

## Zur Kenntnis des Antagonismus zwischen *Streptomyceten* und Pilzen

Von Hans-Jürgen R e h m \*

Mit 3 Abbildungen (Tafel IV)

Wenn man nach den vielen Untersuchungen über Antibiotika, über die vielen antagonistisch wirkenden Stoffe aus Mikroorganismen wieder darauf zurückgeht, sich mit dem Zusammenleben der Mikroorganismen untereinander und den Antagonismen am natürlichen Standort zu beschäftigen, so ist dies eine ganz natürliche Entwicklung. Damit werden keine eigentlich neuen Untersuchungen begonnen, sondern vielmehr die Arbeiten wieder aufgenommen, die vor einiger Zeit durch die zunächst aktuelleren Untersuchungen über die frisch entdeckten Antibiotika zurückgestellt worden waren.

Der sehr umfangreiche Begriff des Antagonismus zwischen *Streptomyceten* und Pilzen soll für die folgenden Untersuchungen stark eingeeengt werden. Es interessieren hier besonders die folgenden Fragen: Beeinflussen die antibiotisch aktiven *Streptomyceten* ihre »Bodennachbarn«, die Pilze, auch am natürlichen Standort durch Antagonismen, oder treten diese uns nur als reine Laborwirkung entgegen, die am ökologischen Standort beider Partner keine Bedeutung hat bzw. gar nicht vorhanden ist?

Wenn die meisten Untersuchungen auch im Labor durchgeführt wurden, so ist das Ziel doch immer ein Schluß auf die Beziehungen zwischen *Streptomyceten* und Pilzen am natürlichen Standort gewesen. Um zu derartigen Schlüssen zu kommen, wurden die verschiedenen Mikroorganismen in Mischkultur miteinander kultiviert und ihr Verhalten mit verschiedenen Methoden studiert.

Pilze wurden schon früher miteinander in Mischkultur untersucht (R e i n h a r d t 1892). Seit den Arbeiten von L u t z (1909) und H a r d e r (1911) hat neben vielen anderen besonders O p p e r m a n n (1951) das betreffende Problem wieder aufgegriffen und eine gewisse Übersicht über das Verhalten von einigen *Basidiomyceten* miteinander gegeben. T a h a (1953) untersuchte besonders die äußeren Einflüsse auf die gegenseitigen Beziehungen zwischen *Fusarium semitectum* und *Alternaria tenuis*. In ähnlicher Richtung lagen auch die früheren Untersuchungen von P o r t e r (1924), M a c h a c e k (1929), B r o a d f o o t (1933), A r r i l a g a (1935), L a l (1939) u. v. a. Gelegentlich wurden bestimmte Einteilungen der Antagonismen, die in Mischkultur auftreten können, gegeben. Die Zweckmäßigkeit solcher Schemen ist aber nur sehr bedingt.

Im allgemeinen hatten die Untersuchungen etwa das folgende Resultat: Pilze können sich untereinander entweder neutral, schwach antagonistisch oder stark antagonistisch verhalten. Gewisse äußere Bedingungen beeinflussen diese Beziehungen der Pilze untereinander z. T. wesentlich, z. T. unwesentlich. Als wesentlicher Faktor beeinflusst besonders das Substrat, als weniger wesentlicher Faktor die Temperatur diese Antagonismen, obwohl hierüber die Meinungen stark auseinandergehen.

Einen Einfluß von *Streptomyceten* auf Pilzentwicklungen beobachtete erst W i n t e r (1950 und 1950 a), der gelegentlich einen Bewuchs von Pilzhyphen (*Ophiobolus graminis*) mit *Streptomyceten* feststellte. Von einer Besprechung der vielen antibiotischen Wirkungen von *Streptomyceten* auf Pilze, die man schon lange vorher beschrieb, sei hier abgesehen.

Es ist außerordentlich schwierig, besonders in stofflicher Hinsicht, eine *Streptomyceten*wirkung auf Pilze im Boden nachzuweisen. Irgendwelche gebildeten Hemmstoffe lassen sich schwer isolieren und noch schwerer identifizieren. Sie diffundieren im Boden sehr schlecht, zumindest schwer berechenbar, und befinden sich im allgemeinen schon aus diesem Grunde nur in unmittelbarer Nähe der *Streptomyceten*kolonien.

\* Aus dem Institut für Mikrobiologie der Humboldt-Universität Berlin.

Da die meisten Pilze außerordentlich schnell wachsen, so liegt der Gedanke hier sehr nahe, daß sie den Antibiotikabildungszentren und -wirkungszentren der *Streptomyceten* regelrecht davonwachsen. Eine Antibiotikawirkung der *Streptomyceten* im Boden müßte also schon aus diesen Gründen nur eine Bedeutung am Mikrostandort haben und auch hier nur dann wirksam werden, wenn der betreffende Pilz direkt an die *Streptomyceten*-kolonie heranwächst und dann von dieser gehemmt wird.

Hinzukommt, daß viele Antibiotika stark an die Bodenkolloide adsorbiert und oft noch, besonders bei Niederschlägen, stark verdünnt werden; viele Hemmstoffe erliegen sicher auch zum großen Teil den zersetzenden Einflüssen des Bodens. Aus allen diesen Gründen scheint es fast unmöglich, dem Antagonismus der *Streptomyceten* gegen Pilze im Boden eine Bedeutung beizumessen, wenn nicht einige Beobachtungen vorlägen, die diesen Erwägungen widersprechen.

Es ist gelegentlich meist mit mittlerem, z. T. auch mit gutem Erfolg gelungen, einige Pilze durch Superinfektion des Bodens mit antibiotisch aktiven *Streptomyceten* zu bekämpfen (K u b l j a n o w s k a j a 1952 und M a c h 1956). Auch eigene Versuche in dieser Richtung hatten zu relativ gutem Erfolg geführt (R e h m 1953).

So konnten Roggenkaryopsen, die mit *Fusarium culmorum* oder *Fusarium nivale* infiziert worden waren, durch *Streptomyceten*, die gegen diese Pilze antibiotisch wirkten, zwar nicht in jedem Falle vor einer Infektion geschützt werden, doch ließ sich diese auf etwa  $\frac{2}{3}$  der Kontrollen einschränken. Hier liegt ein Widerspruch zu den oben erwähnten Erwägungen vor. Dieser Widerspruch wurde seinerzeit von uns bei den eigenen Ergebnissen damit erklärt, daß im betreffenden Fall die Koleorrhiza und die Koleoptile des Getreides nach dem Absterben den im Überschuß vorhandenen antibiotischen *Streptomyceten* als Nährstoffquellen dienten. Der Mikrostandort der Antibiotikabildung der *Streptomyceten* lag also direkt an der Pflanze, und zwar an den Stellen, an denen die Pilze ihre Infektion begannen.

Sicher spielt dieser Effekt eine nicht unbedeutende Rolle bei der antagonistischen Wirkung der *Streptomyceten* bei Superinfektionen, aber es wirkt hier noch eine andere Tatsache mit, deren Deutung das Ziel der folgenden Untersuchungen war.

Schon W i n t e r (1950) beobachtete in Versuchen mit völlig anderer Problemstellung eine gelegentliche Anreicherung von *Streptomyceten*mycelien in der Nähe gewisser Pilzhyphen. In eigenen früheren Untersuchungen (R e h m 1954) gelang es, diese Beobachtungen zu bestätigen und stark zu erweitern.

Es wurde außerordentlich häufig beobachtet, daß sich verschiedene *Streptomyceten*-stämme an den Hyphenspitzen einer Reihe von Pilzen besser entwickeln als in weiterer Entfernung. Es bilden sich sogenannte kleine charakteristische Anreicherungen. Derartige Kolonien wurden z. B. bei *Stemphylium*, bei *Alternaria tenuis*, aber auch bei *Fusarium* u. a. beobachtet, wenn diese in Mischkultur mit bestimmten *Streptomyceten*-stämmen gezüchtet wurden. Nach eingehenden Studien an einem *Streptomyces-albus*-Stamm und *Aspergillus niger* in Mischkultur konnte die folgende Gesetzmäßigkeit dieser Entwicklung der *Streptomyceten* an den Pilzhyphen festgestellt werden: Nach der erwähnten Anreicherung an den Hyphenspitzen wurde sehr häufig eine parallele Anlagerung von *Streptomyceten*mycelien an den Pilzhyphen beobachtet (Taf. IV ob. links). Wenn die *Streptomyceten* einige Zeit parallel neben den Hyphen entlanggewachsen waren, so fand man bald auch kurze Mycelien der *Streptomyceten*, die gegen die Pilzhyphen ausgesandt wurden. Die Bedeutung dieser Mycelien kann noch nicht eindeutig geklärt werden, aber es ist anzunehmen, daß sie ein besonderes Stadium der nun beginnenden Pilzinfektion mit *Streptomyceten* darstellen. Es entsteht darauf eine innige Verbindung zwischen Pilz und *Streptomyceten*, die sich mit allen zur Verfügung stehenden methodischen Mitteln mechanisch nicht mehr trennen läßt (Taf. IV ob. rechts). Auch mit Hilfe verschiedenster Färbemethoden konnte nur immer wieder die innige Verbindung zwischen beiden Partnern bestätigt werden. Bald ist die Pilzhyphne völlig von dem *Streptomyceten*-mycel umgeben. Zunächst werden nur begrenzte Hyphenabschnitte umgeben, später aber auch große Bezirke des Pilzmycels, so daß schon eine merkliche Beeinflussung des

Pilzes durch den *Streptomyceten* stattfinden kann. Es findet ein offensichtlicher Parasitismus statt, der bis zur direkten Abtötung des Pilzmycels führen kann, was sich am deutlichsten im völligen Turgorverlust der Hyphen äußert (Taf. IV unten). Der *Streptomycet* bildet nach dem Abschluß seiner Entwicklung Sporen, die das Pilzmycel streckenweise außerordentlich dicht besetzen können.

Der Parasitismus des *Streptomyceten* auf dem Pilz geht schließlich in einen Saprophytismus über, bei dem sich die *Streptomyceten* ausschließlich von Pilzmycelien u. a. ernähren können, wenn diese mit etwas Feuchtigkeit als einzige Nährstoffquelle dargeboten werden.

Zwischen Pilzen und *Streptomyceten* besteht auf Grund dieses Parasitismus ein gewisses Gleichgewicht. Es wird auf der einen Seite, wenn *Aspergillus niger* und *Streptomyces albus* als Versuchsobjekte genommen werden, durch die Entwicklungsgeschwindigkeit des Pilzes, durch seine Säurebildung und auch durch die Substratausnutzung und der damit verbundenen Substratverarmung bestimmt. Auf der anderen Seite stehen die Stärke des Parasitismus der *Streptomyceten* und die Stärke der Hemmstoffabsonderung, ebenfalls verbunden mit der Substratausnutzung, dagegen.

Man kann nun dieses Gleichgewicht durch Veränderung der eben besprochenen Faktoren willkürlich auf die eine oder andere Seite verschieben. Damit gewinnt im Maximum entweder der Pilz oder der *Streptomycet* die Oberhand. Die antagonistischen Beziehungen beider Partner reagieren außerordentlich empfindlich auf irgendwelche äußeren Veränderungen, und man hat nun ein antagonistisches Modellsystem zur Hand, mit dem die einzelnen Stadien und die äußeren Einflüsse des Antagonismus studiert werden können.

Es soll hier nicht auf die oft recht verwickelten Beziehungen beider Teile in Mischkultur eingegangen werden (vergl. R e h m 1957). Allgemein hat es sich gezeigt, daß z. B. unter angenähert gleichen Bedingungen für beide Teile zunächst eine ziemlich gleichzeitige Entwicklung abläuft. Je nach der Aktivität des *Streptomyces-albus*-Stammes ist der Parasitismus mehr oder weniger stark. Bei guter Antibiotikabildung ist auch die Pilzschädigung recht ausgeprägt. Wenn beide Teile ihre Entwicklung abgeschlossen haben, folgt zunächst ein Ruhestadium, dann eine ausschließliche Entwicklung des Pilzes, der den Rest des Substrates auszunutzen beginnt. Nach der Pilzkonidienbildung folgt, falls noch genügend Nährstoffe im Substrat vorhanden sind, eine zweite *Streptomyceten*-entwicklung. Bezeichnend für die zweiten Entwicklungen der Organismen ist es, daß sie auch in Mischkultur nicht wie die erste Entwicklung nebeneinander, sondern nacheinander ablaufen. Parasitismen treten dann kaum noch auf; es herrschen die Saprophytismen der *Streptomyceten* vor. Ein direkter Antagonismus besteht nun nicht mehr.

Diese Ergebnisse, die zunächst im Laborversuch erhalten worden waren, sollten nun auf die natürlichen Lebensräume beider Partner, auf den Erdboden, übertragen werden (R e h m 1957 a). Zu diesem Zweck wurde das beschriebene System aus den beiden Mischpartnern zunächst einmal im sterilen Boden beobachtet, dann im stark partiell sterilisierten Boden, dann im mittel partiell sterilisierten Boden und schließlich im schwach partiell sterilisierten Boden, von dem aus ein Übergang in den völlig unsterilen Boden versucht wurde. Immer wurden in den verschiedenen Ansätzen auch Begünstigungen des einen oder des anderen Partners versucht.

Je weniger steril der Boden bei den Versuchen wurde, um so mehr Fremdfaktoren traten in den Versuch hinein und machten die Ergebnisse undeutlich. Trotzdem gelang es auch im Boden (sogar im unsterilen Boden), *Aspergillus-niger*-Sporen zur Keimung zu bringen und die morphologischen Zeichen des Parasitismus zu beobachten. Bei Begünstigung der im Boden lebenden Pilze durch Substratzugabe wurde sogar außerordentlich häufig ein Parasitismus des eingepfropften *Streptomyceten*stammes nicht nur auf *Aspergillus-niger*-Hyphen, sondern auch auf den fremden Pilzmycelien beobachtet. Bei den fremden Pilzen handelte es sich, soweit es festgestellt werden konnte, besonders um *Fungi Imperfecti* (*Alternaria*, *Stemphylium*, *Fusarium*, *Cladosporium*) und schließlich um *Penicillium*, weniger um *Phycomyceten*.

Untersuchungen mit *Fusarium culmorum* und einem anderen *Streptomyceten* als Mischobjekt hatten ähnliche Ergebnisse (Rehm 1957 a).

Es interessierte nun die Frage, wie weit ein solcher Parasitismus unter den *Streptomyceten* verbreitet ist. Weitere Stämme verschiedenster Gruppen wurden in die Untersuchungen einbezogen, und es wurde außer bei Stämmen der Serie *Albus* besonders bei Stämmen aus den Serien *Griseus*, *Antibioticus* und *Scabies* (nach Baldacci u. Mitarb. 1954) ein gehäuftes Auftreten von Parasitismen beobachtet. Andererseits gab es auch eine nicht geringe Anzahl von *Streptomyceten*stämmen, die nicht zu einer parasitischen Entwicklung auf den untersuchten Pilzen befähigt waren.

Inzwischen sind die Ergebnisse über einen *Streptomyceten*parasitismus auf Pilzhyphen durch Skinner (1956 und 1956 a) und durch die Beobachtungen von Mach (1956) bestätigt worden. Da beide mit anderen *Streptomyceten*stämmen und auch mit anderen Pilzarten gearbeitet haben, bekräftigen diese Ergebnisse ebenfalls die Annahme, daß ein solcher *Streptomyceten*parasitismus relativ weit verbreitet ist und daß ihm eine Bedeutung zukommt, die man im Augenblick vielleicht noch nicht absehen kann.

Es soll hier darauf hingewiesen werden, daß die parasitisch wirkenden und antibiotisch aktiven *Streptomyceten* eine wesentlich stärkere Entwicklungsschädigung bei *Aspergillus niger* und auch bei *Fusarium culmorum* hervorriefen, als nach der mikroskopischen Beobachtung erwartet werden durfte. Diese sehr interessante Erscheinung ließ sich mit verschiedenen *Streptomyceten*stämmen deutlich machen. Es gab *Streptomyceten*stämmen (1), die zwar parasitisch wirkten, aber keine oder nur eine geringe antibiotische Aktivität gegen den Pilz hatten. Diese dezimierten die Pilzentwicklung zwar etwas stärker als solche Stämme (2), die gar keine Wirkung auf die Pilzentwicklung hatten, ließen aber doch noch eine relativ gute Pilzentwicklung zu. Anders war es bei den *Streptomyceten*stämmen (3), die sowohl antibiotisch wie auch parasitisch gegen den Pilz wirkten. Diese riefen eine außerordentlich starke Dezimierung der Pilzentwicklung hervor, im Gegensatz zur Wirkung der *Streptomyceten*stämmen (4), die zwar antibiotisch aktiv waren, aber keine parasitische Wirkung zeigten. Es wird also ein optimaler antagonistischer Effekt nur dann auf die Pilzentwicklung erzielt, wenn der *Streptomycet* sowohl antibiotisch wie auch parasitisch gegen den Pilz wirkt.

Antibiotikaextraktionen in Laborversuchen hatten bei starken Antibiotikabildnern im sterilen Boden und im stark partiell sterilisierten Boden einen recht guten Erfolg. Die Identität der extrahierten Antibiotika, die besonders gut bei Nährstoffzugaben zum Boden gebildet wurden, mit den in Kulturflüssigkeiten gebildeten Antibiotika mußte zunächst nur nach dem antibakteriellen Wirkungsspektrum der betr. Stoffe festgestellt werden. Hiermit gelang es, die Identität relativ gut festzustellen; wir sind uns aber bewußt, daß derartige Ergebnisse noch nach chemischen Identitätsmethoden bestätigt werden müssen. Quantitativ lagen aber auch hier bei den Stämmen, die nur Antibiotika bildeten (4), aber nicht parasitisch auf die Pilze wirkten, die gleichen, ja, oft sogar noch mehr Antibiotikamengen vor als bei den *Streptomyceten*stämmen, die sowohl antibiotisch wie auch parasitisch auf den Pilz wirkten (3). Trotzdem hatten die letzteren (3) den schon besprochenen wesentlich deutlicheren Hemmeffekt auf die Pilzentwicklung.

Dieser letzte Effekt ist außerordentlich aufschlußreich, und es soll versucht werden, ihn zu einem gewissen Maße zu erklären.

Nach den angeführten Ergebnissen scheint es, als könnten die Antibiotika aus *Streptomyceten* im Boden gegen Pilze in zweifacher Form zur Wirkung kommen:

1. Es tritt möglicherweise eine Schutzwirkung der *Streptomyceten*mikrokolonien durch die abgesonderten Hemmstoffe auf, die aber nur eine lokale Bedeutung zu haben scheint und sicher nur einer besseren Ausdehnung der einzelnen Kolonien dient. Heranwachsende empfindliche Pilze werden dann an dem Durchwachsen der *Streptomyceten*kolonien gehindert und unwachsen diese oder werden vollends am Weiterwachsen der Mycelien gehindert.

Zu dieser sogenannten Schutzwirkung der *Streptomyceten*, die nur im direkten Bereich

der Kolonie wirksam ist, kommt als 2. Wirkungsmöglichkeit bei parasitierenden *Streptomyces*-stämmen die Abtötung des Pilzmycel nach vorherigem Parasitismus auf den Pilzhypphen. Anschließend wird das Pilzmycel dann saprophytisch ausgenutzt.

Während also die Antibiotika im ersten Falle nur »passiv« als Abwehrstoffe wirken können, so haben sie im zweiten Falle eine mehr »aktive« Wirkung. Damit scheint schon eine gute Anpassung an die parasitische Lebensweise eingetreten zu sein.

Ob sich die beschriebenen Ergebnisse auch direkt auf den unsterilen natürlichen Boden übertragen lassen, hängt davon ab, ob es gelingen wird, eine Antibiotikabildung an den betr. Mikrostandorten im unsterilen Boden nachzuweisen. Nach den Laborergebnissen liegt eine solche Annahme nahe.

Für eine evtl. Superinfektion des Bodens zur Pilzbekämpfung mit antibiotisch aktiven *Streptomyces* sind die vorliegenden Ergebnisse insofern von Bedeutung, als es evtl. gelingt, beide Partner, die sich ja normalerweise im Erdboden verlieren würden, durch die parasitische Wirkung geeigneter *Streptomyces*-stämmen an Mikrostandorten zusammenzubringen und damit den Ort der *Streptomyces*-antibiotikabildung und -wirkung direkt an die Pilzhyphe zu verlegen. Damit könnten auch nur geringe Antibiotikakonzentrationen, die sonst im Boden völlig bedeutungslos wären, eine Wirkung haben, weil sie tatsächlich direkt am Pilzmycel gebildet und dann nicht durch die anfangs besprochenen äußeren Einflüsse wirkungslos gemacht würden. Die als »Schutzwirkung« beschriebene Antibiotikaabsonderung in einer *Streptomyces*-mikrokolonie scheint für die Pilze und besonders für eine Pilzbekämpfung eine sehr untergeordnete Bedeutung zu haben, selbst wenn die Intensität der Absonderung ein Vielfaches von dem betrüge, was man heute nach zuverlässigen Laborergebnissen als Maximum annehmen darf.

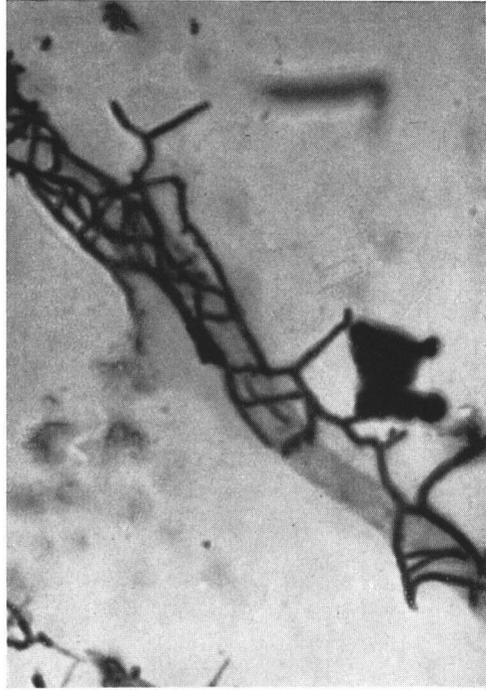
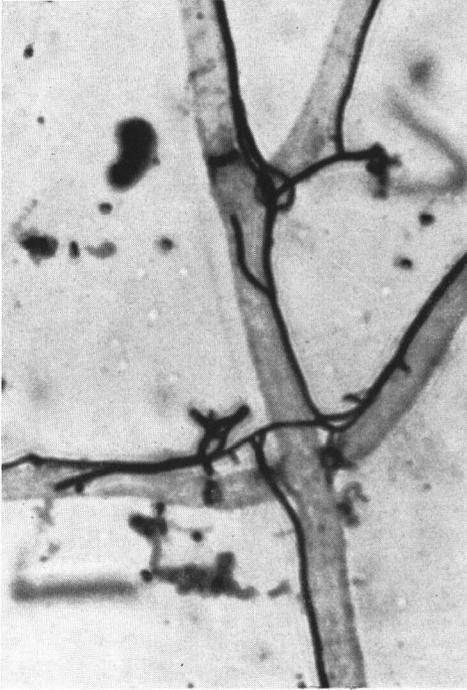
Die angeführten Ergebnisse können und sollen hier nur einen Überblick über einen sehr kleinen Teil der vielen antagonistischen Wirkungen geben, denen die Pilze im Boden sicherlich ausgesetzt sind.

Sie sollten aber zeigen, daß den *Streptomyces* wohl eine verhältnismäßig große Bedeutung als Pilzantagonisten zukommt.

#### Literatur:

- Arrilaga, J. G., *Phytopathology* **25**, 8 (1935)  
 Baldacci, E., Spalla, C., und Grein, A., *Annali di Microbiologia* **4**, 41-50 (1954)  
 Broadfoot, W. C., *Canad. J. Res.* **8**, 545 (1933)  
 Harder, R., *Naturwiss. Z. Forst- und Landwirtschaft* **1** (1911)  
 Kubljanowskaja, G. M., *Mikrobiologija* (russ.) **21**, 340-347 (1952)  
 Lal, A., *Ann. appl. Biol.* **26**, 247 (1939)  
 Lutz, Separat-Abdr. aus *Ann. Mycologici* **7**, 91 (1909) - Dissertation, Halle 1909  
 Mach, F., *Zbl. Bakt.* **II**, **110**, 1-25 (1956)  
 Machacek, Mc., *Mc gill. Univ. Techn. Bull.* **7** (1929)  
 Oppermann, A., *Arch. Mikrobiol.* **16**, 364 (1951)  
 Porter, C. L., *Amer. J. Botan.* **11**, 168 (1924)  
 Rehm, H. J., *Z. Pflanzenkr. (Pflanzenpathologie) u. Pflanzenschutz* **60**, 548 (1953)  
 Rehm, H. J., *Zbl. Bakt.* **II**, **107**, 418 (1954)  
 Rehm, H. J., *Zbl. Bakt.* **II**, **109**, 399 (1956)  
 Rehm, H. J., *Zbl. Bakt.* **II**, **109**, 413 (1956 a)  
 Rehm, H. J., *Zbl. Bakt.* **II** (1957) (im Druck)  
 Rehm, H. J., *Zbl. Bakt.* **II** (1957 a) (im Druck)  
 Reinhardt, *Jahrb. wiss. Bot.* **23**, 557 (1892)  
 Skinner, F. A., *J. gen. Micr.* **14**, 381 (1956)  
 Skinner, F. A., *J. gen. Micr.* **14**, 393 (1956 a)  
 Taha, M. E., *Arch. Mikrobiol.* **19**, 45 (1953)  
 Winter, A. G., *Arch. Mikrobiol.* **14**, 240 (1950)  
 Winter, A. G., *Arch. Mikrobiol.* **14**, 588 (1950 a)

(Zum Beitrag von H. J. R e h m , S. 130)



**Oben links:** Parallele Anlagerung von *Streptomyceten*mycelien an Hyphen von *Aspergillus niger*. Kleine, kurze *Streptomyceten*mycelien werden in Richtung auf die Pilzhypfen ausgebildet. – **Oben rechts:** Eine Hyphe von *Aspergillus niger* ist dicht mit *Streptomyceten*mycelien umgeben. – **Unten:** Eine Hyphe von *Aspergillus niger* ist durch den Einfluß der *Streptomyceten* aufgelöst worden. –

Sämtl. Aufn.: H. J. R e h m.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Pilzkunde](#)

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: [23\\_1957](#)

Autor(en)/Author(s): Rehm Hans-Jürgen

Artikel/Article: [Zur Kenntnis des Antagonismus zwischen Streptomyceten und Pilzen 130-134](#)