

Aspekte genetischer Grundlagenforschung an Pilzen und ihre Bedeutung für die Praxis*

Von K. E s s e r** ***

In den letzten Jahrzehnten haben die Pilze als Objekte für die genetische Grundlagenforschung ständig an Bedeutung gewonnen. Zusammen mit den Mikroben (Viren und Bakterien) haben sie dazu beigetragen, daß unser Wissen über die Struktur und Funktion des Erbmaterials sich bis in den molekularen Bereich erstrecken konnte. Neben diesen Problemen von allgemeiner biologischer Bedeutung, die der breiten Öffentlichkeit mittlerweile unter dem Schlagwort „molekulare Genetik“ bekannt geworden sind, gibt es noch andere Aspekte der „Pilzgenetik“, die zwar weniger populär, aber auf Grund ihrer praktischen Bedeutung für eine planvolle Züchtung von Nutzpilzen von großem Wert sind. Unter dem Begriff „Nutzpilze“ möchten wir (unabhängig von ihrer taxonomischen Zugehörigkeit) zwei Gruppen zusammenfassen:

1. Pilze, die in der Fermenterindustrie unter Ausnutzung ihrer speziellen StoffwechsellLeistungen zur Herstellung bestimmter Produkte verwendet werden

Neben den allgemein bekannten Produkten der alkoholischen Gärung spielen die Pilze auch in der durch Bakterien katalysierten Milchsäuregärung eine Rolle. Vertreter der Gattung *Penicillium* sind für die Aromastoffe bei der Käseproduktion (Camembert, Roquefort etc.) verantwortlich.

In der Fermenterindustrie nutzt man die Tatsache, daß Pilze nach einem Überangebot an Kohlenhydraten Produkte des primären Stoffwechsels (z. B. organische Säuren) in so reichem Maße bilden, daß sie vom Intermediärstoffwechsel nicht weiter umgesetzt und ins Nährmedium ausgeschieden werden. Durch Verwendung bestimmter Mutanten können auch durch Anreicherung Aminosäuren gewonnen werden, wenn der Reaktionsschritt, der die betreffende Aminosäure weiterverarbeitet, blockiert ist.

Eine andere Verwendungsmöglichkeit bieten die sogenannten Transformationsreaktionen, bei denen von der Fähigkeit mancher Pilze Gebrauch gemacht wird, organische Verbindungen in einem einzigen Schritt spezifisch in andere Verbindungen umzusetzen: z. B. bei der Herstellung von Steroiden (Ovulationshemmer, Therapeutika gegen Arthritis etc.) wird ein wesentlicher Syntheseschritt, die 11α Hydroxylierung, die auf chemischem Wege auf technische Schwierigkeiten stößt, durch den Pilz *Curvularia* durchgeführt.

* Die in diesem Aufsatz erwähnten eigenen experimentellen Untersuchungen wurden mit Unterstützung des Landesamtes für Forschung (NRW) durchgeführt.

** Lehrstuhl für Allgemeine Botanik der Ruhr-Universität Bochum

*** Nachdruck eines Artikels, der unter dem gleichen Titel im Jahrbuch 1971/72 des Ministers für Wissenschaft und Forschung des Landes Nordrhein-Westfalen – Landesamt für Forschung – (Westdeutscher Verlag, Opladen) veröffentlicht wurde. Die Genehmigung zum Neudruck wurde freundlicherweise vom Landesamt für Forschung erteilt.

Nicht zuletzt sei auf die Fülle von Antibiotika hingewiesen, die als spezielle Stoffwechselprodukte von bestimmten Pilzen gebildet werden. Von zunehmender Bedeutung hat sich in diesem Bereich in den letzten Jahren die Produktion der 6-Aminopenicillansäure durch bestimmte Mutanten von *Penicillium chrysogenum* erwiesen, die als Ausgangssubstanz für die in-vitro-Herstellung der sogenannten halbsynthetischen Penicilline dient.

Es darf in diesem Zusammenhang aber nicht übersehen werden, daß die Bakterien bei allen diesen industriell auswertbaren Stoffwechselleistungen eine den Pilzen mindestens ebenbürtige Rolle spielen. Literatur bei R e h m (1), Z ä h n e r (2).

2. Pilze, die als Nahrungsmittel dienen

Abgesehen von der Produktion des Champignons (*Agaricus bisporus*) werden Pilze als Nahrungsmittel in Europa* bisher noch nicht in industriellem Maßstab angezogen, obwohl sie im Vergleich zu anderen Gemüsearten die höchste spezifische Eiweißmenge enthalten (3). Dies liegt vor allem an der fast völlig fehlenden züchterischen Bearbeitung anderer Pilzarten, wie z. B. der Trüffel (*Tuber aestivum*, *Tuber brumale* etc.). Erste Ansätze wurden in den USA und kürzlich in Ungarn mit einer halbindustriellen Produktion des Austern-Seitlings (*Pleurotus ostreatus*) gemacht (4, 5).

Das Ziel der Züchtung von Nutzpilzen besteht einerseits darin, über stabile Stämme zu verfügen, welche ihre Produktivität auch im Verlauf einer längeren vegetativen Vermehrung beibehalten, und zum anderen eine Ertragssteigerung zu erreichen. Diese Zielsetzung unterscheidet sich in keiner Weise von den allgemeinen Prinzipien jeglicher Tier- und Pflanzenzüchtung. Jedoch haben die in diesen Bereichen üblichen modernen Methoden bisher unserem Wissen nach wenig Eingang in die Pilzzüchtung gefunden.

Während man bei der Züchtung von Tieren und von höheren Pflanzen unter Ausnutzung des Vorganges der genetischen Rekombination „positive Mutationen“, die entweder künstlich ausgelöst oder aus Wildstämmen isoliert wurden, in Kulturformen einbaut, beharrt man weitgehend in der Pilzzüchtung auf dem klassischen Prinzip der Selektion. Auf der Suche nach ertragreicheren Stämmen beschränkt man sich darauf, fortlaufend neue Stämme von ihren natürlichen Habitaten zu isolieren. Falls die Produktivität nachläßt, wird der betreffende Stamm eliminiert und mit neuem Material begonnen. Der wesentliche Grund für diese von der übrigen Züchtungsforschung abweichende Methodik scheint vor allem die Kostenfrage zu sein.

Es ist zweifelsohne – vor allem bei kleineren Betrieben – ökonomischer, nach dem Such-Wegwerf-Prinzip zu arbeiten, als ein Laboratorium für Grundlagenforschung zu unterhalten. Auf lange Sicht zahlt sich dieses Verfahren jedoch nicht aus, denn ein Material, bei dem man nicht absehen kann, ob und wann durch spontane Mutationen oder durch „Alterungserscheinungen“ (s. S. 153 ff.) eine Ertragsveränderung erfolgt, kann vor allem in der Fermenterindustrie zu kostspieligen Produktionsausfällen führen. Es kommt noch hinzu, daß eine gezielte Züchtung auf Ertragssteigerung mit dieser Methode nicht möglich ist.

* In Japan wird seit Jahrhunderten der Shii-take Pilz (*Lentinus edodes*) gezüchtet. Die jährliche Exportmenge (vorwiegend in getrocknetem Zustand) beträgt 5000 bis 6000 Tonnen.

Aus diesen Ausführungen dürfte hervorgehen, daß es nicht der Sinn des vorliegenden Aufsatzes sein kann, in synoptischer Form an Pilzen erarbeitete genetische Fakten darzustellen – dies ist bereits an anderer Stelle geschehen: Esser und Kuenen (6) –, sondern pointiert auf einige Befunde der Pilzgenetik hinzuweisen, deren Anwendung eine konzentrierte Züchtung von Nutzpilzen ermöglichen sollte.

I. Kontrolle der Rekombination durch Fortpflanzungs-Systeme

Die Rekombination des genetischen Materials ist ein biologisches Grundphänomen, das eine ständige Um- und Neuordnung der Erbinformation bewirkt. Sie basiert vor allem auf einem stetigen Wechsel von Kernverschmelzung (Karyogamie) und Reifungsteilung (Meiosis), die im Verlauf der sexuellen Fortpflanzung alternierend auftreten. Es ist eine Besonderheit der Pilze, daß auch solche Arten, die im Verlauf der Evolution die Fähigkeit zur sexuellen Fortpflanzung verloren haben (*fungi imperfecti*), ihr Erbmaterial über sogenannte parasexuelle Vorgänge in begrenztem Maße rekombinieren können.

Zu den *fungi imperfecti* gehört eine große Anzahl von Stämmen, die für die Fermenterindustrie bedeutsam sind, z. B. die Penicillinproduzenten.

Der Mechanismus der Rekombination auf molekularer Ebene ist trotz zahlreicher Untersuchungen (6) noch nicht in Einzelheiten bekannt, was jedoch für die praktische Züchtungsforschung keine Rolle spielt, denn diese bedient sich der Rekombination nur als Mittel zum Zweck des Einbaus und Umbaus von züchterisch interessanten Erbfaktoren. Für diesen Bereich der Biologie kommt es darauf an, diejenigen Parameter zu kennen, die für das Zustandekommen einer Rekombination, d. h. für die Auslösung einer sexuellen oder parasexuellen Reaktion, notwendig sind. Neben Umweltfaktoren (Zusammensetzung des Kulturmediums, Licht, Temperatur etc.) sind dies innere Faktoren genetischer Art. Bei den letzteren handelt es sich einerseits um Gene, die die Ausbildung der Geschlechtsorgane (= sexuelle Differenzierung) und damit den Ablauf des normalen Entwicklungszyklus steuern, und andererseits um Erbfaktoren, welche die physiologischen Bedingungen kontrollieren, die zur Karyogamie und damit zur Rekombination führen.

Da es auch zahlreiche Pilze gibt (z. B. den Kulturchampignon), die keine sexuelle Differenzierung aufweisen, ist diese zweite Genkategorie von besonderer Bedeutung, denn diese Erbfaktoren, die ihre Wirkung im Rahmen der sogenannten Fortpflanzungs-Systeme entfalten, treffen letztlich die Entscheidung, ob und in welchem Maße die Rekombination möglich ist und erfolgen kann.

In diesem Zusammenhang ist noch zu erwähnen, daß auch der parasexuelle Zyklus der imperfekten Pilze durch die Fortpflanzungs-Systeme kontrolliert wird (Näheres bei Esser und Kuenen (6)).

In der Fachliteratur herrscht eine große Konfusion über die meisten Begriffe, die im Zusammenhang mit den Fortpflanzungs-Systemen stehen. Es erscheint daher zum besseren Verständnis des Folgenden zunächst notwendig, auf die einzelnen Systeme einzugehen (s. Abb. 1). Eine ausführlichere Darstellung ist bereits an anderer Stelle erfolgt (7).

1. Monözie und Diözie sind die grundlegenden Fortpflanzungs-Systeme. Sie basieren auf der Fähigkeit eines Organismus, zur Karyogamie einen oder beide Kerne beizusteuern.

Aus diesem einfachen Kriterium der Sexualität folgt, daß ein monözisches Individuum sowohl als Kerndonor als auch als Kernakzeptor fungieren kann. Ein Organismus, welcher nur die eine oder die andere Potenz besitzt, ist diözisch.

Innerhalb der diözischen Pilze gibt es neben Arten, die auf Grund der Ausbildung von Geschlechtsorganen eine klare Polarität in männliche und weibliche Individuen aufweisen (morphologische Diözie), auch solche, die mangels morphologischer Sexualmerkmale nur auf Grund ihrer Sexualreaktion unterscheidbar sind (physiologische Diözie).

Außer den Erbfaktoren, welche die normale morphologische Differenzierung bedingen, gibt es keine speziellen Erbfaktoren für die Monözie. Im Gegensatz zu den höheren Pflanzen und Tieren wird die Diözie bei Pilzen nicht durch Geschlechtschromosomen bestimmt, sondern durch einzelne Erbfaktoren.

2. Eine **Incompatibilität** (sexuelle Unverträglichkeit) liegt vor, wenn Zellkerne im Verlauf der normalen Sexualreaktion nicht verschmelzen können. Diese Verhinderung der Karyogamie beruht nicht auf Defekten der beteiligten Kerne, die zu Sterilität führen. Entsprechend den genetischen Grundlagen dieser Sexuelsperre unterscheidet man zwischen zwei Systemen:

a) **Homogenische Incompatibilität:** Die Karyogamie unterbleibt, wenn die Kerne die gleichen Incompatibilitätsfaktoren tragen.

Im einfachsten Falle genügt für die Kontrolle der Sexualreaktion ein Genpaar (+ und –), das auf folgende Weise wirksam ist: Tragen beide Kerne den Faktor + oder den Faktor –, so unterbleibt die Karyogamie; sie ist nur möglich, wenn der eine Kern das Gen + und der andere das Gen – enthält. Zur Information über kompliziertere Systeme, die jedoch alle auf dem gleichen Prinzip beruhen, sei verwiesen auf: R a p e r (8), E s s e r und K u e n e n (6).

b) **Heterogenische Incompatibilität:** Die Karyogamie unterbleibt, wenn die Kerne verschiedene Incompatibilitätsfaktoren tragen.

Im Gegensatz zu der homogenischen Incompatibilität ist für diese Art der sexuellen Unverträglichkeit eine unterschiedliche Konstitution an mindestens zwei Genorten erforderlich.

Die heterogenische Incompatibilität ist nicht nur auf die sexuelle Phase beschränkt, sie tritt auch als sogenannte vegetative Incompatibilität nach der bei Pilzen häufig vorkommenden Fusion von Vegetationsorganen (Hyphen) auf und führt zu einem Absterben der beteiligten Zellen. Diese Abwehrreaktion, die bei den betroffenen Arten einen Mischwuchs verhindert, kann schon durch einen einzelnen Genunterschied ausgelöst werden.

Schwierigkeiten, die manchmal in der Fermenterindustrie bei Verwendung von sogenannten Mischkulturen auftreten, d. h. von Stämmen, die in Transformationsreaktionen aufeinanderfolgende Stoffwechselprodukte produzieren, dürften zum Teil auf heterogenische Incompatibilität zurückzuführen sein.

Die **heterogenische Incompatibilität** scheint ein biologisches Grundphänomen zu sein, denn die als Histoincompatibilität bekannte Unverträglichkeit von Geweben nach Organtransplantationen bei Mensch und Tier basiert auf dem gleichen Mechanismus einer Unverträglichkeit genetisch verschiedener Kerne. Die bei den höheren Organismen einsetzende immunologische Abwehrreaktion ist zwar weitaus komplizierter als bei den Pilzen, die natürlich kein lymphatisches System besitzen. Da aber auch bei den Pilzen gezeigt werden konnte (Literatur bei B l a i c h und E s s e r (9)), daß an der Incompatibilitätsreaktion enzymatisch aktive Proteine beteiligt sind, bietet sich hier ein

Modell zum grundlegenden Studium der Gewebeincompatibilität an.

3. **Heterokaryosis**, das Zusammenleben von genetisch verschiedenen Kernen im gleichen Cytoplasma, ist eine für Pilze spezifische Erscheinung und dort weit verbreitet. Sie kommt zustande durch die im vorigen Abschnitt erwähnte Fusion von Hyphen. Die Heterokaryosis ist kein Fortpflanzungssystem im strengen Sinne, wie die oben erwähnten. Sie spielt jedoch bei den Arten eine Rolle, deren Sexualprozeß nicht durch Verschmelzung von Geschlechtsorganen bzw. Geschlechtszellen eingeleitet wird, sondern durch eine Hyphenfusion. Ihre wesentliche Bedeutung hat sie bei den imperfekten Pilzen, die im Verlauf der Evolution die Fähigkeit zur sexuellen Vermehrung verloren haben und nur mit Hilfe des parasexuellen Zyklus in der Lage sind, ihr genetisches Material auszutauschen. Daher ist es auch verständlich, daß es für das Zustandekommen der Heterokaryosis keine speziellen Gene gibt. Ihre Kontrolle wird von den Erbfaktoren wahrgenommen, welche für die Incompatibilität verantwortlich sind.

Nach dieser Aufzählung der für den Nichtgenetiker recht komplizierten Fortpflanzungssysteme erhebt sich nun die Frage, auf welche Weise sie die Kontrolle der Rekombination verwirklichen. Zunächst ein allgemeiner Gesichtspunkt: Die Umkombination des genetischen Materials hat keinerlei praktische Auswirkung bei Organismen, die einer ständigen Inzucht unterworfen sind. Das bedeutet, daß jedes System, das die Inzucht verhindert oder herabsetzt, durch Fremdzucht die Wirksamkeit der Rekombination steigert. Dies wird in der Natur durch die Wirkungen und Wechselwirkungen der verschiedenen Fortpflanzungssysteme gesteuert, die aus dem Schema der Abbildung 1 zu ersehen sind:

1) Die Inzucht wird vor allem durch Diözie und homogenische Incompatibilität herabgesetzt. Beide Systeme verhindern die Selbstbefruchtung und bedingen, daß eine Karyogamie nur zwischen solchen Individuen stattfinden kann, die genetisch verschieden sind.

2) Die Inzucht wird gefördert durch die Monözie. Innerhalb von Arten, die Selbstbefruchter sind, bilden sich daher leicht lokale Rassen, welche mangels Austausches von genetischem Material sich im Verlauf der Evolution auseinanderentwickeln. Diese Tendenz wird noch gefördert durch die heterogenische Incompatibilität, welche die bei monözischen Organismen an und für sich mögliche Fremdbefruchtung verhindert.

3) Die Wirkung der Heterokaryosis ist nicht so evident wie die der Sexual-Systeme. Man muß jedoch berücksichtigen, daß gerade bei Pilzen in der Natur die Hyphenverschmelzungen und der damit verbundene Kernaustausch eine nicht zu unterschätzende Bedeutung haben, denn die Fremdkerne gelangen relativ leicht in die Keimbahn. Auf ihre Bedeutung für die imperfekten Pilze, bei denen sie die einzige Möglichkeit für das Zustandekommen einer Rekombination über den parasexuellen Zyklus ist, wurde bereits hingewiesen.

4) Die Wirkung jedes Fortpflanzungs-Systems kann teilweise oder ganz aufgehoben werden durch Sterilitäts-Gene, welche das Fehlen oder die Funktionslosigkeit von Geschlechtsorganen oder -zellen bedingen. Derartige Defizienzen können überbrückt werden, wenn nach Heterokaryosis sich genetisch verschiedene Defekte durch die Wirkung der entsprechenden, nicht mutierten Gene aufheben.

5) Man muß sich darüber klar werden, daß in der Natur bei den meisten Pilzen der

Sexualzyklus oder der parasexuelle Zyklus und damit die Rekombination selten durch ein einziges Fortpflanzungs-System kontrolliert wird, sondern vielmehr durch ein Zusammenspiel verschiedener Systeme. Die am weitesten verbreitete Wechselwirkung ist die Aufhebung der Monözie durch die homogenische Incompatibilität. Dadurch wird einer selbstfertilen Art der gleiche Fremdzucht-Effekt verliehen wie durch die Diözie. Die heterogenische Incompatibilität kann sowohl die Monözie, die Diözie als auch die homogenische Incompatibilität überlagern und damit die Möglichkeiten einer Rekombination auf einzelne Biotypen beschränken und auf diese Weise die Art in einzelne „unabhängige“ Rassen aufspalten. Da die heterogenische Incompatibilität nicht auf den sexuellen Zyklus beschränkt ist, sondern auch in der vegetativen Phase vorkommt, erstreckt sich ihr Wirkungsbereich auch auf die Heterokaryosis und engt damit vor allem den Austausch von genetischem Material bei den imperfekten Pilzen ein.

II. Die Herstellung von Mutanten

Mutationsereignisse, die zu diskontinuierlichen, erheblichen Veränderungen des genetischen Materials führen, können sowohl spontan als auch unter dem Einfluß mutagener Agentien entstehen. Wie schon oben erwähnt, kann sich eine planvolle Züchtungsarbeit nicht ausschließlich auf das Auftreten von spontanen Mutationen und deren natürliche Selektion verlassen, sondern sie erfordert eine systematische Verwendung mutagener Agentien, um effektiv zu sein.

In der einschlägigen Literatur finden sich zahlreiche Angaben über allgemeine Methoden und spezielle Techniken zur Herstellung von Mutanten* (vgl. die Literaturübersichten bei Calm (10), Hopwood (11)). In diesem Zusammenhang wollen wir jedoch nur einige grundlegende Richtlinien aufzeigen, die für den Praktiker von Interesse sein könnten.

1) Pilzstrukturen, welche mit mutagenen Agentien behandelt werden, sollten im Optimalfall nicht mehr als einen Zellkern enthalten.

Diese Bedingung wird bei den meisten asexuell gebildeten Sporen des Konidientypus erfüllt (z. B. bei *Aspergillus*, *Penicillium*, *Neurospora*-Mikrokonidien). Bei der Verwendung von Sporen, die nach einem Sexualvorgang entstanden sind (die meisten Ascosporen und einige Basidiosporen), muß man berücksichtigen, daß diese zwar ursprünglich einkernig sind, aber schon im Verlauf ihrer Reifung infolge weiterer Kernteilungen vielkernig werden.

Wenn diese Bedingung bei einem Pilz nicht erfüllt werden kann und man vielkernige Sporen oder sogar Hyphenfragmente verwenden muß, entstehen nach der Mutagenbehandlung meist heterokaryotische Myzelien, in denen vorteilhafte Merkmale durch andere „überdeckt“ werden können. Diese Schwierigkeit kann nur überwunden werden, indem man eine Nachkommenschaftsanalyse dieser Heterokaryen, beispielsweise durch Aussaat sexuell entstandener Sporen oder durch Vermehrung einkerniger Hyphenspitzen, vornimmt. Auf diese Weise kann aus einem einzelnen, nach Mutagenbehandlung entstan-

* Auskünfte über den jeweils aktuellen Stand der Mutagenitätsliteratur erteilt das Zentrallaboratorium für Mutagenitätsprüfung der deutschen Forschungsgemeinschaft, 78 Freiburg i. Br., Breisacher Str. 33.

denen Heterokaryon, allerdings unter erheblichem technischem Aufwand, gegebenenfalls ein breites Spektrum von Mutanten isoliert werden.

2) Die Auswahl des mutagenen Agens muß auf die zu behandelnde Pilzstruktur abgestimmt werden.

Z. B.: Eine Behandlung von Pilzsporen, die infolge von Melanineinlagerungen eine schwarze Zellwand haben, mit UV-Strahlen ist sehr ineffizient, da die Strahlen nur in geringem Maße die Wand durchdringen.

3) Die Verwendung selektiver Methoden bringt nicht nur eine Zeitersparnis mit sich, sondern ist auch der wirksamste Weg, um spezifische Mutanten zu erhalten.

Im Gegensatz zum Genetiker, der in erster Linie daran interessiert ist, Mutanten mit „biochemischen Defekten“ zu erhalten, sucht der Züchter nach „positiven“ Mutanten mit besserem Ertrag. Daher können für diese Zwecke die in der Grundlagenforschung gängigen Selektionstechniken zur Herstellung von Ernährungsdefektmutanten nicht verwendet werden. Um eine positive Selektion (z. B. Produktionssteigerung eines bestimmten Stoffwechselproduktes) zu erhalten, ist es daher ratsam, das mit Mutagenen behandelte Material auf einem Agar-Medium zur Keimung zu bringen, welches als Indikator für das gewünschte Produkt ein spezifisches Farbreagens erhält. Auf Grund der aufgetretenen Farbstoffbildung ist eine quantitative Abschätzung und damit eine Selektion möglich. Da man bei den zu Ernährungszwecken verwendeten Pilzen fast ausnahmslos die Fruchtkörper verwendet, ist hier leicht eine Selektionsmöglichkeit nach deren Beschaffenheit gegeben.

4) In den letzten Jahren hat sich gezeigt, daß chemische Mutagene weit aus geeigneter sind, biochemische und auch morphologische Mutationen auszulösen, als jegliche Art von Bestrahlung.

Z. B.: Chromosomen-Deletionen, -Translokationen oder -Inversionen treten seltener ein; die Chance, Punktmutationen zu erhalten, ist größer, und nicht zuletzt hat man ziemlich genaue Vorstellungen, welcher Art die Änderungen sind, die durch die chemischen Mutagene an den DNS-Molekülen hervorgerufen werden (Literatur bei Drake (12)).

5) Das wesentlichste Problem bei der Herstellung von biochemischen und morphologischen Mutanten ist nicht die Mutationsauslösung und die Selektion, sondern stabile, lebensfähige Stämme zu erhalten, bei denen die Mutation so im Erbmaterial fixiert ist, daß sie auch nach vielen Kernteilungen konstant vererbt wird.

Z. B.: Mutierte Gene, die in überzähligen Chromosomen (Aneuploidie) lokalisiert sind, können nach einer Reihe von Kernteilungen mit dem betreffenden Chromosom in Verlust geraten.

Es erscheint fast trivial, zu erwähnen, daß alle Stämme, welche nach Mutagenbehandlung veränderte Merkmale aufweisen, keine wirklichen Mutanten, sondern nur Varianten sind, denn ihr veränderter Phänotyp kann das Ergebnis verschiedener Ereignisse sein (z. B. Aneuploidie oder Heterokaryosis). Echte Mutanten kann man nur erhalten, wenn der genetisch veränderte Zellkern eine meiotische Teilung durchlaufen hat. Bedingt durch die im Verlauf der Meiose erfolgende chromosomale Neuordnung, werden alle unbalancierten Genome eliminiert, und darüber hinaus kann man nach dieser Teilung von einem Zellkern ausgehen, der sicherstellt, daß der entstehende Stamm nicht heterokaryotisch ist.

Um diesen Kriterien gerecht zu werden, ist die einfachste Methode die einer Rückkreuzung der Variante mit dem Ausgangsstamm. Auf Grund des Aufspaltungsmusters der Nachkommenschaft (die meisten Pilze sind Haplonten!) erhält man auch erste Informationen über die Natur der Mutation, d. h., man kann hier schon erkennen, ob es sich um Veränderungen an einem oder mehreren Genen oder um chromosomale Mutationen handelt.

Pilze, welche die Analyse geordneter Tetraden – vier Punkte der Meiosis (s. auch Abb. 2) erlauben, liefern nach einer solchen Kreuzungsanalyse die vollständigste Information. In diesem Falle erhält man sogar Anhaltspunkte über die ungefähre Lokalisation der Mutationsstelle innerhalb des Chromosoms.

Die Methode der Rückkreuzung erlaubt es auch im Fall von Mehrfach-Mutationen, jedes einzelne mutierte Gen auf Grund der meiotischen Rekombination unter den Nachkommen „wiederzufinden“.

Gerade für diesen Zweck ist die Verwendung von geordneten Sporen-Tetraden günstig und vor allem zeitsparend, denn meist genügt schon die Analyse weniger Tetraden, um die gewünschte Information zu erhalten.

Bei einigen monözischen Pilzen ist die Rückkreuzungsanalyse mit Schwierigkeiten verbunden, denn man kann im allgemeinen nicht zwischen den Fruchtkörpern unterscheiden, die durch Selbstung von einem der beiden Partner entstanden sind, und solchen, die aus einer Kreuzung stammen. Diese Schwierigkeit kann auf zweierlei Weise behoben werden: a) indem man zur Rückkreuzung anstelle des Wildstammes eine mehr oder minder sterile Mutante verwendet, welche nur Fruchtkörper in der Kreuzungszone bildet (s. Abb. 3); b) indem man Farbsporen als genetische Marken benutzt und mit einem Stamm rückkreuzt, der eine stabile Mutation für die Farbe der sexuell entstandenen Sporen aufweist. Auf diese Weise kann man anhand der Farbaufspaltungen (Abb. 2) die nach der Kreuzung entstandenen Fruchtkörper leicht von den Selbstungsfruchtkörpern unterscheiden, die nur Sporen von einheitlicher Farbgebung enthalten.

In diesem Zusammenhang muß daran erinnert werden, daß viele für industrielle Zwecke wichtige Pilze imperfekt und daher für eine Rückkreuzungsanalyse auf dem Wege über die meiotische Rekombination ungeeignet sind. In diesen Fällen kann die Fixierung von Mutationen nur über den parasexuellen Zyklus über die mitotische Rekombination erreicht werden; hierbei ist allerdings die Verwendung von Markierungs-Genen (Farbe der Konidiosporen) unentbehrlich.

6) Bei einer Besprechung über Auslösung und Einbau von Mutationen kann das Phänomen der Pleiotropie nicht außer acht gelassen werden. Darunter ist das Auftreten von mehreren, augenscheinlich nicht korrelierten Merkmalen nach der Mutation eines einzigen Erbfaktors zu verstehen. Stämme mit derartigen „genetischen Syndromen“ treten relativ häufig bei einer planmäßigen Suche nach Mutanten auf. Sie weisen meist eine gleichzeitige Veränderung von morphologischen und physiologischen Merkmalen auf (z. B. Wuchsänderungen, Verlust der Geschlechtsorgane oder der asexuell gebildeten Sporen, Ernährungsdefekte etc.; z. B. Abb. 4).

Manchmal können diese Veränderungen auch mit einer Ertrags- und Produktionssteigerung verbunden sein (s. Abb. 4). Gerade im letzten Falle ist es dann notwendig, nicht etwa mit einer in vielen Merkmalen veränderten günstigen Variante weiterzuarbeiten, sondern durch entsprechende genetische Analysen ihre genetische Konstitution festzulegen und damit Maßnahmen zur Schaffung eines genetisch stabilen Erbgutes unter

Einbeziehung dieser günstigen Merkmale zu treffen. Auch hier können Rückkreuzungstests eingesetzt werden. Das sicherste Kriterium für den Beweis von Pleiotropie ist allerdings der etwas zeitraubende Rückmutationstest, denn nur Einfaktormutanten bieten eine wahrnehmbare Chance für die Wiederherstellung des ursprünglichen Phänotyps.

III. Das Syndrom der Senescenz

Jedem Mykologen ist bekannt, daß die meisten Pilzstämme nach längerer, ausschließlich vegetativer Vermehrung altern. Diese Senescenz tritt manchmal weitaus schneller als im Laboratorium nach kontinuierlicher Massenproduktion in einem Fermenter oder bei der Kultur von Speisepilzen auf.

Senescente Stämme verlieren meist zuerst die Fähigkeit zur sexuellen Vermehrung. Die dann folgenden Wuchsanomalien führen mit ziemlicher Regelmäßigkeit zu einer Einstellung des Hyphenwachstums und damit zum Absterben des betroffenen Stammes (Abb. 5). Doch schon ehe es zu diesem Endzustand der Alterung kommt, treten zusammen mit den morphologischen Veränderungen auch physiologische Anomalien auf, die vor allem in der Fermenterindustrie zu den schon oben (S. 146) angesprochenen Ausfällen der spezifischen Metaboliten führen.

Derartige Senescenz-Syndrome werden meist durch genetische Veränderung der Zellkerne erklärt, die sich als Folge zahlreicher spontaner Mutationen summieren und durch entsprechende Rückkreuzungen repariert werden können. Dies ist jedoch nicht die einzige Ursache der Senescenz, denn es sind Beispiele dafür bekannt (Literatur bei Esser und Kuenen (6)), daß die im Verlauf der Alterung auftretenden Degenerationserscheinungen nur durch Austausch des Cytoplasmas behoben werden können.

Dies kann im Verlauf der sexuellen Vermehrung erfolgen, wenn bei Rückkreuzungen ein gesunder Stamm als weiblicher Elter und als männlicher Elter eine plasmaarme Keimzelle des seneszenten Stammes verwendet wird. Nach genetischer Analyse der Nachkommen erhält man dann wiederum juvenile Stämme mit den ursprünglichen Merkmalen. Bei imperfekten Pilzen kann man auf ähnliche Weise auf dem Wege über die Heterokaryosis Kerne aus alternden Myzelien in gesunde Stämme einbauen und danach den ursprünglichen Zellkern – dann allerdings zusammen mit dem funktionsfähigen Plasma – mit Hilfe der im vorigen Kapitel angesprochenen Methoden zurückgewinnen.

Aus dieser Möglichkeit, senescente Stämme durch Plasmaaustausch zu regenerieren, kann man schließen, daß die Senescenz in den betreffenden Fällen nicht durch Veränderungen der Erbinformation der Zellkerne, sondern durch cytoplasmatische Faktoren bestimmt wird. Die Natur dieser Elemente des Plasmons ist allerdings noch unbekannt.

Eine genauere Analyse der genetischen Grundlagen der Senescenz-Syndrome hat gezeigt, daß es sich dabei nicht immer um einfache cytoplasmatische Erbänderungen handelt, denn bei einigen Objekten sind die seneszenten Hyphen in der Lage, die juvenilen Hyphen zu „infizieren“, wenn sie über eine cytoplasmatische Brücke (Heterokaryosis) mit diesen in Kontakt gebracht werden. Daraus schloß man, daß die Senescenz durch distinkte Partikel des Cytoplasmas ausgelöst werden kann. Es wird angenommen, daß diese Partikel, deren Natur noch unbekannt ist, in der Lage sind, in Analogie zu den Viren sich selbst identisch zu vermehren, da sie nach nur

einmaligem Kontakt nach relativ kurzer Zeit eine Alterung des gesamten juvenilen Stammes herbeiführen können. Als Ursache für ihr spontanes Auftreten wird angenommen, daß sie ähnlich wie die temperenten Bakteriophagen in zwei Zustandsarten existieren können: einmal in einer Art Ruhestadium im Zellkern und nach spontaner Freisetzung als infektiöse, sich rasch vermehrende Partikel im Plasma.

Die Annahme, daß die infektiöse Senescenz durch spezifische, virenähnliche Partikel verursacht wird, ist nicht reine Spekulation, sondern gerade in den letzten Jahren haben sich experimentelle Daten angehäuft, welche nachweisen, daß auch Pilze, ebenso wie andere Lebewesen, an Viren „erkranken“ können (Literatur bei Hollings et al. (13), Hollings (14), Banks (15)).

IV. Folgerungen für die Züchtungsforschung an Nutzpilzen

Jegliche erfolversprechende züchterische Bearbeitung von pflanzlichem oder tierischem Material setzt voraus, daß man nicht nur die für einen optimalen Ertrag notwendigen äußeren Bedingungen, sondern auch die inneren Bedingungen für den Wuchs und die Entwicklung des betreffenden Organismus kennt und entsprechend manipulieren kann.

In dem speziellen Fall der Züchtung von Nutzpilzen erfordert dies, sowohl mit den Kulturbedingungen (z. B. Nährsubstrat, Licht, Luftfeuchtigkeit, pH, Temperatur) als auch mit den genetischen Faktoren, die für den Ablauf des normalen Entwicklungszyklus und für den Umbau des Erbmaterials notwendig sind, vertraut zu sein, um auf diese Weise „sein Objekt in der Hand zu haben“. Wie bereits angedeutet, lag das Hauptaugenmerk in der Pilzzüchtung bisher weitgehend auf dem ersten Aspekt, der Schaffung günstiger Kulturbedingungen. Neben den ökonomischen Gründen, die zu einer Vernachlässigung der genetischen Parameter geführt haben, sind hierfür einerseits das Fehlen entsprechender Daten aus der Grundlagenforschung und andererseits aber technische Schwierigkeiten verantwortlich. Im Gegensatz zu den höheren Organismen bedarf es bei der Nachkommenschaftsanalyse von Pilzen (Aussaat der Sporen) der Anwendung von zum Teil subtilen mikroskopischen Methoden.

Man sollte aber nicht übersehen, daß dieser Nachteil gegenüber den höheren Pflanzen und Tieren weitgehend durch eine Reihe von Vorteilen der Pilze kompensiert wird: 1. Kultur unter kontrollierten Laboratoriumsbedingungen; 2. eine rasche Generationsfolge ermöglicht die Anzucht vieler Generationen pro Jahr; 3. spezielle Methoden wie Tetradenanalyse erlauben schon bei einer zahlenmäßig geringen Nachkommenschaft verbindliche Aussagen über Zahl und Lokalisation von Erbfaktoren; 4. wesentliche Vereinfachung der Nachkommenschaftsanalyse, da durch den haploiden Charakter der Nutzpilze schon in der ersten Generation Aufspaltungen erkannt werden können und zeitraubende Testkreuzungen nicht notwendig sind.

Aus den in den vorigen Kapiteln gemachten Ausführungen über die genetische Kontrolle der Rekombination, die Herstellung von Mutanten und die genetischen Erklärungsmöglichkeiten von Alterungserscheinungen ergeben sich folgende Schlüsse von züchterischem Interesse:

1) Erhaltung der Ertragsquote durch regelmäßige Regeneration

Die vielfach bei Ertragsrückgang angewandte Methode, die ursprünglichen Stämme zurückzuerhalten, indem man Einzelkulturen aus vegetativen Sporen herstellt, ist nicht

optimal. Ganz abgesehen davon, daß viele Pilze derartige Sporen nicht produzieren, kann man mit dieser Technik sowohl chromosomale als auch extrachromosomale Defizienzen, die sich im Verlauf längerer vegetativer Entwicklung akkumuliert haben, nicht mit Sicherheit ausschalten.

Bei einer Regeneration von „schwachen“ Stämmen besteht die größte Aussicht auf Erfolg, wenn man an den betreffenden Stämmen meiotische oder mitotische Rekombinationen auslöst und die auf diese Weise entstandenen Sporen in Einzelkultur aufzieht und testet. Im Verlauf des sexuellen oder parasexuellen Zyklus besteht nämlich die optimale Möglichkeit zur Restitution des ursprünglichen Genotypus auf chromosomaler und extrachromosomaler Ebene, um damit den „Originalkern“ aus der Masse mutierter Kerne oder aus mutiertem Cytoplasma wieder „herauszuholen“. Die Anwendung dieser Methode erfordert neben einer Kenntnis der physiologischen Bedingungen des Entwicklungszyklus auch ein Vertrautsein mit seiner genetischen Kontrolle durch die Fortpflanzungs-Systeme.

Nach unseren Erfahrungen mit Laboratoriumsstämmen empfiehlt es sich, von allen Stämmen, die zur Massenproduktion von Myzel oder Fruchtkörpern verwendet werden, Kontrollen bei 4°C im Kühlschrank zu halten. Sobald an den Arbeitsstämmen erste Anzeichen von Funktionsschwäche auftreten, sind die Kontrollen durch meiotische (oder parasexuelle Passagen) zu regenerieren, denn wenn das Endstadium der Senescenz eintritt, ist dies oft nicht mehr möglich.

2) Steigerung der Ertragsquote durch ein kombiniertes Programm von Mutation, Selektion und Rekombination

Es ist wenig ökonomisch, sich entweder nur unter Verwendung selektiver Techniken mit Hilfe mutagener Agentien auf eine Produktion besserer Stämme zu verlegen oder diese mit Hilfe der klassischen Methode aus der Natur zu isolieren. Nur die Kombination beider Möglichkeiten ist auf die Dauer erfolgversprechend. Sie erfordert einen kontinuierlichen Umbau des genetischen Materials durch Rekombination, was wiederum Kenntnis und Aufwendung der Parameter für Normalentwicklung und Fortpflanzungs-Systeme voraussetzt.

Ein Beispiel möge dies erläutern: Durch Anwendung selektiver Techniken ist es beim Kulturchampignon (*Agaricus bisporus*) gelungen, Stämme zu erhalten, die kinderkopf-große Fruchtkörper hervorbringen, welche auch vom Geschmack her völlig neue Verwendungsmöglichkeiten („Pilzsteaks“) eröffnen (Lit. bei S e n g b u s c h (3)). Da es jedoch bisher keine definitiven Vorstellungen über die cytologischen Vorgänge gibt, die bei der Sporenbildung ablaufen, und man außerdem das Fortpflanzungs-System des Champignons genetisch nicht in der Hand hat, konnte bisher nicht eindeutig festgestellt werden, wie dieses züchterisch äußerst wertvolle Merkmal im Erbgut verankert ist. Weil die großen Fruchtkörper steril sind und außerdem nach vegetativer Vermehrung ziemlich regelmäßig wieder eine Größenabnahme erfolgt, war bisher die kommerzielle Verwendung dieser Stämme nicht möglich. Mittlerweile wurden aber – parallel zu diesen von F r i t s c h e in der Arbeitsgruppe S e n g b u s c h durchgeführten Untersuchungen – in einem mit Grundlagenforschung an Hutpilzen befaßten Laboratorium die entwicklungsgeschichtlichen und genetischen Grundlagen des Champignons erarbeitet (s. R a p e r (16)), so daß durch Anwendung dieser Erkenntnisse in dem speziellen Fall bald ein Beispiel für eine erfolgreiche Kooperation von Theorie und Praxis vorliegen dürfte.

3) Heranziehung neuer Stämme für die Nutzpilzproduktion

Die teilweise unüberlegte Anwendung von Antibiotika führt zu einer Resistenzsteigerung der sensitiven Mikroben und damit zu einer Funktionsschwäche der betreffenden Antibiotika. Dies erfordert nicht nur eine züchterische Verbesserung der bekannten Wirkstoffproduzenten, sondern auch eine permanente Suche nach neuen Produzenten. Letzteres kann wesentlich erleichtert werden, wenn man von der Basis einer entwicklungs-geschichtlichen und genetischen Grundkenntnis der schon in Produktion befindlichen Stämme ausgehen kann und auf diese Weise bei den in Frage kommenden „Neulingen“ schon a priori gewisse Aussagen über Ablauf und genetische Kontrolle des Fortpflanzungszyklus machen kann.

So wurde z. B. der Basidiomycet *Oudemansiella mucida*, der ein gegen Hautpilze wirkendes Antibiotikum bildet, zunächst auf das genaueste biologisch und genetisch untersucht, ehe man mit diesem Objekt in die Massenproduktion ging, um bereits zum Zeitpunkt der klinischen Erprobung mit einer kontinuierlichen Züchtungsarbeit zur Ertragserhaltung und Ertragsverbesserung einsetzen zu können (s. M u s i l e k (17)).

Ein großes Neuland hinsichtlich der Heranziehung neuer Stämme scheint jedoch in der Speisepilzproduktion gegeben zu sein, denn außer dem Champignon (*Agaricus bisporus*) besteht für keine andere Pilzart eine nennenswerte Produktion durch Erwerbsbetriebe. Dies liegt nicht etwa an der fehlenden Nachfrage für andere Pilzarten, welche durch die klassischen „Schwammerlsucher“ nur mühsam in der Saison und in der übrigen Zeit durch Import gedeckt wird, sondern an den wissenschaftlichen Voraussetzungen. Welcher Betrieb möchte größere Investitionen wagen, wenn die Möglichkeit besteht, daß seine Kulturen plötzlich infolge Einwirkung ihm unbekannter Faktoren keinen Ertrag mehr liefern?

Im folgenden soll an einigen Beispielen gezeigt werden, wie man zu einer Verbreiterung des Produktionsprogrammes kommen könnte.

Der Austern-Seitling (*Pleurotus ostreatus*) gehört zur Gruppe der holzerstörenden Pilze, die ihren gesamten Energiebedarf aus Holz decken können. Hinsichtlich Geschmack und Aroma können die Fruchtkörper dieses Pilzes durchaus mit dem Champignon konkurrieren. Auch vom wirtschaftlichen Gesichtspunkt her dürfte sich die Anzucht rentieren, da als Nährsubstrat die Abfälle der Holzindustrie (Holzverschnitt, Hobelspäne, Sägemehl) verwendet werden können. Die oben (S. 146) erwähnten ersten Versuche in Ungarn haben sich lediglich darauf beschränkt, Holzkloben (Pappel, Buche, Weißbuche) im Freiland mit Myzel zu infizieren und jährlich im Herbst entstehende Fruchtkörper zu ernten. Eine Produktionsverlagerung in geschlossene Räume (ähnlich wie beim Champignon) sollte zu einer mehrmaligen Ernte im Jahr führen. Da dieser Pilz im Laboratorium relativ einfach zu handhaben ist, dürfte die für die Produktion notwendige Züchtungsarbeit nicht auf nennenswerte Schwierigkeiten stoßen.

Dagegen müßten bei der Nutzbarmachung von Trüffel (z. B. *Tuber aestivum*) und Morchel (*Morchella esculenta*) einige technische Schwierigkeiten überwunden werden, die durch den Entwicklungszyklus dieser Pilze begründet sind. Im Gegensatz zum Champignon und zum Austern-Seitling, die zur Gruppe der Basidiomyceten gehören, handelt es sich hier um Ascomyceten. Während bei den Basidiomyceten als „Brut“ ein sogenanntes dikaryotisches Myzel verwendet werden kann, aus dem sich ohne weitere Sexualvorgänge jederzeit unter den entsprechenden Kulturbedingungen laufend Fruchtkörper entwickeln können, bedarf es bei den Ascomyceten zur Entstehung jedes einzelnen Fruchtkörpers eines Sexualaktes, für den zum Teil zwei genetisch verschiedene Stämme (homogenische

Incompatibilität) zusammengebracht werden müssen. Nach entsprechendem Einsatz genetischer Methoden dürfte es auch für diese Objekte möglich sein, ausbalancierte Heterokaryen herzustellen, die entsprechend der Champignonbrut zur Beimpfung des Substrates eingesetzt werden könnten. Es darf allerdings nicht verschwiegen werden, daß die Nährstoffbedürfnisse und Kulturbedingungen von Trüffel und Morchel noch keineswegs endgültig abgeklärt sind.

In diesem Zusammenhang möchten wir auf die Anzucht von Orchideen in Erwerbsbetrieben hinweisen, die auch erst möglich wurde nach Kenntnis der Kulturbedingungen (vor allem Aufzucht der nährstofflosen Samen) und einer auf genetischen Methoden basierenden Herstellung von Hybridformen. Dieser Einsatz scheint sich auch wirtschaftlich gelohnt zu haben, denn in den letzten Jahren ist es auf diesem Sektor zu Preisminderungen gekommen.

Zusammenfassung

Aus der genetischen Grundlagenforschung an Pilzen ergeben sich einige Aspekte, die für den in der Nutzpilzproduktion tätigen Mykologen von Interesse sein und zur Ertragssteigerung seines Materials beitragen könnten. Es handelt sich dabei vor allem um die genetischen Faktoren, welche die Neukombination der Erbinformation kontrollieren, um Probleme der Herstellung von Mutanten und um das Syndrom der Alterung von Pilzkulturen. Unter Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte ist auch in der Nutzpilzproduktion eine konzertierte Züchtung auf der bei Tieren und höheren Pflanzen üblichen Basis einer gezielten Herstellung bzw. Auswahl von Mutationen und deren Einbau in das genetische Material durch Rekombinationsvorgänge möglich. Die auf diese Weise zu erzielende Ertragserhaltung und Ertragssteigerung sollten letztlich die Kosten einer derartigen „angewandten genetischen Grundlagenforschung“ kompensieren.

Literatur

- (1) REHM, H. J., Industrielle Mikrobiologie. Springer Berlin–Heidelberg–New York 1967. Einführung in die industrielle Mikrobiologie. Springer Berlin–Heidelberg–New York 1971
- (2) ZÄHNER, H., Biologie der Antibiotica. Springer Berlin–Heidelberg–New York 1965.
- (3) SENGBUSCH, R. v., Überlegungen zur Nutzung niederer Pflanzen und niederer Tiere als Nahrungs- und Futterquellen. In: Der Champignon **10**, 1–37 (1970).
- (4) BLOCK, S. S., G. TSAO and L. HAN, Experiments in the cultivation of *Pleurotus ostreatus*. Mushroom Science IV, Proc. IV. Intern. Conf. Copenhagen 1959, pp. 309–325.
- (5) VESSEY, E., Großbetrieb-Produktion des Austernpilzes in Ungarn. Z. f. Pilzkunde **34**, 125–136 (1968).
- (6) ESSER, K., und R. KUENEN, Genetik der Pilze. Springer Berlin–Heidelberg–New York 1965.
- (7) ESSER, K., Breeding systems in fungi and their significance for genetic recombination. Molec. Gen. Genetics **110**, 86–100 (1971).
- (8) RAPER, J. R., Genetics of sexuality in higher fungi. Ronald Press New York 1966.
- (9) BLAICH, R. and K. ESSER, The incompatibility relationships between geographical races of *Podospora anserina*. IV. Biochemical aspects of the heterogenic incompatibility. Molec. Gen. Genetics **109**, 186–192 (1970).
- (10) CALM, C. T., Improvement of microorganisms by mutation, hybridization and selection. In: Norris, J. R. and D. W. Ribbons (eds.): Methods in microbiology. Vol. 3 A, pp. 435–459. Acad. Press New York 1970.
- (11) HOPWOOD, D. A., The isolation of mutants. In: Norris, J. R. and D. W. Ribbons (eds.): Methods in microbiology. Vol. 3 A, pp. 363–433. Acad. Press New York 1970.
- (12) DRAKE, J. W., The molecular basis of mutation. San Francisco: Holden-Day 1970.
- (13) HOLLINGS, M., D. G. Gandy and F. T. Last: A virus disease of a fungus: die-back of cultivated mushroom. Endeavour **22**, 112–117 (1963).
- (14) HOLLINGS, M., Some aspects of virus diseases in mushrooms. Mushroom Science **6**, 255–262 (1967).
- (15) BANKS, G. T., Virus-like particles in Penicillin producing strains of *Penicillium chrysogenum*. Nature **222**, 89–90 (1969).
- (16) RAPER, C. A., Genetic analysis of life cycle in the commercial mushroom *Agaricus bisporus*. Abstr. I. Intern. Mycol. Congr. Exeter 1971.
- (17) MUSILEK, V., J. Cerna, V. Sasek, M. Semerdzieva and M. Vondracek: Antifungal antibiotic of the Basidiomycete *Oudemansiella mucida*. I. Isolation and cultivation of a producing strain. Folia Microbiol. **14**, 377–387 (1969).
- (18) ESSER, K. und J. STRAUB, Genetische Untersuchungen an *Sordaria macrospora* Auersw., Kompensation und Induktion bei genbedingten Entwicklungsdefekten. Z. Vererbungsl. **89**, 729–746 (1958).

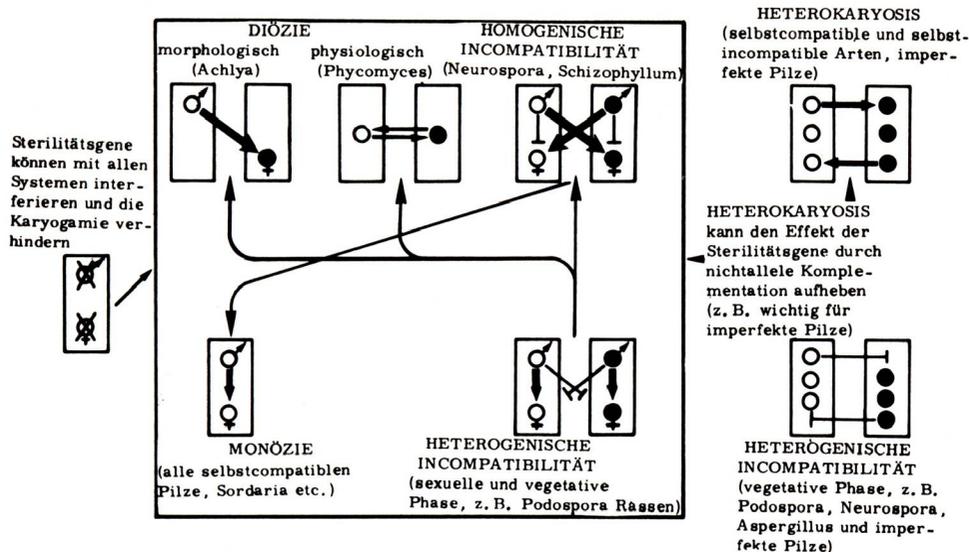


Abb. 1: Wirkungen und Wechselwirkungen von Fortpflanzungssystemen bei Pilzen. Durch das große Viereck in der Mitte der Abbildung werden die hauptsächlichsten Systeme umrahmt. Die Heterokaryosis ist in der rechten Seite der Abbildung dargestellt. Für jedes System sind repräsentative Organismen in Klammern angegeben. Die Rechtecke im Bereich der einzelnen Systeme repräsentieren einzelne Individuen. Eine Ausnahme bilden die Rechtecke bei der heterogenen Inkompatibilität; sie symbolisieren einzelne *Podospora*-Rassen. Die Sexualzeichen verdeutlichen Zellkerne mit männlicher bzw. weiblicher Sexualpotenz. Unterschiede in der genetischen Information der Zellkerne sind durch weiß und schwarz gekennzeichnet. Da bei der physiologischen Diözie den Zellkernen keine sexuelle Differenzierung zugeschrieben werden kann, werden sie in diesem Fall durch schwarze oder weiße Kreise dargestellt. Die dicken Pfeile zeigen die Richtung der Karyogamie bzw. Heterokaryotisierung an. Die blockierten Pfeile weisen auf die Unmöglichkeit einer Karyogamie bzw. Heterokaryotisierung hin. Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Systemen sind durch dünne Pfeile angedeutet. Nähere Erläuterungen s. Text (aus Esser (7)).

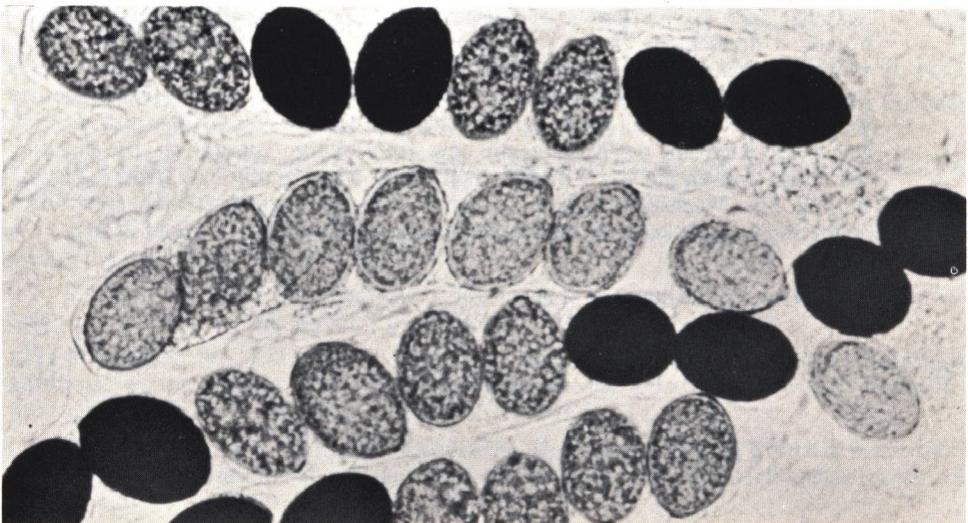
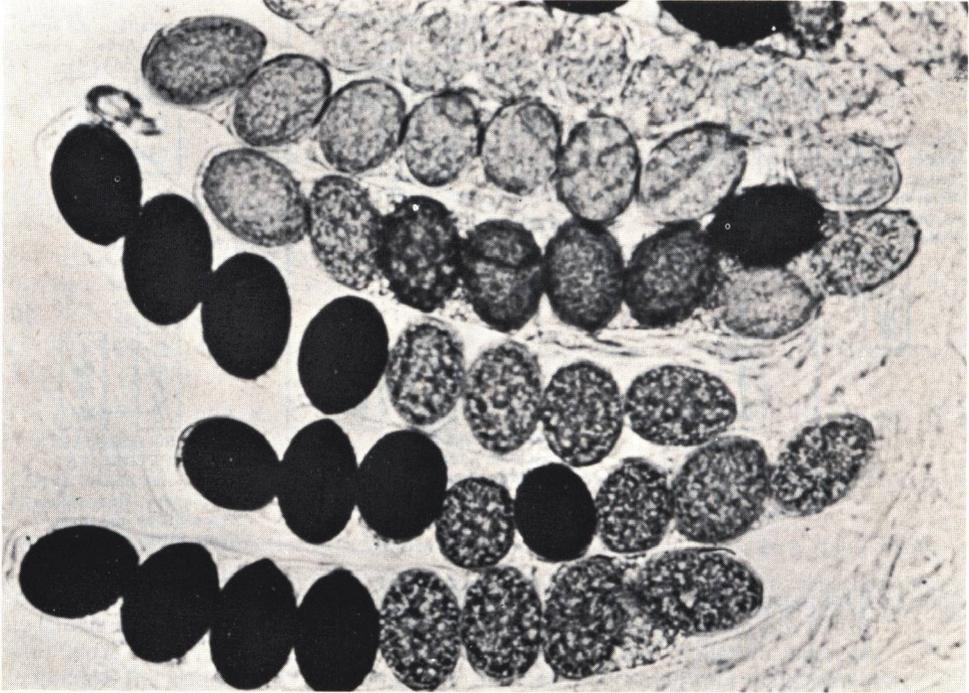


Abb. 2: Sporentetraden des Ascomyceten *Sordaria macrospora*. Im Verlauf der Reifungsteilung sind die Farbene der Sporen (lu^+ = schwarze Sporen, lu = gelbe Sporen) in typischen Mustern aufgespalten, aus denen die Genlokalisierung erschlossen werden kann (Einzelheiten bei Esser und Kuenen (6)). Vergr. 500x

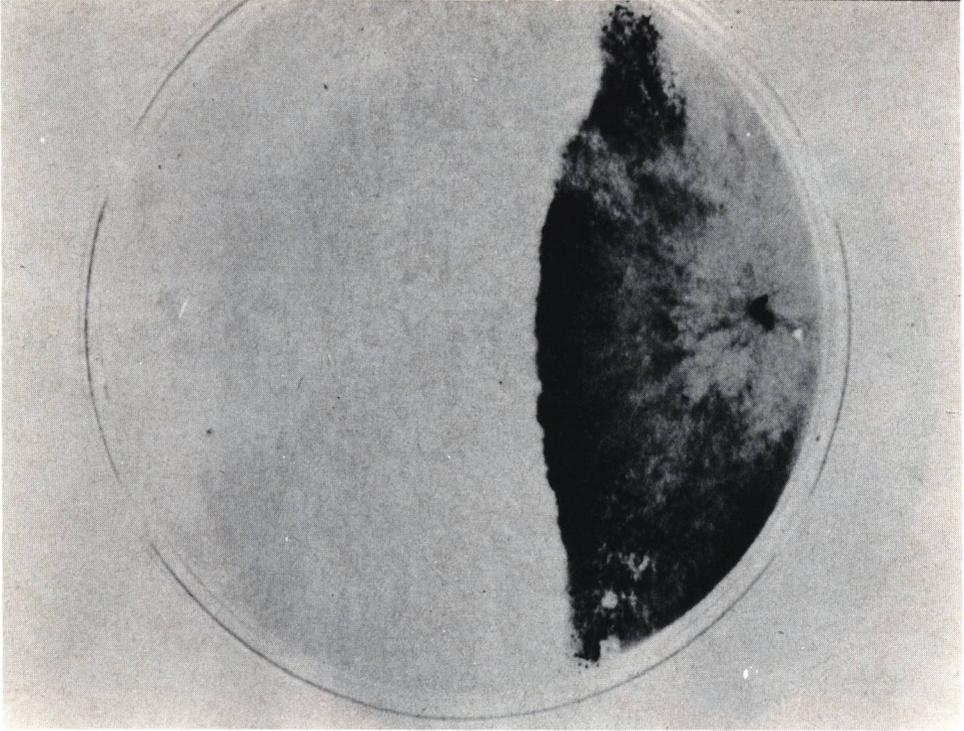


Abb. 3: Kreuzung von sterilen Mutanten des Ascomyceten *Sordaria macrospora*
Die Bildung von Fruchtkörpern (schwarze Punkte) erfolgt nur in der Kontaktzone. (Aus Esser und Straub (18), dort auch Information über Einzelheiten.)
Vergr. 0,6x

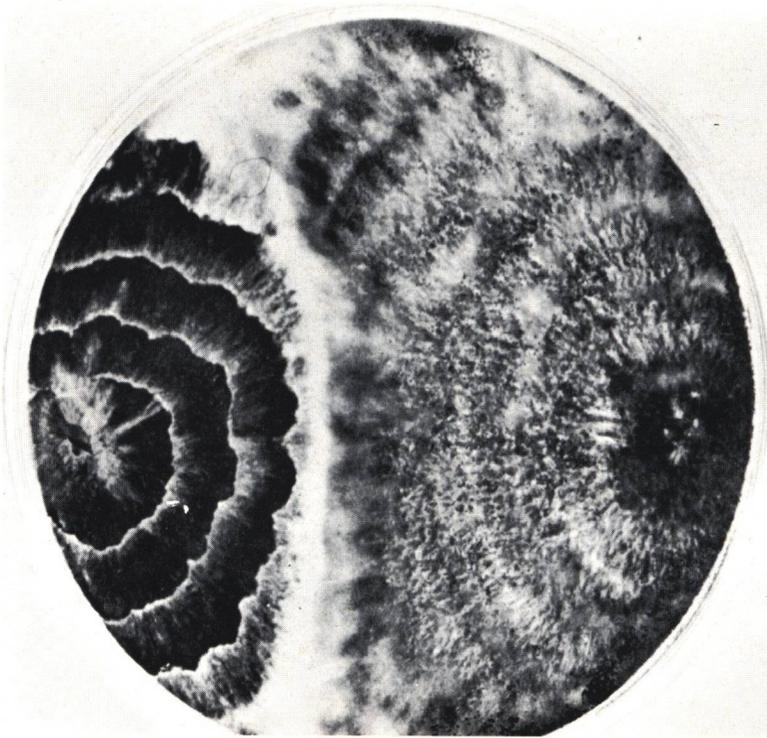


Abb. 4: Pleiotrope Mutante *zonata* des Ascomyceten *Podospora anserina* (linke Bildhälfte); die rechte Bildhälfte zeigt zum Vergleich den Wildstamm. (Vergr. 0,6x) Infolge der Mutation eines Gens sind bei *zonata* neben physiologischen Änderungen (z. B. Produktionssteigerung für das Enzym Tyrosinase) auch morphologische Veränderungen eingetreten: rhythmischer Wuchs, geringere Wachstumsrate, Ausbleiben der Fruchtkörperbildung – vgl. die beim Wildstamm vorhandenen punktförmigen Fruchtkörper –, bedingt durch das Fehlen weiblicher Geschlechtsorgane.

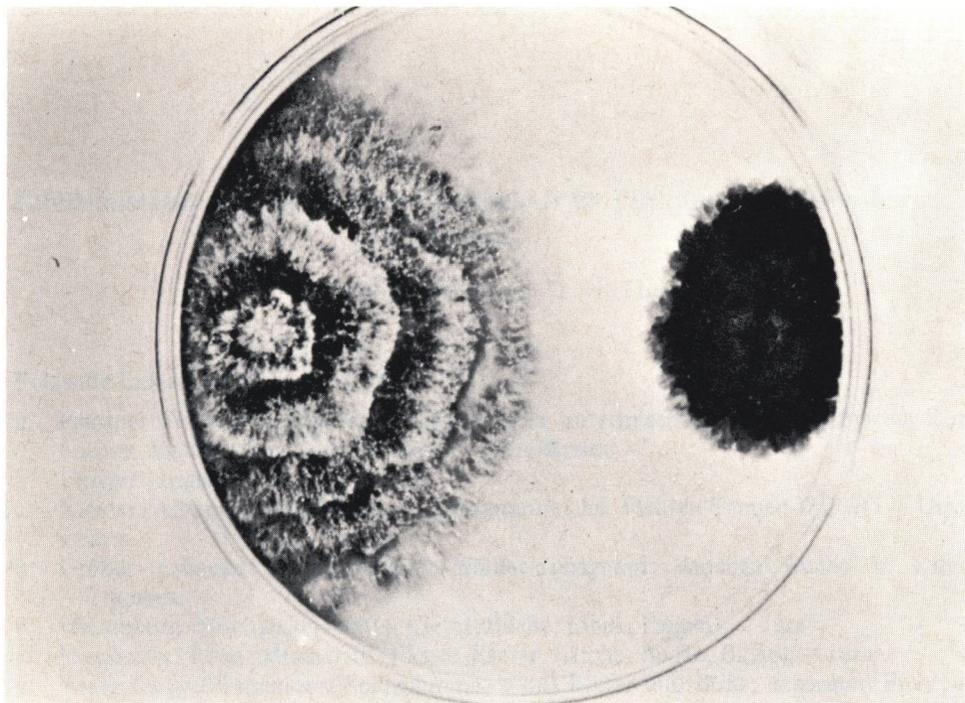


Abb. 5: Juveniler (links) und senescenter Stamm (rechts) des Ascomyceten *Podospora anserina*. Das Alter beider Kulturen beträgt 6 Tage; Vergr. 0,6x.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: [39_1973](#)

Autor(en)/Author(s): Esser K.

Artikel/Article: [Aspekte genetischer Grundlagenforschung an Pilzen und ihre Bedeutung für die Praxis 145-164](#)