

Passionnante mycologie

rencontre avec des espèces du genre *Squamanita*

FRANÇOIS FRELÉCHOUX

Introduction

Le 19 septembre 2017, Delphine Arnoux, membre de notre société et excellente mycologue, nous apportait un champignon rare dans un parfait état: *Squamanita paradoxa* (Fig. 1), trouvé dans une forêt de la vallée de la Brévine sur la commune du Cerneux-Péquignot. Plusieurs fois, nous nous étions intéressés à ce genre de champignon rare, méconnu et à la biologie si particulière.

Ce fut donc l'occasion de ressortir une monographie parue sous la plume de Bas en 1965 dans la revue mycologique internationale Persoonia qui précise très bien l'historique de la découverte de ce nouveau genre avec la première espèce décrite et les nombreuses tergiversations relatives à sa position taxonomique avant que l'on ne connaisse bien la biologie de ce genre fascinant. Une petite recherche sur Internet nous permit de découvrir une publication récente (Matheny & Griffith 2010) dans laquelle sont notamment précisés les hôtes possibles de ces espèces.

Le 9 septembre dernier nous avons agendé, dans le cadre de notre société

(Société mycologique des montagnes neuchâteloises, SMMN), une sortie pluridisciplinaire dans la réserve du Fanel et du Chablais de Cudrefin avec deux sociétés amies de France voisine. L'endroit est exceptionnel: il fait partie des zones Émeraude (www.bafu.admin.ch > Sites Émeraude), zones d'intérêt spécial pour la conservation (Convention de Berne, www.bafu.admin.ch > Convention de Berne), il est aussi un site Ramsar (www.ramsar.org), de la convention qui a pour but de répertorier et de protéger les sites de zones humides d'importance internationale; de plus, il abrite une flore exceptionnelle (un tiers de la flore suisse) et de très nombreuses associations végétales³. Nos propres observations depuis quelques années montrent qu'il est aussi d'une grande richesse fongique. Nous y avons trouvé des espèces intéressantes et plutôt rares qui ont fait l'objet de publications comme *Leucoagaricus badhamii* (Freléchoux 1993, Breitenbach & Kränzlin 1995), *Sericeomyces serenus* (Breitenbach & Kränzlin 1995), *Pulverolepiota pulverulenta* (Freléchoux 2011)

ou *Cortinarius xantholamellatus* (Freléchoux 2013).

Alors que nous cheminions le long d'une bande herbeuse parsemée d'arbres de différentes essences le long du canal de la Broye, notre attention fut attirée par bon nombre de champignons ayant profité des pluies des derniers jours pour fructifier: *Russula exalbicans*, *Stropharia coronilla*, *Leucoagaricus leucothites* et de nombreuses amanites: *Amanita strobiliformis* et *A. echinocephala*. Soudain, «Eureka», il y avait à la surface du sol, sur un amas fongique amorphe un petit chapeau à squames jaune-brunâtre: la squamanite de Schreier (*Squamanita schreieri*)! Nous l'avons piétinée avant même de l'observer attentivement et de la photographier sous tous les angles (Fig. 2, 3). Nos amis naturalistes se demandaient quel devait être le motif de notre admiration pour ce champignon qui ne payait guère de mine. Et pourtant, ce petit chapeau à squames si caractéristiques et son occurrence sur l'espèce hôte poussée en masse ces jours-là, *Amanita strobiliformis*, ne laissèrent pla-

Fig. 1 **SQUAMANITA PARADOXA** récoltée dans la vallée de la Brévine par Delphine Arnoux le 19 septembre 2017.

Abb. 1 Der Goldstiel-Schuppenwulstling, gefunden von Delphine Arnoux im September 2017 im Tal von La Brévine

Fig. 2 **SQUAMANITA SCHREIERI** observée dans la réserve du Fanel le 9 septembre 2018.

Abb. 2 Der Gelbe Schuppenwulstling, gefunden im Naturschutzgebiet Fanel im September 2018.



DELPHINE ARNOUX



THIBAUT CUENOT

ner aucun doute sur l'identité du champignon et le fait que celui-ci constituait bien une trouvaille peu ordinaire!

Comme ce champignon montrait un chapeau stérile, nous n'en avons pas fait une description complète mais nous nous sommes contentés d'en faire des photos et avons remis son exciccatum à l'Herbier de Genève (No G 00273781), à disposition d'éventuelles futures analyses ADN. Toutefois, l'examen microscopique a montré la présence de très nombreuses chlamydo-spores dans le bulbe basal du champignon (Fig. 4).

Historique du genre *Squamanita* (d'après Bas 1965)

La première description d'une espèce du genre fut réalisée en 1918 par Mme Catharina Cool, alors curatrice à l'herbier de la société mycologique des Pays-Bas. Elle décrit une nouvelle espèce récoltée dans le pays-même qu'elle nomma: *Lepiota odorata*. Ce champignon se caractérisait par sa couleur violet-gris, un bulbe basal et une forte odeur aromatique. En 1943, Huijsman publia plusieurs observations de *Squamanita odorata* et créa le genre *Coolia*, malheureusement sans fournir de diagnose latine. À l'évidence, cette nouvelle espèce, encore mal classée se rapportait à *Lepiota odorata* par son habitus de tricholome, ses squamules sur le chapeau et à la base du pied, et sa venue sur une masse fongique bulbiforme.

Dès 1935, plusieurs observations de *Squamanita schreieri* furent réalisées en Suisse par Schreier (1938) qui décrit et dessina un champignon sous le nom de «*Tricholoma X*» dans un article paru dans ce même bulletin. Bien que trouvé en compagnie d'*Amanita strobiliformis* et *A. echinocephala*, ces auteurs n'avaient pas encore suspecté la relation de parasitisme du champignon que l'on connaît aujourd'hui (Henrici 2013).

Enfin, ce n'est qu'en 1942 qu'Imbach proposa la création d'un nouveau genre, *Squamanita*, pour l'espèce découverte par Schreier, mais la description latine faisait défaut. Ceci fut corrigé quelques années plus tard par le même auteur (Imbach 1946) qui décrit de façon valide, avec diagnose, le nouveau genre avec comme espèce type *Squamanita schreieri*.

Plus tard, un champignon trouvé aux USA a été décrit et publié par Smith et Singer (1948) sous le binôme de *Cystoderma paradoxum*. Malgré le fait que le

voile comportait des chaînes de sphéro-cystes, sa couleur et sa venue sous forme de plusieurs fructifications issue d'une masse bulbiforme rapprochait l'espèce davantage de *Squamanita* que du genre *Cystoderma*.

La compréhension de la biologie de ce genre de champignon reconnu comme parasite obligatoire et formant une masse hôte-parasite fit une avancée remarquable après la découverte d'une squamanite (*Squamanita contortipes*) non pas sur un bulbe basal mais directement sur une fructification d'une espèce du genre *Galerina* (Redhead et al. 1994).

Caractéristiques du genre *Squamanita*

Toutes les espèces du genre sont des parasites obligatoires d'autres champignons à lamelles (Agaricales). La plupart des espèces (p. ex. *S. schreieri* ou *S. odorata*) grandissent sur un bulbe basal formée de la masse du champignon parasité sur laquelle un ou plusieurs sporophores, souvent de petite taille, peuvent apparaître. Parfois, les squamanites (p. ex. *S. paradoxa*) apparaissent directement sur le pied du champignon parasité formant ainsi une chimère avec celui-ci ou alors sur le chapeau de l'hôte (p. ex. *S. contortipes*, Redhead et al. 1994). Les sporophores sont pourvus d'un voile général qui se résout en squames apprimées ou dressées sur le chapeau. Le pied peut être trapu ou mince selon les espèces, squamuleux ou non, souvent élargi en bulbe, parfois souligné d'une volve. Les lames sont étroites et le plus souvent adnées. La sporée est blanche à crème clair. Les spores sont largement el-

liptiques à paroi fine, hyalines, montrant des réactions variées au Melzer et au bleu de Crésyl. La plupart des espèces produisent des chlamydo-spores (spores végétatives à paroi épaisse formées dans les hyphes mycéliennes; voir Cléménçon 1997) dans la masse fongique parasitée (Redhead et al. 1994). En effet, il n'est pas impossible que ce genre de champignons, comme d'autres parasites par ailleurs (p. ex. du genre *Asterophora*), ait développé une stratégie de reproduction asexuée à partir de leur mycélium invasif dans d'hôte, étant donnée la difficulté de produire des fructifications sur le champignon parasité, comme le suggère Henrici (2013). Les chlamydo-spores pourraient être disséminées par les arthropodes mycophages du sol et/ou pourraient servir d'inoculum lors du développement de l'hôte sur place (Redhead et al. 1994).

Au total 15 espèces de *Squamanita* sont connues sur notre planète, apparemment toutes très rares ou du moins rarement observées, mais leurs apparitions semblent largement réparties géographiquement, pour l'Europe en tout cas.

Quelles espèces a-t-on trouvé en Suisse?

D'après Swissfungi4, on a trouvé en Suisse 4 espèces, toutes très rares (entre 1 et 10 observations pour la période 1991-2018), et une cinquième est documentée par Breitenbach et Kränzlin (1995). Nous avons voulu accompagner la présente note par des planches originales dessinées à partir de différentes sources (photos d'Internet et littérature diverse).

Fig. 3 **SQUAMANITA SCHREIERI** en compagnie de son hôte: *Amanita strobiliformis*
Abb. 3 Der Gelbe Schuppenwulstling mit seinem Wirt dem Fransigen Wulstling



Squamanita schreieri (Fig. 5) croît essentiellement sur *Amanita strobiliformis* ou *A. echinocephala* (Matheny & Griffith 2010). Elle fréquente les forêts riveraines et ses occurrences se situent essentiellement sur le Plateau suisse, là où ses deux espèces hôtes se trouvent principalement.

Squamanita paradoxa (Fig. 1 et 6) parasite *Cystoderma amianthinum* et *C. carcharias* (Matheny & Griffith 2010). Cette espèce est remarquable par le fait qu'elle a tout d'une chimère avec le chapeau et le haut du pied gris-bleu surmontant la base du pied jaune vif de son hôte, *C. amianthinum*. Par ailleurs, les observations microscopiques montrent des chaînes de sphérocytes bien caractéristiques de l'hôte. Cette espèce est à rechercher principalement dans les pâturages et les forêts de l'étage montagnard où les parterres moussus abritent les deux espèces hôtes en abondance.

Squamanita odorata (Fig. 7) vient sur *Hebeloma mesophaeum* (Matheny & Griffith 2010). Nous nous souvenons l'avoir vue plusieurs fois il y a bien longtemps, apportée par feu M. Palmiro Cabrini lors de nos séances mensuelles à l'Université de Neuchâtel. La station se trouvait sur la plage d'Yverdon, sous des pins et dans le sable. Selon son découvreur, elle aurait disparu après une perturbation du sol liée à un entretien inapproprié du milieu par la municipalité. D'après Harmala (2016), l'espèce viendrait dans des habitats très divers

(forêts de feuillus ou de résineux, dunes de sables, espaces urbains, ...), mais de préférence dans des habitats perturbés là où croît son hôte. Nous pourrions très bien la trouver dans les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel.

Squamanita fimbriata (Fig. 8) parasite la pholiote changeante (*Kuehneromyces mutabilis*). Cette espèce a été l'objet de deux récoltes et descriptions, l'une en Norvège (Guden et al. 1977) et l'autre en Suisse au Tessin (Cervini et al. 2009 in Henrici 2013) qui figure bien dans la base de données de Suisse. Les données concernant son habitat manquent dans la littérature au vu de sa rareté.

Enfin, *Squamanita pearsonii* (Fig. 9) est rapportée par une seule récolte (Breitenbach & Kränzlin 1995), récolte non répertoriée dans la base de données Swissfungi. Comme *S. paradoxa*, cette espèce viendrait aussi sur *Cystoderma amianthinum* ou *C. carcharias*. Elle s'en distingue par des squames du chapeau dressées (apprimées chez *S. paradoxa*), par un pied « non greffé » sur un pied de cystoderme et peu bulbeux, et par des chlamydo-spores à surface finement crevassée (lisses chez *S. paradoxa*) (Bas 1965, Henrici 2013).

La littérature récente nous montre que d'autres espèces européennes ont encore été décrites et dont on connaît l'hôte respectif : *Squamanita contortipes* sur le genre *Galerina* et *S. umbilicata* sur *Inocybe oblectabilis* (Henrici 2013).

Statut UICN (Union internationale pour la conservation de la nature)

A l'évidence, il n'est pas aisé d'attribuer un quelconque statut de conservation à des espèces comme celles de ce genre dont l'occurrence est si rare et aléatoire. Si le nombre d'observations d'une espèce donnée diminue sensiblement dans le temps ou si le milieu dans lequel vit celle-ci régresse fortement, alors un haut statut de protection peut lui être attribué. Ce n'est peut-être pas le cas d'une espèce ayant toujours été reconnue comme rare et dont l'habitat ne semble, a priori, pas menacé.

Dans la liste rouge établie pour notre pays (Senn-Irllet et al. 2007), *Squamanita paradoxa* et *S. odorata* sont répertoriés dans la classe CR (en danger critique d'extinction). *S. schreieri* était alors classée EN (espèce en danger).

Si les espèces du genre *Squamanita* se maintiennent dans le temps sans forcément beaucoup fructifier, elles pourraient passer inaperçue et donc ne pas mériter un statut élevé de protection. Harmala (2016) rapporte que *S. odorata* bénéficie de statuts très différents dans les listes rouges de différents pays: CR en Suisse, EN (espèce en danger) dans les Pays-Bas, VU (espèce vulnérable) vulnérable en Norvège et même NT (espèce potentiellement menacée-liste préventive) au Danemark.

D'après Senn-Irllet (iucn.ekoo.se), *S. schreieri* mérite certainement un haut statut de protection puisqu'elle vient en milieux alluviaux et sachant que ceux-

Fig. 4 Chlamydo-spores observées dans le bulbe basal de *S. schreieri*
Abb. 4 Chlamydo-sporen aus der Basalknolle von *Sq. schreieri*

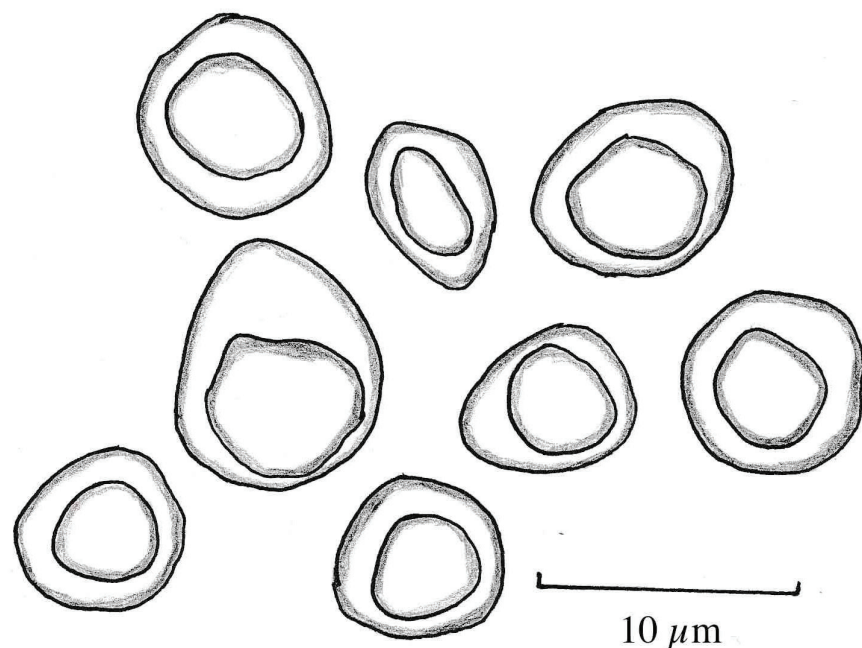


Fig. 5 | Abb. 5 SQUAMANITA SCHREIERI



ci ont fortement régressé durant les décennies passées, avec des rivières endiguées qui ont perdu leur dynamique naturelle avec inondations temporaires et milieux constamment renouvelés. De plus, les espèces hôtes sont des espèces rares, thermophiles, liées à des espèces ligneuses à bois dur (*Quercus*, *Fagus* et *Tilia*, p. ex.). D'un point de vue phytosociologique, l'espèce serait liée au *Quercus-Ulmetum* avec des espèces comme *Quercus robur*, *Ulmus scabra* et *Fraxinus excelsior*.

«La chance ne sourit qu'aux esprits bien préparés»

La maxime de Louis Pasteur se vérifie ici parfaitement. En effet, nous n'aurions jamais identifié notre trouvaille du 9 septembre dernier sans l'apport, une année auparavant, de *S. paradoxa* par Delphine Arnoux au local de notre société et sans avoir revu attentivement l'article remarquable de Bas (1965) au sujet de ce genre d'Agaricales passionnant.

Les espèces du genre *Squamanita* sont certes toutes rares, mais il n'est pas impossible que la production de sporophores complets et fertiles ne puisse trop souvent aboutir, comme le montre notre observation. La production d'arthropores dans le tissu de l'hôte pourrait permettre à ces champignons de se maintenir en station, voire d'être disséminés par différents organismes comme les insectes, les gastéropodes ou encore les rongeurs,

tout ceci dans la plus grande discrétion (Redhead et al. 1994).

Plusieurs questions au sujet de leur évolution peuvent être posées (Henrici 2013): Comment se fait-il que les espèces de squamanites aient pu apparaître de façon si spécifique sur des hôtes aussi variés, de genres ou d'espèces différents? Sont-elles des descendantes d'un ancêtre commun capable de survivre sur plusieurs hôtes ou ont-elles eu un hôte principal qui, de temps à autre, a parasité une autre espèce bien différente, d'un autre genre par exemple? Les travaux récents de Matheny & Griffith (2010), basé sur l'analyse ADN, ont montré la parenté des genres *Squamanita*, *Cystoderma* et *Phaeolopiota*, illustrée avec les espèces proches *Squamanita paradoxa* et *Cystoderma amianthinum* qui entretiennent un lien de mycoparasitisme, ce qui pourrait plaider pour une longue co-évolution des deux espèces.

Toujours est-il qu'une rencontre avec de petits champignons à chapeau méchuleux, regroupés le plus souvent et associés à une masse fongique basale pourrait bien être une squamanite. Alors, soyons bien attentifs lors de nos futures herborisations!

Remerciements

Mes remerciements s'adressent aux personnes suivantes pour avoir mis à notre disposition une photo ou un article scien-

tifique: D. Arnoux, T. Cuenot, M. Cottet, F. Degoumois, J. Humbel, D. Lab et P. Prêtre.

Bibliographie | Literatur

BASC. 1965. The Genus *Squamanita*. *Persoonia* 3: 331-359.

BREITENBACH J. & F. KRÄNZLIN 1995. Les Champignons de Suisse. Tome 4. P. 206, No 237 *Leucoagaricus badhamii*. P. 222, No 260 *Sericeomyces serenus*. P. 224, No 262 *Squamanita pearsonii*. Ed. Mycologia, Lucerne.

CLÉMENÇON H. 1997. Anatomie der Hymenomyceten. Benteli, Wabern-Bern.

FRELÉCHOUX F. 1993. *Leucoagaricus badhamii* (Berk. & Br. 1854) Singer 1951. Bulletin Suisse de Mycologie 71: 141-151.

FRELÉCHOUX F. 2011. Deux sosies pulvérulents à ne pas confondre: *Pulverolepiota pulverulenta* et *Cystoderma hetieri*. Bulletin Suisse de Mycologie 89: 133-139.

FRELÉCHOUX F. 2013. Le champignon du mois: *Cortinarius xantholamellatus*. Bulletin Suisse de Mycologie 91: 4-8.

GULDEN G., BENDIKSEN E. & T.E. BRANDRUD 1977. A new agaric, *Squamanita fimbriata* sp. nov., and a first find of *S. odorata* in Norway. Norwegian Journal of Botany 24: 155-158.

HARMALA M. 2016. *Squamanita odorata* (Agaricales, Basidiomycota), new parasitic fungus for Poland. Polish Botanical Journal 61: 181-186.

HENRICI A. 2013. *Squamanita* in Britain and Europe. Field Mycology 14: 56-63.

IMBACHE J. 1946. Pilzflora des Kantons Luzern und der angrenzenden Innerschweiz. Mitt. Naturf. Ges. Luzern 15: 5-85.

MATHENY P. B. & G. W. GRIFFITH 2010. Mycoparasitism between *Squamanita paradoxa* and *Cystoderma amianthinum* (Cystodermataeae, Agaricales). Mycoscience 51: 456-461.

SCHREIER L. 1938. «*Tricholoma X*» Ein unbekannter Ritterling. Schweiz. Zeitschrift für Pilzkunde 16: 97-100.

SENN-IRLET B., BIERI G. & S. EGLI 2007. Rote Liste der gefährdeten Grosspilze der Schweiz. Bundesamt für Umwelt (BAFU) und Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Bern und Birmensdorf.

SMITH A.H., SINGER R. 1948. Notes on the genus *Cystoderma*. *Mycologia* 40: 454-460.

REDHEAD S.A., AMMIRATI J.F., WALKER G.R., NORVELL L.L., PUCCIO M.B. 1994. *Squamanita contortipes*, the Rosetta Stone of a mycoparasitic agaric genus. Canadian Journal of Botany 72: 1812-1824.

Fig. 6 | Abb. 6 **SQUAMANITA PARADOXA**



Faszinierende Pilzkunde

Die Gattung *Squamanita*

FRANÇOIS FRELÉCHOU • ÜBERSETZUNG: N. KÜFFER

Einleitung

Am 19. September 2017 brachte Delphine Arnoux, Mitglied in unserem Verein und ausgezeichnete Mykologin, einen wunderschönen Pilz einer seltenen Art: Goldstiel-Schuppenwulstling (*Squamanita paradoxa*, Abb.1), den sie in einem Wald im Tal von La Brévine auf Gemeindegebiet von Cerneux-Péquignot gefunden hatte. Mehrmals schon hatte ich mich für diese seltene Pilzgattung interessiert, über die nur wenig bekannt ist und eine so spezielle Biologie besitzt.

Das war also die Gelegenheit eine Monographie von Bas (1965) hervorzuholen, die in der internationalen Fachzeitschrift *Persoonia* erschien. Darin findet sich auch die Geschichte der Entdeckung dieser interessanten Gattung mit der ersten beschriebenen Art und die verschiede-

nen Ränke um die genaue systematische Position. Nach einer kurzen Internet-Recherche fand ich einen neueren Artikel (Matheny & Griffith 2010), worin mögliche Wirtsarten diskutiert wurden.

Am 9. September 2018 hatten wir eine Exkursion meines Pilzvereins (Société mycologique des montagnes neuchâtelaises, SMMN) geplant, zusammen mit zwei befreundeten Pilzvereinen aus Frankreich ins Naturschutzgebiet Fanel und Chablais de Cudrefin. Diese spezielle Region ist ein Smaragd-Gebiet (www.bafu.admin.ch > Smaragd), in der Berner Konvention geschützt (www.bafu.admin.ch > Berner Konvention), ein Ramsar-Gebiet (www.ramsar.org) und es beherbergt eine ausserordentlich reiche Flora (einen Drittel der Schweizer Arten) und viele unterschiedliche Vegetationsgesell-

schaften (www.grande-caricaie.ch). Eigene Beobachtungen unterstreichen auch die Bedeutung für die Mykologie. Funde von interessanten und eher seltenen Arten beweisen das: Anlaufender Egerlingsschirmpilz (*Leucoagaricus badhamii*, Freléchou 1993, Breitenbach & Kränzlin 1995), Seidenschirmling (*Sericeomyces serenus*, Breitenbach & Kränzlin 1995), Pulveriger Schirmpilz (*Pulverolepiota pulverulenta*, Freléchou 2011) oder *Cortinarius xantholamellatus*, Freléchou 2013).

Als wir entlang eines Waldrands mit verschiedenen Baumarten entlangschlenderten, wurden wir auf eine Vielzahl an Pilzarten aufmerksam, die von den Regenfällen der letzten Tage profitierten: Ausblassender Birken-Täubling (*Russula exalbicans*), Krönchen-Träuschling (*Stropharia coronilla*), Rosablättriger Egerlingsschirmpilz (*Leucoagaricus leucothites*) und zahlreiche Wulstlinge (*Amanita*): Fransiger Wulstling (*Amanita strobiliformis*) und Stachelschuppiger Wulstling (*A. echinocephala*). Und plötzlich: Heureka! Auf einer formlosen Pilzmasse ein kleiner Hut mit gelb-bräunlichen Schuppen: der Gelbe Schuppenwulstling (*Squamanita schreieri*)! Wir sind auf ihn getreten noch bevor wir ihn anschauen und aus jedem Winkel fotografieren konnten (Abb. 2, 3). Unsere Naturfreunde staunten nicht schlecht und fragten sich, welches Motiv unsere Aufmerksamkeit auf sich gezogen hatte, denn der Pilz sah nach gar nichts aus. Und doch der kleine Hut mit den deutlichen Schuppen und das Wachstum auf dem Fransigen Wulstling (*Amanita strobiliformis*) liess keinen Zweifel an diesem aussergewöhnlichen Pilz aufkommen.

Da dieser Pilz nur einen sterilen Hut ausgebildet hatte, verzichtete ich auf eine komplette Beschreibung. Ich habe jedoch Bilder gemacht und das Exsikkat ins Herbarium Genf geschickt (N° G00273781), damit es in Zukunft für eventuelle weitere Untersuchungen zur Verfügung steht. Eine mikroskopische Untersuchung zeigte an der Basalknolle des Pilzes eine Vielzahl von Chlamydosporen (Abb. 4).

Abb. 7 | Fig. 7 **SQUAMANITA ODORATA** Duftender Schuppenwulstling



Geschichte der Gattung Schuppenwulstling (*Squamanita*) nach Bas (1965)

Die erste Beschreibung einer Art in dieser Gattung gelang Catharina Cool 1915, Kuratorin des Herbars der Niederländischen Mykologischen Gesellschaft. Sie beschrieb einen Fund aus den Niederlanden und nannte ihn *Lepiota odorata*. Dieser Fund zeichnete sich aus durch seine grau-violette Farbe, eine Basalknolle und einen stark aromatischen Geruch. 1943 publizierte Huijsma mehrere Beobachtungen von *Squamanita odorata* und schuf die Gattung *Coolia*, allerdings leider ohne lateinische Diagnose. Diese noch falsch platzierte Art stellte er zu *Lepiota odorata* wegen ihrem Ritterlingshabitus, den Schüppchen auf Hut und an der Stielbasis sowie dem Wachstum aus einer knolligen Pilzmasse.

Ab 1935 wurden in der Schweiz mehrere Funde von *Squamanita schreieri* getätigt und von Schreier (1938) in dieser Zeitschrift veröffentlicht als «Tricholoma X». Obwohl die Art immer zusammen mit dem Fransigen Wulstling (*Amanita strobiliformis*) oder dem Stachelschuppigen Wulstling (*A. echinocephala*) gefunden wurde, kam noch niemand auf die Idee seiner parasitischen Lebensweise (Henrici 2013).

Erst 1942 schlug Imbach die Bildung der neuen Gattung *Squamanita* vor, jedoch ohne eine lateinische Diagnose. Dieses Versäumnis holt der gleiche Autor einige Jahre später nach und lieferte die nötige lateinische Dia-

gnose und als Typus-Art *Squamanita schreieri*.

Später wurde ein Fund aus den USA von Smith & Singer (1948) als *Cystoderma paradoxum* beschrieben. Dies trotz verschiedener Merkmale, die eher zu *Squamanita* passten als zu *Cystoderma*: im Schleier fanden sich Ketten von Sphaerozystiden, die Farbe und das Wachstum in einer Gruppe aus einer knolligen Masse.

Das Verständnis für die Biologie dieser Gattung als obligate Parasiten wurde erst richtig geschärft durch den Fund einer weiteren Schuppenwulstlings-Art (*Sq. contortipes*), nicht auf einer Basalknolle, sondern direkt auf einem Fruchtkörper eines Häublings (*Galerina*) (Redhead et al. 1994).

Merkmale der Gattung *Squamanita*

Alle Arten aus der Gattung sind obligate Parasiten auf anderen Lamellenpilzen (Agaricales). Die meisten Arten (z.B. *Sq. schreieri* oder *Sq. odorata*) wachsen aus einer basalen Knolle, die aus der Masse des parasitierten Pilzes besteht. Daraus wachsen ein oder mehrere, meist kleine Fruchtkörper. Manchmal erscheinen sie auch direkt auf dem Fuss der parasitierten Art (z.B. *Sq. paradoxa*) und bilden so eine Art Chimäre oder wachsen direkt aus dem Hut (z.B. bei *Sq. contortipes*). Die Fruchtkörper besitzen ein velum generale, das sich in anliegende oder abstehende Schuppen auflöst. Der Stiel kann je nach Art schlank oder gedrungen sein, schuppig oder nicht, oft knollig verbreitert, manchmal von einer Volva eingerahmt. Die eng stehenden Lamellen sind meist

angewachsen. Das Sporenpulver weiss bis hell cremefarben. Die breit elliptischen, dünnwandigen und hyalinen Sporen zeigen unterschiedliche Reaktionen in Melzer und Kresylblau. Die meisten Arten bilden in der parasitierten Masse Chlamydosporen (dickwandige vegetative Sporen, vgl. Cléménçon 1997) (Redhead et al. 1994). Tatsächlich scheint es durchaus möglich, dass diese Gattung, wie andere parasitische Gattungen (z.B. *Asterophora*) eine asexuelle Verbreitung entwickelte, um direkt von ihrem invasiven Mycel aus den Wirt zu besiedeln, da die Entwicklung von Fruchtkörpern auf ihren Wirten kompliziert ist (Henrici 2013). Die Chlamydosporen könnten von Boden bewohnenden, pilzfressenden Insekten verbreitet werden und/oder als Inokulum dienen und sich zusammen mit dem Wirt sur place entwickeln (Redhead et al. 1994).

Im Ganzen sind 15 *Squamanita*-Arten auf der Welt bekannt. Alle scheinen sehr selten oder zumindest selten beobachtet. Ihre Funde lassen, zumindest in Europa, aber auf eine weite Verbreitung schliessen.

Welche Arten hat man in der Schweiz gefunden?

Laut swissfungi (www.swissfungi.ch) gibt es in der Schweiz 4 Arten, alle sehr selten (1 bis 10 Funde zwischen 1991 und 2018). Eine fünfte Art wird in Breitenbach & Kränzlin (1995) vorgestellt. Ich hatte die Idee alle Arten in dieser Publikation mit Zeichnungen zu illustrieren, als Vorlage dienten verschiedene Bilder aus dem Internet und aus Büchern.

Der Gelbe Schuppenwulstling (*Squamanita schreieri*, Abb. 5) wächst ausschliesslich auf dem Fransigen Wulstling (*Amanita strobiliformis*) oder dem Stachelschuppigen Wulstling (*A. echinocephala*) (Matheny & Griffith 2010). Er kommt besonders im Mittelland vor. Dort, wo die beiden Wirtsarten gedeihen.

Der Goldstiel-Schuppenwulstling (*Squamanita paradoxa*, Abb. 1 und 6) parasitiert auf Amiant-Körnchenschirmling (*Cystoderma amianthinum*) und dem Stinkenden Körnchenschirmling (*C. carcharias*) (Matheny & Griffith 2010). Diese Art ist besonders, weil sie eine Chimäre bildet mit Hut und blaugrauem oberen Stiel, die auf dem lebhaft gelben Stiel des Wirtes wachsen. Ausserdem zeigt er unter dem Mikroskop Ketten aus Sphaerozystiden, die für den Wirt so typisch sind. Man findet diese Art insbesondere in Wiesen und Wäldern der montanen Stufe, in Moostepfichen, wo die beiden Wirtsarten manchmal zu hauf vorkommen.

Abb. 8 Der Gefranste Schuppenwulstling mit seinem Wirt dem Stockschwämmchen

Fig. 8 **SQUAMANITA FIMBRIATA** avec son espèce-hôte, la pholiote changeante (*Kuehneromyces mutabilis*)



Der Duftende Schuppenwulstling (*Squamanita odorata*, Abb. 7) wächst auf dem Dunkelscheibigen Fälbling (*Hebeloma mesophaeum*) (Matheny & Griffith 2010). Ich erinnere mich, dass Palmiro Cabrini diese Art mehrmals an die Universität Neuenburg zu unseren monatlichen Treffen mitbrachte. Der Fundort befand sich in Yverdon am See im Sand unter Föhren. Gemäss dem Finder ist dieser Standort jetzt aber erloschen, wahrscheinlich wegen eines unsachgemässen Einsatzes der Gemeinde. Harmala (2016) sieht die Art in ganz verschiedenen Habitaten: Laub- oder Nadelwäldern, Sanddünen, urbanen Standorten. Am liebsten aber an gestörten Orten, wo es auch dem Wirt gefällt. Wir könnten ihn genauso gut am Südufer des Neuenburgersees in den Föhrenwäldern antreffen.

Der Gefranste Schuppenwulstling (*Squamanita fimbriata*, Abb. 8) parasitiert auf Stockschwämmchen (*Kuehneromyces mutabilis*). Diese Art ist nur von zwei Funden bekannt: einer aus Norwegen (Gulden et al. 1977) und einer aus dem Tessin (Cervini et al. 2009 in Henrici 2013), der auch bei swissfungi zu sehen ist. Wegen seiner Seltenheit sind kaum Angaben zu seinem Habitat zu finden.

Schliesslich der Lilabraune Schuppenwulstling (*Squamanita pearsonii*, Fig. 9), der in der Schweiz nur von einem Fund bekannt ist (Breitenbach & Kränzlin 1995). Der Fund ist allerdings in swissfungi nicht vermerkt. Wie *Sq. paradoxa* wächst diese Art auf den beiden Häublings-Arten. Sie unterscheidet sich durch die aufgerichteten Schuppen (bei *Sq. paradoxa* anliegend), durch den Stiel, der nur wenig knollig und nicht auf einem Häublingsstiel aufgepropft wirkt sowie die Chlamydosporen, deren Oberfläche

fein spaltig sind (glatt bei *Sq. paradoxa*) (Bas 1965, Henrici 2013).

In der neueren Literatur finden sich weitere europäische Arten mit dem dazugehörigen Wirt: *Squamanita contortipes* wächst auf Häublings-Arten (*Galerina*) und *Sq. umbilicata* auf dem Ansehnlichen Risspilz (*Inocybe oblectabilis*) (Henrici 2013).

Status bei der IUCN (Internationale Naturschutz-Organisation)

An Arten, die nur sporadisch und sehr selten auftreten scheint es nicht sinnvoll einen Gefährdungsstatus zu vergeben. Nur wenn die Anzahl Beobachtungen in einem bestimmten Zeitraum stark zurückgeht oder der Lebensraum deutlich schrumpft, kann von einem hohen Gefährdungsgrad ausgegangen werden. Dies ist vielleicht bei einer schon immer seltenen Art, die in einem nicht gefährdeten Lebensraum wächst nicht der Fall.

In der Roten Liste der Schweiz (Senn-Irllet et al. 2007) werden *Squamanita paradoxa* und *Sq. odorata* als CR eingestuft (vom Aussterben bedroht), *Sq. schreieri* als EN (gefährdet).

Wenn die *Squamanita*-Arten sich zwar über die Zeit halten können, jedoch keine Fruchtkörper bilden und so unbemerkt bleiben, dann verdienen sie keine so hohe Einstufung. Harmala (2016) berichtet von sehr unterschiedlichen Einschätzungen in verschiedenen Ländern: CR (vom Aussterben bedroht) in der Schweiz, EN (bedroht) in den Niederlanden, VU (verletzlich) in Norwegen und gar nur NT (potenziell gefährdet) in Dänemark.

Gemäss Senn-Irllet (iucn.ekoo.se) verdient *Sq. schreieri* den hohen Schutz- und Gefährdungsstatus, da die Art besonders in Auenwäldern wächst und diese in den letzten Jahren stark geschrumpft oder verändert wurden. Ausserdem sind auch

die Wirtsarten relativ selten und wachsen zusammen mit thermophilen Hartholz-Baumarten (Eiche, Buche, Linde, etc). Aus einer pflanzensoziologischen Sicht ist *Sq. schreieri* an die Ulmen-Stieleichen-Auenwälder (Querco-Ulmetum) gebunden.

«Das Glück lächelt nur gut vorbereiteten Köpfen»

Dieser Spruch von Louis Pasteur bewahrheitet sich hier. Wir hätten die Art am 9. September 2018 nie erkannt, wenn sie Delphine Arnaud nicht im Jahr zuvor an den Bestimmungsabend mitgebracht hätte und wir darauf nicht den bemerkenswerten Artikel von Bas (1965) gelesen hätten.

Die Arten der Gattung *Squamanita* sind zwar alle recht selten, doch ist es nicht unmöglich, dass ausgewachsene und reife Fruchtkörper gefunden werden können, wie unsere Funde beweisen. Das Vorhandensein von asexuellen Verbreitungseinheiten im Gewebe des Wirtes könnte dem Pilz ermöglichen am Fundort erhalten zu bleiben und sogar durch Insekten, Schnecken oder gar Nagetiere verbreitet zu werden; und das alles in mit grösster Diskretion (Redhead et al. 1994).

Noch viele Fragen zu ihrer Evolution bleiben offen (Henrici 2013): Wie konnten sich die hochspezialisierten *Squamanita*-Arten entwickeln, die ja auf ganz unterschiedlichen Wirten parasitieren? Stammen sie alle von einem gemeinsamen Vorfahr ab, der auf verschiedenen Wirten überleben konnte oder von einem der spezialisiert war und von Zeit zu Zeit auf ganz andere Wirtsgattungen übergehen konnte? Neuere molekularbiologische Untersuchungen (Matheny & Griffith 2010) zeigten die nahe Verwandtschaft der Gattungen *Squamanita*, *Cystoderma* und *Phaeolepiota*. Dazu gehören ja auch die beiden Arten *Squamanita paradoxa* und *Cystoderma amianthinum*, die über den Mycoparasitismus eng miteinander verbunden sind. Dies könnte auf eine lange Co-Evolution hindeuten.

Sicher ist: kleinere Pilze mit schuppigen oder strähnigen Hüten, die oft in Gruppen stehen und aus einer klumpigen Pilzmasse herauswachsen, könnten ein Schuppenwulstlinge sein! Seien wir also weiterhin aufmerksam auf unseren zukünftigen Exkursionen!

Dank

Ich bedanke mich bei folgenden Personen für Bilder oder Publikationen: D. Arnaud, T. Cuenot, M. Cottet, F. Degoumois, J. Humbel, D. Lab und P. Prêtre.



Abb. 9 | Fig. 9
SQUAMANITA PEARSONII
Lilabrauner Schuppenwulstling