

# Untersuchungen über die Sporen höherer Pilze im Raster-Elektronenmikroskop I. Mitt. Sporen einiger Russulaceen

Von H. Wollweber und R. Holm

(Aus dem chemisch-wissenschaftlichen Laboratorium Pharma der Farbenfabriken Bayer AG, Werk Elberfeld und der Ingenieur-Abteilung für Angewandte Physik, Werk Leverkusen)

## Zusammenfassung

Die Wirkungsweise des Raster-Elektronenmikroskopes (REM) wird erläutert und der Anwendungsbereich des Gerätes mit dem des Lichtmikroskopes verglichen. Die große Schärfentiefe des REM ( $\approx 10 \mu\text{m}$  bei 10 000-facher Vergrößerung) erlaubt eine genaue Abbildung der Sporenoberfläche. Es werden die REM-Aufnahmen von Sporen 3 verschiedener *Russula*- und 2 *Lactarius*-Arten, die eine bisher unbekannte Oberflächenfeinstrukturierung zeigen, mit den entsprechenden „lichtmikroskopischen Darstellungen“ verglichen. Die Sporen der *Russula*-Arten weisen alle charakteristische Eindrillungen auf, die vermutlich mit dem unter dem Lichtmikroskop beobachteten Hilarfleck identisch sind.

Untersuchungen von Pilzsporen unter dem Lichtmikroskop sind seit langem Bestand der mykologischen Forschung, und es hat nicht gefehlt, aufgrund der relativen Konstanz der Größe, Form, Oberflächenbeschaffenheit und Farbe der Sporen taxonomische Einteilungen vorzunehmen. Diese Methode wäre sicher um so erfolgreicher verlaufen, hätte nicht das Auflösungsvermögen des Lichtmikroskopes unseren Beobachtungen echte Grenzen gesetzt.

Um dies zu erläutern, möchten wir eingangs einige technische Begriffe ins Gedächtnis zurückrufen, die wesentlich für die Beurteilung eines optischen Instrumentes sind: das Auflösungsvermögen\*) und die bei der jeweiligen Vergrößerung vorhandene Schärfentiefe\*\*). Das Auflösungsvermögen des menschlichen Auges (0,1 mm) und das Auflösungsvermögen des optischen Instrumentes bestimmen zusammen die förderliche Vergrößerung, die mit dem betreffenden Instrument erzielt werden kann. Mit dem Lichtmikroskop werden unter günstigen Bedingungen noch Dinge wahrgenommen, die etwa 0,2 Tausendstel Millimeter ( $\mu\text{m}$ ,  $0,2 \cdot 10^{-6} \text{ m} = 2000 \text{ \AA}$ ) auseinanderliegen.

Die Größen vieler Pilzsporen, besonders von Basidiomyceten und Ascomyceten liegen in einem Bereich von (1) 2—15) (30)  $\mu\text{m}$ , so daß bei Betrachtungen im Lichtmikroskop immer nur Schnittebenen gesehen werden können. Infolgedessen war auch die Beschreibung der Oberflächenornamentierung der Pilzsporen nur ungenau. Für die gut strukturierten Russulaceensporen wurden zunächst so allgemeine Ausdrücke wie „warzig“, „stachelig“ usw. verwendet. Erst mit Zunahme der Mikroskopiertechnik [Anwendung von Melzers Reagens, Be-

\*) Mit Auflösungsvermögen bezeichnet man denjenigen kleinsten Abstand in der Objektenebene, den zwei Punkte haben müssen, um getrennt wahrgenommen zu werden.

\*\*) Unter Schärfentiefe versteht man, wie in der Photographie denjenigen Objektbereich, aus dem Einzelheiten scharf abgebildet werden können.

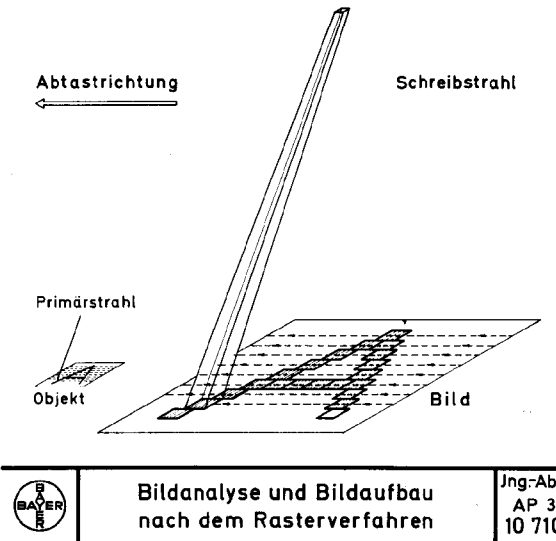
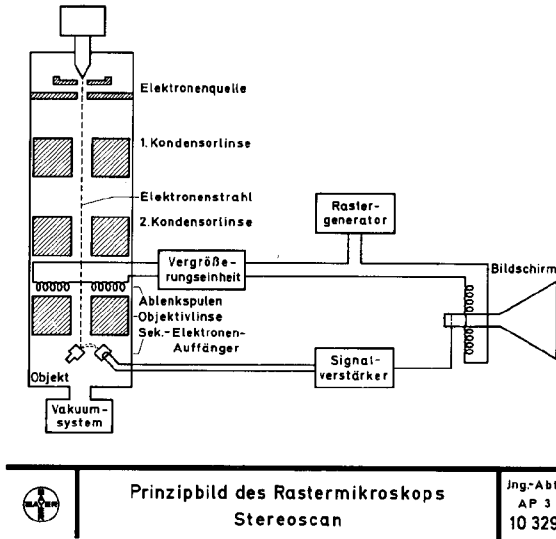


Abb. 1 Prinzipbild des Rastermikroskops. — Abb. 2. Bildanalyse und Bildaufbau nach dem Rasterverfahren.

obachtungen in mehreren Schnittebenen (Malençon, Jossierand, Crawshay, J. Schäffer, W. Neuhoff, H. Romagnesi u. a.)] verfeinerte sich die descriptive Typisierung der Ornamentierung: die Sporen wurden nunmehr als „isoliert stachelig, netzig, gratig, flügelig gratig“ (*Lactarius*) oder „isolierpunktiert, -körnig, -warzig, -stachelig, netzig sowie stachelig“ (*Russula*) bezeichnet. Die Bestimmung der einzelnen Russulaceen-Arten blieb jedoch außerordentlich schwierig und eigentlich nur einigen Spezialisten vorbehalten, die sich gut mit der Methodik und dem biologischen Material auskannten.

Seit einigen Jahren (in Deutschland seit 1965\*) steht uns mit der Entwicklung des Raster-Elektronenmikroskopes (REM) (engl. scanning electron microscope) ein Instrument zur Verfügung, das die biologische Strukturanalyse von Oberflächen außerordentlich erleichtert.

Zum allgemeinen Verständnis, besonders für den technisch interessierten Leser sei die Konzeption des Gerätes erläutert:

Das Prinzip des REM ist sehr einfach: Das Wesentliche sind zwei Elektronenstrahlen, die durch einen Rastergenerator synchron gesteuert werden (Abb. 1, 2). Der eine (Primärstrahl) wird in einer evakuierten Säule durch thermische Emission erzeugt und mit elektromagnetischen Linsen zu einem Bündel von ca. 100 Å Durchmesser fokussiert; er tastet Punkt für Punkt, Zeile für Zeile das Objekt ab. Der zweite schreibt gleichzeitig Punkt für Punkt, Zeile für Zeile das Bild auf den Leuchtschirm einer Oszillographenröhre. Das Bild entsteht nicht gleichzeitig als Ganzes sondern wird wie beim Fernsehen punktweise aufgebaut. Die Vergrößerung ergibt sich aus dem Verhältnis von Bildschirmfläche zu abgetasteter Objektfläche.

Trifft der Primärstrahl auf ein Flächenelement des Objekts, so treten eine Reihe von Wechselwirkungen zwischen Elektronen und Materie auf. Zur Abbildung der Oberfläche wird die Emission von Sekundärelektronen ausgenutzt. Diese werden von einem seitlich angebrachten Kollektor gesammelt und in der anschließenden Elektronik so verarbeitet, daß ihre Anzahl die Helligkeit des zugehörigen Bildpunktes auf dem Oszillographenschirm steuert. Wieviele Sekundärelektronen emittiert werden, hängt in erster Linie von der Gestalt und der Lage des getroffenen Flächenelementes ab. Man ist bei diesem Abbildungsverfahren nicht der Beschränkung irgend einer Linsenoptik unterworfen. Insbesondere kann man mit Elektronenbündeln sehr kleiner Apertur arbeiten und so eine Schärfentiefe, die fast 1000 mal größer ist als beim Lichtmikroskop erzielen. Sie beträgt bei 10 000-facher Vergrößerung noch 5—10  $\mu\text{m}$ .

Da die hier untersuchten Objekte Nichtleiter sind, müssen sie leitfähig bedampft werden. Wir wählten eine ca. 400 Å dicke Kohle-Gold-Bedampfung; Kohle als gut haftenden leitfähigen Überzug, Gold zur höheren Sekundärelektronenausbeute und wegen des besseren Auflösungsvermögens. Die Sekundärelektronen werden nicht nur vom Auftreffpunkt des Primärstrahles emittiert,

---

\*) Knoll 1935 (theoretische Grundlagen), von Ardenne 1938 (erstes Gerät), Oatley 1963 (technische Entwicklung, serienmäßige Herstellung des REM „Stroscan“ von Cambridge Instruments).

sondern stammen stets aus einem gewissen Diffusionshof um diesen herum. Dieser Diffusionshof ist bei Schwermetallen besonders klein, und es wird ein Auflösungsvermögen von ca. 200 Å erzielt. Dem entspricht eine förderliche Vergrößerung von etwa 5000 — 10 000 : 1.

Die nachfolgende Tabelle zeigt die Vergleichsdaten für das Raster-Elektronenmikroskop, das Lichtmikroskop und das menschliche Auge.

Gerät	Förderlicher Vergrößerungsbereich	Auflösungsvermögen	Schärfentiefe bei maximaler förderlicher Vergrößerung	Schärfentiefe bei 1000-facher Vergrößerung
Raster-Elektronenmikroskop	20 — 10 000 (Sonderfälle 8000 — 10 000)	<0,02 $\mu\text{m}$ <(200 Å)	>10 $\mu\text{m}$	ca. 100 $\mu\text{m}$
Lichtmikroskop	1 — 1500 (Sonderfälle 1500)	>0,2 $\mu\text{m}$ >(2000 Å)	<0,1 $\mu\text{m}$	ca. 0,1 $\mu\text{m}$
Auge	—	0,2 mm	—	—

Es lag nun nahe, am Beispiel der topographisch interessanten Sporen einiger ausgewählter *Russula*- und *Lactarius*-Arten das neue Mikroskopieverfahren zu prüfen\*); ferner zu untersuchen, ob die Sporen in diesen Familien deutlich differenzierbar sind und um Vergleiche zu den bekannten klassischen Sporendarstellungen von Malençon, Jossierand, Romagnesi, J. Schäffler und W. Neuhoff zu ziehen.

Die nach lichtmikroskopischen Beobachtungen angefertigten Zeichnungen von *Russula*-Sporen (z. B. Abb. 3) ähneln in ihrer Form meist einer Kugel; der Längsdurchmesser ist meistens um 1  $\mu$ , bei großen Sporen etwa um 1,5  $\mu$  größer (J. Schäffler). Im einzelnen charakterisierte er die Sporenreliefs folgendermaßen:

a) *Russula foetens* Fr.: „Sporen mit sehr derben, isolierten Stacheln oder nur partiell und feinst verbundenen Warzen.“

b) *Russula aeruginea* Lindbl.: „Sporen kurzstachelig bis kleinwarzig mit mehr vereinzelt Anastomosen.“

\*) Anmerkung bei der Korrektur: Einige Monate nach der Absendung des Manuskriptes an den Herausgeber gelangten Vorträge über Raster-Elektronenmikroskope von Pilzsporen zu meiner Kenntnis, auf die ich besonders aufmerksam machen möchte. Besonders die Arbeiten von J. Perreau und R. Heim über Sporenornamentierungen von Rusulaceen, Lycoperdaceen u. a. beinhalten zahlreiche Sporenaufnahmen. Den beiden Autoren danke ich für die Übersendung von Sonderdrucken ihrer Arbeiten über Sporenornamentierungen.

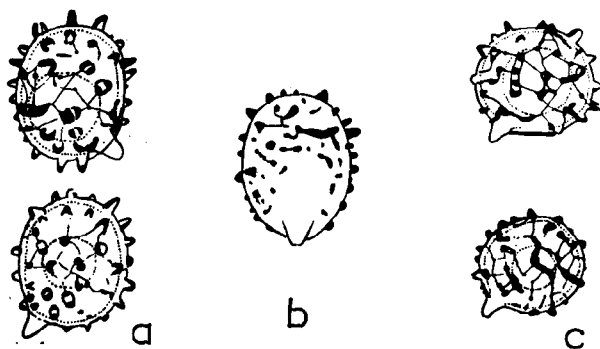


Abb. 3. — Sporen von a) *Russula foetens* (aus H. Romagnesi, *Nouvel Atlas des Champignons III*, T. II, Nr. 11 a); b) *Russula lepida* (aus dem gleichen Werk, T. III, Nr. 19); c) *Russula aeruginea* (aus R. Kühner et H. Romagnesi, *Flore Analytique des Champignons supérieurs*, S. 442, Nr. 628). Vergr. 2000 : 1.

c) *Russula lepida* (Fr.): „Sporen rundlich punktiert, Punkte durch feinere Verbindungslinien oder durch langreihig-gratige Verschmelzung partiell oder zerstückelt netzig.“

In Abb. 4 sind die Aufnahmen der gleichen Sporenarten im Raster-Elektronenmikroskop gegenübergestellt. Die große Schärfentiefe läßt uns auf einen Blick die Mannigfaltigkeit der Oberflächenstrukturen erkennen. Bisher verborgene Details werden dank des großen Auflösungsvermögens sichtbar gemacht. Bei allen 3 Arten fällt besonders auf, daß sie in einer Ebene abgeflacht und stets eingedellt sind. [Eine ähnliche Eindellung beobachtete auch F. J. Schwin n bei den Uredosporen von *Uromyces phaseoli* (Pers.) Winter]. Die Eindellungen liegen häufig, soweit das Beobachtungsmaterial dafür ausreicht in der Nähe des Hilus (Apikulus, Stielchen). Wir vermuten, daß die Eindellungen organischer Natur sind, zumal auch unter dem Lichtmikroskop eine größere Längenausdehnung festzustellen ist. Ferner kann der sogenannte „Hilarfleck“ in der Nähe des Hilus (Malençon, Joss er and) mit den Eindellungen in Beziehung gebracht werden. Dieses folgt aus einer einfachen Überlegung: Im Lichtmikroskop werden die „Stacheln, Warzen oder Protuberanzen“ besonders gut sichtbar, wenn die Sporen mit Melzers Reagens behandelt werden. Die starke Amyloidität der Protuberanzen läßt diese nach der Färbung mit Jod dunkler (dunkelblau bis schwarz) erscheinen als der durch Chloralhydrat aufgehellte Hintergrund. Nach Malençon färbt sich der Hilarfleck dunkler, aber schwächer als die eigentlichen Stacheln. Die Eindellungen liefern dafür nunmehr eine Erklärung. Betrachtet man nämlich die Oberfläche, wie es im Lichtmikroskop der Fall ist, als ob sie auf die Ebene projiziert sei, so ist nach der Projektion die Anzahl der eingefärbten Protuberanzen, die in der Eindellung vorhanden sind, erheblich größer als die der kugeligen Oberfläche. Daher erscheint die Eindellung zwangsläufig dunkler als die kugelige Oberfläche; andererseits kann sie nicht so dunkel sein, wie die vornehmlich am Bildrand beob-

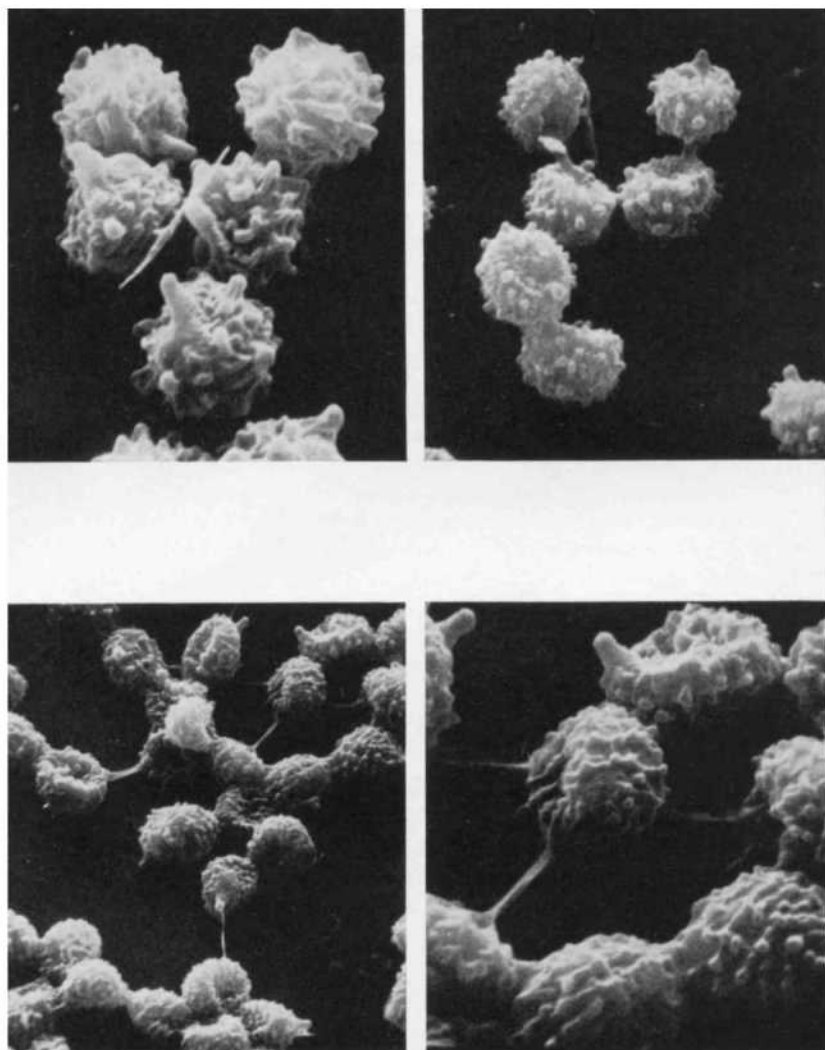


Abb. 4. Sporen von Russula-Arten: a (oben links) *R. foetens*, 3000 x vergr.; b (oben rechts) *R. aeruginea*, 2000 x vergr.; c (unten links) *R. lepida*, 1400 x vergr.; d (unten rechts) *R. lepida*, 3500 x vergr.

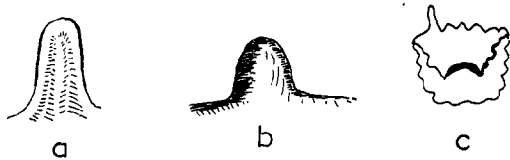


Abb. 5 a) „Protuberanze“ d. Sporen von *R. foetens*, b) „Warze“ von *R. foetens* nach Jossierand, c) Spore von *R. aeruginea* im Längsschnitt.

achteten starkgefärbten Protuberanzen. Man könnte einwenden, daß die Eindellungen bei der Präparation aufgetretene Artefakte sind. Dagegen sprechen jedoch die Eindellungen, die bei zahlreichen anderen Sporenarten beobachtet wurden\*\*).

Es ist häufig diskutiert worden, ob das Sporenrelief ein konstantes zuverlässiges Artmerkmal darstellt (Crawshy, Malençon, Jossierand, J. Schäffer, H. Romagnesi u. a.). Nach Malençon soll eine vor der Sporenstreckung amyloide Hautschicht, das Perispor, sich in fädig verbundene Stücke auflösen und durch Zusammenziehung die Protuberanzen liefern. Die Ansicht ist nicht unwidersprochen geblieben. Die Stereoscan-Aufnahmen zeigen eine ziemlich regelmäßige Ornamentik, die sicher eher das Produkt organischen differenzierten Wachstums als das einer mechanischen Umlagerung vorstellt\*\*). Wie weit oder ob überhaupt eine Variationsbreite des Sporenreliefs einzelner Arten auftritt, läßt sich sicher mit Hilfe der neuen Mikroskopiermethode erklären.

Im einzelnen ist zur Abb. 4 folgendes festzustellen:

*Russula foetens* Fr. (Abb. 4 a): Die ganze Oberfläche besteht aus kleinen rundlichen Höckern und langen stumpfkegeligen (zitzenförmigen) „Ausstülpungen“, „Ausbuchtungen“ oder „Protuberanzen“ die alle an der Spitze abgerundet sind. Zahlreiche kleine Höcker umgeben die großen Protuberanzen. Sie sind nicht ebenmäßig, sondern weisen Grate und Längsrippen auf, die sich schematisch etwa wie in Abb. 5 a darstellen lassen (im Vergleich dazu eine Zeichnung von M. Jossierand nach lichtmikroskopischer Beobachtung, Abb. 5 b).

*Russula aeruginea* Lindbl. (Abb. 4 b). Auch hier wechseln auf der ganzen Oberfläche kleine rundliche Höcker mit zahlreichen fast regelmäßig angeordneten stumpfkegeligen zitzenförmigen Protuberanzen. Die Eindellungen am Hilus sind, soweit ersichtlich, regelmäßig ornamentiert. Bei hier nicht abgebil-

\*) H. Wollweber, R. Holm, Untersuchungen von Sporen höherer Pilze im Raster-Elektronenmikroskop, 2. und 3. Mitt. in Vorbereitung.

\*\*\*) Anmerkung bei der Korrektur: Eine Bestätigung dafür findet sich in der soeben erschienenen Arbeit von H. Clemençon (Zeitschrift f. Pilzkunde 36, 113 [1970]), der mit Hilfe elektronenmikroskopischer Aufnahmen bei *Russula* sp. cf. *sardonia* Fr. em. Rom. und *Lactarius griseus* Peck das differenzierte Wachstum der Sporenwände demonstrieren konnte. Keinesfalls findet eine Umwandlung des Sporetheziums in eine amyloide Masse statt.

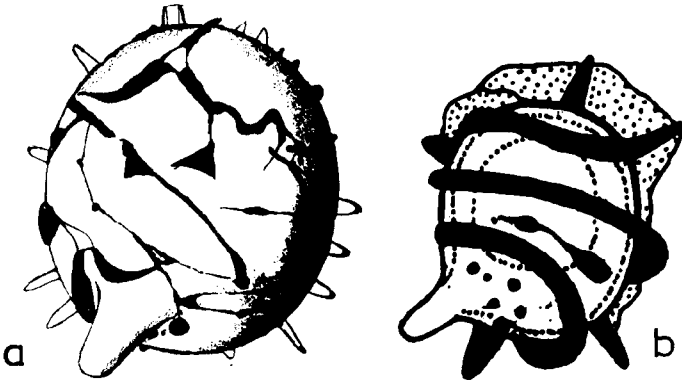


Abb. 6. Sporen von a) *Lactarius uvidus* (aus M. Jossierand, Bull. Soc. Myc. de France 56, Tafel LVI, Pl. III, Nr. 25); b) *Lactarius pterosporus* (nach H. Romagnesi, Nouvel Atlas des Champignons III, Tafel I, Nr. 8, 2). — Vergr. 4000 : 1.

deten Sporen, bei denen die Eindellung sichtbar ist, befindet sich an ihrem Grunde immer ein gut ausgeprägter rundlicher Höcker, der in der Längsschnittzeichnung (Abb. 5 c) gut verdeutlicht wird.

*Russula lepida* Fr. (Abb. 4 c und d): Deutlich sehen wir wieder die unregelmäßige Oberfläche, auf der die an den Spitzen rundlichen und relativ kleinen Protuberanzen — im Gegensatz zu den beiden vorigen Arten — häufig untereinander durch Grate netzig verbunden sind, wie schon J. Schäffer beobachtete. Die Fäden zwischen den Sporen stellen möglicherweise Plasmafäden dar.

Die Milchlinge weisen nur selten isolierte Stacheln oder Warzen auf. In den klassischen Darstellungen nach Untersuchung im Lichtmikroskop (Jossierand, Neuhoff u. a.) sieht man zwischen den Stacheln eine Vielzahl von Graten, Bändern, die (nach Neuhoff) „teilweise den Eindruck eines Netzes mit unregelmäßigen nur teilweise geschlossenen Maschen machen (unregelmäßig genetzte, partiell reticulierten Sporen). Verlaufen die Grate fast ohne Querverbindungen, so spricht man von reticulierten Sporen. Liegen die Grate fast parallel, so wird dieser Sonderfall, der bei *Lactarius*-Sporen verhältnismäßig häufig vorkommt, als zerebriertes Sporenornament bezeichnet. Bei *Lactarius pterosporus* sind die Grate um ein Vielfaches höher als dick und gleichen damit aufgerichteten Bändern: die Spore ist «flügelig gebändert».

Als letzter Fall kommt bei den Milchlingssporen (*L. volemus*, *L. fuliginosus*) eine Ornamentation vor, bei der die derben Grate zu geschlossenen, fast regelmäßigen Netzmaschen zusammenlaufen, es sind die wabig-genetzten (alveoliert-reticulierten) Sporen.“

Die in den Abb. 6 a und 6 b dargestellten „lichtmikroskopischen“ Sporen charakterisierte Neuhoff folgendermaßen:

*Lactarius uvidus* Fr. (Abb. 6 a): „Sporen mit ziemlich derben, lockerstehenden, durch verschiedene starke Grate unvollständig netzmaschig verbundene Warzen.“



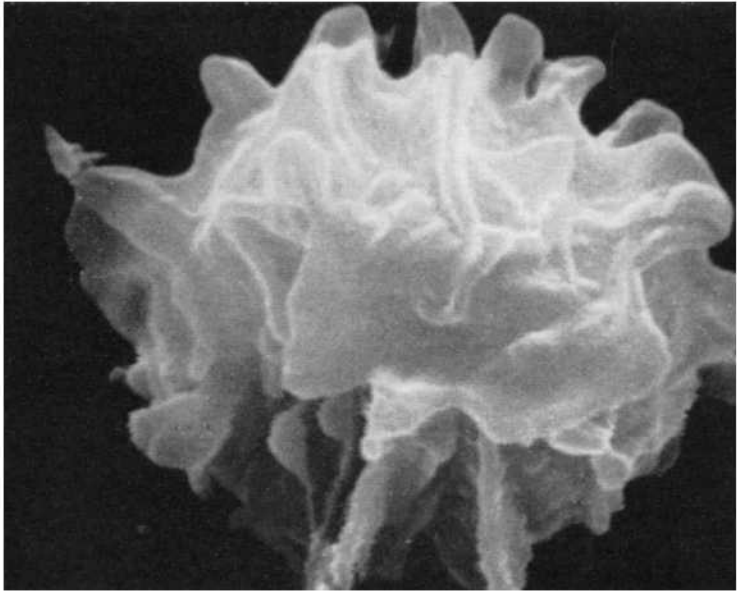
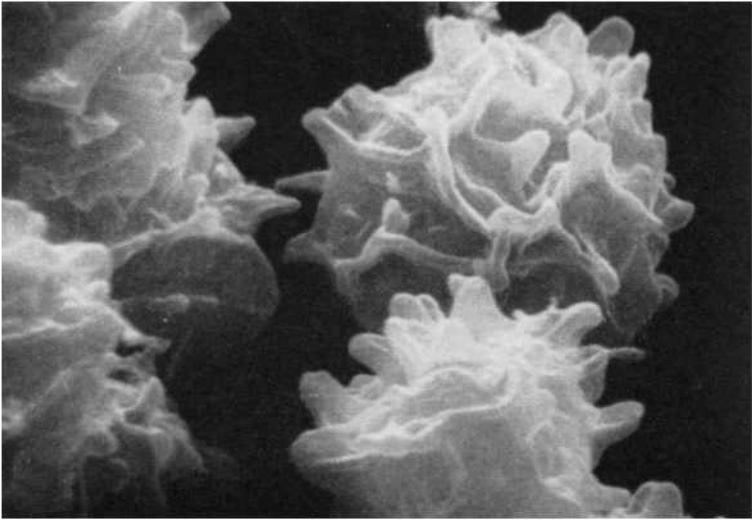


Abb. 7 Sporen von *Lactarius uvidus*, oben 6500 x vergr., unten 10000 x vergr.

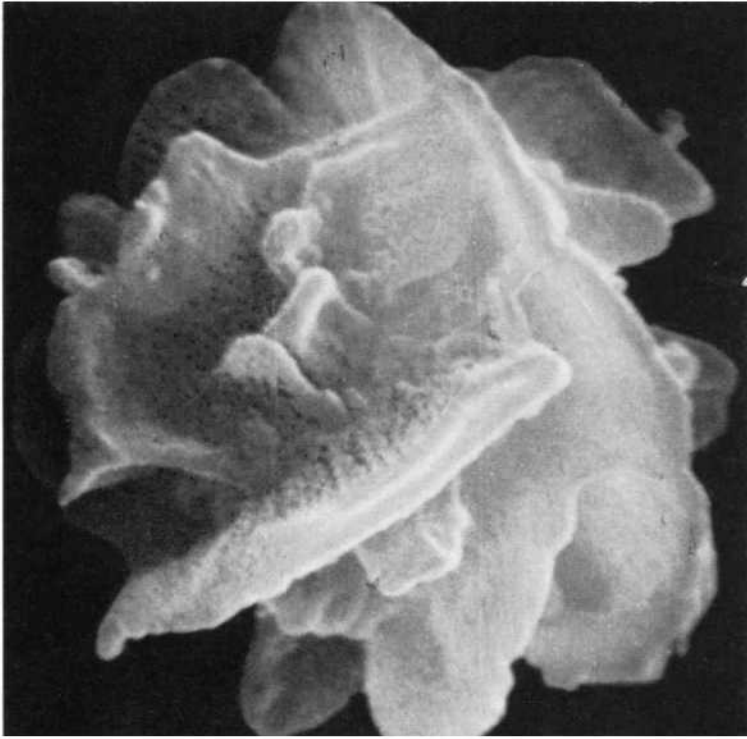


Abb. 8. Spore von *Lactarius pterosporus*, 10000 x vergr.

*Lactarius pterosporus* Fr. (Abb. 6 b: „Sporen mit wenigen isolierten Warzen aber mit mehreren hohen (2—2,5  $\mu$ ) fast unverbundenen bandartigen Graten, die um einen großen Teil der Sporen herumlaufen.“

Die REM-Aufnahmen dieser beiden Sporenarten offenbaren uns in einzigartiger Weise die Oberflächenstruktur.

Bei *L. uvidus* laufen eine Reihe von mehr oder weniger langen Bändern (Lappen) teilweise parallel auf der Oberfläche. In nahezu regelmäßigen Abständen kulminieren diese „Lappen“ in einer Spitze, so daß im Lichtmikroskop der Eindruck von Warzen entstehen kann. Manchmal, wenn auch viel weniger häufig ordnen sich einige „Lappen“ senkrecht zu den parallel verlaufenden an.

Die nachfolgende Aufnahme einer Spore des *Lactarius pterosporus* (Abb. 8) besticht durch ihre Schönheit des Aufbaues.

„Oberflächenlappen“ oder — „bänder“ formen die Topographie dieser Spore in einzigartiger Weise. Die Oberfläche der „Bänder“ zeigt eine bisher unbekannte parallel verlaufende Feinstrukturierung, die an einzelnen Stellen Anlaß zur Neubildung weiterer „Lappen“ bietet, die ihrerseits in andere Richtung, häufig senkrecht zu der ursprünglichen, verlaufen.

Wir vermuten, daß die Sporen, aus welchen Gründen auch immer, das Bestreben haben, ihre Oberfläche zu vergrößern. Bei den Russulaceen geschieht dies durch Ausbildung von „Protuberanzen, Graten, Rippen, Lappen“. Es entstehen Strukturen von ästhetischer Schönheit, jetzt sichtbar gemacht durch das Raster-Elektronenmikroskop, wie wir sie beispielsweise bei vielen Kleinmeeresbewohnern bewundern.

Fundorte der Pilze, deren Sporen abgebildet sind:

Abb. 4 a, *Russula foetens* Fr., Wuppertal 18. 9. 1968

Abb. 4 b, *Russula aeruginea* Lindbl., NSG. Heiliges Meer 12. 10. 1968

Abb. 4 c und d, *Russula lepida* Fr., Wuppertal 17. 9. 1968

Abb. 7 a, *Lactarius vividus* Fr., Eschweiler, 21. 9. 1969

Abb. 8, *Lactarius pterosporus*, Kleinsteinbach b. Karlsruhe, 4. 10. 1969.

#### Literaturverzeichnis:

Amelunxen, F., K. Morgenroth u. T. Picksack: Untersuchungen an der Epidermis mit dem Stereoscan-Elektronenmikroskop. Z. Pflanzenphysiol. 57, 79—95 (1967).

Crawshay, R.: The Spore ornamentation of the Russulas. London 1930.

Heywood, V. H.: Scanning Electron Microscopy, systematic and evolutionary applications; Proceedings of an International Symposium held at the Department of Botany, University of Reading (Verlag: Academic Press, London, New York, 1971).

Folgende Vortragsreferate über Pilzsporen sind darin aufgenommen:

- a) Heim, R. et J. Perreau: Étude Ornamentale de Basidiospores au Microscope Électronique à Balayage.
- b) Hawker, L. E.: Scanning Electron Microscopy of Fungi and its Bearing on Classification.
- c) Williams, S. T. and J. C. Feltsamp: Scanning Electron Microscopy for the Examination of Actinomycetes.
- d) Alvon, K. L.: The Study of Fossil Epiphyllous Fungi by Scanning Electron Microscopy.
- e) Echlin, P.: Preparation of Labile Biological Material for Examination in the Scanning Microscope.

Hille, M. u. J. Brandes: Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Sporen einiger Ustilago-Arten. Phytopath. Z. 28, 104—9 (1957).

Jones, D.: Examination of Mycological Specimens in the Scanning Electron Microscope. Transact. Brit. Myc. Soc. 50, 690—691 (1967).

Jones, D.: Surface Features of Fungal Spores as Revealed in a Scanning Electron Microscope. Transact. Brit. Myc. Soc. 51, 608—610 (1968).

Josseland, M.: Etude sur l'ornementation sporique des Lactaires et de quelques autres espèces à spores amyloides. Bull. Soc. Myc. de France 56, 7—38, Tafel LXI, Pl. I-XII (1940).

Kühner, R. et Romagnesi: Flore analytique des champignons supérieurs. Paris 1953.

Malençon, G.: Considérations sur les spores des Russules et des Lactaires. Bull. Soc. Myc. de France 47, 72—85 (1931).

Michael-Hennig: Handbuch für Pilzfreunde V, 73—79, 107—112. Jena 1970.

- Neuhoff, W.: Die Milchlinge. Bad Heilbrunn 1956.
- Perreau, J. et R. Heim: L'ornementation des basidiospores au microscope électronique à balayage. *Revue de Mycol.* 33, 329—340 (1969).
- Perreau, J.: L'ornementation sporale chez les Lycoperdons. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*. Paris, 12. Serie, Band 12, 127—146 (1971).
- Romagnesi, H.: *Nouvel Atlas des Champignons III, IV*. Paris 1961, 1967.
- Romagnesi, H.: *Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord*, Paris 1967.
- Schäffer, J.: *Russula-Monographie*. Bad Heilbrunn 1952.
- Schwinn, F.: Die Darstellung von Pilzsporen im Raster-Elektronenmikroskop. *Phytophath. Z.* 64, 376—379 (1969).