

Über Stoffwechsellasscheidungen bei Pilzen

Von E. Sprecher

Gleich vielen höheren Pflanzen zeichnen sich auch die meisten Pilze durch den Besitz von Farb- oder Geruchsstoffen aus. Nicht in gleichem Maße auffällig, doch ebenso bemerkenswert sind die Produktion antibiotischer oder giftiger Stoffe, die Ausscheidung von sog. »Honigtau« oder das Tränen des Hausschwammes, ganz abgesehen von einer Unzahl Verbindungen, die in Haushalt oder Industrie von bzw. mit Hilfe von Pilzen synthetisiert werden. Auch das Mykorrhizaprobem wirft Fragen der Stoffausscheidung auf, die sich darüber hinaus zu einer allgemeinen Betrachtung des Symbiose-Komplexes erweitern lassen. Die Ausscheidung von Enzymen (Exoenzymen) dagegen soll hier nicht behandelt werden, auch nicht die Ausscheidung von Mineralstoffen oder von ausgesprochenen Gerüstsubstanzen wie z. B. von Zellwandmaterial.

In der folgenden Übersicht werden alle diese Ausscheidungen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt betrachtet, der die verschiedenen Erscheinungen aus dem Stoffwechsel und der Organisation der Pilzzelle heraus zu erklären versucht.

Zum Verständnis dieser Vorgänge erscheint eine kurze allgemeine Übersicht über den pflanzlichen Stoffwechsel erforderlich:

Der Grundstoffwechsel verläuft bei allen Organismen in sehr ähnlichen Bahnen. Besonders in den Pflanzen entsteht aber – aus hier nicht weiter zu erörternden Gründen – in sekundären Prozessen eine Vielzahl verschiedenster Verbindungen wie Terpene, Alkaloide, Farbstoffe usw., kurz: die sog. sekundären Pflanzeninhaltsstoffe (Paech 1950, Sprecher 1956). Diese leiten sich bei aller Mannigfaltigkeit in ihrem Chemismus und ihren physiologischen Eigenschaften aus wenigen Schaltstellen des allgemeinen Stoffwechsels ab, wobei man heute geneigt ist, als Grund ihrer Entstehung mehr Entgleisungen des normalen Stoffwechselgeschehens im Verlaufe von Adaptationsschwierigkeiten zu sehen als gerichtete Zwecksynthesen. Neben diesen eigentlich sekundären Produkten werden also von Pflanzen auch Intermediärstoffe ausgeschieden, die unter geeigneten Bedingungen von dem ausscheidenden Organismus weiterverarbeitet werden könnten.

Am Beispiel der Pilze soll nun festgestellt werden:

- a) Welche chemische Verbindung scheiden diese Organismen aus dem Zellplasma aus?
 - b) Wie ist der Mechanismus dieses Vorganges?
 - c) Unter welchen Bedingungen findet er statt?
 - d) Welchen Sinn hat er für den betreffenden Pilz?
- a) Welche Stoffe werden von Pilzen ausgeschieden?

Nach dem eingangs Gesagten können bei Pilzen sowohl Zwischen- wie Endprodukte des Stoffwechsels aus der lebenden Zelle austreten. Damit kann dieser (mindestens vorübergehend) verloren gehen. Ökologisch und soziologisch gesehen, kann dadurch auch eine positive oder negative Beeinflussung anderer Organismen stattfinden, was wiederum zu Rückwirkungen auf den ausscheidenden Organismus selbst führen kann.

Zu den Zwischenprodukten des normalen Stoffwechsels, die die Zelle verlassen können, zählen Aminosäuren, Zucker, Krebszyklus-Intermediäre, verschiedene weitere Säure-

ren, Amine usw., doch lassen sich bezeichnenderweise nur in geringem Maße aktivierte Verbindungen wie Zuckerphosphate etc. nachweisen. Inwieweit Peptide, Polysaccharide u. a. zusammengesetzte Produkte als solche ausgeschieden werden oder durch Exoenzyme entstehen, soll hier nicht erörtert werden. In gewissem Sinne werden alle diese Stoffe durch ihre Entfernung aus den normalen metabolischen Abläufen freigesetzt. Sie sind damit im Hinblick auf eine bestimmte Stoffwechsellage Endprodukte, können aber bei Veränderung dieser Lage auch wieder in das Stoffwechselfgeschehen mit einbezogen oder weiterverändert werden.

Die durch Abzweigen von den direkten Ab- und Umbauvorgängen in der Zelle entstandenen sekundären Produkte lassen sich zwar mit mehr Recht als Endprodukte ansehen, doch können selbst solche (vielfach als Ballast- oder Abfallstoffe bezeichnete) Verbindungen unter bestimmten Umständen weiterverändert werden. Der Übergang zwischen den beiden Stoffklassen ist somit nicht starr, sondern fließend.

Zu den sekundären Produkten der Pilze zählen neben aliphatischen und aromatischen Alkoholen, Phenolen, Ketonen, Aminen, Säuren und ihren Abkömmlingen auch eine große Zahl von Terpenen mit ein- und mehrgliedrigen Ringen, Heterozyklen und einige Alkaloide. Ihren physiologischen Ausdruck finden diese Verbindungen in Farbstoffen (neben Carotinoiden vor allem Chinone und Anthrachinone – Bracken 1955), in Duftstoffen (weitgehend in der Art, wie sie auch von höheren Pflanzen bekannt sind – Sprecher 1958) sowie in Antibiotika, die wie die Duftstoffe chemisch zu den verschiedensten Verbindungen gehören können.

b) Wie und wohin werden diese Stoffe ausgeschieden?

Während beim Tier z. T. sehr differenzierte Exkretionsorgane für die völlige Ausscheidung der »Stoffwechselschlacken« aus dem Organismus sorgen, ist bei den ortsgewunden Pflanzen die Entfernung solcher Stoffe mit Schwierigkeiten verbunden. Hier mag mit der Grund liegen für die Mannigfaltigkeit der Pflanzenstoffe im Gegensatz zur weitgehenden Ähnlichkeit der tierischen Ausscheidungsprodukte. Während bei Tieren die Speicherung von Exkreten gelegentlich vorkommen kann, ist sie bei Pflanzen (insbesondere bei höheren Landpflanzen) die Regel. Zur Verfügung stehen hierzu die Vakuolen, die Zellwände sowie eigens hierfür geschaffene Zellen, Zellverbände und die Interzellularen. Dies trifft alles auch bei den Pilzen zu. Während diese aber infolge ihrer relativ primitiven Organisation nur selten ausgesprochene Exkretbehälter besitzen, können sie durch ihre intensivere Verbindung mit dem Substrat wesentlich stärker in dieses ausscheiden. Lediglich die aus dem Substrat herausragenden Fruchtkörper zeigen mitunter eine gewisse Analogie zur Exkretion bei den höheren Pflanzen.

Die Abscheidung von Stoffen in Vakuolen ist bei den Pilzen relativ wenig untersucht, doch ist kaum daran zu zweifeln, daß hier ähnliche Verhältnisse wie bei den höheren Pflanzen vorliegen, wo viele Exkrete in den Vakuolen abgelagert werden. Sowohl die Organisation des Myzels wie auch verschiedene Beobachtungen machen es allerdings wahrscheinlich, daß die Pilze im Gegensatz zu den höher organisierten Landpflanzen der Ausscheidung nach außen den Vorzug geben. So werden die bei höheren Pflanzen häufig und in vielen Zellen vorgefundenen Calciumoxalatkristalle bei Pilzen fast ausschließlich außerhalb der Hyphen gefunden. Trotzdem sind natürlich die weiter unten zu beschreibenden Hyphen, die Milchsaft und andere »sekundäre« Produkte enthalten, ohne deren Ausscheidung in Vakuolen nicht denkbar.

Zu der Ausscheidung nach außen muß bereits die Einlagerung von Farbstoffen in die Zellwand gerechnet werden. Um welchen komplexen Vorgang es sich hierbei handeln kann, zeigt die Arbeit von Allport und Bullock (1958) an *Daldinia*, die auf Verbindung zwischen Wandmaterial und dem dort entstehenden chinoiden Farbstoff schließen läßt. Inwieweit die Hyphenwände noch mit anderen Stoffen wie Hemizellulosen, Pektin, Fettsäuren usw. imprägniert bzw. durchsetzt sind, interessiert hier weniger, doch zeigt das je nach Myzelalter verschiedene Verhalten der Hyphenwände gegenüber Lösungsmitteln, daß die Wandzusammensetzung einem Wechsel unterliegt. Bei der Inkrustierung der

Hyphenwände mit einem Lack bzw. bei dessen Auflagerung auf die Wände handelt es sich wohl um einen ähnlichen Vorgang, wie er für gewisse Farbstoffausscheidungen zutrifft, mit denen sicherlich auch eine chemische Verwandtschaft besteht.

Die Sammlung und Speicherung von Exkretstoffen in besonders dafür vorgesehenen Zellen oder Zellkomplexen ist bei Pilzen relativ selten. Doch gehören die Milchsaft-hyphen der *Lactariaceen* und einiger *Mycena*-Arten zweifellos hierher.

Weitere Beispiele für die Differenzierung bestimmter Hyphen zu spezifischen Organen der Speicherung »sekundärer Stoffwechselprodukte« sind Hyphen mit ölig-harzigen Inhalt, die sog. Gloeocystiden bei einigen *Peniophora*-Arten und Farbstoffhyphen etwa bei *Polyporellus squamosus* oder bei einigen *Russula*-Arten. Neben solchen spezialisierten Hyphen gibt es – besonders bei einigen Hutpilzen – natürlich auch ganze gefärbte Myzelkomplexe, wie sich ja auch bei den höheren Pflanzen (teils erblich bedingt, teils durch äußere Reize hervorgerufen) »Normalzellen« verfärben können (Sprecher 1956). Die spontane Entstehung von Farbstoffen durch oxydative bzw. fermentative Reaktionen bei Verletzungen gehören ebenfalls hierher, da der direkte Vorläufer der gefärbten Verbindung reaktionsbereit in der Hyphe vorlag. In naher Verwandtschaft zu den Gloeocystiden stehen Hyphen, die – wie z. B. bei *Pholiota aurivella*, *Flammula dilepis* und vielen anderen – ätherische Öle, also Duftstoffe, enthalten. Bei vielen Farbstoff-, Öl- und Harzhyphen findet neben der Ausscheidung in die Vakuole oft auch eine Exkretion nach außen statt. Zur Ausscheidung befähigt ist hierbei zunächst einmal grundsätzlich die ganze Zelloberfläche. In vielen Fällen – wie z. B. bei Gloeocystidenarten (Lohwag 1941) – kann der Zellinhalt allerdings durch Zerreißen der Wand freigesetzt werden. Viele Farbstoffe treten auf diese Weise besonders durch Autolyse im Substrat auf, andere Stoffe diffundieren aber auch durch die Wand, was besonders bei Kristallauflagerungen auf den Hyphen bzw. in deren Umgebung oder bei Guttation aus den Hyphen leicht festgestellt werden kann. Bei tropfenförmigen Ausscheidungen sind die Hyphenspitzen die bevorzugten Orte der Absonderung. Dies kann einerseits von der Wandstruktur, andererseits von den hier besonders starken Stoffumsetzungen herrühren.

Ganz besonders deutlich wird die Stoffausscheidung, wenn *Lentinus lepideus* in Kultur millimeter- bis zentimeterlange dünne Kristallnadeln in den Luftraum schießt. Nicht ohne weiteres wahrnehmbar, jedoch in Flüssigkeitskulturen eindeutig nachzuweisen sind die Ausscheidungen eigentlicher Stoffwechselzwischenprodukte und Baustoffe aus dem Pilzmyzel. Daß ein solches »Verlorengehen« an sich wichtiger Stoffe aber nicht nur unter den etwas extremen Bedingungen der Kultur vorkommt, sondern auch in der natürlichen Umgebung eine Rolle spielen kann, zeigt sich besonders bei dem Symbioseproblem. Hier können sowohl gegenüber dem Tier als Wirt wie auch gegenüber anderen Pflanzen (z. B. bei der Mykorrhiza) die Zusammenhänge u. U. so weit gehen, daß die Organismen in einseitige oder gegenseitige Abhängigkeit voneinander geraten. Es ist jedoch anzunehmen, daß die Ausscheidung der Stoffe das Primäre ist, zumal sie auch unter Bedingungen vor sich geht, wo sie absolut sinnlos erscheint. Erst in zweiter Linie dürfte dann die Ausnutzung der freigesetzten Produkte eine Rolle spielen. Das Gegenbeispiel ist die Ausscheidung von Antibiotika, die für deren Produzenten in der Natur oft eine sehr untergeordnete Rolle spielt, da sie vielfach sehr gering ist, vom Boden absorbiert werden kann und auf die normalerweise als Konkurrenten vorkommenden Organismen kaum einwirkt (Waksman). Primär ist also auch hier zunächst einmal die Ausscheidung im Stoffwechsel anfallender Produkte, sekundär erst der Effekt auf andere Organismen.

c) Unter welchen Bedingungen findet die Ausscheidung von Stoffen aus dem Plasma statt?

Die Bildung und Ausscheidung sekundärer Produkte ist bei Pilzen wie bei allen anderen Pflanzen zunächst genetisch bedingt, kann aber durch viele äußere Bedingungen ausgelöst, variiert oder verhindert werden.

So stellte Waksman (1950) bei *Penicillium* fest, daß die Produktion des Penicillins (durch einige *Aspergilli* und *Penicillia*) im Boden äußerst minimal ist, während der Pilz

auf Selektivnährböden mit reichlich Glukose große Mengen des Antibiotikums bildet. Diese Feststellung zeigt, daß die sekundären Stoffwechselprodukte, insbesondere ihre Quantität, das Ergebnis eines luxurierenden Stoffwechsels sind – d.h., daß durch ein Überangebot bestimmter Stoffe, vor allem von Kohlenhydraten, der Stoffwechsel auf Seitenwege gedrängt wird (»shunt metabolism« von Foster 1949), die zu sekundären Produkten führen.

Die Ausscheidung solcher Stoffe aus dem Plasma beruht wohl z. T. auf deren Anstau in gewissen Bezirken der Zelle und der daraus folgenden Abdiffusion in die Vakuolen oder aus der Zelle hinaus. Diese Entfernung aus dem Plasma stellt gleichzeitig eine Art Entgiftung dar und wird vielfach durch die Lösungsverhältnisse (wasserlöslich–lipoidlöslich) unterstützt. Inwieweit neben einer chemischen Veränderung, etwa in Richtung eines Zusatzes hydrophiler Gruppen, andere aktive Mechanismen bei der Ausscheidung beteiligt sind, bleibt offen. Die Klärung dieser Frage ist vor allem dadurch erschwert, daß es nicht leicht ist, zu entscheiden, ob dabei aktive Vorgänge der Zelle selbst oder lediglich Permeabilitätsveränderungen in der Zellperipherie eine Rolle spielen.

Inwieweit das Ausscheiden von eigentlichen Bausteinen und Nährstoffen der Zelle ähnlichen Gesetzen unterworfen ist, läßt sich schwer sagen. Eine »Entgiftung« wäre in diesem Falle höchstens dann gegeben, wenn es sich um einen Anstau vor einem Stoffwechselengpaß handelt. Sicher ist, daß die Ausscheidung auch solcher Verbindungen sowohl normalerweise vorkommt wie auch durch äußere und innere Reize provoziert bzw. beeinflußt werden kann. So zeigen z.B. Untersuchungen über die Guttation bei Pilzen, daß dieser Vorgang einmal bei einem bestimmten Myzelalter und einem entsprechenden Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung als normale Reaktion auftreten kann, zum anderen aber, daß er sich auch durch bestimmte physikalische oder chemische Reize auslösen läßt (Sprecher 1959). Mit dem Wasser können hierbei auch Zucker, Aminosäuren usw. aus der Zelle austreten.

Allgemein läßt sich hier sagen, daß die Exkretion der sekundären Pflanzenstoffe besonders von Bedingungen beeinflusst wird, die die Stoffwechsellage von einer gewissen Norm abweichen lassen. Dazu gehören neben Mutationen, die als genetische Faktoren die Enzymsynthese beeinflussen, einseitiges Nährstoffangebot (C:N-Verhältnis), Mangel an bestimmten Aufbaustoffen (Vitaminen, Spurenelementen usw.), Hemmstoffe im Substrat, Sauerstoffspannung, Temperatur, Luftfeuchtigkeit usw.

Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei den »verlorengegangenen« Zwischenprodukten des normalen Stoffwechsels. Doch während das Abdiffundieren der zellfremden Verbindungen durch den Anstau dieser Endprodukte als natürlicher Vorgang einleuchtet, läßt sich das Ausscheiden von Energie- und Baustoffen nur durch zwei Grundvorgänge erklären: durch einen momentanen Anstau vor einem Stoffwechselengpaß und gleichzeitig eine Permeabilitätsveränderung der Plasmaoberfläche. Verschiedene Befunde weisen darauf hin, daß diese sich sowohl im Verlauf eines Alterungsvorganges wie auch durch physikalische und chemische Reize verändert.

d) Welchen Sinn hat der Ausscheidungsvorgang für den Pilz?

Nach dem oben Gesagten läßt sich dieser Vorgang einerseits als eine Art Entgiftungsmechanismus durch Entfernung zellfremder Stoffe ansehen, andererseits aber scheint es sich in der Tat z. T. auch um ein Verlorengehen von Stoffen zu handeln, das entweder im Gefolge eines adenoiden Prozesses (z.B. Guttation) vor sich geht oder als passiver Vorgang, eventuell durch physiologische Alterung unterstützt, abläuft.

Es unterliegt allerdings keinem Zweifel, daß sowohl der eine wie der andere Vorgang im Verlauf der Evolution sekundär Vorteile bringen kann, die dem Pilz den Fortbestand erleichtern oder eventuell sogar erst ermöglichen.

Viele sekundäre Stoffe können auf diese Weise als Wasserstoffüberträger, Geruchs- und Schutzstoffe, Antibiotika, Lockstoffe usw. eine Rolle spielen. Andererseits kann auch die Ausscheidung von Energie-, Nähr- und anderen lebenswichtigen Stoffen symbiotische Verhältnisse in die Wege leiten und absichern.

Literatur:

- Allport, D.C. und Bu'Lock, J.D.: J. chem. Soc. 1958, 4090-94.
 Bracken, A.: The Chemistry of Microorganisms. - London 1955.
 Foster, J.W.: Chemical Activities of Fungi. - New York 1949.
 Lohwag, H.: Anatomie der *Asco-* und *Basidiomyceten*. - Berlin 1941.
 Paech, K.: Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe. - Berlin 1950.
 Sprecher, E.: *Planta* 47, 323-58 (1956).
 --: *Pharmazie* 13, 218-20 (1958).
 --: *Riechstoffe und Aromen* 8, 329-32 (1958).
 --: *Planta* 53, 565-74 (1959).
 Waksman, S.A.: Proc. of the 7th International Botan. Congr. Stockholm 1950, S. 440-47.

Das Verhältnis der *Boletaceen* zu den *Aphyllophorales* und *Agaricales*

Von E. H. Benedix*

Mit 4 Abbildungen

Je »bekannter« und populärer eine Pflanzengattung geworden ist, desto schwieriger (man denke nur an Brombeeren und Rosen!) erweist sie sich oft für die Wissenschaft; und gerade unsere volkstümlichsten Pilzgruppen - vor allem die *Boletaceen* (ss. lat.) - gehören noch immer zu den Sorgenkindern der Taxonomie. Sie werden zwar dem Laien als geeignete »Anfängerpilze« empfohlen; von jeder Hausfrau erwarten wir, daß sie den Steinpilz (*Boletus edulis* Bull. ex Fr.) richtig erkennt - wer aber findet sich wirklich in dessen verschiedenen Varietäten zurecht? Handelt es sich dabei um mehrere selbständige Arten oder nur um ökologische Formen? Schon hier beginnen die strittigen Fragen, die auch von der Wissenschaft noch keineswegs eindeutig beantwortet sind! Wie fragwürdig zum Teil die moderne Gattungsbegrenzung innerhalb der zentralen *Boletaceen*-Gruppen erscheint, habe ich kürzlich (Benedix 1957) am Beispiel des *Boletus rubinus* Sm. näher erläutert; und selbst die natürliche Stellung des gesamten *Boletaceen*-Komplexes - d.h. sein Verhältnis zu den *Aphyllophorales*** und *Agaricales* - ist nach wie vor ein »heißes Eisen« der Pilzsystematik, das trotz der entscheidenden Fortschritte von Patouillard (1888) bis Heim (1957) noch mancher botanischen »Schmiedearbeit« bedarf.

Unter den einseitig-makromorphologischen Gesichtspunkten des älteren (künstlichen) *Basidiomyceten*-Systems, in dem einst Person (1801) die *Polyporaceen* und *Boletaceen* als »*Boletoidei*« zusammenfaßte, hatte auch Fries in seinen sämtlichen klassischen Werken (1821-1874) die Gattung *Boletus* ss. lat. zu den »*Polyporei*« gerechnet, während er *Cantharellus* und *Lenzites* folgerichtig als »*Agaricini*« betrachtete. Doch die neuzeitliche Mykologie hat diese - zunächst so plausible - Einteilung aufgegeben; und nur noch bei Nichtmykologen herrscht heute Verwunderung darüber, daß die *Boletaceen* in Verbindung mit den *Agaricales* genannt werden. Ihre Abtrennung von den *Polyporaceen* - und damit von den *Aphyllophorales* im heutigen Sinne - hatte schon Patouillard (1888) vorgeschlagen, aber es dauerte ein halbes Jahrhundert, bis seine Erkenntnisse sich allgemein durchsetzen konnten: So finden wir auch noch bei Ricken (1920) die Röhrenpilze als *Boleteae* unter

* Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung Gatersleben der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin.

** Die Bezeichnung »*Aphyllophorales*« hat sich in der neueren taxonomischen Literatur eingebürgert, obwohl sie weder Gattungs- noch Familiengrundlage hat und nicht ganz den Internationalen Nomenklaturregeln (Art. 23) entspricht. D. Verf.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1959

Band/Volume: [25_1959](#)

Autor(en)/Author(s): Sprecher Eva

Artikel/Article: [Über Stoffwechselfausscheidungen bei Pilzen 37-41](#)