

Die Fruchtbildung höherer Pilze II Holzerstörende Basidiomyceten

G. GRAMSS

Grenzstraße 28, DDR-6901 Jena-Winzerla

Eingegangen am 17.10.1978

Gramß, G. (1979) – Fruiting in Higher Fungi II. Wooddestroying Basidiomycetes. Z. Mykol. 45(2): 195–208.

Key Words: Facultative parasites, fresh-wood saprophytes, successive saprophytes, strain senescence, fungal pathogenicity, competitive force, substrate specificity, sporocarp formation.

A b s t r a c t: Sporophor initiation of facultative parasites, fresh-wood saprophytes, and successive saprophytes among wood destroying basidiomycetous fungi was investigated with particular reference to the progress of senescence of the stock culture used and the fungal status of pathogenicity towards woody plants. Sterile media amended with easily utilizable nutrients were agar plates, liquids, straw-sawdust spawn materials, and spawn covered with a sterile wood disk besides non-supplemented autoclaved wood blocks from freshly felled trees or widely predegraded samples. Fresh stem sections of trees and straw-sawdust mixtures were used as nonsterile media. Mycelia grown on excessively supplemented sterile substrates yielded microconidia, oidia, or chlamydo-spores in most fungal species. Mycelial strands and carpophoroids which lacked a macroscopically visible hymenophor produced hymenial elements such as fertile basidia and cystids. The sporophores reached their normal habit by illumination, maintaining the strain-specific CO₂-limit and in case of certain *Poriales* by reduction of the relative air humidity below 80 % which supports the development of the cork-like texture on the cap. The dependency of the open-air fructification on a particular season, for instance on fall or winter, was not observed in artificial cultures. Nevertheless, the uppermost temperature limit of fungi occurring in winter was generally lower than that of fungi occurring in summer. In all wood-degrading fungi tested, fruitbody initiation was in contrast to certain coprophilous and soil-inhabiting fungi independent of the action of living microorganisms, particularly bacteria. Concerning mycelial invasion of substrates of various degree of pre-infection, basidiomycetous fungi tending to be parasitic exhibited striking differences in comparison with saprophytes in their competitive force towards the common substrate microorganisms. Artificial inoculation of trunk sections and non-sterile straw-sawdust mixtures failed when using facultative pathogens. Their mycelial growth was retarded by fungal succession. On the contrary, saprophytic fungi were able to invade nonsterile substrates due to outstanding virulence properties expressed in stunting the competitive substrate microflora and fungal succession. While invasion and consequently fruiting on nonsterile substrates failed to occur in case of parasites, their success in case of saprophytes was the major criterion of strain viability. However, long-term storage of the pure culture in culture collections reduced the viability of saprophytic strains up to failing in invasion of nonsterile substrates and subsequent fruiting. At this stage the strains lost worth for technical management even though fruiting under sterile conditions continued up to an essentially higher degree of strain senescence. A certain difference in nutritional requirements of parasitic and simple saprophytic species to the complex sterile substrate was also indicated. Preference of easily utilizable substrates instead of nonsupplemented wood seems more frequently to occur among facultative pathogens than among saprophytes. As to valuation of strain viability by means of the fruiting test, it is concluded that mycelial permeation of

n o n s t e r i l e substrates with subsequent fruiting is a true measure of strain virulence in case of saprophytes. In the contrary, fruiting of facultative pathogens and saprophytes on s t e r i l e substrates is not directly correlated with the technical usability of a saprophytic or the pathogenicity of a parasitic fungal strain.

Z u s a m m e n f a s s u n g: Bei fakultativen Parasiten, Frischholzsaprophyten und successiven Holzsaprophyten wurden die Bedingungen der Fruchtbildung untersucht und in Bezug zu Stammkultur-Seneszenz und Pathogenität der Pilzart gebracht. Die Tests erfolgten vergleichsweise auf sterilen, komplexen Labornährböden und unsterilen Holz- und Strohs substraten. Auf sterilen Fein substraten wurden sowohl Nebenfruchtformen wie fertile Basidien beobachtet. Die Normalform des Sporophors entstand bei Belichtung, bei Einhaltung des stammspezifischen CO₂-Limits und, im Falle einiger *Poriales*, bei Reduktion der relativen Luftfeuchte unter 80 %. Jahreszeitliche Einflüsse auf das Fruktifikationsvermögen waren nicht nachweisbar. Im Gegensatz zu einigen koprophilen und erdbewohnenden Pilzarten waren alle Holzbewohner bei der Fruchtbildung nicht auf den Kontakt mit physiologisch aktiven Bakterien angewiesen. Aufgrund der geringen Konkurrenzkraft zur Substratmikroflora wuchs das Mycel fakultativer Parasiten nicht nennenswert in Unsterilsubstrat ein, während sich Saprophyten durch Unterdrückung der Substratmikroflora und durch Verzögerung der pilzlichen Succession auf Unsterilsubstrat behaupten konnten. Die Konkurrenzkraft der Saprophyten geht durch Langzeitlagerung in der Sterilkultur verloren. Der Fruktifikationstest als Mittel zur Bewertung der Kulturstamm-Vitalität ist nur im Falle von Saprophyten aussagefähig, die normalerweise U n s t e r i l s u b s t r a t e durchwachsen und auf ihnen zur Fruchtbildung kommen. Im Gegensatz dazu steht die Fruktifikation fakultativer Parasiten und Saprophyten auf Sterilsubstrat in keiner direkten Beziehung zur technischen Verwertbarkeit eines saprophytischen oder der Pathogenität eines parasitischen Kulturstammes.

1. Seneszenzerscheinungen an langfristig gelagerten Reinkulturen von Basidiomyceten

Seit der Schaffung der staatlichen Pilzkultursammlungen stehen Reinkulturen der verschiedensten Pilzarten auf Abruf zur Verfügung. Die Kulturen zeigen jedoch im Vitalitätstest eine Reihe von Seneszenzerscheinungen, die ihre praktische Verwendung zum Teil unmöglich machen oder die zu Fehleinschätzungen ihres physiologischen Leistungsvermögens verleiten. Der Verfall der allgemeinen Stoffwechselaktivitäten erfolgt kontinuierlich oder sprunghaft und beginnt mit dem Erlöschen der Konkurrenzkraft gegenüber Substratmikroorganismen und dem Verfall des Flaumbilds (G r a m ß 1972), womit der Kulturstamm seine technische Bedeutung verliert. Parasitische Pilzarten verringern außerdem ihre Virulenz gegenüber der präformierten oder postinfektionellen Abwehr der Wirtspflanze durch geringere Toxinverträglichkeit (M o s e l 1971) oder durch den Verlust der Eigensynthesefähigkeit essentieller Substanzen, die auch die Wirtspflanze nicht bieten kann (A g r i o s 1969). Mit diesen Eigenschaften geht die Fähigkeit der Fruchtbildung auf Unsterilsubstraten verloren. Es folgen dann Abbauerscheinungen wie verringerte Myzelwachstumsraten, Verlust der Paarungsfähigkeit bei Einspormyzelien und ausbleibende Bildung von Nebenfruchtformen wie Mikrokonidien, Oidien und Chlamydo sporen (A s c h a n - Ä b e r g 1960a, E s s e r 1973). Der Verlust an Farbstoffbildung, wie von M o s e r (1958) bei Mykorrhizapilzen beobachtet, bedeutet zumindest im Falle des Holzbewohners *Volucrispora aurantiaca* eine verringerte Enzymaktivität (M a s s o w & S c h m i d t 1973). In diesem Stadium endet auch die Fähigkeit zur Fruchtbildung auf Sterilsubstraten. In der letzten Phase der Seneszenz nimmt der Anteil des submersen Myzelwachstums auf Kosten des Luftmyzels zu, wobei sich die aeroben Atmungswerte verringern und der Gärungsstoffwechsel dominiert. Überlagerte Stämme und künstliche Mutanten von *Streptomyces sp.* zeigten in diesem Stadium gravierende Veränderungen im Zitronensäurezyklus, dem Kreuzungspunkt der Auf- und Abbauvorgänge in der pflanzlichen Zelle. Anstelle der Essigsäure erschien Milchsäure im Kulturfiltrat. Die Actinomycinbildung wurde unterbunden (P r ä v e 1959a, b). Bei holzerstörenden Pilzarten geht die Fähigkeit zum Holzabbau selbst unter sterilen Bedingungen völlig verloren. Die Ursachen

dieser Erscheinungen werden den genetischen Veränderungen des Zellkerns durch eine Summe spontaner Mutationen und der Wirkung cytoplasmatischer Faktoren zugeschrieben (E s s e r 1973). In der vorliegenden Arbeit sind Methoden der Fruchtanregung bei holzzerstörenden Basidiomyceten auf sterilen und unsterilen Substraten dargestellt, die zur turnusmäßigen Überprüfung der Vitalität von Stammkulturen herangezogen werden sollen.

2. Substrate und Methoden zum Nachweis der Sporophorbildung

Bei der Substratwahl wurde ausschließlich auf komplexe oder natürliche Medien zurückgegriffen, denn ein unbeachteter Mangel an Makronährstoffen oder Wirkstoffen im synthetischen Medium kann die an sich genetisch mögliche Fruchtbildung unterbinden. So zeigten die Sporokarprien von *Ganoderma lucidum* bleibende Deformationen oder fehlende Lack-synthese bei unausgewogenem Nährstoffangebot. Die Fruchtbildung war darüber hinaus erst nach Kalziumzusatz möglich (K r e b s 1961). Eine Reihe holzzerstörender Pilze ist partiell vitaminheterotroph, wobei dem Kohlenhydrat:Thiaminverhältnis im Medium die meiste Bedeutung zukommt (B i l l e - H a n s e n 1953). Ein Zusatz von zyklischem Adenosinmonophosphat stimuliert die Fruchtbildung einiger *Coprinus spp.*, während es bei *Schizophyllum commune* die Ausbildung der Lamellen unterbindet (S c h w a l b 1974). Asparagin hemmt die Fruchtbildung von *Coprinus sassii* auf Salzmedien (B i l l e - H a n s e n 1953).

Die Agarkulturen in Reagenzgläsern $\phi 20$ mm wurden auf Weizenmehlagar ausgelegt (50 g Malzextrakt, 20 g Weizenmehl 630, 20 g Agar, 1 l Wasser). Für die Fruchtbildung auf flüssigen Medien standen 500-ml-Rundkolben zur Verfügung, die über die ganze Kulturdauer steril gehalten wurden (Nährlösung A nach R e i t s m a (1932): 10 g Fleischpepton, 30 g Glukose, 20 g Saccharose, 1 g KH_2PO_4 , 0,15 g MgSO_4 , 0,25 g CaCl_2 , 2 Scheiben Filterpapier. – Nährlösung B: 60 g Malzextrakt, 25 g Weizenmehl 630, 15 g Erbsmehl, 1 l Wasser, 2 Scheiben Filterpapier. – Nährlösung C, für *Armillariella mellea* optimiert: 20 g Glukose, 15 g Weizenmehl, 10 g Buschbohnenmehl, 1 l Wasser). Eine verimpfungsfähige, plastische Sterilbrut wurde in 0,7-l-Gläser eingebracht, 2 Stunden bei 130°C autoklaviert und submers mit dem Kulturpilzmyzel beimpft (Sterilbrutsubstrat A: 1000 g lufttrockenes Rotbuchenmehl, 100 g Malzextrakt, 50 g Weizenmehl 630, 2 l Wasser. – Sterilsubstrat B: 70 % zum Nennvolumen Rotbuchenmehl, 60 % Erbsstroh, 200 % Wasser). In Anlehnung an die von T a m b l y n & D a C o s t a (1958) empfohlene Methode der Fruchtanregung wurden 2-l-Gläser mit 0,81 überdüngtem Festsubstrat gefüllt (70-Volumen-% Rotbuchenmehl, 60 % Erbsstroh, 60 g/kg Trockensubstanz Malzextrakt, 30 g/kg Weizenmehl 630, 200 % Wasser), mit einer Rotbuchenscheibe der Größe 60 x 25 mm belegt, mittels durchbohrten, aufkittbaren Glasdeckels mit Wattestopfen verschlossen und 2 Stunden bei 130°C autoklaviert. Nach der Primordienbildung wurde der Wattestopfen z. T. durch einen Gummistopfen mit Anschlüssen für sterile Belüftung ersetzt. Die Fruchtbildung auf ungedüngtem Frischholz von *Picea abies* (Fi), *Fagus sylvatica* (Bu) und *Betula verrucosa* (Bi) wurde auf autoklavierten Stammsektionen der Größe 50 x 70 mm in 0,7-l-Gläskulturen bzw. auf Holzschnitzeln in sterilisierten 500-ml-Rundkolben mit reichlichem Wasservorrat überprüft. Als Vergleich für Frischholz dienten Rotbuchenholzschnitzel aus abgetragenen *Kuehneromyces-mutabilis*-Freilandkulturen und rotfaule Fichtenhölzer, beide mit einem spezifischen Gewicht von 0,2–0,3. Wirtschaftlich interessante Pilzarten wurden in der Sterilblocktechnik nach G r a m ß (1977) auf 10-l-Preßblöcken gedüngten Stroh-Holzmehl-Substrats erprobt. Die Fähigkeit zur Fruchtbildung auf Unsterilsubstraten wurde durch Beimpfung von Stammabschnitten der Größe 20 x 25 cm der Holzarten Fi, Bu und Bi überprüft. Die frischgeschnittenen Stirnflächen der Rundhölzer wurden hierzu mit 10 mm Sterilbrut bzw. mit einigen steril durchwachsenen Holzscheiben belegt und bei 12–18°C etwa 3–4 Monate angebrütet mit nachfolgender Einbettung in Beeterde (vgl. G r a m ß 1975). Der Nachweis hoher Resistenz gegen konkurrierende Substratmikroorganismen erfolgte durch Beimpfung unsteriler Stroh-Holzmehl-Gemische in 2-l-Gläsern mit einer Lage Sterilbrut. Für die Bewertung der Sterilität bei der Fruktifikation auf Feinsubstraten wurden 10–20 mm lange Jungpilze mit anhaftenden Myzelteilen in Rundkolben mit 400 ml sterilisierten Wassers übertragen und 2 Stunden geschüttelt. Das Wasser wurde unverdünnt auf den üblichen Fleischextrakt-Glukose-Pepton-Nährböden zum Nachweis bakterieller Kontaminationen ausplattiert. Die Fruchtanregung der Pilzkulturen erfolgte bei gedämpftem Tageslicht unter Festtemperaturen von 6–12–16–18–22 und 24°C im Verlauf von 2–3 Jahren unter Einbeziehung aller Jahreszeiten.

3. Die Fruchtbildung holzzerstörender Basidiomyceten auf komplexen Medien.

In Tabelle 1 ist die Fruchtbildung einiger holzzerstörender Basidiomyceten dargestellt. Als Ordnungsprinzip wurde die Pathogenität bzw. der Grad des Saprophytismus gewählt. Die verwendete Symbolik hat folgende Bedeutung:

- K Bildung von Karpophoroiden mit und ohne Basidiosporen, jedoch ohne das makroskopisch sichtbare Hymenophor
 S Sporophor mit mehr oder weniger ausgeprägter, natürlicher Form, mit Hymenophor und fertilen Basidien.
 [S] Trotz Karpophoroidbildung ist die Entwicklung normaler Fruchtkörper bei aktiver Belüftung möglich.
 Keine Fruktifikation auf der betreffenden Substratvariante.
 [-] Das Pilzmyzel wächst nicht in das Substrat ein.
 [+] Das Pilzmyzel wächst in das Unsterilsubstrat ein.
 . . . 45 Der Fruchtkörper hat Maximalgrößen von 45 mm erreicht.
 () Fruktifikation unter septischen Bedingungen.
 : 36 % Der Ertrag an Frischpilzen erreichte 36 % des Substrattrockengewichts.
 Beispiel: (Bu:S . . . 80) Unter septischen Fruktifikationsbedingungen () auf Buchenholz (Bu) normale Sporophoren (S) bis 80 mm Größe.

Auf den Sterilsubstraten der Tabellenspalten 1–5 wurde bei der Mehrzahl der holzbewohnenden Pilzarten am Luftmyzel die Bildung von Nebenfruchtformen und auch von fertilen Basidien beobachtet. Diese Erscheinungen werden bereits von S t a t e s (1975) und H ü b s c h (1978) erwähnt. Die Karpophoroide einiger *Poriales* bildeten trotz des fehlenden Hymenophors überwiegend Basidiosporen. Die Normalisierung der Pilzform trat mit ausreichender Belichtung und der Absenkung des CO₂-Gehalts der Luft unter das stammspezifische Limit ein. Die relative Luftfeuchte war bei den *Agaricales* ohne Einfluß auf die Pilzform, während die Korkporlinge meist nur dann zur Verkrustung und Pigmentierung der Fruchtkörperoberseite neigen, wenn die Luftfeuchte zumindest zeitweise unter 80 % absinkt. Bei 16°C betrug die Entwicklungsdauer der *Agaricales* vom Primordium mit 1 mm Durchmesser bis zur vollen Hutstreckung 12–16 Tage, bei *H. annosum* dagegen vergingen 5–7 Monate bis zur Ausbildung des voll entwickelten Hymenophors an einem 60 mm breiten Fruchtkörper. Die Fruktifikation beginnt bei einigen Pilzarten schon während des Einwachsens in das Substrat. Sie verzögert sich bei *Armillariella mellea* auf Festsubstrat jedoch um etwa 2 Jahre. Neben dem bei allen holzzerstörenden Pilzarten mehr oder weniger ausgeprägten Lichtbedarf bei der Entwicklung des Sporophors und dem zulässigen CO₂-Limit der Raumluft ist die Umgebungstemperatur der dritte externe Faktor, der die Fruchtbildung entscheidend beeinflusst. Auf den Temperaturbereich von 6–16°C beschränkte sich die Fruktifikation bei *Flammulina velutipes*, *Pleurotus ostreatus*, *Hypholoma capnoides* und *H. sublateritium*. Bis 18°C kamen zum Ertrag *Armillariella mellea*, *Trametes versicolor*, *Serpula lacrimans* und *Agrocybe praecox*. Die restlichen Pilzarten vertrugen Temperaturen von 22–24°C. Eine jahreszeitliche Tendenz in der Fruktifikation wurde mit Ausnahme von *Agrocybe praecox* bei keiner der Pilzarten beobachtet. Es ist auffallend, daß an den Temperaturbereich von 6–16 (–18)°C die Fruchtbildung der meisten als aspekttreu bekannten Pilzarten gebunden ist, deren Vorkommen im Freiland sich auf den Herbst-, Winter- und Frühlingsaspekt beschränkt. Die jahreszeitliche Zuordnung ist damit eine reine Temperaturfrage. Unter dem Eindruck der Ertragsförderung einiger coprophiler Pilzarten durch Mikroorganismen, insbesondere durch Bakterien (E g e r 1961, H a y e s et al. 1969 u. a.) wurden aus den Kulturen der Tabellenspalten 1–5 etwa 10–20 mm große Jungpilze mit anhaftenden Substratanteilen entnommen und auf Sterilität geprüft. In einigen Fällen zeigten sich bakterielle Verunreinigungen, die jedoch in keiner Beziehung zur Fruchtbildung standen. Die holzbewoh-

nenden Pilzarten erwiesen sich damit ausnahmslos als Sterilfruchter. Eine Ausnahme hierzu bilden die Stroh-Holzmehl-Saprophyten *A. praecox* und *Stropharia rugoso-annulata*, die beide zu einem gewissen Holzabbau befähigt sind. Sie fruchten jedoch nur in Verbindung mit unsteriler Deckerde, die lebende, physiologisch aktive Mikroorganismen enthalten muß. Beide Pilzarten sind deshalb den Unsterilfruchtern zuzuordnen.

4. Die Wahl der Testmethode bei Berücksichtigung der pilzlichen Ernährungsweise.

Es wäre an sich kaum der Erwähnung wert, daß der holzerstörende Basidiomycet nur dann auf einem gegebenen Substrat fruktifizieren kann, wenn es von seinem Myzel gut durchwachsen ist. In der Praxis hat jedoch gerade die Frage der Myzelübertragung auf Rohsubstrate eine Schlüsselstellung. Wenn man von einem frisch gefällten Baum eine Stammsektion von 20 cm Durchmesser abschneidet, auf der frischen Stirnfläche mit einer steril überwachsenen Holzscheibe von 4 cm Durchmesser belegt und unter 16°C und 100 % relativer Luftfeuchte inkubiert, wächst das Myzel der Frischholzsaprophyten aus der Holzscheibe gleichmäßig über die gesamte rindenfreie Stirnfläche des Holzes. Bei Pilzarten mit Neigung zum Parasitismus bleibt die Myzelentwicklung meist völlig aus, es entstehen nur im Bereich der Kontaktzone zum Inokulum begrenzte Anwachszone. Bei späten Successionspilzen wie *Gymnopilus sapineus* und *Osmoporus odoratus* ist die Myzelentwicklung gehemmt, die Holzbesiedlung erfolgt noch zu früh. Obwohl einerseits die Frischholz-Stammsektion ein natursteriles Substrat darstellt und auf Sterilsubstraten im Wachstum saprophytischer und parasitischer Holzzerstörer kein nennenswerter Unterschied besteht, ist die Differenz im Anwachserefolg beider physiologischer Gruppen auf Frischholz und noch deutlicher auf frischen Stroh-Holzmehl-Substraten mit ihrer typischen Substratmikroflora gravierend. Diese Abweichung wird der unterschiedlichen Konkurrenzkraft der parasitischen und saprophytischen Holzzerstörer gegenüber der Substratmikroflora zugeschrieben. Das Eindringen des Myzels parasitischer Pilzarten in frische Stammabschnitte scheitert bereits an den noch auf die Holzoberfläche beschränkten Luft- und Kontaktinfektionen, der sogenannten fungistatischen Sperrschicht (FBL). Saprophyten bleiben von der FBL weitgehend unbeeinflusst, doch mit fortschreitender Seneszenz verlieren sie die Eigenschaft, unsterile Testbrettchen zu überwachsen, ein Erdmyzel zu bilden und unter septischen Bedingungen zu fruchten. Diese Eigenschaft wurde als Doppelholzvirulenz (DBV) bezeichnet. Das Wachstum auf unsterilen Schüttsubstraten, den im Pilzanbau verwendeten Stroh-Holzmehl-Gemischen, ist nur einigen Saprophyten in Konkurrenz mit der Substratmikroflora möglich, wenn sie Schüttsubstratvirulenz (BCV) besitzen (Gramß 1972, 1978). Wenn das Rohsubstrat schon teilweise durchwachsen ist, beginnt die mikrobielle Succession, die durch Ausscheidung der primären Stoffwechselprodukte der Pilzhyphe, durch Autolyse älterer Myzelpartien und durch den enzymatischen Aufschluß des Holzes in leicht verwertbare Kohlenhydrate stark gefördert wird. Die parasitischen Pilzarten sind durch die Succession wieder wesentlich stärker gefährdet als die Saprophyten (Gramß 1978). In diesen Eigenschaften ist das Versagen der Anwachsphase und der Fruchtbildung auf den Unsterilsubstraten der Tabellenspalten 7 und 8 bei den fakultativen Parasiten begründet. Ein Nachweis der Kulturstammvitalität durch Fruktifikation auf Unsterilsubstraten bei parasitischen Basidiomyzeten ist deshalb nicht möglich. Anwachserefolg und Fruchtbildung der saprophytischen Pilzarten auf unsterilem Rohsubstrat sind dagegen die wichtigsten Kriterien für die Vitalität dieser physiologischen Gruppe, die Verwertung frisch beimpfter Unsterilsubstrate beschränkt sich deshalb auch meist auf Saprophyten. Damit läßt die Konkurrenzkraft einer Pilzart gegenüber der allgemeinen Substratmikroflora einen gewissen Rückschluß auf ihre potentielle Pathogenität zu. Mit fortschreitender Seneszenz verlieren auch saprophytische Pilzarten mit ihren

DBV- und BCV-Eigenschaften die Fähigkeit, auf unsterilen Substraten anzuwachsen und anschließend unter septischen Bedingungen zu fruchten. Die Kulturstämme sind damit technisch nicht mehr verwertbar. Die Fähigkeit zur Fruktifikation auf Sterilsubstraten bleibt dagegen bis zu den Anfängen des einsetzenden Gärungsstoffwechsels und einer verringerten Myzelwachstumsrate erhalten. Die Überprüfung der Sterilfruktifikationsfähigkeit auf Feinsubstraten als einziger Art des Vitalitätstests ist damit wertlos. Dieser Fakt wird dadurch noch erhärtet, daß nur wenige Stämme einer Pilzart auf Labornährböden gut fruchten (Krebs 1961, Handke 1963). Gibson (1961) fand unter 140 Isolaten von *A. mellea* und 4 Isolaten von *Clitocybe tabescens* je einen Stamm, der im Labor zur Fruchtbildung kam. Unter den 13 eigenen Isolaten war einer der Stämme fertil. Die Frage, wie weit ein auf Labornährböden entstandenes Primordium sich zu einem normal geformten Sporokarp entwickeln kann oder im Karpophoroid-Stadium verbleibt, hat keine Beziehung zur Seneszenz. Krebs (1961) betrachtete den möglichen Grad der Morphogenese als stammspezifisch und damit genetisch fixiert, Aschan-Åberg (1960b) beobachtete die Entwicklung unentfalteter Fruchtkörper von *Flammulina velutipes* nur bei Dikaryons, die durch „illegitime“ Paarungen von an sich inkompatiblen Monokaryons infolge genetischen crossovers entstanden waren. Doch auch die Substratkomposition kann die Entwicklung normaler Pilzformen verhindern (Krebs 1961, Schwalb 1974). Den dominierenden Einfluß auf die Normalisierung der Pilzform haben jedoch die exogenen Faktoren Licht, CO₂-Gehalt der Luft, Temperatur, und, bei einigen *Poriales*, die relative Luftfeuchte. Es bleibt späteren Prüfungen vorbehalten, wie weit die durch Seneszenz veränderten und technisch unbrauchbaren Kulturstämme wenigstens noch für physiologische, enzymatische und genetische Untersuchungen verwendbar sind.

5. Ansprüche an die Substratspezifität

Die Verschiedenartigkeit der Testsubstrate in der Tabelle 1, obwohl undefiniert, erlaubt noch einige Rückschlüsse über die Wirkung der Substratspezifität auf Myzelwachstum und Fruchtbildung, einer Erscheinung, die bei Pathogenen unter den Imperfekten unbestritten ist (Agrios 1969), die jedoch bei höheren Basidiomyzeten noch unbearbeitet blieb. Nach Wakin (1954) sterben die ausgesprochen parasitischen Holzerstörer unter den Basidiomyzeten nach dem Fällen des Baumes relativ rasch ab, obwohl die chemische Zusammensetzung und der physikalische Zustand des Holzes erhalten bleiben. Diese Erscheinung wurde von Rypáček (1966) unter dem Eindruck der klassischen Arbeiten von Friess (1938) u. a. einem zunehmenden Vitamin- und Wuchsstoffmangel im Holz zugeschrieben, ein Mangel, der für einige Pilzarten zum wachstumsbegrenzenden Faktor auf synthetischen Labornährböden werden kann. Eine Durchsicht der Arbeiten über die Vitaminheterotrophie holzerstörender Pilze wie auch der Mykorrhizabildner und Streuzersetzer (zu letzteren Norrkans 1950, Rawald 1962 u. a.) ergab jedoch keine klare Tendenz bezüglich eines erhöhten Wuchsstoffbedarfs bei Baumparasiten und Mykorrhizapilzen im Vergleich zu Saprophyten. Es wurde weiter gefunden, daß pilzlich vorabgebautes Holz genügend B-Vitamine enthält und teilweise sogar einen relativen Anstieg an Aschebestandteilen zeigt. Während frische Laubhölzer einen Anteil von 0,03–0,8 % zum Trockengewicht an nicht-strukturellen, löslichen Kohlenhydraten enthalten, die bei der Erstbesiedlung durch Pilze bevorzugt verbraucht werden (Hulme & Shields 1970), die aber ein Baumparasit an stehendem Holz unter Umständen ständig zur Verfügung hat, ergibt eine Analyse von Rotbuchenholz (*Fagus sylvatica*) während eines 3 1/2-jährigen Abbaus durch den Saprophyten *Kuehneromyces mutabilis* eine weitgehende Konstanz des anteilmäßigen Zellulose-, Gesamtzucker-, Pentosan- und Ligningehalts bei gleichzeitigem

Anstieg der wasserlöslichen Fraktion (L u t h a r d t 1969). Der Kohlenhydratgehalt scheint damit auch bei fortschreitendem Holzabbau gesichert zu sein. Nach Z a d r a ž i l (1976) sind die Verhältnisse bei der Getreidestrohzeretzung ähnlich. Bei *Pleurotus ostreatus*, *P. eryngii*, *Flammulina velutipes* und *Agrocybe aegerita* steigt mit wachsender Kulturdauer der Anteil reduzierender Zucker sowie der wasserlöslichen Fraktion stetig an. Im Unterschied zum Aufkommen an Zuckern wird jedoch die wasserlösliche Fraktion bei der Fruktifikation von *F. velutipes* und *A. aegerita* weitgehend verbraucht und nicht wieder ergänzt, während sie bei *Pleurotus spp.* ebenfalls ständig steigt. Dieser Befund erlangt dadurch Bedeutung, daß die *Pleurotus spp.* ein Substrat zu über 95 % der Trockensubstanz assimilieren können, während der schwache Exoenzymbildner *F. velutipes* die Substrate schon nach geringem Abbau verläßt, sich auf stehendem Holz mit seinem ständig erneuertem Anteil an Makronährstoffen aller Art aber lange behauptet. Obwohl für eine Schlußfolgerung zu wenig Daten vorliegen, ist zu erwarten, daß sich mit dem Fällen des Baumes das Angebot an Grundnährstoffen um so ungünstiger gestaltet, je geringer die Exoenzymaktivität des parasitischen Pilzes ist. Mit dem Fällen des Baumes endet jedoch auch seine Produktion an Phenolen und Resinderivaten, die einerseits zum Infektionsschutz im Kernholz eingelagert sind, die sich aber andererseits in der Reaktionszone zwischen einem von Basidiomyceten befallenen Kern und dem nicht infizierten Splint in überhöhter Konzentration anreichern (S h a i n 1971, S h a i n & H i l l i s 1971). Im Splint wie im pilzlich befallenen Holz ist die Konzentration dieser Toxine vernachlässigbar gering. Die Succession im Kernholz von stehenden Eichen wurde von S h i g o (1972) untersucht. Im verfärbten Vorstoß der Fäulezone wurden Bakterien und nicht-hymenomycetische Pilzarten gefunden. Die eigentlichen parasitischen Kernholzerstörer nahmen nur eine schmale Randzone zwischen dem verfärbten und dem nachfolgend stark zersetzten Holz ein, das neben Bakterien, Aktinomyceten, Nicht-Hymenomyceten, Phycomycceten und Schleimpilzen auch einige Hymenomyceten enthielt. Dieses von der pflanzlichen Abwehr aufrechterhaltene Gleichgewicht verschiebt sich nach dem Fällen des Baumes noch mehr zugunsten der konkurrenzstarken Saprophyten, die in vitro wie in vivo die parasitischen Pilze größtenteils überwachsen. Nach D i m i t r i et al. (1971) war der Stockfäuleparasit *Heterobasidion annosum* einen Monat nach dem Abtrieb einer Waldfläche in mehr als 60 % der Fichtenstubben nachweisbar, nach 1 1/2 Jahren war die Befallsrate durch die Wirkung pilzlicher Succession auf ≤ 10 % zurückgegangen. Das von W a k i n beobachtete Absterben parasitischer Basidiomyceten nach dem Fällen des Baumes müßte demzufolge vor allem mit der verringerten Verfügbarkeit von Grundnährstoffen wie mit den veränderten Successionsbedingungen begründet werden. Die Daten der Tabelle 1 stützen diese Vermutung besonders in bezug auf die Successionsverhältnisse. Die Übertragung fakultativer Baumparasiten auf unsterile Stroh-Holzmehl-Substrate versagte völlig, auf frisch geschnittenen Stammabschnitten entstanden nur lokale Infektionen, die meist rasch von Successionspilzen überwachsen wurden. Eine Succession dieser Intensität wurde an stehendem Holz mit seiner natürlichen Abwehrreaktion sonst nicht beobachtet. Die Reaktion auf ein Überangebot an Grundnährstoffen war erwartungsgemäß in der vegetativen Phase bei allen physiologischen Gruppen der holzzerstörenden Basidiomyceten gleich: Mit wachsendem Nährstoffangebot stieg die Myzelproduktion an. Sterilisiertes Altholz nach Tabelle 1, Spalte 5, ergab nur 20–80 % der Myzelmengen von Frischholz. In der Menge und der Frühzeitigkeit der Sporophorbildung und in der Entwicklung des Hymenophors ergaben sich jedoch deutliche Differenzen. *Grifola frondosa* fruchtete ausschließlich auf überdüngtem Sterilsubstrat und niemals auf sterilen Reinholzblöcken. Eine deutliche Bevorzugung reicher Substrate (im Sinne eines Überangebots an leichtverwertbaren Nährstoffen) ergab sich bei *Heterobasidion annosum*, *Fomitopsis pinicola* und *Flammulina velutipes*. Eine gleichmäßige Verwertung aller Substratformen zeigten *Pholio-*

ta squarrosa, *Pleutorus ostreatus*, *Trametes versicolor*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Lentinus lepideus*, *Hypholoma capnoides* und *H. sublateritium*. Die Bevorzugung von Substraten mit hohem Anteil leicht assimilierbarer Nährstoffe scheint demnach unter den fakultativen Baumparasiten häufiger zu sein als unter den Reinsaprophyten, die noch verarmte Holzsubstrate gut verwerten können.

6. Der Einfluß einer Substratmikroflora auf Fruchtbildung und Ertrag holzerstörender Basidiomyceten

Fries (1938) berichtet von einer fördernden Wirkung verdünnter Kulturfiltrate holzwohnender Bakterien auf den holzerstörenden Basidiomyceten in Reinkultur. Eine Parallele hierzu wurde aber weder in der Wechselbeziehung Bakterium-Pilz auf Wiesen- und Waldböden (Klopotek 1972) noch auf Moorböden (Reuther 1957) gefunden. Auch in der Praxis wirkt die allerdings nicht auf Bakterien beschränkte Substratmikroflora im Anbau von *Agaricus bisporus* auf Till-Huhnke-Substrat (Huhnke & Seנגbush 1969) im Vergleich zum Vollsterilsubstrat ertragsmindernd. Andererseits wird von Lyr (1958) berichtet, daß bakterielle Kontaminationen die Laccasebildung der Reinkulturen von *Flammulina velutipes* anregen können. Die Tabelle 2 enthält Ertragsrelationen von zwei der ökonomisch interessantesten holzerstörenden Pilzarten auf Stroh-Holzmehls substraten verschiedenen Sterilgrads. Die Substrate in 2-l-Gläsern wurden auf folgende Weise variiert:

1. Unsteril, ohne thermische Vorbehandlung
2. Adaptiert, 2h bei 130°C autoklaviert, zur Reinfektion etwa 7 Tage freiliegend getrocknet, befeuchtet und als Unsterils substrat behandelt
3. Pasteurisiert, 48h bei 60°C
4. Sterilisiert, 2h bei 130°C

Tabelle 2: Die Wirkung der Substratmikroflora auf den Ertrag bei *Pleurotus ostreatus* und *Kuehneromyces mutabilis* (Signifikanz P = 5 %)

Substratvariante	Relativertrag <i>P. ostreatus</i> (Gramß 1977)	Relativertrag <i>K. mutabilis</i>
Unsteril	78 %	429 %
Adaptiert	82 %	132 %
Pasteurisiert	90 %	124 %
Sterilisiert	100 %	100 %

Eine Erklärung für das konträre Verhalten zweier physiologisch so ähnlicher Sterilfruchter wird erst die mikrobiologische Analyse erlauben.

Tabelle 1: Fruchtbildung holzerstörender Basidiomyceten auf verschiedenen Substratformen

Pilzart (Zahl der Stämme)	1 Weizenmehl- agar	2 Flüssig- kultur A B C	3 Sterilbrut- substrat A B	4 2-l-Sterilbrut- substrat mit Holzscheibe	5 Kompaktholz, steril Fi Bi Bu	6 Steril- block- technik	7 Kompaktholz, unsteril beimpft, in Erde Fi Bi Bu	8 Unsteriles Stroh-Holzmehl- Substrat
Wurzel- und Stammparasiten mit nachfolgend kurzer saprophytischer Phase								
<i>Sparassis crispa</i> (1)	K...25	B:K...40	A:S...40	K...30	Fi:S...40		(-[-])	(-[-])
<i>Phellinus igniarius</i> (4)	K...20	A+B:K...30	-	K...25			(-[-])	(-[-])
Wurzel- und Stammparasiten mit nachfolgend langer saprophytischer Phase								
<i>Fistulina hepatica</i> (2)	K...16	B:K...35	-	K...40	Bu:K...12		(-[-])	(-[-])
<i>Heterobasidion annosum</i> (5)	-	A+B:S...40	A:S...60	S...50	Fi+Bu: [S]...16		(-[-])	(-[-])
<i>Piptoporus betulinus</i> (2)	S	A+B:S	A+B:S...45	S+[S]...120	Bu+Bi: [S]...16		(-[-])	(-[-])
<i>Fomitopsis pinicola</i> (2)	S	B:S	A+B:S...50	S...50	Fi+Bu:S		(-[-])	(-[-])
<i>Armillariella mellea</i> (13)	-	A+C:S...100	-	[S]...140	Fi+Bu:[S]	(S:21%)	(Fi+Bu:S)	(-[-])
<i>Flammulina velutipes</i> (4)	-	-	A+B:S	S+[s]	Bu:S+[S]	(S:36%)	(Bu:S:<1%)	(-[-])
<i>Grifola frondosa</i> (2)	-	A+B:S	-	S...50	-		(-[-])	(-[-])
<i>Phaeolus schweinitzii</i> (2)	-	B:K...65	A:S...65	K...40			(-[-])	(-[-])
<i>Pholiota squarrosa</i> (3)	K...5	B:K...40	A+B:S...160	[S]...200		(S:43-62%)	(Bu:S)	(S)
<i>Polyporus squamosus</i> (2)	K...60	A+B:[S]...70	A:S...100	[S]...120	Bu:[S]...80	(S:30%)	(-[-])	(-[-])

Frischholzsaprophyten, vereinzelt Schwächeparasit am stehenden Holz

<i>Meripilus giganteus</i> (2)	–	A+B:K+[S]	B:K...30	K...60	Bu:K...8	(- [+])	(-[+])
<i>Schizophyllum commune</i> (6)	K...12	A+B:K+[S]	A+B:S...20	S...30	Bu:[S]...25	(Bu:S)	(-[+])
<i>Pleurotus ostreatus</i> (46)	[S]...50	A+B:[S]	A+B:[S]	[S]...200	Bu:[S]	(S:100-130%) (Bu:S:20%)	(S:40-70%)
<i>Trametes versicolor</i> (2)	K...20	–	A+B:K...40	K...50	Bu:[S]...20	(Bu:S)	(-[+])

Reinsaprophyten an Frischholz

<i>Kuehneromyces mutabilis</i> (163)	[S]...60	B:S+[S]	A+B:S...150	[S]+S	Fi+Bu:[S]	(S:8-22%) (Bu:S:40%)	(S:8%)
<i>Lentinus lepideus</i> (2)	K...30	B:K...15	A:S...65	K+[S]...80	Fi:S	(Fi+Bu:S)	(S...40)

Successionspilze an frischem und vorzerstetem Holz

<i>Gymnopilus sapineus</i> (3)	–	–	–	–		(Fi+Bu:S)	(- [+])
<i>Hypholoma capnoides</i> (6)	–	–	A+B:S...130	S+[S]	Fi+Bu:S+[S]	(S:0-45%) (Fi+Bu:S:3-28%)	(-[+])
<i>Hypholoma sublateritium</i> (5)	–	–	A+B:S...150	S+[S]	Fi+Bu:S+[S]	(S:24-30%) (Bu:S:10–24%)	(S:16-27%)
<i>Serpula lacrimans</i> (2)	–	B:K...15	A:S...70	S...40			

Stroh-Holzmehl-Saprophyten

<i>Agrocybe praecox</i> (17)	–*	–	–	–	–	(S:21-39%) (Bu:S:6,5%)	(S:20-140%)
<i>Stropharia rugoso-annulata</i> (4)	–*	–	–	–	–	(S:34-72%) (-[+])	(S:20-75%)

* Als Unsterilfruchter kein Ertrag auf Sterilsubstraten, im Unterschied zu den sterilfruchtenden Holzzerstörern

Literatur

- AGRIOS, G. N. (1969) – Plant Pathology. New York, London.
- ASCHAN-ÅBERG, K. (1960a) – Studies on dedicaryotization mycelia and of F₁ variation in *Collybia velutipes*. *Sven. Bot. Tidskr.* 54: 311–328.
- (1960b) – Genetical and physiological studies on *Collybia velutipes*. *Sven. Bot. Tidskr.* 54: 329–341.
- BILLE-HANSEN, B. (1953) – Fructification of a coprophilous *Coprinus* on synthetic medium. *Physiol. Plant.* 6: 523–528.
- DIMITRI, L., H. ZYCHA & R. KLIEFOTH (1971) – Untersuchungen über die Bedeutung der Stubbeninfektion durch *Fomes annosus* für die Ausbreitung der Rotfäule der Fichte. *Forstwiss. Centralbl.* 90: 104–117.
- EGER, G. (1961) – Untersuchungen über die Funktion der Deckschicht bei der Fruchtkörperbildung des Kulturchampignons. *Arch. Mikrobiol.* 39: 313–334.
- ESSER, K. (1973) – Aspekte genetischer Grundlagenforschung an Pilzen und ihre Bedeutung für die Praxis. *Z. Pilzkd.* 39: 145–164.
- FRIES, N. (1938) – Über die Bedeutung von Wuchsstoffen für das Wachstum verschiedener Pilze. *Symp. Bot. Ups.* 3 (2): 1–189.
- GIBSON, I. A. S. (1961) – A note on variation between isolates of *Armillaria mellea* (Vahl ex Fr.) Kummer. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 44: 123–128.
- GRAMSS, G. (1972) – Methode zur Feststellung der Virulenz bei den Zuchtstämmen holzbewohnender Speisepilze. *Z. Pilzkd.* 38: 89–97.
- (1975) – Die Kultur von Speisepilzen auf Kompaktholz. *Der Champignon* 15 (167): 12–28.
- (1977) – Das Sterilblockverfahren im Pleurotus-Anbau. *Der Champignon* 17 (192): 18–29.
- (1978) – Some differences in response to competitive microorganisms deciding on growing success and yield of wooddestroying edible fungi. *Mushroom Sci.* 10 (Im Druck).
- HANDKE, H. H. (1963) – Zur Fruchtkörperbildung holzbewohnender Basidiomyceten in Kultur. In H. LYR, W. GILLWALD (eds.): *Holzerstörung durch Pilze*, Berlin, 43–49.
- HAYES, W. A., P. E. RANDLE & F. T. LAST (1969) – The nature of the microbial stimulus affecting sporophore formation in *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. *Ann. Appl. Biol.* 64: 177–187.
- HÜBSCH, P. (1978) – Nebenfruchtformen bei *Pholiota*-Arten in Reinkultur. *Ceska Mykol.* 32: 82–86.
- HUHNKE, W. & R. v. SENGBUSCH (1969) – Champignonanbau auf nicht kompostiertem Nährsubstrat. *Mushroom Sci.* 7: 405–419.
- HULME, M. A. & J. K. SHIELDS (1970) – Biological control of decay fungi in wood by competition for non-structural carbohydrates. *Nature* 227: 300–301.
- KLOPOTEK, A. v. (1972) – Vergleichende mykologische Untersuchungen an Wald- und Wiesenböden. *Arch. Mikrobiol.* 85: 127–137.
- KREBS, G. (1961) – Untersuchungen über die Fruchtkörperbildung und den Lack sowie Phenoloxydasen und Peroxydase bei *Ganoderma lucidum* (Leyss.) Karst. *Arch. Mikrobiol.* 40: 94–118.
- LUTHARDT, W. (1969) – Holzerstörende Pilze. *Wittenberg*.
- LYR, H. (1958) – Die Induktion der Laccasebildung bei *Collybia velutipes* Curt. *Arch. Mikrobiol.* 28: 310–324.
- MASSOW, F. v. & I. SCHMIDT (1973) – Untersuchungen an farbstoffproduzierenden Holzpilzen. II. Über das Auftreten eines Enzyms vom Laccasetyp während der Bildung von Terphenylchinon-Farbstoffen. *Arch. Mikrobiol.* 92: 353–357.
- MOSER, M. (1958) – Die künstliche Mykorrhizimpfung an Forstpflanzen. *Forstwiss. Centralbl.* 77: 32–40.
- MOSSEL, D. A. A. (1971) – Microbiological culture media as ecosystems. In J. v. BRAGT, D. A. A. MOSSEL, R. L. M. PIERIK & H. VELDSTRA (eds.): *Effects of sterilization on components in nutrient media*. *Misc. Papers* 9: 15–39. Wageningen.
- NORKRANS, B. (1950) – Studies in growth and cellulolytic enzymes of *Tricholoma*. *Symb. Bot. Ups.* 11 (1): 5–126.
- PRÄVE, P. (1959a) – Stoffwechsel und Actinomycinbildung von Streptomyceten. *Arch. Mikrobiol.* 32: 278–285.
- (1959b) – Citronensäurecyclus und Actinomycinbildung. *Arch. Mikrobiol.* 32: 286–295.
- RAWALD, W. (1962) – Über die Bedeutung wasserlöslicher Vitamine für das Myzelwachstum höherer Pilze. *Arch. Mikrobiol.* 42: 378–392.
- REITSMA, J. (1932) – Studien über *Armillaria mellea* (Vahl.) Quél. *Phytopathol. Z.* 4: 461–522.
- REUTHER, G. (1957) – Wechselbeziehungen zwischen Bakterien und Pilzen des Hochmoores. *Arch. Mikrobiol.* 28: 93–131.

- RYPÁČEK, V. (1966) – Biologie holzerstörender Pilze. Jena.
- SCHWALB, M. N. (1974) – Effect of adenosine 3', 5'-cyclic monophosphate on the morphogenesis of fruit bodies of *Schizophyllum commune*. Arch. Mikrobiol. 96: 17–20.
- SHAIN, L. (1971): The response of sapwood of Norway spruce to infection by *Fomes annosus*. Phytopathology 61: 301–307.
- & W. E. HILLIS (1971) – Phenolic extractives in Norway spruce and their effects on *Fomes annosus*. Phytopathology 61: 841–845.
- SHIGO, A. L. (1972) – Successions of microorganisms and patterns of discoloration and decay after wounding in red oak and white oak. Phytopathology 62: 256–259.
- STATES, J. S. (1975) – Normal basidiocarp development of *Gloeophyllum (Lenzites) saepiarium* in culture. Mycologia 67: 1166–1175.
- TAMBLYN, N. & E. W. B. DA COSTA (1958) – A simple technique for producing fruit bodies of wooddestroying *Basidiomycetes*. Nature 181: 578–579.
- WAKIN, A. T. (1954) – Fitopatologičeskoe sostojanie dubrav Tellermanskogo lesa. T. Inst. Lesa Akad. Nauk SSSR 16: 5–109.
- ZADRAŽIL, F. (1976) – Freisetzung wasserlöslicher Verbindungen während der Strohersetzung durch Basidiomyzeten als Grundlage für eine biologische Strohaufwertung. Z. Acker-Pflanzenbau 142: 44–53.

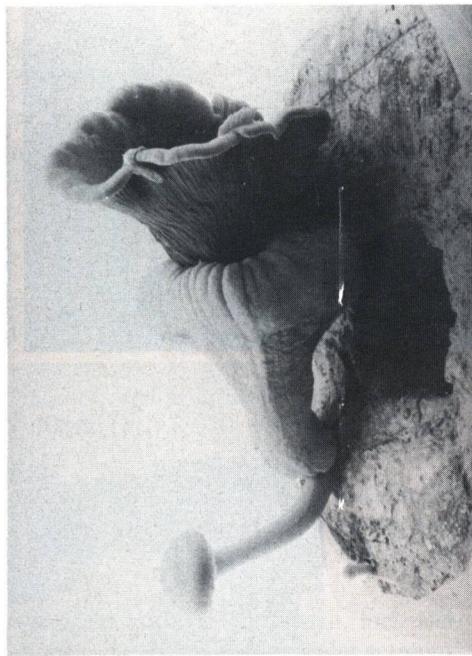


Abb. 1: Mangelform von *Grifola frondosa* mit Hymenophor auf einer Holzscheibe nach Tabelle 1, Spalte 4. – Abb. 2: Normalfruchtkörper von *Lentinus lepideus* auf Sterilbrutsubstrat A. – Abb. 3: Üppige Fruktifikation von *Hypholoma capnoides* auf Sterilbrutsubstrat nach Tabelle 1, Spalte 4. Mangelformen infolge fehlender Sterilbelüftung. – Abb. 4: *Hypholoma sublateritium* auf einem Sterilblock mit 30 cm Durchmesser. Der Pilz hat bei einem Hutdurchmesser von 195 mm 312 g Gewicht, unten ein Normalpilz von 8 g.

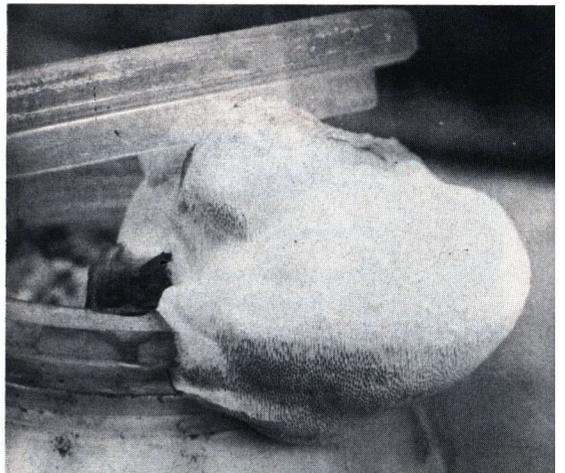
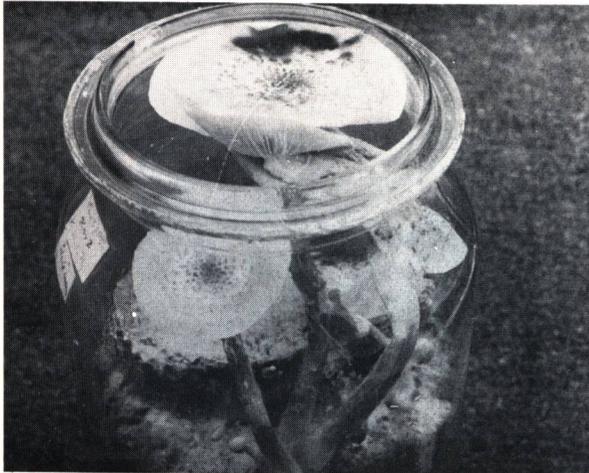
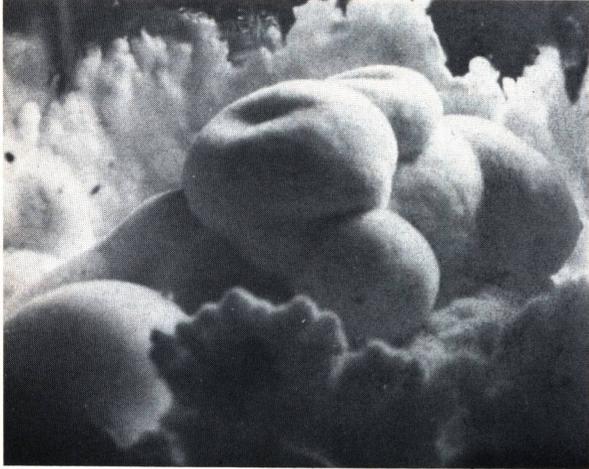


Abb. 5: Primordien von *Piptoporus betulinus* vor der Sterilbelüftung. — Abb. 6: Karpophoroide von *Fistulina hepatica* mit reichlicher Guttation. — Abb. 7: Sterilbelüftete Fruchtkörper von *Armillariella mellea* auf Substrat nach Tabelle 1, Spalte 4. Glasdeckel entfernt. — Abb. 8: 60 mm breite Sporophoren von *Heterobasidion annosum* auf Sterilbrut. — Abb.,9: *Phaeolus schweinitzii* nach Austrieb auf einem Sterilbrutglas.



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 Hefreihe 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. Freigibiger 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 II Holzerstörende Basidiomyceten 195-208](#)