

Zusammenfassung Mykologie - HS17

v1.1

Gleb Ebert

8. Januar 2018

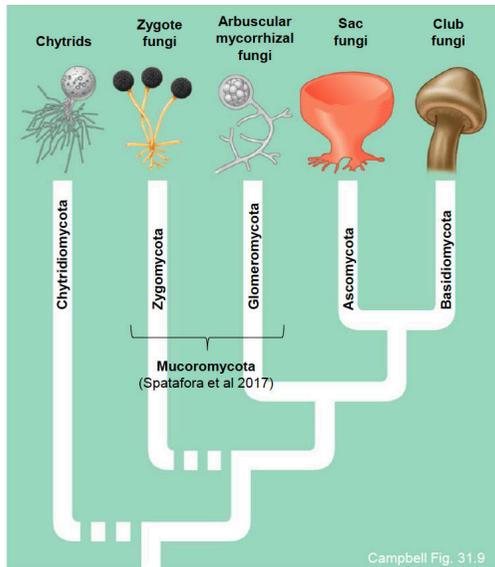
Vorwort

Diese Zusammenfassung soll den gesamten Stoff der Vorlesung Mykologie (Stand Herbstsemester 2017) in kompakter Form enthalten. Ich kann leider weder Vollständigkeit noch die Abwesenheit von Fehlern garantieren. Für Fragen, Anregungen oder Verbesserungsvorschlägen kann ich unter **glebert@student.ethz.ch** erreicht werden. Die neuste Version dieser Zusammenfassung kann stets unter **<https://n.ethz.ch/~glebert/>** gefunden werden.

1 Einführung

1.1 Phylogenie der Pilze

- Pilze bilden das **5. Reich** (5th Kingdom) des Lebens
- sie sind **näher mit Tieren** als mit Pflanzen verwandt
- Pilze umfassen **viele Phyla**
- die ältesten Pilze sind aquatisch und haben **motile Sporen**
- rund 3 Mio. Arten vermutet, aber nur **3-8% beschrieben**
- unterteilt in 5 Stämme (Phyla) (die ersten drei gehören zu den **basalen Pilzen**, welche keine Septen haben, während die letzten zwei zu den **höheren Pilzen** gehören)
 - Chytridiomycota
 - Zygomycota
 - Glomeromycota
 - Ascomycota
 - Basidiomycota



Copyright © 2005 Pearson Education, Inc. Publishing as Pearson Benjamin Cummings. All rights reserved.

1.2 Ernährungsweise

- (chemoorgano-) **heterotroph** und **absorptiv** (osmotroph)
- **Abbau** der Nahrung **ausserhalb** des Organismus durch Exoenzyme

- **kleinere Moleküle** durch Zellwand und Zellmembran transportiert
- **Axenisch**: selbstständiger Abbau einer bestimmten Molekülart
- **in Kollaboration**: Abbau einer Molekülart und Aufnahme von zweien; Gegenseite baut andere Art ab
- **in Konkurrenz**: Eine Seite nimmt Molekülart auf, die von der anderen abgebaut wird
- **Kohlenstoffquelle** beeinflusst Lebensstil:
 - Saprophyt (Abbau von totem Material)
 - Parasit (antagonistischer Symbiont)
 - mutualistischer Symbiont
- Einfluss der Ernährungsweise auf **Körperform**:
 - Hyphen dienen zur Oberflächenvergrößerung und zum Durchdringen des Substrates
 - **Myzel** zum Transport von Nährstoffen und Information

1.3 Lebensstil

- **Immotilität** des Organismus aber nicht unbedingt aller Zellen
- Zellen sind von **Zellwänden** umgeben
- **hyphenförmige Multizellularität** (polares multizelluläres Wachstum)
- Verbreitung durch **Sporen**

1.4 Körper- und Zellform

- grob unterteilbar in **Hyphen bildende** und einzellige Pilze
- **Hyphen mit Septen** (interzelluläre Trennwände) haben einen Zellkern pro Zelle
- **Coenocytische Hyphen** (ohne Septen) enthalten sich frei bewegende Zellkerne

1.5 Spore

- zur **Verbreitung und Vermehrung** genutzt
- gebildet durch Teilung, Sprossung, etc.
- **sexuell** oder **asexuell**
- sexuelle Sporenbildung **grundlegendes taxonomisches Merkmal** der Pilze

2 Systematik

2.1 Chytridiomycota

- dt. **Flagellaten- oder Töpfchenpilze**
- **etwa 1'250** bekannte Arten
- wahrscheinlich **phylogenetisch ältesten** Pilze
- Saprophyten, Parasiten und Symbionten
- **begeißelte Zoosporen** typisch

Beispiel: Chytridiomykose

Zoosporen befallen Amphibienhaut, welche als Reaktion verhornt und so die Atmung unmöglich macht. Möglicherweise über Afrikanischen Krallenfrosch (*Xenopus laevis*) weltweit verbreitet, da dieser immun ist und für Forschung verwendet wird. Wahrscheinliche spielen weitere Faktoren bei der Verbreitung eine Rolle.

2.2 Zygomycota

- dt. **Jochpilze**
- **etwa 1'350** bekannte Arten
- **schnell wachsende Schimmelpilze**, Parasiten, Symbionten
- **Sporangien** und **Zygosporien** typisch

2.3 Glomeromycota

- dt. **Arbuskuläre Mykorrhizapilze**
- **etwa 275** bekannte Arten
- Symbionten
- bilden **vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza**

2.4 Ascomycota

- dt. **Schlauchpilze**
- grösster Stamm mit rund **87'000** bekannten Arten
- leben im Wasser oder an Land
- im **Askus** gebildete **sexuelle Sporen** charakteristisch
- asexuelle Sporen (**Konidien** ebenfalls möglich)
- **Komplexität variiert** zwischen einzelligen Hefen, Schimmelpilzen und Fruchtkörper bildenden Arten

2.5 Basidiomycota

- dt. Hut- oder Ständerpilze
- rund 50'000 bekannte Arten
- komplexe Reproduktionszyklen (z.B. mit Wirtswechsel)
- Basidiosporen im sexuellen Zyklus sind charakteristisch
- Hutpilze, pflanzenpathogene Rost- und Brandpilze, u.a. wichtige Holzabbauer

2.6 Deuteromycota

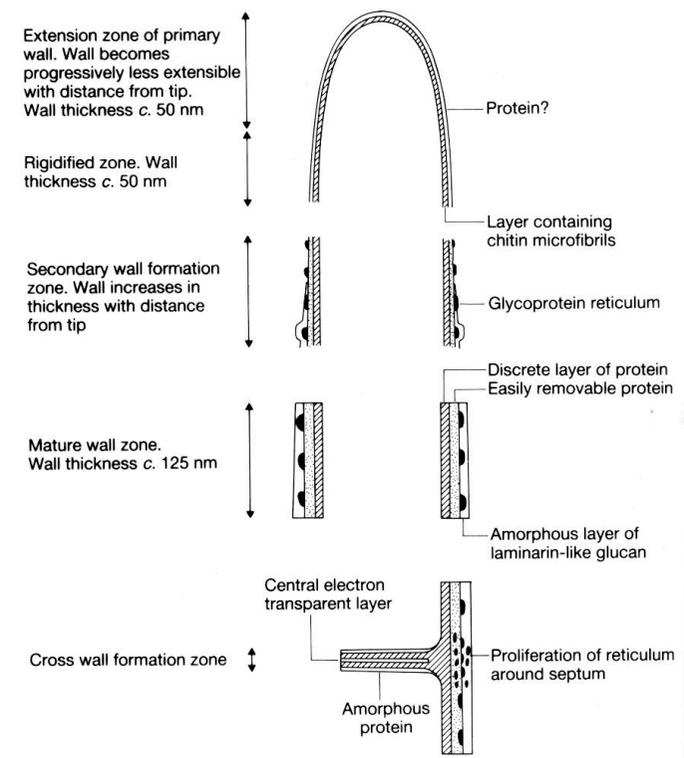
- Fungi imperfecti, Hyphomycota, dt. anamorphe Pilze
- Gruppe mit Pilzen unbekannter Verwandtschaft
- teilweise verschiedene Namen für unterschiedliche Stadien einer Art
- Relikt aus Zeiten vor DNA-Sequenzierung

3 Lebensstil der Pilze

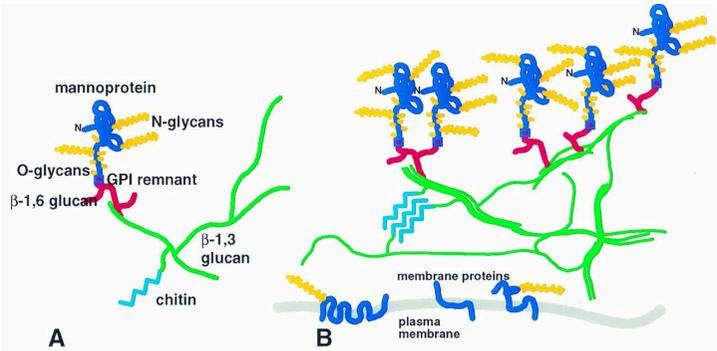
3.1 Zellwand

Die pilzliche Zellwand kann in zwei Schichten aufgeteilt werden. Die innere, konservierte und rigide Schicht besteht meist aus Chitin, β 1-3- und β 1-6-Glukanen. Chitin schützt die Zelle vor dem Platzen durch den Turgor. Die äussere Schicht ist gelartig und zwischen Arten variabel. Sie besteht meist aus Mannoproteinen und Glukanen. Die beiden Schichten werden auch primäre (innere) und sekundäre (äussere) Zellwand genannt.

3.1.1 Reifung der Zellwand



3.1.2 Struktur der Zellwand

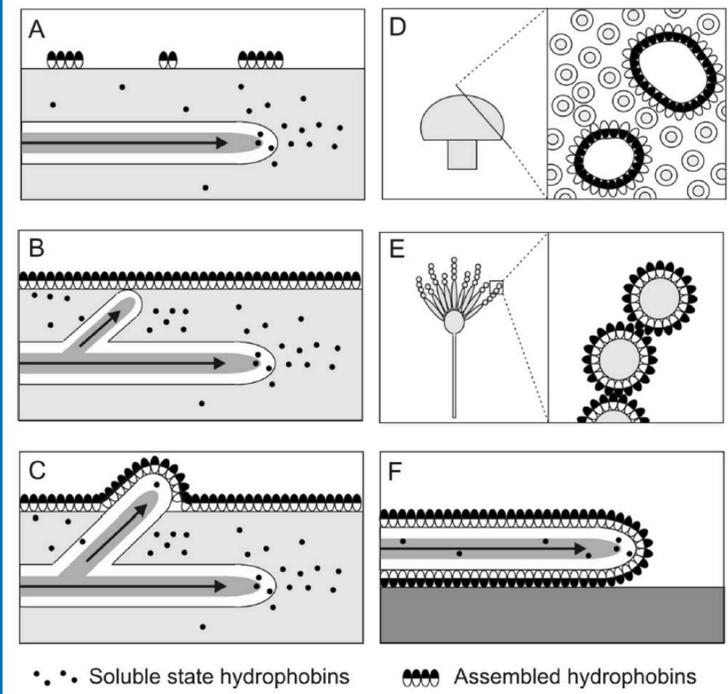


3.1.3 Glykogen, Stärke und Cellulose

In Glykogen sind die Monosaccharide mit α 1-4- und α 1-6-Bindungen verknüpft. Sie können Verzweigungen bilden. In Cellulose sind es β 1-4-Bindungen und in Stärke nur α 1-4-Bindungen.

3.1.4 Hydrophobine

Hydrophobine sind Proteine, welche eine Schicht um manche pilzliche Strukturen bilden. Die Schicht hat eine hydrophobe (nach Innen zum Pilz gerichtet) und eine hydrophile Seite (nach Aussen). Sie schützen Hyphen vor Austrocknung an der Luft. Class I Hydrophobine sind variabler und kommen bei Asco- und Basidiomyceten vor, während Class II Hydrophobine nur bei Ascomyceten gefunden werden können.

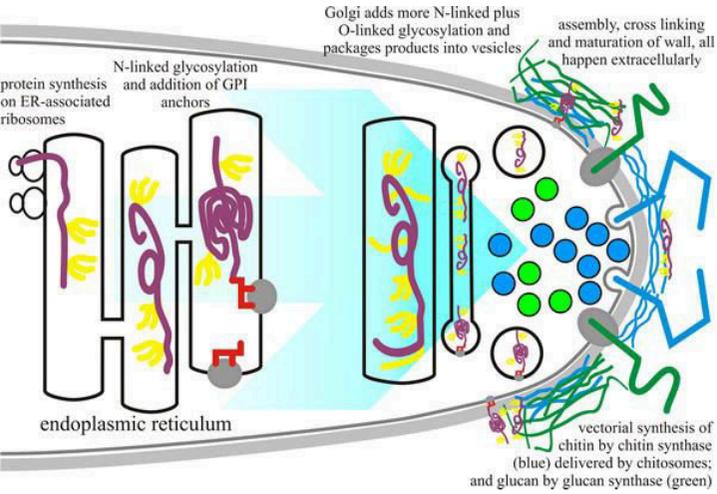


3.1.5 Adhäsine

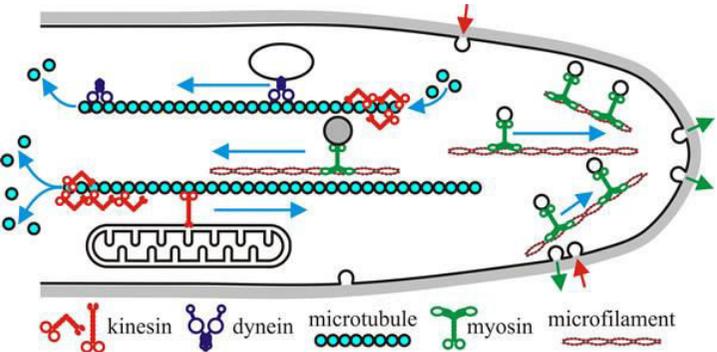
Adhäsine sind Proteine, welche es Hefezellen ermöglichen zu verklumpen.

3.1.6 Polarität der Zellwandsynthese

Bei **polarem Hyphenwachstum** befindet sich an der Spitze ein **Spitzenkörper**, welcher unter anderem aus Vesikeln mit Proteinen besteht. Auch mRNA wird von Vesikeln transportiert, damit direkt **vor Ort Proteinsynthese** stattfinden kann. Ebenfalls an der Wachstumsspitze von Hyphen sitzen Proteine, die **aktivierte Zucker durch die Zellwand transportieren** und aussen direkt verknüpfen.



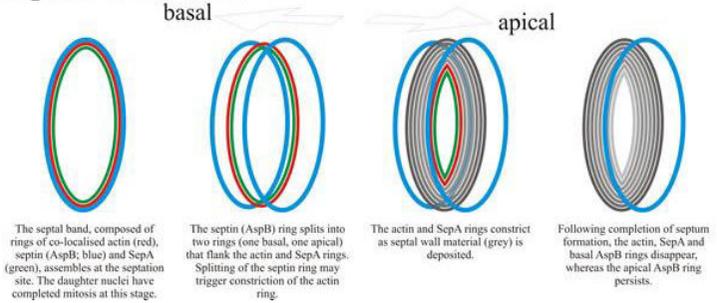
Wichtig für den **Langstreckentransport** sind Microtubuli. An ihnen wandern Motorproteine mit ihren Ladungen zur Spitze. Dort wird auch ständig Endo- und Exocytose betrieben um Nahrung aufzunehmen und verschiedene Signale, Verdauungsproteine oder anderes nach Aussen abzugeben.



3.2 Hyphenquerwände

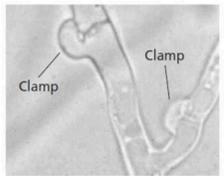
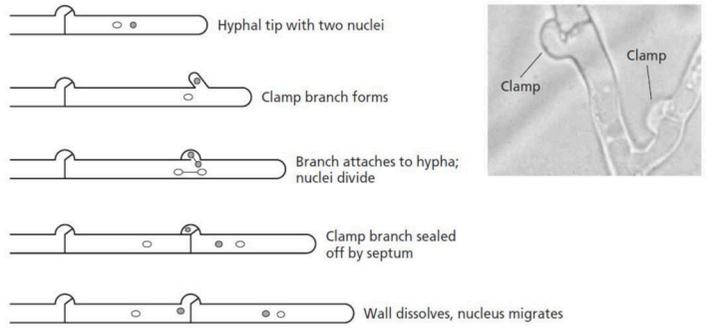
- 1) **septisches Band** besteht aus je einem Actin-, Septin- und SepA-Ring
- 2) der Septin-Ring teilt sich in zwei und wandert auseinander, während die beiden anderen Ringe dazwischen liegen
- 3) die Actin- und SepA-Ringe werden immer enger, während neues Zellwandmaterial gebildet wird
- 4) nach Vollendung der Septe verschwinden aller Ringe bis auf den apikalen Septin-Ring

septum formation

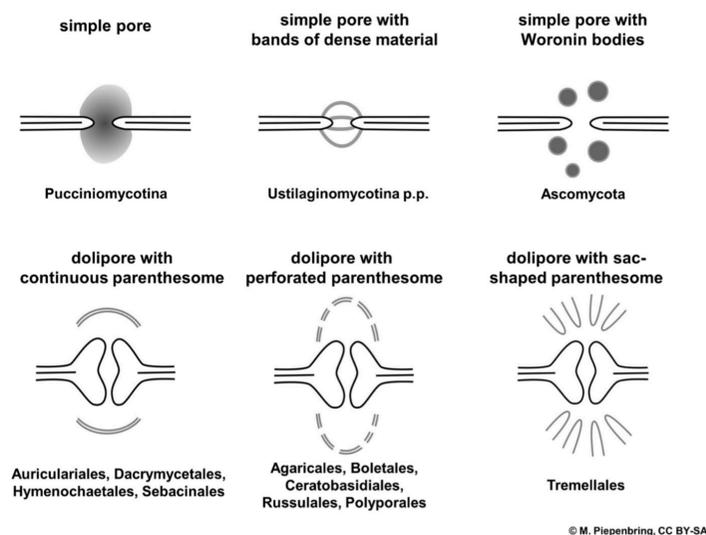


3.3 Schnallenbildung

Wird bei Zellteilung von dikaryotischem Myzel von Basidiomycota durchgeführt



3.4 Septenporen



- in jungem Myzel sind mehr Sporen offen als in älterem Myzel
- sind **Woronin Körper** an einer einfachen Pore vorhanden, können sie diese verstopfen

3.5 Verzweigungen von Myzel

- Verzweigungen können entweder **lateral** oder **apikal** sein
- die Bildung von Verzweigungen wird von **Cyclosporinen** gesteuert; zu viele hindern die Ausbreitung während zu wenige nur ungenügend Oberflächenvergrößerung mit sich bringen
- **Verzweigungsmuster** hängen von der Umwelt, z.B. von Fressfeinde oder vom Nahrungsangebot, ab
- **positiver Autotropismus** führt zur Fusion von Hyphen; er ist vor allem am Zentrum des Myzels zu finden
- **negativer Autotropismus** (gegenseitiges Abstoßen) von Hyphen dient vor allem der möglichst breiten Raumabdeckung und ist somit weiter vom Zentrum entfernt zu finden

3.6 Pseudohyphen

Pseudohyphen sind eine Zwischenform von Hefe und Hyphen. Sie werden gebildet, wenn Sprosse sich nicht von der Mutterzelle trennen.

3.7 Polarität beim Hefewachstum

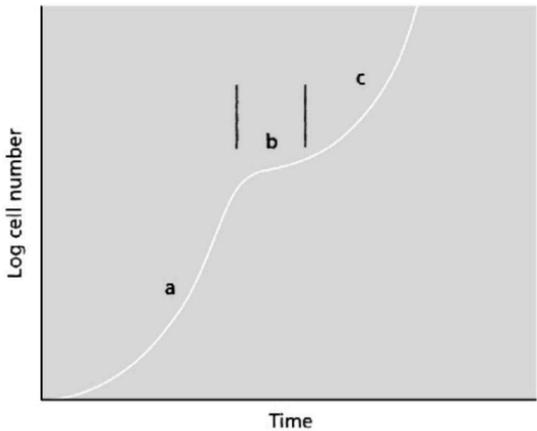
- nach asexuellem Wachstum entsteht der nächste Spross direkt neben der Narbe der vorherigen Teilung
- nach sexuellem Wachstum sprosst die Mutterzelle entweder direkt neben oder entgegen der Narbe (**bipolares Sprossmuster**), während die Tochterzelle nur an einem Ort sprossen kann

3.8 Enzymsekretion, Nahrungsaufnahme, Konkurrenzabwehr

- beim Hyphenwachstum werden in Wachstumsrichtung **abbauende Enzyme** sekretiert, welche einen Weg durch das Substrat bahnen
- Nahrung wird an den Seiten der Hyphe aufgenommen
- **Antibiotika** werden ebenfalls seitwärts ausgeschieden

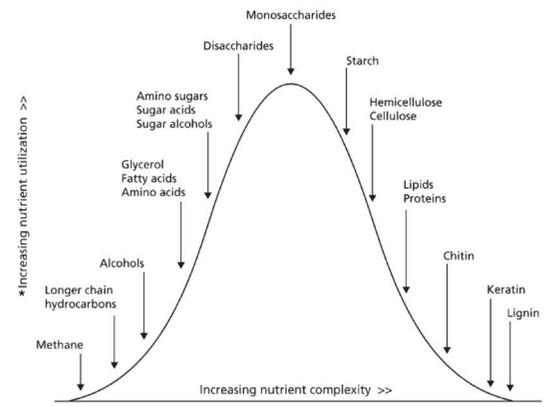
3.9 Induktion von Nahrungs-Abbauenzymen und -Transportern

Muss von einer auf eine andere Nahrungsquelle umgeschaltet werden, wird das Wachstum für eine kurze Zeit verlangsamt.



Deacon Fig. 6.2

3.10 C-Quellen



*Zahl der Pilze, die dieses Substrat verwerten können

Deacon Fig. 6.1

- Pilze sind sehr vielfältig was C-Quellen angeht; am häufigsten werden **Monosaccharide** verwendet
- Zygomycota sind oft die ersten Pilze, die auf Dung zu sehen sind; danach kommen Ascomycota und später auch Basidiomycota; diese Abfolge ist vermutlich auf die **steigende Grösse / Komplexität** der Pilze zurückzuführen

3.10.1 Stärkeabbau

Exo-Amylasen spalten je ein Monosaccharid am Ende einer Stärkeketten ab. **Endo-Amylasen** spalten Bindungen in der Mitte von Stärkeketten.

3.10.2 Abbau von pflanzlichen Zellwänden

- **Pectine** sind Polysaccharide und werden von einer Reihe von pilzlichen Enzymen abgebaut
- **Cellulose** wird auch auf verschiedene Arten abgebaut (durch **Cellulasen** und **Glukosidasen**); diese können allerdings nur **amorphe Regionen** angreifen; für die **kristallinen Regionen** werden oxidative Enzyme benötigt (**LMPOs: Lytische Polysaccharide MonoOxygenasen**)
- **Cellulasen** und **Ligninasen** haben sich erst nach dem Carbon-Zeitalter entwickelt. Nach dieser Entwicklung sind keine Steinkohle-Ablagerungen mehr entstanden

3.10.3 Lignin

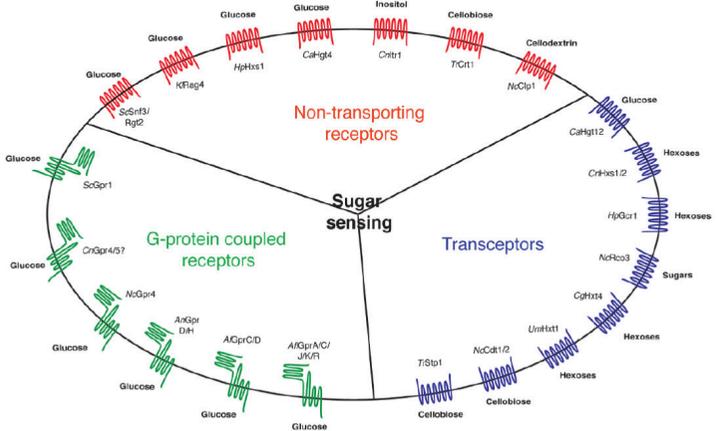
- Die Vorstufen von Lignin werden enzymatische gebildet, während sich die Polymere chemisch bilden. Dadurch sind die Bindungen zwischen den Monomeren zufällig und es ist sehr schwierig sie mit einem Enzym zu spalten.
- **Weissfäulepilze** benutzen enzymatischen Abbau mit Radikalen, um diese Bindungen zu spalten
- **Braunfäulepilze** betreiben chemischen Abbau. Sie sind allerdings weniger effektive als Weissfäulepilze

3.11 Spurenelemente

Siderophore sind Moleküle, die Eisen-Ionen (Fe^{3+}) binden. Sie wiederum werden von Rezeptoren an der Zellwand erkannt und mit dem Ion aufgenommen. Wie andere niedermolekulare Nahrung wird das Eisen dann durch **zytoplasmatischen Fluss** im Myzel verteilt.

3.12 Metabolismus

Pilze besitzen eine Vielzahl an Rezeptoren in der Plasmamembran, die auf verschiedene Zucker reagieren. Manche Proteine sind sogar Rezeptor und Transporter zugleich. So können Pilze ihren Metabolismus an das Nahrungsangebot abstimmen.

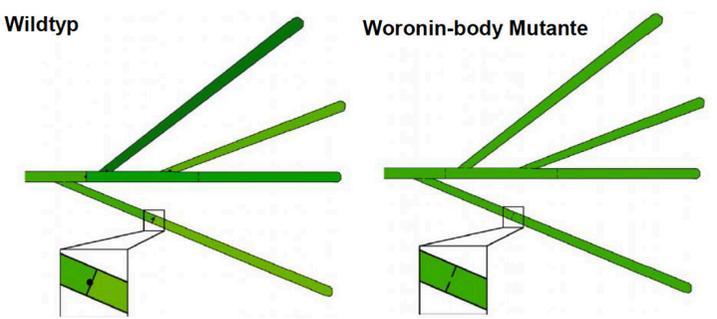


4 Differenzierung des Myzels

Differenzierung kann als **regulierte Veränderung** eines Organismus von einem Zustand zu einem anderen definiert werden. Die Veränderung kann physiologischer, morphologischer oder beider Arten sein.

4.1 Hyphenheterogenität

Aspergillus niger erhält Heterogenität (Verschiedenheit) von jungem Myzel indem zytoplasmatischer Fluss unterbunden wird. Dies wird erreicht indem **Woronin-Körper** Septen verschliessen. Diese können bei Bedarf auch wieder freigegeben werden.



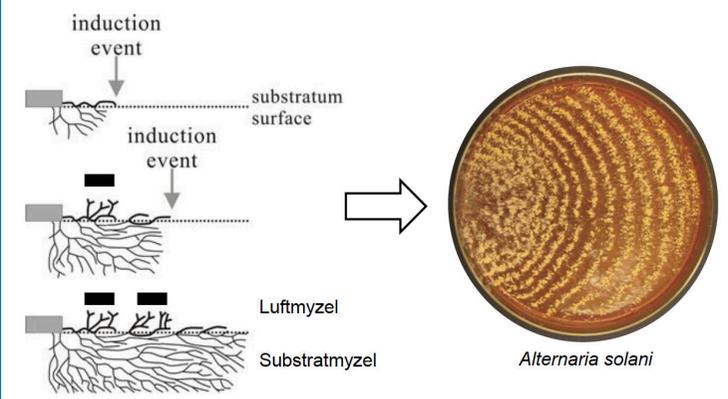
4.2 Kommunikations- und Transporthyphen

Nur ein Teil des Myzels ist für **Kommunikation und Transport** zuständig. Er kann zum Beispiel sichtbar gemacht werden, indem man nach bestimmten Lektinen

sucht, die als Abwehr gegen Nematoden dienen. Wenn eine Hyphe in Kontakt mit dem Fressfeind kommt, breitet sich das Signal im ganzen Kommunikationsnetzwerk aus.

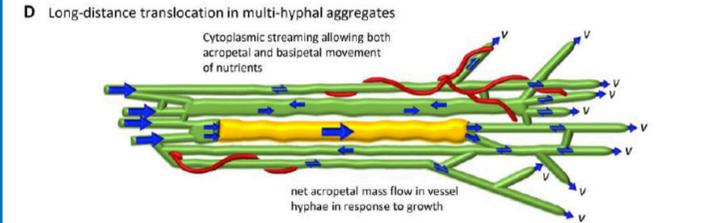
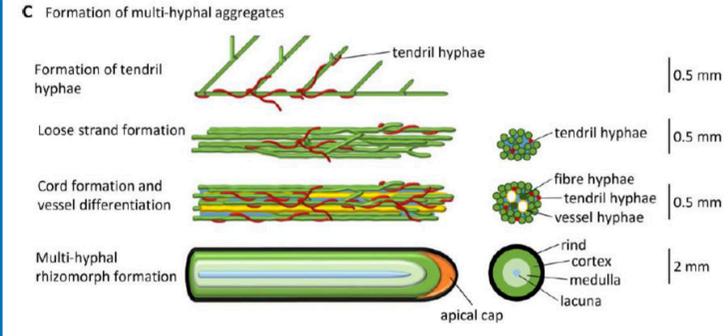
4.3 Rhythmisches Wachstum

Verbreitet sich ein Pilz in seinem Substrat, so versucht er dies in alle Richtungen: auch nach oben und unten. In periodischen Abständen bricht er an die Luft aus (**Luftmyzel**). Dies kann zu Ausbreitungsmustern führen.



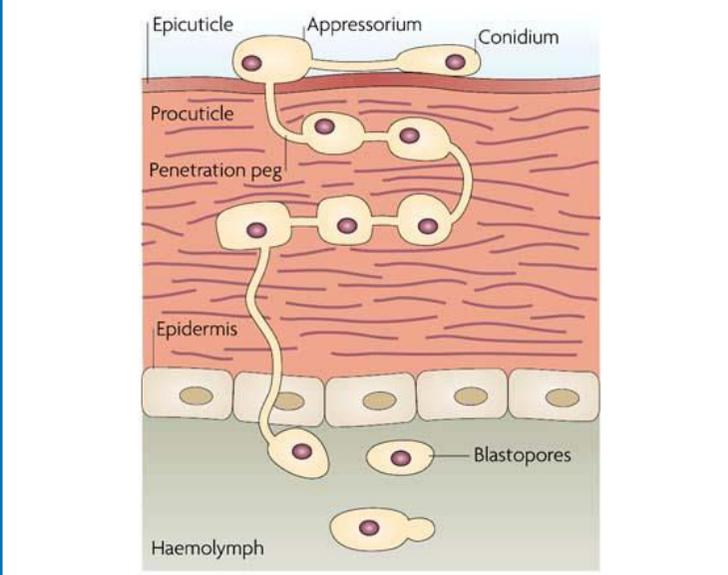
4.4 Myzelstränge

Myzelstränge, auch **Rhizomorphe** genannt, sind vergleichsweise dicke Bündel aus verschiedenem Myzel. Sie sind eine Art Pionier-Myzel und dienen zur Erschliessung neuer Nahrungsquellen oder zur Versorgung weit entfernter Teile des Pilzes.



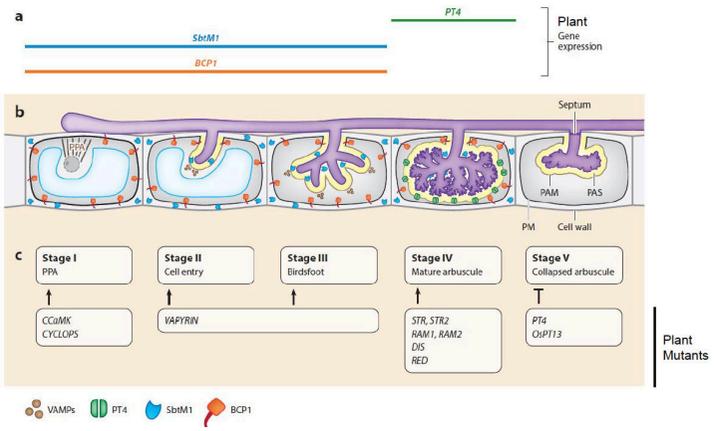
4.5 Appressorium

Appressorien, auch **Penetrationshyphen** genannt, sind spezialisierte Zellen, die zur Infektion von Wirtsorganismen dienen. Sie bilden einen kleinen Fortsatz (engl. **penetration peg**) der mithilfe des Turgors hohen Druck auf die zu penetrierende Fläche aufbauen kann.



4.6 Arbuskeln

Arbuskeln sind stark verzweigte Hyphen im Inneren von Pflanzenzellen. Sie ermöglichen vesikulär arbuskuläre Mykorrhiza.



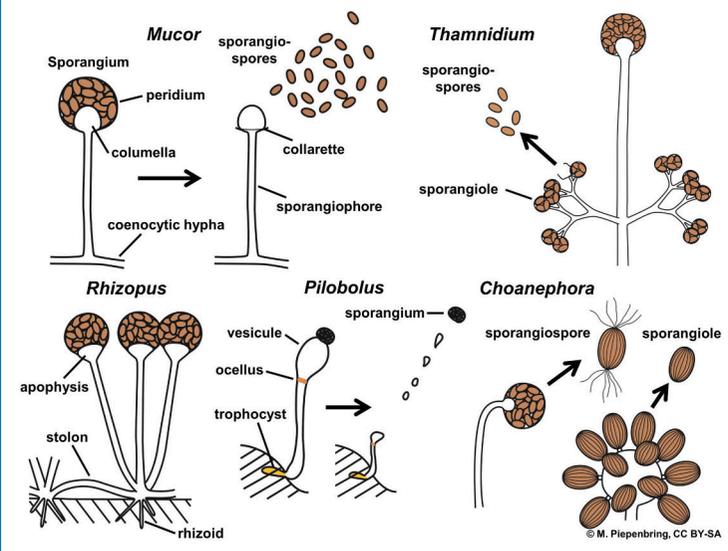
4.7 Weitere Differenzierungen

- Biolumineszenz
- Myzefächer
- Wurzelfäule
- Haustorien

5 Sporenbildung

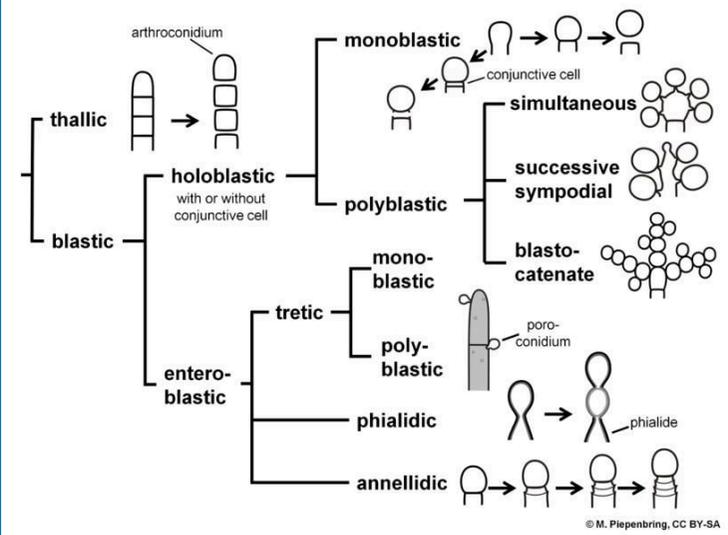
5.1 Sporangien

Verschiedene Arten von Sporangien bei Zygomycota:



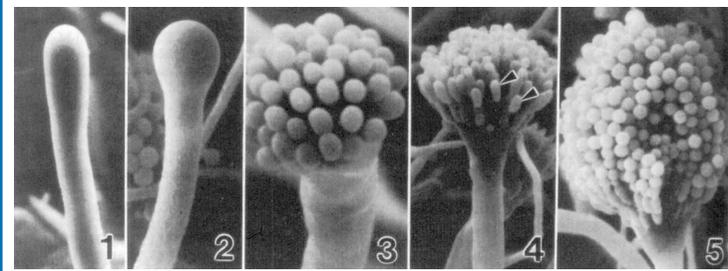
5.2 Konidien

Verschiedene Arten von Konidienbildung bei Ascomycota. Bei der thallichen Bildung wachsen die Konidien wie Hyphen (an der Spitze) während bei der blastischen neue Sporen an der Basis der Konidien gebildet werden.

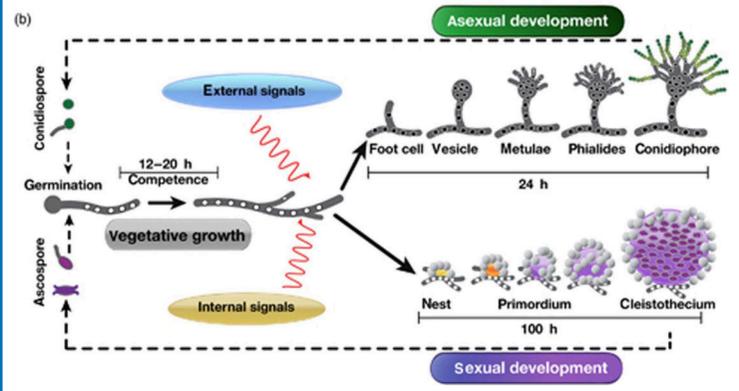


Stadien der Konidienbildung bei *Aspergillus nidulans*:

- 1) junger Konidienträger
- 2) Entwicklung des Vesikels
- 3) Entwicklung der Metulae
- 4) Phialidenentwicklung
- 5) Spitze eines reifen Konidiophors mit vielen Konidienketten



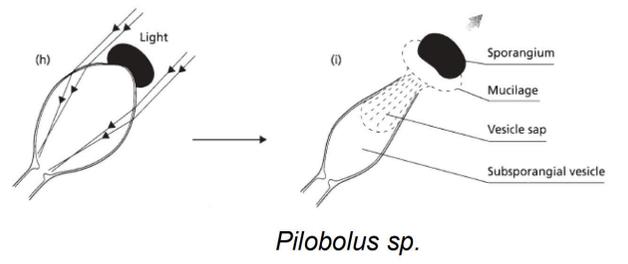
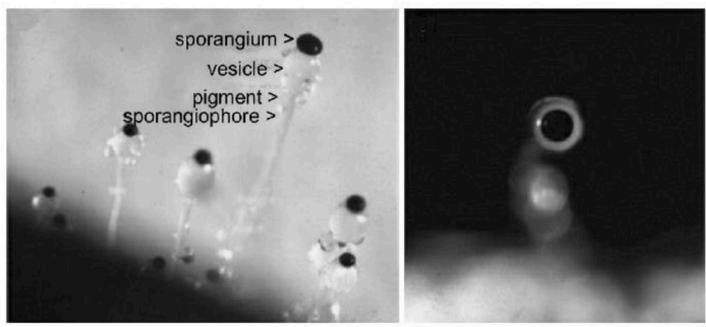
Regulation der Konidienbildung bei *Aspergillus nidulans*:



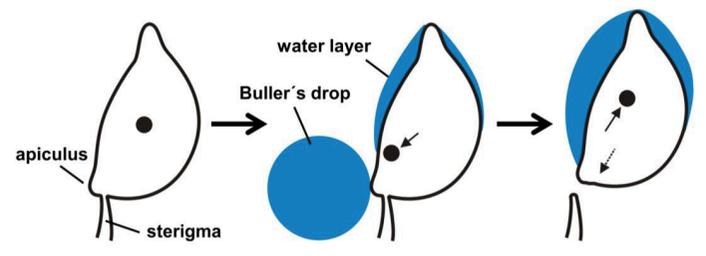
5.3 Photo- und Gravitropismus

Manche Sporenträger weisen entweder Photo- oder Gravitropismus auf. Das heisst, dass sie ihre Wachstumsrichtung ans Licht bzw. die Schwerkraft anpassen. Dies dient der Ausbreitung der Sporen.

5.4 Aktive Sporenverbreitung



Verbreitung von Basidiosporen durch Sporenträger:



Zoosporen ermöglichen die Verbreitung durch Beweglichkeit der Sporen selber.

5.5 Passive Sporenverbreitung

- Ausspülung durch Wasser
- Verbreitung durch Wind
- Transport durch Tiere

5.6 Multizelluläre plektenchymale Strukturen

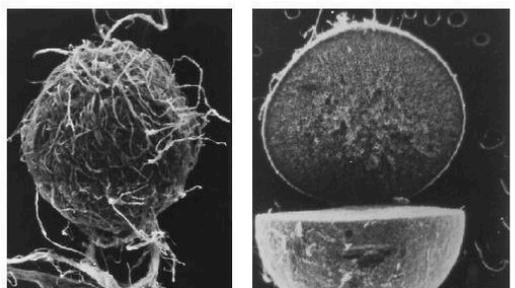
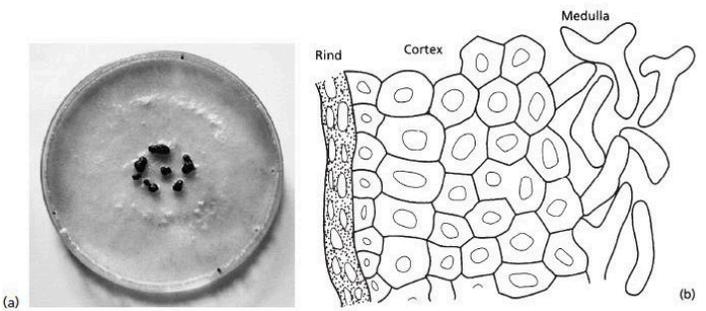
Plektenchym ist ein aus verwachsenen Hyphen bestehendes Scheingewebe. Es bestehen keine Verbindungen zwischen den einzelnen Hyphen.

Conidiomata oder Conidien sind Verbreitungsorgane der ungeschlechtlichen Vermehrung.

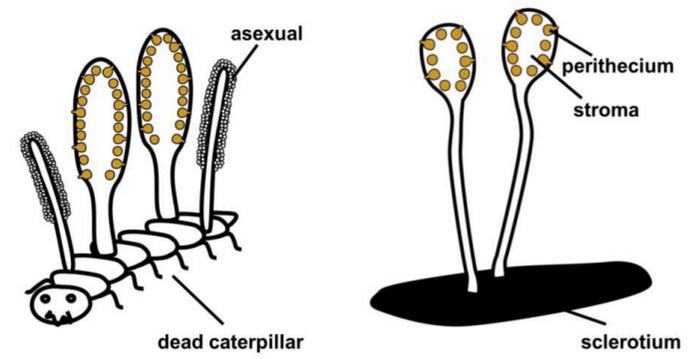
5.7 Multizelluläre pseudoparenchymale Strukturen

Pseudoparenchym ist dem Plektenchym sehr ähnlich. Allerdings verwachsen die Hyphen mit der Zeit. Trotzdem ist es ein Scheingewebe.

5.7.1 Sklerotien



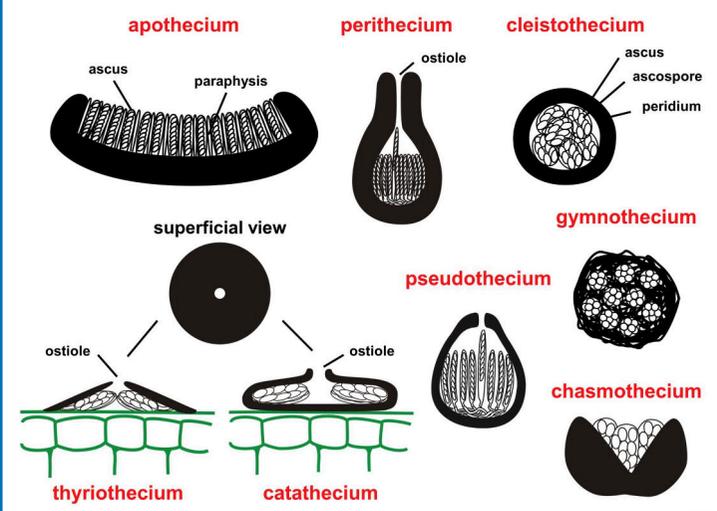
5.7.2 Stromata



5.7.3 Fruchtkörper

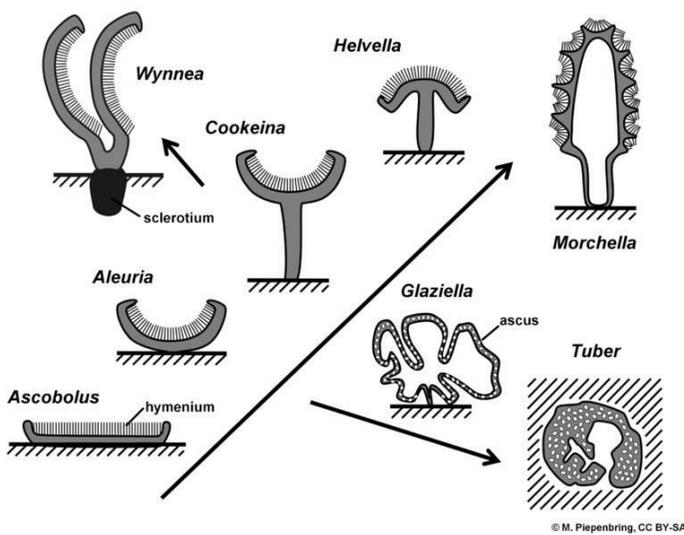
Fruchtkörper sind multizelluläre pseudoparenchymale Strukturen.

Ascomata:

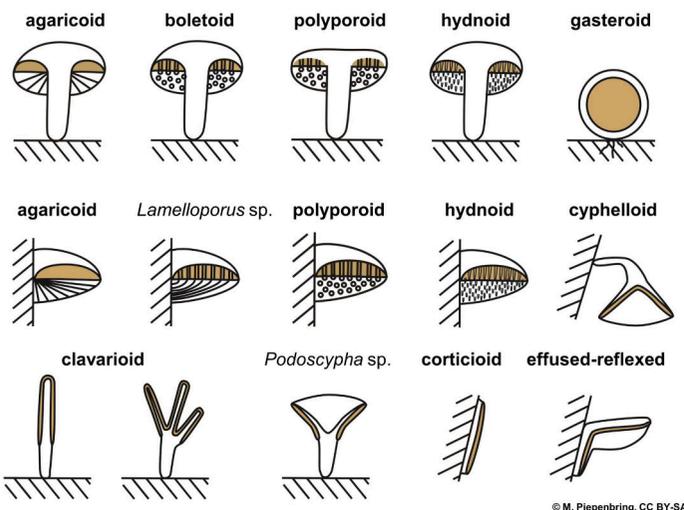


© M. Piepenbring, CC BY-SA

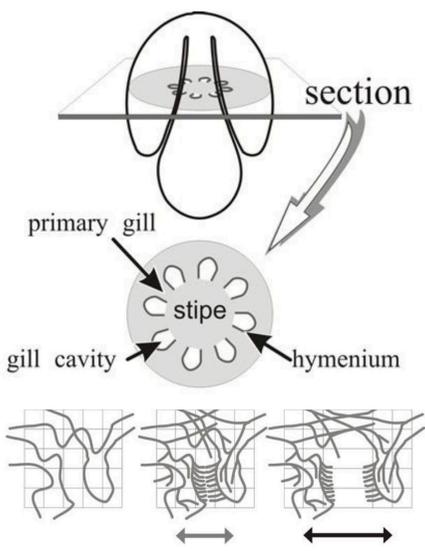
Pezizales Ascomata:



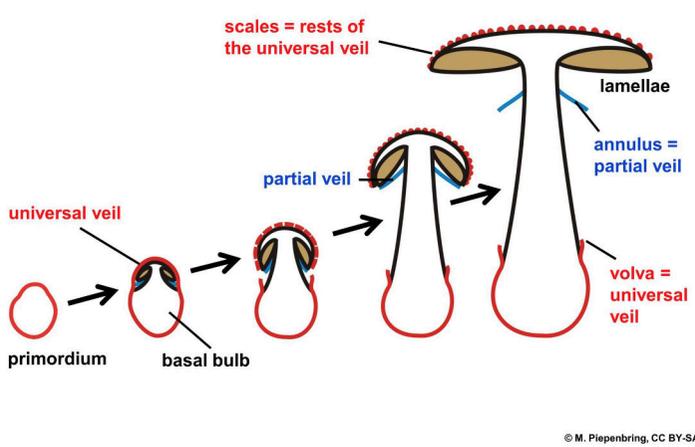
Basidiomata:



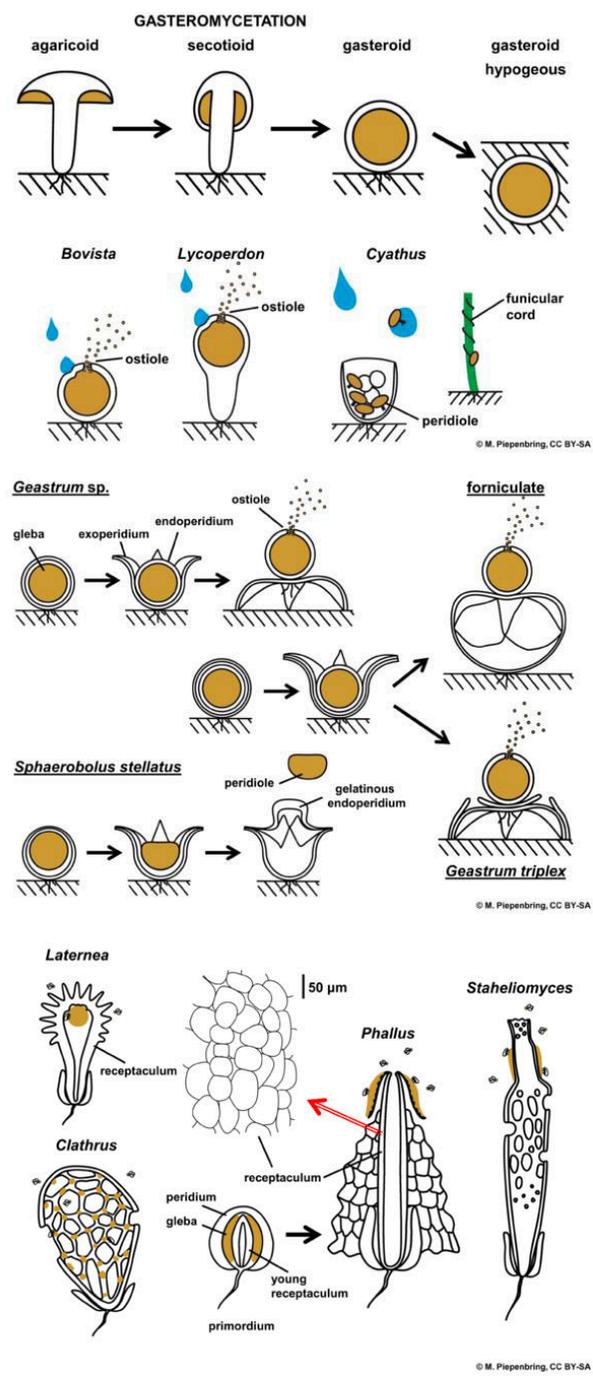
Bau und Expansion von Basidiomata:



Schutz der Basidiomata mit Schleier (engl. veil):

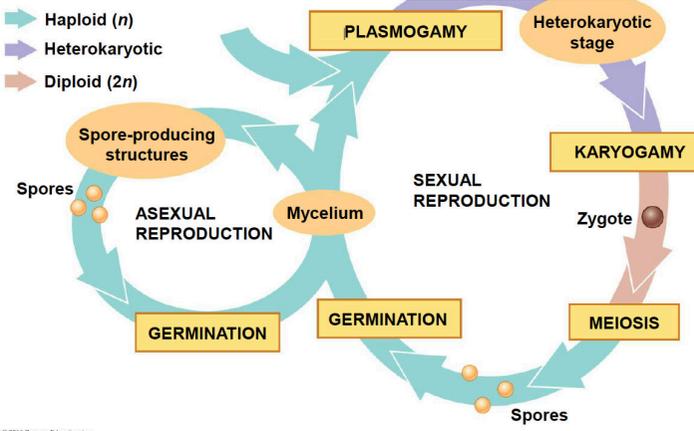


Basidiomata von Gasteromyzeten:



Manche Basidiomata bilden Hexen-/Feenringe (engl. fairy rings) mit ihren Fruchtkörpern.

6 Sexuelle Reproduktionszyklen

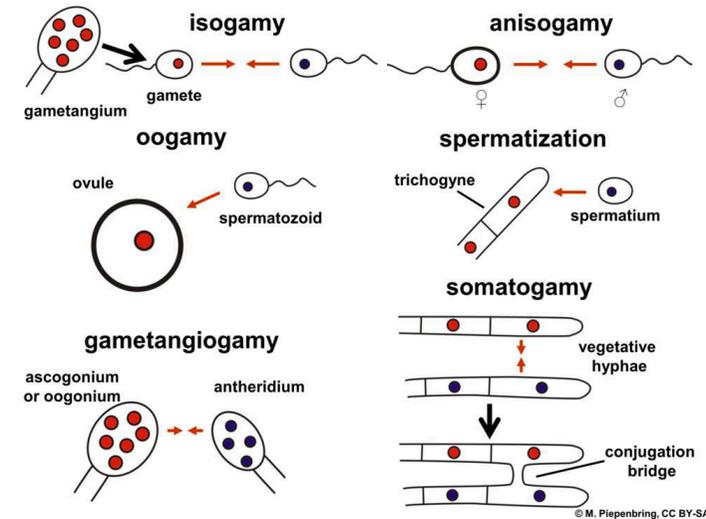


Der Lebenszyklus kann in die **Haplophase**, **Dikaryophase** und die **Diplophase** eingeteilt werden. Sind die Umweltbedingungen ungünstig, wird die Sexuelle Reproduktion bevorzugt, da durch Rekombination besser angepasste Organismen entstehen können.

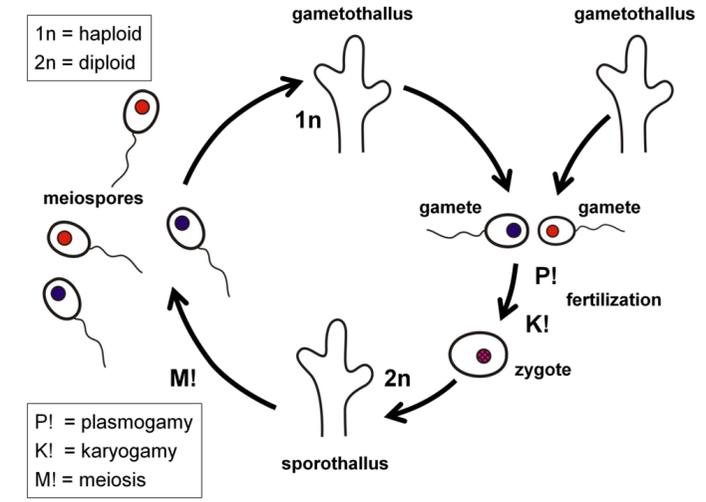
6.1 sexuelle Reproduktionssysteme

- **Heterothallisch**: Fortpflanzung von genetisch verschiedenen Organismen verschiedener Geschlechter
- **Homothallisch**: Sexuelle Fortpflanzung eines Organismus mit sich selbst

6.2 Befruchtungsmodi



6.3 Beispiel: Isogam und heterothallisch



6.4 Parasexualität

6.4.1 Zwei Arten der Hyphenfusion

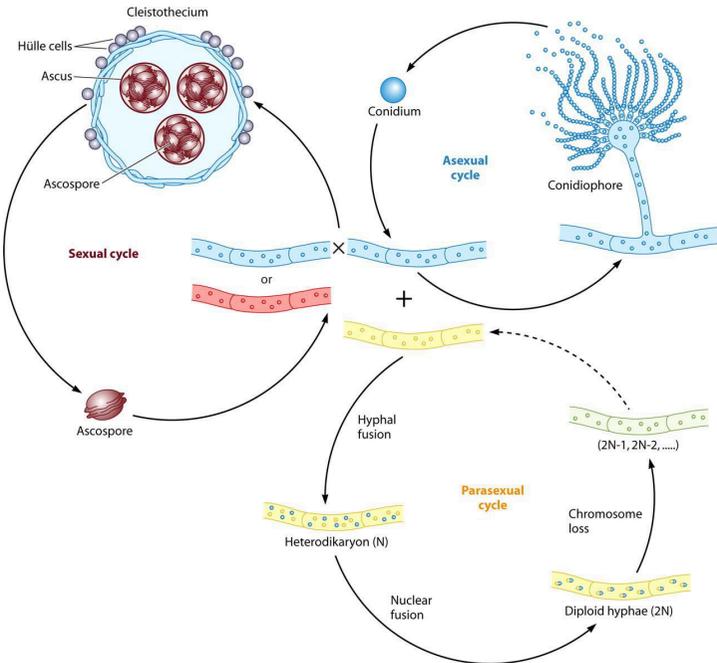
- 1) Signalisierende und Signal empfangende Hyphen finden sich und fusionieren
- 2) Sind zwei Linien von unterschiedlichen Nahrungsstoffen abhängig, können sie Hyphenfusi-

on durchführen, um sich gegenseitig mit der benötigten Nahrung zu versorgen. Dies passiert unabhängig vom Paarungstyp.

6.4.2 Heterokaryose

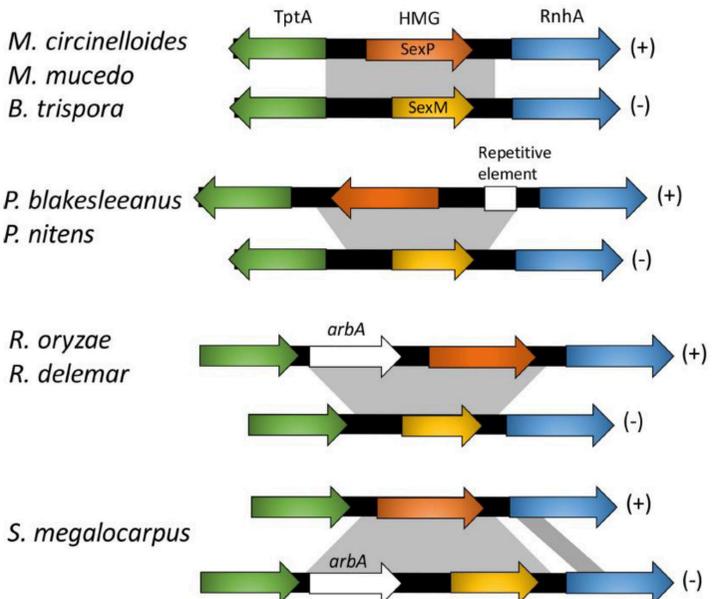
- **Vegetative Inkompatibilität** kann als Kontrollmechanismus der Parasexualität verwendet werden. Bei *Podospora anserina* zum Beispiel wird der Zelltod eingeleitet, wenn ein fusioniertes Kompartiment verschiedene Zellkerne enthält.
- Klare Grenzen können zwischen inkompatiblen Linien beobachtet werden
- **Homokaryotische Sektoren** können entstehen, wenn eine homokaryotische Hyphe entsteht
- Bei der Sporenproduktion bilden die verschiedenen Zellkerne jeweils ihre eigenen Sporen
- fusionieren zwei Pilze, wandern Zellkerne im gesamten Myzel umher, bis alles als **Dikaryon** stabilisiert ist.

6.5 Beispiel: Aspergillus nidulans



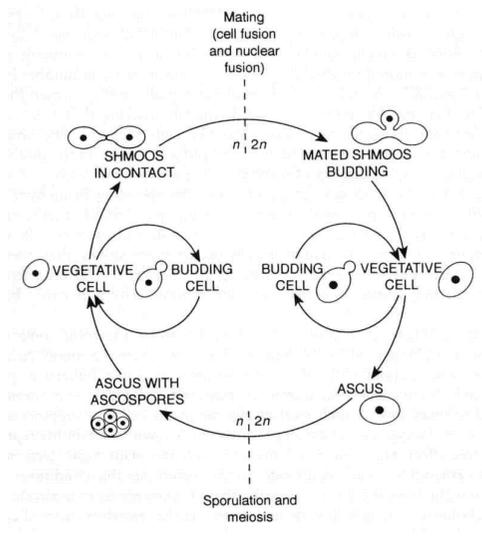
6.6 Paarungstypen von Zygomycota

Die Paarungstypen werden von Paarungstyp-Loci bestimmt. Sie kodieren für möglicherweise komplimentäre HMG-Domänen-Transkriptionsfaktoren.

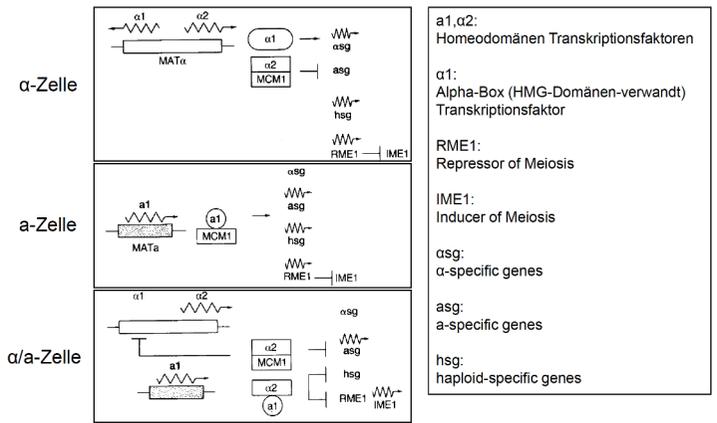


Trisporensäure wird durch kooperative Biosynthese von den Paarungstypen (+) und (-) hergestellt. Dazu müssen die ausgetauschten Zwischenprodukte durch die Membran wandern können.

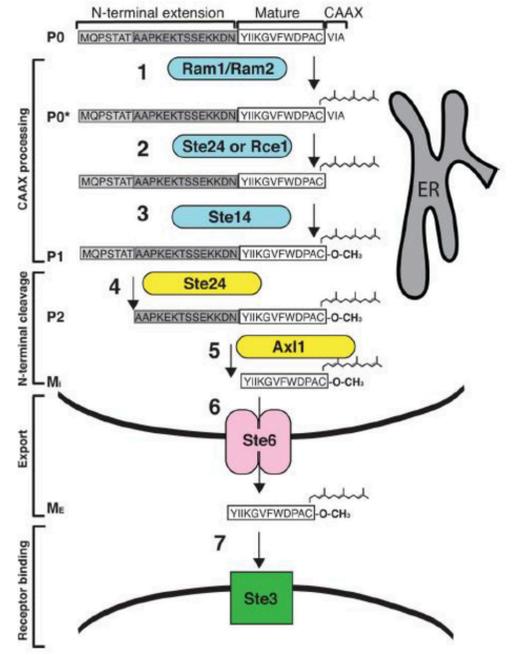
6.7 Reproduktionszyklus von Saccharomyces cerevisiae



Die Hefe hat die Paarungstypen a und α. Kodiert der MAT-Locus für das a1-Protein, hat die Zelle den a-Paarungstyp während bei α1 und α2 der α-Paarungstyp entsteht. Diploide a/α-Zellen exprimieren alle drei Proteine. HML- und HMR-Loci sind nicht kodierend, enthalten aber die Information zu den geschlechtsbestimmenden Proteinen. So kann eine Zelle ihren Paarungstyp wechseln.

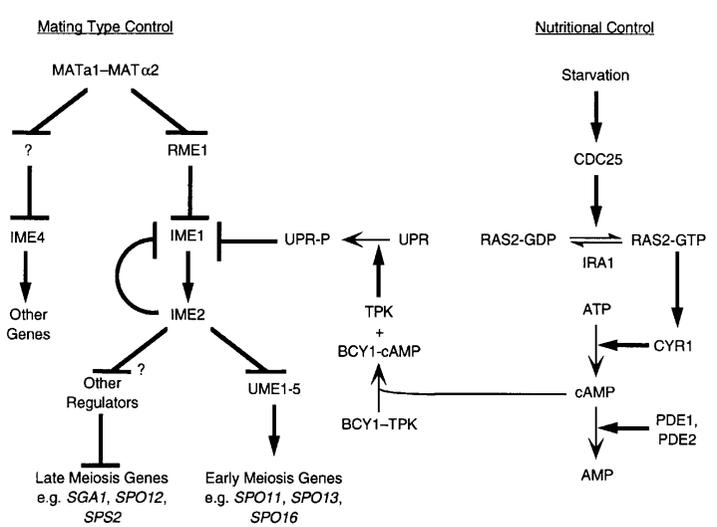


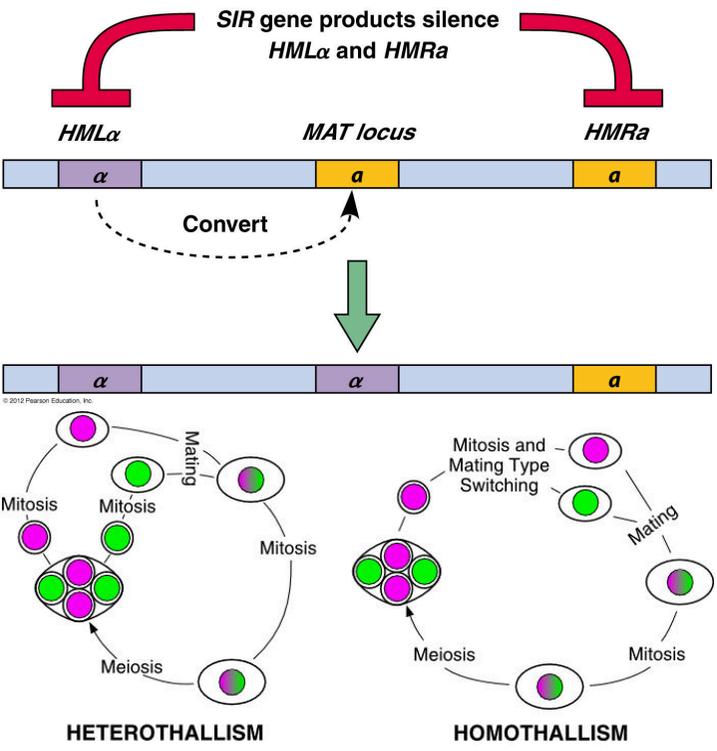
Der a-Faktor ist ein Musterbeispiel für pilzliche Pheromone.



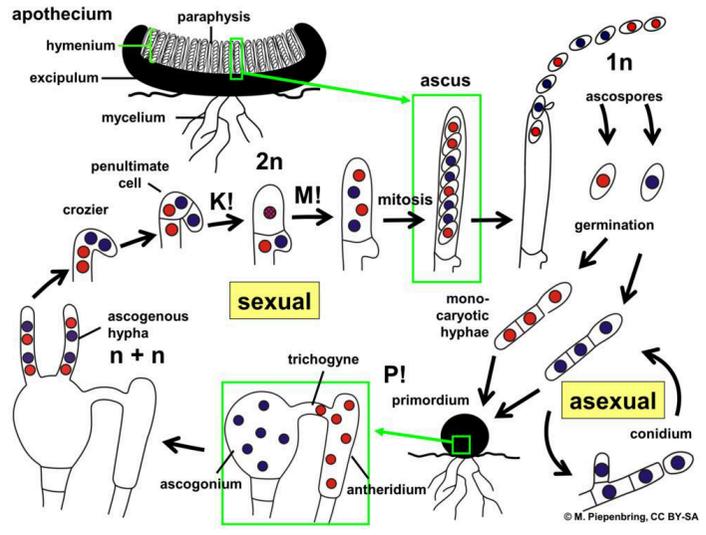
Der Phormone-Response Pathway ist ein Musterbeispiel für MAPK-Kaskaden (MAP-Kinasen).

Abhängig von der Verfügbarkeit von Nahrung kann das Paarungsverhalten zwischen geschlechtlich und ungeschlechtlich hin und her gewechselt werden.

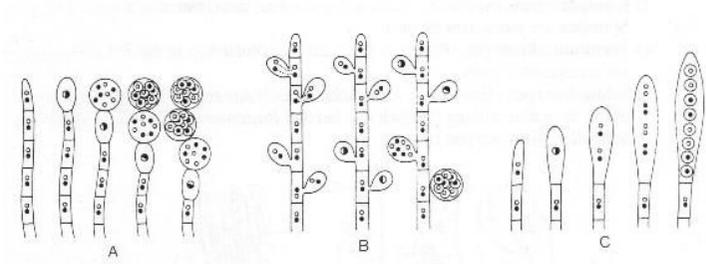




6.8.1 Beispiel *Pyrenoma omphalodes*



6.8.3 Weitere Arten der Ascusbildung

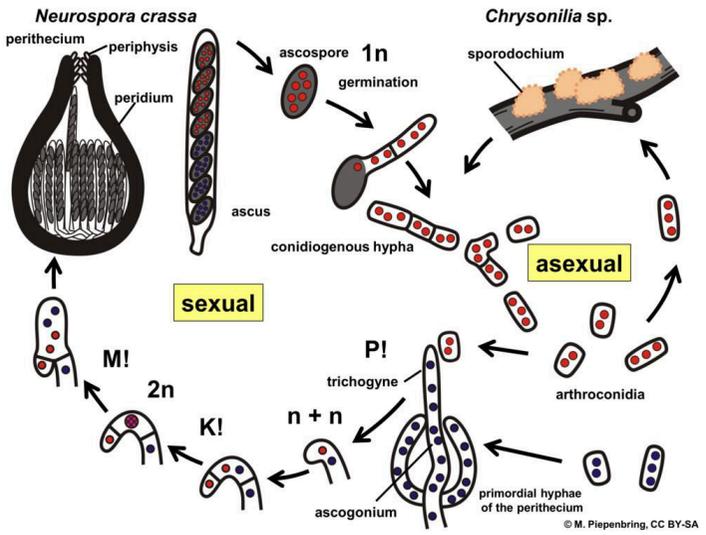
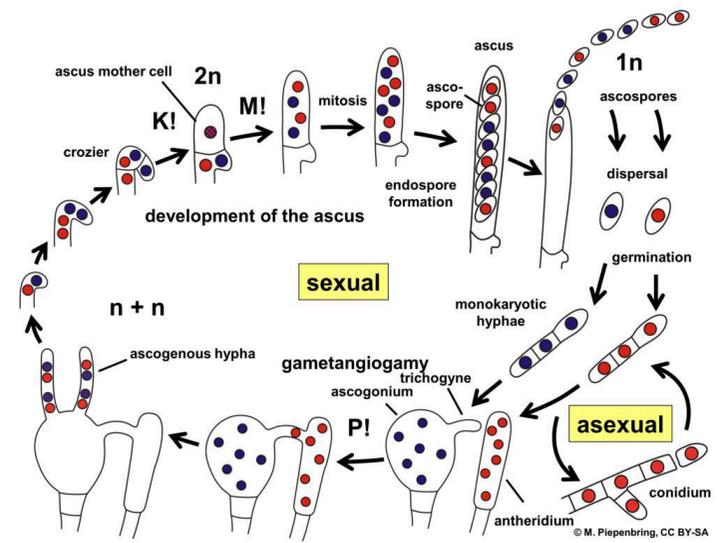


- a Kettentyp
- b Knospentyp
- c Terminalzellentyp

6.8.2 Beispiel *Neurospora crassa*

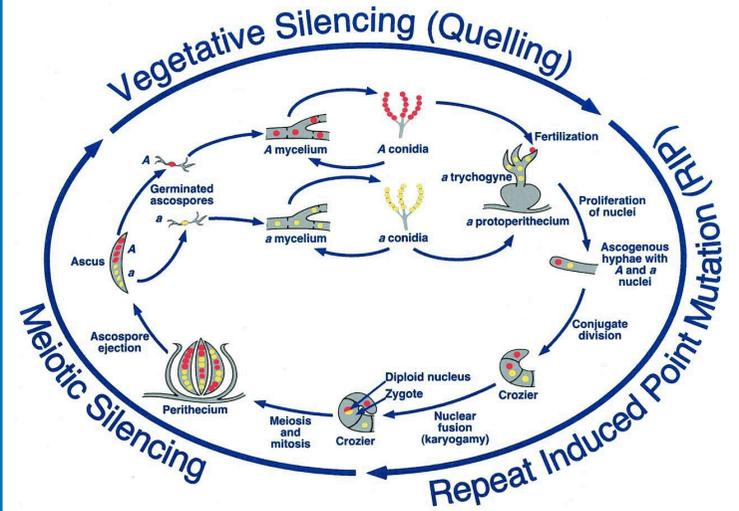
Die Selbstbefruchtung durch eigene Conidien ist ausgeschlossen.

6.8 Reproduktionszyklus von Ascomycota

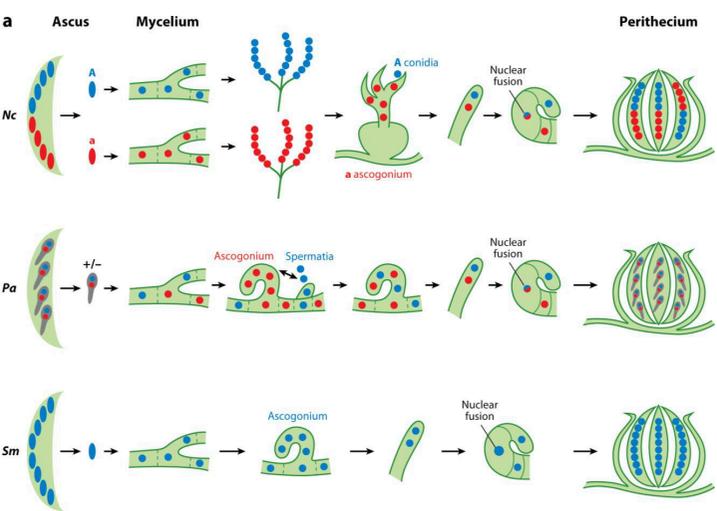


6.8.4 Eindämmung / Elimination von DNA

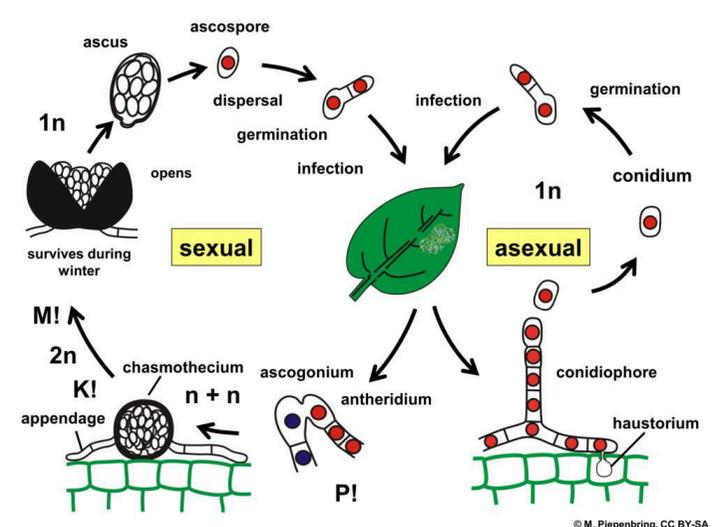
Die in der Grafik gezeigten Mechanismen zur Unterdrückung oder Elimination von Genen können zum Beispiel als Abwehr gegen Viren benutzt werden.



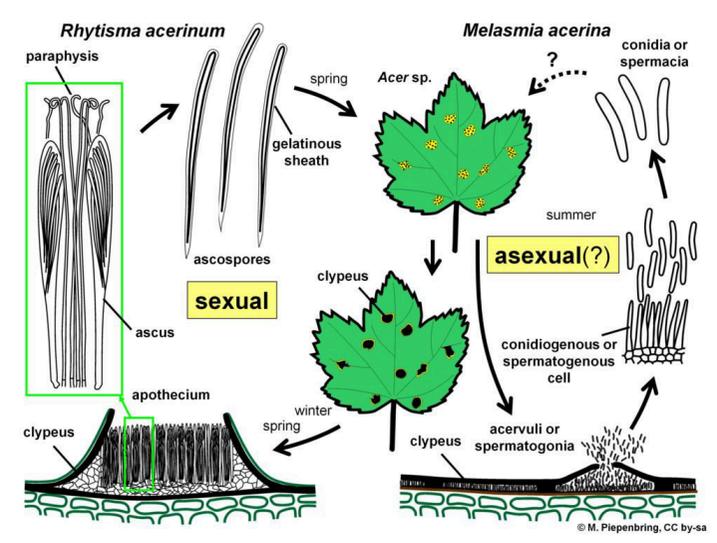
6.8.5 Heterothallie, Pseudohomothallie und Homothallie bei Pezizomycota



6.8.6 Beispiel echter Mehltau

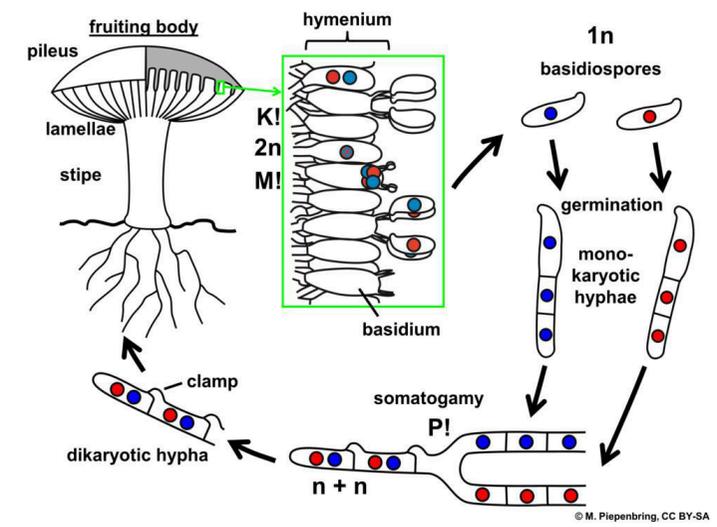


6.8.7 Beispiel Rhytisma acerinum

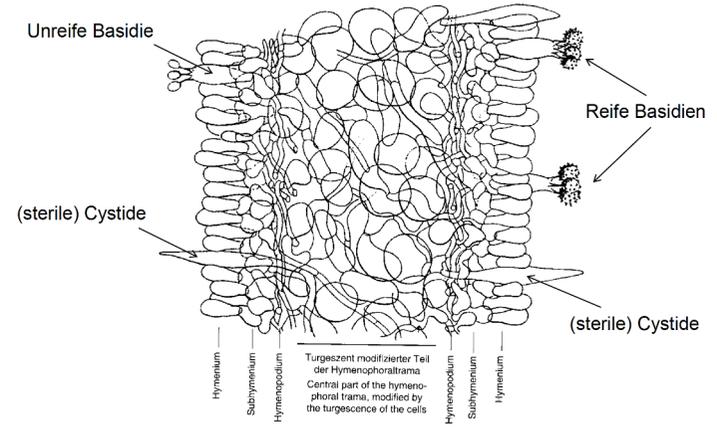


6.9 Basidiomycota

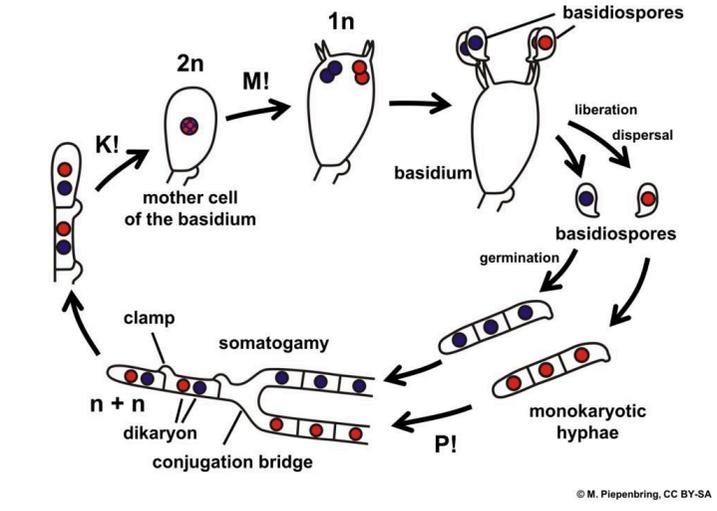
6.9.1 Reproduktionszyklus von Agaricomycotina (Agaricales)



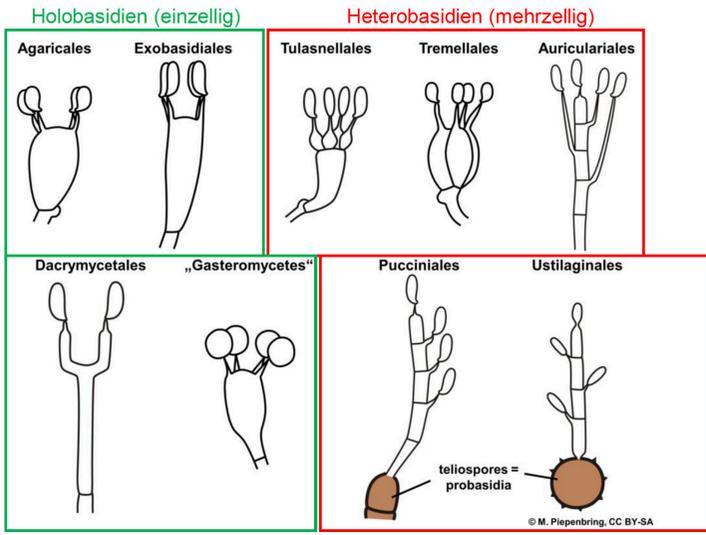
Lamellenaufbau:



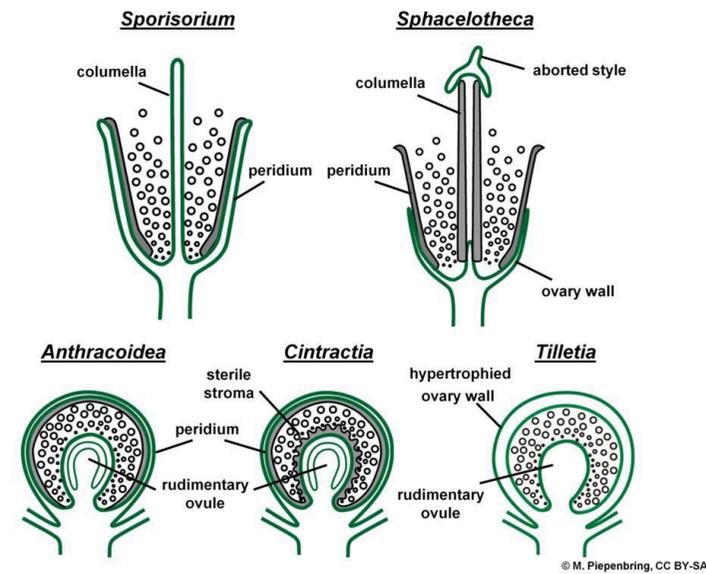
Basidienbildung:



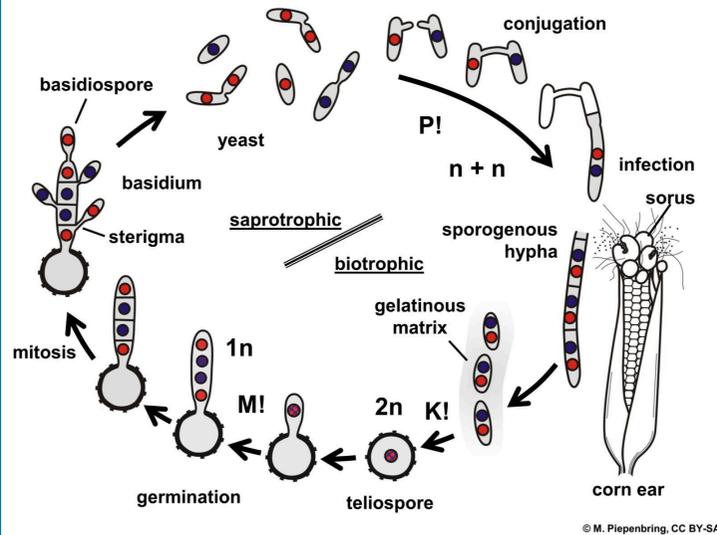
Einzellige Holo- und mehrzellige Heterobasidien:



6.9.2 Reproduktionszyklus von Ustilaginomycotina



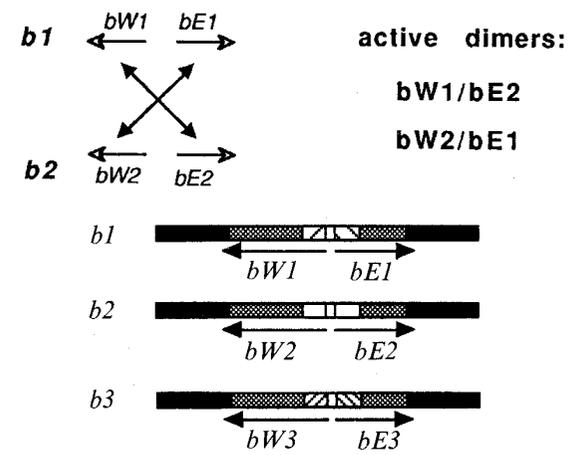
Beispiel *Ustilago maydis* (Maisbrand):



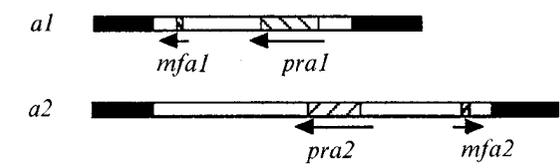
6.9.4 Tetrapolare Paarungstypen

Ustilago maydis

33 *b* mating types
2 homeotic genes, 33 alleles



Ustilago maydis



$33B * 2A = 66$ Paarungstypen

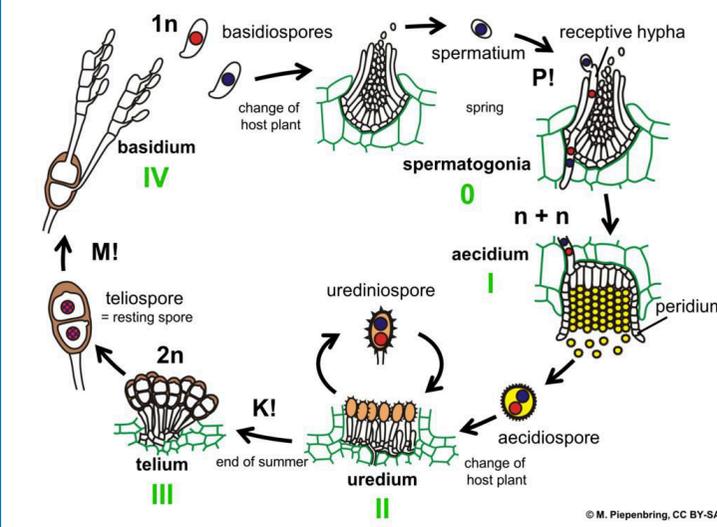
6.10 Dipolare vs. Tetrapolare Paarungstypen

	bipolar	tetrapolar
inbreeding	50% (MS >50%)	25% <i>U_m</i> / 25% <i>C_c</i>
outcrossing	50% (MS <50%)	50% <i>U_m</i> / 99% <i>C_c</i>

MS = Mating Type Switching
U_m = *Ustilago maydis*; *C_c* = *Caprinopsis cinerea*

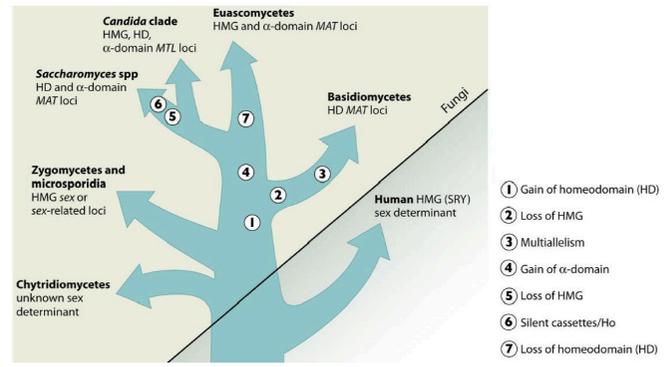
6.9.3 Reproduktionszyklus von Pucciniomycotina

Beispiel *Puccinia graminis*



Bemerkenswert: Wirtswechsel von Berberitze zu Getreide; fünf verschiedene Sporen

6.11 Evolution der Paarungstyp-Loci bei Pilzen



7 Ökologie der Pilze

7.1 Saprophyten

Gehören zu den Destruenten

Tabelle 7.3. Beispiele spezialisierter saprophytischer Pilze

Substratgruppe	Beispiele von Arten	Deutlich bevorzugte Substrate
tierische Exkremente (fäkalikole oder koprophile Saprophyten)	<i>Ascobolus furfuraceus</i> (Kleiger Kotbecherling) <i>Anellaria semiovata</i> (Ringdüngerling)	Rinderkot (Kuhfladen) in relativ feuchten Gebieten mit nicht unter 350 mm Jahresniederschlag Rinder-, Pferde-, Yak-Exkremente, besonders in sommerwarmen Regionen
Brandstellen (carbophile Saprophyten)	<i>Geopyxis carbonaria</i> (Kohlenbecherling) <i>Myxomphalia maura</i> (Kohlennabeling)	Feuerstellen von Laub- und Nadelholz in Wäldern Feuerstellen von Laub- und Nadelholz in Wäldern, auch Brandflächen von Nadeln
Nadelholzzapfen	<i>Stobilurus stephanocystis</i> (Milder Kiefernzapfenrübbling) <i>Rutstroemia bulgarioides</i> (Fichtenzapfenbecherling)	unterirdische oder halb eingesenkte Zapfen von <i>Pinus sylvestris</i> , <i>P. mugo</i> , <i>P. nigra</i> (Wald-, Berg-, Schwarzkiefer) oberirdisch und feucht liegende Fichtenzapfen
verholzte Früchte oder Fruchtkörper (Cupulae)	<i>Rutstroemia echinophila</i> (Kastanienschalenbecherling) <i>Hymenoscyphus fructigenus</i> (Fruchtkörperbecherling)	alte Fruchtkörper (Cupulae) von <i>Castanea</i> (EBkastanien)-Arten Fruchtkörper von <i>Fagus</i> (Buchen), <i>Quercus</i> (Eiche) und Nüsse, z. B. von <i>Corylus</i> (Hasel) und <i>Carpinus</i> (Hainbuchen)

Laubholzzapfen	<i>Mollisia amenticola</i> (Erlenzapfenweichbecherling) <i>Pezizella aeniella</i> (Blasses Erlenbecherchen)	abgefallene <i>Alnus</i> (Erlen)-Zapfen (Grünerle) abgefallene Schuppen von <i>Alnus viridis</i> (Grünerle)
Laubholzkätzchen (amentikole Saprophyten)	<i>Cibroria amentacea</i> (Kätzchenbecherling) <i>Pezizella aemiti</i> (Weidenkätzchenbecherling)	abgefallene <i>Alnus</i> (Erlen)- und <i>Salix</i> (Weiden)-Kätzchen abgefallene <i>Salix</i> (Weiden)- und <i>Populus</i> (Pappel)-Kätzchen
Blätter von Gehölzen (foliikole Saprophyten)	<i>Rutstroemia sydowiana</i> (Eichenblattbecherling) <i>Marasmius epiphyllus</i> (Blätterschwinding)	tote Blattstiele und Mittelrippen von <i>Quercus</i> (Eichen)-Blättern tote Blätter, Blattstiele usw., auch kleine Zweige von Laubgehölzen
Nadeln von Gymnospermen (nachtsamige Pflanzen)	<i>Micromphale perforans</i> (Nadelschwinding) <i>Marasmius androsaceus</i> (Robhaarschwinding)	abgefallene Nadeln, besonders von <i>Picea</i> (Fichten) und <i>Abies</i> (Tannen) abgefallene Nadeln und dünne Zweige von <i>Picea</i> (Fichten), <i>Pinus</i> (Kiefern), <i>Abies</i> (Tannen)

7.1.1 Holzabbau

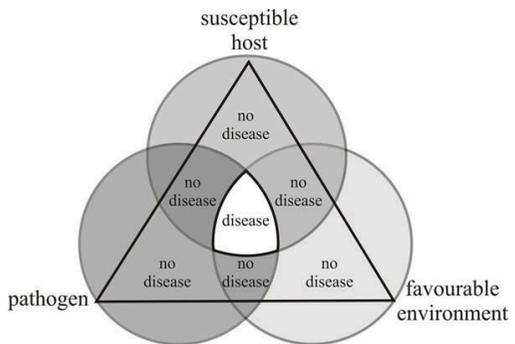
Hauptbestandteile:

- Zellulose** (40-50%): Polysaccharid aus Glucose-Einheiten; Hauptbestandteil der pflanzlichen Zellwand
- Hemizellulose** (25-40%): Glucose und andere Hexosen als Bausteine von Polysacchariden; Teil der Zellwand vor allem in verholzten Geweben
- Lignin** (18-35%): komplexes 3D-Polymer aus drei verschiedenen Grundeinheiten; Abbau dauert lange

verschiedene Arten des Holzabbaus

- Moderfäule
- Braunfäule
- Weissfäule

7.2 Antagonistische Symbionten



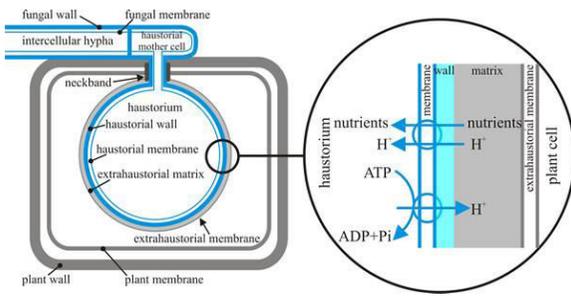
7.2.1 Phytopathogene Pilze

	Biotroph	Nekrotroph
Abtötung Wirtszellen	sehr langsam	schnell
Toxine, cytotoxische Enzyme	minimal	erheblich
parasitische Strukturen (Haustorien)	ja	nein
Wirtsspezifität	hoch	niedrig
Organspezifität	hoch	gering
befällt	gesunde Pflanzenteile in allen Entwicklungsphasen	junge, geschwächte, senescente Pflanzenteile
Hyphenwachstum	Inter- und intrazellulär, systemisch	interzellulär, beschränkt auf bestimmte Pflanzenteile
Axrisches (saprobes) Wachstum	meist nicht möglich (obligat biotroph)	möglich (fakultativ / opportunistisch biotroph)

Beispiele:

- Claviceps purpurea* (Mutterkorn): Erreger von Ergotismus
- Moniliophthora perniciosa*: Erreger von „Witches Broom Disease“ der Kakaopflanze
- Fusarium oxysporum*: Erreger der Panama-Krankheit der Banane
- Hymenoscyphus fraxineus*: Auslöser des Eschensterbens

7.2.2 Ernährung via Haustorium



7.2.3 Pilzliche Pathogenizitäts- / Virulenzfaktoren

- **Penetration / Überwindung mechanischer Barrieren:** Cutinasen, Infektionsstrukturen (Appressorien, Infektionskissen), CWDE (Cellulasen, Xylanasen, Pektinasen, β -1,3-Glucanasen), Proteasen
- **Toxine:** Abtötung / Schwächung der Wirtszellen
- **Effektoren / Suppressoren:** Modifikation / Suppression der Wirtsabwehr
- **Überwindung der chemischen Abwehr des Wirtes:** Abbau, Transport
- **Bildung / Abbau reaktiver Sauerstoffspezies (ROS)**

7.2.4 Pflanzliche Abwehr gegen phytopathogene Pilze

Konstitutiv	
Physikalisch	Chemisch
Wachs, Kutikula, Borke	Oberflächen-pH
Zellwand	Enzyminhibitoren
Kasparischer Streifen (Endodermis)	Toxine
Induziert	
Physikalisch	Chemisch
Lignifizierung	H ₂ O ₂ (ROS)
Abszission	Toxine
Korkbildung	Enzyminhibition
Harzbildung	Hypersensivität: Induktion von programmiertem Zelltod

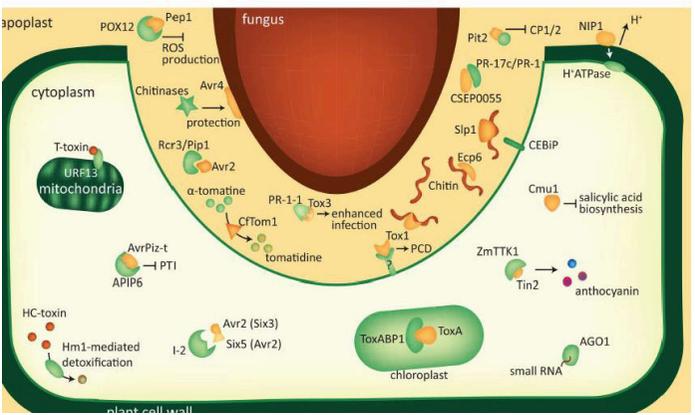
Genotypen

Pilz	RR	Rr	rr
VV	resistent	resistent	krank
Vv	resistent	resistent	krank
vv	krank	krank	krank

Pflanze

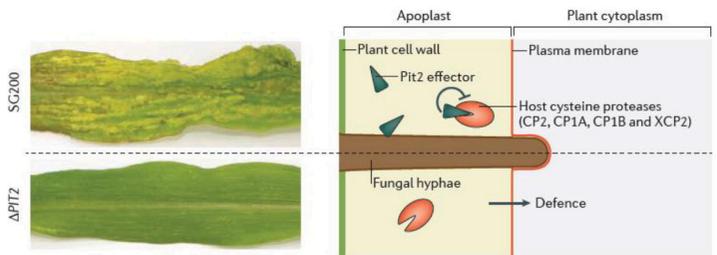
7.2.5 Phytopathogene Pilze und deren Wirtsmannipulation

Effektoren:

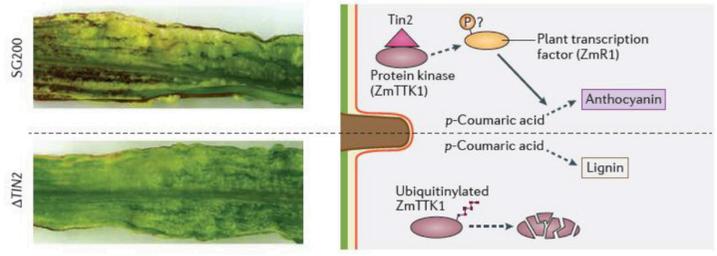


Kleine sekretierte Proteine (SSPs) als Effektoren

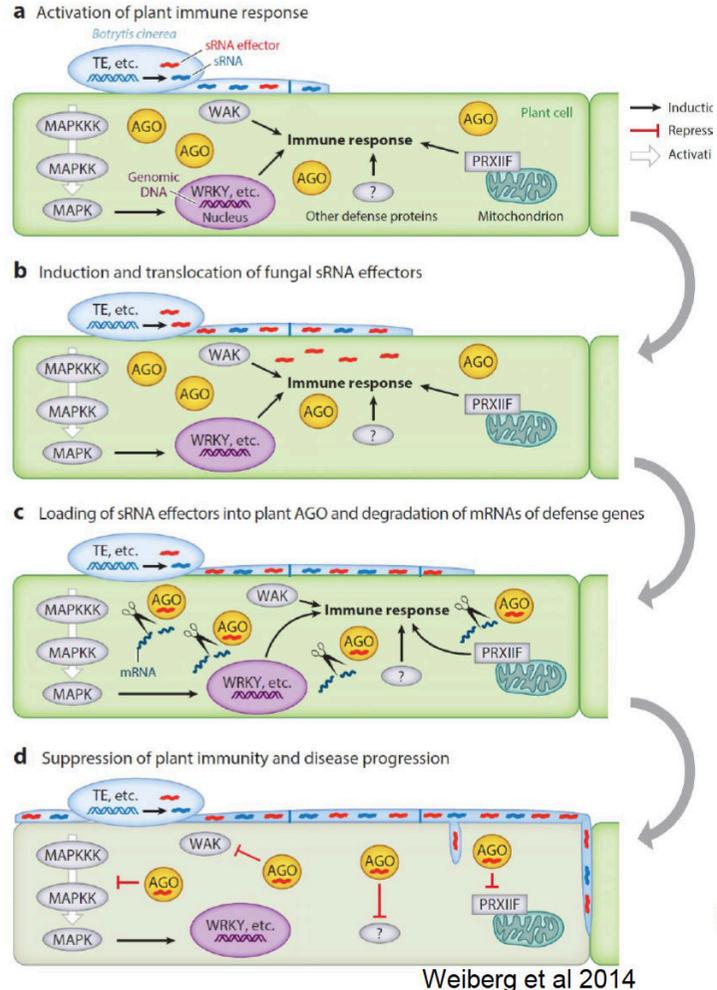
SSP mit Ziel im Apoplast:



SSP mit Ziel im Zytoplasma:



kleine RNA (sRNA):



Weiberg et al 2014

7.2.6 Tier- und humanpathogene Pilze

Mikrosporidien: obligat intrazelluläre Parasiten:

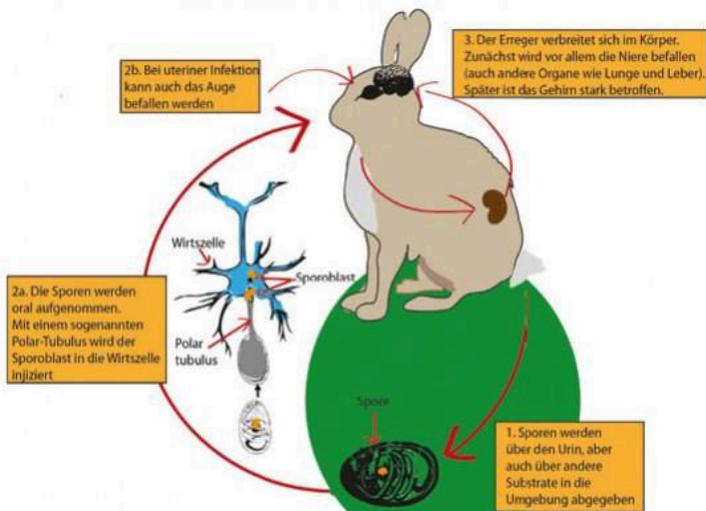
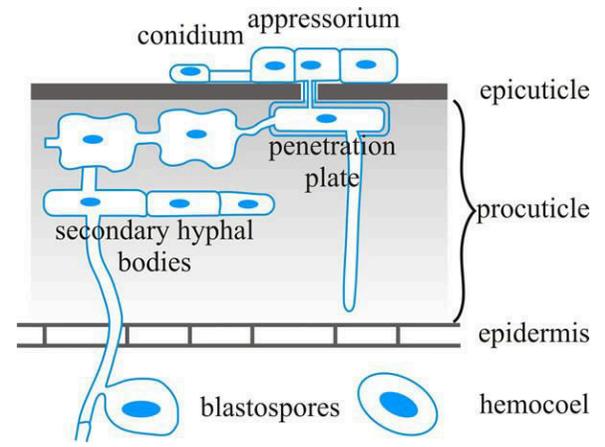
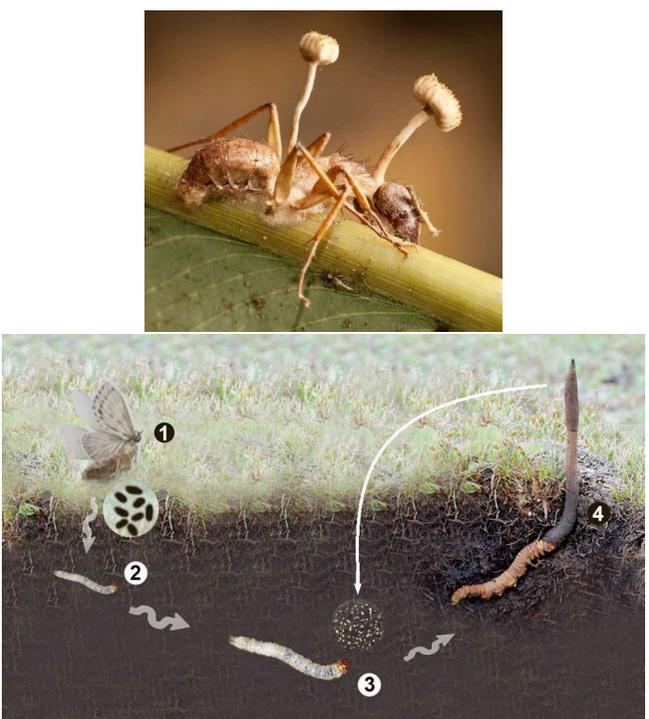
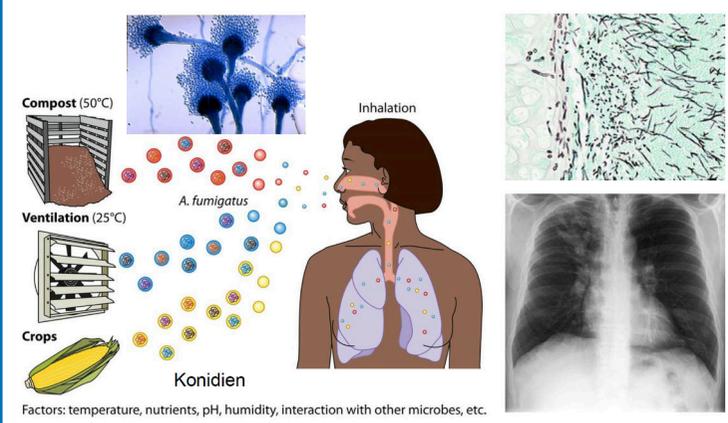


Abb. 1 Entwicklungszyklus von *Encephalitozoon cuniculi* im Kaninchen

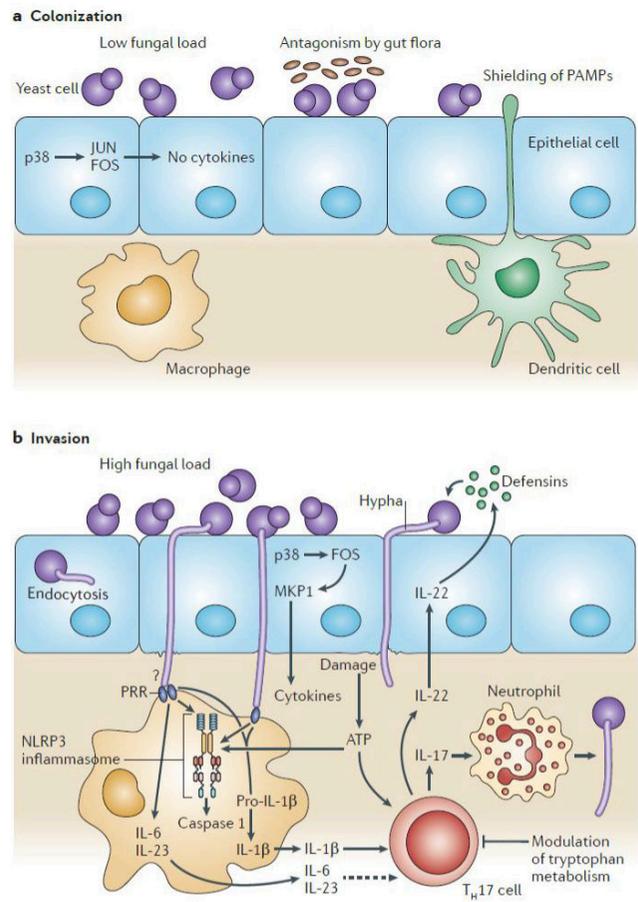
Ophiocordyceps sp.: Insektenpathogene Pilze:



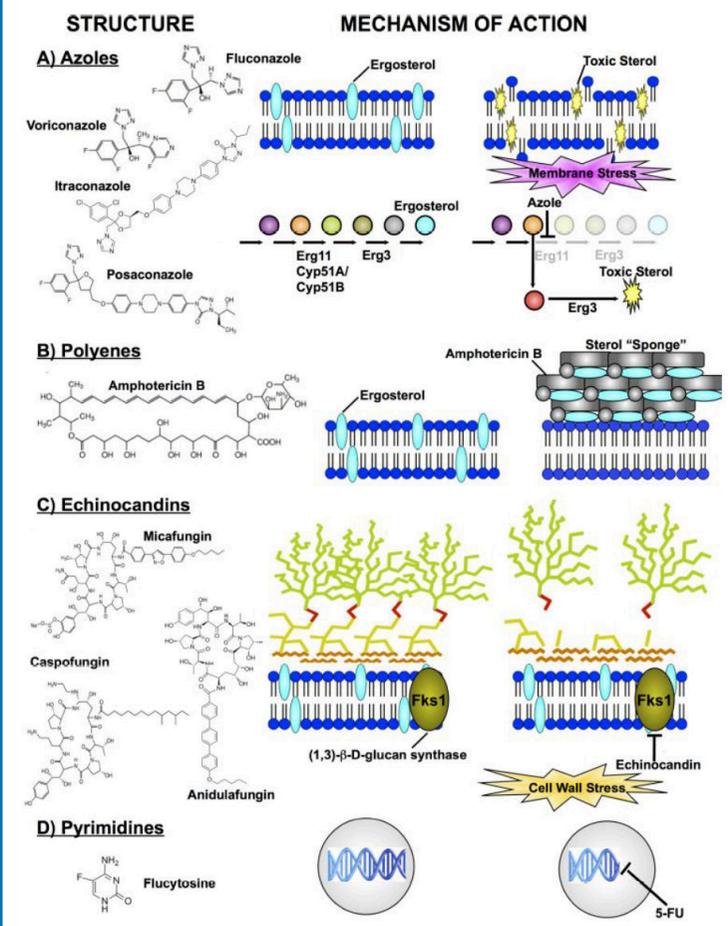
Aspergillus fumigatus: Schimmelpilz:



Candida albicans: Orale Candidose:

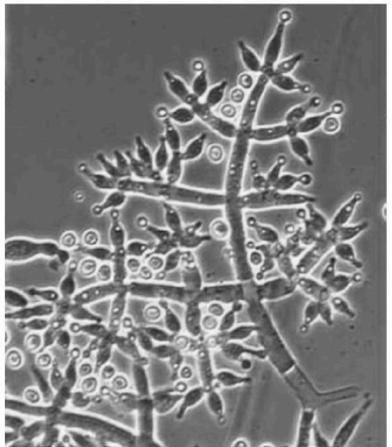


7.2.7 Wirkungsweise von Fungiziden

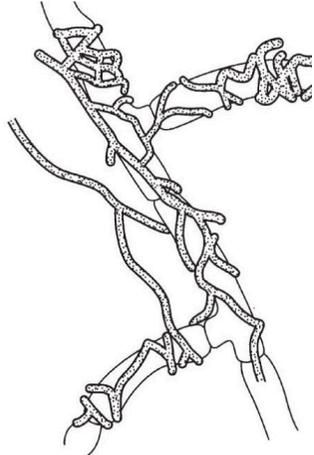


7.2.8 Mykoparasiten

Trichoderma sp.: biologisches Fungizid gegen pflanzen-pathogene Pilze und Bakterien:



Deacon Fig. 12.5

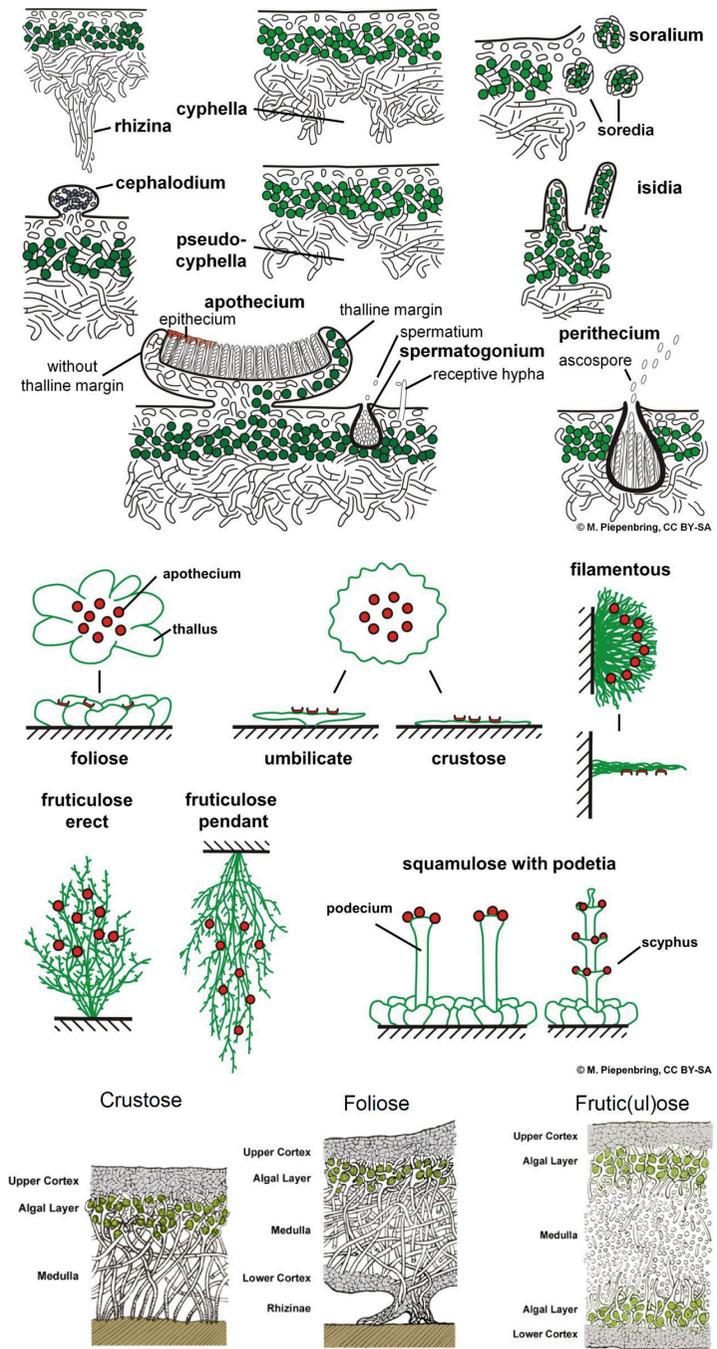
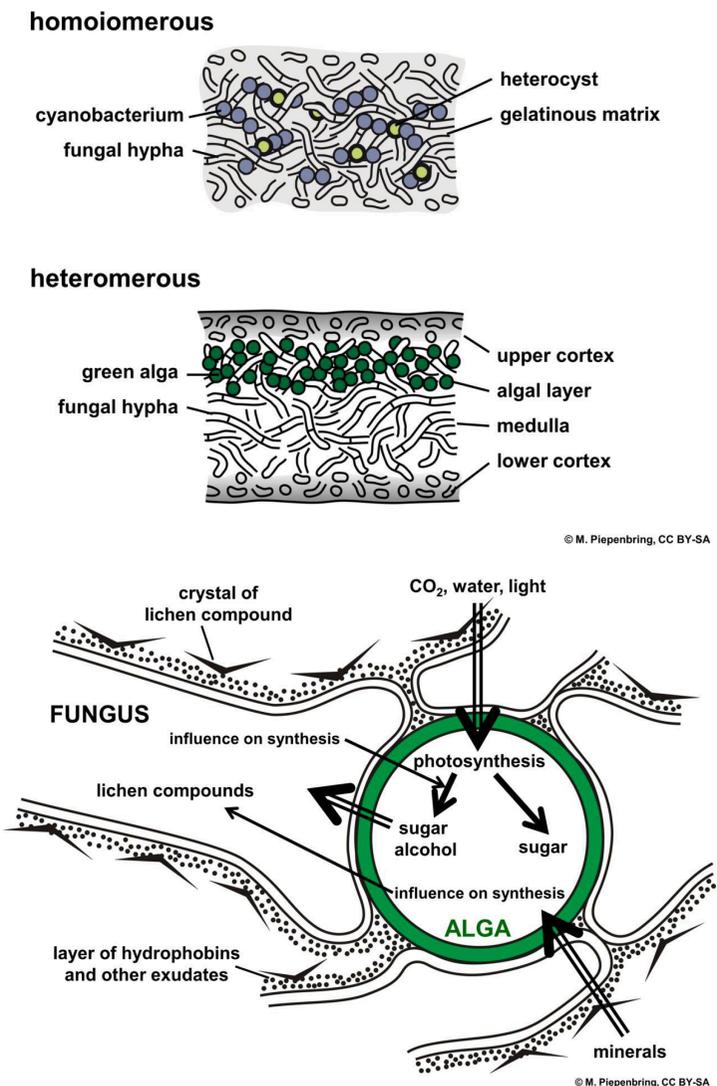


Es gibt auch mykoparasitische Pilze wie *Tolyocladium japonicum*, der *Elaphomyces* sp. (Trüffel) befällt.

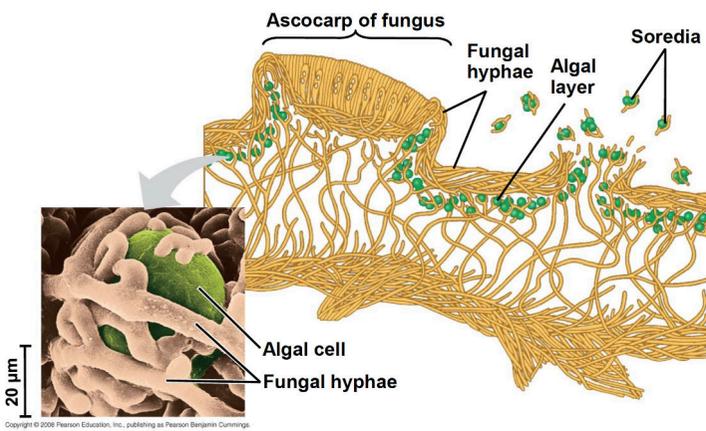
7.3 Mutualistische Symbiosen

7.3.1 Flechten

Der Pilz wird **Mycobiont** genannt. Es sind rund 20'000 Arten bekannt, von welchen >99% zu den Ascomycota und rund 50 zu den Basidiomycota gehören. Er kann entweder obligat oder fakultativ symbiotisch sein. Der **Photobiont** ist der photosynthetisch aktive Partner des Pilzes. Es gibt rund 150 Arten. 85% der Flechten enthalten Grünalgen, 10% Cyanobakterien und 5% beides. Photobionten sind fakultativ symbiotisch



Die Fruchtkörper des Mycobionten bilden Sporen, welche keine Photobionten enthalten. Es ist bisher noch nicht ganz geklärt, wie der neue Mycobiont an Photobionten gelangt.



Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Pearson Benjamin Cummings.

Manche Mycobionten führen Invasionen anderer Flechten durch, um an die Photobionten zu kommen.

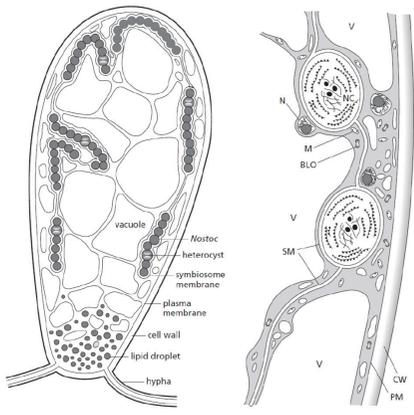
Funktionen von nicht photosynthetisch aktiven Bakterien:

- N₂-Fixierung
- Produktion pflanzlicher Hormone und Vitamine
- Erhöhung der Löslichkeit von Nährstoffen
- Produktion von Toxinen, Antibiotika oder Geruchsstoffen zur Abwehr

Geosiphon pyriformis (Glomeromycota) bildet mit dem Cyanobakterium *Nostoc punctiforme* eine Gemeinschaft. Diese Flechte ist die einzige, bei welcher sich der Photobiont in der pilzlichen Zelle befindet.

Geosiphon pyriformis (Glomeromycota) and *Nostoc punctiforme*

BLO: bacteria-like organism
 CW: cell wall
 M: mitochondrion
 N: nucleus
 NC: nostoc cell
 PM: plasma membrane
 SM: symbiosome membrane
 V: vacuole



Deacon Fig. 13.25

7.3.2 Mykorrhiza mit Pflanzen

Die gängige Theorie ist, dass Pflanzen ohne Symbiose mit Pilzen gar nicht das Land hätten besiedeln können. Mykorrhiza heisst nichts anderes als Pilzwurzel. Es gibt sieben verschiedene Arten von Mykorrhiza. Sie werden in **Endomykorrhiza** (Hyphen in Zellen) und **Ektomykorrhiza** (Hyphen zwischen Zellen) aufgeteilt:

Mykorrhizal type	Typical host plants	Fungi involved	Major significance
Arbucular mykorrhizas	Many	Glomeromycota	Phosphorus uptake from soil
Ectomykorrhizas	Forest trees, mainly in temperate and boreal regions	Basidiomycota, Ascomycota	Nitrogen uptake from soil
Ectendomykorrhizas	Mainly pines, spruce, and larch	Ascomycota of the genus <i>Wilcoxina</i>	Mineral nutrient uptake from soil
Arbutoid mykorrhizas	<i>Arctostaphylos</i> , <i>Arbutus</i> , <i>Pyrola</i>	Basidiomycota, similar to ectomykorrhizal fungi	Mineral nutrient uptake from soil
Monotropoid mykorrhizas	Nonphotosynthetic plants, e.g. <i>Monotropa</i>	Basidiomycota such as <i>Boletus edulis</i>	Plants obtain sugars from ectomykorrhizal fungi attached to trees
Ericoid mykorrhizas	Heathland plants. <i>Erica</i> , <i>Calluna</i> , etc.	Ascomycota and mitosporic fungi; <i>Hymenoscyphus ericae</i>	Nitrogen uptake from soil
Orchid mykorrhizas	Orchids	<i>Rhizoctonia</i> -like fungi (basidiomycota)	Fungi supply the plant with sugars

Endomykorrhiza

Ektomykorrhiza

Deacon Table 13.1

Es gibt Pflanzen, die Mykorrhiza-Pilze parasitieren. Sie müssen nicht photosynthetisch aktiv sein und können deswegen verschiedene Farben wie rosa oder gelb annehmen. Beispiele sind *Monotropa uniflora* (Fichtenspargel) und *Voyria aphylla*.

Mykorrhiza-Pilze können **Verbindungen zwischen Pflanzen** schaffen. Zum Beispiel kann der Kohlenstoffgehalt zwischen Pflanzen über ECM ins Gleichgewicht gebracht werden. Pflanzen können über VAM-Netzwerke ihre Nachbarn auch vor Herbivoren warnen, so dass diese im Voraus ihre Abwehr hochfahren können.

Mykorrhiza-Pilze tragen wesentlich zu ihrem Ökosystem bei:

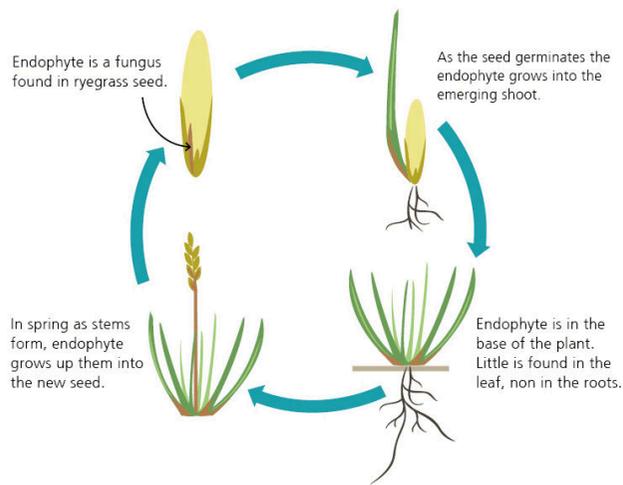
- Kohlenstoffzyklus
- Stickstoffzyklus
- Phosphorzyklus
- Regulation der Pflanzendiversität
- Abwehr von Pflanzenparasiten
- Weitere Einflüsse wie Aggregation von Erde oder Überleben von Setzlingen

Sowohl Pilz als auch Pflanze **setzen in ihrer Umgebung Signale frei**, die dem Partner ihre Anwesenheit bekanntgeben. Hyphen wachsen in Richtung der pflanzlichen Signale (Strigolactone) und die Pflanze führt eine Wurzelverzweigung aus, wenn sie das pilzliche Signal (Myc-Factor) empfängt. Bei der Initiierung der Symbiose dient der Nod-Faktor zusammen mit dem Myc-Faktor der Unterdrückung der pflanzlichen Abwehr.

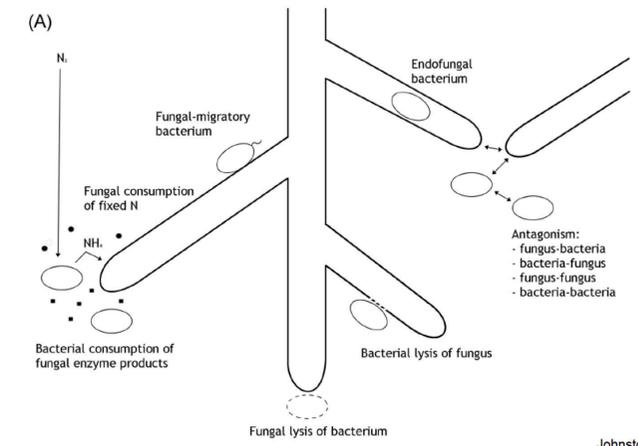
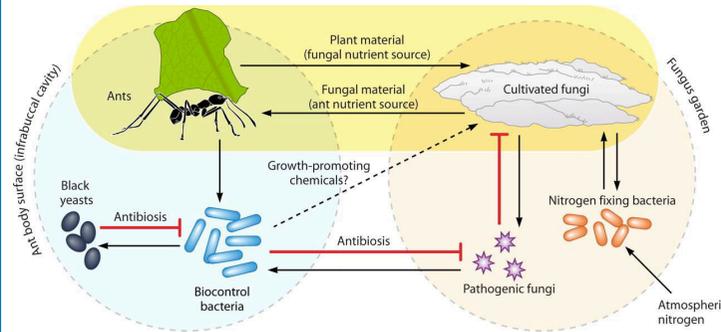
Bei der VAM hilft die Pflanze dem Pilz einen Weg durch die pflanzlichen Zellen zu bahnen, indem sie den **prepenetration apparatus** bildet. Bei Rhizobia ist der Prozess ähnlich, heisst **preinfection thread** (PIT) und schwächt zusätzlich Zellwände.

7.3.3 Endophyten in Pflanzen

Endophyten sind Pilze, die **komplett in der Pflanze** zu finden sind. Es ist nicht ganz klar, ob diese Symbiose tatsächlich mutualistisch ist. Zumindest beim Roggen-gras aber ist das Wachstum deutlich eingeschränkt, wenn der Endophyt entfernt wird. Die Wirtsspezifität scheint nicht besonders hoch zu sein. Funktionen von pilzlichen Endophyten sind unter anderen Abwehr durch Toxine (auch gegen andere Pilze). Sekundärmetabolite haben potentielle Anwendungen in der Schädlingsbekämpfung. Die Verbreitung läuft über die Samen der Pflanze bei Endophyten im oberirdischen Pflanzenteilen:

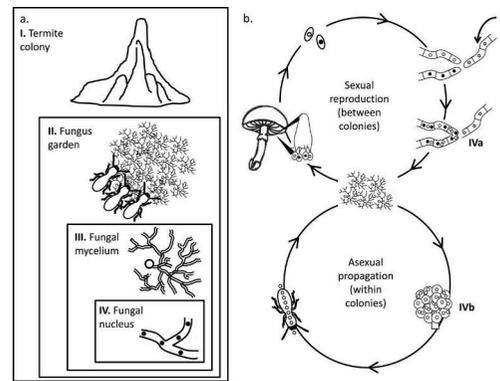


an Larven und die Königin verfüttert. Die Ameisen tragen ebenfalls *Spretomyces* sp. Bakterien mit sich (sie wachsen ebenfalls in den Pilzgärten). Diese produzieren spezifische Fungizide, welche lediglich entomopathogene Pilze (z.B. *Cordyceps* sp.) abtöten.

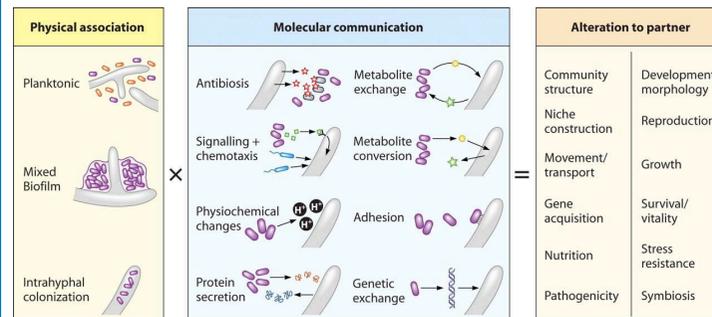


Johnston et al 2016

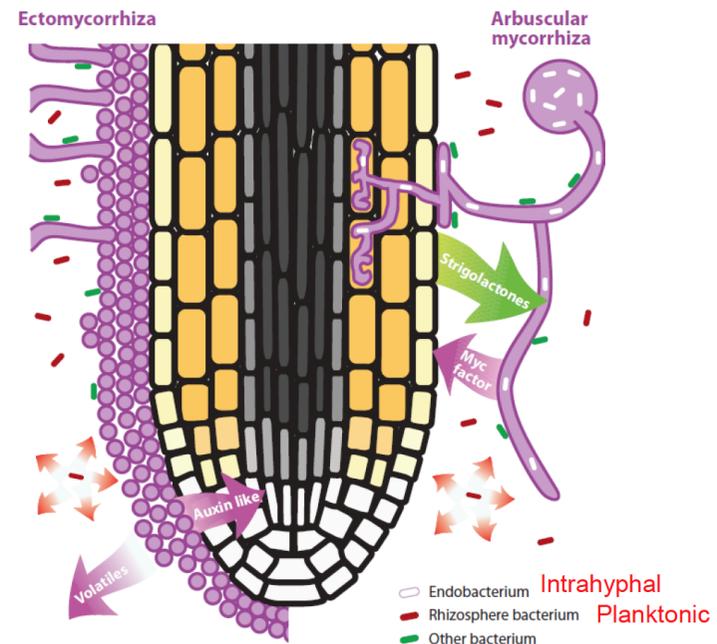
Ähnliche Symbiosen sind auch in **Termitenbauten** zu finden. Dort bilden die Pilze sogenannte Pilzkuchen, aus denen manchmal Fruchtkörper wachsen. Im Dickdarm der Termiten sind Bakterien zu finden, die die Effizienz des Lignocellulose-Abbaus erhöhen.



7.3.5 Mutualistische Symbiosen mit Bakterien



Bakterien in VAM und ECM Mykorrhiza:



Ectomycorrhizal helper bacteria (MHB) scheinen das Verzweigen der Hyphen zu fördern. Auch scheinen Pilze mit Bakterien einen höheren Besiedlungsgrad der Pflanze aufzuweisen.

Im Trüffel-Mikrobiom scheinen Bakterien die direkten Auslöser des charakteristischen Geruchs, welcher vom Pilz auch zur Verbreitung genutzt wird, zu sein.

Endophyten könnten die evolutionäre Vorstufe der Mykorrhiza darstellen.

7.3.4 Mutualistische Symbiosen mit Tieren

Koprophile Pilze benutzen Dung als nährstoffreiches Substrat. Fruchtkörper wachsen darauf und setzen ihre Sporen aus. Das Wachstum wird oft über den Tag-Nacht-Zyklus gesteuert.

Manche Pilze benutzen tierische Vektoren auch lediglich zur Verbreitung. Die Sporen überleben dabei die Darmpassage und werden an einem neuen Ort gebracht.

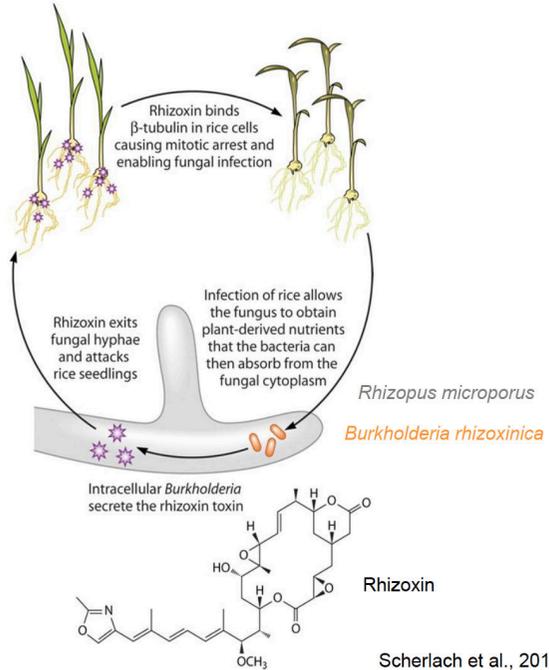
Borkenkäfer sind als Holzfresser bekannt. Allerdings können sie selber keine **Lignocellulose** abbauen. Stattdessen nehmen sie sich einen Pilz (*Ambrosiella xylebori*) zur Hilfe. Weibliche Borkenkäfer tragen diesen mit sich und verbreiten ihn im Holz, wo auch die Eier gelegt werden. Die Larven sind dann diejenigen, welche die Tunnel ins Holz fressen.

Anaerobe Pilze (*Chytridiomycota*) leben im Kaumagen (Rumen) von Wiederkäuern.

Blattschneiderameisen halten Pilze in ihrer Kolonie, welche Blätter verarbeiten und zuckerhaltige Zellen, Gongylidien (Bromatien) bilden. Diese werden dann

Obligate Endobakterien in VAM haben gewisse Stoffwechselwege komplett zurückgebildet und sind so vollständig vom Pilz abhängig. Der Pilz hingegen ist aber nicht auf die Bakterien angewiesen.

Es gibt ebenfalls Endobakterien in pflanzenpathogenen Pilzen. Sie gewinnen dadurch den Vorteil Zugang zum gesamten Hyphensystem zu haben, statt nur an einer bestimmten Zelle mit dem Pilz zu interagieren. Im Fall der *rice seedling blight* kann der Pilz gar keine Sporen ohne das Bakterium bilden. Somit sichert letzteres gleichzeitig seine Verbreitung.



Manche Bakterien bilden Biofilme auf Hyphen. Dabei benutzen sie diese als Autobahnen zur Verbreitung. Hyphen haben gegenüber Bakterien den Vorteil, dass sie Lufträume überwinden können.

8 Nutzung der Pilze

8.1 Lebensmittelherstellung

Saccharomyces cerevisiae (Back-/ Bier-/ Weinhefe) wird wegen ihrer gährungsfördernden Eigenschaften eingesetzt. Sie baut Glucose ab und gibt CO₂ und Ethanol ab. Die Hefe hat viele Anwendungsgebiete:

- in Backwaren als Treibmittel
- in Wein zur Gärung
- in Bier zur Gärung (hier muss die Stärke erst zu Glucose aufgebrochen werden, bevor die Hefe hinzugefügt wird)
- (Treibstoffherstellung: Bioethanol)

Schimmelpilze in Käse geben Enzyme ab, die den Geschmack und die Konsistenz verändern.

Pilze auf Salami fördern die Austrocknung und schützen die Wurst vor anderen Schädlingen.

Soja-Sauce wird mithilfe von zwei Fermentationen hergestellt. Die erste heisst Koji-Fermentation und die zweite Moromi(Brine)-Fermentation. Letztere dauert dabei über ein Jahr.

Sake (Reiswein) durchläuft ebenfalls zwei Fermentationen (Tane-Koji- und Moromi(Moto)-Fermentation).

8.2 Metabolite und Enzyme

8.2.1 Mykotoxine und Pilzgifte

Mykotoxine sind von Schimmelpilzen gebildete Toxine, z.B. Aflatoxin von *Aspergillus flavus*. Pilzgifte sind von Hutpilzen gebildete Toxine, z.B. α -Amanitin vom Grünen Knollenblätterpilz.

8.2.2 Metabolite

Antibiotika sind antibakterielle Stoffe. Heutzutage sind allerdings vor allem Bakterien an deren Herstellung beteiligt.

Immunsuppressiva wie Cyclosporin A werden z.B. bei Organtransplantationen verwendet.

Magic mushrooms enthalten Substanzen unter anderem mit halluzinogenen Eigenschaften.

Vital-/Heilpilze haben verschiedene medizinisch aktive Stoffe.

Organische Säuren wie Zitronensäure können von Pilzen hergestellt werden.

Auch zur Herstellung von Vitaminen werden Pilze verwendet.

Manche pilzliche Enzyme haben alle möglichen technischen Anwendungen.

8.2.3 Speisepilze

Mit Mykorrhiza-Pilzen wie Trüffel werden Versuche der großflächigen Produktion durchgeführt. Dabei werden viele Baumsetzlinge angepflanzt.

Viele Speisepilze sind saprob: Champignons, Shiitake, Austern- und Kräuterseitling, Judasohr (Mu-Err), Dunkelstreifiger Scheidling, Enokitake und andere.

Quorn ist das Myzel von *Fusarium venenatum*. Es wird zu blöcken gepresst und als Fleischalternative verkauft.