 hische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Der Schwefelporling, *Laetiporus sulphureus*, und die elektrophoretischen Enzymmuster seiner Fruchtkörper

GABRIELE KOVACS
Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz
Universität für Bodenkultur, Wien
Hasenauerstraße 38
A-1190 Wien, Österreich

Eingelangt am 16. 5. 1994

Key words: *Polyporaceae* s. l., *Laetiporus sulphureus*. - PAGE, electrophoresis, esterase, peroxidase, glutamate dehydrogenase.

Abstract: Electrophoretical patterns of multiple enzyme forms of fruit bodies of *Laetiporus sulphureus* (FR.) MURRILL were investigated. The intraspecific variability of the banding patterns of esterase, peroxidase, and glutamate dehydrogenase is discussed regarding to influence of both host tree and stage of fruit body development.

Zusammenfassung: Elektrophoretische Enzymmuster von Fruchtkörpern von *Laetiporus sulphureus* (FR.) MURRILL wurden untersucht. Die intraspezifische Variabilität von Mustern multipler Enzymformen von Esterase, Peroxidase und Glutamat-Dehydrogenase während der Fruchtkörperentwicklung und an verschiedenen Wirtsbäumen wird diskutiert sowie die Verwendung von Enzymmustern als taxonomisches Hilfsmittel vorgeschlagen.

Untersuchungen zur Enzymphysiologie Höherer Pilze werden fast ausschließlich an Mycelkulturen unter kontrollierten Laborbedingungen durchgeführt (BLAICH 1972, FLANNIGAN & al. 1980, REISS 1973). Da besonders Basidiomyceten in Kultur spärlich oder untypisch fruktifizieren, liegen über das enzymatische Verhalten von Fruchtkörpern kaum Untersuchungen vor.

Fruchtkörper aus dem Freiland unterliegen verschiedensten abiotischen und biotischen Parametern, die die elektrophoretischen Enzymmuster beeinflussen können. Trotz dieser intraspezifischen Variabilität konnte an Fruchtkörpern 60 verschiedener Großpilzarten die Artcharakteristik bestimmter Enzymmuster nachgewiesen werden (KOVACS 1991). In der vorliegenden Arbeit wird vor allem der Einfluß des Entwicklungszustandes des Fruchtkörpers auf das Enzymmuster untersucht.

Der Schwefelporling, *Laetiporus sulphureus* (FR.) MURRILL, schien durch seine großen, langlebigen Fruchtkörper besonders gut geeignet und erwies sich als brauchbares Forschungsobjekt. Zudem ermöglichte diese Art durch ihr breites Substratspektrum erste Untersuchungen zum möglichen Einfluß der jeweiligen Wirtsbaumart auf die Enzymgarnitur.

©Österreichische Akademie der Wissenschaften; download unter www.biologiezentrum.at

Material und Methoden

Hauptsammelgebiet: Österreich, A-1020 Wien-Leopoldstadt, Prater, MTB. 7864/2, 157 m s. m. Ehemaliger Auwald mit Parkcharakter durch viele Zierbaumalleen (*Aesculus hippocastanum, Platanus occidentalis* × *acerifolia, Gleditsia triacanthos*) und Wiesen. Durch den sinkenden Grundwasserspiegel und die damit verbundene Austrocknung hoher Ahornanteil (*Acer platanoides* und *A. pseudoplatanus*) in den Beständen. An den Altarmresten der Donau (Oberes und Unteres Heustadlwasser, Lusthauswasser, Mauthnerwasser, Krotnlackn) Relikte der ursprünglichen Weiden- und Silberpappelau, an den Ufern Pflanzungen von *Salix alba* 'Tristis'. Kein Oberflächenkontakt der Altarme zur Donau, äußerst selten Überschwemmungen durch Grundwasseranstieg bei Donauhochwasser.

Aufsammlungen: Von den Fruchtkörpern 1 bis 4 wurden mehrmals Proben genommen, von den Pilzen der Gruppe 5 wurde je eine Probe aufgearbeitet. Die Rahmen um die nachfolgenden Funddaten entsprechen den die Elektropherogramme umgebenden Rahmen der Abbildungen 1-4.

1. *Laetiporus* an Silber-Weide (*Salix alba*) Nr. VI, Prater/Wien (Abb. 1 und 2)
a: 5. 5. 1989 **b:** 8. 5. 1989 **c:** 10. 5. 1989 **d:** 13. 5. 1989 **e:** 17. 5. 1989

2. *Laetiporus* an Silber-Weide (*Salix alba*) Nr. VII, Prater/Wien (Abb. 1 und 2)
a: 10. 5. 1989 **b:** 13. 5. 1989 **c:** 17. 5. 1989 **d:** 21. 5. 1989 **e:** 25. 5. 1989

3. *Laetiporus* an Silber-Weide (*Salix alba*) Nr. VIII, Prater/Wien (Abb. 1 und 2)
a: 5. 5. 1989 **b:** 8. 5. 1989 **c:** 10. 5. 1989 **d:** 13. 5. 1989 **e:** 17. 5. 1989
f: 21. 5. 1989 **g:** 25. 5. 1989

4. *Laetiporus* an Silber-Pappel (*Populus alba*) Nr. III, Prater/Wien (Abb. 3 und 4)
a: 8. 5. 1989 **b:** 10. 5. 1989 **c:** 13. 5. 1989 **d:** 17. 5. 1989 **e:** 21. 5. 1989
f: 25. 5. 1989

5. *Laetiporus* an div. Wirtsbäumen, jeweils ein Erntetermin (Abb. 3 und 4)
a: 27. 5. 1988 Prater, Ostbahnbrücke/Wien (Gleditschie, *Gleditsia triacanthos*)
b: 11. 10. 1987 Prater, Fasangarten/Wien (Gleditschie, *G. triacanthos*)

c: 2. 9. 1986 Kierling, Stellenwiese/NÖ (Buche, *Fagus sylvatica*)
d: 28. 5. 1988 Prater, Lusthauswasser/Wien (Trauer-Weide, *Salix alba* 'Tristis')
e: 25. 5. 1988 Rotundenallee/Wien (Roßkastanie, *Aesculus hippocastanum*)
f: 1. 9. 1988 Prater, Krebsenwasser/Wien (Schwarz-Pappel, *Populus nigra*)

g: 14. 5. 1988 Prater, Ostbahnbrücke/Wien (Gleditschie, *G. triacanthos*, juvenil)
h: 26. 8. 1988 Prater, Fasangarten/Wien (Spitz-Ahorn, *Acer platanoides*, juvenil)

i: 19. 5. 1988 Prater, Enzersdorfer Allee/Wien (Silber-Weide, *Salix alba*, senil)
j: 14. 6. 1988 Eichgraben/NÖ (Vogel-Kirsche, *Prunus avium*, senil)

Probenaufbereitung: Durchschnittlich 10 g schwere, tiefgekühlte Stücke von gesäuberten, im Freiland gesammelten Fruchtkörpern wurden mit gleicher Menge Tris-Glycin-Puffer (30 g Glycin, 6 g Trishy-

 hische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

droxymethyl-Aminomethan, in 1 l Aqua dest.) versetzt und bei 0°C homogenisiert. Anschließend wurde das Puffer-Pilz-Homogenat filtriert und zentrifugiert (6 min bei 3200 U/min), der Überstand weiterverarbeitet und das Sediment verworfen.

Die untersuchten Pilzfruchtkörper zeichneten sich trotz ihres hohen Wassergehaltes im Vergleich zu Mycelkulturen oder grünen Pflanzen durch einen hohen Gehalt an wasserlöslichen Proteinen aus. Großpilze besitzen nach FOISSY (1973) deutlich mehr Isoenzyme als Mikroorganismen.

Der unterschiedliche Wassergehalt der verarbeiteten Pilzfruchtkörper hatte auf den qualitativen Vergleich der Bandenmuster keinen Einfluß, wäre aber bei weiterführenden Untersuchungen zum absoluten Enzymgehalt zu berücksichtigen.

Elektrophorese ist die aufgrund eines elektrischen Gleichspannungsfeldes definierter Feldstärke erfolgende Wanderung geladener Teilchen (Ionen, Moleküle, Makromoleküle, Zellorganellen, Viren, Bakterien, Zellen) in Lösungen.

Die Polyacrylamidelektrophorese (PAGE) fand in selbstgegossenen Gelen als reine Molekularsiebelektrophorese statt.

Die Auftrennung des zentrifugierten und zur Turbulenzvermeidung mit Saccharose versetzten Rohenzymextraktes erfolgte in zwei Vertikalelektrophoresekammern (Pharmacia, GE-4) in Richtung Anode auf 4 Polyacrylamidgelen (5 % Sammelgel, 15 % Trenngel) pro Kammer. Zwei Power-Supplies (Serva R-1000, Camag) versorgten die Platinelektroden der Kammern mit einer konstanten Spannung von 100 V (40-60 mA) am Start und mit 400 V (bis 200 mA) während der Trennung.

In der Elektrophorese übliche Front Marker zur Verstärkung des Kontrastes der Frontlinie wurden nicht verwendet, da sich ausreichend frontlaufende Farbstoffe im Rohenzymextrakt befanden.

Enzymnachweise und Auswertung der Gele: Die untersuchten Enzyme wurden nach der Trennung mit herkömmlichen analytischen Färbemethoden nachgewiesen. Nähere Angaben zu den Färberezepturen in KOVACS (1991).

Dieses Bandenmuster oder Elektropherogramm repräsentiert multiple Enzymformen mit unterschiedlichem elektrophoretischem Verhalten, das aufgrund verschiedenster Eigenschaften wie z. B. Molekülgröße oder Ladung entsteht (Abb. 1 bis 4[1]).

Der **Esterase**nachweis erfolgte nach einem Standardrezept mittels α-Naphtylacetat und Echtblau-Salz. Die erhaltenen Banden waren graugrün bis grauschwarz gefärbt. Bei der Färbung dieses Enzyms konnten bis zu 19 Banden festgestellt werden.

Peroxidase wurde mittels Wasserstoffperoxid und einer Benzidin-Guajakol-Lösung nachgewiesen, die erhaltenen Banden waren rot- bis schwarzbraun gefärbt. Neben gänzlich negativen Färbungen konnten maximal 5 Banden nachgewiesen werden.

Glutamat-Dehydrogenase wurde mit einer Tetrazoliumsalzreaktion nachgewiesen, die Banden waren lila gefärbt. Bei den rasch verbleichenden Färbungen waren 4-6 deutliche Banden erkennbar.

Um die Bandenmuster der unterschiedlich langen Trennungen vergleichen zu können, wurden für die Banden R_f-Werte (Relation der Bande zur Front und zur Gesamtlänge der Trennung) berechnet (Tab. 1 a-d[2]).

---

[1]Legende zu Abb. 1-4: Abb.1 Muster multipler Esteraseformen der Fruchtkörper an Silber-Weide (*Salix alba*) Nr. VI, VII und VIII; Abb. 2 entsprechende Peroxidasemuster; Abb. 3 Muster multipler Esteraseformen an Silber-Pappel (*Populua alba*) Nr. III und diverser Einzelaufsammlungen; Abb. 4 entsprechende Glutamat-Dehydrogenasebanden.

[2]Legende zu Tab.1: R_f-Werte von Esterase-, Peroxidase- und GlDH-Banden, "1" = positive Färbung; "Anzahl": absolute Häufigkeiten der betreffenden R_f-Werte bezogen auf alle durchgeführten Trennungen bzw. relative Häufigkeiten von mehr als 50% der Trennungen (++) und mehr als 33% der Trennungen (+).

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

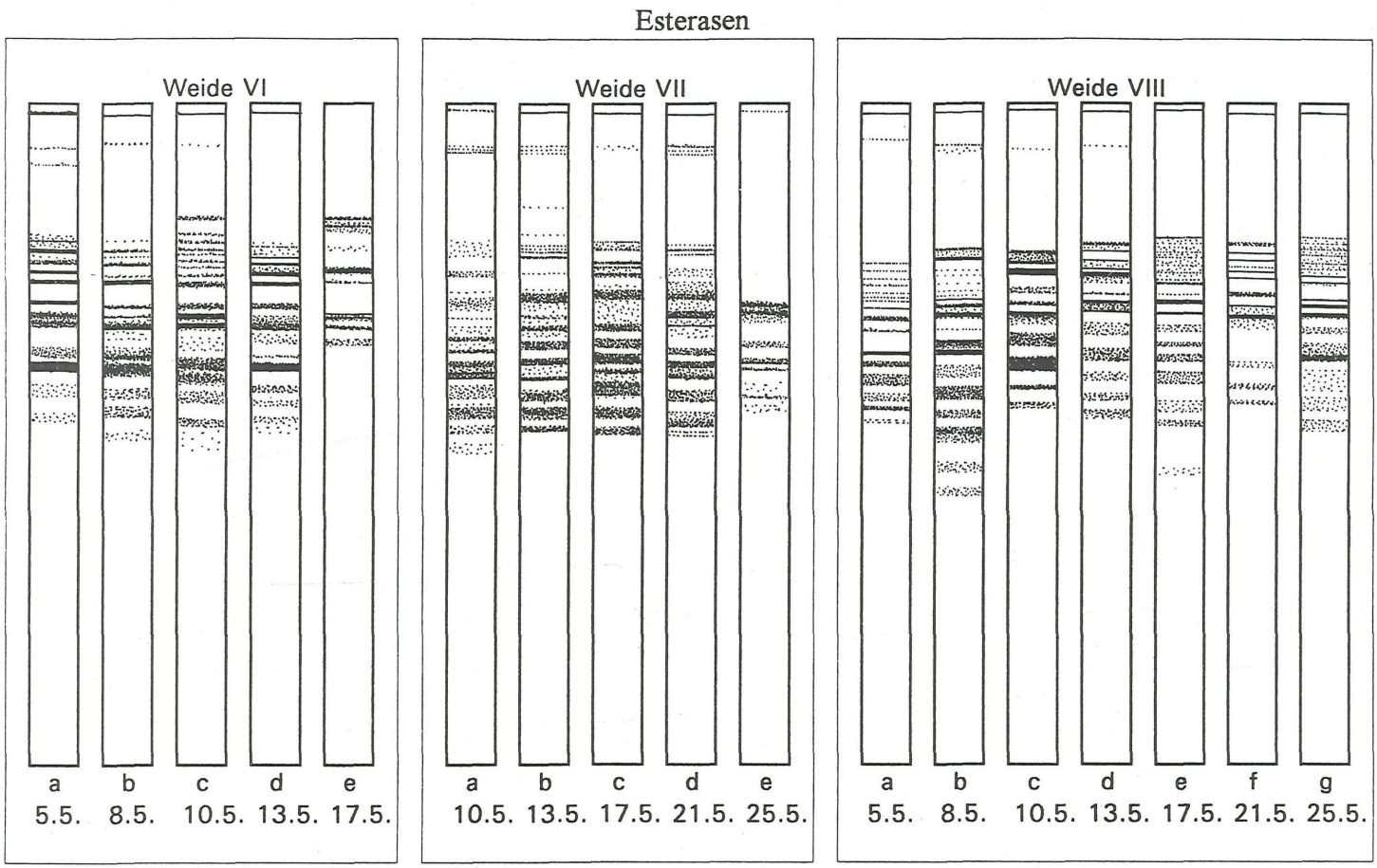

Abb. 1. Schwefelporlinge der Weiden Nr. VI, VII und VIII: Muster multipler Esteraseformen

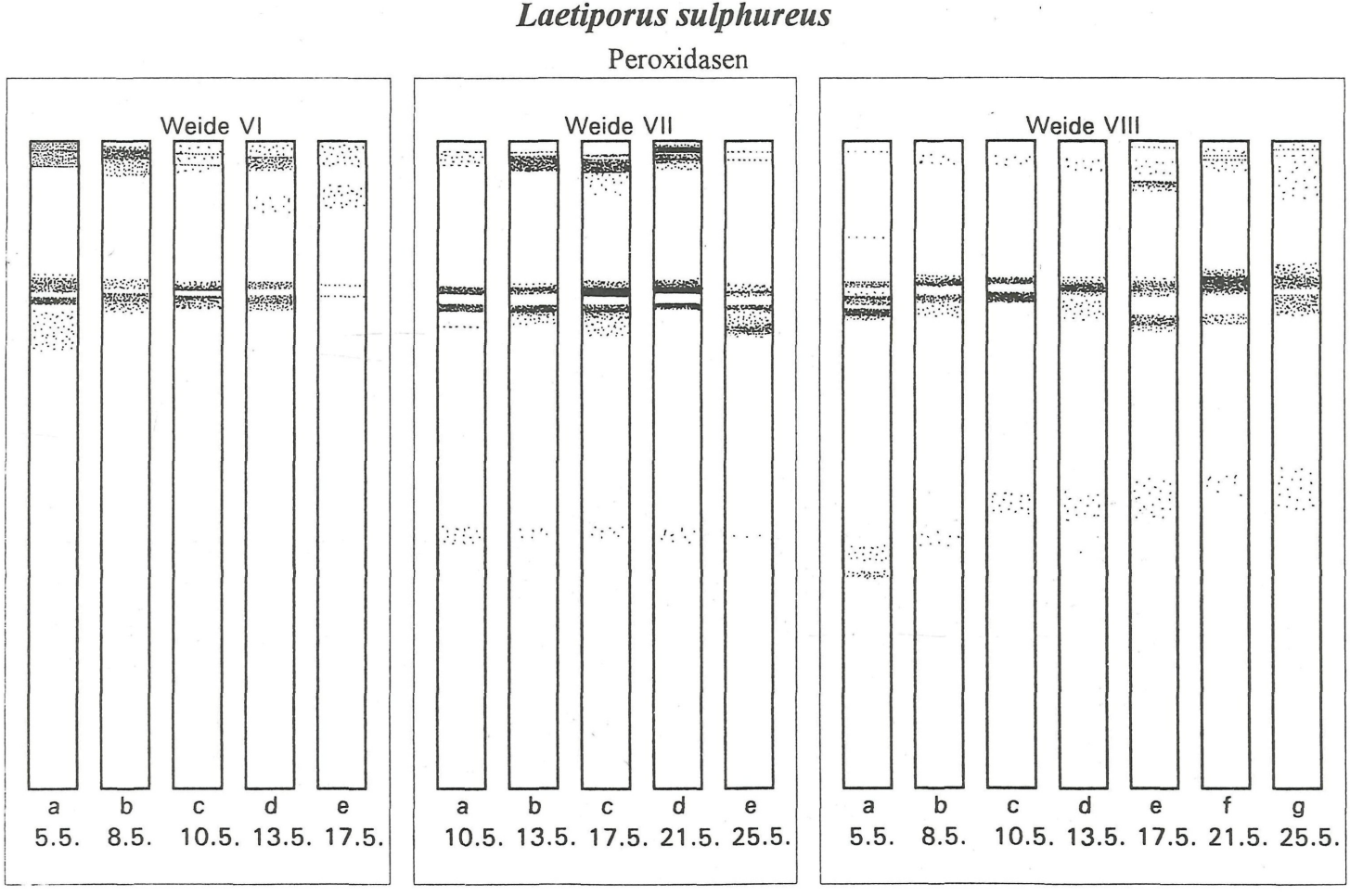

Abb. 2. Schwefelporlinge der Weiden Nr. VI, VII und VIII: Muster multipler Peroxidaseformen

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

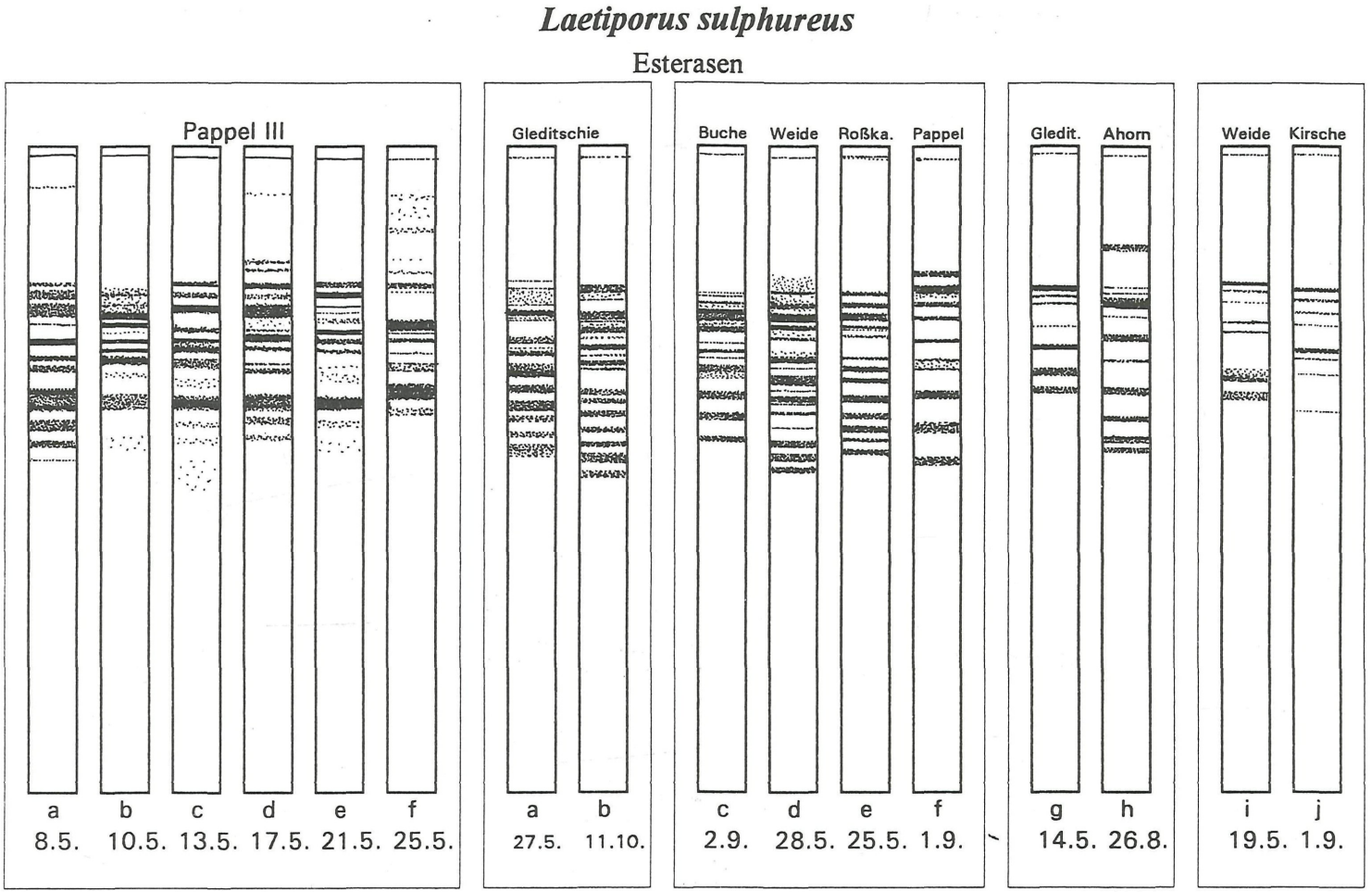

Abb. 3. Schwefelporlinge der Pappel Nr. III und diverse Einzelaufsammlungen: Muster multipler Esteraseformen

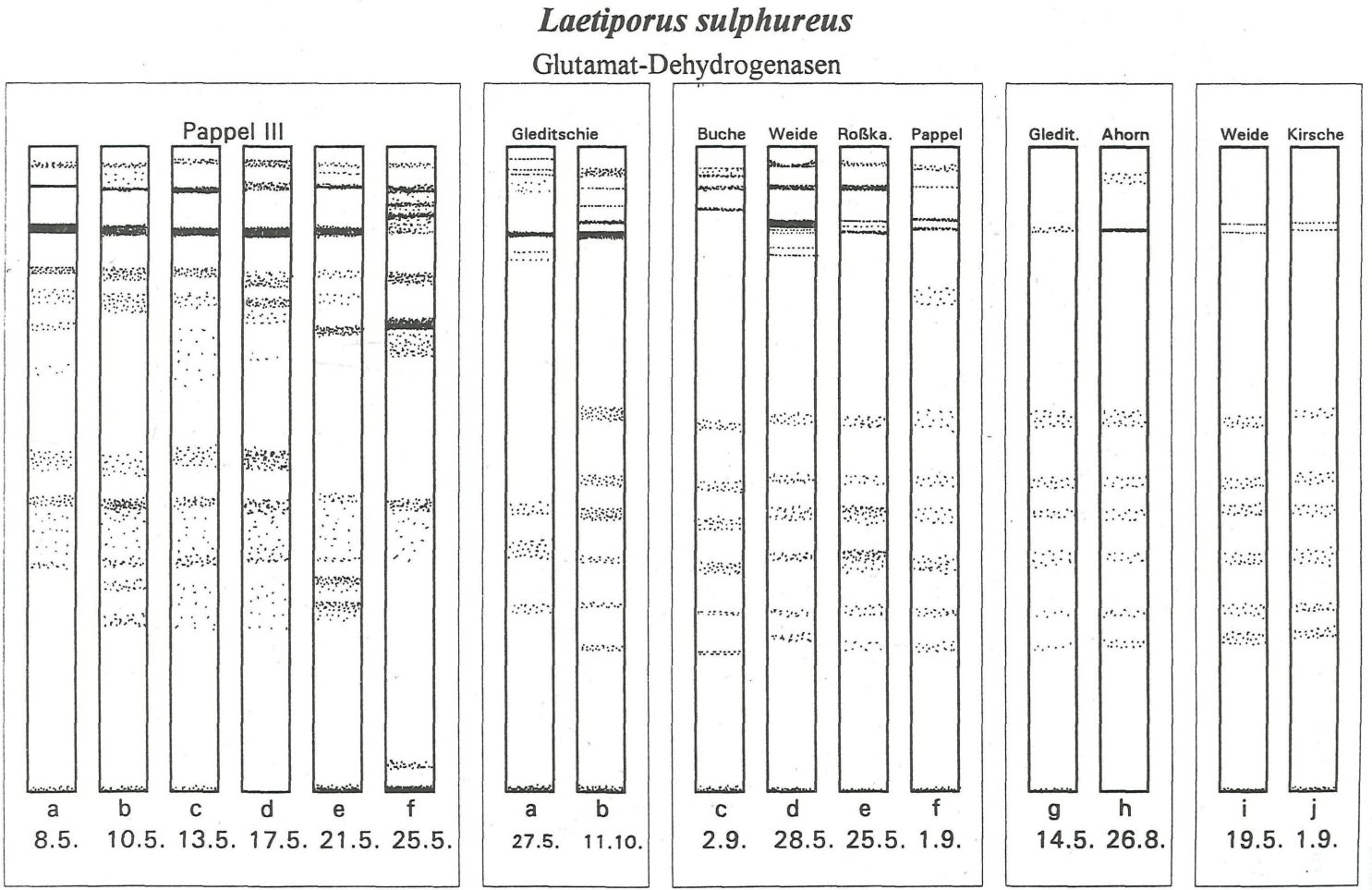

Abb. 4. Schwefelporlinge der Pappel Nr. III und div. Einzelaufsammlungen: Muster multipler Glutamat-Dehydrogenasen

sche Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Ergebnisse und Diskussion

Laetiporus sulphureus (FR.) MURRILL, Schwefelporling

Der Schwefelporling bildet große, leuchtend orangegelb gefärbte Fruchtkörper, die aus vielen dachziegelartigen Hüten mit feinporiger Unterseite bestehen und mehrere Kilogramm schwer werden können. Der Pilz bildet seine Fruchtkörper vorwiegend im Frühjahr aus, nach heißen und trockenen Sommern konnten Fruktifikationen auch im Herbst beobachtet werden.

Das imperfekte Stadium *Ceriomyces* (*Ptychogaster*) *aurantiacus* (PAT.) SACC. besteht aus faustgroßen, ebenfalls schwefelgelben bis orangeroten, unregelmäßig kugeligen Gebilden, die bei Reife zu Chlamydosporenmassen zerfallen. Es konnte im Sammelgebiet bisher nicht beobachtet werden.

Verbreitungsangaben von *Laetiporus sulphureus* erstrecken sich über die gesamte gemäßigte Zone der nördlichen Hemisphäre (JÜLICH 1984). In den Pilzgesellschaften mitteleuropäischer Auwälder nimmt der Schwefelporling den Status einer Charakterart ein.

Laetiporus sulphureus befällt bevorzugt Weichhölzer wie Pappel (*Populus* spp.) oder Weide (*Salix* spp.); er ist aber auch an Eichen (*Quercus* spp.), Kirschen (*Prunus* spp.) und Robinie (*Robinia pseudacacia*) häufiger zu finden und ist in höheren Lagen oft an Europäischer Lärche (*Larix decidua*) beobachtbar. JAHN (1979) zitiert jede heimische Baumart; weiters werden Küsten-Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*), Eukalyptus (*Eucalyptus* spp.), Pfefferbaum (*Schinus* spec.), Tulpenbaum (*Liriodendron tulipifera*), Tamariske (*Tamarix* spp.) oder Johannisbrotbaum (*Ceratonia* spec.) als potentielle Wirte für den Schwefelporling genannt.

Nach RAYNER & BODDY (1988) variiert die Selektivität des Pilzes in verschiedenen Erdteilen, sie vermuten die Ausbildung verschiedener Ökotypen. So ist *L. sulphureus* in Großbritannien ein gefürchteter Stammfäuleerreger an Eiche, während er in Mitteleuropa vorwiegend an Weide, Pappel und Kirsche beobachtet wird.

Der Schwefelporling ist einer der wichtigsten Erreger der Braunfäule, bei der Zellulose und Hemizellulosen des Holzes abgebaut werden, Lignin aber nicht angegriffen oder lediglich demethyliert wird.

Die Infektion erfolgt durch in das Kernholz reichende Wunden des Stammes, z. B. bei Ast- oder Wipfelbruch. Die Fäule beginnt im oberen Teil des Stammes ("top rot") und breitet sich später als "heart rot" im Kernholz aus (VAN DER WESTHUIZEN 1975).

Das Holz zeigt im Verlauf der Fäule charakteristische Querrisse, bricht später würfelförmig und zerfällt im Endstadium zu braunem Ligninpulver. Charakteristisch sind mehrere mm dicke, weiße Myzellappen in den fäulebedingten Rissen des Holzes. Splint und Rinde werden nur bei der Fruchtkörperbildung lokal abgetötet, daher überlebt der Wirtsbaum eine Infektion in der Regel mehrere Jahre. Einige der untersuchten Fruchtkörper stammen von lebenden Weiden bzw. Pappeln, deren Befall mit *L. sulphureus* seit 1982 anhand der Fruchtkörperbildung verfolgt wurde, drei von fünf Bäumen waren 1991 noch am Leben.

 ©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Das Absterben eines vom Schwefelporling befallenen Baumes erfolgt meist sekundär durch Windbruch des im Innern von der Fäule ausgehöhlten Stammes (RYPACEK 1966). An abgestorbenen Stämmen konnten Fruchtkörper nur in der dem Baumtod folgenden Vegetationsperiode beobachtet werden.

Die Rolle der untersuchten Enzyme im Pilzstoffwechsel und ihr physiologisches Verhalten in *Laetiporus sulphureus*

Unspezifische Esterasen sind unter den Pilzen weit verbreitet und die am längsten untersuchten Enzyme. Etwas seltener werden Oxidasen (wie die Peroxidase), noch seltener Dehydrogenasen (wie die Glutamat-Dehydrogenase) zur Aktivitätsprüfung und/oder zur Darstellung des elektropheretischen Bandenmusters herangezogen.

Esterasen. Die Gruppe der Esterasen besteht aus zahlreichen spezifischen Enzymklassen, z. B. den Carboxyl-, Aryl-, Pectin- oder Cholin-Esterasen, Lipasen und verschiedenen Phosphatasen (EC 3.1.1.1-34, 3.1.3.1-5) mit zahllosen Funktionen unter anderem im Fettstoffwechsel.

Einfache Esterasen wurden in den meisten Pilzen nachgewiesen, ihre Beteiligung am Abbau pilzeigener und pilzfremder Fette wird angenommen. REISS (1973) konnte die ß-Oxidation als wichtigen Fettstoffwechselprozeß in Pilzhyphen nachweisen. Neutralfette werden von vielen Pilzen abgebaut, allerdings sind pilzliche Esterasen bekannt, die Fette nicht abbauen können (COCHRANE 1958). So demethylieren Pectinmethylesterasen Carboxylgruppen des Zellwandbestandteiles Pectin (GRIFFIN 1981). Die ebenfalls zu den Esterasen zählenden Phosphatasen von Mykorrhizapilzen hydrolysieren die organischen Phosphate des Symbiosepartners (COOKE 1977).

Für das Esterasemuster des Schwefelporlings war beim Vergleich der untersuchten Fruchtkörper ein weitgehend bandenfreier kathodischer Bereich bis R_f=0,2 charakteristisch, dem ein aus vielen dicht liegenden Banden (durchschnittlich 13, max. 18) bestehender längerer Abschnitt bis R_f=0,5-0,6 folgte (Abb. 1 und 3).

Charakteristische R_f-Werte der Esterasebanden von *L. sulphureus*: 0,01**, 0,21*, 0,22*, 0,24**, 0,26**, 0,27**, 0,31**, 0,32**, 0,33**, 0,35**, 0,36**, 0,38**, 0,4*, 0,41*, 0,42*, 0,45**, 0,48*, 0,52* (**...bei mehr als 50% aller Trennungen, *...bei mehr als 33% aller Trennungen).

Zahlreiche multiple Esteraseformen sind für Fruchtkörper vieler parasitischer Weißfäuleerreger charakteristisch (KOVACS 1991). Das besonders bandenreiche Esterasemuster des Braunfäuleerregers *Laetiporus* spiegelt vielleicht das hohe parasitische Potential der Art wider. Überwiegend parasitisch lebende Pilzarten zeigen bandenreiche Esterasespektren, Saproparasiten und Saprophyten haben im Vergleich dazu relativ bandenarme Muster. Offenbar benötigt ein Pilz zum Angriff auf lebendes pflanzliches Gewebe (Plasmamembranen!) ein besonders breites Spektrum multipler Esteraseformen. Bei *Fusarium* spp. ist die Pectin-Methyl-Esterase für den Zelltod des Wirtes verantwortlich, je mehr Esterasen gebildet wurden, desto pathogener war die untersuchte Pilzrasse (KAPLAN &

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

GOOS 1982).

Weiters besitzen Pilze mit breitem Substratspektrum wie *L. sulphureus* deutlich mehr multiple Esteraseformen als auf wenige Wirtspflanzen spezialisierte Parasiten wie der verwandte Braunfäulepilz *Piptoporus betulinus* (KOVACS 1991).

Peroxidasen. Peroxidasen, allen voran die Katalase, wurden in fast allen untersuchten Pilzarten nachgewiesen. REISS (1973) definierte die weit verbreiteten H_2O_2-Oxidoreduktasen (EC 1.11.1.7.) als Eisen-Porphyrin-Enzyme, die das Zellgift Wasserstoffperoxid spalten und den freiwerdenden Sauerstoff auf bestimmte Akzeptoren, insbesondere Phenole und Amine, übertragen.

Die Peroxidasen bestehen aus einer Gruppe spezifischer Enzyme; als Beispiele seien NAD-, Fettsäure-, Cytochrom-, Glutathion- und Jodid-Peroxidasen genannt. Katalysiert wird die Dehydrogenierung verschiedenster aromatischer Komponenten (BERGMEYER 1983).

Die Flavoprotein-Oxidasen Katalase und Peroxidase sind verbreitete Atmungsenzyme. Nahe verwandte Phenoloxidasen wie die Tyrosinase oder Laccase oder "blaue Oxidasen" wie die Cytochrom-c-Oxidasen besitzen im Gegensatz zu den eisenhältigen Peroxidasen bis zu 0,1% Kupfer (COLOWICK & KAPLAN 1955, BOYER 1975).

Die elektrophoretischen Mobilitäten der Peroxidasen und der Polyphenoloxidasen sind weitgehend übereinstimmend; ihre Aktivität scheint daher auf ein Molekül bzw. einen Molekülkomplex lokalisiert zu sein (STICH & EBERMANN 1984). Andererseits erkannte HIORTH (1965) in Mycelkulturen eine negative Korrelation von Peroxidasen und Phenoloxidasen wie Tyrosinase und Laccase.

Besonders aktive Peroxidasen wurden bei weißfäulenden Holzpilzen nachgewiesen; ihre Rolle im Ligninabbau scheint gesichert (COCHRANE 1958). TIEN & KIRK (1983) sowie GLENN & al. (1983) konnten erstmals eine speziell am Ligninabbau beteiligte Peroxidase, die sogenannte "Ligninase", nachweisen.

Die Peroxidasemuster der untersuchten Proben von *L. sulphureus* zeigen durchschnittlich zwei deutlich erkennbare multiple Formen, bisweilen waren bis zu 7 teils schwach gefärbte Banden beobachtbar (Abb. 2: Weide VII c). Allerdings war die An- oder Abwesenheit positiver Färbungen nicht charakteristisch, da bei einigen Funden der Peroxidasenachweis gänzlich negativ ausfiel (Schwefelporling an Pappel Nr. 3 und teilweise Probengruppe 4). SHANNON & al. (1973) konnten in Mycelkulturen bei gleicher Färbemethode ebenfalls keine Peroxidasen nachweisen. Die Artcharakteristik des Peroxidasemusters ist damit nicht gegeben.

Charakteristische R_f-Werte der Peroxidasebanden von *L. sulphureus* bei positiver Färbung: 0,01*, 0,03**, 0,21*, 0,22*, 0,24**, 0,25*, 0,27* (**...bei mehr als 50% aller Trennungen, *...bei mehr als 33% aller Trennungen).

Braunfäuleerreger wie der Schwefelporling können Lignin nicht abbauen, da ihnen die dazu notwendigen "Ligninasen", Exoenzyme aus der Peroxidase-Gruppe, fehlen (SZKLARZ & al. 1989). Auch andere Braunfäulepilze wie der Birkenporling *Piptoporus betulinus* (BULL.: FR.) KARST. oder der Sägeblättling *Lentinus cyathiformis* (FR.) BRES.

 ©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zeigten wenige multiple Peroxidaseformen (KOVACS 1991). Ob diese Enzyme aus der Gruppe der Mn-abhängigen Peroxidasen als Exoenzyme am Ligninabbau beteiligt sind, konnte bisher nicht nachgewiesen werden. Sie spielen aber vermutlich eine wichtige Rolle im Zellstoffwechsel (SZKLARZ & al. 1989). Massive Überladungen der Zymogramme durch hohe Peroxidasegehalte wurden nur bei Weißfäuleerregern registriert, die neben Zellulose und Hemizellulosen auch Lignin abbauen können (KOVACS 1991).

Die auffallend hohe xylanolytische Aktivität des Schwefelporlings besonders gegenüber phenolhältigem Kernholz (z. B. bei *Quercus* spp., FLANNIGAN & al. 1980) steht daher scheinbar im Widerspruch zu der geringen nachweisbaren Peroxidasemenge. Nach BUTIN (1989) ist die zu den Phenoloxidasen zu zählende Tyrosinase bei *L. sulphureus* für die Entgiftung der im Kernholz enthaltenen phenolischen Stoffe verantwortlich. Die negative Korrelation von Phenoloxidasen (hoher Gehalt) und Peroxidase (niedriger Gehalt) wies HIORTH bereits 1965 für *Phellinus* spec. nach. Auch SZKLARZ & al. (1989) konnten bei den von ihnen untersuchten holzabbauenden Pilzen entweder die zu den Phenoloxidasen gehörende Laccase oder die zu den Mn-unabhängigen Peroxidasen gehörende Ligninase nachweisen. Die untersuchten Weißfäulepilze produzierten an Exoenzymen überwiegend Laccase (z. B. *Phellinus* spec.), der Birkenporling *Piptoporus betulinus* als Vertreter der Braunfäulepilze besaß lediglich eine Mn-abhängige Peroxidase. Dezidierte Untersuchungen zum Phenoloxidasegehalt (Laccase oder Tyrosinase) von *L. sulphureus* fehlen leider noch.

Der häufige Madenbefall älterer Fruchtkörper schwächte besonders die Peroxidasebanden, zusätzlich ausgeprägte "Madenbanden" ließen sich im Vergleich mit madenfreien Proben von Lage und Intensität bzw. Ton der Färbung her deutlich von den pilzeigenen Banden abgrenzen (Abb. 2: Weide VII e, Abb. 3: Pappel III e).

Die Peroxidasemuster überalterter Fruchtkörper waren weniger beeinflußt als die Zymogramme der empfindlicheren Esterasen. Während die Peroxidasebanden zwar durch den meist mitwirkenden Insektenbefall zwar geschwächt, aber nicht ausgelöscht waren, fehlten in den Esterasemustern überreifer Fruchtkörper Banden (vgl. Abb. 1 und 2: Weide VI e und VII e). Peroxidasen sind nach COCHRANE (1958) an der Autolyse alter Fruchtkörper maßgeblich beteiligt.

Glutamat-Dehydrogenasen. Die desaminierende L-Glutamat: NAD Oxidoreduktase (EC 1.4.1.2.) katalysiert die Reaktion 2-Oxoglutarat + NADH + NH^{4+} = L-Glutarat + NAD^+ + H_2O. Das aus Polypeptidketten bestehende Enzym wurde in der Mitochondrienmatrix nachgewiesen (BERGMEYER 1983). Weitere bekannte Funktionen liegen im Stoffwechsel der Aminosäuren, im Zitronensäurezyklus und Harnstoffzyklus. Die Regulation erfolgt durch Coenzym ($NADH+H^+$ und/oder $NADPH+H^+$)- und Substratkonzentration, Hormone, Metallionen und Phospholipide.

In über 40 Pilzarten gelang bisher der Nachweis dieses Enzyms. Die Biosynthese läuft in Kombination mit NADP ab, die Glutamatoxidierung mit NAD. Pilze beherrschen die Reversreaktion zur Erschließung von Glutamat als N-Quelle. Nach NORKRANS (1950) und GRIFFIN (1981) stimuliert Glutaminsäure das Wachstum von Pilzen.

BOYER (1975) fand bei Höheren Pilzen wie bei Höheren Pflanzen zwei, bei Niederen Pilzen ein GlDH-Isoenzym.

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die GlDH-Muster der untersuchten Proben von *Laetiporus sulphureus* zeigen durchschnittlich drei deutlich erkennbare multiple Formen, bisweilen waren bis zu 10 teils schwach gefärbte Banden beobachtbar (Abb. 4: Pappel III).

Charakteristische R_f-Werte der Glutamat-Dehydrogenasebanden von *Laetiporus sulphureus*: 0,03**, 0,13**, 0,45**, 0,61**, 0,76**, 0,07*, 0,15**, 0,55**, 0,68**, 0,83** (**...bei mehr als 50% aller Trennungen, *...bei mehr als 33% aller Trennungen).

Die Muster sind unabhängig von Jahreszeit und Substrat und sind, von den bei *Laetiporus* 3 ausgebildeten "Madenbanden" abgesehen (Abb. 4: Pappel III f), ein brauchbares Artmerkmal. So zeigt das GlDH-Muster des Pilzes auf *Salix alba* (Abb. 4: Weide d) lediglich intensiver gefärbte Banden verglichen mit dem pappelbesiedelnden Individuum (Abb. 4: Pappel III).

Das Schwefelgelb des Schwefelporlings. Viele Weißfäulepilze bilden Farbstoffe aus den Abbauprodukten des Lignins auf der Basis von Phenylpropanen (z. B. Zimtalkohol). Braunfäulepilze haben keine Ligninabbauprodukte zur Farbstoffproduktion zur Verfügung. Umso erstaunlicher ist die intensive Färbung der Fruchtkörper des Schwefelporlings. Der wasserlösliche gelbe Farbstoff ist säureempfindlich und dürfte wie der graue Farbstoff des relativ nahe verwandten Birkenporlings in die Gruppe der Terphenylchinone gehören.

Die Intensität des v. a. bei den GlDH-Trennungen besonders gut sichtbaren, leuchtend gelben Farbstoffes des Schwefelporlings verändert sich parallel zur Fruchtkörperentwicklung: Während der Sporulation wurde das Maximum der Farbstoffmenge erreicht, um danach rasch abzunehmen; Trennungen junger Fruchtkörper lassen bis zu drei schmale Farbstoffbanden erkennen.

Einfluß des Entwicklungsstadiums der Fruchtkörper auf das Enzymmuster. Während der ontogenetischen Entwicklung der Fruchtkörper wurden anhand kontinuierlich gewonnener Proben Bandenmuster der o. g. Enzyme gefärbt (Abb. 1 bis 4).

Beeinflussungen der Enzymmuster der Pilze durch die regelmäßige Entnahme von Fruchtkörperteilen sind nicht auszuschließen, die Karpophore reiften jedoch ohne makroskopisch erkennbare Entwicklungsstörungen aus.

Sehr junge Fruchtkörper zeigten, verglichen mit adulten Schwefelporlingen, schwächer gefärbte oder unscharfe Banden, Bandenanzahl und R_f-Werte stimmten weitgehend überein (besonders deutlich bei Abb. 1: Weide VIII a, erste Ernte im Primordienstadium; auch bei Weide VII a erkennbar; Abb. 4: Gleditschie g und Ahorn h).

Beim Heranwachsen der Fruchtkörper nahmen vor allem die Esterasen kontinuierlich an Bandenzahl und Intensität zu, um bei der Sporenreife das Maximum des Spektrums zu erreichen (Abb. 1: Weide VI c, Weide VII c, Weide VIII b/c; Abb. 3: Pappel III d). PHILLIPS & LEONARD (1976) konnten die maximale Enzymaktivität (u. a. bei Esterasen) ebenfalls in reifen, besonders stoffwechselaktiven Fruchtkörpern nachweisen.

Vergleichende enzymatische Untersuchungen an Fruchtkörpern und Primordien (neben Mycelien) nahmen PARANJPE & al. (1979) bei *Agaricus* spec. vor. Übereinstimmend

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

mit den vorliegenden Ergebnissen waren die Enzymmuster vom Entwicklungszustand der Fruchtkörper deutlich beeinflußt.

Nach der Sporulation stellte sich rasch eine Besiedlung der Fruchtkörper durch Pilzmücken, Käfer und deren Larven ein (auch Asseln, Nackt- und Gehäuseschnecken wurden beobachtet), die sich deutlich auf das Enzymmuster auswirkte. Die makroskopisch noch unversehrt erscheinenden Fruchtkörper zeigten abgeschwächte und unscharfe Esterase- und Peroxidasebanden (z. B. Abb. 1 und 2: Weide VI e, VII e, VIII f und g; Abb. 3: Pappel III e und f, Weide i und Kirsche j), das GlDH-Muster erschien schwächer gefärbt. Vor allem bei Peroxidasen und GlDH waren bei den letzten Aufsammlungen deutliche "Madenbanden" (Abb. 2: Weide VII e, Abb. 3: Pappel III e) erkennbar, die sich mittels R_f-Wert-Berechnung deutlich vom Pilzspektrum abhoben.

Einfluß der Holzhärte des Wirtsbaumes auf die Enzymmuster. An Aufsammlungen unterschiedlicher Substrate wurde untersucht, ob sich die Härte des vom Schwefelporling besiedelten Holzes im Enzymmuster widerspiegelt. Bei den Mustern handelt es sich um Einzeltrennungen verschieden alter Fruchtkörper, die mit Vorbehalt zu vergleichen waren. Kontinuierliche Enzymspektren standen nur von Weide und Pappel zur Verfügung.

Tab. 2. Rohdichte des Holzes der Wirtsbäume (in g/cm^3, Wassergehalt 10-15 %):

Populus 0,45	*Gleditsia* 0,72
Salix 0,51	*Fagus* 0,74
Aesculus 0,57	*Prunus* 0,79
Acer 0,67	

Als Maß für die Holzhärte wird neben dem spezifischen Gewicht des Holzes (FRANKE 1979) die Rohdichte angegeben (Tab. 2).

Aufsammlungen von Gleditschie, *Gleditsia triacanthos*, zeigten die bandenreichsten **Esterasemuster.** Die Frühjahrsaufsammlung (Abb. 3: Gleditschie a) von einem lebenden, windgeworfenen Gleditschienstamm besaß 17 Banden, ein Herbstfund des Schwefelporlings (Abb. 3: Gleditschie b) an einer stehenden Gleditschie sogar 19 Banden. Das harte Holz der Gleditschie ist wie das der Robinie außerordentlich resistent gegenüber pilzlichem Abbau. Daher ist die Besiedlung durch einen Braunfäulepilz an sich bemerkenswert.

Der Fund an einer lebenden Trauer-Weide, *Salix alba* 'Tristis', zeigt jedoch ein sehr ähnlich strukturiertes und intensiv gefärbtes Muster (Abb. 3: Weide d). Auch andere Trennungen von den Weichhölzern Weide oder Pappel (Abb. 1) sind mit jenen von Gleditschie durchaus vergleichbar.

Beim Vergleich der Fruchtkörper an Schwarz-Pappel, *Populus nigra* (Abb. 3: Pappel f), und an Trauer-Weide (Abb. 3: Weide d) fielen intensiver gefärbte und teils breitere Esterasebanden beim Pappelparasiten, dafür aber zahlreichere, wenn auch teils sehr schmale Banden bei dem Weidenbesiedler auf.

Das Muster eines Schwefelporlings an Buchenholz (*Fagus sylvatica*) mit hoher Rohdichte zeigt noch 14 Banden, obwohl der unterentwickelte Fruchtkörper an einem bereits abgestorbenen Stumpf wuchs (Abb. 3: Buche c).

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Der Fund an einer lebenden Roßkastanie, *Aesculus hippocastanum*, mit mittelhartem Holz zeigt ebenfalls 14 Banden im Esterasemuster, der untersuchte Fruchtkörper war hingegen prächtig entwickelt (Abb. 3: Roßka. e).

Das eher bandenarme Muster eines jungen Fruchtkörpers an Spitz-Ahorn, *Acer platanoides* (Abb. 3: Ahorn h), zeigt eine auffällige zusätzliche Esterasebande. Das Muster eines ebenfalls sehr jungen Fruchtkörpers an Gleditschie (*Gleditsia triacanthos*) besteht, wie die Trennungen überalterter Exemplare von Vogel-Kirsche (*Prunus avium*) und Silber-Weide (*Salix alba*), aus wenigen Banden (Abb. 3: Gledit. g, Weide i, Kirsche j).

Ein signifikanter Einfluß der Härte der abgebauten Hölzer auf die Esterasemuster ist nicht vorhanden. Zwar ließ sich das bandenreichste Muster am Hartholzbaum Gleditschie beobachten, die Muster der Weichhölzer Silber-Pappel und Silber-Weide sind diesem jedoch von Bandenzahl und R_f-Werten her durchaus vergleichbar. Zudem variieren die Enzymmuster deutlich im Verlauf der Fruchtkörperentwicklung (s. o., Abb. 1 und 2: Weiden VI, VII und VIII; Abb. 3 und 4: Pappel III) und überdecken den hypothetischen Zusammenhang von Anzahl multipler Esteraseformen und Substrat. Um einen möglichen Substrateinfluß abgrenzen zu können, sind weitere Untersuchungen an Aufsammlungen von Fruchtkörpern verschiedener Herkünfte und Holzarten, jedoch möglichst gleich alter (z. B. sporulierender) Fruchtkörper notwendig.

Die Muster multipler **Peroxidase**formen waren mit den verschiedenen Substraten nicht korrelierbar. Die Bandenzahl schwankte sogar auf der gleichen Wirtspflanze zwischen 0 (negativer Peroxidasenachweis, bei den Proben von Weide d und i) und 5 (Abb. 2: Weide VI, VII und VIII).

Auch die Färbungen der **Glutamat-Dehydrogenase** waren von Substrat oder Fruchtkörperalter relativ unbeeinflußt.

Herbstformen des Schwefelporlings. Der Hauptaspekt des Schwefelporlings liegt im Frühjahr. Die Primordien erscheinen bereits im April, sporulierende Fruchtkörper sind am häufigsten im Mai und im Juni zu beobachten, in höheren Lagen auch im Sommer. Herbstaufsammlungen sind weitaus seltener als Frühjahrsfunde und ließen bei *Laetiporus sulphureus* einen Herbstökotyp vermuten, der sich von der allgemein bekannten Frühjahrsform möglicherweise enzymatisch unterscheidet. Zudem wurden am Substrat einer Frühjahrsform ein einziges Mal im Herbst Fruchtkörper beobachtet, und an Fundorten der Herbstform konnten im Frühjahr keine Fruchtkörperbildungen registriert werden. Eine Häufung an Herbstfunden wurde nach einem besonders heißen, trockenen Sommer registriert, ein Spätherbstfund nach einem lokalen Waldbrand. Weiterführende Untersuchungen zum Temperaturverhalten der beobachteten Frühjahrs- und Herbstformen wären von großem Interesse.

Zwei Aufsammlungen von Mai und Oktober mit Gleditschie (*Gleditsia triacanthos*) als Substrat standen zur Verfügung (Abb. 3 und 4: Gleditschie a und b). Der für den Schwefelporling ungewöhnliche Herbstfund zeigte deutlich mehr Banden mit etwas höheren R_f-Werten im anodischen Bereich als der aus dem üblichen Mai/Juni-Aspekt stammende Fruchtkörper.

 ©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Auch das Glutamat-Dehydrogenasespektrum des Herbstfundes zeigte verglichen mit der Mai-Aufsammlung zusätzliche Banden und war wesentlich intensiver gefärbt.

Pilzarten, die die ganze Vegetationsperiode über fruktifizieren können, zeigten bei Spätherbstaufsammlungen weniger Esterasebanden als bei Sommerfunden [z. B. *Polyporus tuberaster* FR., *Pluteus atricapillus* (BATSCH) FAYOD, *Coprinus atramentarius* (BULL.: FR.) FR.]. Spätherbstformen von *Agrocybe cylindracea* (DC.: FR.) MRE. oder *Mycena galericulata* (SCOP.: FR.) S. F. GRAY hatten bandenreichere Esterasemuster als die üblichen Sommer- und Herbstfunde (KOVACS 1991).

Enzymatische Charakteristik der Braunfäule. Braunfäulepilze besitzen nicht das komplette ligninolytische System der Weißfäulepilze, sind aber meist imstande, Lignin zu demethylieren. Während des Abbaus verfärbt sich das Holz dunkler braun, und der Befall bleibt bis zum Kollabieren der Zellen wenig auffällig (BUTIN 1989). Anfangs findet keine Verdünnung der Zellwand statt, strukturelle Polymere (Zellulose und Hemizellulosen) werden entfernt, das Lignin bleibt mehr oder weniger unverändert zurück. Durch unregelmäßige Abbaumuster und das Herauslösen der Zellwand-Polysaccharide wird das Holz rissig und mürbe, zerbröckelt später würfelartig und zerfällt letztlich zu Puder.

Die phylogenetisch ältere Braunfäule ist seltener als die Weißfäule, bei der neben Zellulose und Hemizellulosen auch Lignin abgebaut wird. Braunfäulepilze bevorzugen Weichhölzer und unter diesen oft Nadelholz.

Für *Laetiporus sulphureus* erwiesen sich, wie auch für andere braunfäulende Arten, die teils extrem bandenarmen **Peroxidase**muster als charakteristisch (KOVACS 1991). Die wenigen multiplen Formen der Peroxidase bei Braunfäulepilzen sowie die bandenreichen Peroxidasemuster der Weißfäulepilze bestätigen die maßgebliche Rolle der zu den Phenolasen gehörenden Peroxidasen beim Ligninabbau.

Braunfäulepilze, besonders Stammfäule hervorrufende Arten wie der Schwefelporling, bauen die im Kernholz enthaltenen phenolischen Stoffe (z. B. Gerbstoffe) mit Hilfe der Tyrosinase ab (BUTIN 1989). HIORTH (1965) fand an Kulturen von *Phellinus tremulae* (BOND.) BOND. & BORISS. die Phenoloxidasen Laccase und Tyrosinase negativ korreliert mit der Peroxidase. Der festgestellte Peroxidasemangel des Schwefelporlings könnte ein Indiz für Laccase oder Tyrosinase in der Enzymgarnitur des Pilzes sein. In Mycelkulturen konnten nach RAYNER & BODDY (1988) allerdings weder Peroxidase noch Tyrosinase oder Laccase nachgewiesen werden.

Bei Untersuchungen an 65 weiteren Pilzarten waren die GlDH-Muster mit dem Fäuletyp korreliert: Braunfäulepilze wie *Laetiporus sulphureus* zeigten ein signifikant bandenreicheres und zudem intensiver gefärbtes Zymogramm als Weißfäulepilze (KOVACS 1991).

Zur Artcharakteristik der Muster multipler Enzymformen. Elektrophoretische Muster multipler Enzymformen können als chemotaxonomisches Hilfsmittel in der Pilzsystematik bei kritischer Anwendung wertvoll sein. Von vielen Autoren wurden die Ban-

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

denmuster als erfolgreiches Hilfsmittel der Art- und/oder Gattungsdiagnose von **Mycelkulturen** verschiedenster Pilze herangezogen. Bereits 1947 gelangen GÄUMANN & BÖHNI erfolgreiche taxonomische Zuordnungen mit Hilfe von Esterasemustern. LÉGER (1970) untersuchte artspezifische Enzymmuster von *Peniophora cinerea* FR., BLAICH (1972) von Holzpilzmycelien verschiedener Basidiomyceten; KAOSIRI & ZENTMYER (1980) arbeiteten mit *Phytophthora* spec., KAPLAN & GOOS (1982) mit *Fusarium* spec.

Auch **Fruchtkörper** von Pilzen liefern betreffend Lage und Ausbildung multipler Enzymbanden charakteristische Muster (KOVACS 1991). Die besonders bandenreichen Muster multipler Esteraseformen erwiesen sich dabei für die Artdiagnose als besonders wertvoll. Um die Artbestimmung zu verifizieren, wurden weiters Enzymmuster von Peroxidasen und Glutamat-Dehydrogenasen untersucht.

Die Esterasemuster der Fruchtkörper von *Laetiporus sulphureus* zeigen zwar einige individuell variable Banden, die in diesem Fall gattungscharakteristische Bandenkonfiguration (weitgehend enzymfreier kathodischer Bereich, anschließender Abschnitt bis R_f=0,6 mit vielen schmalen Banden, siehe oben) bleibt jedoch trotz wechselnder Wirtshölzer und Sammeldaten stets erkennbar. Auch der Einfluß des Entwicklungszustandes verdeckt die spezifische Bandenkonfiguration nicht, mit Ausnahme der Muster sehr junger oder überalterter Fruchtkörper.

Die bandenreichen Glutamat-Dehydrogenasemuster sind ebenfalls ein wertvolles konstantes Merkmal. Die Muster multipler Peroxidaseformen sind beim Schwefelporling für die Artdiagnose ungeeignet, da einige Färbungen negativ ausfielen.

SHANNON & al. (1973) untersuchten neben anderen Enzymen auch Muster multipler Esteraseformen. Die von ihnen untersuchten Mycelkulturen von *Laetiporus sulphureus* zeigten ebenfalls einen enzymfreien kathodischen Bereich, aber deutlich weniger Banden als die aus Fruchtkörpern gewonnenen Muster der vorliegenden Arbeit. Weiters erkannten auch SHANNON & al. (1973) einige individuell variable Banden in einem artcharakteristischen Muster.

FOISSY (1973) formulierte die Artcharakteristik der Esterasen wie folgt: "Die Ähnlichkeiten in den Profilen multipler Enzyme bei Stämmen innerhalb einer Art sind entschieden größer als zwischen Arten innerhalb einer Familie. Diese Spezies-Spezifität kommt jedoch nur in seltenen Fällen in der völligen Identität einzelner Muster zum Ausdruck. Der Grad der Ähnlichkeit ist sehr vom betrachteten Organismus abhängig."

BLAICH (1972) untersuchte Esterasemuster von Holzpilzmycelien: "Spektren verschiedener geographischer und morphologischer Rassen sind stets so ähnlich, daß sie ohne Schwierigkeiten als von der selben Art stammend erkannt werden."

Die intraspezifischen Variationen müssen, wie für *Laetiporus sulphureus* durchgeführt, durch Untersuchung einer größeren Zahl von Stämmen einer Spezies ermittelt werden. Um unvorhersehbare und kaum oder aufwendig meßbare Umwelteinflüsse auszuschließen, wäre ein Vergleich der Freilandproben mit in vitro gezogenen Fruchtkörpern bei weiteren Untersuchungen von Vorteil.

Den Mitarbeitern der Abteilung Ökologie, Anatomie und Physiologie der Pflanzen des Institutes für Pflanzenphysiologie der Universität Wien, insbesondere Univ.-Prof. Dr. RUDOLF MAIER, sei für das überaus freundliche Arbeitsklima und die stete Diskussionsbereitschaft bei der Erhebung der Rohdaten zu dieser Arbeit gedankt.

 ©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Dem Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz und seinem Vorstand Univ.-Prof. Dr. ERWIN FÜHRER danke ich für die freundliche Unterstützung beim Entstehen dieser Arbeit. Besonderer Dank gebührt meinem Kollegen Dipl.-Ing. Dr. ERHARD HALMSCHLAGER für die rege Anteilnahme an diesem Werk. Der technischen Mitarbeiterin SUSANNE KRUMBÖCK sei für die konstruktive Kritik und cand. Dipl.-Ing. THOMAS KIRISITS für das sonnige Umfeld gedankt.

Literatur

BERGMEYER, H. U., 1983: Methods of enzymatic analysis. III, Enzymes 1: Oxidoreductases, Transferases. 3rd edn. - Wernheim, Basel, Deerfield Beach, Florida: Chemie.

BLAICH, R., 1972: Enzymes as an aid in taxonomy of higher basidiomycetes. - In CLEMENÇON, H., (Ed.): The species concept in Hymenomycetes. Proc. Herbette Symp. Lausanne, Switzerland. - Bibl. Mycol. **61**: 215-228.

BOYER, P. D., 1975: The enzymes, XII. Oxidation - Reduction, Part B. 3rd edn. - New York, San Francisco, London: Academic Press.

BUTIN, H., 1989: Krankheiten der Wald- und Parkbäume: Leitfaden zum Bestimmen von Baumkrankheiten. - Stuttgart, New York: Thieme.

COCHRANE, V. W., 1958: Physiology of fungi. - New York, London: Wiley.

COLOWICK, S. P., KAPLAN, N. O., 1955: Methods in enzymology II. - New York: Academic Press.

COOKE, R. C., 1977: The biology of symbiontic fungi. - London, New York: Longman.

FLANNIGAN, B., GILMOUR, J. E. M., 1980: A simple plate test for xylanolytic activity in wood-rotting basidiomycetes. - Mycologia **72**: 1219-1221.

FOISSY, H., 1973: Protein- und Enzymelektropherogramme als Kriterien zur Charakterisierung von Bakterien und Schimmelpilzen. - Die österr. Milchwirtschaft **16**: 24-35.

FRANKE, W., 1979: Nutzpflanzenkunde. 2. Aufl. - Stuttgart: Thieme.

GÄUMANN, E., BÖHNI, E., 1947: Über adaptive Enzyme bei parasitischen Pilzen II. - Helv. Chim. Acta **30**: 1591-1595.

GLENN, J. K., MORGAN, M. A., MAXFIELD, M. B., KUWAHARA, M., GOLD, M. H., 1983: An extracellular H_2O_2-requiring enzyme preparation involved in lignin biodegradation by the white rot Basidiomycete *Phanerochaete chrysosporium*. - Biochem. Biophys. Res. Commun. **114**: 1077-1083.

GRIFFIN, D. H., 1981: Fungal physiology. - New York, Chichester, Brisbaine, Toronto, Singapore: Wiley.

HIORTH, J., 1965: Fenoloksydase - og peroksydaseaktivitetene hos to kulturtyper av *Phellinus tremulae* (BOND.) BOND. et BORISS. - Med. Norske Skogforsøksvesen **75**: 253-272.

JAHN, H., 1979: Pilze die an Holz wachsen. - Herford: Busse'sche Verlagshandlung.

JÜLICH, W., 1984: Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. - In GAMS, H., (Begr.): Kleine Kryptogamenflora, Band II b/1. - Stuttgart, New York: Fischer.

KAOSIRI, J. D., ZENTMYER, G. A., 1980: Protein, esterase, and peroxidase patterns in the *Phytophthora palmivora* complex from cacao. - Mycologia **72**: 988-1000.

KAPLAN, J. D., GOOS, R. D., 1982: The effect of water potential on zygospore formation in *Syzygites megalocarpus*. - Mycologia **74**: 684-686.

KOVACS, G., 1991: Elektrophoretische Enzymmuster von Fruchtkörpern höherer Pilze. - Dissertation Universität Wien.

LÉGER, J. C., 1970: Étude électrophorétique préliminaire et premières charactérisations d'enzymes par immunoélectrophorèse des antigenes cellulaires et de milieu de culture d'un basidiomycète: *Peniophora cinerea* FR. - Bull. Soc. Myc. France **86**: 805-812.

NORKRANS, A., 1950: Studies in growth and cellulolytic enzymes of *Tricholoma*. - Symb. Bot. Upsaliensis II: 1-26.

PARANJPE, M. S., CHEN, P. K., JONG, S. C., 1979: Morphogenesis of *Agaricus bisporus*: changes in proteins and enzyme activity. - Mycologia **71**: 469-478.

PHILLIPS, L. E., LEONARD, T. J., 1976: Extracellular and intracellular phenoloxidase activity during growth and development in *Schizophyllum*. - Mycologia **68**: 268-276.

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

RAYNER, A. D. M., BODDY, L., (1988): Fungal decomposition of wood. - Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore: Wiley.

REISS, J., 1973: Enzyme cytochemistry of fungi. - Progr. Histochem. Cytochem. **5**. - Stuttgart, New York: Fischer.

RYPACEK, V., 1966: Biologie holzzerstörender Pilze. - Jena: Fischer.

SHANNON, M. C., BALLAL, S. K., HARRIS, J. W., 1973: Starch gel electrophoresis of enzymes from nine species of *Polyporus*. - Amer. J. Bot. **60**: 96-100.

SZKLARZ, G. D., ANTIBUS, R. K., SINSABAUGH, R. L., LINKINS, A. E., 1989: Production of phenol oxidases and peroxidases by wood-rotting fungi. - Mycologia **81**: 234-240.

STICH, K., EBERMANN, R., 1984: Peroxidase und Phenoloxidaseisoenzyme im Splint- und Kernholz der Eiche. - Holzforsch. **38**: 239-242.

TIEN, M., KIRK, T. K., 1983: Lignin-degrading enzyme from the Hymenomycete *Phanerochaete chrysosporium* BURDS. - Science **221**: 661-663.

VAN DER WESTHUIZEN, G. C. A, 1975: *Laetiporus sulphureus*. - CMI-Descriptions of pathogenic fungi and bacteria: **441**.

Tabelle 1a. Rf-Werte der Enzymbanden: Esterasen Teil 1

Esterasen Teil 1																																		
	8.-25.5.Pappel III						Weide VIII							Weide VII					Weide VI					Diverse										Anzahl		
Rf-Werte	a	b	c	d	e	f	a	b	c	d	e	f	g	a	b	c	d	e	a	b	c	d	e	Gledit.		Bu.	Wei.	Roß	Pap.	Gle.	Aho.	Wei.	Kir.	#33	>16	>10
0,01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	31	++	
0,05							1	1	1	1																								4		
0,06	1			1		1													1	1	1													6		
0,07														1	1		1																	3		
0,08																			1															1		
0,14															1																			1		
0,15				1																														1		
0,17				1																	1		1											3		
0,19				1											1																			2		
0,20	1				1	1									1	1	1				1													7		
0,21	1	1	1	1	1	1					1		1	1	1	1	1		1		1													14		+
0,22		1	1	1						1	1	1	1		1	1	1		1		1	1												13		+
0,23					1			1	1	1	1	1	1			1			1	1	1		1											12		+
0,24	1	1	1	1	1		1	1		1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	27	++	
0,25									1							1				1	1	1												5		
0,26	1	1					1	1	1	1	1	1	1						1	1	1	1	1		1	1	1		1	1	1		1	20	++	
0,27		1	1	1	1		1	1		1	1	1							1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			22	++	
0,28	1	1				1	1	1	1		1		1	1	1	1	1							1	1	1	1	1	1		1	1	1	20	++	
0,29		1	1	1	1	1	1	1										1																8		
0,30							1	1			1	1													1		1						1	6		
0,31	1	1	1	1	1	1	1	1					1	1	1		1	1	1	1	1	1			1	1		1		1				21	++	
0,32		1	1	1				1				1	1	1														1	1			1		10		+
0,33	1					1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1					1			21	++	
0,34					1									1								1			1				1				1	5		
0,35		1	1				1	1		1	1	1	1						1	1	1	1	1			1				1				1	15		+
0,36	1													1	1	1		1		1	1	1		1	1	1	1	1	1		1	1	1	16	++	
0,37									1		1						1																	3		
0,38	1	1	1	1	1	1	1							1	1	1	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1		1			1	21	++	
0,39								1	1	1																								3		
0,40				1	1	1	1				1			1	1	1	1	1														1		11		+
0,41	1								1			1							1	1	1	1		1	1				1					10		+

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 1b. Rf-Werte der Enzymbanden: Esterasen Teil 2, Glutamat-Dehydrogenasen Teil 1

Esterasen Teil 2

	8.-25.5.Pappel III						Weide VIII							Weide VII					Weide VI					Diverse									Anzahl		
Rf-Werte	a	b	c	d	e	f	a	b	c	d	e	f	g	a	b	c	d	e	a	b	c	d	e	Gleditt.	Bu.	Wei.	Roß	Pap.	Gle.	Aho.	Wei.	Kir.	#33	>16	>10
0,42			1					1	1	1	1		1												1	1	1		1		1	1		13		+
0,43				1			1	1						1	1	1	1	1															8		
0,44	1											1												1	1								4		
0,45	1	1			1		1	1	1				1	1	1	1			1	1	1	1					1				1	1	16	++	
0,46										1							1							1	1	1			1		1	1	8		
0,47									1		1	1																					3		
0,48		1					1	1		1				1	1	1	1		1	1	1	1					1						13		+
0,49																	1							1		1		1					4		
0,50							1				1		1											1	1				1		1	1		8		
0,52								1	1					1						1	1	1		1	1			1	1		1	1		12		+
0,54																								1									1		
0,55																								1							1		2		
0,57								1																							1		2		
0,61								1																									1		

Glutamat-Dehydrogenasen Teil 1

	8.-25.5.Pappel III						Weide VIII							Weide VII					Weide VI					Diverse									Anzahl		
Rf-Werte	a	b	c	d	e	f	a	b	c	d	e	f	g	a	b	c	d	e	a	b	c	d	e	Gleditt.	Bu.	Wei.	Roß	Pap.	Gle.	Aho.	Wei.	Kir.	#27	>13	>9
0,02														1		1								1		1					1		5		
0,03	1	1	1	1	1	1								1		1	1		1			1	1	1		1				1	1		17	++	
0,04																									1								1		
0,05																								1									1		
0,06									1					1			1									1			1				5		
0,07	1	1	1	1	1														1			1	1		1			1					11		+
0,08						1																											1		
0,09														1			1								1								3		
0,11						1																											1		
0,13									1								1	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	15	++	
0,14																					1							1	1			1	1	4		
0,15	1	1	1	1	1										1	1	1	1	1		1	1	1	1	1			1				1		17	++	
0,16									1																								1		
0,17									1							1								1							1		4		

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 1c. Rf-Werte der Enzymbanden: Glutamat-Dehydrogenasen Teil 2

Glutamat-Dehydrogenasen Teil 2																																					
	8.-25.5.Pappel III						Weide VIII							Weide VII					Weide VI					Diverse									Anzahl		
Rf-Werte	a	b	c	d	e	f	a	b	c	d	e	f	g	a	b	c	d	e	a	b	c	d	e	Gledit.	Bu.	Wei.	Roß	Pap.	Gle.	Aho.	Wei.	Kir.	#33	>16	>10
0,18																1								1							1		3		
0,20									1																								1		
0,21	1	1	1		1				1																								5		
0,22																										1							1		
0,23				1																			1										2		
0,24						1																						1					2		
0,27	1	1		1	1																												4		
0,28									1																								1		
0,30	1			1																													2		
0,32					1	1			1																								3		
0,44																									1	1			1				3		
0,45														1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1	1	1	1	15		+
0,55	1	1	1	1										1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1					1			16	++	
0,56																									1				1			1	1	3		
0,57																											1			1				2		
0,60																								1	1		1				1		1	4		
0,61					1				1					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1		1	1	1		1		17	++	
0,63	1	1	1	1																													4		
0,64						1																											1		
0,68														1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1			1	1	1	16	++	
0,69																													1				1			
0,70																								1									1			
0,72	1	1	1	1																													4		
0,76					1									1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1					1		1	13		+
0,77		1																								1	1	1	1			1		6		
0,78																								1					1				2		
0,80																										1							1		
0,81					1																									1			2		
0,83		1												1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1			1	1	16	++	
0,96						1																														

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Österreichische Mykologische Gesellschaft, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 1d. Rf-Werte der Enzymbanden: Peroxidasen

Peroxidasen																										
	8.-25.5.Pappel III						Weide VIII							Weide VII					Weide VI					Anzahl		
Rf-Werte	a	b	c	d	e	f	a	b	c	d	e	f	g	a	b	c	d	e	a	b	c	d	e	#23	>11	>7
0,01							1				1		1		1	1	1	1	1		1		1	10		+
0,02												1	1					1						3		
0,03		1	1	1	1	1		1	1	1		1								1	1	1	1	13	++	
0,04																	1		1					2		
0,05															1	1	1							3		
0,06											1													1		
0,08																1						1	1	3		
0,12						1																		1		
0,15							1																	1		
0,19		1																						1		
0,21	1	1	1	1	1	1		1																7		+
0,22					1	1		1		1									1	1	1	1	1	9		+
0,23				1																				1		
0,24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						18	++	
0,25							1	1	1	1									1	1	1	1	1	9		+
0,26		1				1																		2		
0,27	1						1							1	1	1	1	1						7		+
0,28				1	1			1		1														4		
0,29					1						1	1	1											4		
0,30														1	1	1								3		
0,31																		1						1		
0,32					1	1																		2		
0,33																			1					1		
0,55													1											1		
0,58									1	1	1	1												4		
0,63								1																1		
0,66							1																	1		
0,71							1																	1		

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Kovacs Gabriele

Artikel/Article: Der Schwefelporling, Laetiporus sulphureus, und die elektrophoretischen Enzymmuster seiner Fruchtkörper. 113-134