

# **Zusammenfassung Mykologie - HS17**

**v0.7**

Gleb Ebert

16. Dezember 2017

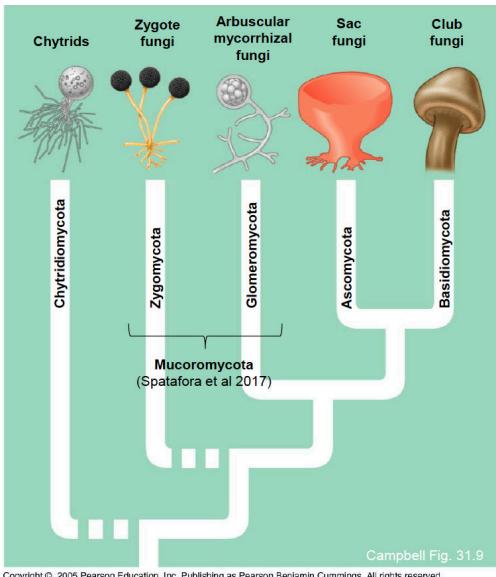
## **Vorwort**

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](mailto: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 Kompetition**: Eine Seite nimmt Molekülart auf, die von der anderen abgebaut wird
- **Kohlenstoffquelle** beeinflusst Lebensstil:
  - Saprophyt
  - Parasit (antagonistischer Symbiont)
  - mutualistische 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 **1250** bekannte Arten
- wahrscheinlich **phylogenetisch ältesten** Pilze
- Saprofyten, 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 **1350** bekannte Arten
- **schnell wachsende Schimmelpilze**, Parasiten, Symbionten
- Sporangien und **Zygosporen** 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 **87000** 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 50000 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

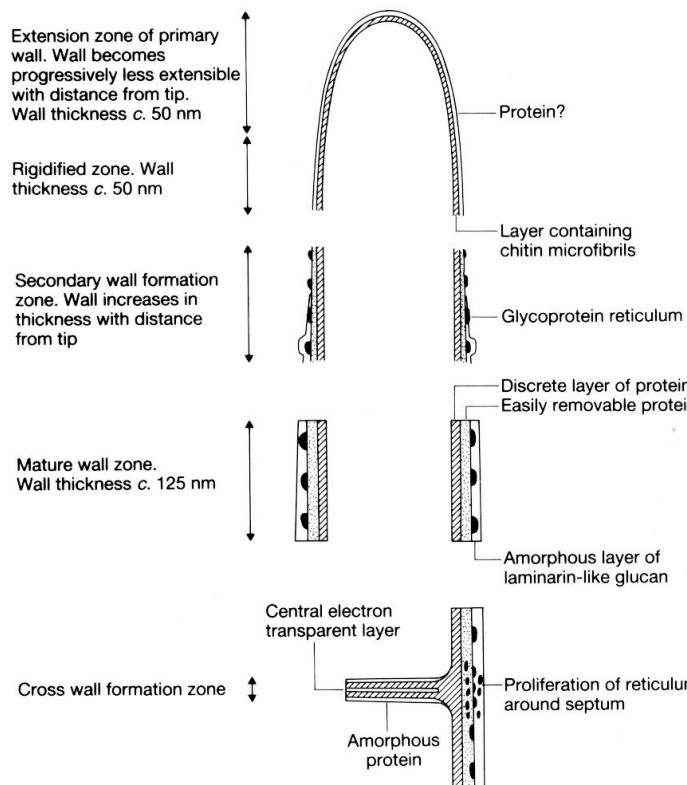
- Fungi imperfecti, Hyphomycota, dt. anamorphe Pilze
- Gruppe mit Pilzen **unbekannter Verwandtschaft**
- teilweise verschiedene Namen für unterschiedliche Stadien einer Art
- Relikt aus Zeiten vor DNA-Sequenzierung

## 3 Lebensstil der Pilze

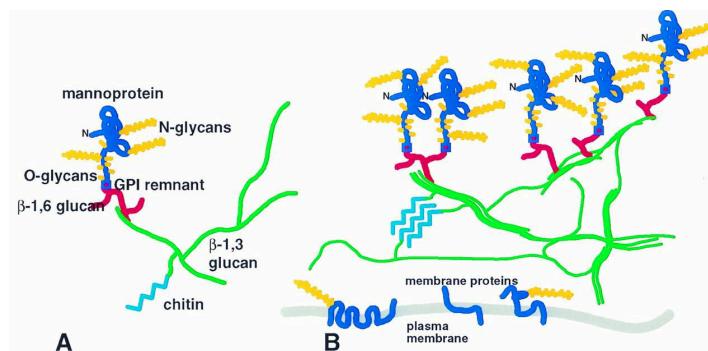
### 3.1 Zellwand

Die pilzliche Zellwand kann in zwei Schichten aufgeteilt werden. Die innere, **konserveierte und rigide Schicht** besteht meist aus **Chitin**,  **$\beta$ 1-3-** und  **$\beta$ 1-6-Glukan**. 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



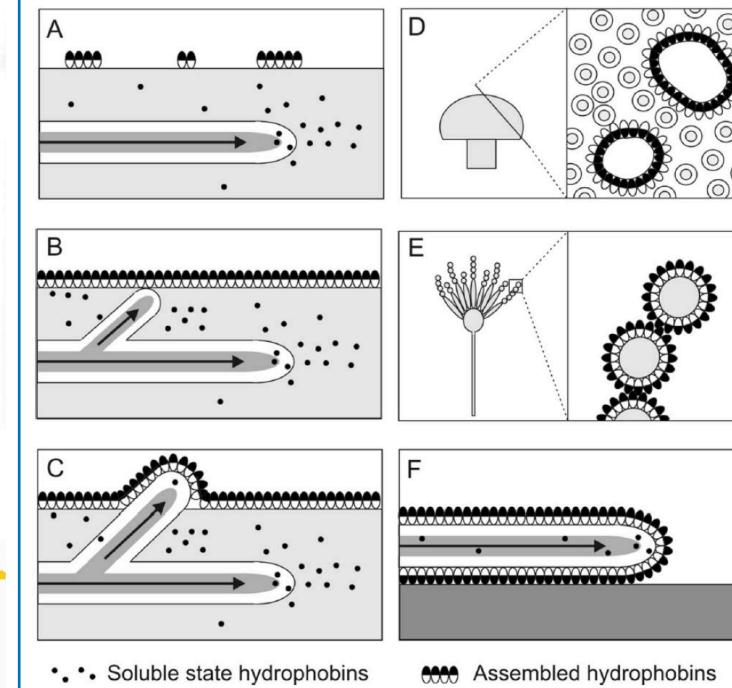
### 3.1.3 Glykogen, Stärke und Cellulose

In **Glykogen** sind die Monosaccharide mit  $\alpha$ 1-4- und  $\alpha$ 1-6-Bindungen verknüpft. Sie können Verzweigungen bilden. In **Cellulose** sind es  $\beta$ 1-4-Bindungen und in **Stärke** nur

$\alpha$ 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.



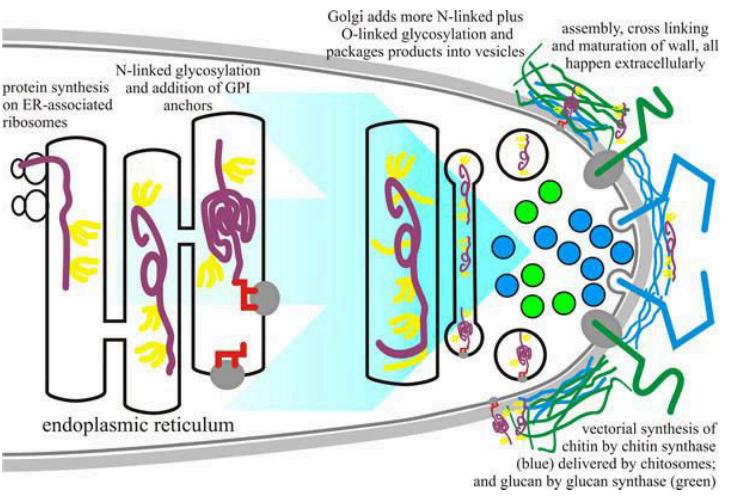
### 3.1.5 Adhäsine

Adhäsine sind Proteine, welche es Hefezellen ermöglichen zu verklumpen.

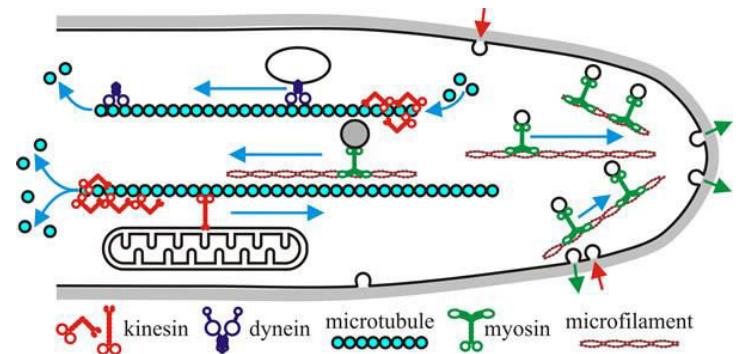
### 3.1.6 Polarität der Zellwandsynthese

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 Exozytose betrieben um Nahrung aufzunehmen und verschiedene Signale, Verdauungsproteine oder anderes nach Aussen abzugeben.



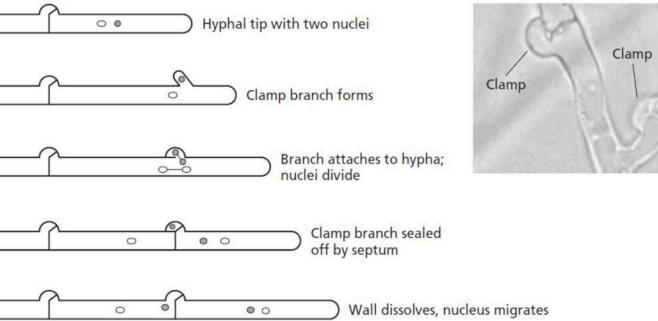
## 3.2 Hyphenquerwände

- 1) **septisches Band** besteht aus je einem Actin-, Septin- und SepA-Ring
- 2) der Septin-Ring teilt sich in zwei und wandert aus einander, während die beiden anderen Ringe dazwischen liegen

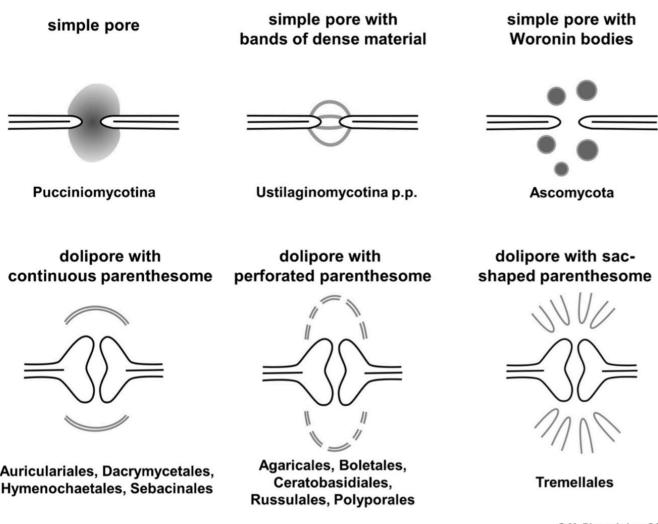
- 3) die Actin- und SepA-Ringe werden immer enger, während neues Zellwandmaterial gebildet wird
- 4) nach Vollendung der Septe verschwinden aller Ringe bis auf den apikalen Septin-Ring

## 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 bringt
- **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 und Dimorphismus

- **Pseudohyphen** sind eine Zwischenform von Hefe und Hyphen
- 

## 3.7 Polarität beim Hefewachstum

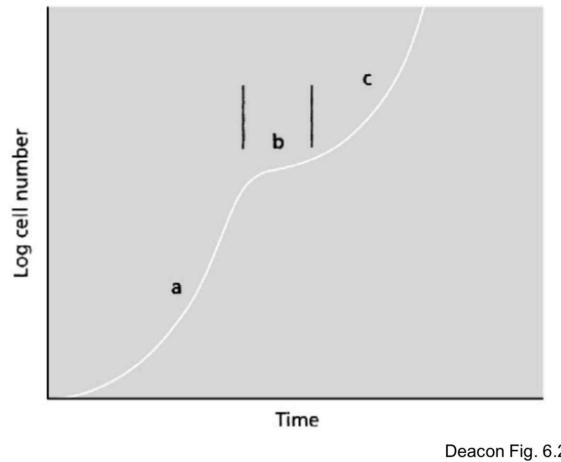
- nach asexuellem Wachstum entsteht der nächste Spross direkt neben der Narbe der vorherigen Teilung
- nach sexuellem Wachstum sprosst die Mutterzelle entweder direkt neben oder entgegen der Narbe (**bipolares Sprossmuster**), während die Tochterzelle nur an einem Ort sprossen kann

## 3.8 Enzymsekretion, Nahrungsaufnahme, Konkurrenzabwehr

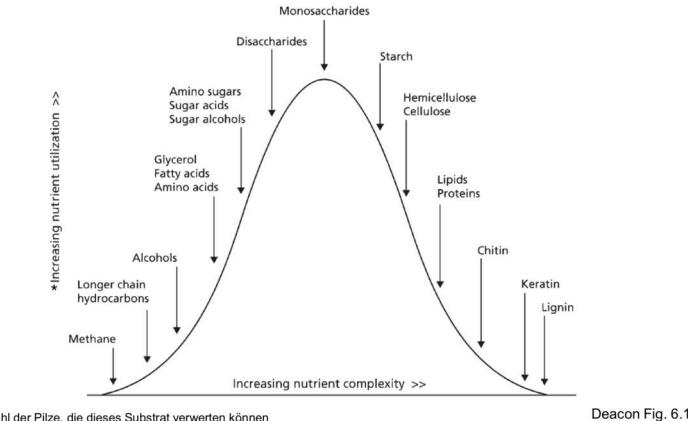
- beim Hyphenwachstum werden in Wachstumsrichtung **abbauende Enzyme** sekretiert, welche einen Weg durch das Substrat bahnen
- Nahrung wird an den Seiten der Hyphe aufgenommen
- **Antibiotika** werden ebenfalls seitwärts ausgeschieden

### 3.9 Induktion von Nahrungs-Abbauenzyme und -Transportern

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



### 3.10 C-Quellen



- 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 Stärkekette 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

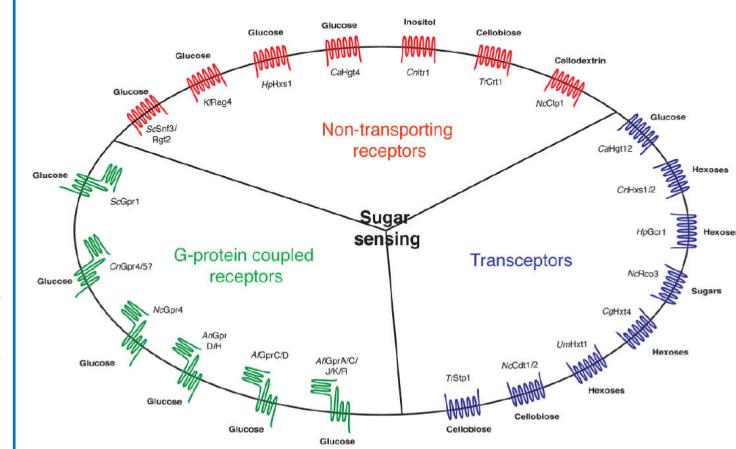
- Die Vorstufen von Lignin werden enzymatische gebildet, während sich die Polymere chemisch bilden. Dadurch sind die Bindungen zwischen den Monomeren zufällig und es ist sehr schwierig sie mit einem Enzym zu spalten.
- Weissfäulepilze** benutzen enzymatischen Abbau mit Radikalen, um diese Bindungen zu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

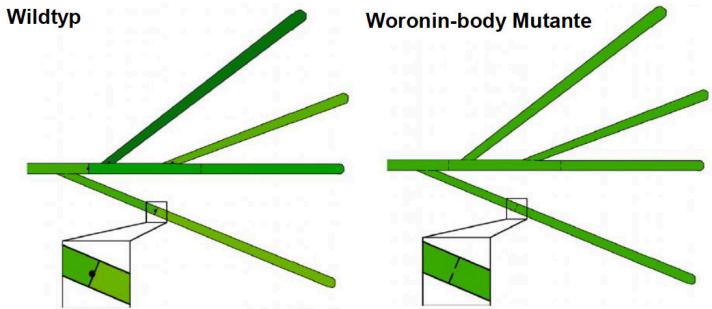


## 4 Differenzierung des Myzels

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.

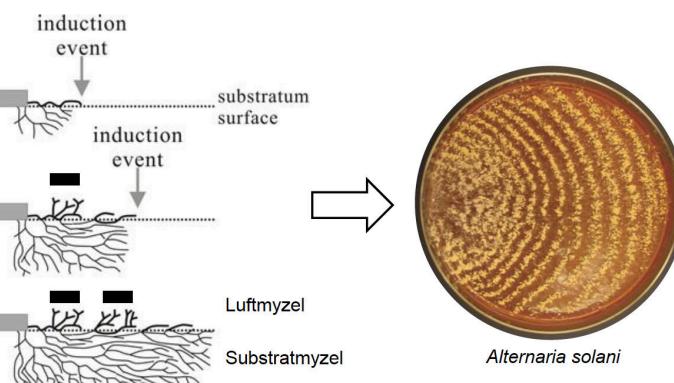


## 4.2 Kommunikations- und Transporthypen

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

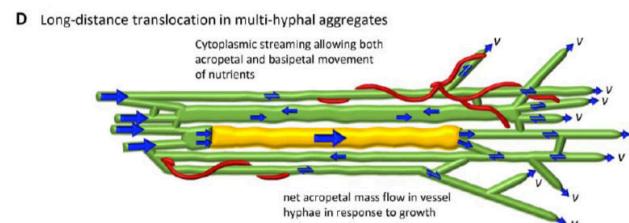
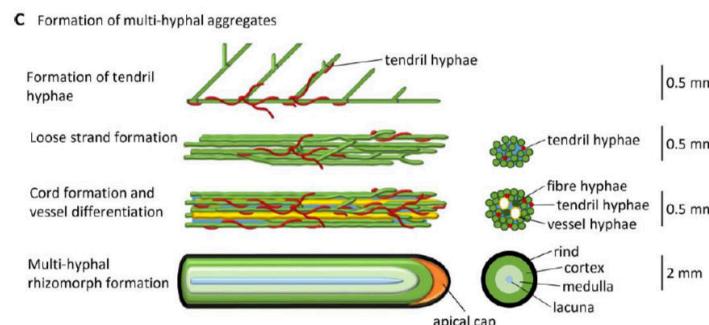
Verbreitet sich ein Pilz in seinem Substrat, so versucht er dies in alle Richtungen auch nach oben und unten. In periodischen Abständen bricht er an die Luft aus (**Luftmyzel**). Dies kann zu Ausbreitungsmustern führen.



## 4.4 Myzelstränge

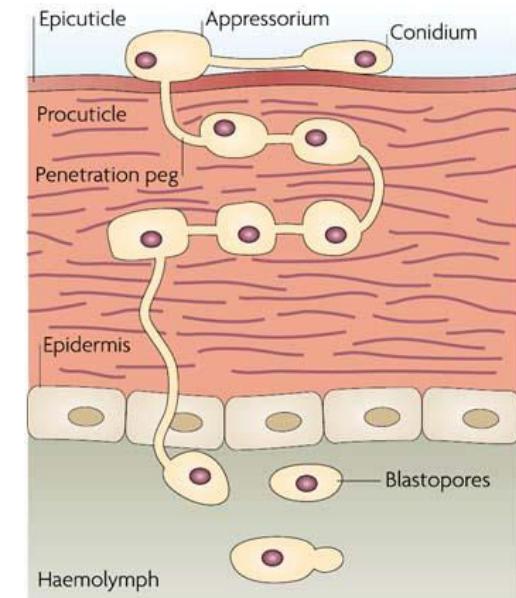
Myzelstränge, auch **Rhizomorphe** genannt, sind vergleichsweise dicke Bündel aus verschiedenen differenziertem

Myzel. Sie sind eine Art Pionier-Myzel und dienen zur Eröffnung neuer Nahrungsquellen oder zur Versorgung weit entfernter Teile des Pilzes.



## 4.5 Appressorium

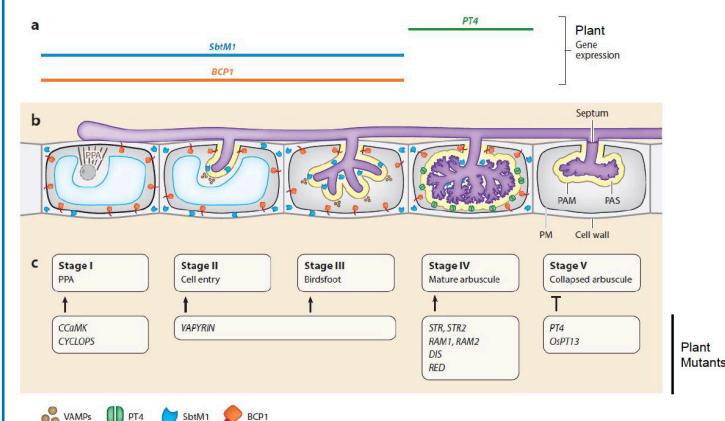
Appressorien, auch **Penetrationshyphen** genannt, sind spezialisierte Zellen, die zur Infektion von Wirtsorganismen dienen. Sie bilden einen kleinen Fortsatz (engl. **penetration peg**) der mithilfe des Turgors hohen Druck auf die zu penetrerende Fläche aufbauen kann.



*Nature Reviews | Microbiology*

## 4.6 Arbuskeln

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



## 4.7 Weitere Differenzierungen

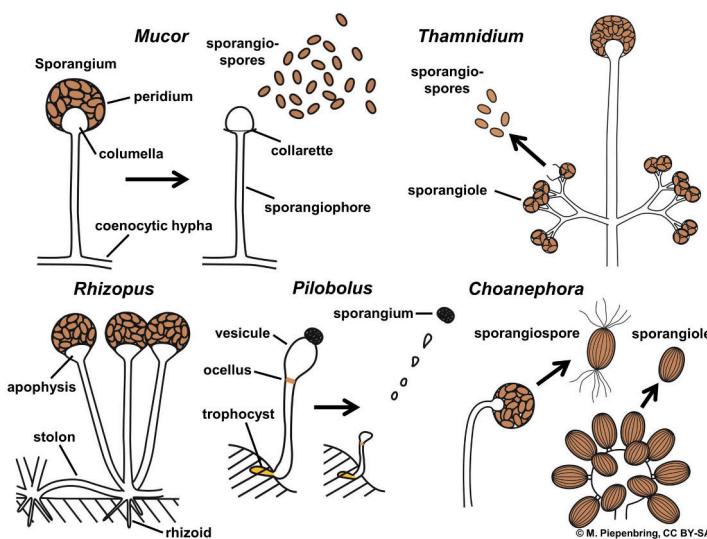
- Biolumineszenz
- Myzelfächer
- Wurzelfäule

- Haustorien

## 5 Sporenbildung

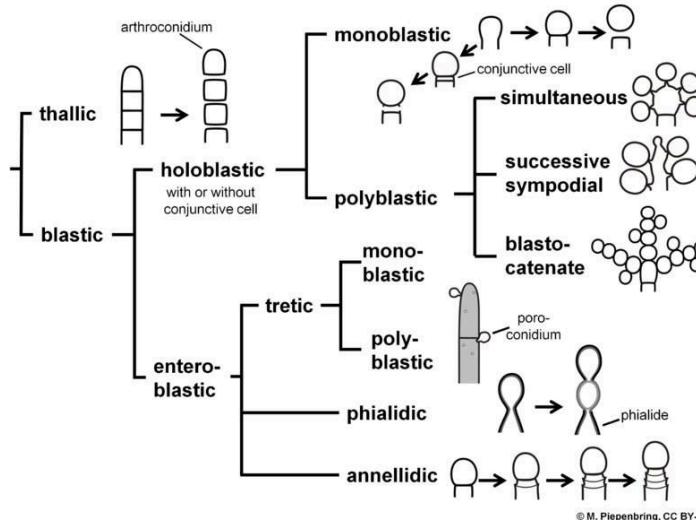
### 5.1 Sporangien

Verschiedene Arten von **Sporangien** bei Zygomycota:



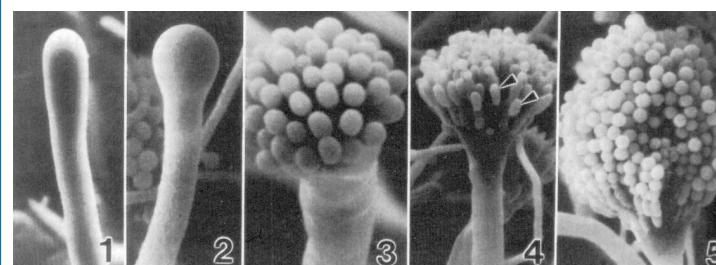
### 5.2 Konidien

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

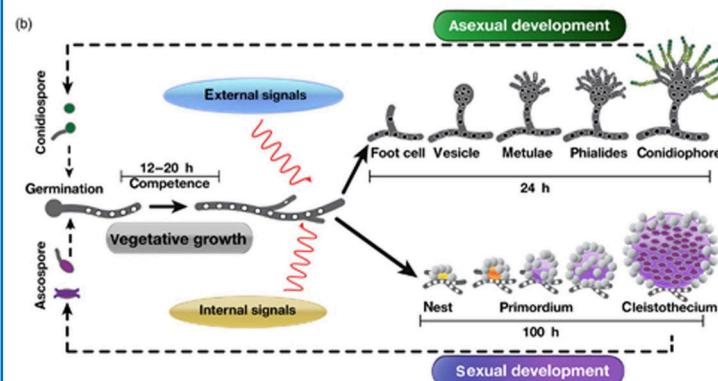


Stadien der Konidienbildung bei *Aspergillus nidulans*:

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



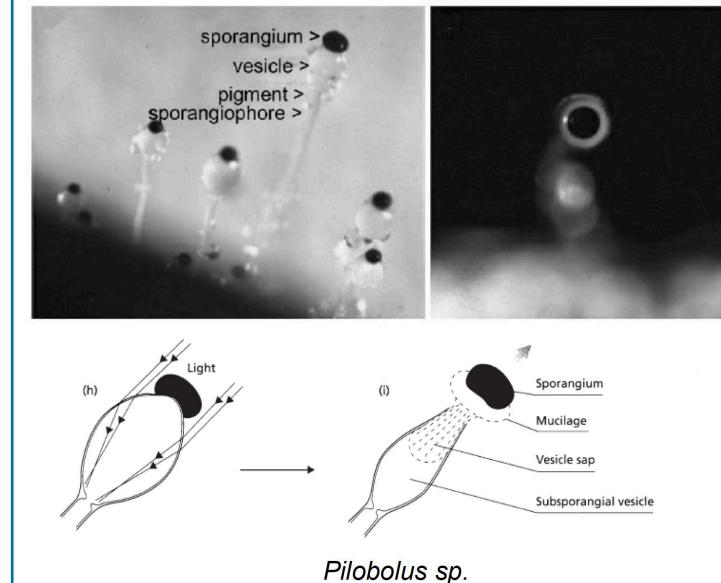
Regulation der Konidienbildung bei *Aspergillus nidulans*:



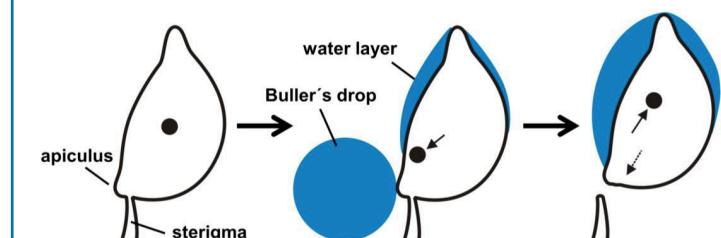
### 5.3 Photo- und Gravitropismus

Manche Sporeenträger 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 Sporeenträger:



**Zoosporen** ermöglichen die Verbreitung durch Beweglichkeit der Sporen selber.

### 5.5 Passive Sporenverbreitung

- Ausspülung durch Wasser

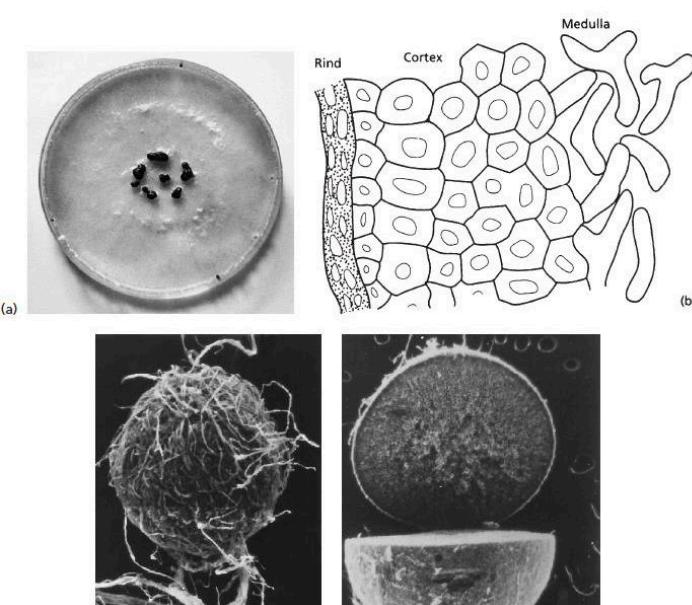
- Verbreitung durch Wind
- Transport durch Tiere

## 5.6 Multizelluläre plectenchymale Strukturen

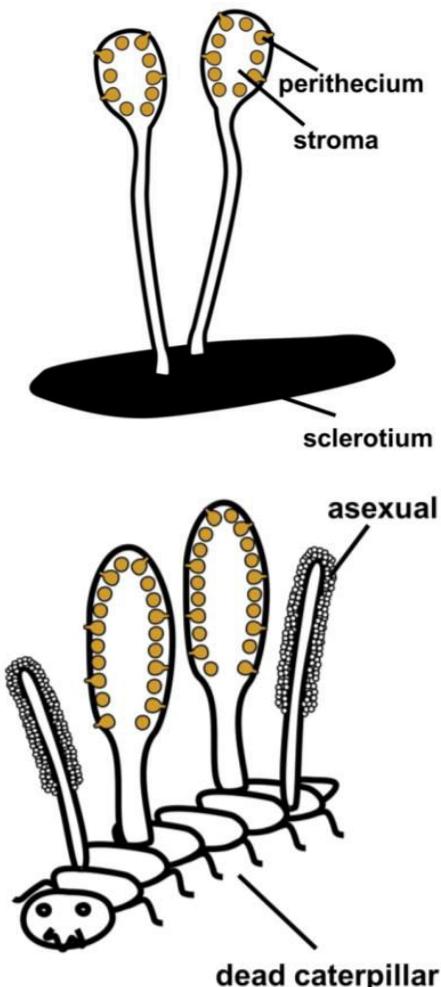
**Conidiomata** oder Conidien sind Verbreitungsorgane der ungeschlechtlichen Vermehrung.

## 5.7 Multizelluläre pseudoparenchymale Strukturen

### 5.7.1 Sklerotien



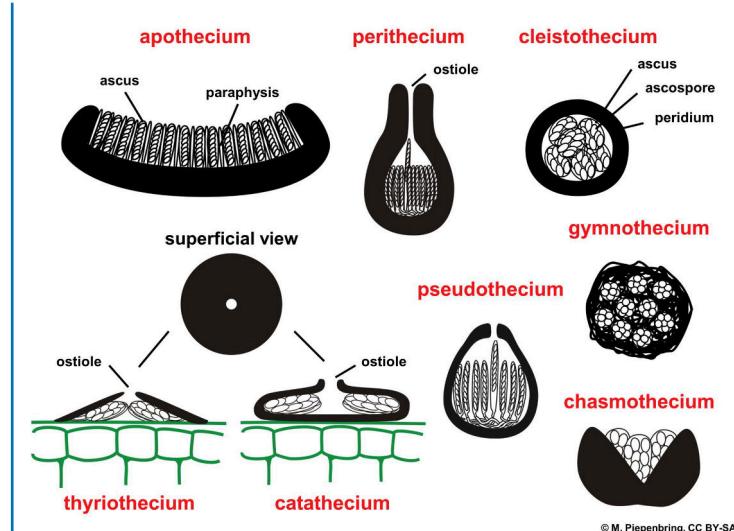
## 5.7.2 Stromata



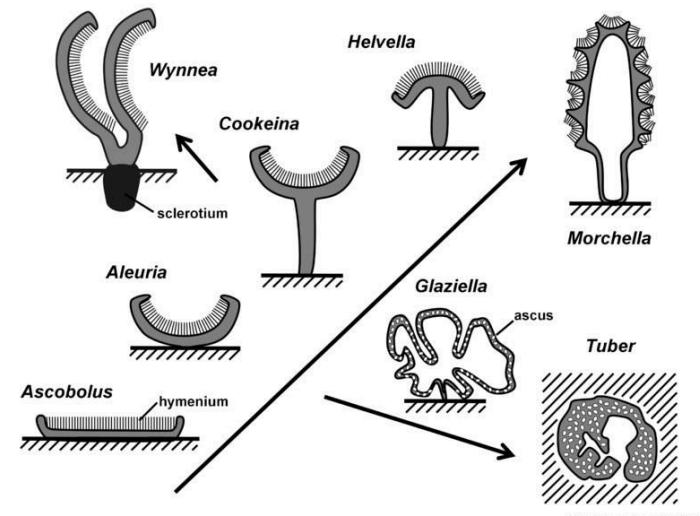
## 5.7.3 Fruchtkörper

Fruchtkörper sind multizelluläre pseudoparenchymale Strukturen.

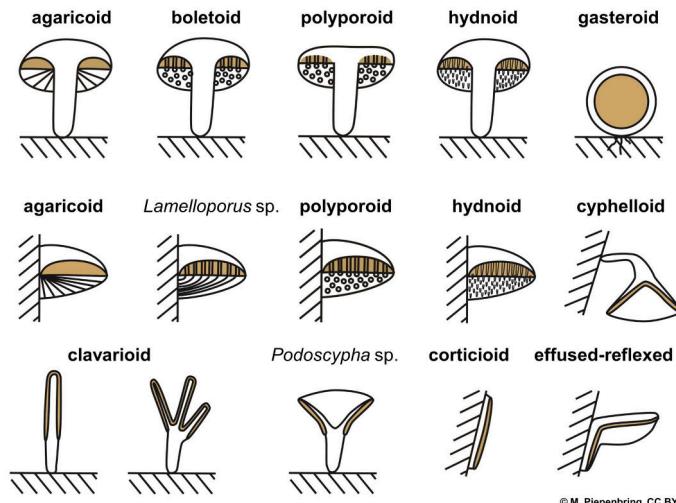
Ascomata:



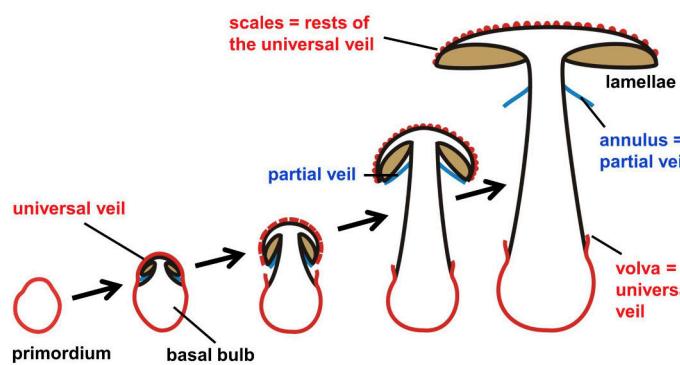
Pezizales Ascomata:



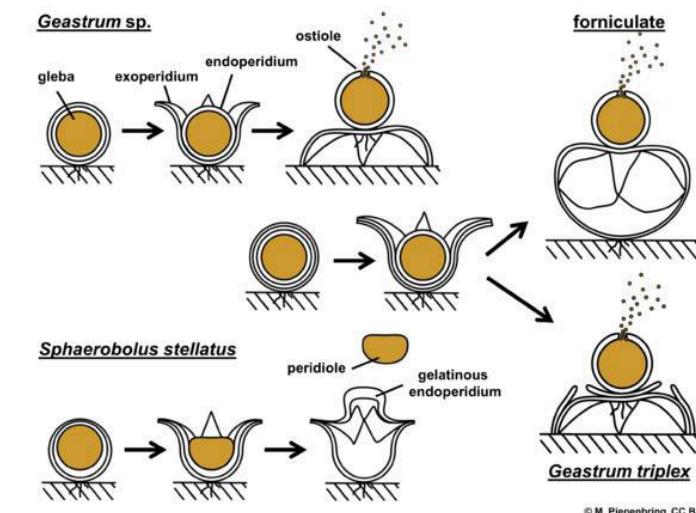
Basidiomata:



© M. Piepenbring, CC BY-SA

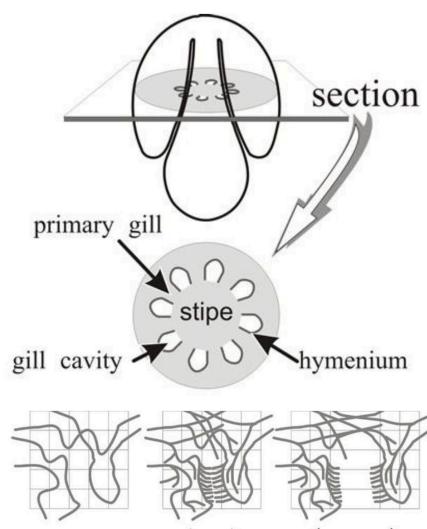


© M. Piepenbring, CC BY-SA

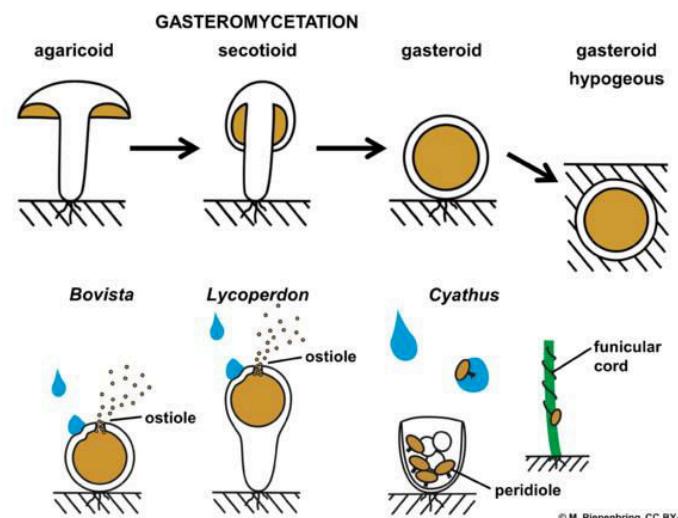


© M. Piepenbring, CC BY-SA

## Bau und Expansion von Basidiomata:



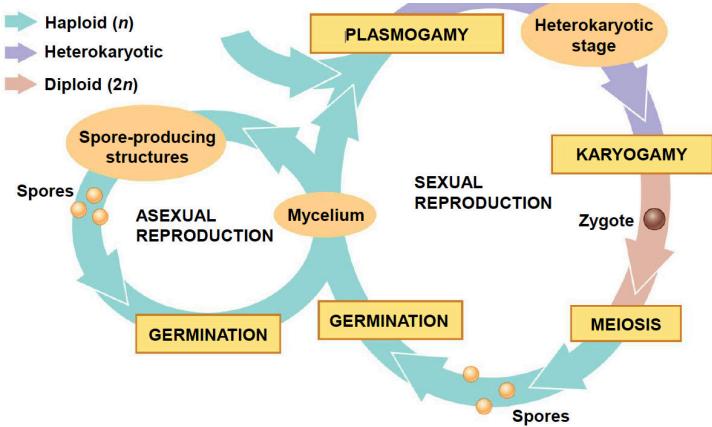
## Basidiomata von Gasteromyzeten:



© M. Piepenbring, CC BY-SA

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

## 6 Sexuelle Reproduktionszyklen



© 2011 Pearson Education, Inc.

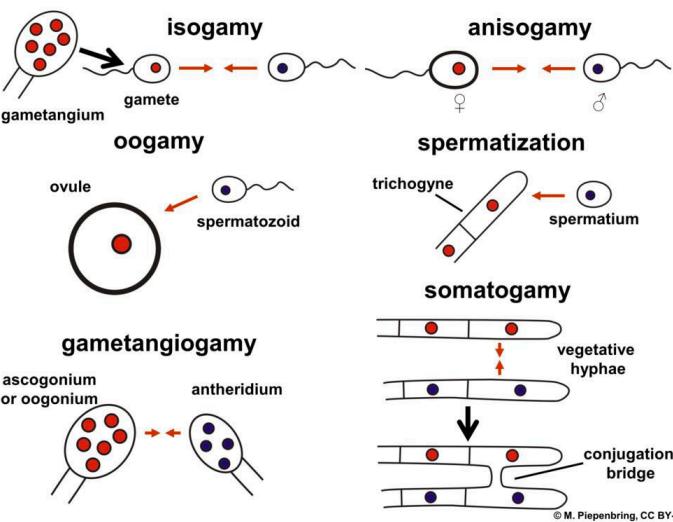
Der Lebenszyklus kann in die **Haplophase**, **Dikaryophase** und die **Diplophase** eingeteilt werden.

Sind die Umweltbedingungen ungünstig, wird die Sexuelle Reproduktion bevorzugt, da durch Rekombination besser angepasste Organismen entstehen können.

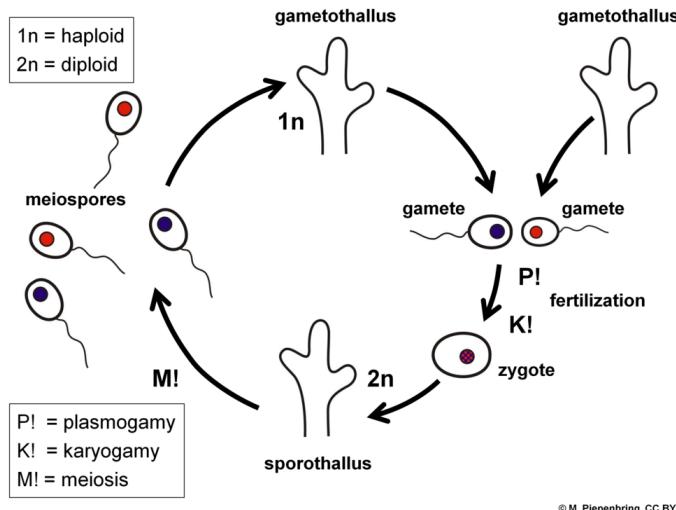
### 6.1 sexuelle Reproduktionssysteme

- Homothallisch:** Fortpflanzung von genetisch verschiedenen Organismen verschiedener Geschlechter
- Heterothallisch:** 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

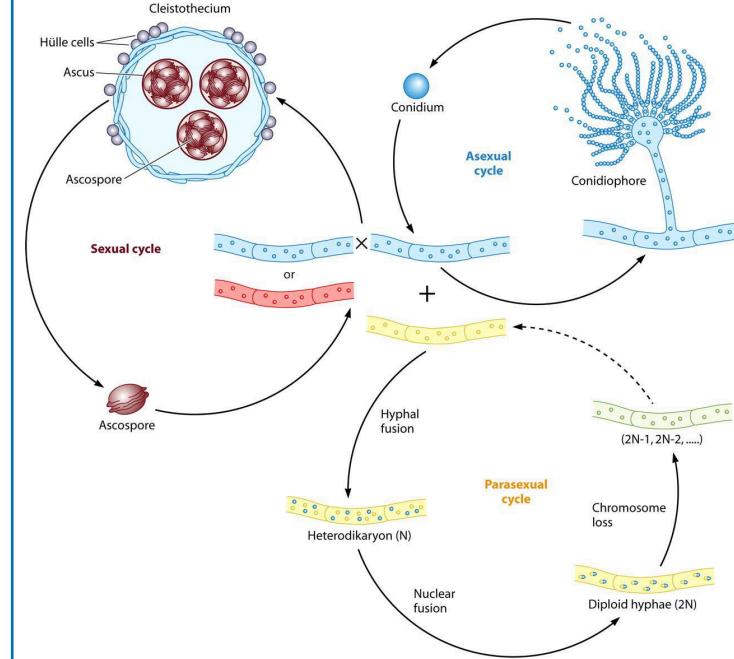
- 1) Singanilisierende und Signal empfangende Hyphen finden sich und fusionieren
- 2) Sind zwei Linien von unterschiedlichen Nahrungsstoffen abhängig, können sie Hyphenfusi-

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

### 6.4.2 Heterokaryose

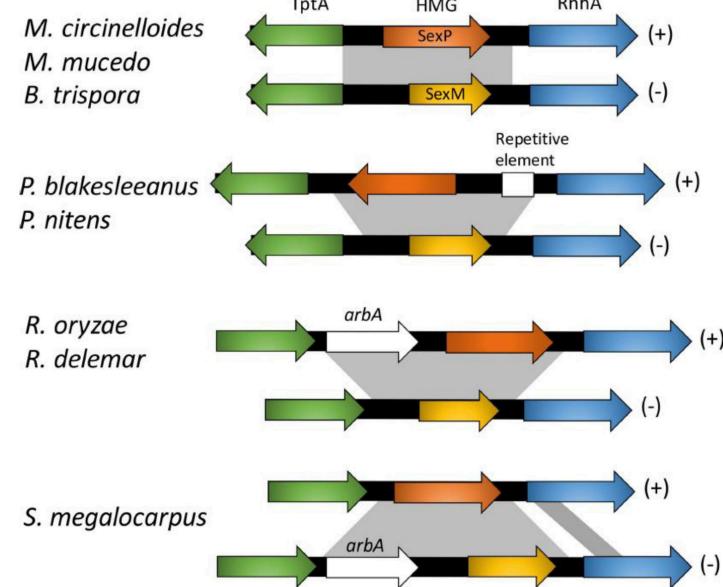
- Vegetative Inkompatibilität** kann als Kontrollmechanismus der Parasexualität verwendet werden. Bei *Podospora anserina* zum Beispiel wird der Zelltod eingeleitet, wenn ein fusioniertes Kompartiment verschiedene Zellkerne enthält.
- Klare Grenzen können zwischen inkompatiblen Linien beobachtet werden
- 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



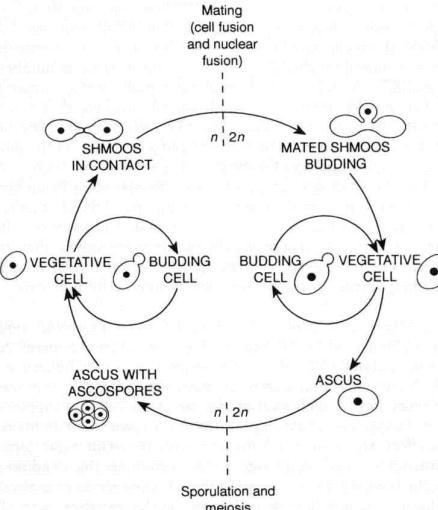
## 6.6 Paarungstypen von Zygomycota

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

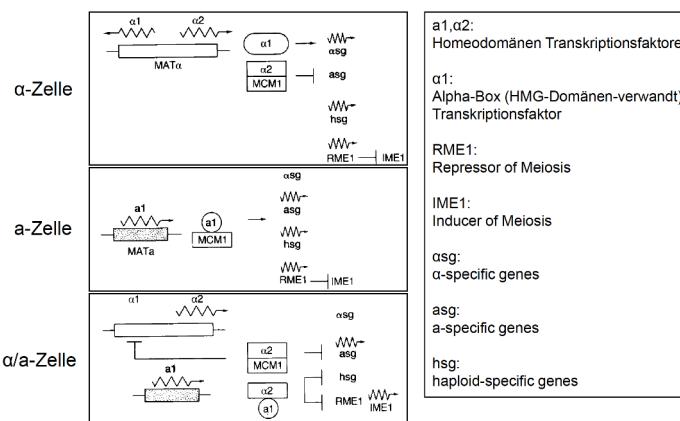


Trisporinsäure wird durch **kooperative Biosynthese** von den Paarungstypen (+) und (-) hergestellt. Dazu müssen die ausgetauschten Zwischenprodukte durch die Membran wandern können.

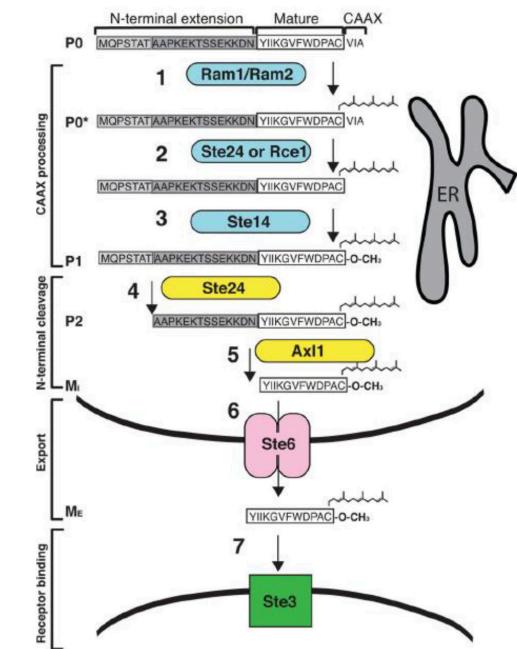
## 6.7 Reproduktionszyklus von *Saccharomyces cerevisiae*



Die Hefe hat die Paarungstypen  $\alpha$  und  $\alpha$ . Kodiert der *MAT*-Locus für das  $\alpha 1$ -Protein, hat die Zelle den  $\alpha$ -Paarungstyp während bei  $\alpha 1$  und  $\alpha 2$  der  $\alpha$ -Paarungstyp entsteht. Diploide  $\alpha/\alpha$ -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.

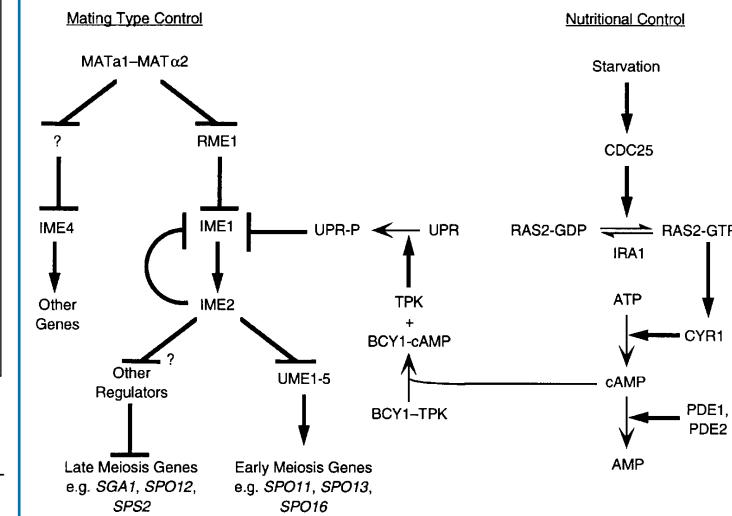


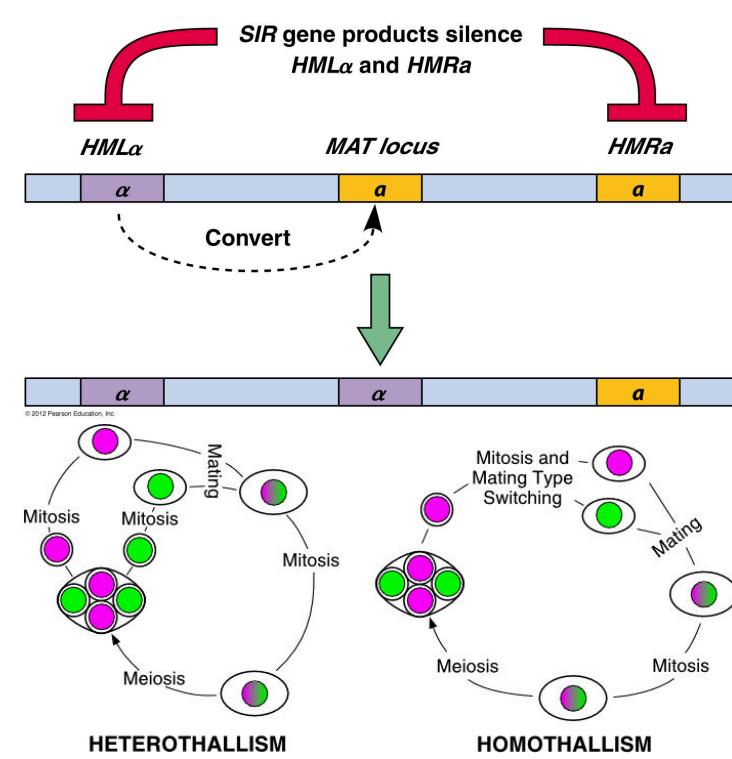
Der  $\alpha$ -Faktor ist ein Musterbeispiel für pilzliche Phero-  
mone.



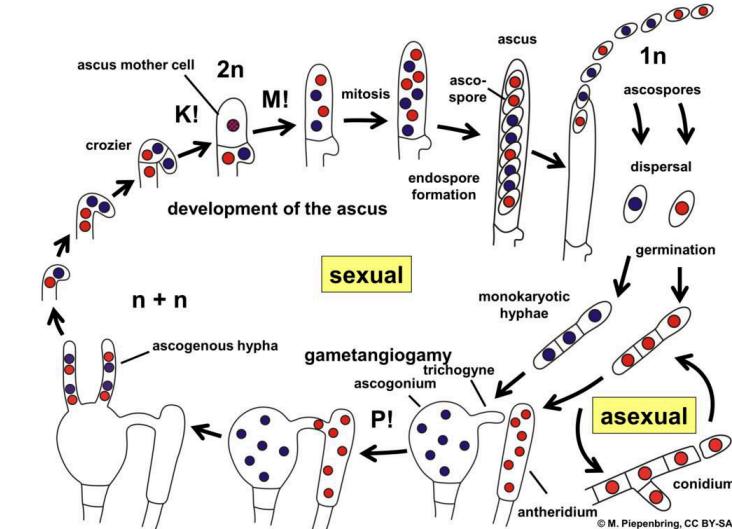
Der Pheromone-Response Pathway ist ein Musterbeispiel für **MAPK-Kaskaden** (MAP-Kinasen).

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

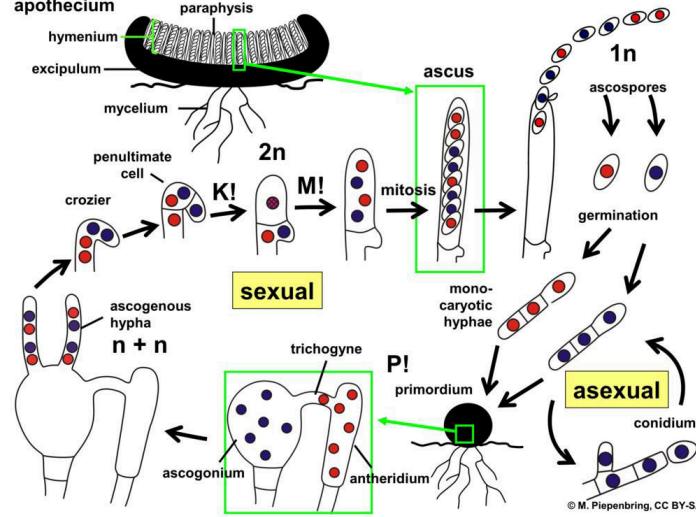




## 6.8 Reproduktionszyklus von Ascomycota

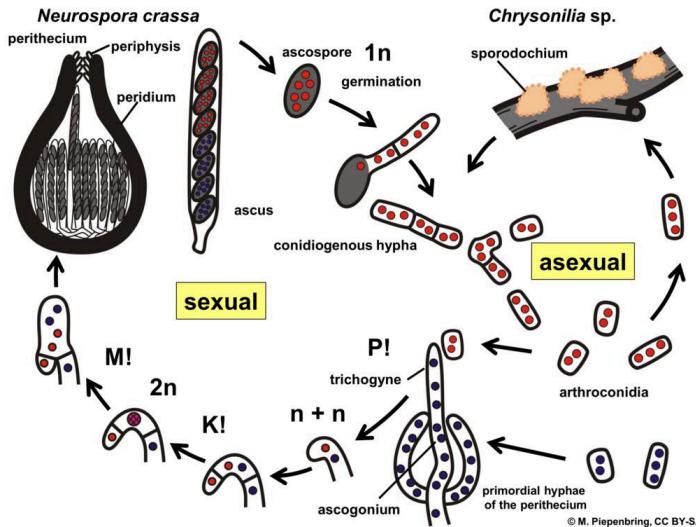


### 6.8.1 Beispiel Pyronema omphalodes

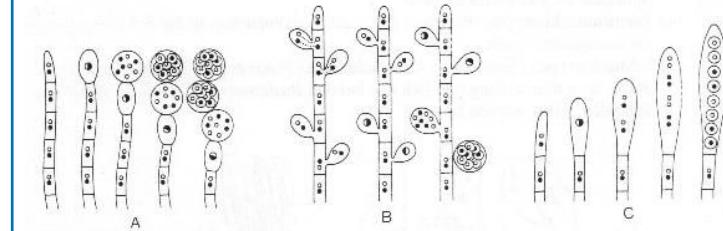


### 6.8.2 Beispiel Neurospora crassa

Die Selbstbefruchtung durch eigene Conidien ist ausgeschlossen.



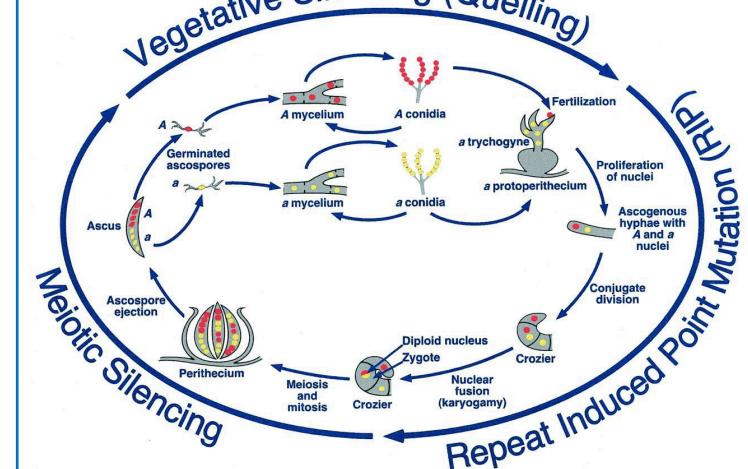
### 6.8.3 Weitere Arten der Ascusbildung



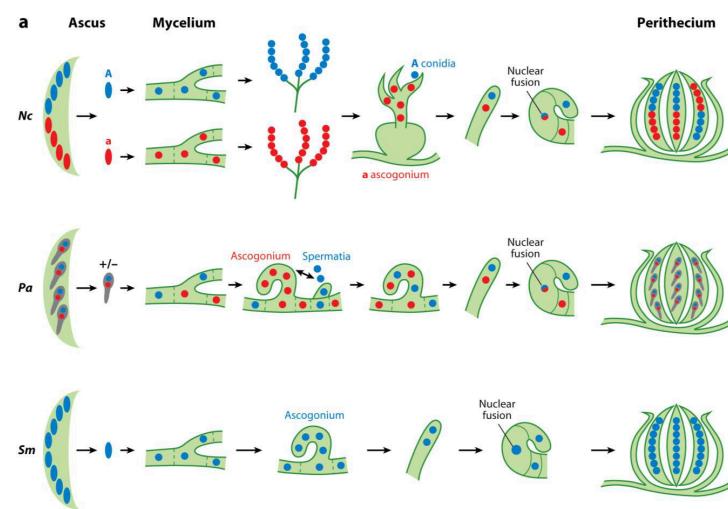
- a Kettentyp
- b Knospentyp
- c Terminalzellentyp

### 6.8.4 Eindämmung / Elimination von DNA

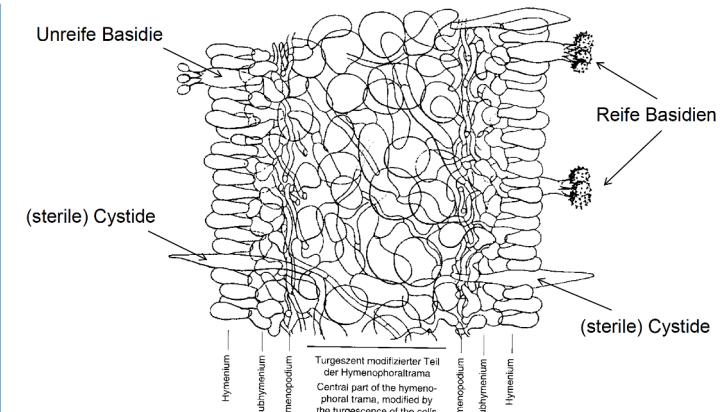
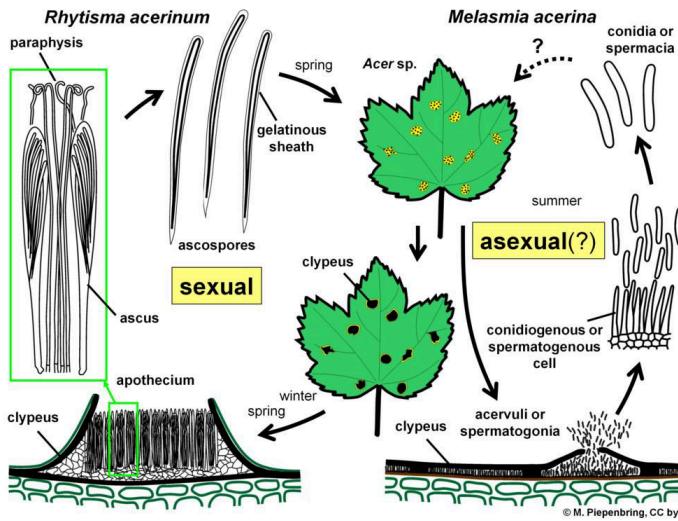
Die in der Grafik gezeigten Mechanismen zur Unterdrückung oder Elimination von Genen können zum Beispiel als Abwehr gegen Viren benutzt werden.



## 6.8.5 Heterothallie, Pseudohomothallie und Homothallie bei Pezizomycota

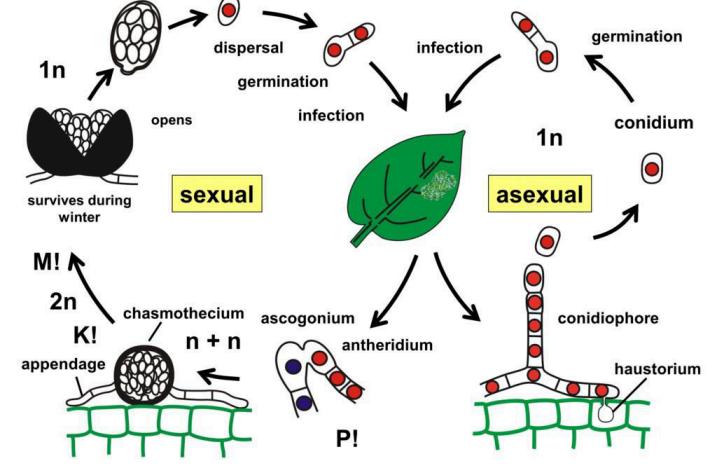


## 6.8.7 Beispiel Rhytisma acerinum



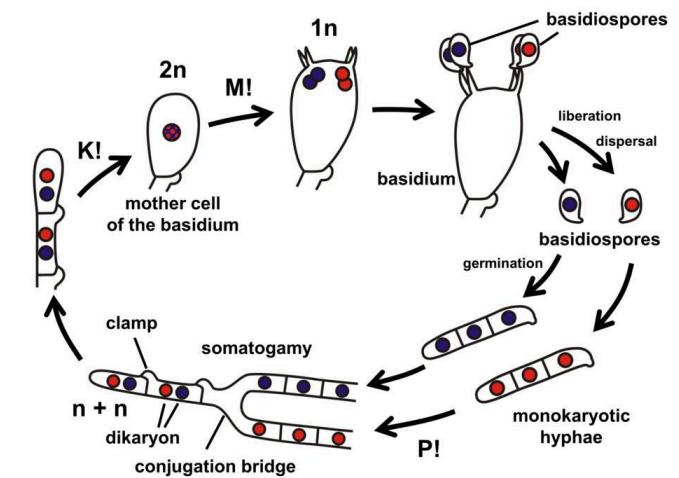
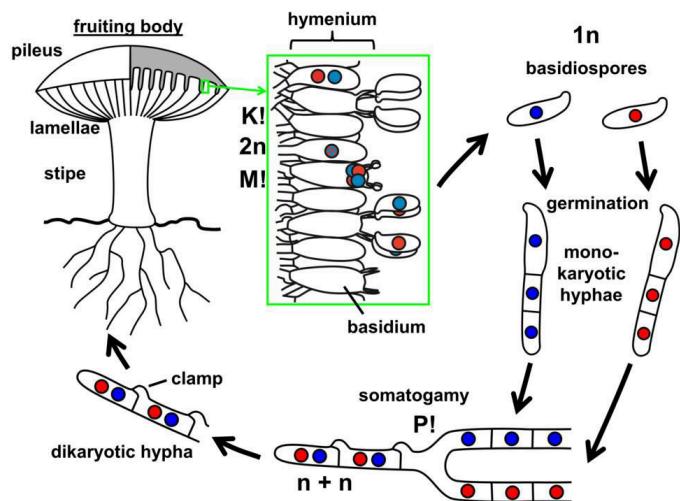
Basidienbildung:

## 6.8.6 Beispiel echter Mehltau



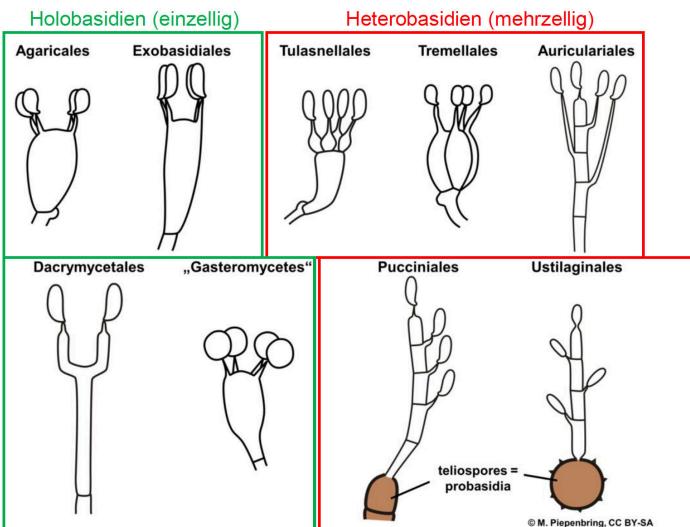
## 6.9 Basidiomycota

### 6.9.1 Reproduktionszyklus von Agaricomycotina (Agaricales)

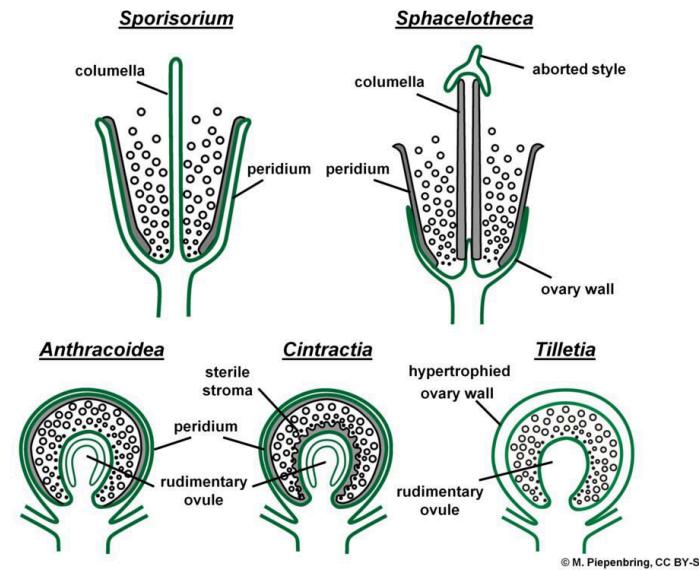


Lamellenaufbau:

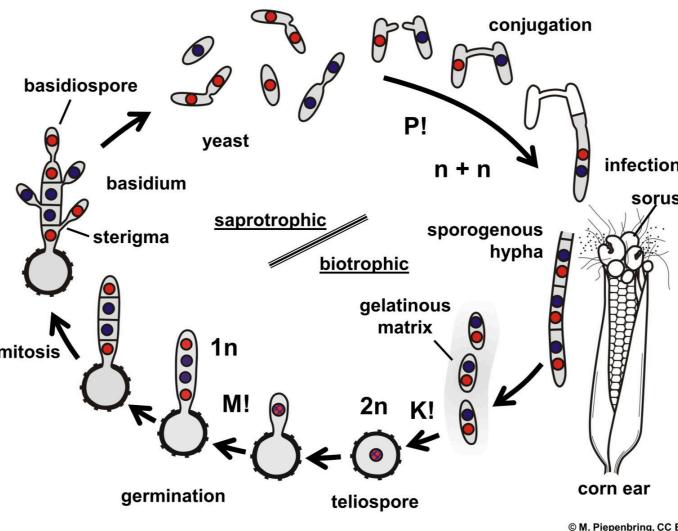
Einzelne Holo- und mehrzellige Heterobasidien:



## 6.9.2 Reproduktionszyklus von Ustilaginomycotina

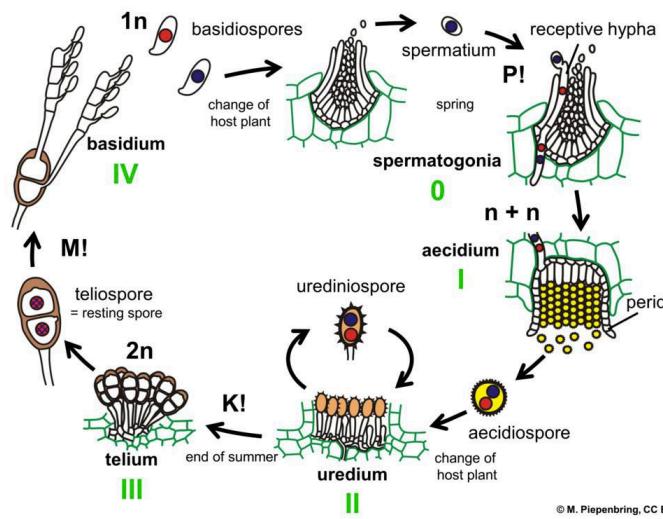


Beispiel *Ustilago maydis* (Maisbrand)



## 6.9.3 Reproduktionszyklus von Pucciniomycotina

Beispiel *Puccinia graminis*

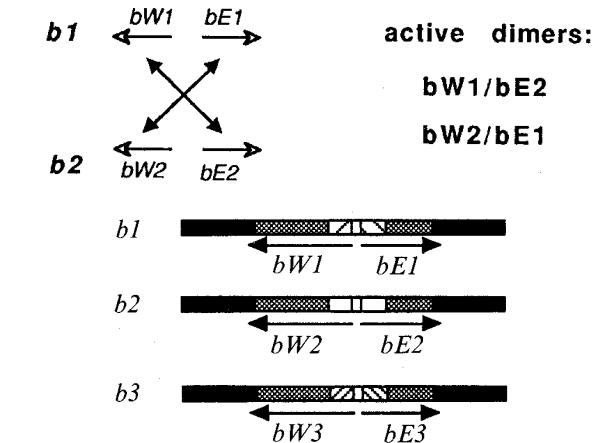


Bemerkenswert: Wirtswechsel von Berberitze zu Getreide; fünf verschiedene Sporen

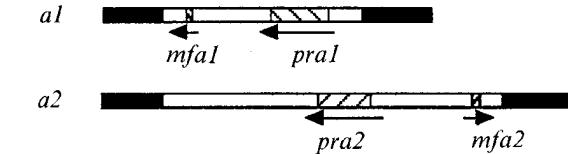
## 6.9.4 Tetrapolare Paarungstypen

### *Ustilago maydis*

33 b mating types  
2 homeotic genes, 33 alleles



### *Ustilago maydis*



$$33B * 2A = 66 \text{ Paarungstypen}$$

## 6.10 Dipolare vs. Tetrapolare Paarungstypen

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

MS = Mating Type Switching

$U_m$  = *Ustilago maydis*;  $C_c$  = *Caprinopsis cinerea*

## 6.11 Evolution der Paarungstyp-Loci bei Pilzen

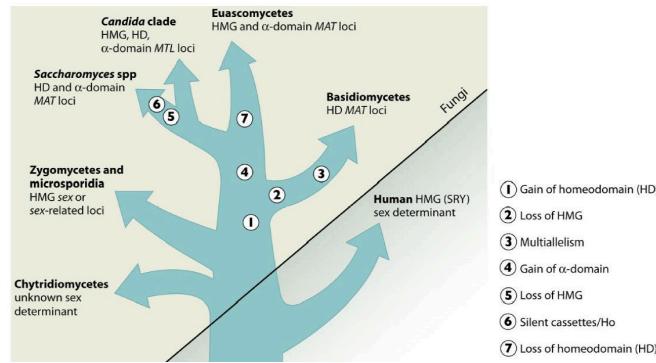


Tabelle 7.3. Beispiele spezialisierter saprophytischer Pilze

Substratgruppe	Beispiele von Arten	Deutlich bevorzugte Substrate
tierische Exkremente (fimikole oder koprophile Saprophyten)	<i>Ascobolus furfuraceus</i> (Kleiger Kotbecherling)	Rinderkot (Kuhfladen) in relativ feuchten Gebieten mit nicht unter 350 mm Jahresniederschlag
	<i>Anellaria semiovata</i> (Ringdüngerling)	Rinder-, Pferde-, Yak-Exkremente, besonders in sommerwarmen Regionen
Brandstellen (carbophile Saprophyten)	<i>Geopyxis carbonaria</i> (Kohlenbecherling)	Feuerstellen von Laub- und Nadelholz in Wäldern
	<i>Myxomphalia maura</i> (Kohlenmabeling)	Feuerstellen von Laub- und Nadelholz in Wäldern, auch Brandflächen von Nadeln
Nadelholzzapfen	<i>Strobilurus stephanocystis</i> (Milder Kiefernzapfenröhrling)	unterirdische oder halb eingesenktes Zapfen von <i>Pinus sylvestris</i> , <i>P. mugosa</i> , <i>P. nigra</i> (Wald-, Berg-, Schwarzkiefer)
	<i>Rutstroemia bulgaroides</i> (Fichtenzapfenbecherling)	oberirdisch und feucht liegende Fichtenzapfen
verholzte Früchte oder Fruchthecher (Cupulace)	<i>Rutstroemia echinophila</i> (Kastanienenschalenbecherling)	alte Fruchtbächer (Cupulae) von <i>Castanea</i> (Eßkastanien)-Arten
	<i>Hymenoscyphus fructigenus</i> (Fruchtbächerling)	Fruchtbächer 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)	abgefallene <i>Alnus</i> (Erlen)-Zapfen
	<i>Pezizella ahiniella</i> (Blässe Erlenbecherchen)	abgefallene Schuppen von <i>Alnus viridis</i> (Grünerle)
Laubholzkätzchen (amentikole Saprophyten)	<i>Ciboria amentacea</i> (Kätzchenbecherling)	abgefallene <i>Alnus</i> (Erlen)- und <i>Salix</i> (Weiden)-Kätzchen
	<i>Pezizella amenti</i> (Weidenkätzchenbecherling)	abgefallene <i>Salix</i> (Weiden)- und <i>Populus</i> (Pappel)-Kätzchen
Blätter von Gehölzen (folikole Saprophyten)	<i>Rutstroemia sydowiana</i> (Eichenblattbecherling)	tote Blattstücke und Mittelrippen von <i>Quercus</i> (Eichen)-Blättern
	<i>Marasmius epiphyllus</i> (Blattverschwindling)	tote Blätter, Blattstücke usw., auch kleine Zweige von Laubgehölzen
Nadeln von Gymnospermen (nacktsamige Pflanzen)	<i>Micromphale perforans</i> (Nadelschwindling)	abgefallene Nadeln, besonders von <i>Picea</i> (Fichten) und <i>Abies</i> (Tannen)
	<i>Marasmius androsaceus</i> (Röhrhaarschwindling)	abgefallene Nadeln und dünne Zweige von <i>Picea</i> (Fichten), <i>Pinus</i> (Kiefern), <i>Abies</i> (Tannen)

### 7.1.1 Holzabbau

Hauptbestandteile:

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

verschiedene Arten des Holzabbaus

- 1) Moderfäule
- 2) Braunfäule

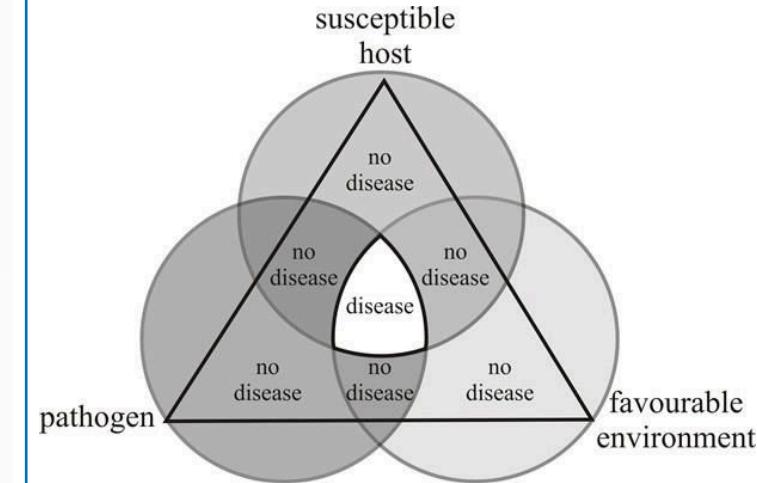
## 7 Ökologie der Pilze

### 7.1 Saprophyten

Gehören zu den Destruenten

### 3) Weissfäule

## 7.2 Antagonistische Symbionten



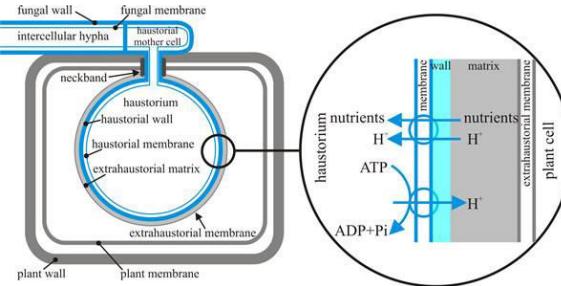
### 7.2.1 Phytopathogene Pilze

Biotroph	Nekrotroph
Abtötung	sehr langsam
Wirtszellen	schnell
Toxine, cytotoxische Enzyme	minimal
parasitische Strukturen (Haustorien)	ja
Wirtsspezifität	hoch
Organspezifität	hoch
befällt	gesunde Pflanzenteile in allen Entwicklungsphasen
Hyphenwachstum	Inter- und intrazellulär, systemisch
Axnisches (saprobes) Wachstum	meist nicht möglich (obligat 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 fraxineaus* Auslöser des Eschensterbens

## 7.2.2 Ernährung via Haustorium



## 7.2.3 Pilzliche Pathogenitäts- / Virulenzfaktoren

- **Penetration / Überwindung mechanischer Barrieren:** Cutinasen, Infektionsstrukturen (Appressorien, Infektionskissen), CWDE (Cellulasen, Xylanasen, Pektinasen,  $\beta$ -1,3-Glucanases), 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

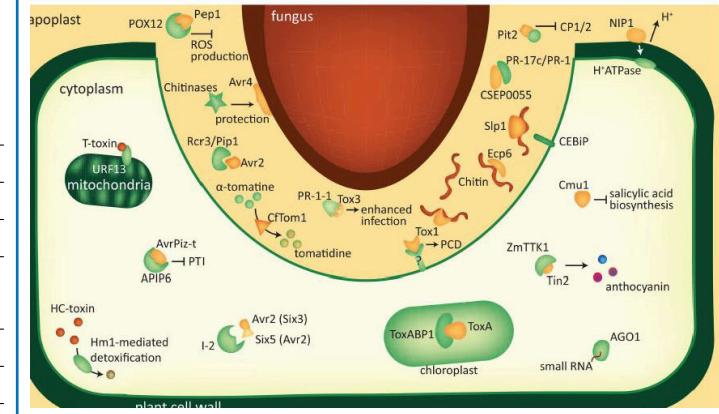
Physikalisch	Chemisch
Lignifizierung	$H_2O_2$ (ROS)
Abszission	Toxine
Korkbildung	Enzyminhibition
Harzbildung	Hypersensitivität: Induktion von programmiertem Zelltod

### Genotypen

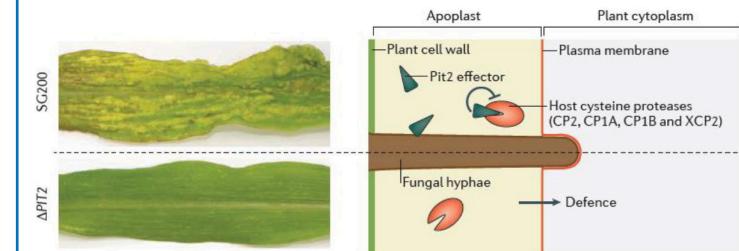
Pilz	R <sub>R</sub>	R <sub>r</sub>	r <sub>r</sub>	Pflanze
VV	resistant	resistant	krank	
Vv	resistant	resistant	krank	
vv	krank	krank	krank	

## 7.2.5 Phytopathogene Pilze und deren Wirtsmanipulation

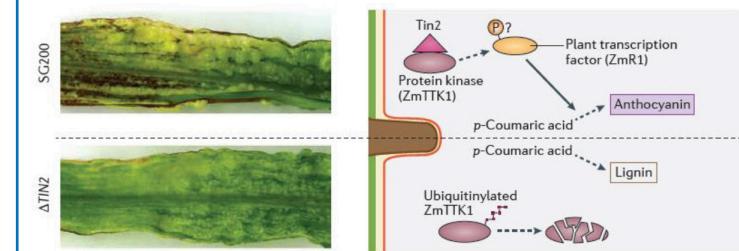
Effektoren:



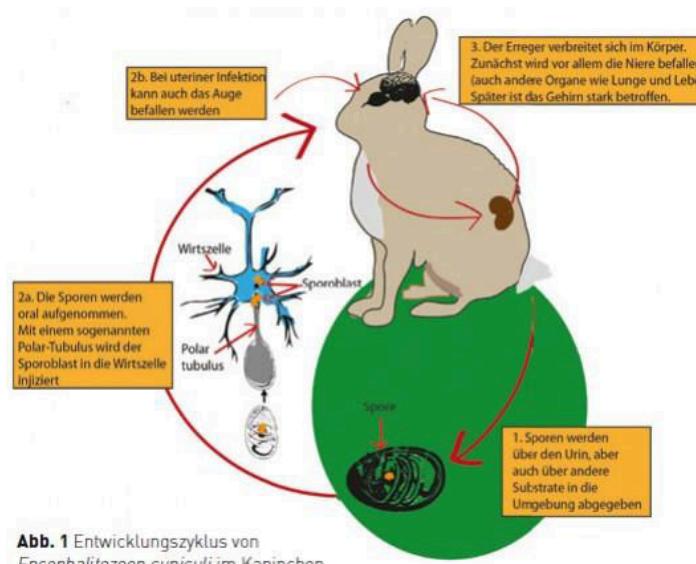
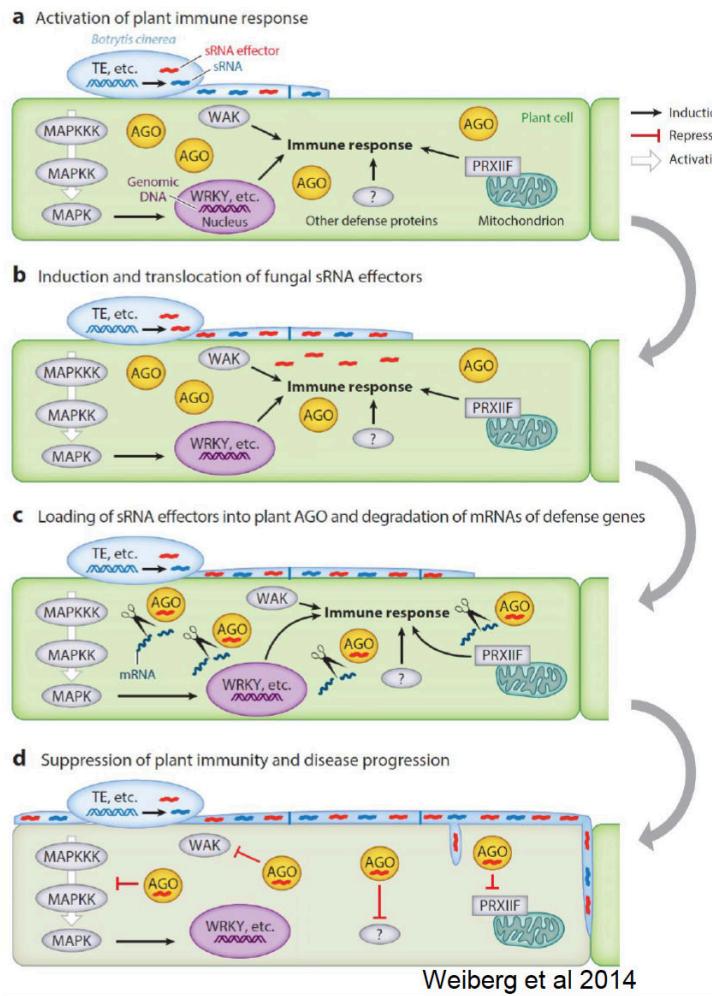
**Kleine sekretierte Proteine (SSPs) als Effektoren**  
SSP mit Ziel im Apoplast:



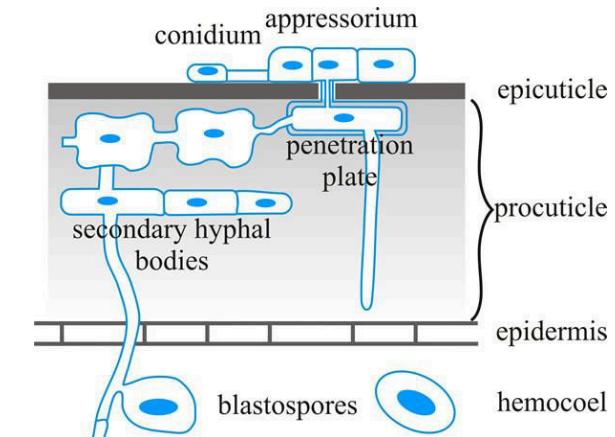
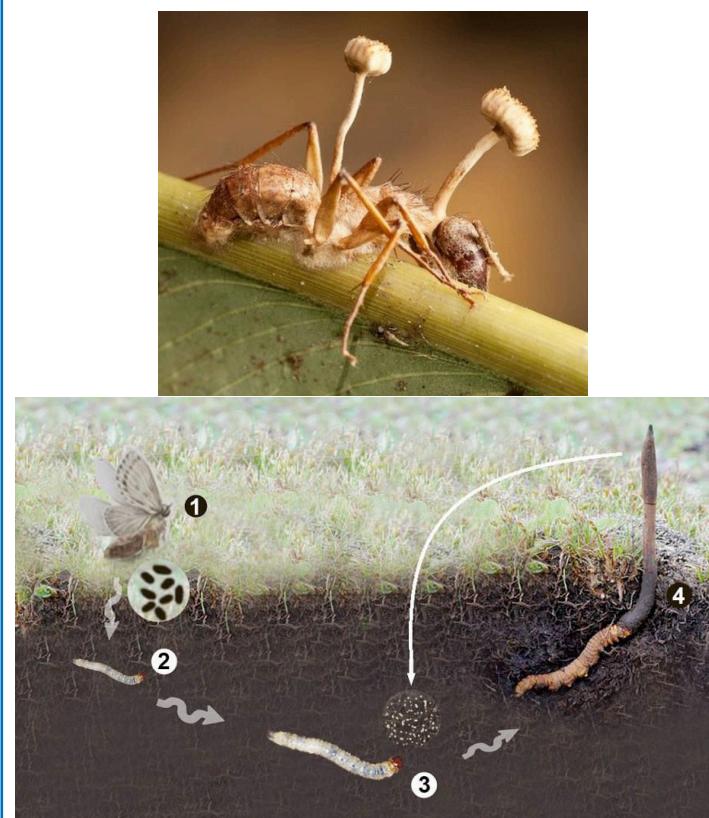
SSP mit Ziel im Zytoplasma:



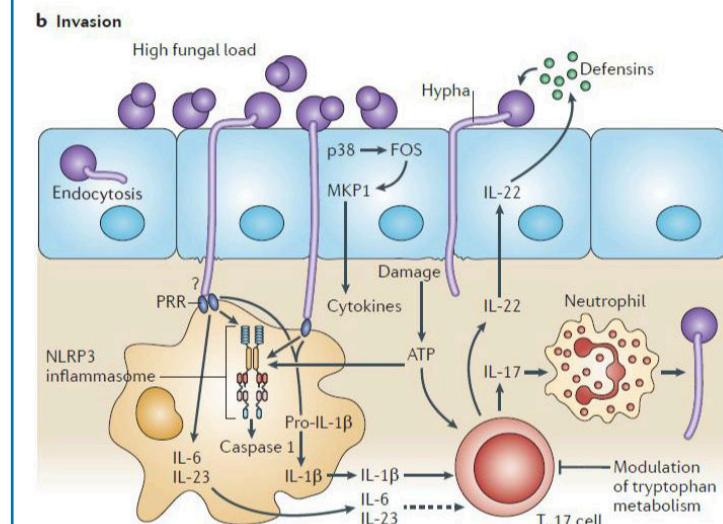
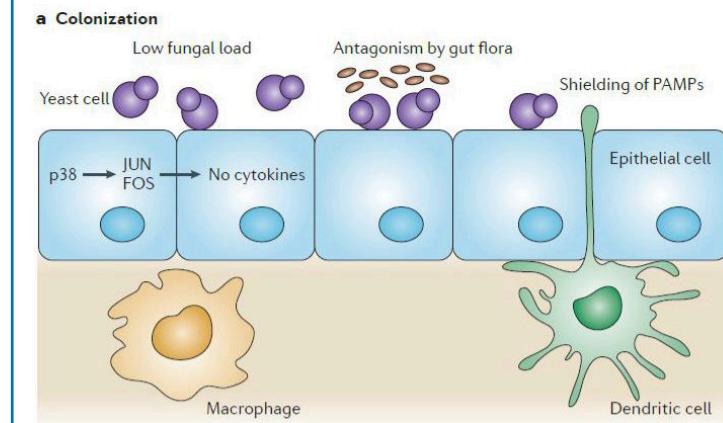
kleine RNAs (sRNAs):



Ophiocordyceps sp. Insektenpathogene Pilze:



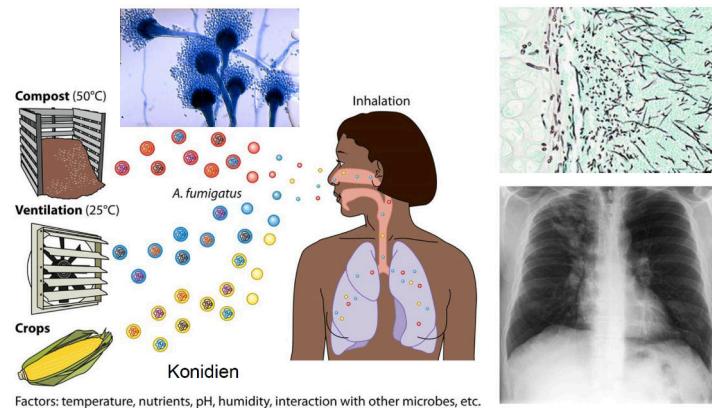
*Candida albicans* Orale Candidose:



## 7.2.6 Tier- und humanpathogene Pilze

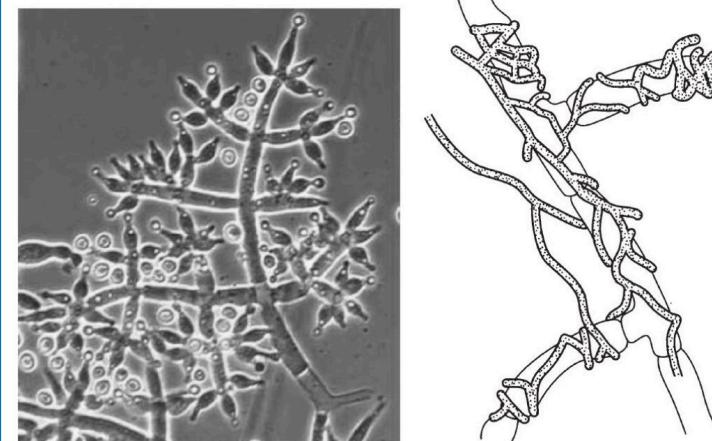
Mikrosporidien obligat intrazelluläre Parasiten:

# Aspergillus fumigatus Schimmelpilz:

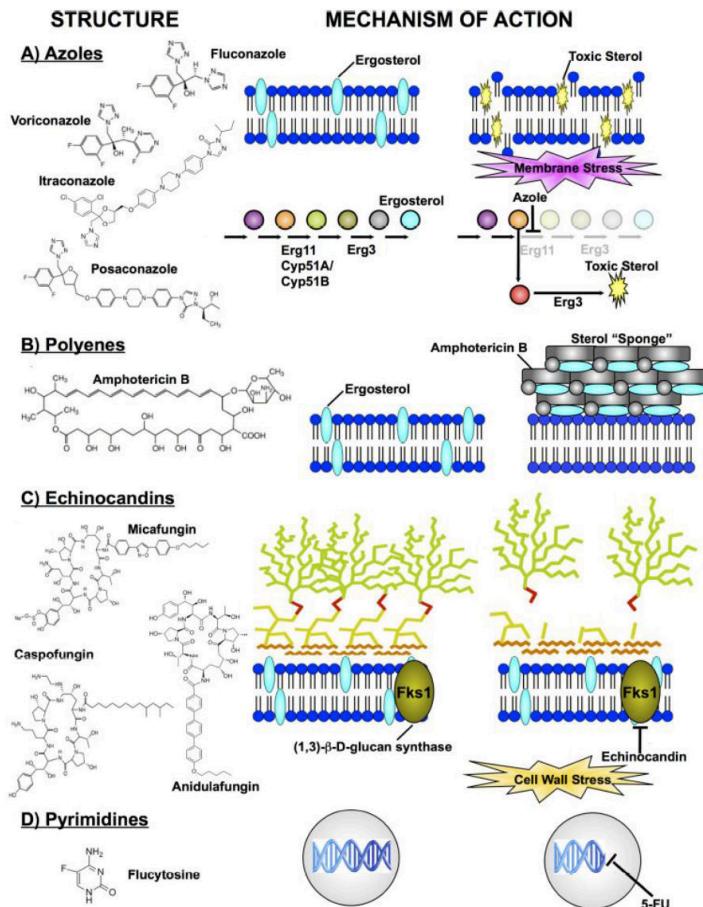


## 7.2.8 Mykoparasiten

*Trichoderma* sp. biologisches Fungizid gegen pflanzenpathogene Pilze und Bakterien:



## 7.2.7 Wirkungsweise von Fungiziden



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

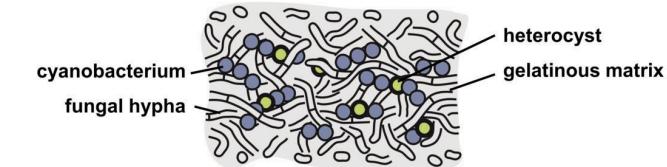
## 7.3 Mutualistische Symbiosen

### 7.3.1 Flechten

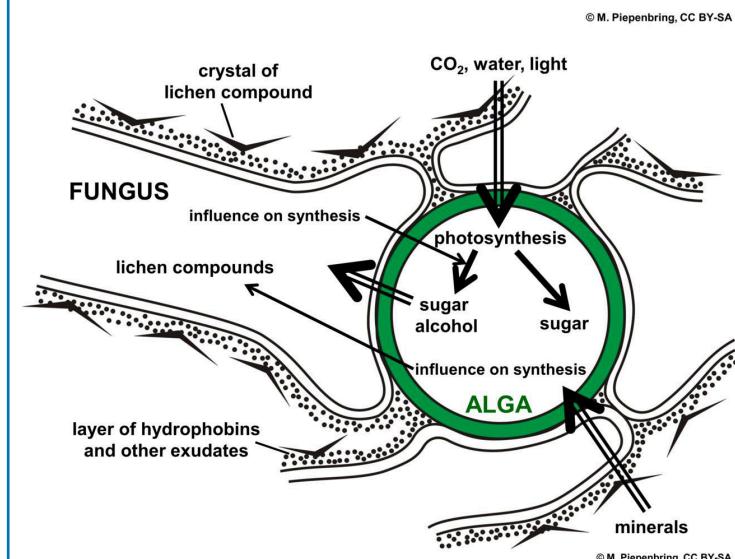
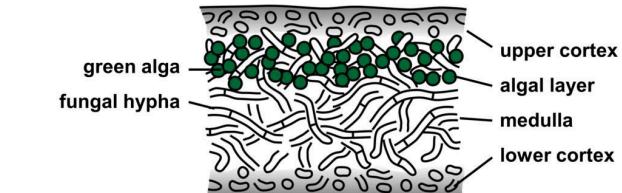
Der Pilz wird **Mycobiont** genannt. Es sind rund 20'000 Arten bekannt, von welchen ca. 99% zu den Ascomycota und rund 50 zu den Basidiomycota gehören. Er kann entweder obligat oder fakultativ symbiotisch sein.

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.

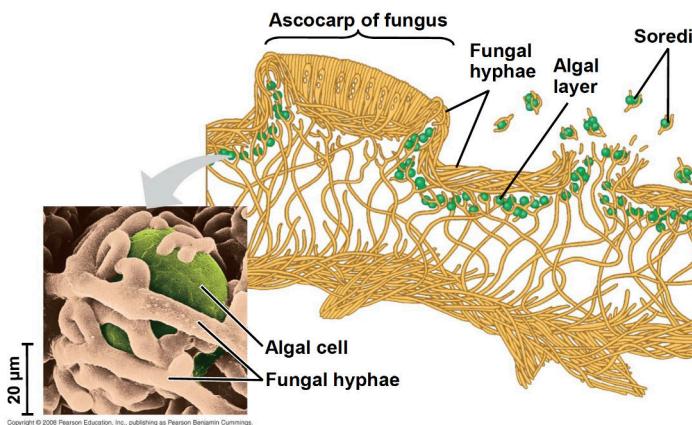
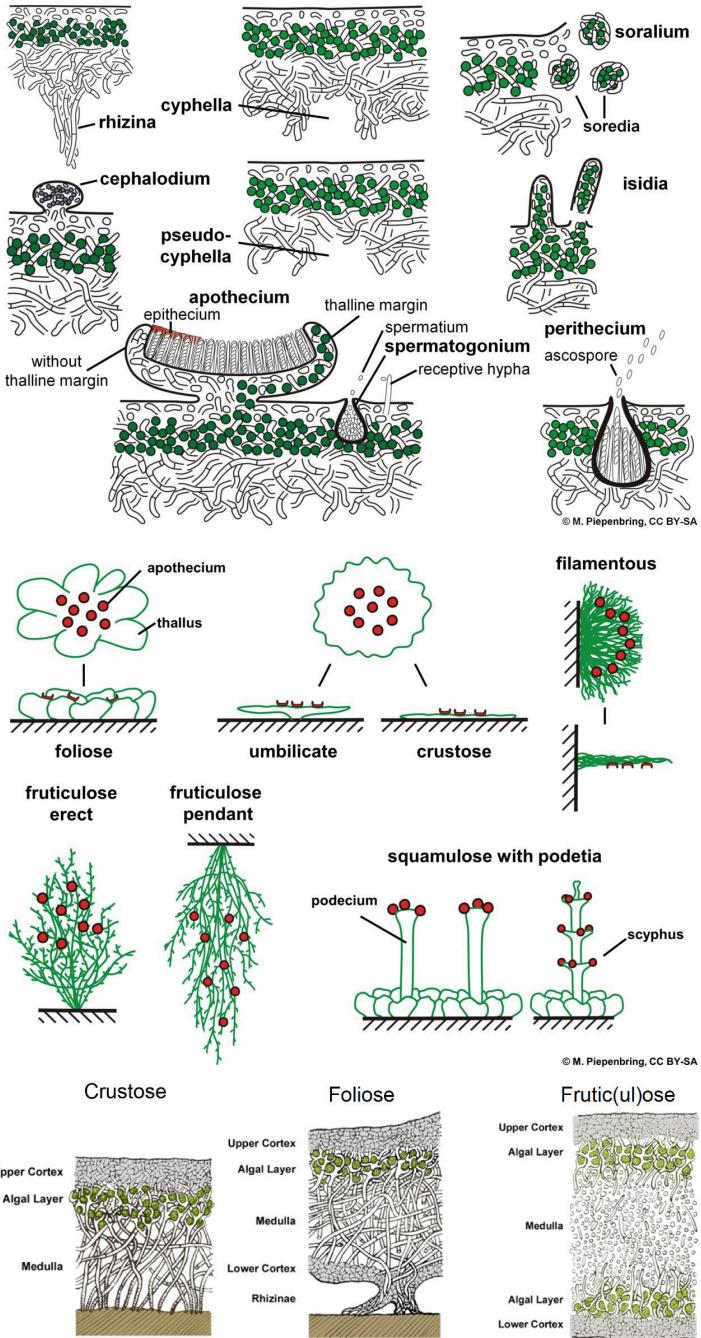
### homoiomerous



### heteromerous



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

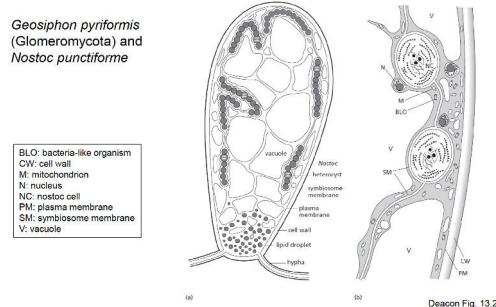


Manche Mycobionten führen Invasionen anderer Flechten durch, um an die Photobionten zu kommen.

Funktionen von nicht photosynthetisch aktiven Bakterien:

- N<sub>2</sub>-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.



### 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:

Mycorrhizal type	Typical host plants	Fungi involved	Major significance
Arbicular mycorrhizas	Many	Glomeromycota	Phosphorus uptake from soil
Ectomycorrhizas	Forest trees, mainly in temperate and boreal regions	Basidiomycota, Ascomycota	Nitrogen uptake from soil
Ectendomycorrhizas	Mainly pines, spruce, and larch	Ascomycota of the genus <i>Wilcoxina</i>	Mineral nutrient uptake from soil
Arbutoid mycorrhizas	<i>Arctostaphylos, Arbutus, Pyrola</i>	Basidiomycota, similar to ectomycorrhizal fungi	Mineral nutrient uptake from soil
Monotropoid mycorrhizas	Nonphotosynthetic plants, e.g. <i>Monotropa</i>	Basidiomycota such as <i>Boletus edulis</i>	Plants obtain sugars from ectomycorrhizal fungi attached to trees
Ericoid mycorrhizas	Heathland plants. <i>Erica, Calluna</i> , etc.	Ascomycota and mitosporic fungi; <i>Hymenoscyphus ericae</i>	Nitrogen uptake from soil
Orchid mycorrhizas	Orchids	Rhizoctonia-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

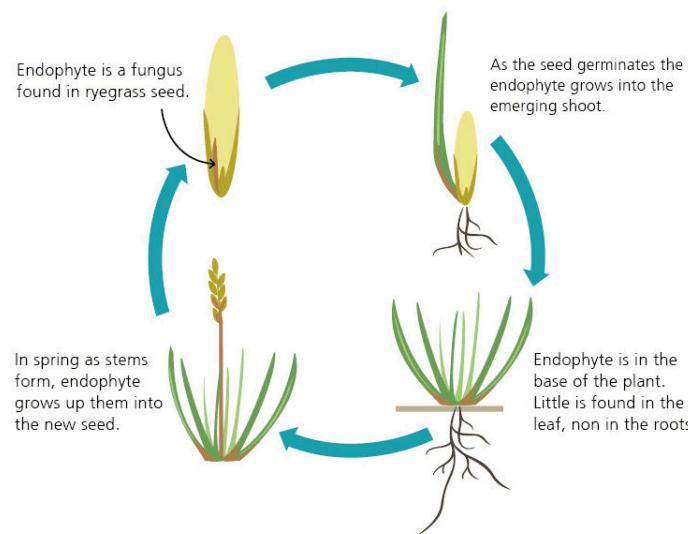
Sowohl Pilz als auch Pflanze setzen in ihrer Umgebung

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 Roggengras 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:



Endophyten könnten die evolutionäre Vorstufe der Mykorrhiza darstellen.

### 7.3.4 Mutualistische Symbiosen mit Tieren

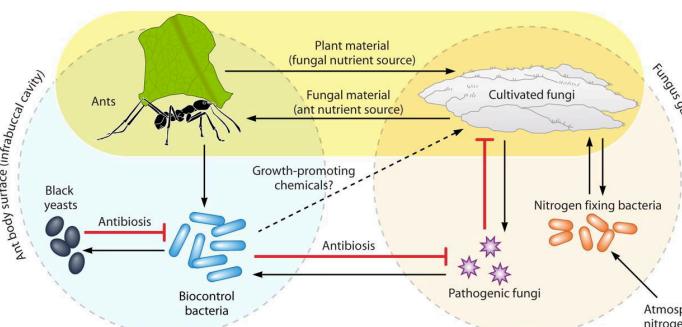
**Koprophile Pilze** benutzen Dung als nährstoffreiches Substrat. Fruchtkörper wachsen darauf und setzen ihre Sporen aus. Das Wachstum wird oft über den Tag-Nacht-Zyklus gesteuert.

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 xyloborii*) 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) genannt, bilden. Diese werden dann 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.



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.