Die Fruchtbildung höherer Pilze
I. Beobachtungen zur Sekundärfruchtbildung

G. GRAMSS

Grenzstraße 28, DDR 6901 Jena-Winzerla

Eingegangen am 11.12.1978

Gramss, G. (1979) – Fruiting in higher fungi. I. Observations on secondary fruiting Z. Mykol. 45(1): 131–135

K e y W o r d s: Secondary fruiting, *Polyporales, Boletales, Agaricales*, metabolical changes during fruiting, reuse of nutrients.

A b s t r a c t: In equivalence of the formation of annually renewed hymenial layers on the fruitbodies of perennial *Polyporales*, three types of secondary fruiting were described on fruitbodies of *Boletales* and *Agaricales*, too. Outgrowth of primordia or mature basidiocarps occurred on (1) fruitbody fragments in absence of external nutrients, (2) on fruitbody fragments transferred to agar media, and (3) in the stipeor stipe-cap transition zone of basidiocarps which had failed .to form expanded pilei under CO_2-stress conditions. Secondary fruiting was restricted to fungal species bearing fruit in sterile environments but was absent in species depending on the presence of microorganisms in their reproductive phase. It is concluded that fruitbody fragments retain their, in comparison with the vegetative phase, remarkably altered physiological stage which is expressed by immediate formation of secondary fruitbodies. Moreover, the nutrient reserves stored in excised fruitbody fragments as well as in incompletely developed fruitbodies being still connected with the mycelium become available for subsequent regenerative activity of the fungal mycelium.

Z u s a m m e n f a s s u n g: Eine Erscheinung analog der jährlichen Neubildung des Hymenophors an den Fruchtkörpern perennierender *Polyporales* wurde auch als Sekundärfruchtbildung bei *Boletales* und *Agaricales* beobachtet. Primordien oder reife Basisiokarpien entstanden auf (1) Fruchtkörperfragmenten ohne Kontakt zu externen Nährstoffen, (2) Fruchtkörperfragmenten auf Agar-Nährmedien und (3) in der Stiel- oder Stiel-Hut-Übergangszone von Fruchtkörpern, die unter CO_2-Stress nur unentfaltet gebliebene Hüte entwickelt hatten. Die Sekundärfruchtbildung wurde nur bei sterilfruchtenden Pilzarten beobachtet, sie fehlte bei Pilzarten, die in der reproduktiven Phase die Anwesenheit von Mikroorganismen verlangen. Es wird gefolgert, daß Fruchtkörperfragmente ihren im Vergleich zum vegetativen Myzel wesentlich veränderten Stoffwechselstatus während der Sekundärfruchtbildung beibehalten und daß die Nährstoffreserven des Fruchtkörperfragments wie der stagnierenden Fruchtkörper auf dem vegetativen Myzel für die Sekundärfruchtbildung mobilisiert werden.

1. Sekundärfruchtbildung auf Pilzabfällen

Die Neubildung eines Hymenophors an den vorjährigen Fruchtkörpern perennierender Porlinge ist eine bekannte Erscheinung. Weit weniger häufig ist die Sekundärfruchtbildung an abgetrennten Fruchtkörperstücken der Röhrlinge und Blätterpilze. Die Beobachtung von Myzelaustrieb und Primordienbildung auf weggeworfenen Stielen von *Boletus edulis* in der freien Natur regte K a r p i n s k i (1967) zu Untersuchungen über die Fruktifikation dieses als nicht kultivierbar geltenden Mykorrhizapilzes unter Laborbedingungen an.

Bei der Übertragung von 2 cm^3 großen Stielfleischstücken auf ein optimiertes Agarmedium wurden bis zu 15 mm hohe Fruchtkörper mit fertilem Hymenophor erzielt. Im kommerziellen *Pleurotus*-Anbau werden zum Teil die in Form der zähen Stielbasis anfallenden Abfälle in Behältern gesammelt und im feuchten Milieu gelagert. Nach intensivem Myzelaustrieb bilden sich auf den Abfällen normale Fruchtkörper. In den eigenen Versuchen zur Fruktifikation von *Lepista nuda* bildeten abgetrennte Pilzhüte von einem der Kulturstämme an der Schneide des Hutrands bis 1,5 mm große und differenzierte Primordien bei Lagerung in der Petrischale ohne Kontakt zu Nährmedien.

2. Anregung der Sekundärfruchtbildung auf Agarnährböden

Die sterile Übertragung von Hut- oder Stielsektionen einiger holzbewohnender Speisepilze wie *Flammulina velutipes* und *Pleurotus* spec. auf ein Agar-Nährmedium führte bei gutem Kontakt des Transplantats mit dem Nährboden zu sofortiger Neubildung von Primoriden auf dem Pilzfleisch. Der vegetative Myzelaustrieb erfolgte etwas verzögert und war keine Voraussetzung für die Fruchtbildung (Bevan & Kemp, 1958: Eger, 1965 a). Diese hier als Regeneration bezeichnete Erscheinung ließ sich nur bei sterilfruchtenden Pilzarten erzielen. *Agaricus bisporus* dagegen regenerierte unter sterilen Bedingungen nicht (Eger, 1965 b). Eine verstärkte Primordienbildung wurde auch auf myzelüberwachsenen Agarplatten in Petrischalen erreicht, wenn homogenisiertes Pilzfleisch von einigen Kulturpilzarten zugegeben wurde. Wirksame Substanzen waren mit dem Pilzfleisch eingebrachte Aminosäuren, die lediglich zur verbesserten Ernährung des Myzels beigetragen hatten (Leonard & Dick, 1968 Eger 1970). Ein hormonelles Prinzip wurde nicht nachgewiesen.

3. Sekundärfruchtbildung bei Hutpilzen in Analogie zu dem jährlich neu gebildeten Hymenophor bei perennierenden Porlingen

Bei Fruktifikationsversuchen mit holzbewohnenden Hutpilzen auf Holz- oder Stroh-Holzmehl-Substraten in Glasgefäßen (Gramss, im Druck) bleiben bei überhöhtem CO_2-Gehalt der Luft die Hüte zum Teil unentfaltet und erreichen nicht die Sporenreife. Diese langstielig-kleinhütigen Fruchtkörper verbleiben unter sterilen wie unsterilen Bedingungen bei Vermeidung von Insektenbefall für 6–18 Monate auf dem Substrat und zeigen eine langsam fortschreitende Schrumpfung. Die Fruchtkörper bleiben damit in bezug auf die Nährstoffreserven Bestandteile des vegetativen Myzels. Bei *Kuehneromyces mutabilis, Flammulina velutipes* (Abb. 1), *Hypholoma sublateritium* (Abb. 2) und *H. capnoides* entstanden die Primordien und Fruchtkörper der nachfolgenden Ertragswelle dann auch meist auf den stagnierenden Fruchtkörpern der vorangegangenen Welle. Bevorzugter Ort der Primordienbildung war die Übergangszone zwischen Hut und Stiel bei nur teilweise entfalteten Hüten (Abb. 1 und 2), wobei die neugebildeten Pilzkörper bei fehlender geotropischer Reaktion oft nach unten wuchsen. Die weichfleischigen Fruchtkörper einiger Hutpilze zeigen damit einerseits bei Fehlen von Insektenbefall und dem Ausbleiben der Autolysereaktion eine Lebensdauer, wie sie nur bei perennierenden Porlingen beobachtet wird und scheinen andererseits eine Nährstoffbasis für nachfolgende Ertragswellen zu bilden. Die Fruchtkörper mit voll entfalteten, sporulierenden Hüten neigten dagegen wesentlich stärker zur Autolyse und zeigten nur an der Stielbasis Sekundärfruchtbildung. In diesem Zusammenhang bleibt noch die Frage zu untersuchen, ob die Autolysereaktion nach beendetem Sporenfall von Organen des voll entfalteten Huts ausgelöst wird und dementsprechend bei Fruchtkörpern mit nicht entfalteten Hüten ausbleibt.

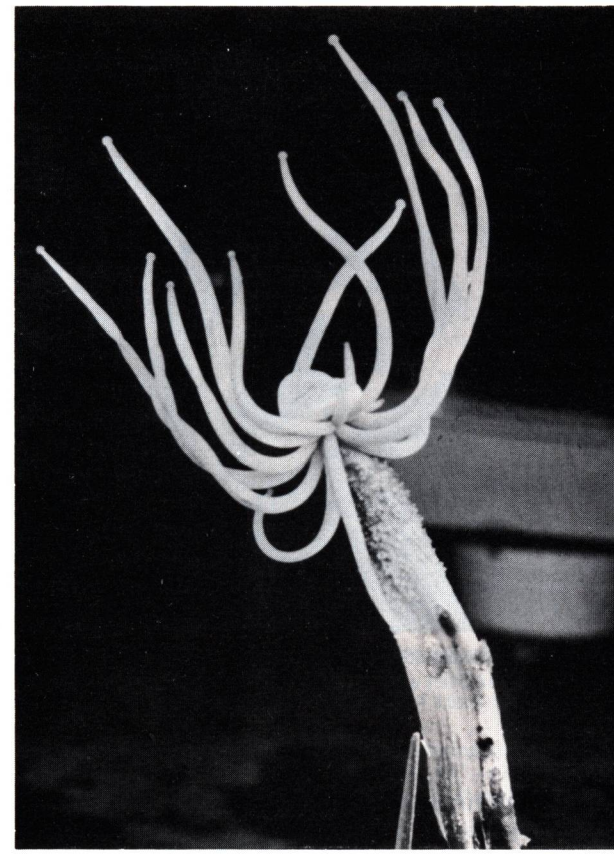

Abb. 1: Sekundärfruchtbildung an der Hut-Stiel-Übergangszone eines unentfaltet gebliebenen Fruchtkörpers von Flammulina velutipes. Sekundärfruchtkörper etwa 40 mm lang.

4. Gesichtspunkte zum Verständnis der Sekundärfruchtbildung

Wenn auch die Physiologie der Fruchtanregung im vegetativen Myzel der höheren Pilze noch völlig unbekannt ist, wurden noch einige Unterschiede im Stoffwechsel während der vegetativen und generativen Phase gefunden. Im Zusammenhang mit der Primordienbildung ritt ein Wechsel in der Atmungsintensität des Myzels ein, die extrazelluläre Laccase zum Abbau des Substratlignings wird durch Tyrosinase ersetzt, während gleichzeitig Karotenoide im Myzel erscheinen (Cochrane 1958; Turner 1974). Bei *Agaricus bisporus* ändert sich die Konzentration der Sterole, Sterol-Ester und einiger Fettsäuren (Hughes, 1963). Im Myzel von *Pleurotus* wächst mit dem Erscheinen der Primordien die Proteinasenaktivität im Myzel auf über 200 % (Netzer, 1978). Wenn diese Erscheinungen auch nur sekundär sein mögen, deuten sie doch eine tiefgreifende Umstellung des Stoffwechsels bei der Fruktifikation an. Nach dem Abernten der Fruchtkörper von *A. Bisporus* stellt sich das bisher weitgehend passive Substratmyzel wieder auf den vegetativen Stoffwechsel um, wobei der CO_2-Gehalt im Substrat wesentlich ansteigt (Tschierpe 1960) und Werte erreicht, die den Zitronensäurezyklus stark anregen und zu wesentlichen Verschiebungen im Gehalt an Aminosäuren im Myzel beitragen (Le Roux 1969). Der zur Zeit der Fruchtbildung geänderte physiologische Status wird offenbar weitgehend beibehalten, wenn Fruchtkörperfragmente steril fruchtender Pilz-

Abb. 2: Zwei unentfaltet gebliebene Fruchtkörper von Hypholoma sublateritium mit Jungpilzen der 2. Generation an Stiel und Hutansatz. Natürliche Größe etwa 110 mm.

arten auf Nährmedien übertragen werden und hier ohne einen vorangehenden vegetativen Myzelaustrieb sofort zur Sekundärfruchtbildung übergehen. Die Ausbeute an Primordien ist davon von exogenen Nährstoffen abhängig. Im Falle von *Flammulina velutipes* wurde gezeigt, daß die wachsenden Fruchtkörper vor allem Trehalose, Mannitol und möglicherweise Arabitol aufnehmen. Diese Kohlenhydrate stammen, nach entsprechender Umwandlung, aus dem mit Glukose versorgten Nähragar wie aus dem vegetativen Myzel und den kleineren, stagnierenden Fruchtkörpern, in denen sie neben Glycogen den Hauptanteil der Kohlenhydratreserven bilden. Gleichzeitig verloren die stagnierenden Fruchtkörper 40–45 % ihrer Zellwand-Kohlenhydrate zugunsten der wachsenden Fruchtkörper (Kitamoto & Gruen, 1976). Bei der in Abschnitt 3 beschriebenen Sekundärfruchtbildung auf Fruchtkörperrudimenten dürfte die Frage der unmittelbaren Kohlenhydratversorgung ebenso wesentlich sein wie die der Versorgung mit anderen Nährstoffen, insbesondere mit Stickstoff. Nach einer Übersicht von Levi & Cowling (1969) liegt das C:N-Verhältnis in Holzsubstraten zwischen 400:1 und 1250:1. Auf künstlichen Labornährböden liegt es vergleichsweise bei 10:1 bis 180:1. Der holzzerstörende Pilz paßt sich dem extremen Stickstoffmangel im Holz an durch drastische Verringerung des N-Gehalts im Myzel bis auf 0,2 % im Vergleich zum Normalwert von 3–4 %, durch Wiederverwendung des Stickstoffs aus älteren, zur Lysis neigenden Myzelpartien und durch Orientierung der N-Reserven auf die Aufrechterhaltung der Exoenzymsysteme, deren Funktion für den weiteren Holzabbau unentbehrlich ist (Levi et al., 1968: Levi & Cowling, 1969). Während Hölzer einen Stickstoffgehalt von 0,03–0,1 % zur Trockensubstanz aufweisen, erreichen die Fruchtkörper von *Trametes versicolor* und *Ganoderma applanatuum* ergab eine ständige Verringerung des Anfangswerts von 0,72–1,13 % N mit wachsender

Beobachtungsdauer. Das im Folgejahr neu angelegte Hymenophor zeigte entsprechend den 6–12-fachen Gehalt an N und den 1,6–2,6-fachen Gehalt an löslichen Substanzen im Vergleich mit den vorjährigen Hymenialschichten (Merrill & Cowling, 1966). Die Sekundärfruchtbildung der sterilfruchtenden Blätterpilze und Röhrlinge scheint offensichtlich eine weitere Erscheinungsform der Wiederverwendung der in Fruchtkörperfragmenten gespeicherten Nährstoffreserven zu sein.

Literatur

BEVAN, E. A., KEMP, R. F. O. (1958)-Stipe regeneration and fruit-body produktion in Collybia velutipes (Curt.) Fr. Nature (Lond.) 181: 1145–1146

CHORANE, V. W. (1958)-Physiology of fungi. New York, 524 p.

EGER, GERLIND (1965a)-Untersuchungen über die Bildung und Regeneration von Fruchtkörpern bei Hutpilzen. II. Weitere Regenerationsversuche mit Pleurotus Florida. Arch. Mikrobiol. 51: 85–93

– (1965b)-Untersuchungen über die Bildung und Regeneration von Fruchtkörpern bei Hutpilzen. III. Flammulina velutipes Curt. ex Fr. und Agaricus bisporus (Lge.) Sing. Arch. Mikrobiol. 52: 282–290

– (1970) – Die Wirkung einiger N-Verbindungen auf Myzelwachstum und Primordienbildung des Basidiomyceten Pleurotus sp. aus Florida. Arch. Mikrobiol. 74: 160–173

GRAMSS, G. (im Druck) – Die Fruchtbildung höherer Pilze. I. Holzzerstörende Basidiomyceten. Zeitschr. f. Mykologie

HUGHES, D. H. (1963) – Preliminary characterisation of the lipid constituents of the cultivated mushroom. Mushr. Sci. V: 540

KARPINSKI, J. J. (1967) – Erste Ergebnisse der Zucht von Boletus edulis auf künstlichem Nährboden. Mushr. Sci. VI: 533–541

KITAMOTO, Y., GRUEN, H. E. (1976)-Distribution of cellular carbohydrates during development of the mycelium and fruit bodies of Flammulina velutipes. Plant Physiol. 58: 485–491

LEONHARD, T. J., DICK, S. (1968) – Chemical induction of haploid fruiting bodies in Schizophyllum commune. Proc. nat. Acad. Sci. 59: 745–751

LEVI, M. P., COWLING, E. B. (1969) – Role of nitrogen in wood deterioration. VII. Physiological adaption of wood-destroying and other fungi to substrates deficient in nitrogen. Phytopathology 59: 460–468

LEVI, M. P., MERRILL, W., COWLING, E. B. (1968) – Role of nitrogen ind wood deterioration. VI. Mycelial fractions and model nitrogen compounds as substrates for growth of Polyporus versicolor and other wooddestroying and wood-inhabiting fungi. Phytopathology 58:626–634

MERRILL, W., COWLING, E. B. (1966) – Role of nitrogen in wood deterioration: amount and distribution of nitrogen in fungi. Phytopathology 56: 1083–1090

NETZER, URSULA V. (1978) – Untersuchungen über die Primordienbildung mit dem Dikaryon „868x381" des Pleurotus ostreatus. Mushr. Sci. X (Im Druck)

ROUX, P. le (1969) – Action du gaz carbonique sur le metabolisme du carpophore d'Agaricus bisporus. Mushr. Sci. VII.

TSCHIERPE, H. J. (1960) – Über das Verhalten des Kohlendioxids im praktischen Champignonanbau. Die Deutsche Gartenbauwirtschaft 8: 18–19

TURNER, ELISABETH M. (1974) – Phenoloxidase activity in relation to substrate and developtment stage in the mushroom, Agaricus bisporus. Trans. Br. mycol. Soc. 63: 541–547

Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der **DGfM**.

www.dgfm-ev.de

Über Zobodat werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
  Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
  (Name der Heftreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
  Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
  Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz (CC BY-ND 4.0).

- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die vollständigen Lizenzbedingungen, wovon eine offizielle deutsche Übersetzung existiert. Freigebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: 45_1979

Autor(en)/Author(s): Gramss Gerhard

Artikel/Article: Die Fruchtbildung höherer Pilze I. Beobachtungen zur Sekundärfruchtbildung 131-135