

Zeitschr. f. Pilzkunde	35, 3+4	Lehre	1969	J. Cramer
------------------------	---------	-------	------	-----------

**REIFUNG UND ENDOPLASMATISCHES RETIKULUM
DER AGARICALES-BASIDIE* ****

Von
Heinz Clémenton

Summary

The development of the endoplasmic reticulum in maturing basidia of Agarics is triggered by karyogamy. The cisternae increase their mass and specific surface; ER-vesicles are formed, and post meiotic nuclei are surrounded by one to several layers of ER. The significance and possible function of these structures are discussed. Fiftythree species from 30 genera and 11 families were studied.

Die Entwicklung der Basidie wird durch Karyogamie und Sporenabwurf in drei Phasen geteilt, die sich auch durch ihre Feinstruktur unterscheiden:

- 1) Dikaryotische Basidiole vor der Karyogamie,
- 2) Reifung, eingeleitet durch die Karyogamie und abgeschlossen durch den Sporenabwurf,
- 3) Degeneration des Cytoplasmas nach dem Sporenabwurf.

Entgegen der geläufigen Meinung ist die Reifung nicht beendet, "wenn die Sporen zum Abwurf bereit sind", sondern sie setzt sich über diesen schlecht faßbaren Punkt bis zum tatsächlichen Sporenabwurf fort.

Die Reifung wird durch auffallende Veränderungen der Feinstruktur geprägt, welche durch das endoplasmatische Retikulum hervorgerufen werden. Gegen das Ende der Reifung beginnen einige Mitochondrien zu degenerieren und leiten so die Degenerationsphase ein. Diese führt nach dem Sporenabwurf zu einem weitgehenden Abbau des Cytoplasmas, so daß alte Basidien sowohl im Lichtmikroskop als auch im Elektronenmikroskop auffallend leer erscheinen. Da die Veränderungen des Cytoplasmas keine scharfe Abgrenzung von Reifung gegen Degeneration erlaubt, können wir den Sporenabwurf als das Ende der Reifung betrachten.

Die vorliegende Arbeit beschränkt sich auf die Reifung, welche bei 53 Arten aus 30 Gattungen und 11 Familien mit dem Elektronenmikroskop unter-

* Mit Unterstützung der Amerikanischen National Science Foundation, Grant GB 6464.

** Arbeit ausgeführt an der Biologischen Station der Universität Michigan und am Botanischen Institut der Universität Missouri.

sucht wurde. Da die Ergebnisse alle gleichlautend sind, kann im folgenden eine zusammenfassende Darstellung des Reifungsprozesses gegeben werden. Bedeutungsvolle, jedoch nicht allgemein gültige Beobachtungen werden aber erwähnt und diskutiert.

Material und Methoden

Es wurden folgende, in Nordamerika gesammelte Arten untersucht (in Klammern die Herbarnummer):

CANTHARELLACEAE: *Cantharellus cibarius* Fr. (670721 C); *Craterellus fallax* A. H. Smith (670713 b). HYGROPHORACEAE: *Camarophyllus pratensis* (Pers. ex Fr.) Karst. (670726 H); *Hygrocybe conica* (Scop. ex Fr.) Kumm. (670726 I). TRICHOLOMATACEAE: *Armillariella mellea* (Vahl ex Fr.) Karst. (670919 A); *Callistosporium luteoolivaceum* (Bert. ex Curt.) Sing. (670815 F); *Clitocybe subconnexa* Murr. (670708 A); *Collybia vulgaris* Sing. (670724 B); *Dermoloma* spec. (670628 A); *Laccaria striatula* Peck (670725 A); *Lepista panaeola* (Fr.) Karst. (670507 D); *Leucopaxillus laterarius* (Peck) Sing. et A. H. Smith (670718 D); *Lyophyllum decastes* (Fr. ex Fr.) Sing. (670728 D), *L. urbanense* A. H. Smith et Clc. (651125); *Marasmius elongatipes* Peck (670529 B); *Melanoleuca alboflavida* (Peck) Murr. (670625 C); *Mycena alcalina* (Fr.) Kumm. (670706 E), *M. radicatella* (Peck) Sacc. (670706 D); *Oudemansiella radicata* (Relhan ex Fr.) Sing. (670718 C); *Rhodocybe noveboracensis* (Peck) Sing. (670704 B), *R. parilis* (Peck) Sing. (670719 B). RHODOPHYLLACEAE: *Rhodophyllum albogriseus* (Peck) Sing. (670706 A), *R. dichrous* (Pers. ex Fr.) Quél. (670706 G), *R. incanus* (Fr.) Quél. (670712), *R. strictior* (Peck) Sing. (670628 B) AMANITACEAE: *Amanita fulva* Schff. ex Pers. (670718 A), *A. muscaria* (L. ex Fr.) Hooker (670708 B). LEPIOTACEAE: *Macrolepiota* spec. (670922 A). BOLBITIACEAE: *Agrocybe dura* (Bolt. ex Fr.) Sing. (670419 A). STROPHARIACEAE: *Pholiota aurivella* (Batsch ex Fr.) Kumm. (670529 A), *P. polychroa* (Berk.) A. H. Smith et Brodie (670922 E). CORTINARIACEAE: *Cortinarius corrugatus* Peck (670706 B), *C. cyanites* Fr. (670713 E); *Galerina marginata* (Fr.) Kühn. (670418); *Inocybe* spec. cf. *Marginatae* ss. Kühn & Romagn. (670706 C), *I.* spec. cf. *perbrevis* (Weinm.) Gill. (670606). BOLETACEAE: *Leccinum atrostopitatum* A. H. Smith et al. (670724 B), *L. aurantiacum* (Fr.) S. F. Gray (670721 G), *L. cinnamomeum* A. H. Smith et al. (670726 K), *L. insigne* A. H. Smith et al. (670630 A), *L. scabrum* (Fr.) S. F. Gray (670630 C), *L. subglabripes* (Peck) Sing. (670713 A); *Suillus americanus* (Peck) Snell (670718 A); *Tylopilus felleus* (Bull. ex Fr.) Karst. (670726 A), *T. gracilis* (Peck) F. Henn. (670726 G). RUSSULACEAE: *Lactarius griseus* Peck (670814 D), *L. maculatus* Peck (670730 A), *L. uvidus*

Fr. (670814 B), *Russula adusta* (Pers.) Fr. (670721 B), *R. flava* (Rom.) Rom. ap. Lindbl. (670626 A), *R. fragilis* Fr. (670721 A), *R. spec. cf. sardonica* Fr. em. Rom. (670630 B).

Das Material wurde mit Lithiumpermanganat fixiert und die Schnitte mit Uranylacetat und Bleicitrat kontrastiert (Clémencin 1967).

Die hier reproduzierten Aufnahmen wurden aus über 1000 Bildern ausgewählt, und die Zeichnungen wurden nach Negativen mit Hilfe eines Vergrößerungsapparates zusammengestellt.

Reifende Basidien wurden an Hand folgender Kriterien in den Ultradünnschnitten erkannt:

- a) Größe der Zelle in Verbindung mit der Zahl und der Position der Kerne: Dikaryotische Basidiolen sind kleiner als zweikernige, postmeiotische Basidien, und die beiden Kerne liegen etwa in der Mitte der Basidiole und stehen übereinander. (vgl. Fig. 1 und 3).
- b) Auftreten von 3 oder 4 Kernen in einer Basidie,
- c) Auftreten von Sterigmen.

Beobachtungen

Die cytoplasmatische Entwicklung einer Basidie während der Reifung ist in den halbschematischen Zeichnungen Fig. 1-6 zusammengefaßt.

In der dikaryotischen Basidiole und während der Karyogamie sind nur einige wenige und meist unverzweigte Zisternen des endoplasmatischen Retikulums (ER) in den Zellen zu sehen (Fig. 1 und 2). Während der ersten meiotischen Kernteilung beginnt das ER charakteristische Veränderungen auszuführen, welche erst nach dem Sporenabwurf enden. Allgemein nimmt die Masse des ER zu, und die Zisternen entwickeln sich zu einem üppigen Membransystem. Verzweigungen und oft auch Röhrenbildungen setzen ein, so daß die spezifische Oberfläche stark vergrößert wird (Fig. 3-9, 12). Der größere Anteil des ER befindet sich in der oberen Hälfte der Basidie, und gegen das Ende der Reifungsphase liegt es größtenteils sogar im Scheitel der Basidie (Fig. 5, 6). ER-Zisternen und ER-Röhren sind oft angeschwollen und mit einer Substanz gefüllt (Fig. 8).

In den postmeiotischen Basidien aller untersuchten Arten fanden sich kugelige, ellipsoidische oder unregelmäßig geformte Körper, umgeben von einer Elementarmembran und mit fein granulärem bis fibrillösem Inhalt (Fig. 8-13). Die Assoziation dieser Körper mit dem ER, ihre Orientierung am Ende von ER-Zisternen und ihre gelegentlich beobachtete Verbindung mit dem ER

(Fig. 10-12) lassen eine Entstehung dieser Körper aus dem ER vermuten. Die Größe dieser ER-Vesikel (ERV) ist recht verschieden, doch schwankt sie meist zwischen 100-4000 μ . Demnach können die meisten ERV mit dem Lichtmikroskop, besonders im Phasenkontrast, gesehen werden. In einigen Pilzen wachsen die ERV schnell und können 2-4 μ erreichen, z. B. in *Lyophyllum decastes*, *Rhodocybe noveboracensis* (Fig. 13), und wahrscheinlich auch in *Agaricus campester*.

In den meisten untersuchten Pilzen beginnen die ERV während der späten Karyogamie oder frühen Prophase der meiotischen Kernteilung aufzutreten, doch werden während der gesamten Reifungsphase fortwährend neue ERV gebildet (Fig. 3-5). Die ersten ERV treten gewöhnlich in der Nähe des diploiden Kernes, also in der Zellmitte auf, aber in späteren Stadien hauptsächlich im oberen Teil der Basidie oder gar in den Sterigmen.

Bei den verschiedenen Arten ist die Anzahl der ERV in den Basidien recht verschieden. Pilze mit besonders vielen ERV sind: *Amanita fulva*, *A. muscaria*, *Cortinarius corrugatus*, *C. cyanites*, *Marasmius elongatipes*, *Mycena radicatella*, *Suillus americanus*. Hingegen sind in den Basidien der folgenden Arten nur sehr wenige ERV vorhanden: *Agrocybe dura*, *Armillariella mellea*, *Callistosporium luteoolivaceum*, *Collybia dryophila*, *Craterellus fallax*, *Galerina marginata*, *Lactarius griseus*, *L. maculatus* und *Lepista panaeola*.

Gruppen von 2, 3 oder 4 postmeiotischen Kernen sind häufig mit 1-5 Lagen ER-Zisternen umgeben, die den Kernumrissen in den großen Zügen folgen (Fig. 3-5, 14). Der Abstand der innersten Zisternen von der Kernmembran beträgt 40-200 μ . Kontinuität der Kernmembran mit dem ER konnte wiederholt beobachtet werden (Fig. 14, Pfeile). Kerne, welche schon in die Sterigmen eingewandert sind, zeigen keine Umhüllung durch das ER.

Diskussion.

Die Reifung der Agaricales-Basidie ist durch eine starke Aktivität des ER ausgezeichnet, welche sich morphologisch in einer Vermehrung von dessen Masse, der starken Verzweigung und der Produktion von ERV ausdrückt. Diese rege Tätigkeit wird durch die Karyogamie ausgelöst. Die kernbezogene Entwicklung zeigt sich später noch einmal in der Umhüllung der postmeiotischen Kerne durch das ER.

Wells (1965) beobachtete bei *Schizophyllum commune* "unidentified cytoplasmic inclusions". Diese sind nach seiner Figur 7 mit dem ER assoziiert und "are found infrequently in diploid basidia and subsequent stages". Alles weist darauf hin, daß es sich um die weit verbreiteten ERV handelt, und *Schizophyllum commune* scheint deren nur wenige zu haben.

Vesikelbildung kommt auch bei Phycomyceten vor. Moore (1968) bildet "filled vesicles" von *Allomyces* ab, welche vom ER produziert werden. *Allomyces* soll keine Dictyosomen haben, und ein Golgi System soll demnach fehlen. Moore nimmt deshalb an, daß das ER hier sekretorische Funktionen übernimmt, die normalerweise dem Golgi System zukommen. In diesem Zusammenhang erscheint die Auffassung von Bracker (1968) interessant, der bei *Gilbertella* Vesikel beobachtete, die vom ER gebildet werden, und welche später der Synthese der Sporenwände dienen. Bracker postuliert, daß "the cisternae, whether spherical, cupshaped, or flattened, may be likened to rudimentary dictyosomes with only a single cisterna". Girbardt (persönliche Mitteilung) nimmt an, daß bei höheren Basidiomyceten echte Dictyosomen und Golgi Systeme vorkommen, diese jedoch nur aus einzelnen oder wenigen Zisternen bestehen, und er hatte die Freundlichkeit, solche auf einer Aufnahme eines Schnittes durch die Basidie von *Amanita fulva* (Fig. 8, G und Pfeile) zu identifizieren. Dictyosomen können vom ER an Hand der etwas dickeren und dichteren, dunkler erscheinenden Membran unterschieden werden. In den Basidien der Agaricalen kommen demnach neben ERV auch Golgi-Vesikel vor.

In den Basidien der Gattung *Lyophyllum* (inkl. *Tephrocybe* und *Calocybe*) werden die ERV besonders groß und binden zudem stark einige Schwermetalle (Clémencón 1968, 1969). Deshalb sind sie nach Färbung mit Eisen-Karminessigsäure oder Hämatoxylin mit dem Lichtmikroskop leicht sichtbar. Sie sind als karminophile, oder besser siderophile Granulation in die taxonomische Literatur eingegangen (Kühner 1938, Singer 1962). Die Entwicklung der *Lyophyllum*-ERV beginnt ebenfalls erst mit der Karyogamie oder der Meiose, und oft ist das Größenwachstum so stark, daß sehr große, dichte und unregelmäßig geformte Massen entstehen (Clémencón 1968).

Ebenfalls große und unförmige ERV entstehen in den postmeiotischen Basidien von *Tylopilus felleus* und *Rhodocybe noveboracensis* (Fig. 13). Die von Thielke (1967) bei *Agaricus campester* gefundenen Massen sehen übergroßen ERV so ähnlich, daß kaum ein Zweifel darüber bestehen kann, daß es sich ebenfalls um ERV handelt.

Während den ERV ("cleavage vesicles") von *Allomyces* und *Gilbertella* die Funktion der Aufteilung des Cytoplasmas in Sporen zugeschrieben wird, läßt sich für die ERV der Agaricalen nach den hier gemachten Beobachtungen keine bestimmte Rolle festlegen. Folgende Hypothese ist aber einer näheren Untersuchung wert: Die Ähnlichkeit der ERV mit Lysosomen ist auffallend, und sollten sich in Zukunft die typischen Enzyme der Lysosomen auch in den ERV nachweisen lassen, würde sich eine einfache Erklärung für die

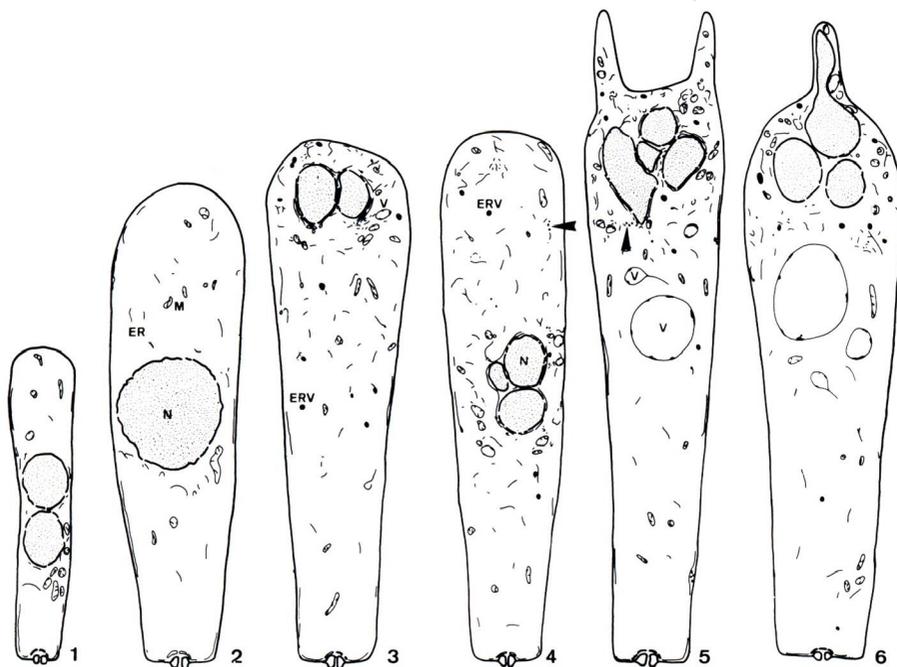
beobachtete Degeneration von Cytoplasma anbieten. Eine bereits während der Reifung einsetzende Hydrolyse von Proteinen würde zu einer stetigen Erhöhung des Turgors der Basidie führen. Es ist denkbar, daß auf diese Weise die ERV dem Sporenabwurf dienen, indem die Sterigmenwand nach dem Erreichen eines bestimmten Turgors plötzlich an einer vorbestimmten Stelle reißt und so die Sporen auf einem feinen Strahl Zellsaft weggetrieben werden.

Thielke (1968) beobachtete bei *Agaricus bisporus* eine Assoziation von ER und postmeiotischen Kernen, und sie stellte die Vermutung auf, daß die "beschriebenen Membrankomplexe mit der Reorganisation der Kernmembran zusammenhängen". Dies könnte wohl der Fall sein, und die hier mitgeteilte Beobachtung, daß die Kernmembran häufig mit dem sie umhüllenden ER kommuniziert, spricht für eine solche Auffassung. Andererseits steht die Möglichkeit offen, daß die Assoziation etwas mit der Kernwanderung zutun hat. Girbardt (1968) beschreibt schwingende Bewegungen der Kerne vegetativer Hyphen von *Polystictus versicolor* und eine Assoziation von Mitochondrien und ER mit dem Bewegungszentrum, und er hält es nicht für ausgeschlossen, daß diese Organellen einen direkten Einfluß auf die Kernbewegungen ausüben. Um die Rolle der auffallenden Vergesellschaftung des ER mit postmeiotischen Kernen mit Sicherheit aufzuklären, müssen noch weitere Untersuchungen angestellt werden.

Literatur.

- BRACKER, C. (1968) - The ultrastructure and development of sporangia in *Gilbertella persicaria*. Mycologia 60, 1016-1067.
- CLÉMENCON, H. (1967) - Cytochemie und Feinstruktur der Basidie von *Lyophyllum urbanense*. Nova Hedwigia 14, 127-142.
- CLÉMENCON, H. (1968) - Die Entwicklung der siderophilen Granulation. Cytologia, Internat. Z. Cytol. 33, 498-507.
- CLÉMENCON, H. (1969) - Das Metallbindungs-Vermögen der *Lyophyllum* - Granulation. Z. f. Pilzkunde 35, 21-28.
- GIRBARDT, M. (1968) - Ultrastructure and dynamics of the moving nucleus, in Aspects of cell motility. Cambridge University Press, p. 249-259.
- KÜHNER, R. (1938) - Utilisation du carmin acétique dans la classification des Agarics leucosporés. Bull. Soc. Linn. Lyon 7, 204-211.
- MOORE, R. T. (1968) - Fine Structure of Mycota. 13. Zoospore and nuclear cap formation in *Allomyces*. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 84, 147-165.
- SINGER, R. (1962) - The Agaricales in modern Taxonomy. J. Cramer, Weinheim.
- THIELKE, C. (1967) - Die Feinstruktur der Basidien des Kulturchampignons. Arch. Mikrobiol. 59, 405-407.
- THIELKE, C. (1968) - Membransysteme in meiotischen Basidien. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 81, 183-186.

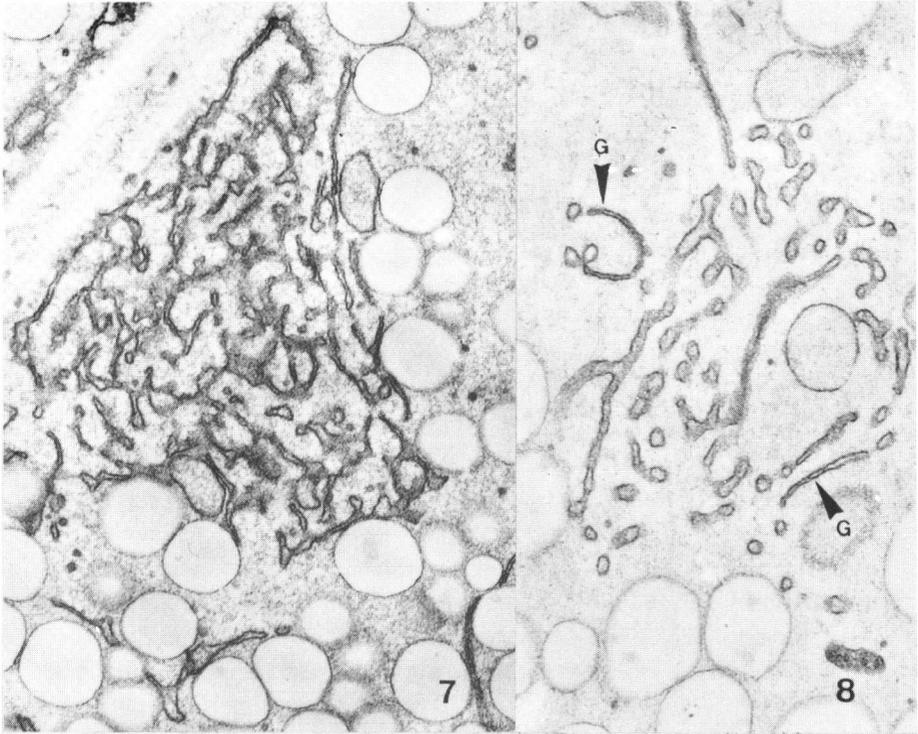
WELLS, K. (1965) - Ultrastructural features of developing and mature basidia and basidiospores of *Schizophyllum commune*. Mycologia 57, 236-261.

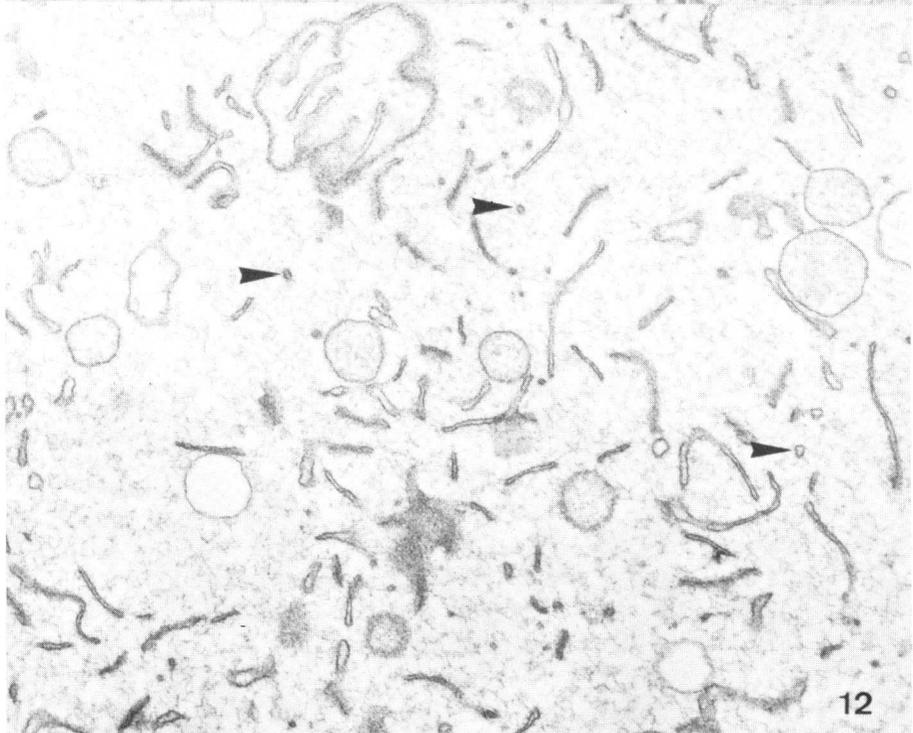
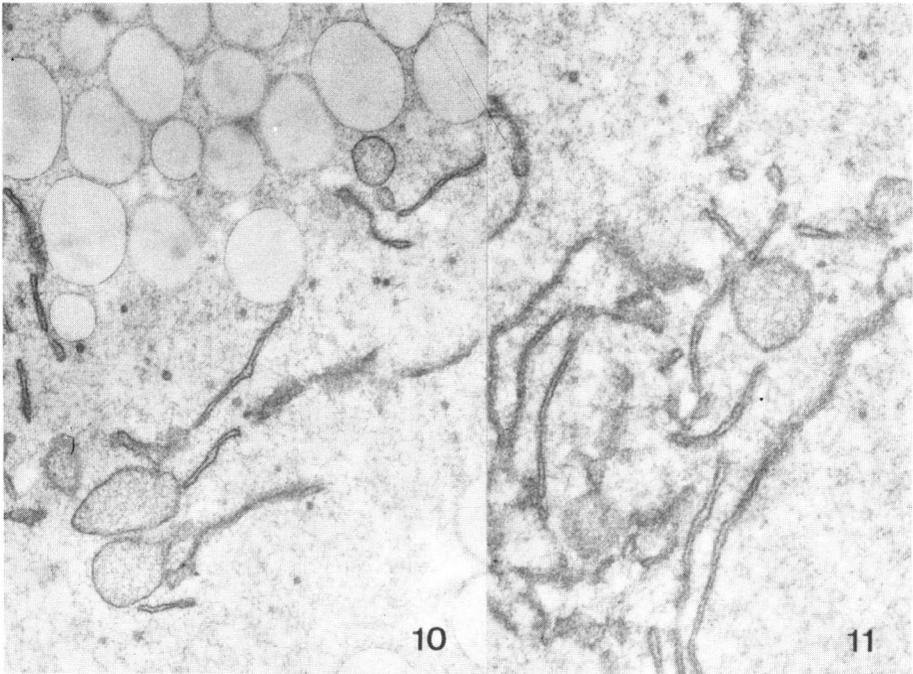


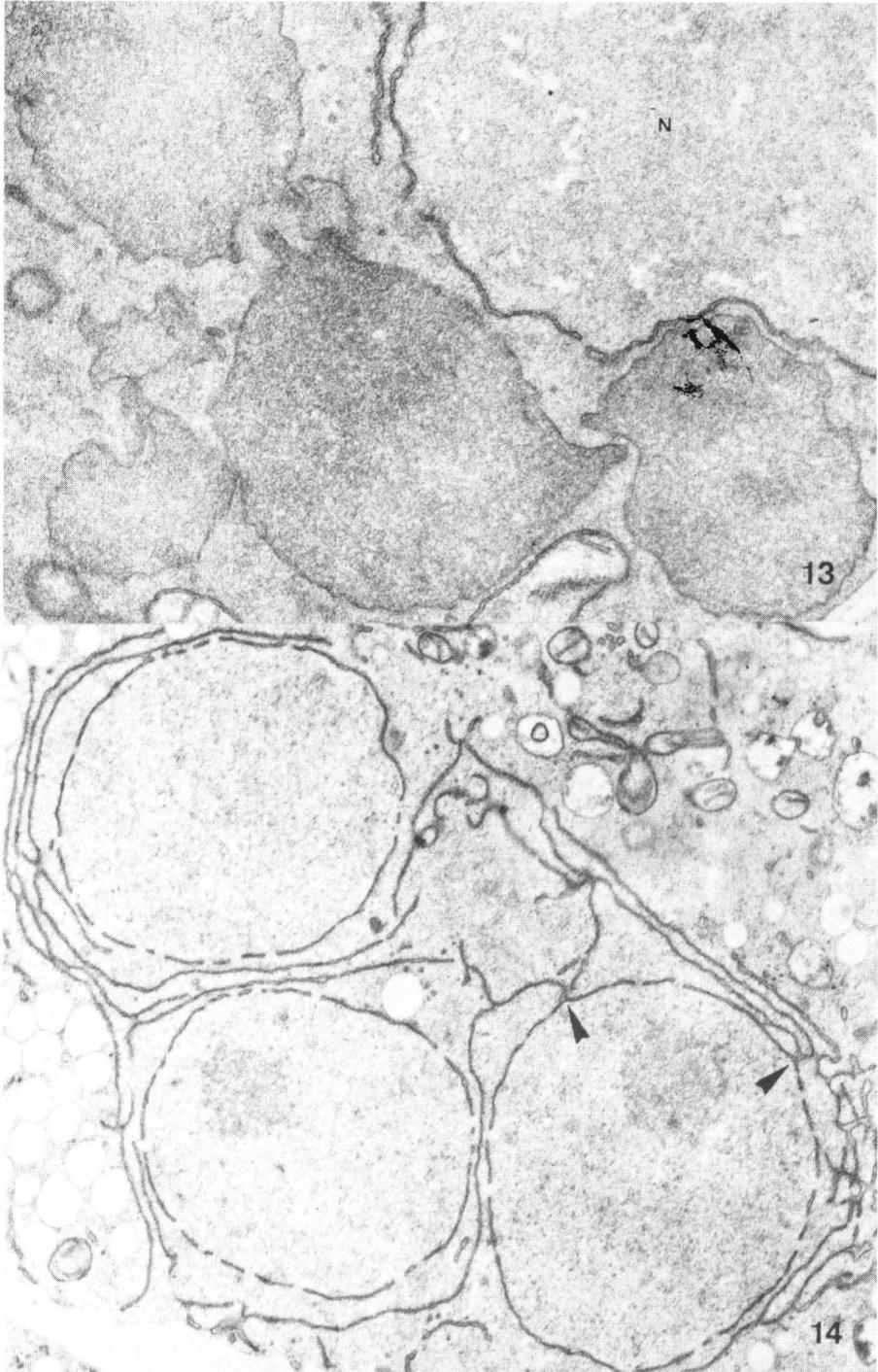
Schlüssel zu den Abkürzungen: ER - Endoplasmatisches Retikulum; ERV - ER-Vesikel; G - Golgi System (Dictyosom); M - Mitochondrien; N - Nukleus; V - Vakuole.

Figuren 1-6: Halbschematische Zeichnungen der Basidienentwicklung. Nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen von *Collybia vulgaris*. 1. Dikaryotische Basidiole vor der Karyogamie. 2. Diploide Basidie. ER einfach, ERV fehlen. 3. Postmeiotische Basidie ohne Sterigmen, kurz nach der Meiose. ER vermehrt, ERV vorhanden, Kerne in ER gehüllt. 4. Späteres Stadium während der Kernwanderung. Kerne in ER gehüllt, ERV werden immer noch neu gebildet (Pfeil). 5. Kerne vor den Sterigmen gelegen, immer noch in ER gehüllt. ERV werden immer noch neu gebildet (Pfeil), Vakuolen vergrößert. 6. Kerne haben begonnen, in die Sterigmen einzuwandern und sind nicht mehr vom ER umhüllt.

Figuren 7-13: Postmeiotische Basidien mit stark verzweigtem ER und verschiedenen ERV. 30.000:1. 7. *Mycena radicatella*, üppiges ER-System. 8. *Amanita fulva*, ER röhrig und angeschwollen. Golgi (G) nach G i r b a r d t (persönliche Mitteilung). 9. *Marasmius elongatipes*, verzweigtes ER und ERV im Scheitel der Basidie. 10. *Dermoloma spec.*, Produktion von ERV aus dem ER. 11. *Leccinum cinnamomeum*, seitliche Knospung eines ERV aus einer ER-Zisterne. 12. *Cortinarius corrugatus*, Scheitel einer Basidie mit reichlichen ERV und stark verzweigtem, z. T. röhrigem ER (Pfeile). 13. *Rhodocybe noveboracensis*, übergroße, dichte ERV. Figur 14: *Lepista panaeola*, postmeiotische Kerne etwa in der Mitte der Basidie, eingehüllt von ER. Pfeile weisen auf Verbindungen der Kernmembran mit dem ER. Viele kleine, dunkle ERV. 17.000:1.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: [35_1969](#)

Autor(en)/Author(s): Clemencon Heinz

Artikel/Article: [REIFUNG UND ENOPLASMATISCHES RETIKULUM DER
AGARICALES-BASIDIE 295-304](#)