

Die Fruchtbildung höherer Pilze III Mist- und bodenbewohnende Basidiomyceten

G. GRAMSS

DDR-6901 Jena-Winzerla, Grenzstraße 28

Eingegangen am 16.10.1979

Gramss, G. (1980) – Fruiting in Higher Fungi III. Manure- and Soil-inhabiting Basidiomycetes. Z. Mykol. 46 (2): 221–231.

Key Words: Soil-inhabiting *Basidiomycetes*, sterilely and non-sterilely fruiting species, fruiting-inducing substance, soil microflora, vitality of mycelial growth, ecological niche, rhizosphere effect, continuity of fruiting.

Abstract: While the wood-destroying *Basidiomycetes* appear to fruit under sterile conditions without exception, numerous soil-inhabiting *Basidiomycetes* depend on the aid of a soil microflora in their reproductive phase. A comparative growth study employing sterile laboratory substrates on the one side and nonsterile optimum substrates in culture jars and field plots on the other side revealed that *Stropharia rugoso-annulata*, *Agaricus fissuratus*, and *A. porphyrizon* exhibit a presumably obligatory dependence upon the accompanying soil microflora. On the contrary, *Agaricus lanipes*, *A. aestivalis*, *A. macrocarpus*, *A. bisporus*, *Lepista nuda*, and *Macrolepiota excoriata* developed mature basidiocarps in a sterile habitat. The rhizosphere of certain green plants proved to be an ecological factor which influenced the yield output positively or negatively by means of the altered microbial populations within the plant root zone. In the case of *Coprinus comatus*, *Agaricus porphyrizon*, and *Lepista nuda* the rhizosphere of certain herbaceous plants even promoted mycelial growth significantly, whereas *Agaricus macrocarpus*, *A. bisporus*, *Agrocybe praecox*, and *Stropharia rugoso-annulata* mycelia hardly responded to the vicinity of plant roots. A number of wide-spread soil-inhabiting *Basidiomycetes* failed to exert any competitive force toward the common soil microflora when re-inoculated into their natural soil habitat. The possible reasons are discussed.

Zusammenfassung: Während die holzerstörenden Basidiomyceten ausnahmslos unter sterilen Bedingungen zur Fruchtbildung zu gelangen scheinen, gibt es unter den bodenbewohnenden Basidiomyceten zahlreiche Pilzarten, die in der generativen Phase auf die Hilfe einer Bodenmikroflora angewiesen sind. Beim vergleichenden Anbau auf sterilen Laborsubstraten einerseits wie auf optimiertem Unsterilsubstrat in Kulturgefäßen und in Freilandparzellen andererseits zeigten *Stropharia rugoso-annulata*, *Agaricus fissuratus* und *A. porphyrizon* eine vermutlich obligate Abhängigkeit von der begleitenden Bodenmikroflora. Unter sterilen Bedingungen bildeten *Agaricus lanipes*, *A. aestivalis*, *A. macrocarpus*, *A. bisporus*, *Lepista nuda* und *Macrolepiota excoriata* voll entwickelte Basidiokarprien. Die Rhizosphäre gewisser grüner Pflanzen erwies sich als ökologischer Faktor, der durch die infolge des Rhizosphäreneffekts veränderten mikrobiellen Populationen die Ertragshöhe positiv wie negativ beeinflussen kann. Bei *Coprinus comatus*, *Agaricus porphyrizon* und *Lepista nuda* förderte die Rhizosphäre bereits das Myzelwachstum signifikant, während *Agaricus macrocarpus*, *A. bisporus*, *Agrocybe praecox* und *Stropharia rugoso-annulata* von der Rhizosphäre nahezu unbeeinflusst blieben. Eine Anzahl weit verbreiteter erdbewohnender Pilzarten zeigte bei der Rückimpfung auf ihr natürliches Unsterilsubstrat keinerlei Konkurrenzskraft gegenüber der Bodenmikroflora. Die möglichen Ursachen werden diskutiert.

Holzerstörende Basidiomyceten erleichtern die Untersuchung der Fruktifikationsbedingungen durch ihre Fähigkeit, ohne die Hilfe einer Substrat- oder Deckerde-Mikroflora im Laborgefäß zur Fruchtbildung zu kommen. Die Substratverunreinigung mit Bakterien oder niederen Pilzen kann die Ertragshöhe in engen Grenzen positiv wie negativ beeinflussen (G r a m s s 1979a). Eine Anzahl mist- und bodenbewohnender Basidiomyceten kommt dagegen ohne die Unterstützung einer mehr oder weniger spezifischen Erdmikroflora nicht oder nur sehr vereinzelt zur Fruchtbildung. Die Art der Wechselwirkung zwischen Pilzhyphe und Bodenmikroflora ist noch ungeklärt. Der Zuchtchampignon (*Agaricus bisporus*) ist teilweise auf die Hilfe lebender Bakterienpopulationen angewiesen, die sich in der Deckerdeschicht über dem Nährsubstrat entwickeln. Ihre die Fruchtbildung verbessernde Wirkung wird im Nährstoffentzug aus der Pilzhyphe gesehen und kann unter sterilen Bedingungen in Abwesenheit der Bakterien durch Aktivkohle simuliert werden (E g e r 1961; L o n g & J a c o b s 1974). Bei *Psilocybe* und *Marasmius* sp. wurde eine nicht identifizierte Fraktion aus dem Kulturfiltrat von *Bacillus psilocybe* für die Ertragsverbesserung auf Agar verantwortlich gemacht. Die Substanz soll die Inhibitorbildung bei ungeeignetem C:N-Verhältnis im Nährmedium verhindern (U r a y a m a 1967). Eine weitere, unidentifizierte Fraktion aus dem Fruchtfleisch mehrerer Kulturpilze erhöhte die Zahl der Primordien von *Marasmius* sp. auf Agar (U r a y a m a 1971). Die Untersuchungen an *Agaricus bisporus* wie an den übrigen Species verlieren dadurch an Wert, daß die gewählten Pilzarten sehr wohl auch unter vollsterilen Bedingungen zur Fruchtbildung gelangen. Die Gegenwart der Mikroflora ist damit nicht obligatorisch, und die ertragsfördernden Prinzipien können sowohl Nährstoff- wie Enzymcharakter haben und lediglich zur verbesserten Ernährung des Pilzmyzels beitragen. Die Klärung der schon öfter aufgeworfenen Frage, wie weit eine Deckerde-Mikroflora ein unspezifisches „Fruchthormon“ oder eine seiner Vorstufen liefert, sollte unter Verwendung von Pilzarten versucht werden, die in der generativen Phase immer auf die Gegenwart einer Mikroflora angewiesen sind, die also zu den obligaten Unsterilfruchtern gehören. In der vorliegenden Arbeit werden einige mist- und bodenbewohnende Basidiomyceten durch vergleichenden Anbau auf sterilen Labormedien wie im Freiland auf ihre Beziehung zur Bodenmikroflora in der generativen Phase untersucht.

Material und Methoden

Die Reinkulturen der verwendeten Pilzarten umfaßten Plektenchym-Wildisolate und einige Handelsstämme von *Agaricus*, *Coprinus* und *Stropharia* sp. Ihre Fähigkeit zur sterilen Fruchtbildung auf Agar wurde in Reagenzgläsern ϕ 20 mm geprüft (Nährmedium A: 50 g Malzextrakt, 20 g Agar, 1 l Wasser; B: 50 g Malzextrakt, 20 g Weizenmehl, 20 g Agar, 1 l Wasser). Für die Fruchtbildung auf flüssigen Medien standen 100-ml-Rundkolben für 60 ml sterilisierter Nährlösung zur Verfügung (Nährmedium A: 50 g Malzextrakt, 20 g Weizenmehl, 1 l Wasser; B: 50 g Malzextrakt, 25 g Weizenmehl, 15 g Erbsmehl, 1 l Wasser). Eine verimpfungsfähige, plastische Sterilbrut wurde in 0,7-l-Gläser eingebracht, 2 x 1,5 h im Abstand einer Woche bei 130°C autoklaviert und submers mit dem Kulturpilzmyzel aus einer Schüttelkultur beimpft (Brutsubstrat A: 100% Erbsstroh, 30% Gartenerde, 3% Weizenmehl (V/V); B: 100% Rapsstroh, je 2% Weizen- und Erbsmehl (V/V); C: 100% Bohnenstroh, 50% Buchenwaldstreu (V/V); Substratfeuchte allgemein 200% zum Trockengewicht). Das überdüngte Sterilsubstrat bestand einheitlich aus 1 l Komposterde, 20 g Glukose, 25 g Weizenmehl und 15 g Erbsmehl. Die sterilen Laborsubstrate wurden bei gedämpftem Tageslicht unter Festtemperaturen von 6, 12, 16, 18, 22 und 24°C im Verlauf von 2–10 Jahren unter Einbeziehung aller Jahreszeiten zur Fruchtbildung angeregt. Bei der Auswahl der Unsterilsubstrate war der mögliche Anspruch des Kulturpilzmyzels an spezifische ökologische Bedingungen zu berücksichtigen. Nach Auffindung einer pilzverträglichen Wiesenerde aus insgesamt 9 meistens stark hemmenden Herkünften wurden 0,7-l-Industriegläser mit Erde gefüllt, mit verschiedenen Kulturpflanzen besät und nach Ausbildung des Wurzelsystems mit den Sterilbrutsubstraten A oder C beimpft. Für den Anbau in 4-l-Plasteschüsseln dienten Substratgemische aus 100% Getreidestroh und 25% Rotbuchenmehl (V/V) für Pilzarten der Kategorie I nach Tabelle 1 und maschinell feinhomogenisierte Gemische aus 50% kompostiertem

Pferdemist und 50% Buchen- oder Fichtenwaldstreu der Horizonte $A_{01} \dots A_1$ für die übrigen Pilzarten. Die Substrate wurden nach dem Beimpfen mit den Sterilbrutsubstraten A und C teilweise mit 3 cm un behandelter Gartenerde abgedeckt. In Plasteschüsseln mit 3 l der obigen Nährsubstrate und 1 l mit verschiedenen Kulturpflanzen besäter Erde wurde der Einfluß der veränderten Rhizosphärenmikroflora auf die Fruchtbildung geprüft. Die Freilandimpfung von Wiesenflächen und Gartenparzellen verschiedener Kulturpflanzen erfolgte durch Einbringen von je 20 ccm Sterilbrut in die Wurzelzone der Pflanzen. Die Form der Nestkultur entstand durch Einbetten von etwa 2 l unsterilen Substratgemisches in die Wurzelzone von Kulturpflanzen bei nachfolgender Beimpfung mit 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 h geschüttelt. Das Wasser wurde unverdünnt auf den üblichen Fleischextrakt-Glukose-Pepton-Nährböden zum Nachweis bakterieller Kontaminationen ausplattiert. Eine ergänzende Untersuchung galt der Wirkung von pulverisierter und granulierter Aktivkohle auf die Fruchtanregung von steril- und unsterilfruchtenden Pilzarten. Die Prüfung erfolgte auf Agarsubstrat B, Sterilbrutsubstrat A und dem überdüngten Substrat auf Komposterde in sterilen Rundkolben 500 ml.

Ergebnisse

1. Die vegetative Wachstumsphase auf Fein- und Rohsubstraten

Aus etwa 280 Abimpfungen bodenbewohnender Pilzarten wurden einige Isolate mit hohen Myzelwachstumsraten ausgewählt und bezüglich ihres physiologischen Verhaltens bei der Rückimpfung auf ihr natürliches Substrat in 3 Kategorien eingeteilt (Tabelle 1). Die in der Tabelle verwendete Symbolik hat folgende Bedeutung:

P	Primordium, undifferenziert
Bt	Stagnerender, steriler Button mit unentfaltet bleibendem Hut
S	Sporophor mit Hymenium und Basidiosporen
[S]	Trotz Buttonbildung entwickelt sich Sporophor bei Sterilbelüftung
... 40	Sporophor bis 40 mm Größe
—	Keine Fruktifikation auf allen Substratvarianten
[—]	Myzel wächst nicht in Substrat ein
[+]	Myzel wächst in Substrat ein
—	Substratvariante mit Höchstertrag, optimale ökologische Bedingungen
:36%	Ertrag 36% vom Trockengewicht des organischen Substratanteils
:35 kg/m ²	Ertrag umgerechnet auf ein Beetvolumen von 200 l/m ²
()	Fruktifikation unter septischen Bedingungen
nur mit Kohle:	Primordienbildung nur nach Aktivkohlegabe

Beispiel: **(B:S:150%)** Unter septischen Bedingungen () entwickeln sich auf Substrat B normale Sporophoren S mit einem Ertragsgewicht von 150% zum Trockengewicht des organischen Substratanteils. B ist die optimale Substratvariante ____.

In der Kategorie I sind Pilzarten erfaßt, die zum Abbau von Laubholz befähigt sind und die im Unterschied zum holzzerstörenden Basidiomyceten nur im Kontakt mit unsteriler Erde fruchten. In der Rhizosphäre grüner Pflanzen wird ihr Myzelwachstum nur unwesentlich gefördert, die Bevorzugung der Nähe grüner Pflanzen liegt meist in ihrer Fähigkeit zum Abbau von Pflanzenresten begründet. Die Kategorie II enthält Pilzarten, die auf Wald-, Feld- und Wiesenböden auftreten. Bei der Rückimpfung von Reinkulturbrut auf natürliche Standorte gleichen Charakters versagt das Myzelwachstum jedoch völlig, obwohl gerade *Agaricus campestris* und *A. fissuratus* auf gedüngtem Grasland nahezu epidemisch auftreten. In der Kategorie III werden diejenigen Pilzarten aufgeführt, die sich mittels Sterilbrut auf optimierte Unsterilsubstrate und auf Freilandparzellen übertragen lassen. Die Förderung des Myzelwachstums durch die Rhizosphäre gewisser grüner Pflanzen war bei *Coprinus comatus*, *Agaricus porphyron*, *Lepista nuda* und *Macrolepiota excoriata* eindeutig nachweisbar. *Agaricus macrocarpus*, *A. aestivalis* und *A. bisporus* verhielten sich indifferent.

2. Myzelwachstum und ökologische Nische

Unter den holzerstörenden Basidiomyceten trifft ein Primärersetzer frisch gefällten Holzes auf ein chemisch weitgehend gleichartiges, natursteriles Substrat. Der Folgeersetzer findet ein teilzersetztes Holz mit leicht kontrollierbarem Vorabbaugrad, entsprechendem Nährstoffgehalt und Infektionsgrad vor. Doch selbst bei der Übertragung holzerstörender Pilzarten ist der Impferfolg entscheidend davon abhängig, daß die Substratbeimpfung am richtigen Punkt der Successionskette erfolgt (G r a m s s 1979b). Mist- und Erdssubstrate mit ihrer kaum kontrollierbaren Variation im Gehalt und im Vorabbaugrad der organischen Nährstoffe wie im erreichten Punkt der Successionskette verringern die Chancen einer erfolgreichen Beimpfung wesentlich.

Während die Pilze der Kategorie I frische wie vorzeretzte Pflanzenteile in vivo gleichermaßen verwerten, versagt das Myzelwachstum der Pilze in Kategorie II unter unsterilen Verhältnissen in jedem Fall. Das Pilzmyzel erlischt bereits in den Sterilbrutgefäßen unter der Wirkung von Luft- oder Kontaktinfektionen. Die Beimpfung natürlicher Erdssubstrate oder pflanzlicher Wurzelzonen bleibt damit erfolglos. Als Ursache für die fehlende Resistenz gegen Successionsorganismen kann der Mangel an organischen Spuren erwogen werden, die die Vitalität des Pilzes aufrechterhalten. Als wahrscheinlicher gilt jedoch, daß zum natürlichen Substrat dieser Pilzarten vor allem die lebende Graswurzelzelle gehört (C a y l e y 1934, P o p p e 1970/71). Von ähnlichen Schwierigkeiten wird auch beim Einbringen niederer Pilze in Agrarböden berichtet. Bei der Übertragung antibiotisch aktiver Bodenpilze auf Kulturland zur biologischen Bekämpfung pflanzenpathogener Wurzelpilze blieb die antibiotische Aktivität aus. G a r r e t t (1960) führte das darauf zurück, daß die betreffende Pilzart nur in der geeigneten ökologischen Nische, auf ihrem unmittelbaren Substrat, zur Vermehrung und zur normalen metabolischen Aktivität befähigt ist. Unter den Pilzarten der Tabelle 1 bestätigt *Macrolepiota excoriata* als Übergangstyp zwischen den Kategorien II und III die entscheidende Bedeutung von ökologischen Faktoren für das Myzelwachstum. Der Pilz verwertet Unsterilsubstrate in vitro praktisch nur in Gegenwart gewisser Pflanzenwurzeln.

3. Sterilfruchter und obligate Unsterilfruchter

Ein relativ hoher Anteil der Pilzarten nach Tabelle 1 kam auf Sterilsubstraten zum Ertrag. Das vereinzelte Vorkommen bakterieller Kontaminationen an der Basis der Fruchtkörper ergab, daß die nachgewiesenen Bakterien als zufällige Verunreinigungen auftraten und nicht in ursächlicher Beziehung zur Fruchtbildung standen. Die vorliegenden Ergebnisse weisen *Agaricus lanipes*, *A. aestivalis*, *A. macrocarpus*, *A. bisporus*, *Lepista nuda* und *Macrolepiota excoriata* als zuverlässige Sterilfruchter aus, da sie in Reinkultur fertile Sporokarprien bilden. Bei *A. bisporus* gilt die Einschränkung, daß nur einige der Stämme in sterilem Milieu sporenreife Fruchtkörper erzeugen. Sie erreichten bis zu 120 mm Größe auf sterilisierten Rotbuchenbrettchen mit etwas Sterilbrutsubstrat A als Anwachshilfe. Ein Übergangsverhalten zeigen *Agrocybe praecox*, *Agaricus campestris*, *A. edulis*, *Coprinus comatus*, *Macrolepiota procera* und *Marasmius oreades* mit der Bildung stagnierender Primordien, die höchstens das Buttonstadium erreichten. Als vermutlich obligate Unsterilfruchter erscheinen *Stropharia rugoso-annulata*, *Agaricus fissuratus* und *A. porphyrizon*. Das Aufstreuen von Aktivkohle auf voll durchwachsene Sterilsubstrate blieb bei den Sterilfruchtern *A. macrocarpus*, *A. aestivalis* und *A. bisporus* ohne zusätzliche Wirkung auf die Sterilfruchtbildung, verfrühte aber den Ertrag bei *A. edulis* und *Macrolepiota excoriata*. *Agaricus fissuratus*, *Macrolepiota procera* und *Marasmius oreades* zeigten bisher nur in Verbindung mit Kohlegaben sehr vereinzelte Primordienbildung. *Agaricus cam-*

pestris und *Coprinus comatus* blieben ebenso wie die typischen Unsterilfruchter von Aktivkohle unbeeinflusst.

4. Der Einfluß von Begleitpflanzen auf die Fruktifikation

Begleitpflanzen mit ihren typischen Rhizosphärenpopulationen nehmen direkten Einfluß auf die Fruchtanregung oder wirken indirekt über den Weg des verbesserten Myzelwachstums. Bei *Agrocybe praecox*, *Stropharia rugoso-annulata*, *Agaricus macrocarpus* und *A. bisporus* trug die Rhizosphäre grüner Pflanzen kaum zur intensiven Myzelentwicklung bei. In 4-l-Schüssel-Versuchsreihen von *Agrocybe praecox* mit allgemein guter Fruchtbildung ergab sich ein leichter Ertragsvorteil für die mit Raigras (*Lolium perenne* L.) besäten Schüsseln. Bei Neigung zu ungenügender Fruchtbildung war die Zahl der fruchtenden Proben mit Graszone um einige 100% höher als die der graslosen Proben. Die ertragsfördernde Wirkung wird in einer von der Begleitpflanze ausgehenden Begünstigung der zur Fruktifikation beitragenden Mikroflora gesehen. *Agaricus macrocarpus* wurde im Ertrag durch im Freiland entnommene Rasen von Drahtschmiele (*Deschampsia flexuosa*) teilweise um 14 bis 27% gefördert und, bei Verwendung anderer Rasenherkünfte, stark gehemmt (siehe Abschnitt 5). Auch in diesem Fall kann der Einfluß nur über die Mikroflora erfolgen. Ein indirekter Einfluß der Begleitpflanze und ihrer Rhizosphärenmikroflora auf den Pilzertrag wurde bei *Coprinus comatus*, *Agaricus porphyrizon* und *Lepista nuda* nachgewiesen, also bei Pilzarten, deren Myzelwachstum in der pflanzlichen Wurzelzone gefördert wurde. Die verstärkte Sklerotien- bzw. Fruchtkörperbildung mußte damit vor allem in den verbesserten Ernährungsbedingungen des Myzels begründet sein.

5. Der direkte Einfluß bakterieller Populationen auf den Ertrag der Sterilfruchter

Verschiedene Herkünfte wild gewachsener Rasen von *Deschampsia flexuosa* beeinflussten den Ertrag des Sterilfruchters *Agaricus macrocarpus* positiv und negativ. Um den Einflußfaktor zu identifizieren, wurden in zwei Wiederholungen Chargen von je 80 x 0,7-l-Gläsern mit Sterilbrut A gefüllt, wahllos in 4 Gruppen geteilt und nach dem Durchwachsen an der Stirn z. T. mit 3 cm Deckerde bedeckt bzw. zusätzlich mit einer Aufschwemmung der Rhizosphärenmikroflora einer hemmenden Herkunft von *D. flexuosa* begossen (Tabelle 2). Während der Ertrag des Sterilfruchters *Agaricus bisporus* durch unsterile Deckerde entscheidend gefördert wird, verringerte die Deckerde bei *A. macrocarpus* den Ertrag auf 75%. Die Verwendung der Bakterienaufschwemmung von *D. flexuosa* als Gießwasser reduzierte den Ertrag um weitere 17%. Mit der Inaktivierung der Bakterienaufschwemmung durch Pasteurisation vor dem Vergießen wurde die zusätzliche Ertragsdepression vermieden. Der Einfluß auf die Ertragshöhe ist damit rein mikrobieller Natur. Eine analoge Versuchsreihe wurde mit 2 Stämmen von *Lepista nuda* auf 0,5-l-Sterilblöcken mit dem überdüngten Kompost-Glukose-Weizenmehl-Erbsmehl-Substrat angelegt. Die durchwachsenen Blöcke wurden nach dem Auswerfen aus dem Kulturgefäß in 4-l-Plasteschüsseln mit Bausand, schwarzer Gartenerde, Komposterde verschiedener Herkunft und Buchenwaldstreu eingebettet. *L. nuda* kam in allen Erdvarianten zum Ertrag. Die Unterschiede in der Ertragsmenge waren nicht signifikant, so daß die Art der Bodenmikroflora hier keine Bedeutung zu haben scheint.

6. Der Zusammenhang Fruchtkontinuität und Klimafaktor

Die meisten der Pilzarten nach Tabelle 1 werden im Freiland während der gesamten Vegetationsperiode gefunden. Entsprechend groß war auch der Temperaturbereich, in dem sie unter Laborbedingungen zur Fruchtbildung gelangten. *Lepista nuda* gilt dagegen als aspekttreue Pilzart und erscheint nur in den Herbst- und Wintermonaten. Im

Klimaraum konnten jedoch zu allen Jahreszeiten Fruchtkörper erhalten werden, wenn das Temperaturlimit von 2 bis 16°C eingehalten wurde. *Agrocybe praecox* bildet in Freilandkultur nur eine Ertragswelle in der Zeit von Ende Juni bis Anfang Juli (G r a m s s 1978) und weicht damit als diskontinuierlich fruchtende Pilzart (D-Fruchter) von allen kultivierbaren Pilzarten ab, die unter konstanten Temperaturen mehrere Ertragswellen bilden können. Eine abgestufte Temperaturbehandlung führte schließlich auch bei *A. praecox* in 4-l-Plasteschüssel-Kulturen zur Erzielung zweier aufeinanderfolgender Ertragswellen. Die Kulturen wurden nach Lagerung bei 2°C (3 Monate) in 14°C überführt und nach Beerntung erneut für 3 Monate bei 2°C gelagert. Die zweite Ertragswelle entstand wieder bei 14°C. Fortgesetzt konstante Temperaturen im Bereich von 2 bis 14°C waren wirkungslos. Mit dieser Temperaturfolge wird praktisch die Frühjahrserwärmung im Freiland nachgebildet. Die übrigen Pilzarten der Tabelle 1 vertrugen Temperaturbereiche von 6 bis 22°C, im Fall von *Stropharia rugoso-annulata*, *Agaricus aestivalis* und *A. edulis* mindestens 6 bis 24°C.

Diskussion

Die Einbringung bestimmter Mikroorganismen in ein im biologischen Gleichgewicht befindliches ökologisches System wie unbehandelte Gartenerde führte wiederholt zu Fehlschlägen (G a r r e t t 1960). Die bodenbewohnenden Pilzarten der Kategorie I mit ihrer Bevorzugung pflanzlicher Reste jeden Vorabbaugrades können durch Beimischung von Strohteilen in den Boden sichtbar zu Myzelwachstum und Fruktifikation angeregt werden. Ihre natürliche Konkurrenzkraft reicht zur Unterdrückung der Substratmikroflora aus. Ähnliches gilt für die Pilzarten nach Kategorie III. Einen starken Kontrast hierzu bildet das völlige Versagen der Pilzarten nach Kategorie II auf Unsterilsubstraten aller Art, ihr Scheitern an der antagonistischen Wirkung der Substratmikroflora. Zu den Hauptwirkungen des Antagonismus zählen der selektive Nährstoffentzug aus dem Substrat, die Verschiebung der pH-, E_h -* und a_w ** -Werte in den ungünstigen Bereich und die Substratanreicherung mit toxischen Phenolen, Ketonen, Alkoholen und Antibiotika (M o s s e l 1971). Auf Holz und frischen Pflanzenteilen steigt der Anwacherfolg eines Erstbesiedlers mit der Geschwindigkeit seines Myzelwachstums, die zur schnellen Substratbesiedlung und zur bevorzugten Verwertung der löslichen Kohlenhydrate beiträgt. Pilzarten mit antibiotischer Aktivität können mit dieser Eigenschaft den Nachteil einer geringen Wachstumsgeschwindigkeit nicht ausgleichen (H u l m e & S h i e l d s 1970). Das Wachstum der niederen Pilze im Substrat wird durch einen unspezifischen „staling factor“ gehemmt, der als selbsterzeugter Inhibitor das Myzelwachstum verlangsamt, Vakuolation in den Hyphen auslöst, die Bildung asexueller Sporenformen stimuliert und gleichzeitig deren Keimung hemmt (P a r k & R o b i n s o n 1964). Mit der Wirkung dieses „staling factors“ wäre zumindest das Versagen der niederen, von Garrett in den Boden gebrachten Pilzarten zu erklären. Basidiomyceten sind gegenüber dem „staling factor“ unempfindlich. Deshalb beginnt in diesem relativen Ruhestadium die Ausbreitung des Myzels der Basidiomyceten in derartig vorinfizierten Substraten (G r a m s s, unveröff.). Mit den obigen Wirkungen des Antagonismus allein kann die versagende Konkurrenzkraft der Pilzarten nach Kategorie II nicht erklärt werden, da sie hohe

* E_h = Redoxpotential in Volt zwischen Lösungen unterschiedlicher Konzentration

** a_w = Wasseraktivität = $\frac{\text{Wasserdampfdruck über dem Medium bei gegebener Temperatur}}{\text{Dampfdruck von purem Wasser bei derselben Temperatur}}$
 charakterisiert die osmotische Situation im Medium

Myzelwachstumsraten besitzen und eine gewisse Toleranz gegen mikrobielle Toxine zeigen. Für *Agaricus campestris* mit seiner erstaunlich geringen Resistenz gegen Succession in vitro wie auch für den widerstandsfähigeren *A. arvensis* wird von Cayley (1934) und Poppe (1970/71) die Existenz einer obligaten Wurzelsymbiose mit Wiesengräsern angenommen, da intrazelluläre Hyphen in den Wurzelzellen nachgewiesen wurden. Während *A. arvensis*, *A. edulis* und *A. bisporus* in der Graswurzelzone noch reichlich Erdmyzel bildeten, beschränkte sich das Außenmyzel bei *A. campestris* allein auf die Wurzelnähe und die Basis der Fruchtkörper. Nichtsdestoweniger versagte die künstliche Beimpfung von Grassoden im Freiland durch Successionserscheinungen an der Sterilbrut bei allen grasbegleitenden Champignonarten völlig (Poppe 1970/71). Es wird vermutet, daß hierzu die Art der Bodenmikroflora zunächst radikal geändert werden muß, wie es im Normalfall durch Jauchedüngung und durch den lokalen Auswurf tierischer Exkreme auf Grasflächen auch geschieht. Weiterhin wird zumindest bei holzbewohnenden Pilzarten der Spore im antagonistischen Milieu eine größere Infektionskraft zugeschrieben als dem Kulturmyzel (Gramss 1979b). Der in Tabelle 1 ausgewiesene Anwachsenerfolg von *Macrolepiota excoriata* allein in der Wurzelzone grüner Pflanzen zeigt jedoch einen weiteren Weg zur aktiven Veränderung der ökologischen Bedingungen mit Hilfe des wohlbekannten Rhizosphäreneffekts (Macura & Vančura 1965). Die Vermehrung und Veränderung der mikrobiellen Populationen in der Rhizosphäre trägt bei *Agrocybe praecox*, *Agaricus porphyrizon* und *Lepista nuda* zu einer gewissen Ertragssteigerung bei, während steril fruchtende Pilzarten wie *Agaricus macrocarpus* durch gewisse Populationen von Rhizosphärenmikroorganismen im Ertrag gefördert, aber auch stark gehemmt werden können. Eine mittelbare Wirkung der Rhizosphäre auf den pilzlichen Ertrag liegt in der Verbesserung des Myzelwachstums einiger bodenbewohnender Basidiomyceten in der Nachbarschaft gewisser Kulturpflanzen. Diese Beobachtung kann zur Klärung des Wesens der ökologischen Nische beitragen. In bezug auf die Fruchtbildung gilt die Existenz eines unspezifischen, von einer Bodenmikroflora erzeugten Fruchthormons oder einer seiner Vorstufen als unwahrscheinlich. Bei der am besten untersuchten Pilzart, *Agaricus bisporus*, stellt sich trotz fortdauernden „Reizes“ durch die Deckerde-Mikroflora nach der ersten Ertragswelle das Myzel wieder auf den vegetativen Stoffwechsel um, was sich im Wechsel der Atmungsintensität und im Verschwinden der Tyrosinase- zugunsten der Laccaseaktivität ausdrückt (Cochrane 1958), die den Angriff auf die Ligninbestandteile im Substrat anzeigt. Die Neigung zur Fruktifikation ist damit im gleichen Maß vom Ernährungszustand des Myzels abhängig wie auch von rein äußeren Faktoren, unter denen die Temperatur, besonders bei diskontinuierlich fruchtenden Pilzarten wie *Agrocybe praecox*, eine Schlüsselstellung einnimmt. Selbst der Wirkungsmechanismus der bakteriellen Populationen auf die Fruchtanregung ist noch Gegenstand von Kontroversen. Während einige Autoren bei *Agaricus bisporus* die Anwesenheit des lebenden Bakteriums für unentbehrlich halten und ihr eine absorbierende Wirkung zuschreiben, zeigen Park & Agnihotri (1969) die Wirksamkeit zellfreier, bakterieller Exsudate auf die Fruchtkörperinduktion. Von größerer Wichtigkeit erscheint es jedoch, die Untersuchungen zur Fruchtanregung mit den als vermutlich obligate Unsterilfruchter erkannten Pilzarten zu wiederholen. Die Bildung normaler Basidiokarprien von *A. bisporus* auf sterilen Rotbuchenbrettchen und von *Stropharia rugoso-annulata* auf deckerdefreier, aber mit Kontaktinfektionen verunreinigter, zwei Jahre alter Sterilbrut auf Weizenstroh-Rotbuchenmehl könnte andeuten, daß der Begriff des „Unsterilfruchters“ mit der Auffindung geeigneter Sterilsubstrate seine Existenzberechtigung verliert.

Tabelle 1
Fruchtbildung von bodenbewohnenden Basidiomyceten auf verschiedenen Substraten

Pilzart (Zahl der Zuchtstämme)	Agarplatte		Flüssigkultur		Sterilbrutsubstrat		Überdüngtes Substrat im Stehkolben, steril	Unsterile Erde in Rhizosphäre grüner Pflanzen, 0,7 l	Optimiertes Unsterilsubstrat, 4 l-Schüssel	Optimiertes Unsterilsubstrat mit grünen Pflanzen, 4 l	Beetparzellen grüner Pflanzen in Garten-erde	Nestkultur in Rhizosphäre grüner Pflanzen
	A	B	A	B	A	B C						
I Erdsaprophyten mit Bevorzugung frischer und älterer Pflanzenteile in Erde												
<i>Agrocybe praecox</i> (17)	B:P ... 1 x	—	—	—	—	—	—	(+)	<u>(S:36%)</u>	(S:41%)	(S)	(S)
<i>Stropharia rugosoannulata</i> (4)	—	—	—	—	—	—	—	(+)	<u>(S:43%)</u>	(S:35%)	(S)	(S)
II Bodenbewohner, die in Kultur nicht auf Unsterilsubstrat anwachsen												
<i>Agaricus campestris</i> (16)	B:P ... 8 x	—	—	—	A:P ... 6 x	P ... 0,7	P ... 0,7	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)
<i>Agaricus fissuratus</i> (1)	—	—	—	—	—	—	P ... 0,7	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)
<i>Agaricus lanipes</i> (1)	B:Bt ... 5	—	—	—	B:S:130%	—	<u>S ... 80</u>	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)
<i>Marasmius oreades</i> (3)	—	—	—	—	—	—	P ... 2	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)
III Erdsaprophyten, die in Kultur auf Unsterilsubstraten anwachsen												
<i>Agaricus aestivalis</i> (2)	A+B:Bt...16	A+B:S...40	—	—	A:S:90%	—	<u>S:35 kg/m²</u>	(+)	(S:0–11%)	(S:0–23%)	—	(+)
<i>Agaricus bisporus</i> (5)	A:P ... 5 x	—	—	—	B:Bt ... 8 x	P ... 3	P ... 3	(S ... 30)	<u>(S:60%)</u>	(S)	(S)	(S)
<i>Agaricus edulis</i> (2)	A:P ... 3 x	A:P ... 2 x	—	—	A:P ... 3	P ... 8	—	—	<u>(S:45%)</u>	—	—	—
<i>Agaricus macrocarpus</i> (3)	A+B:Bt...7	B:Bt ... 12	—	—	A:S:150%	—	<u>S:36,5kg/m²</u>	(S ... 20)	(S:66%)	<u>(S:75%)</u>	—	(S:28%)
<i>Agaricus porphyri- zoon</i> (2)	—	—	—	—	—	—	—	(S ... 25)	(S:0–5%)	<u>(S:2–5%)</u>	(S)	(S)
<i>Coprinus comatus</i> (6)	B:P ... 0,7	—	—	—	<u>(A:S:105%)</u>	—	—	(P ... 3)	(S:45%)	—	(+)	(+)
<i>Lepista nuda</i> Ln2 (34)	—	—	—	—	C:Bt ... 20	Bt ... 40	—	(S ... 20)	(S:6%)	(S:14%)	(+)	<u>(S:16%)</u>
<i>Lepista nuda</i> Ln1 (4)	A:Bt ... 5	—	—	—	—	—	[S] ... 80	(S ... 16)	(S:4%)	(S:13%)	(+)	<u>(S:14–22%)</u>
<i>Macrolepiota excoriata</i> (1)	B:P ... 0,4	—	—	—	A:P ... 0,8 nur mit Kohle	—	<u>S:19kg/m²</u>	(P ... 4)	(-)	(-)	—	—
<i>Macrolepiota procera</i> (6)	B:P ... 0,4 nur mit Kohle	—	—	—	B:Bt ... 6 x	P ... 2 nur mit Kohle	—	—	<u>(S)</u>	—	—	(S)

x Fruktifikation nur bei wenigen Stämmen der Pilzart

Tabelle 2

Wirkung einer Deckerde-Mikroflora auf den Ertrag des Sterilfruchtlers *Agaricus macrocarpus*. Signifikanz $P = 5\%$.

SG = Schwarze Gartenerde mit 8% Humus.

Art der Deckerde	Art der Gießwassergaben	Durchschnl. Ertrag/0,71-Glas	Ertragsrelation
ohne	Leitungswasser	157 g	100%
SG	Leitungswasser	117 g	75%
SG	Wurzelballen-Waschwasser von <i>Deschampsia flexuosa</i> ,	91 g	58%
SG	Wurzelballen-Waschwasser von <i>Deschampsia flexuosa</i> 24 h bei 60°C pasteurisiert	128 g	81%

Literatur

- CAYLEY, D. M. (1934) – Natural observations on, and cultural experiments with wild and cultivated forms of edible mushrooms. *Trans. Br. mycol. Soc.* 19: 344–346.
- COCHRANE, V. W. (1958) – *Physiology of fungi*. New York, London.
- EGER, G. (1961) – Untersuchungen über die Funktion der Deckschicht bei der Fruchtkörperbildung des Kulturchampignons. *Arch. Mikrobiol.* 39:313–334.
- GARRETT, S. D. (1960) – *Biology of root-infecting fungi*. Cambridge.
- GRAMSS, G. (1978) – Der Anbau von Speisepilzen. Bedingungen für die Fruchtkörperbildung in Kultur. S. 85–87. In MICHAEL E., B. HENNIG, H. KREISEL: *Handbuch für Pilzfreunde I*. Dritte Auflage. Jena.
- (1979a) – Die Fruchtbildung höherer Pilze II. Holzerstörende Basidiomyceten. *Z. Mykol.* 45: 195–208.
- (1979b) – Some differences in response to competitive microorganisms deciding on growing success and yield of wooddestroying edible fungi. *Mushr. Sci.* 10: 265–285.
- HULME, M. A. & J. K. SHIELDS (1970) – Biological control of decay fungi in wood by competition for non-structural carbohydrates. *Nature (Lond.)* 227:300–301.
- LONG, P. E. & L. JACOBS (1974) – Aseptic fruiting of the cultivated mushroom, *Agaricus bisporus*. *Trans. Br. mycol. Soc.* 63:99–107.
- MACURA, J. & V. VANČURA (1965) – *Plant microbes relationships*. Prague.
- MOSSEL, D. A. A. (1971) – Microbial culture media as ecosystems, pp. 15–39. In BRAGT J. van, D. A. A. MOSSEL, R. L. M. PIERIK & H. VELDSTRA: *Effects of sterilization on components in nutrient media*. Misc. Papers 9. Wageningen.
- PARK, D. & P. M. ROBINSON (1964) – Isolation and bioassay of a fungal morphogen. *Nature (Lond.)* 203:988–989.
- PARK, J. Y. & V. P. AGNIHOTRI (1969) – Bacterial metabolites trigger sporophore formation in *Agaricus bisporus*. *Nature (Lond.)* 222:984.
- POPPE, J. A. (1970/71) – *Natuurstudie en vergelijkende reinkultuur van obligaat en fakultatief grasbewonende Psalliota's*. Diss. Gent.
- URAYAMA, T. (1967) – Initiations of pinheads in *Psilocybe panaeoliformis* caused by certain bacteria. *Mushr. Sci.* 6: 141–156.
- (1971) – Influence of extracts from fruit bodies of *Agaricus bisporus* and some other hymenomycetes upon pinhead initiation in *Marasmius* species. *Mushr. Sci.* 8: 647–655.

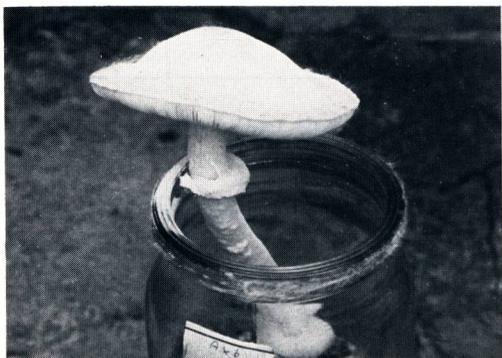
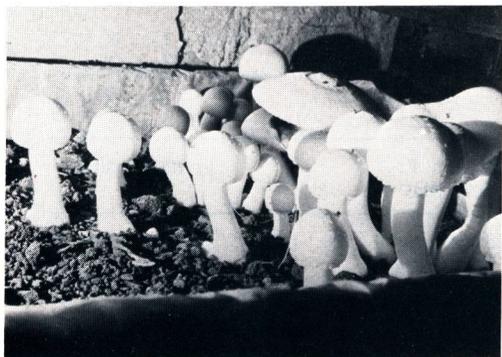


Abb. 1 (links oben): *Agaricus macrocarpus* in der Kistenkultur auf Pferdemist-Buchenwaldstreu-Gemisch mit Deckerde. – Abb. 2 (rechts oben): *Agaricus-aestivalis*-Fruchtkörper im Rundkolben 100 ml auf Nährlösung B, Hutdurchmesser 40 mm. – Abb. 3 (links unten): *Macrolepiota excoriata* auf überdüngtem Sterils substrat im 0,7-l-Glas. Der Fruchtansatz erfolgte steril. – Abb. 4 (rechts unten): *Agrocybe præcox* in 4-l-Plasteschüsseln mit und ohne grüne Begleitpflanzen.

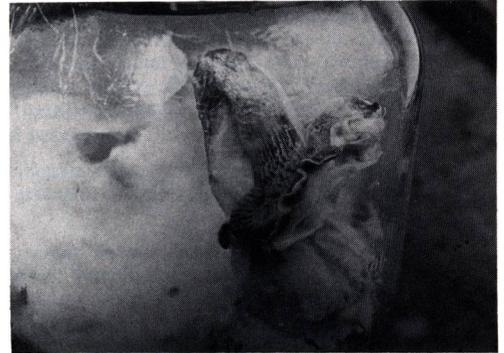
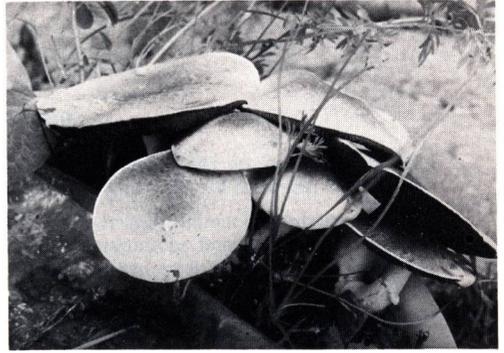


Abb. 5 (links oben): *Lepista nuda* mit Normalfruchtkörpern auf überdüngtem Sterilsubstrat, für die Aufnahme dem Sterilgefäß entnommen. – Abb. 6 (rechts oben): *Agaricus porphyizon* in einer 4-l-Plasteschüssel mit Begleitpflanze. – Abb. 7 (links unten): *Coprinus comatus* auf Sterilsubstrat A, das nur mit einer Lage unsteriler Deckerde fruchtet. – Abb. 8 (rechts unten): *Lepista nuda* mit desorientiertem Hut im sterilen 2-l-Gefäß ohne Fremdbelüftung.



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: 1980

Band/Volume: [46_1980](#)

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

Artikel/Article: [Die Fruchtbildung höherer Pilze III Mist- und bodenbewohnende Basidiomyceten 221-231](#)