheiden lassen – ANAMTHAWAT-JÓNSSON & THÓRSSON 2003). In der Gattung *Leccinum* gibt es mit *Leccinum subcinnamomeum* Pilát & Dermek sogar ein konkretes Beispiel für eine triploide Art. Da triploid, kann *Leccinum subcinnamomeum* sich nicht mit *Leccinum scabrum* oder anderen, nahestehenden Arten kreuzen, da diese diploid sind (siehe BRESINSKY & WITTMANN-BRESINSKY 1995). DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) synonymisieren jedoch *Leccinum subcinnamomeum* und *Leccinum scabrum*, da sie keine greifbaren Unterschiede bei den untersuchten Genen fanden – die Artentstehung (durch Hybridisierung einer diploiden und einer tetraploiden Ausgangsart?) lag wohl nicht lange genug zurück, um bereits aufgrund der sexuellen Isolation und damit mangels Rückkreuzung zu Unterschieden in den untersuchten Sequenzen zu führen. Die unterschiedliche Ploidiestufe diskutieren DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) allerdings nicht einmal, obwohl sie BRESINSKY (1996) zitieren, der explizit erwähnt, dass *Leccinum subcinnamomeum* ein Drittel mehr DNA-Gehalt im Zellkern aufweist als z.B. *Leccinum scabrum*: „... Bezogen auf als ursprünglich angesehene nordamerikanische *Leccinum*-Arten haben die zuletztgenannten Arten den zweifachen Gehalt an Kern-DNA, *L. subcinnamomeum* jedoch den dreifachen. Meine Mitarbeiter und ich

haben diese vielfachen Ganzen eines Grundwertes x (die Vielfachen sind hier also $2x$ und $3x$) als unterschiedliche Ploidiestufen gedeutet. Ob unterschiedliche Ploidiestufen repräsentierend oder nicht, ist es jedenfalls nicht vorstellbar, daß Sippen mit derart großen, konstant messbaren Unterschieden im Kern-DNA-Gehalt dem freien Genaustausch etwa durch Hybridisierung unterliegen könnten. Aus diesem Grund, verbunden mit den festgestellten makroskopischen Merkmalen, halte ich *L. subcinamomeum* für eine eigenständige, gut abgrenzbare Art...“ (BRESINSKY 1996: 62).

DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) wenden hier offenbar nur das Genetische Artkonzept an, ohne auf andere Artkonzepte einzugehen oder diese anzuerkennen bzw. zu prüfen. Oder sie haben diesen Teil der von ihr zitierten Publikation übersehen, da sie weitere Studien, in denen in Bezug auf *Leccinum* die Messungen des Kern-DNA-Gehalts vorgenommen wurden (z.B. BRESINSKY & WITTMANN-BRESINSKY 1995, WITTMANN-MEXINER 1989), nicht zitiert, also nicht aufgegriffen haben.

Viele **weitere Artkonzepte** wurden entwickelt und werden weiterhin neu entwickelt und postuliert. WILKINS (2002) listet beispielsweise 26 unterschiedliche Artkonzepte auf, fasst deren Definitionen zusammen und gibt die zugrundeliegenden Quellen an.

Basieren nun Taxonomen ihre Entscheidung, ob zwei Populationen zu einer oder zu zwei getrennten Arten gehören, auf unterschiedliche Artkonzepte, so werden sie aufgrund der unterschiedlichen Prämissen oft zu widersprüchlichen Ergebnissen kommen. Dies kann zu langen, zeit- und energiezehrenden Diskussionen führen, wie es SEIFERT (2014: 88) ausdrückt – er verwendet den treffenden Ausdruck „*Energy-wasting disputes between taxonomists*“.

Und selbst wenn zwei Taxonomen das gleiche Artkonzept als Basis verwenden, so ist die Entscheidung oftmals immer noch subjektiv (z.B. beim Morphologischen Artkonzept – siehe oben). Basiert die Entscheidung auf reinem Barcoding, verschiebt sich die Diskussion mehr darauf, ab welcher Abweichung in der Sequenz des verwendeten Gens man von zwei Arten sprechen sollte – und auch hier ist dieses Kriterium willkürlich, insbesondere, wenn die Mutationsrate von Taxon zu Taxon unterschiedlich hoch sein kann. Für eine objektivere Entscheidung müsste ein ausgefeilteres Artkonzept verwendet werden, welches die Entstehung der Art evolutionär erklären kann, bzw. diese Evolution in Form von Wahrscheinlichkeiten der korrekten Verzweigungen eines phylogenetischen Baums wiedergeben kann. Im Fall von sich gerade aufspaltenden Populationen bleibt aber auch hier das Problem des Kontinuums zwischen „bereits zwei Arten“ und „noch nicht ganz zwei Arten“ und der Netzwerkevolution.

Der/die Taxonom/in, der/die in Publikationen Thesen hinsichtlich des Aufspaltens in mehrere oder des Zusammenlegens in eine Art aufstellt, sollte sich daher immer bewusst sein, dass seine/ihre Entscheidung a) abhängig von dem von ihm/ihr verwendeten Artkonzept ist und b) von der subjektiven Festlegung von Entscheidungskriterien innerhalb des verwendeten Artkonzepts abhängt.

Niemand sollte folglich davon ausgehen, bei einer Entscheidung „Recht zu haben“ oder Anderen aufzuzeigen, dass sie „Unrecht haben“. Es werden nur Thesen aufgestellt, die allerdings selbstredend begründet gehören. Finden sich in den Begründungen der Thesen logische Widersprüche, kann die Entscheidungsfindung selbst kritisiert und/oder abgelehnt werden. Daraus folgt nicht zwingend, dass die These falsch ist, sondern nur dass sie schwach (oder gar nicht) begründet ist, was dann dazu führt/führen sollte, dass sie abgelehnt wird, bis andere Beobachtungen sie später möglicherweise doch stützen. Das Akzeptieren der auftretenden Subjektivität bei der Artdefinition sollte letzten Endes dazu führen, dass es eben nicht zu energie- und zeitraubenden Disputen unter Taxonomen kommt, sondern zu konstruktiven Diskussionen. Mögliche, unterschiedliche Schulen hinsichtlich der Artauffassung sind eben eine logische Folge. Welcher Schule man nun folgt – z.B. einem engen Artkonzept wie von LANNOY & ESTADÈS (1995) vertreten oder einem breiten Konzept wie von DEN BAKKER (2005) vorgestellt – sollte daher im Einzelfall abgewogen werden. Hierbei ist es eine Hilfe, sich dessen bewusst zu sein, auf welchem Artkonzept oder welcher Kombination von Artkonzepten die jeweilige und auch die eigene Entscheidung basiert.

Teil 2: Die Gattung *Leccinellum* in Europa

Leccinellum Bresinsky & Manfr. Binder, Regensburger Mykologische Schriften 11: 231 (2003)

Originaldiagnose: „*Fungi eiusdem habitus sunt ac Leccinum genus, a quo genere tamen differunt aut pigmentis flavis, quae in omnibus partibus carposomatis reperiuntur, aut, si pigmenta flava modice et tantum ad temous in paucis partibus carposomatis apparunt, pilei cortice e catenis callularum globiformium effecto. Caro ad aerea exposita saepe cito et aequaliter et vehementer colorem mutat, sicut cum prius rubidum, subviolaceum, sublilacinum colorem capit, ad extremum denique canescit vel nigrescit.*“

Gattungstypus: *Boletus nigrescens* Richon et Roze

Bresinsky und Binder (in BRESINSKY & BESL 2003) beschreiben die Gattung *Leccinellum* primär aufgrund der Kombination morphologischer Merkmale. Hierbei wird die gelbe Farbe des Hymenophors zusammen mit meist gelben Grundfarben des Fruchtkörpers und einer Hutdeckschicht, die oft aus Zylindro- und Sphaerocysten besteht, als Merkmalskombination genannt. Bresinsky und Binder merken an, dass die Arten, bei denen die Gelbtöne der Fruchtkörper besonders schwach ausgeprägt sind, die am stärksten durch Sphaerocysten ausgeprägte Hutdeckschicht aufweisen. Als Zusatzargument, die Gattung abzutrennen, verweisen Bresinsky und Binder auf die genetischen Befunde (Stammbaum anhand der 28s-rDNA - LSU) der Vorstudien von BINDER (1999) und BINDER & BESL (2001 – als 2000 zitiert).

BRESINSKY & BESL (2003) nehmen damit in Kauf, dass *Leccinellum* ein Paraphylum darstellen kann, da im zitierten Stammbaum *Boletus longicurvipes* Snell & A.H. Sm., *Boletus rubropunctus* Peck und *Boletus subglabripes* Peck einen eigenen Clade bilden, der allerdings in *Leccinellum* wurzelt, diese drei Arten aber explizit nicht als Teil der Gattung *Leccinellum* angesehen werden. BRESINSKY & BESL (2003) begründen dies durch den morphologischen Unterschied, dass bei diesen drei Arten das Fleisch bei Luftkontakt nicht verfärbt.

Im Jahr darauf wurde diese Abgrenzung der Gattung *Leccinellum* durch einen durch sehr viele Taxa ergänzten, ausführlicheren Stammbaum von BINDER & HIBBET (2006: supplementary fig. 1 – online-supplement zum Artikel) bestätigt – allerdings wiederum inklusive *Boletus longicurvipes*, *B. rubropunctus* und *B. subglabripes* – diesmal durch hohe Bootstrapwerte gestützt. Möchte man die Gattung *Leccinum* anhand dieses erweiterten Stammbaums in einem weit gefassten Sinn erhalten, also auch die Arten der Gattung *Leccinellum* in *Leccinum* behalten wollen, müsste man dem Stammbaum von BINDER & HIBBET (2006) folgend, auch die Gattungen *Chamonixia* Rolland und *Octaviana* Vittad. mit in die Gattung *Leccinum* aufnehmen.

KUO & ORTIZ-SANTANA (2020) schlagen nun genau dies vor. Sie erkennen die Gattung *Leccinellum* nicht an und stellen die Gelben Raufüße wieder in die Gattung *Leccinum*. Sie begründen ihren Schritt durch einen ausführlichen Stammbaum der Boletaceae, in dem viele leccinoide Taxa enthalten sind. Der von KUO & ORTIZ-SANTANA (2020) vorgestellte Stammbaum basiert auf drei Loci: (28S-rDNA, TEF1, RPB2). Hierbei bestätigt sich, dass für den Erhalt einer großen Gattung *Leccinum* gastroide Gattungen wie *Chamonixia*, *Octaviana* sowie ebenfalls *Rossbeevera* T. Lebel & Orihara aufgelöst und die enthaltenen Arten ebenfalls zu *Leccinum* gestellt werden müssten. Konsequenterweise vollziehen KUO & ORTIZ-SANTANA (2020) genau dies und stellen nun auch gastroide Taxa in eine Großgattung *Leccinum*.

Es spricht natürlich nichts dagegen, auch hypogäische Taxa in eine ansonsten pileo-stipitate Gattung mit aufzunehmen – so werden beispielsweise (ebenfalls) in den Boletaceae *Hymenogaster macmurphyi* Zeller & Dodge und *Splanchnomyces behrii* Harkn. jetzt als *Xerocomellus macmurphyi* (Zeller & Dodge) Castellano, Saylor, M.E. Sm. & J.L. Frank und *X. behrii* (Harkn.) Castellano, M.E. Sm. & J.L. Frank geführt (SMITH et al. 2018) – doch bleibt man bei der Gattung *Leccinellum*, so kann man gastroide Gattungen in diesem Fall erhalten. Es kann dann jedoch nötig sein, die Gattung *Leccinum* weiter in kleinere Einheiten zu zerteilen.

Der Stammbaum von KUO & ORTIZ-SANTANA (2020) bietet die Möglichkeit, *Leccinum* s.str. ohne gelbe Raufüße und gastroide Taxa zu definieren. Bezieht man nur die „klassischen Rotkappen und Birkenpilze“ in die Gattung *Leccinum* ein, so wird auch von KUO & ORTIZ-SANTANA (2020) dieses enge Taxon *Leccinum* s.str. mit einem ML-Bootstrapwert von 100 und einer Bayesian PP von 1 gestützt. Hier wäre aber die Konsequenz, dass man weitere, kleinere Gattungen definieren müsste, um gegenüber dieser Gattung *Leccinum* s.str. kein Paraphylum zu erhalten.

Darunter wären die bereits beschriebenen Gattungen *Octaviania* (ML Bootstrap 98 / Bayesian PP 1), *Chamonixia* (100/1), aber auch einzelne Arten, die isoliert stehen (z.B. *Boletus longicurvipes*, *Leccinum talamancae* Halling, L.D. Gómez & Lannoy – jeweils 100/1). Bei den „Gelben Raufüßen“ bilden dann noch *Leccinellum viscosum* (Halling & B. Ortiz) Mikšík, *Leccinum violaceotinctum* B. Ortiz & T.J. Baroni und *Leccinellum quercophilum* M. Kuo einen eigene Clade, der jedoch nicht durch einen Bootstrapwert gestützt wird (ML Bootstrap < 50) sondern nur anhand der Bayesian PP von 0,94. Fasst man *Leccinellum quercophilum* als *incertae sedis* auf, so wäre das Artenpaar *Leccinellum viscosum* und *L. violaceotinctum* wiederum durch Werte von 100/1 als eigener Clade gestützt. Es bleiben drei Teilclades übrig – einmal die beiden gastroiden Gattungen *Rossbeevera* und *Turmanlinea* Orihara & N. Maek. (100/1), zudem *Leccinellum albellum* (Peck) Bresinsky & Manfr. Binder und *Leccinum tabense* Halling & G.M. Muell. sowie als dritter Clade die Gattung *Leccinellum* s.str. im Sinne von Binder & Bresinsky, also ohne gelbe, im Fleisch nicht verfärbende Arten. Inwiefern sich dieses Bild durch Einbezug weiterer Taxa, andere untersuchte Loci, andere statistische Auswertung verändern wird, ist natürlich unklar. Letzten Endes gibt es aber grob gesehen nur zwei Möglichkeiten. Entweder fasst man die Gattung *Leccinum* sehr breit auf, inklusive gastroider Taxa (*Chamonixia*, *Octaviania*, *Rossbeevera*, *Turmanlinea*), wie es KUO & ORTIZ-SANTANA (2020) vorschlagen, oder man grenzt kleinere Einheiten ab, bewahrt dadurch die Eigenständigkeit der gastroiden Gattungen und erkennt als Konsequenz *Leccinellum* als Gattung an.

Bresinsky und Binder (in BRESINSKY & BESL 2003) schlossen die im Fleisch nicht gelb verfärbenden, amerikanischen Taxa *Boletus longicurvipes*, *B. rubropunctus* und *B. subglabripes* aus ihrer neuen Gattung *Leccinellum* aufgrund dieser morphologischen Abweichung aus. Dies wird auch anhand des aktuellen Stammbaums von KUO & ORTIZ-SANTANA (2020) bestätigt. Demzufolge stehen *Boletus rubropunctus* und *Boletus subglabripes* in der Gattung *Hemileccinum* Šutara – in Bezug auf *Boletus subglabripes* haben dies auch schon NUHN et al. (2013) und HALLING et al. (2015) festgestellt. *Boletus longicurvipes* hingegen gehört in die Gattung *Leccinum* s.l., ist aber eben kein Teil von *Leccinellum* s.str. Die morphologische Umschreibung der Gattung *Leccinellum* ss. Bresinsky & Binder hat sich also im Nachhinein bestätigt, will man diese weiter anerkennen.

Da die Gattung *Leccinellum* s.str. nicht nur mit Hilfe von DNA-Stammbäumen, sondern auch morphologisch als Einheit definierbar ist, wird auch hier in diesem Beitrag die Gattung *Leccinellum* s.str. anerkannt. Damit wird auch dem Konzept von LANNOY & ESTADÈS (1994) – diese wiederum SINGER (1947) folgend – gefolgt, nur eben auf einer anderen Rangstufe: Statt als abgegrenzte Sektion *Leccinum* sect. *Luteoscabra* Singer innerhalb der Gattung *Leccinum* eben als eigene Gattung *Leccinellum*.

Eine Erweiterung der Gattung *Leccinellum* durch *Boletus longicurvipes* – was die Gattungsdefinition um die Möglichkeit des sich nicht verfärbenden Fleisches

erweitern würde – wodurch die morphologische Abgrenzung zur nicht näher verwandten Gattung *Hemileccinum* Šutara erschwert würde (siehe z.B. ŠUTARA 1989, 2008, HALLING et al. 2015) – ist hinfällig, was die mit einer entsprechenden Erweiterung verbundenen Abgrenzungsprobleme nichtig macht.

Neben der Farbgebung der Fruchtkörper (Hymenophor blass, aber gut erkennbar gelb bis satt gelb, Fleisch an der Luft rötend bis schwärzend) unterscheidet sich möglicherweise auch die Anatomie der Ektomykorrhizen von der der Gattung *Leccinum* s.str. Während *Leccinum* s. str. in die Wurzelzellen der Wirtspflanze Haustorien treibt (untersucht bei *Leccinum holopus* + *Betula pubescens*, *L. scabrum* + *Betula pendula* und *L. variicolor* + *Betula pendula* – MÜLLER & AGERER 1990), fehlen bei *Leccinellum* solche Haustorien (untersucht bei *Leccinellum lepidum* + *Quercus ilex* – MONTECCHIO et al. 2006). Eine gezielte Suche nach Haustorien in beiden Gattungen bei weiteren Taxa wäre wünschenswert, um zu prüfen, ob hier wirklich ein weiteres Gattungsmerkmal vorliegt, an dem man *Leccinum* von *Leccinellum* unterscheiden könnte. Haustorien in die Wurzelzellen bei Ektomykorrhizen sind sonst von Arbutoiden/Monotropoiden Mykorrhizen bekannt – hier auch von Vertretern der Gattung *Leccinum* (z.B. *Leccinum manzanitae* – vgl. BIDARTONDO & BRUNS 2001). Wünschenswert wäre hier auch eine Untersuchung der Mykorrhizen anderer leccinoider Röhrlinge und der in dieser Gruppe enthaltenen gastroiden Taxa. Bei *Chamonixia caespitosa* konnte RAIDL (1999) zumindest keine Haustorien feststellen, was die Nähe zu *Leccinellum* unterstreichen könnte.

Unterteilung der Gattung *Leccinellum* bzw. der früheren Sektion *Leccinum* sect. *Luteoscabra*:

Vor der Abtrennung der gelbröhriigen bzw. gelbporigen RaufüÙe in die eigene Gattung *Leccinellum* wurden diese Arten in die Sektion *Leccinum* sect. *Luteoscabra* Singer gestellt (so z.B. von LANNOY & ESTADÈS 1995, 2001, DEN BAKKER & NOORDELOOS 2005, MUÑOZ 2005, KLOFAC 2007). Die Originaldiagnose der Sektion *Luteoscabra* entspricht aber, wenn man als Hintergrund die Merkmale der Gattung *Leccinum* nimmt, nur zum Teil der heutigen Gattung *Leccinellum*:

„*Hymenophoro et plerumque stipite et parte carnis flavo-tincto*“ (SINGER 1947: 112).

Es fehlt hier der Bezug auf das bei Luftkontakt verfärbende Fleisch. Als Sektions-typus wählte SINGER (1947) *Boletus nigrescens* Richon et Roze [= *Leccinellum crocipo-dium* (Letell.) Della Maggiora & Trassinelli].

Die Sektion *Luteoscabra* wurde wiederum zunächst von SMITH et al. (1967) in drei Subsektionen unterteilt:

Leccinum (sect. *Luteoscabra*) **subsect. *Albella*** A.H. Sm., Thiers & Watling 1967

Typus: *Leccinum albellum* (Peck) Singer

Originaldiagnose: „*Cuticula pilei cum cellulis subglobosis; tubuli pallidi demum ligno-brunnei*“

Leccinum (sect. *Luteoscabra*) **subsect. *Pseudoscabra*** A.H. Sm., Thiers & Watling 1967

Typus: *Leccinum snellii* A.H. Sm., Thiers & Watling

Originaldiagnose: „*Hyphae cuticularum cum cellulis saepe ellipsoideis, subglobosis vel globosis; tubulis pallidi*“

Leccinum (sect. *Luteoscabra*) **subsect. *Luteoscabra*** A.H. Sm., Thiers & Watling 1967 (nom. inval.)

Typus: *Boletus nigrescens* Richon et Roze

Die Definition der Subsektion *Luteoscabra* erfolgte ohne lateinische Diagnose, da sie von SMITH et al. (1967) als Autonym angedacht war. Da der Gattungstypus jedoch nicht in der Sektion *Luteoscabra* enthalten ist, gilt dies hier nicht, da dies nur auf Taxa zutrifft, die den Gattungstypus enthalten, was hier aber nicht der Fall ist (TURLAND et al. 2018: Art. 22).

Die Einteilung von SMITH et al. (1967) widerspricht dem Konzept der Sektion *Luteoscabra* im Sinne der heutigen Gattung *Leccinellum* s.str., da die Subsektion *Pseudoscabra*, die trotz des Namens eben nicht auf *Leccinum pseudoscabrum* (Kallenb.) Šutara basiert, Arten enthält, die keine Gelbtöne im Hymenophor zeigen. Insofern begründen SMITH et al. (1967) die Abgrenzung der Sektion *Luteoscabra* primär mit der Anatomie der Hutdeckschicht und nicht mit der Farbe des Hymenophors, weshalb Arten mit Zylindro- und Sphaeocysten, die nicht zu den „Rotkappen i.w.S. (= *Leccinum* sect. *Leccinum*)“ gehören, von ihnen hier einsortiert wurden – so z.B. der Sektionstypus *Leccinum snellii* oder das europäische *Leccinum variicolor* Watling.

LANNOY & ESTADÈS (1994) schlagen eine natürlichere Einteilung vor, indem sie die Subsektion *Pseudoscabra* als Teil von *Leccinum* sect. *Scabra* A.H. Sm., Thiers & Watling emendieren. Die Subsektion *Luteoscabra* beschreiben sie indes neu, wodurch die Sektion *Luteoscabra* nun nur noch aus zwei Subsektionen besteht:

Leccinum (sect. *Luteoscabra*) **subsect. *Luteoscabra*** Lannoy & Estadès 1994

Typus: *Leccinum crocipodium* (Letell.) Watling

Originaldiagnose: „*Species generis „Leccinum“, sectionis „Luteoscabra“, epicute plerumque sphaerocystis destitua vel mixta. Caro e luteola lutea. Hymenium distincte luteum.*“ (LANNOY & ESTADÈS 1994: 23).

Leccinum* (sect. *Luteoscabra*) subsect. *Albella (siehe oben)

Möchte man nun die Gattung *Leccinellum* s.str. in Sektionen aufteilen, so liegt zunächst die Idee nahe, die bekannte Einteilung von LANNOY & ESTADÈS (1994) in zwei Subsektionen nun eben auf Sektionsebene in der Gattung *Leccinellum* anzuheben. Dies beträfe die Subsektion *Albella*, die zu *Leccinellum* auf Sektionsebene kombiniert werden könnte, denn die Subsektion *Luteoscabra* wäre hier das Autonym Sektion *Leccinellum*.

Um diese Entscheidung zu treffen, muss der Typus der Subsektion *Albella* näher betrachtet werden. *Boletus albellus* Peck wurde von PECK (1888) als weißlich, mit weißlichem, unveränderlichem Fleisch beschrieben (siehe Abb. 1). Diese Beschreibung wiederholt PECK (1889) in seiner Zusammenstellung über die Röhrlinge der Vereinigten Staaten. Das für die Gattung *Leccinellum* typische, schwärzende Fleisch fehlt hier demnach. Auch BOTH (1993), der alle aus Nordamerika beschriebenen Röhrlinge in Form eines Kompendiums zusammenfasst, definiert diese Art ebenfalls mit unveränderlichem Fleisch – ebenso wie die in BOTH (1993) zitierten Beschreibungen von *Leccinum albellum* (Peck) Singer in der moderneren nordamerikanischen Literatur. Auch im Standardwerk von SMITH & THIERS (1971) über die Röhrlinge aus Michigan wird dieses Konzept übernommen. Demnach wurde *Leccinum albellum* wohl aufgrund der Zylindrocysten seiner Hutdeckschicht von SMITH et al. (1967) in die Sektion *Luteoscabra* gestellt, um dort als Namensgeber der – dann passend benannten – Subsection *Albella* zu dienen.

Nach heutiger Sichtweise (z.B. LANNOY & ESTADÈS 1995, KLOFAC 2007) müsste *Leccinum albellum* demnach der Sektion *Scabra* zugeordnet werden. Dies wird, wenn auch aufgrund der Wahl nur weniger Arten der Gattungen *Leccinum* und *Leccinellum* auch in aktuellen Arbeiten über die Phylogenie der Boletaceae zumindest teilweise bestätigt. HALLING et al. (2015) untersuchten die Phylogenie der Boletales, um unter anderem die systematische Stellung von *Boletus subglabripes* Peck zu klären, der früher in die Sektion *Luteoscabra* gestellt wurde – so z.B. auch von BINDER & HIBBET (2006) und DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005). Der vorgeschlagene Stammbaum

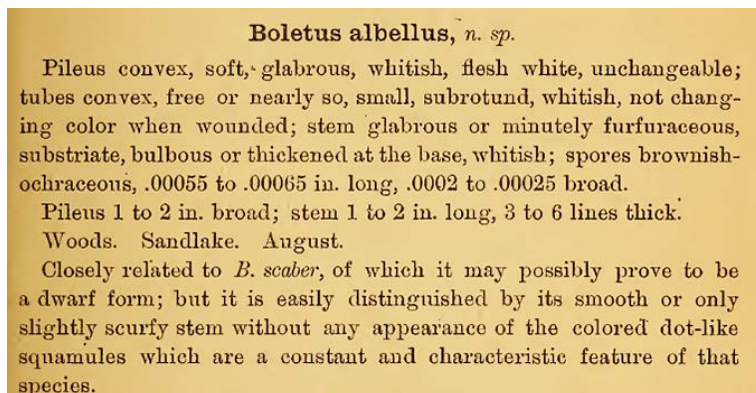


Abb. 1 – *Boletus albellus* Peck.

Originalbeschreibung aus PECK (1888: 77)

der Boletaceae von HALLING et al. (2015: 6, Fig. 1) enthält zwar neben *Boletus subglabripes* nur vier Raufüße – namentlich *Leccinum albellum*, *Leccinum scabrum* (Bull.) Gray, *Leccinellum crocipodium* und *Leccinellum corsicum* – hier erscheint *Leccinum albellum* allerdings als Schwesterart zu *Leccinum scabrum*. NUHN et al. (2013) haben ebenfalls nur vier Taxa aus den Gattungen *Leccinum* und *Leccinellum* für ihren Stammbaum der Boletaceae betrachtet (dieselben wie in HALLING et al. 2015). Hier bilden *Leccinum* s. str. und *Leccinellum* je zwei getrennte Clades, wobei ebenfalls *Leccinum albellum* in der Gattung *Leccinum* s. str. clustert.

Bei BINDER & HIBBET (2006) clustert *Leccinum albellum* in der Gattung *Chamonixia*. Analog sind die Ergebnisse von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005). Da hier aber Arten der Gattung *Chamonixia* nicht mit einbezogen wurden, erscheint jetzt *Leccinum albellum* klar in der Gattung *Leccinellum* angesiedelt. Das Problem: die Studien von BINDER & HIBBET (2006), DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) und NUHN et al. (2013) basieren auf dem gleichen Beleg von *Leccinum albellum* (GenBank AY612811), während sich HALLING et al. (2015) auf einen von Manfred Binder aufgesammelten Beleg (GenBank JQ327007) beziehen. Beide Belege von *Leccinum albellum* sind kein Typusmaterial. Die Platzierung von *Leccinum albellum* im Stammbaum ist aber auch bei den Studien, die sich auf denselben Beleg beziehen, völlig unterschiedlich (NUHN et al. 2013 vs. BINDER & HIBBET 2006 und DEN BAKKER & NOORDELOOS 2005). Dies liegt möglicherweise auch an der Wahl der untersuchten Loci: NUHN et al. (2015) analysierten nuc-LSU, *tef1* und *rpb1*, HALLING et al. (2013) analysierten nuc-LSU, *tef 1-α* und *rpb2*, während sich BINDER & HIBBET (2006) und DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) allein auf nuc-LSU beziehen.

Der aktuelle Stammbaum von KUO & ORTIZ-SANTANA (2020) stellt *Leccinum albellum* als *Leccinellum albellum* (Peck) Bresinsky & Manfr. Binder in einen eigenen, kleinen Clade zusammen mit *Leccinum tablense* (als Schwestergruppe des Clades mit den Gattungen *Rossbeevera* und *Turmalinea*), bzw. zusammen mit *Rossbeevera* und *Turmalinea* als Schwestergruppe zu *Leccinellum* s.str.

Man kann nun entweder die beiden Gattungen *Rossbeevera* und *Turmalinea* auflösen und zusammen mit *Leccinum albellum* sowie *Leccinum tablense* als Sektion *Albella* in die Gattung *Leccinellum* stellen oder *Leccinellum* enger definieren, wie oben diskutiert wurde. Da ja mangels Sequenzierung des Typusbelegs von *Boletus albellus* nicht geklärt ist, ob sich diese Art nun doch in der Gattung *Leccinum* s.str. befindet oder eben in dem Verwandtschaftskreis rund um die Gattung *Leccinellum* s.str., wird eine Umkombinierung von *Leccinum* subsect. *Albella* in die Gattung *Leccinellum* hier als nicht begründbar angesehen.

Der Stammbaum von KUO & ORTIZ-SANTANA (2020) deutet eine Zweiteilung der Gattung *Leccinellum* s.str. an: auf der einen Seite stehen *Leccinum rugosiceps* (Peck) Singer, eine unbeschriebene Art sowie *Leccinum crocipodium* s.str. und eine weitere noch zu beschreibende, nahestehende Art (*Leccinum crocipodium* s. auct. Amer.), auf der anderen Seite die blassen Arten rund um *Leccinellum pseudoscabrum* (Kallenb.)

Mikšík sowie *Leccinellum corsicum* Rolland und *Leccinellum lepidum* (H. Bouchet ex Essette) Bresinsky & Manfr. Binder.

Morphologisch betrachtet kann man die Arten rund um *Leccinellum pseudo-scabrum*, also *Leccinum* subsect. *Albella* s. Lannoy & Estadès durch die nur blassen Poren, denen der leuchtend gelbe Farbton der anderen Arten fehlt, unterscheiden. Betrachtet man aber die Farbe der Röhren, so fällt eben auf, dass auch *Leccinellum corsicum* und *Leccinellum lepidum* jung auffallend blasse, grauweiße Röhren besitzen (siehe unten), während die Röhren von *Leccinellum crocipodium* und *Leccinum rugosiceps* schon sehr jung kräftig gelb gefärbt sind.

Um das Konzept der Aufteilung der „Gelben Raufüße“ im Sinne von LANNOY & ESTADÈS (1994) zu erhalten, wird hier nun folgende Aufteilung der Gattung *Leccinellum* in drei Sektionen vorgeschlagen, die sich auch genetisch anhand des aktuellen Stammbaums von KUO & ORTIZ-SANTANA (2020) begründen lässt:

Leccinellum* sect. *Lecinellum

(= *Leccinum* subsect. *Luteoscabra* Lannoy & Estadès 1994)

Typus: *Boletus nigrescens* Richon et Roze

Enthält Arten mit kräftig gelben Poren und bereits jung kräftig gelben Röhren.

***Leccinellum* sect. *Hemixantha* C. Hahn sect. nov.**

(MycoBank Nr. MB 834580)

Differs from *Leccinellum* sect. *Leccinellum* in the pale yellowish coloration of the tubes, pores and stipe surface.

Typus hic designatus: *Boletus pseudoscaber* Kallenb., Die Pilze Mitteleuropas, Band 1, Die Röhrlinge (Boletaceae): 117 (1929)

Etymologie: ξανθός (altgr. für gelb) und ἥμι (altgriechisches Präfix für „halb“), latinisiert hemixanthus – „nur halb gelb“ – wegen der nur gelblichen und nicht leuchtend gelben Färbung des Hymenophors.

Enthält Arten mit sehr blassen, nur gelblich gefärbten Röhren und Poren.

***Leccinellum* sect. *Calida* C. Hahn sect. nov.**

(MycoBank Nr. MB 834581)

Differs from *Leccinellum* sect. *Leccinellum* in the pale yellowish coloration of the tubes of young fruit bodies; differs from *Leccinellum* sect. *Hemixantha* in the vivid yellow pores. The pileipellis may be viscid or subviscid.

Typus hic designatus: *Boletus corsicus* Rolland, Bulletin de la Société Mycologique de France 12: 1 (1896)

Etymologie: calidum – ein römisches Getränk aus Wein, heißem Wasser und Gewürzen, welches im Winter genossen wurde – wegen dem Bezug zum mediterranen Raum, der Wärme des Getränks und dem Winter, da die europäischen Arten der Sektion vor allem im Mittelmeerraum vorkommen, somit sehr wärmeliebend, bzw. frostmeidend sind und teils bevorzugt in den Wintermonaten fruktifizieren.

Enthält Arten mit jung kräftig gelben Poren, aber nur jung blassen Röhren und oft (aber nicht immer) schmierigem Hut.

Europäische Taxa der Sektion *Leccinellum* sect. *Leccinellum*

Leccinellum crocipodium (Letell.) Della Maggiora & Trassinelli,
Index Fungorum 171: 1 (2014) (Abb. 2)

- ≡ *Boletus „crocipodius“* Letell., Fig. Champ.: t. 166 (1835) (als *Boletus crokipodius*)
- = *Boletus rimosus* Vent., Studi Micologi: 31 (1842)
- = *Boletus tessellatus* Gillet, Les Hyménomycètes ou Description de tous les Champignons qui Croissent en France: 636 (1878)
- = *Boletus nigrescens* Richon & Roze, Atlas Champ.: t. 60: 5-10 (1888)
- = *Boletus luteoporus* Bouchinot, Bulletin de la Société Mycologique de France 20: 91 (1904)
- = *Boletus velenovskyi* Smotl., Sitzungsberichte der Königlichen Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften 1911(VIII): 60 (1912).

Originaldiagnose: „*Bolet à pied râpeux*“

Lectotypus: LETELLIER (1835: Tafel 666, Fig. B), Ausgabe im Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (siehe PARRA et al. 2017).

Epitypus: France, Ardennes, Sommeau/Beaumont-en-Argonne, F. de Belval, 20 IX 1999, R. Walley 1659, in L, Isoepitypus in Gent (siehe PARRA et al. 2017)

Merkmalsübersicht (vgl. Abb. 2): Hut bis 15 cm im Durchmesser, gelb, gelbbraun, auch mit eingemischten olivlichen Tönen, alt auch dunkler braun; Huthaut bald einreißend und ein Mosaik / Areolen auf dem Hut erzeugend; Röhren bereits jung deutlich gelb, zitronen- bis schwefelgelblich, später in Richtung olivgelb umfärbend; Poren wie Röhren gefärbt, auf Druck ockerbräunlich fleckend; Stiel bis 12 x 4 cm, blassgelb bis gelb, mit jung gelben, alt bräunlichen Schüppchen; Fleisch blass gelblich bis hell gelb, an der Luft erst rötend bis rotbraun verfärbend, dann schwärzend. Hutdeckschicht ein Palisadoderm aus kurzgliedrigen, 10-30 µm breiten Hyphen, die oftmals Ketten aus Zylindrocysten und Sphaerocysten bilden, vermischt mit langzelligen Hyphen von 5-11 µm Breite; Sporen 13,5-18 x 5,5-7 µm; Q = 2,1-2,6; Qm = 2,3-2,5.

Ökologie: Die meisten Quellen – z.B. LANNOY & ESTADÈS (1995, 2001), SCHREINER (1998), MUÑOZ (2005), WATLING (2005), KLOFAC (2007) geben laubwerfende, nicht



Abb. 2 – *Leccinellum crocipodium*. Österreich, Steiermark, Gleichenberger Kogel, 28.8.2019. a) Übersicht; b) Detail: typisch mosaikartig aufreißende Huthaut; Hutrand auf Druck sofort schwärzend; c) Detail der Stieloberfläche: feine, gelbe Stielschüppchen auf gelblichem Grund, bei Berührung bräunend. Fotos: C. HAHN

immergrüne Vertreter der Gattung *Quercus* bzw. Fagaceae als Symbiosepartner an – z.B. explizit *Quercus robur* und *Quercus petraea* von MUÑOZ (2005). DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) nennen zudem *Carpinus* – wie auch SINGER (1967), der *Quercus*, *Fagus*, *Carpinus* angibt. BLUM (1969) trennt zwischen *Boletus tessellatus*, welcher bei Eichen vorkomme („semble surtot fréquent sous les chênes“ – BLUM

1969: 574) und *Boletus nigrescens*, welchen er der Hainbuche zuordnet („semble pousser surtout sous charmes“ – BLUM 1969: 574). *Carpinus* ist allerdings in Eichenwäldern regelmäßig eingestreut. Eine Symbiose von *L. crocipodium* mit *Carpinus* müsste ggfls. durch Untersuchung der Mykorrhizen belegt werden, sind aber natürlich nicht auszuschließen. Aufsammlungen aus reinen *Carpinus*-Beständen sind mir beispielsweise nicht bekannt, wohl aber aus reinen Eichenbeständen bzw. mit eingemischten Buchen und Kiefern. Im passenden Habitat ist *Leccinellum crocipodium* bisweilen häufig.

Die Akzeptanz des Taxons auf Artebene an sich und auch die Interpretation der Merkmale dieser Art sind unstrittig und entsprechen beispielsweise der von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005), ENGEL et al. (1983), LANNOY & ESTADÈS (1995, 2001), SINGER (1967) – nur hinsichtlich des Namens der Art gibt es Diskussionsbedarf. *Boletus crocipodius* Letell. 1835 ist der älteste, zur Verfügung stehende Name. Er beruht allerdings nur auf einer Farbtafel mit der Legende „*Boletus crokipodius*“ und der Angabe „*Bolet à pied râpeux*“ ohne weitere Beschreibung (LETELLIER 1835). *Boletus rimosus* Vent., *Boletus tessellatus* Gillet, *Boletus nigrescens* Richon & Roze und weitere zur Verfügung stehende Namen sind jünger.

FRIES (1874: 520) kommentiert den Namen *Boletus crocipodius* wie folgt: „*B. crocipodis* Letell. t. 666 sine descriptione. Non determinandus; videtur *B. subtomentoso* affinis. *Pileus crebre guttato-maculatus, num rimosus?*“

Er verweist darauf, dass keine Beschreibung existiere und deshalb nicht nachvollziehbar sei, was Letellier unter dem Namen verstand, wobei Fries anhand der Abbildung eher an *Xerocomus subtomentosus* s.l. dachte. SINGER (1967), der sich hierbei auch auf FRIES (1874) bezieht, erachtet aufgrund des vermeintlich fehlenden Protologs die Beschreibung von *Boletus crocipodius* ebenfalls als ungültig und verwendet daher das Epitheton *nigrescens*. MUÑOZ (2005: 573) geht auch davon aus, dass es keine Beschreibung, also keinen Protolog gebe: „*Nota: Boletus crokipodius* Letellier (1838) [sic! Siehe unten], *está basado en la lámina en color (tab. 666), sin ninguna descripción escrita*“. Dennoch führt MUÑOZ (2005) die Art unter dem Namen *Leccinum crocipodium*, obwohl er ja eigentlich gemäß seines Kommentars ungültig sein sollte.

Aktuell ist der Shenzhen Code (TURLAND et al. 2018) anzuwenden, und natürlich verlangt auch dieser, dass ein Name eines neuen Taxons von einer Beschreibung bzw. Diagnose begleitet werden muss, um gültig zu sein (TURLAND et al. 2018: §38.1). SINGER (1967) folgend wurde der Name *Boletus crocipodius* auch von weiteren, späteren Autoren explizit als ungültig angesehen (vgl. PARRA et al. 2017). Dies führte beispielsweise dazu, dass Bresinsky & Binder (in BRESINSKY & BESL 2003) bei ihrer Kombination *Leccinellum crocipodium* auf die Beschreibung von *Krombholzia crocipodia* Letell. ex E.-J. Gilbert und daher bei der Angabe des Basionyms auf GILBERT (1931) verweisen. Die Auffassung, dass erst GILBERT (1931) die Beschreibung Letelliers validiert, vertritt auch SINGER (1967: 87), und dies wurde beispielsweise auch von ENGEL et al. (1983) übernommen. Dementsprechend verwenden sowohl SINGER (1967) als auch ENGEL et al. (1983) den Namen *Leccinum nigrescens*. ENGEL

et al. (1983: 12) geben „*Krombholzia crocipodia* Let. ? ex Gilbert 1931“ als Synonym an. Die Angabe „Let. ? ex“ lässt offen, ob Gilbert nun Letelliers Beschreibung validiert oder ob es doch eine unabhängige Neubeschreibung ist. Letzteres ist aber abzulehnen, da sich Gilbert explizit auf Letellier bezieht.

Geht man nun aber davon aus, dass erst GILBERT (1931) Letelliers Beschreibung validierte, stünden einige frühere Namen in Konkurrenz, sodass man auf den ältesten unter diesen zurückgreifen müsste. Insbesondere der Name *Boletus rimosus* bietet sich hier an. DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) interpretieren die Beschreibung von VENTURI (1841: 31) allerdings als nomen dubium, da der Hut gemäß Originalbeschreibung olivbräunlich sein solle und die Poren blass: „*Boletus rimosus, often cited as a synonym, is better considered a nomen dubium on account of the brown-olivaceous pileus and pale pores*“ (DEN BAKKER & NOORDELOOS 2005: 568). VENTURI (1842: 31) gibt aber als Beschreibung an: „*Boletus rimosus, pileo pulvinato dilatato sordido-virescente rimoso areolato, tubulis subliberis rotundis luteis virescentibus, stipe longo, solido ventricosio. Caro crassa pallido vix mutabilis. Sapor atque odor gratus. In fagetis umbrosis aestate. Boletus impolitus? Fr. Esculentus.*“

Die Röhren (und damit auch Poren) werden also klar als gelb bezeichnet (mit dem Zusatz, grün zu verfärben, was beim Reifen der Fruchtkörper normal ist). Der Hut ist ausdrücklich als rissig angegeben, olivgrüne Farbtöne der Huthaut sind ebenfalls normal für *Leccinellum crocipodium*, der Stiel wird als lang bezeichnet, das Fleisch verfärbt sich. Insofern gibt es keinen Widerspruch zur aktuellen Artauffassung von *Leccinellum crocipodium*. Der Name *Boletus rimosus* wäre also anwendbar, sollte die Beschreibung von *Boletus crocipodius* ungültig sein.

PARRA et al. (2017) diskutieren die Gültigkeit des Namens *Boletus crocipodius* ausführlich, korrigieren dabei fehlerhafte Angaben in MycoBank und Index Fungorum hinsichtlich des Datums und des Titels der Originalbeschreibung (siehe unten) und erläutern zudem die Etymologie des Namens. Hierbei stellen sie fest, dass Letellier mit dem Begriff „crocipodius“ wohl keinen safranfarbigen Stiel, sondern einen „mit wolligen Flocken versehenen Stiel“ meinte. Insofern ist die Angabe „Bolet á pied râpeux“ nicht nur als der Name des Pilzes, sondern auch als (wenngleich extrem kurze, wenig aussagekräftige) Beschreibung deutbar – es handelt sich eben um einen Röhrling mit rauem Stiel. Auch wenn diese Diagnose äußerst kurz ist, ist damit zumindest formell Art. 38.1 des Nomenklaturcodes erfüllt. Damit ist die Beschreibung von *Boletus crocipodius* Letell. gültig und auch effektiv publiziert.

Die Kombination *Leccinellum crocipodium* (E.J. Gilbert) Bresinsky & Manfr. Binder ist folglich sowohl ungültig als auch, wäre sie gültig, überflüssig. Ersteres, weil der Name *Boletus crocipodius* Letell. gültig publiziert wurde und sich GILBERT (1931) auf LETELLIER (1835) bezieht, sodass seine Beschreibung der *Krombholzia crocipodia* eine Umkombinierung des Letellier'schen Epithetons ist, letzteres, weil für den Fall, dass *Boletus crocipodius* erst im Jahr 1931 validiert worden wäre, der älteste zur Verfügung stehende Name für diese Art eben *Boletus rimosus* wäre. Da sogar

weitere, ältere Namen vorhanden wären, würde man *Boletus rimosus* als nomen dubium auffassen, ist in dem Fall der Bezug auf einen Namen aus dem Jahr 1931 ebenfalls nicht angebracht.

Zu weiterer Verwirrung um den Namen *Boletus crocipodius* führt wohl auch die fehlerhafte Zitierung der Originalbeschreibung z.B. bei MycoBank oder Index Fungorum. Der korrekte Titel lautet „*Figures des champignons servant de supplément aux planches de Bulliard.*“ (vgl. PARRA et al. 2017). Sowohl die Nummerierung der Abbildungen als auch der Titel zeigen deutlich, dass Letellier damit das Werk Bulliards fortsetzen wollte. Die Tafeln beginnen mit Nr. 603. Bulliard wiederum publizierte sowohl in „*Herbier de la France*“ (BULLIARD 1780–1798) als auch in „*Histoire des Champignons de la France*“ (BULLIARD 1791, BULLIARD 1792, BULLIARD & VENTENAT 1809, VENTENAT 1812) jeweils genau 602 Farbtafeln. Letellier schließt mit Tafel 603 folglich dort an. Da „*Herbier de la France*“ sowohl Pflanzen als auch Pilze enthält, während „*Histoire des Champignons de la France*“ nur Pilze, liegt es nahe anzunehmen, dass sich Letellier auf letzteres bezog. Index Fungorum und MycoBank geben als Referenz *Boletus crocipodius* Letell., Hist. Champ. Fr. (Paris): tab. 666 (1838) an, also ein falsches Jahr und einen falschen Titel, denn weder „Hist.“ (→ Histoire) noch „Fr.“ (→ France) tauchen bei LETELLIER (1835) im Titel auf.

Typisierung: Der Typus von *Boletus crocipodius* ist eine Farbtafel. Ein Beleg wird im Protolog nicht angegeben. Bereits GILBERT (1931) merkt an, dass dieser Iconotypus mehr als eine Art abbilden dürfte. SINGER (1967: 87) schreibt dazu: „*Erstens ist die Zugehörigkeit nur einer Figur der von Letellier veröffentlichten Tafel mit einigem guten Willen auf unsere Art deutbar...*“.

Zuvor haben GILBERT (1931) und MAIRE (1937) explizit die fig. B auf der Tafel 666 von Letellier als Grundlage für die Interpretation von *Boletus crocipodius* festgelegt, hierbei aber leider keine Lectotypisierung im Sinn des Nomenklaturcodes vorgenommen. Es war aber seitdem klar, dass – sollte man sich für die Verwendung des Epithetons *crocipodius* entscheiden – die fig. B. ausgewählt werden sollte. LANNOY & ESTADÈS (1995) wählten allerdings fig. A und fig. B als Lectotyp aus (unter dem Begriff „type virtuell“, was die Typisierung aber nicht unbedingt ungültig machen würde). PARRA et al. (2017) erachten die Lectotypisierung jedoch als ungültig, da sie den Nomenklaturcode so interpretieren, dass nur ein einziges Element aus dem Originalmaterial (bzw. Iconotypus) ausgewählt werden dürfe, hier aber zwei Elemente gewählt wurden. Auch im aktuellen Nomenklaturcode (TURLAND et al. 2018: Art. 9.3) wird dies explizit ausgedrückt:

„**9.3.** *A lectotype is one specimen or illustration designated from the original material (Art. 9.4) as the nomenclatural type, in conformity with Art. 9.11 and 9.12, if the name was published without a holotype, or if the holotype is lost or destroyed, or if a type is found to belong to more than one taxon (see also Art. 9.14). For sanctioned names (Art. F.3), a lectotype may be selected from among elements associated with either or both the protologue and the sanctioning treatment (Art. F.3.9).*“

Ein Lectotypus ist folglich im Fall eines Iconotypus eine (!) Illustration, die aus der Originalabbildung ausgewählt werden muss. Dem Argument von PARRA et al. (2017) muss dennoch nicht gefolgt werden, denn die Auswahl zweier Elemente macht die Typisierung nicht ungültig: „**9.17.** *A designation of a lectotype, neotype, or epitype that later is found to refer to a single gathering but to more than one specimen must nevertheless be accepted (subject to Art. 9.19 and 9.20), but may be further narrowed to a single one of these specimens by way of a subsequent lectotypification, neotypification, or epitypification (see also Art. 9.14)*“ (TURLAND et al. 2018: Art 9.17)

Geht man davon aus, dass die Figuren A und B von derselben Aufsammlung, aber von unterschiedlichen Fruchtkörpern stammen, so kann die Auswahl später weiter eingengt werden, dass nur noch ein Fruchtkörper („specimen“) als Typus fungiert.

Ein anderes, von PARRA et al. (2017) genanntes Argument hingegen ist unzweifelhaft. Streng genommen existieren aufgrund der vielen gedruckten Exemplare von Letelliers Werk viele Syntypen. Es muss daher zwingend eine einzige Ausgabe des Werks ausgewählt werden, denn jede gedruckte Abbildung ist ein Element des Originalmaterials (und deshalb sind alle Tafeln Syntypen). Die Farben können von Exemplar zu Exemplar schwanken – insbesondere bei historischen Werken. So gibt es auch handkolorierte Werke, bei denen von vornherein jede Tafel anders ausfällt. Aber auch beim Buchdruck ist nicht ausgeschlossen, dass es schon bei der Herstellung zu kleinen Abweichungen in der Farbdichte kommen kann (oder gar zu einzelnen Fehldrucken). Insofern ist der Versuch der Lectotypisierung von LANNOY & ESTADÈS (1995) unvollständig. Selbst wenn die gesamte Tafel 666 als Lectotypus ausgewählt worden wäre, müsste die genaue Ausgabe des Werks angegeben werden. Die Auswahl der Figuren A und B ist somit hinfällig, die Lectotypisierung fehlgeschlagen.

DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) geben einen Epitypus begleitend zur Tafel Letelliers an. Ihre Angabe des Holotypus, auf den sich der Epitypus bezieht, ist aber unkorrekt, da es ja immer noch nur Syntypen, aber keinen Holotypus gibt. Die Epitypisierung von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) ist zudem schon allein deshalb ungültig, da sie übersehen hatten, den seit 2001 vorgeschriebenen Passus „*hic designatus*“ oder „*designated here*“ (oder ein Äquivalent dieser Angabe) anzugeben, durch den exakt festgelegt wird, wo genau in einem Artikel ein Typus festgelegt / ausgewählt wird (TURLAND et al. 2018: Art. 7.11). DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005: 566) geben nur an: „*Epitype: France, Ardennes, Sommeau/Beaumont-en-Argonne, F. de Belval, 20 IX 1999, R. Walley 1659 (L), isotype in Gen^l*“. Es kann also nicht unterschieden werden, ob hier eine Information zu einem an anderem Ort festgelegten Epitypus wiedergegeben wird oder ob es sich hier um die Festlegung selbst handelt.

Erst PARRA et al. (2017) beenden das Hin und Her rund um die Typisierung. Sie legen als Lectotypus Letelliers Tafel 666, Fig. B fest. Leider spezifizieren sie dort aber wiederum nicht die Ausgabe des Werks, obwohl sie genau auf dieser Basis frühere Lectotypisierungen kritisierten. Im beschreibenden Text vor der endgültigen Festlegung des Typus beziehen sie sich aber explizit auf eine definierte Ausgabe: „*As commented previously, the colours of the plates included in Letellier’s work are very*

*different within the same edition as well as among different editions. Thus, included in the first edition, there are copies (Muñoz 2005), in which the cap surface and the upper part of the stem of Figure A as well as the hymenophore of Figure C clearly show red tones, whereas the stem of Figure B shows blue-green tones (very likely the one consulted by Šutara 1989, judging by his observations). On the other hand, other copies within the first edition, such as the one we received from the botanical library of the Muséum National d'Histoire Naturelle, do not show red tones in the same parts. In this copy we can see yellow tones in the flesh under the cuticle of Figures A and B, whereas the stem in Figure B is completely yellow. For this reason, we publish in this contribution for the first time Plate 666 of the first edition conserved at the Muséum National d'Histoire Naturelle, in which Figure B which we designate as the lectotype (see below) perfectly corresponds to the current interpretation of *Boletus crocipodius*. Curiously, in this copy, spores which should be represented in Figure F are missing.*" (PARRA et al. 2017: 174 – Hervorhebung durch Fettdruck nicht im Original).

Es wird begründet, weshalb die exakte Ausgabe ausgewählt wurde und dadurch auch gezeigt, dass es sich um eine echte Auswahl handelt, da andere Ausgaben mit diskutiert, also verglichen werden. Ein direkter Bezug zur auf derselben Seite, nur weiter unten erfolgenden Lectotypisierung wird ebenfalls gegeben („see below“). Insofern wird hier davon ausgegangen, dass die Lectotypisierung nun korrekt festgelegt und vollzogen wurde.

PARRA et al. (2017) haben zudem einen Epitypus festgelegt. Leider wurde der von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) bereits vorgeschlagene Epitypus erneut gewählt. Auf den ersten Blick erscheint dies sinnvoll, da von diesem Beleg bereits DNA-Sequenzen vorliegen und (fälschlicherweise) als Sequenzen vom Typusmaterial (als Epitypus) in Gendatenbanken vorliegen bzw. in Publikationen als solche auftreten. Dennoch ist diese Wahl aus mehreren Gründen sehr unglücklich. Es werden von DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) keinerlei Angaben zur Ökologie, also zum Standort der Kollektion, die den Epitypus bildet, gemacht. Es kann so z.B. nicht einmal der Begleitbaum / Symbiosepartner ermittelt werden, geschweige denn andere Informationen zum Boden-pH, der Begleitflora, des Kleinklimas (usw.). Auch existiert zu dem Epitypus vermutlich keine Abbildung. Der Epitypus soll ja dem Originalmaterial (hier dem Lectotypus) in seinen Merkmalen entsprechen und dieses ergänzen. Dies kann jetzt nicht einmal neutral überprüft werden. Auch existiert keine Beschreibung der Anatomie des Epitypus, da sich die Beschreibung von *Leccinellum crocipodium* durch DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) auf mehrere Kollektionen bezieht und eine Kompilation ist. Die begleitende Abbildung (DEN BAKKER & NOORDELOOS 2005: 567, Fig. 18) enthält keinen Bezug zu einer Aufsammlung, auf die sich die Habitussskizze (in schwarz/weiß) und die Mikrozeichnungen beziehen. Die Farbtabelle (DEN BAKKER & NOORDELOOS 2005: 587, Fig. 12a) zeigt eine Kollektion, die nicht der Epitypus sein kann (anderer Fundort, anderer Sammler). Man muss daher „glauben“, dass es sich bei dem Epitypus um eine Kollektion handelt, die dem Lectotypus

entspricht – überprüfen kann man nur die Anatomie anhand des Herbarmaterials und die Genetik – beides Merkmalskomplexe, die anhand des Holotypus nicht ermittelbar sind und die ja eben der Epitypus ergänzen soll. Da rein formell kein einziges makroskopisches Merkmal des Epitypus (abgesehen von den am Trockenmaterial nachvollziehbaren Merkmalen) bekannt ist, kann man nicht überprüfen, ob die Makroskopie des Epitypus mit dem bisherigen Konzept der Art übereinstimmt.

Leider legt der aktuelle Nomenklaturcode im Artikel 19.20 fest, dass dem Autor, der einen Epitypus designiert, in jedem Fall gefolgt werden müsse (TURLAND et al. 2018: Art. 19.20), also leider selbst in diesem Fall. Der Code geht hier sogar so weit, dass es möglich ist, wenn sich später herausstellt, dass der Typus, den der Epitypus begleitet, zu einer anderen Art als der Epitypus gehört, ein „conserved type“ definiert werden kann. Es ist dann möglich, den Epitypus als Typus über den Holotypus zu stellen!

Für die Epitypisierung fehlen aber abgesehen vom reinen Formalismus sinnvolle Regelungen für die Auswahl eines Epitypus. Wenn der Epitypus das Originalmaterial ergänzen soll, dann sollte man meinen, dass er den Merkmalen der Originaldiagnose und dem Typusmaterial bzw. im Falle einer Lectotypisierung den durch die Auswahl von Teilmaterial eingegengten Merkmalen entsprechen müsse oder solle. Damit dies neutral überprüft werden kann, müsste eine Beschreibung, die die Übereinstimmung mit dem Originalmaterial belegt, vorgeschrieben werden. Wünschenswert wäre zudem, dass der Epitypus aus demselben geographischen Raum wie das Originalmaterial stammt. So wäre es beispielsweise wenig sinnvoll, eine von Fries aus der Region um Femsjö beschriebene Art durch Material z.B. aus Australien zu epitypisieren, da die Wahrscheinlichkeit, dass es sich da trotz möglicher makroskopischer Übereinstimmung um eine andere Art handelt, die in der Region um Femsjö auch zu Fries' Zeiten nicht vorkam, besonders groß ist. Man könnte bzw. sollte aus der Formulierung, dass der Epitypus den Typus begleitet (ergänzt, also anhand des Epitypus im Holotypus fehlende Merkmale festgelegt werden können) ableiten, dass man sich bemühen sollte, dem eigentlichen Typus zu entsprechen, um ihn nur zu ergänzen. Man dürfte aber dennoch, um beim obigen Beispiel zu bleiben, eine europäische Art mit einer Kollektion aus Australien epitypisieren. Dann kann daraus folgen, dass die nun unter dem entsprechenden Namen (eines europäischen Autors) laufende Art gar nicht in Europa vorkommt, sondern nur in Australien. Es muss dann nur nachträglich der Epitypus konserviert werden und schon ist dieser Fehler korrigiert, auch wenn es unlogisch erscheint, Namen so offensichtlich willkürlich umzuinterpretieren.

Oder andersherum ausgedrückt: bei einer offensichtlich inhaltlich fehlerhaften Epitypisierung hat man eigentlich keine Möglichkeit, diese abzulehnen, wenn sie nur die Kriterien einer formell richtigen, effektiven und validen Epitypisierung im Sinne des Nomenklaturcodes erfüllt. Hier besteht eine „Rechtslücke“ im Nomenklaturcode. Dieser würde letzten Endes sogar zulassen, dass eine durch einen Holotypus gut definierte Art völlig anders neuinterpretiert wird. Es bleibt nun zu hoffen, dass der für *Boletus crocipodius* designierte Epitypus dem Originalkonzept bzw. der sich

eingebürgerten Interpretation des Originalkonzepts entspricht. Nun kann davon bei einer so leicht kenntlichen und unzweifelhaft festgelegten Art, wie sie *Leccinellum crocipodium* darstellt, ausgegangen werden. Und hier wurde angenehmerweise ein Epitypus aus dem gleichen Land, also einer dem Originalmaterial entsprechenden Region gewählt. Das Fehlen von ökologischen Angaben deutet aber an, dass eine Interpretation des Namens *Leccinellum crocipodium* nach dem ökologischen Artkonzept von DEN BAKKER & NOORDELOOS. (2005) bzw. PARRA et al. (2017) gar nicht in Betracht gezogen wurde, dieses Artkonzept folglich hier nicht beachtet wurde. Sollte sich später herausstellen, dass es zwei ökologisch unterschiedlich eingensichte Teilpopulationen von *Leccinellum crocipodium* (dann im weiteren Sinn) geben sollte, wovon BLUM (1969) ausgeht, kann dann nicht ohne weiteres anhand des Epitypus eine schnelle, einfache Entscheidung getroffen werden, welche der Teilpopulationen den Namen *Leccinellum crocipodium* s. str. tragen müsse und welche einen neuen Namen benötigt (auf welcher Rangstufe auch immer). In dem Fall müsste anhand anderer Kriterien die Zuordnung erfolgen. Die sollte zwar möglich sein, da sich der Artrang allein auf die Ökologie bezogen kaum begründen ließe, aber es erhöht potentiell den Aufwand für spätere Taxonomen.

Oder allgemeiner ausgedrückt: Mangels einer Beschreibung der Merkmale des Epitypus kann man später beschriebene Varietäten oder Formen von *Boletus crocipodius* mangels bekannter Merkmale des Epitypus nur anhand der DNA-Sequenzen interpretieren (wobei diese bei Taxa unterhalb des Artrangs schwierig zu interpretieren sind, da die Ähnlichkeit bisweilen noch sehr groß ist) oder mit den (wenigen) Merkmalen des Lectotypus vergleichen. Pragmatischerweise wird man dann auf das gängige Konzept von *Leccinellum crocipodium* unter der Annahme, dass dieses Konzept auch vom Epitypus ableitbar wäre, zurückgreifen. Diese Schwierigkeiten hätte man aber von vornherein vermeiden können. PARRA et al. (2017) hätten die Möglichkeit gehabt, einen Epitypus zu definieren, von dem sie Farabbildungen (Fotos), makro- und mikroskopische Merkmale und den Standort der Aufsammlung hätten beschreiben können. So sind die einzigen Angaben die DNA-Sequenzen des Typusmaterials, was eigentlich impliziert, dass alle anderen Merkmale unwichtig seien (ohne dass ein entsprechender Vorsatz den jeweiligen Autoren unterstellt werden soll – es entspricht aber dem Zeitgeist und wertet damit bewusst oder auch unbewusst klassische Methoden bzw. andere Artkonzepte ab, da diese bei der Epitypisierung nicht einmal berücksichtigt werden). Dies bedeutet letzten Endes, dass hier einzig und allein ein Artkonzept basierend auf Barcoding verfolgt wird (sowohl von DEN BAKKER & NOORDELOOS 2005 als auch von PARRA et al. 2017).

Leccinellum luteoporum (Bouchinot) Blanco-Dios, Index Fungorum 383: 1 (2018) s. Blum non s. orig. (Abb 3)

≡ *Boletus nigrescens* var. *luteoporus* (Bouchinot) J. Blum s. J. Blum

BLUM (1969) beschreibt eine auffallende, orange- bis rotporige (!) Kollektion, die er als zu *Boletus nigrescens* (= *Leccinellum crocipodium*) zugehörig ansieht. Da sich BLUM (1969) explizit auf Bouchinot bezieht, kann trotz lateinischer Diagnose und Angabe eines Belegs daraus kein eigenes, neu beschriebenes Taxon abgeleitet werden: „*Var. luteoporus* (Bouch.) Blm. Differt poris primum aurantiacis vel rubris. Sub carpini. Récolte 688. Dourdan. Septembre.“ (BLUM 1969: 575).

Der Bezug auf Bouchinot erfolgt auch ausführlich in der Diskussion um diese Kollektion. BLUM (1969) interpretiert den lateinischen Begriff „luteus“ als orangegelb bis safrangelb und basiert allein darauf seine Interpretation, ohne die Originaldiagnose als Vergleich zu bemühen. MycoBank zitieren den Ort der Originalbeschreibung von *Boletus luteoporus* Bouchinot wie folgt: *Boletus luteoporus* Bouchinot, Bulletin de la Société Mycologique de France 20: 91 (1904). Der zu diesem Zitat gehörige Artikel (BARBIER 1904) beschreibt einen *Boletus luteoporus*, aber gibt dort einen anderen Ort als Originalquelle an (siehe Abb. 3).

Boletus luteoporus Bouchinot, in Costantin, suppl. à la Fl. des Ch.

Fossé de la Sommière de la forêt de Mirebeau, dans une partie argileuse à *Pteris aquilina*. 14 Août 1903 (Pl. VIII.).

Chapeau de 6 à 12 cm., sec, gercé-tessellé, tomenteux et bistre; chair molle, cotonneuse, sèche, acidule, marbrée de groseille, de violacé plus ou moins sombre. Tubes longs, fins, profondément sinués, jaune sale; pores sulfurins, tachés de livide au froissement. Stipe radicant, subfusiforme, finement gercé; floconneux sur toute la longueur.

Abb. 3 – Originalbeschreibung von *Boletus luteoporus* Bouchinot
in BARBIER (1904)

Erkennt man die Beschreibung in BARBIER (1904: 91) als Originaldiagnose an, so findet sich dort kein Bezug zu orangefarbenen Poren. Die Röhren werden als schmutzig gelb („jaune sale“), die Poren explizit als schwefelgelb („pores sulfurins“) bezeichnet. Es findet sich insgesamt kein Widerspruch dazu, den Namen *Boletus luteoporus* einfach mit *Leccinellum crocipodium* zu synonymisieren. Insofern stellt die Kollektion, die BLUM (1969) erwähnt, möglicherweise ein eigenständiges Taxon dar.

BLUM (1969) gibt auch – wenngleich nicht ausführlich – Mikromerkmale wie kurze, breite Sporen um 10-16 µm Länge an. LANNOY & ESTADÈS (1995), ergänzen nach Untersuchung des von BLUM (1969) angegebenen Belegs die Mikromerkmale wie folgt: Die Hutdeckschicht entspricht der von *L. crocipodium*, die Sporen sind aber mit

(11-) 12,5-14,5-16,5 (-18) x (6-) 6,5-7,2-8 μm , Qm = 2,0 kürzer und breiter als bei *Leccinum crocipodium* s.str., was hier die Vermutung eines eigenständigen Taxons unterstreicht. Eine Farbtafel der Kollektion findet sich bei BLUM (1971: pl. 189-1).

KIBBY (2006: 84) gibt einen Fund eines makroskopisch sehr ähnlichen, orangeporigen Raufußes aus dem Epping Forest (bei London) an. Leider werden weder anatomische noch nähere ökologische Informationen mitgeteilt. Es handelt sich möglicherweise um eine zweite Kollektion dieses Taxons seit 1969, wenngleich dies ohne nähere Angaben nicht überprüfbar ist. Die Aussage „needs to be recollected“ (KIBBY 2006: 84) deutet zudem darauf hin, dass bedauerlicherweise gar kein Beleg gemacht wurde.

Da es (leider mangels näherer Angaben) keine Gegenargumente bezüglich der Konstanz der Differentialmerkmale (insbesondere Porenfarbe, Sporenform) gibt, wird davon ausgegangen, dass sich dieses Taxon von *Leccinellum crocipodium* s. str. durch folgende Merkmalskombination unterscheidet:

Makroskopie: für die Gattung *Leccinellum* sind orangefarbige bis rote Poren eine Besonderheit.

Mikroskopie: Die im Schnitt deutlich kürzeren Sporen mit einem mittleren Quotienten von 2,0 wären innerhalb der europäischen Vertreter der Gattung ebenfalls außergewöhnlich. *Leccinellum crocipodium* s. str. hat mit einem Qm von 2,5 den nächstkleinsten Quotienten (vg. LANNOY & ESTADÈS 1995). DEN BAKKER & NOORDELOOS (2005) geben für *L. crocipodium* Q = 2,0-2,9 und Qm = 2,3-2,4 an. Dies nähert sich zwar dem Wert für *Boletus nigrescens* var. *luteoporus* an, erreicht aber auch nicht dessen kleinen Quotienten.

Ökologie: Da nur von einer Aufsammlung der zugehörige Symbiosebaum bekannt ist (*Carpinus*), ist diese Angabe nicht belastbar.

Aufgrund der zwei für die Gattung doch außergewöhnlichen Merkmale wird hier davon ausgegangen, dass es sich um ein noch unbeschriebenes, extrem seltenes, von *Leccinellum crocipodium* unterscheidbares Taxon handelt. Eine Beschreibung sollte aber anhand aktuellen, exakt dokumentierten Materials erfolgen. Bis dahin wird vorgeschlagen, dieses Taxon unter der Bezeichnung *Leccinellum luteoporum* (Bouchinot) Blanco-Dios s. Blum non s. orig. zu führen.

Europäische Taxa der Sektion *Leccinellum* sect. *Calida*

Leccinellum corsicum (Rolland) Bresinsky & Manfr. Binder,
Regensburger Mykologische Schriften 11: 232 (2003) (Abb. 4)

≡ *Boletus corsicus* Rolland, Bulletin de la Société Mycologique de France 12: 1 (1896)

= *Boletus sardous* Belli & Sacc., Bolletino della Società Botanica Italiana 1903: 225 (1903)

= *Leccinum hispanicum* G. Moreno, Documents Mycologiques 7(27-28): 8 (1977)

Lateinische Diagnose: „*Pileo pulvinato, usque ad 10 cm et ultra diametro equante, brunneo, cito rimoso et inde carnem luteam praebente. Tubulis longis, sulphureis, demum canescentibus decurrentibus, circum stipitem profunde sinuatis. Poris aureis, minimis, rotundis. Stipite pro ratione curto fusiformi bulboso, radicoso, ad apicem striis notato, luteo, brunneo-maculato, pustulis squamiformibus, crassis hymeniis vertigiis, exasperato. Carne lutea, versus superficiem pilei flavescente et in stipite hine inde brunescente. Sporis oblongis, pallidis, guttatis, 15-18 x 5 µm. Cystidiis fusiformibus. Boleti impoliti vicinus; differt stipite rugosa. Juxta Cistos, in Pinetis corsicae. In mercatu Ajacii venali 26/3/1895.*“

Lectotypus (LANNOY & ESTADÈS 1995: 152): PC, Rolland, 23.3.1895, Kapsel 2

Merkmalsübersicht (Abb. 4): Hut bis 10 cm Durchmesser, gelbbraun, braun bis schwarzbraun; Huthaut nur bei großer Hitze/Trockenheit einreißend, nicht so deutlich wie *Leccinellum crocipodium* dazu neigend, mosaikartig aufzureißen; Röhren jung blass gelblich, später auch deutlicher gelb bis schmutzig gelblich; Poren jung kräftig gelb, auf Druck rötlich verfärbend; Stiel bis 8 x 4 cm, auffallend keulig, mit verdickter Stielbasis; Stieloberfläche blass zitronengelb bis gelb, auch rostrot überhaucht; Stiel-schüppchen gelb, später auch braun; Fleisch blass gelblich, an der Luft erst rötend, dann grauend, aber nicht schwärzend; Hutdeckschicht ein Trichoderm aus kurzzeiligen, 10-15(-20) µm breiten Hyphen mit länglichen Zylindrocysten, gemischt mit langzeiligen, 6-12 µm breiten Hyphen, nur ausnahmsweise mit vereinzelt Sphaerocysten; Sporen 14-18 x 5,5-7 µm, Q = 2,3-2,8, Qm = 2,5-2,6.

Ökologie: Bei *Cistus* spp. (mediterran verbreitet) und bei *Helianthemum*, auf Cistaceae als Symbiont angewiesen.

Nach LANNOY & ESTADÈS (1995) sehr selten, nach MUÑOZ (2005) ebenfalls selten, nur punktuell in bodensauren Habitaten; Eigenfunde im Dezember / Januar auf La Gomera, Kanarische Inseln, dort im passenden Habitat teils sehr häufig, aber nur kleinräumig auftretend. Nach Grünert (mdl. Mitt.) auch in Sardinien orthshäufig, d.h. punktuell in großer Stückzahl fruktifizierend, aber nicht überall häufig.

LANNOY & ESTADÈS (1995) haben Material von *Boletus sardous* Belli & Sacc. untersucht und kommen zu dem Schluss, dass es sich bei diesem ebenfalls von Zistrosen beschriebenen Taxon um ein späteres Synonym handelt. SACCARDO (1916) stellt zudem selber *Boletus sardous* als Synonym zu *Leccinellum corsicum*. CONTU (1990) verwendet allerdings den Namen *Leccinum sardoum* (Belli & Sacc.) Quadr. & Lunghini, da er die Synonymie anzweifelt. CONTU (1990) bezieht sich hier auf die Neigung der Hüte seiner sardischen Kollektionen, bei Feuchtigkeit etwas schmierig zu werden, auf die Anheftung der Röhren (aufsteigend oder herablaufend) sowie Unterschiede im Feinaufbau der Hutdeckschicht, soweit die Originaldiagnosen von *Boletus sardous* und *Boletus corsicus* diesbezüglich aussagekräftig sind. Da nach CONTU (1990) die Typuskollektion aus mehreren unterschiedlichen Elementen zusammengesetzt sei, wird der Name *Boletus corsicus* ohnehin als nomen dubium abgelehnt. Hier wird der Interpretation von LANNOY & ESTADÈS (1995) gefolgt, die

sich weitgehend durchgesetzt hat, also die beiden Namen als Synonym angesehen. Der Grad der Schmierigkeit der Huthaut als Trennmerkmal wird auch bezüglich *Boletus tlemcenense* Maire (siehe unten) diskutiert und entsprechend herabgewichtet. Die Schmierigkeit, die zumindest auftreten kann, dient aber als Hilfsmerkmal für die Sektion *Calida*.

MORENO (1977) beschreibt mit *Leccinum hispanicum* Moreno ebenfalls einen Raufuß mit gelbem Hymenophor bei Zistrosen (hier bei *Cistus ladanifer*):

Lateinische Diagnose: „*Pileus 2,5-5 cm, e convexo in hemisphaerium vergens, brunneus, cuius cuticula rimas facile agit. Stipes 3,5 x 1-1,6 cm, ventricosus, radicans, cum granulis aurantiacis quae paulatim brunneola fiunt et cristas efficiunt per totum stipitem distributas. Tubuli adnata aut subdecurrentes, 0,7-1,2 cm longi, flavi; poris flavescences, angulosi, 0,5-1,2 mm lati. Caro incisione rosea in stipitis apice nec non circum pileum. Ope KOH 10% fit statim vitelli no colore, id quod et in herbario dispici potest. Sporae fusiformes, lutescentes, hyalinae, (14) 17 (18) x 6-7 μ (usque ad 20 (22) x 7,5 μ in aliis carpophoris ejusdem recollectionis). Basidia tetraspora 30-40 x 10-12 μ . Cystidia lageniformia 40-60 x 10-15 μ . Cuticula ex hyphis oblongis 30-40 x 5-9 (11) μ constituta. Habitat sub Cisto ladanifero, Pitratiae, in Abulae provincia 10/5/1976. Leg. „Sociedad Micologica castellana“. Typus in herbario M.A.F. Fungi n° 166.“*



Abb. 4 – *Leccinellum corsicum*. Italien, Sardinia, Montecresia, bei *Cistus monspeliensis*. 14.3.2018. Foto: DAVIDE PUDDU (Quelle: WIKIPEDIA 2020a)

MORENO (1977) grenzt *Leccinum hispanicum* von *Leccinellum corsicum* vor allem anhand der Sporenmaße ab, da er von letzterem angibt, sie seien 17-25 (40) x 7-8 µm groß(!). Diese Angabe passt weder zur Originaldiagnose von *Boletus corsicus* (siehe oben), noch zu den Angaben gemäß der aktuellen Interpretation. Insofern handelt es sich bei *Leccinum hispanicum* um ein späteres Synonym von *Leccinellum corsicum*, während es sich bei dem großsporigen „*Leccinum corsicum*“ s. Moreno um *Leccinellum tlemcenense* (Maire) C. Hahn handeln dürfte (siehe unten).

BERTOLINI (2014) diskutiert die mögliche Synonymie von *Leccinellum corsicum* und *Leccinellum tlemcenense* [als *Leccinum lepidum* (H. Bouchet ex Essette) Bon & Contu] und plädiert dafür, nur eine sowohl makroskopisch, als auch anatomisch und zudem ökologisch sehr variable Art anzuerkennen. Hierbei argumentiert BERTOLINI (2014), dass der Aufbau der Hutdeckschicht bei beiden Taxa so variabel sei, dass eine darauf basierende Trennung nicht gelinge. Zum selben Schluss kommen auch BERGER & REDEUILH (1993). MUÑOZ (2005) relativiert ebenfalls die Aussagekraft der Hutdeckschicht zur Trennung der beiden Arten, während CONTU (1990) und LANNOY & ESTADÈS (1995) diese als unterscheidbar ansehen. MUÑOZ (2005) diskutiert schließlich ebenfalls die Möglichkeit, beide Taxa als Ökotypen einer Art anzusehen, kommt aber zu dem Schluss, beide auf Artebene weiterhin anzuerkennen. Neben der unterschiedlichen Ökologie (*Leccinellum tlemcenense*: bei immergrünen Eichen) verfärbt das Fleisch von *Leccinellum tlemcenense* deutlicher. Zudem unterscheiden sich die Sporenquotienten – *Leccinellum tlemcenense* hat mit $Q_m > 3$ einen deutlich höheren Quotienten. Inwiefern die Schmierigkeit der Huthaut als Trennmerkmal verwendet werden kann, ist fraglich, da auch dieses Merkmal variabel zu sein scheint. Zudem bezeichnet CONTU (1990) auch die Hutdeckschicht der mit Zistrosen vergesellschafteten Art als schmierig.

LANNOY & ESTADÈS (1995) gehen einen Schritt weiter in Richtung Auftrennung und äußern Zweifel, ob die von BERGER & REDEUILH (1993) aus der Bretagne vorgestellte Nachweise von *Leccinellum corsicum* bei *Helianthemum* konspezifisch mit den mediterranen Kollektionen bei *Cistus* sind. Die Zweifel beruhen darauf, dass die bretonischen Funde durch einen weniger deutlich keulenförmigen Stiel, rascher dunklen Hut und durch helleres, weißliches Fleisch auffallen. Auf die Konstanz dieser Merkmale in Bezug auf Aufsammlungen außerhalb des Mittelmeerraums sollte zukünftig geachtet werden. Da entsprechende Funde aber sehr selten sind, wird die Fragestellung, ob Kollektionen außerhalb des Mittelmeerraums bei *Helianthemum* eigenständig sind, mittelfristig rein morphologisch nicht lösbar sein. Eine Sequenzierung entsprechender Funde gibt möglicherweise mehr Aufschluss.

Leccinellum tlemcenense (Maire) C. Hahn comb. nov.

(MycoBank Nr. MB 834582)

Basionym: *Boletus tlemcenensis* Maire, Bulletin de la Société Botanique de France 53: CCXIV (1906)

= *Boletus lepidus* Bouchet ex Essette, Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 80(4), Suppl. Atlas, pl. 147 (1965)

Lateinische Diagnose: siehe Abb. 5

Typus: Forêts de *Quercus suber* et *Q. Mibeckii* entre Tlemcen et Hafir, sur les grès, 21 avril.

Merkmalsübersicht (vgl. Abb. 7-9): Hut bis 15 cm im Durchmesser, blass gelb, gelbbraun bis dunkelbraun oder schwarzbraun, jung gerne etwas runzelig; Huthaut nicht oder nur bei großer Trockenheit aufreißend, trocken fein filzig, feucht glatt und gerne auch schmierig – dann von oben an *Boletus edulis* erinnernd (siehe Abb. 7); Röhren jung oftmals blass, weißgraulich, erst später gelblich umfärbend; Poren schon jung deutlich gelb bis zitronengelb, auf Druck rotbraun verfärbend (eingetrocknet auch nicht oder wenig reagierend); Fleisch sehr hell, weiß, in der Stielrinde auch blass gelblich, in der Stielbasis kräftiger gefärbt, bei Luftkontakt erst rötend, dann schwärzend; Stiel bis 10 x 4 cm, blass zitronengelblich bis gelb, auf Druck rötend, mit feinen, gelblichen Schüppchen, die im Alter etwas dunkler, bräunlich werden; Hutdeckschicht ein Trichoderm, Hyphen durchmischt, viele langzellig, dazwischen Ketten aus Zylindrocysten (Häufigkeit schwankt), Sphaerocysten selten bis fehlend; Sporen 15-24 x 6-8 µm.

Ökologie: Mediterran, frostmeidend, bei *Quercus ilex*, *Quercus suber*, nach Muñoz (2005) selten auch bei *Quercus faginea*.

B. tlemcenensis R. Maire. (Planche LX).

Pileo crasso, 8-12 cm. diam, sicco, lævi, brunneo; stipite valido, subbulboso, e sulfureo ochraceo-luteo, interdum ad basin rubro-tincto, granuloso-squamuloso; carne dulci, flavido, vulnerato primo immutabili, tandem brunneo-purpureo, tubulis circa stipitem depressis, ex albido-griseo flavescens, poris minutis, rotundatis, ab initio citrinis immutabilibus, tandem ochraceis; basidiis tetrasporis, capitatis, circiter 40 × 12 µ; sporis oblongo-fusiformibus, sub lente dilute brunneolis, lævibus, 16-24 × 6-8 µ; cystidiis hyalinis apice piliformi hymenium superantibus, 50-60 × 8-10 µ.

Hab. in quercetis arenosis, aprili.

Forêts de *Quercus Suber* et *Q. Mibeckii* entre Tlemcen et Hafir, sur les grès, 21 avril.

Obs. — Ce Bolet appartient à la section « Edules » de Fries; il se rapproche des *B. impolitus* Fr. et *fragrans* Vitt., dont il s'écarte surtout par le pied squamuleux, les tubes d'abord blanc-grisâtres, et le chapeau lisse. Il est comestible.

Abb. 5 – Originalbeschreibung von *Boletus tlemcenensis* (aus MAIRE 1906: CCXIV).

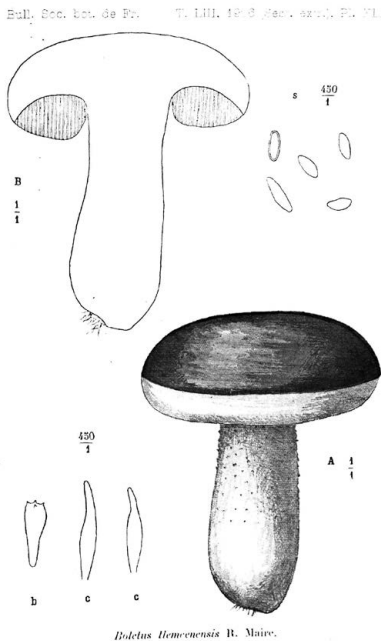


Abb. 6 – *Boletus tlemcenensis* – Replik der Originaltafel. aus MAIRE (1906: pl. LX)

MAIRE (1906) beschreibt diesen Röhrling aus den Korkeichenwäldern bei Tlemcen (Algerien, Atlas-Gebirge) und bildet ihn als schwarz-weiß-Tafel ab (siehe Abb. 6). Der locus classicus wird als „zwischen Tlemcen und Hafir“ bezeichnet. In der Umgebung von Tlemcen gibt es jedoch keine Stadt mit Namen Hafir, wohl aber einen Korkeichenwald dieses Namens, der auch heute noch besteht und u.a. im Rahmen der Klimafolgenforschung beobachtet und untersucht wird (vgl. MEDJAHDI et al. 2013). Zwischen Tlemcen und dem Wald Hafir liegt der Wald Zariffet (vgl. MEDJAHDI et al. 2013: 138, fig. 1). Dieser dürfte demnach der locus classicus sein.

Das immergrüne Eichen begleitende Taxon wurde bisher als *Leccinum lepidum* bzw. *Leccinellum lepidum* bezeichnet (z.B. CONTU 1990, LANNOY & ESTADÈS 1995, MUÑOZ 2005, KLOFAC 2007). BLUM (1971)

und LANNOY & ESTADÈS (1995) erwähnen die Beschreibung von *Boletus tlemcenensis* und geben diesen Namen als unsicheres Synonym zu *Leccinum lepidum* an. Sie konstatieren: „R. Maire [...] a aussi décrit et représenté *B. tlemcenensis*, venant sous *Quercus suber*, qui semble proche de *L. lepidum* mais que nous considérons, pour le moment, comme nomen dubium“ (LANNOY & ESTADÈS 1995: 147). Weshalb es sich aber um ein nomen dubium handeln soll, diskutieren sie nicht.

Die Beschreibung von *Boletus tlemcenensis* passt gut auf die bisherige Interpretation von *Boletus lepidus* – die Sporenmaße stimmen überein, die von Beginn an gelben Poren, das sich im Schnitt verfärbende Fleisch, der typisch schuppige und zudem kräftige Stiel und das Habitat – *Quercus suber* als Symbiosepartner, mediterranes Klima. Blasse, jung weiß-graue Röhren sind für *Leccinellum lepidum* auch kein Widerspruch. Es bleiben zwei kritische Punkte in Maires Diagnose. Zum einen soll der Hut trocken sein („pileo [...] sicco“ – siehe Abb. 5), zum anderen beschreibt Maire die Poren als auf Druck nicht verfärbend („poris [...] ab initio citrinis, immutabilis“ – siehe Abb. 5). Bedenkt man, dass die Typuskollektion aus einem sandigen Korkeichenwald Algeriens stammt, besteht immer die Möglichkeit, dass bei einem trockenen Wind sowohl der Hut völlig abtrocknet als auch die Poren soweit eintrocknen, dass sie auf Druck nicht reagieren. MAIRE (1906) ordnet seine neue Art aufgrund der Beschaffenheit der Huthaut sogar in „*Boletus* sect. *Edules*“ ein, also zu den Steinpilzen im heutigen Sinn. Vergleicht man typische Abbildungen von „*Leccinum lepidum*“, so z.B. Abb. 7, so kann man diese Bemerkung von MAIRE (1905) gut nachvollziehen.

Der Hut kann von oben in der Tat dem Steinpilz (*Boletus edulis* Bull. : Fr.) sehr ähnlich sehen, woraus man eben trotz der Angabe „siccus“ sogar auf einen zumindest feucht schmierigen Hut schließen kann. Auch die sehr blassen Röhren, die MAIRE (1906) als „ex albedo-griseo flavescens“ bezeichnet (Abb. 5), passen zu der vermeintlichen Ähnlichkeit mit dem Steinpilz. Und genau dieses Merkmal kann in Abb. 7 an einem typisch schmierighütigen „*Leccinum lepidum*“ nachvollzogen werden. MAIRE (1906) verweist zudem auf *Boletus impolitus* Fr. Stellt man sich also gedanklich eine Mischung aus *Boletus edulis* und *Boletus impolitus* [= *Hemileccinum impolitum* (Fr.) Šutara] vor, trifft es das rein äußerlich sehr gut – gelber Stiel mit Schüppchen und die jung gelben Poren von *B. impolitus*, die Huthaut, die blassen Röhren und das weißliche (dann aber verfärbende) Fleisch von *Boletus edulis*. Kurz gesagt: Die Merkmalskombination des schwärzenden Fleisches (wodurch die Gattung *Hemileccinum* ausgeschlossen ist), der gelben Poren, der Stielschüppchen, der sehr großen Sporen in Verbindung mit dem Vorkommen bei immergrünen Eichen bzw. der Korkeiche ist eindeutig und zeigt sehr deutlich, dass MAIRE (1906) hier eine ältere und damit prioritäre Beschreibung von *Boletus lepidus* publiziert hat, der man dementsprechend folgen muss. Aus diesem Grund wurde dieser ältere Name hier in die Gattung *Leccinellum* kombiniert und *Boletus lepidus* als Synonym angegeben.



Abb. 7 – *Leccinellum tlemcenense*. Portugal, Lisboa, Parque de Monsanto, 14.1.2014. Fleisch und Röhren sehr blass, Poren deutlich gelb, Hut schmierig.

Foto: „zaca“ (als *Leccinum lepidum*); (Quelle: WIKIPEDIA 2020b)



Abb. 8: *Leccinellum tlemcenense*. Portugal, Serra de São Mamede, Portugal, 9.12.2014. Röhren und Fleisch typisch blass.
Foto: Davide Puddu (Quelle: WIKIPEDIA 2020c)



Abb. 9 – *Leccinellum tlemcenense*. Portugal, Lisboa, Parque de Monsanto, 23.1.2016. Poren leuchtend gelb, deutlich zu den blassen Röhren kontrastierend. Das blasser Fleisch verfärbt bereits.
Foto: „zaca“ (als *Leccinellum lepidum*); (Quelle: WIKIPEDIA 2020d)

***Leccinellum aberrans* (J. Blum) C. Hahn comb. nov.**

(MycoBank Nr. MB 834583)

(Abb. 10)

Basionym: *Boletus aberrans* J. Blum, Bulletin de la Société Mycologique de France 85(4): 575 (1969).

≡ *Leccinum blumii* Contu, Agarica 10-11(19-20): 27 (1990)

≡ *Leccinellum blumii* (Contu) Blanco-Dios, Index Fungorum 383: 1 (2018), nomen superfl.

Lateinische Diagnose: *A B. brunneobadio simili, sed cute pilei solummodo articulis cylindricis elongatis. Carne nigrescente sicut un typo.*

Typus: *Récolte 797, Rambouillet. Novembre.*

Merkmalsübersicht: Hut 5-12 cm, sehr dunkel, dunkelbraun bis schwarzbraun, nicht einreißend; Huthaut trocken, auch feucht nicht schmierig, filzig. Röhren gelblich, Poren kräftig gelb, auf Druck rotbräunlich verfärbend. Stiel blass gelb mit bereits jung bräunlichen bis braunen Schüppchen (siehe Abb. 10; Unterschied zu *L. tlemcenense*). Fleisch deutlich gelb, bei Luftkontakt erst rötend, dann schwärzend (nach CONTU 1990 seltener auch nicht schwärzend). Sporen 12-16 x 6-7 µm.

In der Gattung *Leccinum* ist durch *Leccinum aberrans* A.H. Sm. & Thiers die Kombination mit dem Epitheton *aberrans* bereits belegt, weshalb CONTU (1990) in seiner Bearbeitung der gelbporigen Raufüße Sardinien *Leccinum blumii* als nomen novum für *Boletus aberrans* einführt. Insofern überrascht es, dass LANNOY & ESTADÈS (1995, 2001) gar nicht auf dieses Taxon eingehen, zumal sie u.a. auch die Studie von BLUM (1969) ausgewertet haben, in der dieses Taxon neu beschrieben wird. Auch MUÑOZ (2005) erwähnt keinen der beiden Namen. In der aktuelleren Literatur erscheint *Leccinum blumii* nur bei CONTU (1990) sowie bei KLOFAC (2007), der diese Art als von *Leccinum lepidum* getrennt ausschlüsselt.

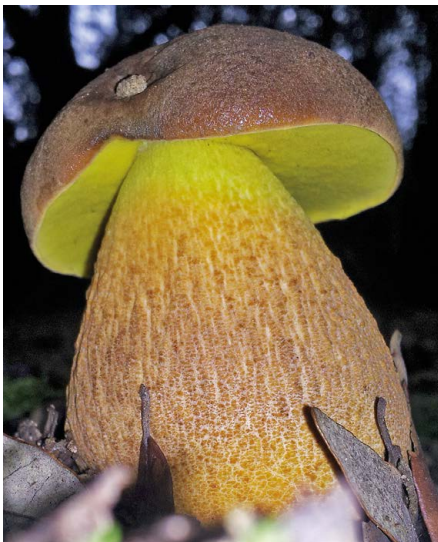


Abb. 10 – *Leccinellum cf. aberrans*, 15.11.2015 Italien, Sardegn, Villagrande, Boso di S. Barbara. Gut zu erkennen sind die jung bereits braunen Stielschüppchen und die dunkle Hutfarbe. Da kein Beleg vorhanden ist und der Fruchtkörper zu jung für die Ermittlung der Sporenmaße ist, kann die Bestimmung nicht endgültig verifiziert werden.

Foto: HELMUT GRÜNERT

BLUM (1969) beschreibt *Boletus aberrans* leider nicht sehr ausführlich. Mikromerkmale tauchen nur begleitend zu einer Skizze einer Spore und der sehr schematischen Darstellung der Hutdeckschicht in der zugehörigen Bildunterschrift auf: „Fig. VIII - 9. – cuticule sans éléments isodiamétriques, tantôt avec des hyphes ayant parfois encore quelques articles relativement courts, tantôt comme chez *corsicus* (fig. 10) avec seulement des hyphes à articles longuement cylindracés; spores de 12 à 15 μ sur 6 ou 7 μ .“ (BLUM 1969: 571).

Aufgrund der deutlichen Verfärbung des Fleisches und der dunklen Hutfarbe vergleicht BLUM (1969) seine neue Art insbesondere mit *Boletus brunneobadius* J. Blum [= *Leccinellum pseudoscabrum* var. *brunneobadium* (J. Blum) C. Hahn], so auch explizit im Protolog (siehe oben). Als Trennmerkmale nennt er die kürzeren Sporen und den unterschiedlichen Aufbau der Hutdeckschicht. Als weitere ähnliche Art diskutiert BLUM (1969) auch *Boletus corsicus* (= *L. corsicum*). Hier betont Blum die deutlich unterschiedenen Sporenmaße und die ungleich stärkere Fleischverfärbung von *B. aberrans*. Obwohl *L. pseudoscabrum* var. *brunneobadium* und *L. corsicum* ökologisch deutlich eingemischt sind (Symbionten von Hainbuche und Zistrose respektive), greift BLUM (1969) diese Unterschiede weder in der Beschreibung, noch der Diskussion, noch in seinem Bestimmungsschlüssel auf. Leider verzichtet BLUM (1969) überhaupt auf jegliche ökologischen Angaben hinsichtlich *B. aberrans*.

In einer nachgestellten Anmerkung (BLUM 1969: 575) wird die Möglichkeit in den Raum gestellt, dass *B. aberrans* eine nördlichere oder später fruktifizierende Variante („aspect“) von *Boletus corsicus* sein könnte. Hier wird wiederum der Unterschied in den Sporenmaßen (etwas kürzer und zugleich etwas breiter) als Gegenargument angeführt, aber wiederum keine ökologische Unterscheidung getroffen. Die Benennung als möglichen „aspect septentrional“ von *Boletus corsicus* deutet zumindest darauf hin, dass *Boletus aberrans* nicht an Zistrosen gebunden ist. BLUM (1969: 575) beendet schließlich die Diskussion mit der Bemerkung, dass es weitere, mehr oder weniger mediterrane Taxa aus dem *B. corsicus*-*B. aberrans*-Formenkreis geben könnte und erwähnt hier kurz *Boletus sardous* und *Boletus tlemcenensis*.

CONTU (1990) erkennt *Boletus aberrans* auf Artebene an und transferiert das Taxon konsequenterweise in die Gattung *Leccinum* (als *Leccinum blumii* nomen novum, siehe oben). Nach CONTU (1990) kommen in Sardinien nur drei der gelben Raufüße vor – namentlich *Leccinum lepidum* (*Leccinellum tlemcenense*), *Leccinum sardoum* (*Leccinellum corsicum*) und *Leccinum blumii* (*Leccinellum aberrans*). Erstere Art trennt er aufgrund der hymeniformen Hutdeckschicht und der ungleich längeren Sporen ab. Für die Unterscheidung von *Leccinum blumii* zu *Leccinum sardoum* gibt CONTU (1990) neben den Unterschieden in den Sporenmaßen – wobei die Obergrenze von 15 μ m (BLUM 1969) für *L. blumii* von ihm auf 16 μ m angehoben wird – vor allem die unterschiedlichen Symbiosepartner an. CONTU (1990) ergänzt also die Artmerkmale von *Leccinellum aberrans* / *Leccinum blumii* um ökologische Merkmale. Demnach ist letzterer ein Begleiter von *Quercus ilex* und *Quercus suber*, ähnelt hier also *Leccinellum tlemcenense* (inkl. *L. lepidum*). KLOFAC (2007) greift für

seinen Schlüssel der Röhrlinge Europas diese Merkmalskombination auf, erkennt demzufolge ebenfalls *Leccinellum aberrans* (als *Leccinum blumii*) auf Artebene an.

Auch BLANCO-DIOS (2018) erkennt den Artrang – allerdings ohne jegliche Diskussion oder Hintergrundinformationen – an und möchte das Taxon in die Gattung *Leccinellum* überführen. Es handelt sich um eine reine Umkombinierung auf der Online-Plattform IndexFungorum – es kann also nicht einmal nachvollzogen werden, ob es um eine rein formelle Kombination geht, um einen Namen potentiell in der richtigen Gattung nutzen zu können, oder ob der Name tatsächlich aufgegriffen und verwendet werden soll. BLANCO-DIOS (2018) hat allerdings übersehen, dass CONTU (1990) *Leccinum blumii* als nomen novum beschrieb, da die Kombination *Leccinum aberrans* bereits besetzt war. In einer anderen Gattung hingegen ist – sofern dort das Epitheton auf der Artebene verwendbar ist – der ursprüngliche Name aufzugreifen. Die Kombination *Leccinellum blumii* (Contu) Blanco-Dios ist daher überflüssig und ungültig

Eine Synonymie von *Leccinellum aberrans* mit *Leccinellum tlemcenense* s. str. erscheint aufgrund der deutlich kleineren Sporen und des kräftig gelben Fleisches trotz der ebenfalls als nicht schmierig, sondern filzig beschriebenen Huthaut und des gleichen Habitats fraglich.

Die Hutfarbe von *Leccinellum tlemcenense* ist sehr variabel, von blass gelblich bis schwarzbraun (vgl. LANNOY & ESTADÈS 1995, MUÑOZ 2005, jeweils als *Leccinum lepidum*), weshalb dieses Merkmal kaum zur Unterscheidung herangezogen werden kann. BERTOLINI (2014) stützt diese Auffassung durch seine Beobachtungen. Die Farbe der Stielschuppen ist als Merkmal auch nur eingeschränkt verwendbar – aufgrund des fertilen Caulohymeniums können die Stielschuppen immer braun umfärben. Nur bei jungen, hinsichtlich des Caulohymeniums noch unreifen Fruchtkörpern lässt sich also sicher eine Unterscheidung anhand der Stielschuppenfarbe treffen (siehe Abb. 10).

Die Unterscheidung zwischen filzighütig, glatthütig und schmierighütig ist bei den nahestehenden Arten *L. tlemcenense* und *L. corsicum* bereits nur eingeschränkt möglich (siehe oben). Ob die als trocken und filzig beschriebene Huthaut wirklich immer so typisch ausgeprägt ist oder auch glatte bis leicht schmierige Hüte (z.B. im Alter) auftreten können, muss durch weitere Kollektionen kritisch geprüft werden. Unterschiede im Aufbau der Hutdeckschicht werden BERTOLINI (2014) folgend vorerst nicht zur Unterscheidung herangezogen.

Es bleiben als Bestimmungsmerkmale folglich das kräftig gelbe Fleisch, die schon jung braunen Stielschuppchen und die deutlich kleineren Sporen im Vergleich zu *Leccinellum tlemcenense*, während die Bindung an Cistaceae, die zumindest etwas größeren Sporen und das ebenfalls blassere Fleisch, welches nie schwärzt, *Leccinellum corsicum* abgrenzt.

Europäische Taxa der Sektion *Leccinellum* sect. *Hemixantha*¹ C. Hahn

Leccinellum pseudoscabrum (Kallenb.) Mikšík, Index Fungorum 338: 1 (2017)

- ≡ *Boletus pseudoscaber* Kallenb., Die Pilze Mitteleuropas, Band 1, Die Röhrlinge (Boletaceae): 117 (1929)
- = *Boletus scaber* var. *carpini* R. Schulz, Führer für Pilzfreunde: Systematisch geordnet und gänzlich neu bearbeitet von Roman Schulz 1: 95 (1924)
 - ≡ *Boletus carpini* (R. Schulz) A. Pearson, Naturalist: 818 (1947)
- = *Gyroporus griseus* Quél., Comptes Rendus de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences 30 (2): 495 (1902) s. auct. non s. Quél. (nomen superfl.)
 - ≡ *Leccinellum griseum* (Quél.) Bresinsky & Manfr. Binder, Regensburger Mykologische Schriften 11: 233 (2003) s. Bresinsky & Manfr. Binder, non s. orig.

Leccinellum pseudoscabrum* var. *brunneobadium (J. Blum) C. Hahn comb. nov.

(MycoBank Nr. MB 834584)

Basionym: *Boletus brunneobadius* J. Blum, Bulletin de la Société Mycologique de France 85(4): 575 (1969)

- ≡ *Leccinellum brunneobadium* (J. Blum) Blanco-Dios, Index Fungorum 383: 1 (2018)

Leccinellum pseudoscabrum* f. *avellaneum (Lannoy & Estadès) Mikšík, Index Fungorum 338: 1 (2017)

Leccinellum pseudoscabrum* f. *pseudocarpini (J. Blum) C. Hahn comb. nov.

(MycoBank Nr. MB 834585)

Basionym: *Boletus brunneobadius* var. *pseudocarpini* J. Blum, Bulletin de la Société Mycologique de France 85(4): 575 (1969)

- ≡ *Leccinellum brunneobadium* f. *pseudocarpini* (J. Blum) Blanco-Dios, Index Fungorum 383: 1 (2018)

¹ Eine ausführliche Diskussion zu den einzelnen Taxa erfolgt im Folgebeitrag der Artikelreihe als Teil 2b; hier wird nur der Vollständigkeit halber der generelle Überblick als Hintergrund dargestellt.

Zusammenfassung und ökologische Einnischung der Taxa:

***Leccinellum* sect. *Leccinellum*:**

- L. crocipodium* → bei *Quercus robur*, *Quercus petraea*,
Fagus sylvatica, gerne auf Kalkböden
- L. luteoporum* s. Blum non s. orig. → bei *Carpinus* (nur?); ungenügend bekannt

Außereuropäisch:

Leccinellum rugosiceps (Peck) C. Hahn comb. nov.

(MycoBank-Nr. MB 834586)

Basionym: *Boletus rugosiceps* Peck, Bulletin of the New York State Museum 94: 20 (1904).

***Leccinellum* sect. *Calida*:**

- L. aberrans* → bei *Quercus*; ungenügend bekannt
- L. corsicum* → bei Cistaceae
- L. tlemcenense* → bei *Quercus suber*, *Quercus ilex*

Leccinellum* sect. *Hemixantha

- L. pseudoscabrum* s. str. → bei *Carpinus*
- L. pseudoscabrum* var. *brunneobadium* → bei *Carpinus*
- L. pseudoscabrum* f. *isabellinum* → bei *Carpinus*
- L. pseudoscabrum* f. *pseudocarpini* → bei *Carpinus*

Danksagung

Helmut Grünert (Gilching) danke ich für wertvolle Diskussionen insbesondere über mediterrane *Leccinellum*-Arten, das Bereitstellen von Fotos und Hilfe bei der Literaturbeschaffung. Wolfgang Klofac (Michelbach, Österreich) und Irmgard Krisai-Greilhuber (Wien, Österreich) danke ich für Hilfe bei der Literaturrecherche und wertvollen fachlichen Austausch.

Literatur

- AANEN DK, KUYPER TW, HOEKSTRA RF (2001) – A widely distributed ITS polymorphism within a biological species of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma velutipes*. *Mycological Research* **105**: 284-290.
- ALDHEBIANI AY (2018) – Species concept and speciation. *Saudi Journal of Biological Sciences* **25(3)**: 437-440. [dx.doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.04.013](https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.04.013).
- ANAMTHAWAT-JÓNSSON K, THÓRSSON AT (2003) – Natural hybridisation in birch: triploid hybrids between *Betula nana* and *B. pubescens*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* **75**: 99-107.
- BARBIER M (1904) – Agaricinées rares, critiques ou nouvelles de la Côte-d'Or. *Bulletin de la Société mycologique de France* **20**: 89-135.
- BARONI M, SEMPLE C, STEEL M (2003) – A Framework for Representing Reticulate Evolution. *Annals of Combinatorics* **8**: 391-408. [doi 10.1007/s00026-004-0228-0](https://doi.org/10.1007/s00026-004-0228-0).
- BEKER JB, EBERHARDT U, VESTERHOLT J (2016) – *Hebeloma* (Fr.) P. Kumm. *Fungi Europaei* **14**: 1-1232. Edizioni Tecnografica, Lomazzo.
- BERGER G, REDEUILH G (1993) – Remarquable récolte de *Leccinum corsicum* (= ? *Leccinum sardoum*), Bolet méditerranéen égaré en Bretagne. *Cahier Mycologiques Nantais* **5**: 33-39.
- BERTOLINI V (2014) – Taxa interessanti della flora micologica toscana. 1° contributo (Areale mediterraneo-costiero). *Rivista di Micologia* **2014/2**: 99-126.
- BEUGELSDIJK DCM, VAN DER LINDE S, ZUCCARELLO GC, DEN BAKKER HC, DRAISMA SGA, NOORDELOOS ME (2008) – A phylogenetic study of *Boletus* section *Boletus* in Europe. *Persoonia* **20(1)**: 1-7.
- BINDER M (1999) – Zur molekularen Systematik der Boletales: Boletineae und Sclerodermatineae subordo nov. Dissertation, Universität Regensburg, 148 pp.
- BINDER M, BESL H (2001 “2000”) – 28S rDNA sequence data and chemotaxonomical analyses on the generic concept of *Leccinum* (Boletales). *AMB, Centro Studi Micologici, Micologia 2000*: 75-86.
- BINDER M, HIBBET DS (2006) – Molecular systematics and biological diversification of Boletales. *Mycologia* **98**: 971-981 and Supplementary material.
- BIDARTONDO MI, BRUNS TD (2001) – Extreme specificity in epiparasitic Monotropoideae (Ericaceae): widespread phylogenetic and geographical structure. *Molecular Ecology* **10**: 2285-2295.
- BLANCO-DIOS JB (2018) – Nomenclatural Novelties. *Index Fungorum* **383**: 1.
- BLUM J (1962) – Les Bolets. Éditions Paul Lechevalier: Étude Mycologique I.
- BLUM J (1967a) – Essai de détermination de quelques Bolets du groupe scaber. *Revue de Mycologique* **32(2)**: 135-161.
- BLUM J (1967b) – Essai de détermination de quelques Bolets du groupe scaber. *Revue de Mycologique* **32(4)**: 336-367.
- BLUM J (1969) – Revision des Bolets. 7^{ème} Notes. *Bulletin de la Société mycologique de France* **85(4)**: 527-575.

- BLUM J (1971) – Les *Bolets luteoporus* Bouchinot et *corsicus* Rolland. Bulletin de la Société mycologique de France **87** Atlas pl. 189-1 (3 pp + Farbtafel).
- BOTH EE (1993) – The Boletes of North America. A Compendium. Buffalo Museum of Sciences, Buffalo.
- BRESINSKY A (1996) – Über *Leccinum subcinnamomeum*, *Rhizopogon pumilionus* und *Paxillus filamentosus* (Boletales). Zeitschrift für Mykologie **62**: 61-68.
- BRESINSKY A, BESL H (2003) – Beiträge zu einer Mykoflora Deutschlands – Schlüssel zur Gattungsbestimmung der Blätter-, Leisten- und Röhrenpilze mit Literaturhinweisen zur Artbestimmung. Regensburger Mykologische Schriften **11**: 1-236.
- BRESINSKY A, WITTMANN-BRESINSKY B (1995) – Ploidy levels and evolution in Boletales. Beihefte zur Sydowia **10**: 35-47.
- BRUNS TD (2001) – ITS Reality. Inoculum, Supplement to Mycologia **52(6)**, December 2001: 2-3.
- BULLIARD P (1780-1798) – Herbar de la France. Garnery, Paris.
- BULLIARD P (1791) – Histoire des Champignons de la France. Paris.
- BULLIARD P (1792) – Histoire des Champignons de la France. Tome second. Première partie. Leblanc, Paris.
- BULLIARD P, VENTENAT ÉP (1809) – Histoire des Champignons de la France. Tome second. Première partie (complément). Leblanc, Paris.
- BUTLER JM (2009) – Fundamentals of Forensic DNA Typing. 1st Edition. 520 pp. Academic Press, Burlington, San Diego, London.
- CHASE MW, FAY MF (2009) – Barcoding of plants and fungi. Science **325(5941)**: 682-683.
- COLEMAN AW (2015) – Nuclear rRNA transcript processing versus internal transcribed spacer secondary structure. Trends in genetics **31(3)**: 157-163.
- CONTU M (1990) – *Leccinum sectio Luteoscabra* in Sardinia. Agarica **10-11(19-20)**: 24-29.
- CRONQUIST A (1978) – Once again, what is a species? In: KNUTSON LV (eds): Biosystematics in Agriculture. pp. 3-20. Allenheld Osmin, Montclair, New Jersey.
- DEN BAKKER HC (2005) – Diversity in *Leccinum*. A molecular phylogenetic approach. Dissertation, Universität Leiden. 161 pp.
- DEN BAKKER HC, GRAVENDELL B, KUYPER TW (2004) – An ITS phylogeny of *Leccinum* and an analysis of the evolution of minisatellite-like sequences within ITS1. Mycologia **96(1)**: 102-118.
- DEN BAKKER HC, NOORDELOOS ME (2005) – A Revision of European Species of *Leccinum* Gray and Notes on Extralimital Species. Persoonia **18(4)**: 511-587.
- ENGEL H, DERMEK A, WATLING R (1978) – Rauhstielröhrlinge. Die Gattung *Leccinum* in Europa. Weidhausen b. Coburg.
- ENGEL H, DERMEK A, WATLING R (1983) – Rauhstielröhrlinge. Die Gattung *Leccinum* in Europa. 2. Auflage, Weidhausen b. Coburg.
- FAJARNINGSIH ND (2016) – Internal Transcribed Spacer (ITS) as DNA Barcoding to identify Fungal Species: a review. Squalen Bulletin of Marine and Fisheries Postharvest and Biotechnology **11(2)**: 37-44.

- FAURBY S, EISERHARDT WL, SVENNING J-C (2016) – Strong effects of variation in taxonomic opinion on diversification analyses. *Methods in Ecology and Evolution* **7**: 4-13. doi: 10.1111/2041-210X.12449.
- FRIES EM (1874) – *Hymenomycetes Europaei sive Epicriseos Systematis Mycologici editio altera*. Ed. Berling, Uppsalia.
- GEMBALLA S, HEINZE J, KRONBERG I, MARKL J, MICHIELS NK, PAULSEN H, SCHMID U, STÖCKER W, STRAUSS R (2010) – *Biologie Oberstufe*. Ernst Klett Verlag, Stuttgart.
- GILBERT EJ (1931) – *Les livres du mycologue Tome III: Les Bolets*. Librairie E. le François, Paris.
- GOEDECKE W, PFEIFFER P (2008) – DNA-Reparatur und Mutagenese. In: GANTEN D, RUCKPAUL K (eds): *Grundlagen der Molekularen Medizin*, pp. 395-409. Springer, Berlin, Heidelberg.
- GONTIER N (2015) – *Reticulate Evolution. Symbiogenesis, Lateral Gene Transfer, Hybridization and Infectious Heredity*. Springer International, 337 pp.
- GRAMLICH S, WAGNER N, HÖRANDL E (2018) – RAD-seq reveals genetic structure of the F2-generation of natural willow hybrids (*Salix* L.) and a great potential for interspecific introgression. *BMC Plant Biology* **18**: 317. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1552-6>.
- GRANNEMAN S, PETFALSKI E, TOLLERVEY D (2011) – A cluster of ribosome synthesis factors regulate pre-rRNA folding and 5.8S rRNA maturation by the Rat1 exonuclease. *The EMBO Journal* **30(19)**: 4006-4019.
- GRÖGER F (2006) – Bestimmungsschlüssel für Blätterpilze und Röhrlinge in Europa Teil I. *Regensburger Mykologische Schriften* **13**: 1-638.
- HALLING RE, FECHNER N, NUHN M, OSMUNDSON T, SOYTONG K, ARORA D, BINDER M, HIBBETT D (2015) – Evolutionary relationships of *Heimioporus* and *Boletellus* (Boletales), with an emphasis on Australian taxa including new species and new combinations in *Aureoboletus*, *Hemileccinum* and *Xerocomus*. *Australian Systematic Botany* **28**: 1-22.
- HÖRANDL E (2014) – Nothing in Taxonomy makes sense except in the light of Evolution: Examples from the classification of *Ranunculus*. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* **100**: 14-31.
- JARGEAT P, CHAUMETON J-P, NAVAUD O, VIZZINI A, GRUYA H (2014) – The *Paxillus involutus* (Boletales, Paxillaceae) complex in Europe: Genetic diversity and morphological description of the new species *Paxillus cuprinus*, typification of *P. involutus* s.s., and synthesis of species boundaries. *Fungal Biology* **118**: 12-31.
- JAROSCH M (2001) – Zur molekularen Systematik der Boletales: Coniophorineae, Paxillineae und Suillineae. *Bibliotheca Mycologica* **191**: 1-158.
- KIBBY G (2006) – *Leccinum* revisited. A new synoptic key to species. *Field Mycology* **7(4)**: 77-87.
- KLOFAC W (2007) – Schlüssel zur Bestimmung von Frischfunden der europäischen Arten der Boletales mit röhrigem Hymenophor. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* **16**: 187-279.
- KNUDSEN H, TAYLOR A (2008) – *Leccinum* Gray – In: KNUDSEN H, VESTERHOLT J (eds): *Funga Nordica*: 169-173.
- KNUDSEN H, TAYLOR A (2012) – *Leccinum* Gray – In: KNUDSEN H, VESTERHOLT J (eds): *Funga Nordica 2nd ed.*: 223-227.

- KORHONEN M (2011) – Koivunpunikitatti: yksi vai viisi lajia? *Sienilehti* **63(2)**: 35-43.
- KORHONEN M (2012) – *Leccinum versipelle* – one species or five? *Field Mycologist* **13(2)**: 57-63.
- KUO M, ORTIZ-SANTANA B (2020) – Revision of leccinoid fungi, with emphasis on North American taxa, based on molecular and morphological data. *Mycologia*, doi: 10.1080/00275514.2019.1685351.
- LANNOY G, ESTADÈS A (1994) – Contribution a l'étude du genre *Leccinum* S. F. Gray 4. Essai de clé monographique du genre *Leccinum*. *Documents Mycologiques* **24/94**: 1-29.
- LANNOY G, ESTADÈS A (1995) – Monographie des *Leccinum* d'Europe. Chevallier Imprimeurs, La Roche-sur-Foron.
- LANNOY G, ESTADÈS A (2001) – Flore Mycologique d'Europe 6. Les Bolets. *Documents Mycologiques, Mémoire hors série* **6**: 1-163.
- LETELLIER JBL (1835) – Figures des champignons servant de supplément aux planches de Bulliard peintes d'après nature & lithographiées. 11ème livraison. Meilhac, Paris.
- MAIRE R (1906) – Contribution à l'étude de la flore mycologique de l'Afrique du Nord. *Bulletin de la Société botanique de France* **53**: CLXXX-CCXV, Pl. LX.
- MAIRE R (1937) – Fungi Catalaunici. Series altera. Contribution a l'étude de la Flore Mycologique de la Catalogne. *Publicacions de l'Institut Botànic de Barcelona* **3**: 1–128.
- MAYR E (1942) – Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist. Harvard University Press, Cambridge.
- MAYR E (1982) – The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance. Belknap, Cambridge, Massachusetts.
- MEDJAHDI B, LETREUCH-BELAROUCI A, LETREUCH-BELAROUCI N (2013) – Impact of Climate Change on the Flora Forests of Cork Oak on the Mounts of Tlemcen, Algeria. In EFE R, ATALAY I, ÖZTÜRK MA (eds): 2nd International Symposium on Kazdağları (Mount Ida) and Edremit: Human environment interactions and ecology of mountain ecosystem: proceedings & abstracts: 137-142.
- MICHEL PA (1729) – Nova plantarum genera iuxta Tournefortii methodum disposita quibus plantae MDCCCC recensentur. 129 pp., Florenz.
- MICHOT B, BACHELLERIE J-P, RAYNAL F (1983) – Structure of mouse rRNA precursors. Complete sequence and potential folding of the spacer regions between 18S and 28S rRNA. *Nucleic Acids Research* **11(10)**: 3375-3391.
- MONTECCHIO L, ROSSI S, CAUSIN R, GRENDENE A (2006) – *Leccinum lepidum* H. (Bouchet ex Essette) Bon & Contu + *Quercus ilex* L. Descriptions of Ectomycorrhizae **9/10**: 53–58.
- MORENO G (1977) – Nouveaux taxons de la famille Boletaceae Chev. trouvés en Espagne. *Documents Mycologiques* **7(27-28)**: 1-9.
- MÜLLER W, AGERER R (1990) – Studien an Ektomykorrhizen. XXIX. Drei Mykorrhizen aus der *Leccinum-scabrum*-Gruppe. *Nova Hedwigia* **51**: 381-410.
- MUÑOZ JA (2005) – *Boletus* s.l. (excl. *Xerocomus*). Strobilomycetaceae, Gyroporaceae, Gyrodontaceae, Suillaceae, Boletaceae. Edizioni Candusso, Alassio.
- NUHN ME, BINDER M, TAYLOR AFS, Halling RE, HIBBETT DS (2013): Phylogenetic overview of the Boletineae. *Fungal Biology* **117(7-8)**: 479-511.

- PARRA LA, DELLA-MAGGIORA M, SIMONINI G, TRASSINELLI R (2017) – Nomenclatural study and current status of the names *Boletus emileorum*, *Boletus crocipodius* and *Boletus legaliae* (Boletales), including typification of the first two. *Czech Mycology* **69(2)**: 163-192.
- PECK CH (1888) – Report of the Botanist [1887]. Annual Report of the Trustees of the State Museum of Natural History **41**: 51-122, figs 1-4.
- PECK CH (1889) – Boleti of the United States. Bulletin of the New York State Museum **2(8)**: 73-166.
- PILÁT A, DERMEK A (1974) – Hríbovité huby. Bratislava.
- RAIDL S (1999) – *Chamonixia caespitosa* Rolland + *Picea abies* (L.) Karst. Descriptions of Ectomycorrhizae **4**: 1-6.
- REGAN CT (1926) – Organic evolution. Report of the British Association for the Advancement of Science **1925**: 75-86.
- RHAGUKUMAR S (2017) – Fungi in Coastal and Oceanic Marine Ecosystems. Marine Fungi. Springer International, 377 pp.
- RUSEVSKA K, KARADELEV M, PHOSRI C, DUENAS M, TELLERIA MT, WATLING R, MARTIN MP (2015) – DNA barcoding is an effective tool for differentiating *Pisolithus* species from Macedonia. *Mycotaxon* **130**: 1007-1016.
- SACCARDO PA (1916) – Flora Italica Cryptogamica Pars I: Fungi. Hymeniales (ceterae Agaricaceae, Polyporaceae, Hydnaceae, Thelephoraceae, Tremellaceae). Società Botanica Italiana.
- SCHREINER J (1998) – Zum Vorkommen der Röhrlinge (Boletaceae) in Unterfranken und angrenzenden Gebieten. Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Museums Aschaffenburg **17**: 1-162.
- SEIFERT B (2014) – A pragmatic species concept applicable to all eukaryotic organisms independent from their mode of reproduction or evolutionary history. *Soil Organisms* **86(1)**: 85-93.
- SIMPSON G (1943) – Criteria for genera, species and subspecies in zoology and paleontology. *Annals of the New York Academy of Science* **44**: 145-178.
- SINGER R (1947) – The Boletoidae of Florida. The Boletineae of Florida with Notes on Extralimital Species III. *The American Midland Naturalist* **37(1)**: 1-135.
- SINGER R (1967) – Die Röhrlinge Teil II. Die Boletoidae und Strobilomycetaceae. Julius Klinkhardt, Bad Heilbrunn.
- SMITH AH, THIERS HD (1968) – Notes on Boletes – I. 1. the Generic Position of *Boletus subglabripes* and *Boletus chromapes*. 2. a Comparison of Four Species of *Tylopilus*. *Mycologia* **60(4)**: 943-954.
- SMITH AH, THIERS HD (1971) – The Boletes of Michigan. The University of Michigan Press, Ann Arbor.
- SMITH AH, THIERS HD, WATLING R (1967) – A Preliminary Account of the North American Species of *Leccinum*, Sections *Luteoscabra* and *Scabra*. *Michigan Botanist* **6(3A)**: 107-154.

- SMITH ME, CASTELLANO MA, FRANK JL (2018) – *Hymenogaster macmurphyi* and *Splanchnomyces behrii* are sequestrate species of *Xerocomellus* from the western United States. *Mycologia*, doi: 10.1080/00275514.2018.1465299.
- ŠUTARA J (1989) – The delimitation of the genus *Leccinum*. *Česká Mykologia* **43(1)**: 1-12.
- ŠUTARA J (2008) – *Xerocomus* s.l. in the light of the present state of knowledge. *Czech Mycology* **60(1)**: 29-62.
- SVENSSON I (1992) – Splitter or lumpers – or both? *Nota lepidopterologica Supplement No. 3*: 101-107.
- TAYLOR JW, JACOBSON DJ, KROKEN S, KASUGA T, GEISER DM, HIBBETT DS, FISHER MC (2000) – Phylogenetic Species Recognition and Species Concepts in Fungi. *Fungal Genetics and Biology* **31**: 21-32.
- TSUDA Y, SEMERIKOV V, SEBASTIANI F, VENDRAMIN GG, LASCoux M (2017) – Multispecies genetic structure and hybridization in the *Betula* genus across Eurasia. *Molecular Ecology* **26(2)**: 589-605. doi: 10.1111/mec.13885.
- TURLAND NJ, WIERSEMA JH, BARRIE FR, GREUTER W, HAWKSWORTH DL, HERENDEEN PS, KNAPP S, KUSBER W-H, LI D-Z, MARHOLD K, MAY TW, McNEILL J, MONRO AM, PRADO J, PRICE MJ, SMITH GF (eds) (2018) – International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books; online unter <https://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php> – zuletzt aufgerufen am 22.12.2019.
- VAN VALEN L (1976) – Ecological Species, Multispecies, and Oaks. *Taxon* **25**: 233-239.
- VENTENAT EP (1812) – Histoire des Champignons de la France. Tome second. Deuxième partie. Leblanc, Paris.
- VENTURI A (1842) – Studi Micologici. Pio Istituto in S. Barnaba, Brescia.
- WAGNER ND, GRAMLICH S, HÖRANDL E (2018) – RAD sequencing resolved phylogenetic relationships in European shrub willows (*Salix* L. subg. *Chamaetia* and subg. *Vetrix*) and revealed multiple evolution of dwarf shrubs. *Ecology & Evolution* **8**: 8243-8255. doi: 10.1002/ece3.4360.
- WATLING R (1970) – Boletaceae, Gomphidiaceae, Paxillaceae. In HENDERSON DM, ORTON PD, WATLING R (eds): *British Fungus Flora. Agarics and Boleti* **1**: 45-57. Royal Botanical Gardens, Edinburgh.
- WHITE TJ, BRUNS TD, LEE S, TAYLOR J (1990) – Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: INNIS MA, GELFLAND DH, SNINSKY JJ, WHITE TJ (eds): *PCR protocols: a guide to methods and applications*. San Diego, Academic Press, pp. 315-322.
- WIKIPEDIA (2020a) – *Leccinum corsicum*. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leccinum_corsicum_\(Rolland\)_Singer_363925_crop.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leccinum_corsicum_(Rolland)_Singer_363925_crop.jpg) (zuletzt aufgerufen am 6.2.2020).
- WIKIPEDIA (2020b) – *Leccinum lepidum*. [https://de.wikipedia.org/wiki/Datei:2014-01-14_Leccinum_lepidum_\(H._Bouchet_ex_Essette\)_Bon_%26_Contu_399108.jpg](https://de.wikipedia.org/wiki/Datei:2014-01-14_Leccinum_lepidum_(H._Bouchet_ex_Essette)_Bon_%26_Contu_399108.jpg) (zuletzt aufgerufen am 6.2.2020).

- WIKIPEDIA (2020c) – *Leccinellum lepidum*. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leccinellum_lepidum_490735.jpg (zuletzt aufgerufen am 6.2.2020).
- WIKIPEDIA (2020d) – *Leccinellum lepidum*. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leccinellum_lepidum_\(H._Bouchet_ex_Essette\)_Bresinsky_%26_Manfr._Binder_594275_2016-01-23.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leccinellum_lepidum_(H._Bouchet_ex_Essette)_Bresinsky_%26_Manfr._Binder_594275_2016-01-23.jpg) (zuletzt aufgerufen am 6.2.2020).
- WILKINS JS (2002) – Summary of 26 species concepts. https://researchdata.museum.vic.gov.au/forum/wilkins_species_table.pdf (zuletzt aufgerufen am 21.12.2019).
- WITTMANN-MEIXNER B (1989) – Polyploidie bei Pilzen unter besonderer Berücksichtigung der Boletales. Möglichkeiten eines cytofluorometrischen Nachweises. *Bibliotheca Mycologica* **131**.
- WU G, FENG B, XU J, ZHU XT, LI YC, ZENG N-K, HOSEN MI, YANG ZL (2014): Molecular phylogenetic analyses redefine seven major clades and reveal 22 new generic clades in the fungal family Boletaceae. *Fungal Diversity* **69(1)**: 93-115.