



Ulrich Kück
Minou Nowrousian
Birgit Hoff
Ines Engh

Schimmelpilze

Lebensweise,
Nutzen, Schaden,
Bekämpfung

3. Auflage



Springer

Schimmelpilze

Lebensweise, Nutzen, Schaden, Bekämpfung

Ulrich Kück · Minou Nowrousian
Birgit Hoff · Ines Engh

Schimmelpilze

**Lebensweise, Nutzen,
Schaden, Bekämpfung**

begründet von Jürgen Reiß

Dritte Auflage

 Springer

Prof. Dr. Ulrich Kück
PD Dr. Minou Nowrouzian
Dr. Birgit Hoff
Dr. Ines Engh

Ruhr-Universität Bochum
Fakultät für Biologie und Biotechnologie
Lehrstuhl für Allgemeine und Molekulare Botanik
Universitätsstr. 150
44801 Bochum
Deutschland

Umschlagabbildungen: Konidienträger von *Penicillium expansum* sowie eine Petri-
schale mit *Aspergillus niger* (schwarz), *Penicillium citrinum* (grün) und *Aspergillus*
terreus (orange)

ISBN 978-3-540-88716-4 e-ISBN 978-3-540-88717-1

DOI 10.1007/978-3-540-88717-1

Bibliografische Information der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie;
detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

© 2009 Springer-Verlag Berlin Heidelberg

Dieses Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die
der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabel-
len, der Funksendung, der Mikroverfilmung oder der Vervielfältigung auf anderen Wegen und
der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwer-
tung, vorbehalten. Eine Vervielfältigung dieses Werkes oder von Teilen dieses Werkes ist auch
im Einzelfall nur in den Grenzen der gesetzlichen Bestimmungen des Urheberrechtsgesetzes
der Bundesrepublik Deutschland vom 9. September 1965 in der jeweils geltenden Fassung
zulässig. Sie ist grundsätzlich vergütungspflichtig. Zuwiderhandlungen unterliegen den Straf-
bestimmungen des Urheberrechtsgesetzes.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in die-
sem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche
Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten
wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Satz und Herstellung: le-tex publishing services oHG, Leipzig

Einbandgestaltung: WMXDesign GmbH, Heidelberg

Gedruckt auf säurefreiem Papier

9 8 7 6 5 4 3 2 1

springer.de

Vorwort

Der Begriff „Schimmel“ wird im Deutschen vielfach verwendet, er beschreibt weiße Pferde ebenso wie grau- oder weißhaarige Menschen. Die Farbe weiß spielt aber auch eine Rolle bei der Namensgebung der Schimmelpilze. Wenn Nahrungsreste oder organischer Abfall von den weißlich erscheinenden Pilzzellen überzogen werden, die später weiße oder andersfarbige Sporen ausbilden, dann spricht der Volksmund vom „Schimmel“ oder von den Schimmelpilzen. Im Bewusstsein der Öffentlichkeit wird allerdings oft verkannt, dass neben den negativen Folgen eines Schimmelfalls viele dem Menschen nützliche Produkte des alltäglichen Lebens eng mit dem Begriff „Schimmelpilz“ verbunden sind. Hierzu zählen die zu den Antibiotika gehörenden Penicilline ebenso wie der Schimmelkäse, den wir als delikates Lebensmittel schätzen. In diesem Buch sollen diese zwei Gesichter der Schimmelpilze aus unterschiedlicher Sicht dem Leser näher gebracht werden.

Die Autoren arbeiten seit Langem wissenschaftlich mit Schimmelpilzen, sowohl in der Grundlagenforschung als auch in der biotechnologisch geprägten Pilzgenetik. Deshalb haben wir auch sehr gerne zugesagt, als uns der Springer-Verlag (Heidelberg) die Abfassung einer Neuauflage des von J. Reiß begründeten Buches „Schimmelpilze“ angeboten hat.

Ausgehend von der Konzeption der zweiten Auflage dieses Buches werden in dieser dritten Auflage grundsätzliche Gliederungskriterien und Grundstrukturen beibehalten. Allerdings haben wir uns, beeinflusst durch aktuelle Erkenntnisse der grundlegenden und angewandten Forschung, zu einer völligen Neufassung des Buches entschieden. Zum Beispiel wurden neue genetische Techniken miteinbezogen und Erkenntnisse der molekularen Biologie berücksichtigt. Dies ist vor allen Dingen vor dem Hintergrund umfangreicher Genomsequenzierungen von Schimmelpilzen zu sehen. Bei der Drucklegung waren die Genome von mehr als 20 Schimmelpilzen bekannt. Die Auswertung dieser Daten lässt wichtige Schlüsse zur Biologie und insbesondere zur Physiologie (Sekundärmetabolite) und

Der Feind heißt Schimmel

Ungebetener Gast in kalter, feuchter Ecke
Herne, 08.10.2008

Schimmelpilzbefall im Rathaus

Angriff auf den Amtsschimmel

Schimmel raubt Ehepaar die Nerven
Auszug. Den Bönings fehlt dazu das nötige Geld, ob ein Schaden am Gebäude vorliegt oder nicht

Arzt empfiehlt Asthmatiker
zur Verfügung steht, „Michael, weißt Du denn, ob Du womöglich spielen darfst?“ Und Ballack hat seinen Oberkörper etwas gestrafft und geantwortet: „Ich gehe davon aus, dass ich als Kapitän die Mannschaft aufs Feld führen werde.“ Vor wenigen Monaten noch wäre dieser knappe Dialog so unvorstellbar gewesen wie ein schwarzer Schimmel auf der Mercedes-Produktpalette. Die

Das Ende der Blütezeit
Schimmel: Souterrain des LF-Gebäudes der Uni wurde ge... Grundwasserspiegel macht dem Gebäude zu sch...

Eine Nase für Schimmel

Labrador-Retriever-Hündin Ally aus Königsstein ist eine ganz außergewöhnliche Hündin - und bisher wohl eine eher seltene Spezie. Sie ist eine von etwa 100 Schimmelhunden in Deutschland. Mit feiner Nase spürt sie Schim...

IMMOBILIEN-SPEZIAL: TIPPS ZUM HEIZEN/LÜFTEN
Vorsicht, Schimmel im Wohnraum! Was tun?

Giftiger Schimmelpilz schleicht sich durch die Fruchtfolge ein

Warme Sommer hat vor allem den "Fusarium" durchsetzt - Sessler-entmenge verheizen

Mehr Schimmel an Gymnasium
Essen, 29.09.2008

Das Schimmelpilz-Problem am Gymnasium



Morphologie zu. Hierauf aufbauend werden wichtige Hinweise zur Nutzung und Bekämpfung von Schimmelpilzen geliefert.

Im Einzelnen gliedert sich das Buch wie folgt: Im ersten Teil werden die Systematik, Morphologie, Physiologie und Genetik zusammenfassend präsentiert. Dies schließt die tiefer gehende Beschreibung einzelner Gattungen und Arten ein. Dabei werden neueste Erkenntnisse der molekularen Genetik berücksichtigt, die nicht nur für systematische und physiologische Erkenntnisse relevant sind, sondern auch Einfluss auf die biotechnologische Nutzung von Schimmelpilzen haben.

Der zweite Teil behandelt anwendungsbezogene Themen. Neben biotechnologischen und lebensmitteltechnologischen Prozessen mit Schimmelpilzen werden schädliche Wirkungen auf Menschen, Tiere und Pflanzen, sowie die zerstörende Wirkung auf Materialien behandelt.

Dieses Sachbuch wendet sich verstärkt an Studierende der Lebenswissenschaften, welche als Studienschwerpunkte z. B. Molekulare Genetik, Mikrobiologie, Biotechnologie, Umweltwissenschaften oder Naturstoffchemie gewählt haben. Der Buchinhalt bietet ein umfassendes Bild von Schimmelpilzen als Mikroorganismen, die als Zellkern-haltige Eukaryoten deutlich von den Bakterien unterschieden werden können. Daneben soll dieses Buch fachferne Leser ansprechen, die berufsbedingt, z. B. als Bauingenieur oder Lebensmittelchemiker, mit der Wirkung von Schimmelpilzen befasst sind. Schließlich hoffen wir, auch interessierte Laien durch dieses Buch zu erreichen. Um das Thema „Schimmelpilze“ anschaulich zu gestalten, haben wir farbiges Bildmaterial zur Illustration eingesetzt. Wie in den vorausgegangenen Ausgaben haben wir bei allen Kapiteln Übersichtsartikel und Bücher, weniger Originalarbeiten, zur weiteren Vertiefung angegeben.

Dieses Buch konnte nur durch die vielfältige Mithilfe aller Mitglieder des Lehrstuhls für Allgemeine und Molekulare Botanik an der Ruhr-Universität Bochum entstehen. Unser besonderer Dank gilt Frau G. Frenßen-Schenkel, welche die überwiegende Zahl der Zeichnungen und Abbildungen angefertigt hat, sowie Frau Dr. C. Rech für die Hilfe bei der Lichtmikroskopie und der Sammlung von Materialien. Frau S. Schlewinski und Frau S. Mertens danken wir für die Anzucht und Präparation diverser Pilzkulturen, Frau S. Adler und Herrn Prof. Th. Stützel für die Hilfe bei der Erstellung von Aufnahmen, Herrn Dr. H. Kürnsteiner (Sandoz GmbH, Kundl, Österreich) für Hinweise zum Textinhalt, Frau C. Liß und Frau M. Wolf für die Textbearbeitung und Frau Dr. S. Glanz, Frau Dr. D. Janus und Herrn Dr. J. Kamerewerd für die Durchsicht der Manuskripte. Für die Überlassung von Bildmaterial sind wir Herrn Dr. T. Huckfeldt (Hamburg), Herrn T. Abel (Oestrich-Winkel), Herrn A. Engh (Witten) und Herrn Prof. Dr. P. Altmeyer

(Bochum) sowie der Sandoz GmbH (Kundl, Österreich) zu Dank verpflichtet. Dem Springer-Verlag und hier insbesondere Frau S. Wolf und Herrn Dr. D. Czeschlick danken wir für die gebotene Gelegenheit, die dritte Auflage dieses Buches anfertigen zu können.

Die Autoren

Bochum, Oktober 2008

Inhalt

1 Einführung	1
2 Biologie	3
2.1 Morphologie, Systematik und Phylogenie	3
2.1.1 Morphologische Charakteristika	3
2.1.2 Systematik und Phylogenie	10
2.2 Vorkommen und Verbreitung	13
2.2.1 Erdboden und Materialien	13
2.2.2 Luft	14
2.2.3 Wasser	15
2.3 Charakteristische Schimmelpilze	15
2.3.1 <i>Mucor</i>	16
2.3.2 <i>Aspergillus</i>	18
2.3.3 <i>Penicillium</i>	22
2.3.4 <i>Fusarium</i>	24
2.3.5 <i>Alternaria</i>	27
3 Physiologie	31
3.1 Wachstumsbedingungen	32
3.1.1 Vermehrungsphasen	32
3.1.2 Nährmedien	33
3.1.3 Temperatur	36
3.1.4 Licht	36
3.1.5 pH-Wert	38
3.1.6 Wasser und Wasseraktivität	40
3.2 Primärmetabolismus	42
3.2.1 Die Glykolyse	44
3.2.2 Der Citrat-Zyklus	48
3.2.3 Der Glyoxylat-Zyklus	49

3.3	Sekundärmetabolismus	50
3.3.1	Polyketide und Fettsäurederivate	51
3.3.2	Nicht-ribosomale Peptide	55
3.3.3	Isoprenoide	58
3.3.4	Alkaloide	62
4	Genetik	65
4.1	Genetische Veränderungen	66
4.1.1	Konventionelle Mutagenese	67
4.1.2	Gentechnische Veränderungen	68
4.1.3	Stammpoptimierung	78
4.2	Gesamtgenomanalyse	81
4.2.1	Genomics	82
4.2.2	Transcriptomics	85
4.2.3	Proteomics und Metabolomics	89
5	Anwendungen	93
5.1	Biotechnologie	93
5.1.1	Zitronensäure und andere organische Säuren	94
5.1.2	Steroide	99
5.1.3	Antibiotika	103
5.1.4	Immunsuppressiva	108
5.1.5	Statine	110
5.1.6	Rekombinante Proteine	113
5.2	Lebensmitteltechnologie	117
5.2.1	Sojasauce	119
5.2.2	Tempeh	122
5.2.3	Schimmelkäse	125
5.2.4	Edelschimmel auf Fleischwaren	127
5.2.5	Quorn™	128
5.2.6	Edelfäule	130
5.3	Biologische Schädlingsbekämpfung	130
5.3.1	Vorteile gegenüber konventionellen Verfahren	132
5.3.2	Anwendungsbeispiele	134
5.4	Gesetzliche Bestimmungen	137
6	Schadwirkung und Bekämpfung	143
6.1	Human- und Tierpathogene	143
6.1.1	Pathogene Lebensweise	145

6.1.2 Mykosen	148
6.2 Pflanzenpathogene	152
6.2.1 Biotrophe und nekrotrophe Pathogene	153
6.2.2 Samenübertragbare Pilze	154
6.3 Lebensmittelkontaminationen	159
6.3.1 Mykotoxikosen	163
6.3.2 Vermeidung und Bekämpfung	178
6.4 Materialzerstörer	180
6.4.1 Beispiele für Materialzerstörungen	181
6.4.2 Gesundheitliche Aspekte	187
6.4.3 Vermeidung und Bekämpfung	190
Sachverzeichnis	193
Artenverzeichnis	203

1 Einführung

Schimmelpilze sind Teil der großen Gruppe der Pilze und gehören somit zu den Eukaryoten, die sich durch den Besitz eines Zellkerns sowie Mitochondrien auszeichnen. Pilze haben eine meist saprophytische oder parasitische Lebensweise, d. h. sie sind auf die Aufnahme energiereicher organischer Nährstoffquellen angewiesen. Bei den Saprophyten ist die Nahrungsquelle abgestorben, während Parasiten lebende Organismen als Nahrungsquellen nutzen. Der Übergang von der saprophytischen zur parasitischen Lebensweise ist dabei oft fließend. Pilze sind generell heterotroph (konsumierend) und unterscheiden sich dadurch deutlich von den autotrophen Pflanzen und Algen, die als Primärproduzenten Lichtenergie für den Stoffaufbau nutzen.

Die meisten Pilze, darunter auch alle Schimmelpilze, sind vielzellig und gehören zu den sogenannten Thallophyten („Lagerpflanzen“). Zu dieser Gruppe werden alle Pilze, Algen und Moose zusammengefasst, die im Gegensatz zu den Höheren Pflanzen (Kormophyten) keine Gliederung in Wurzeln, Sprosse und Blätter aufweisen. Der Thallus der Pilze besteht aus Zellfäden (Hyphen) und wird auch als Myzel bezeichnet (Kap. 2.1.1). Bei Schimmelpilzen können sich diese Zellfäden zu Schein- oder Flechtgeweben zusammenlagern.

Der Begriff „Schimmelpilze“ fasst umgangssprachlich solche Pilzarten zusammen, die vor allem durch die Bildung ihrer asexuellen Sporen gekennzeichnet sind und saprophytisch wachsen, d. h. abgestorbene organische Substanzen als Nahrungsquellen verwerten können (Kap. 2.1 und 3.1). Weitere Kriterien, die in ihrer Summe den Begriff „Schimmelpilze“ definieren, sind ihr ubiquitäres Vorkommen (Kap. 2.2), der filamentöse Wuchs der Myzelien (Kap. 2.1), der umfangreiche und für eine Art spezifische Sekundärmetabolismus (Kap. 3.3) sowie die hohe Wachstumsgeschwindigkeit der fast ausschließlich vegetativ wachsenden Myzelien (Kap. 3.1). Diese Aufzählung weist bereits darauf hin, dass es eine exakte wissenschaftlich biologische Definition des Begriffes „Schimmelpilze“ ähnlich einer Artdefinition nicht gibt. Der Begriff „Schimmelpilz“ hat sich historisch entwickelt und

bezeichnet heute eine Gruppe von Pilzen, welche die oben erwähnten physiologischen und ökologischen Kriterien erfüllen.

Wissenschaftlich werden die Schimmelpilze traditionell zum Fach Botanik gezählt, jedoch ist heute auch die Zuordnung zur Mikrobiologie allgemein akzeptiert. Da die wissenschaftliche Literatur weitgehend in englischer Sprache verfasst wird, werden hier die englischen Begriffe für Schimmelpilze kurz erwähnt, es heißt dort *mould* (britisches Englisch) oder *mold* (amerikanisches Englisch).

2 Biologie

Dieses Kapitel befasst sich mit der Biologie von Schimmelpilzen, die zu Beginn im phylogenetischen, d. h. stammesgeschichtlichen Zusammenhang dargestellt werden (Kap. 2.1). Danach wird eine Übersicht zum Vorkommen und zur Verbreitung von Schimmelpilzen gegeben, die im Boden, in der Luft sowie im Wasser zu finden sind (Kap. 2.2). Am Schluss werden an ausgewählten Gruppen Einzelorganismen vorgestellt, die typisch für wichtige Gattungen sind (Kap. 2.3).

2.1 Morphologie, Systematik und Phylogenie

Wie in der Einführung erwähnt, handelt es sich bei Schimmelpilzen nicht um eine systematische Gruppierung, sondern um Pilze, die bestimmte physiologische und ökologische Kriterien erfüllen. Dies trifft auf eine ganze Reihe von Arten zu, die oft nicht oder kaum miteinander verwandt sind, sondern sich unabhängig voneinander an ähnliche ökologische Nischen angepasst haben. So gehören Arten aus den nicht näher verwandten Gruppen der Oomycota und der Eumycota zu den Schimmelpilzen (Kap. 2.1.2). Die Eumycota wiederum werden in die vier Hauptgruppen Chytridiomyceten, Zygomyceten, Ascomyceten und Basidiomyceten untergliedert, und besonders die Zygo- und Ascomyceten stellen das Hauptkontingent der Schimmelpilze (Kap. 2.1.2). Im Folgenden soll daher eine kurze Einführung in die Morphologie und Systematik der Pilze gegeben werden, um die Einordnung verschiedener Schimmelpilzgruppen in einen phylogenetischen Kontext zu ermöglichen.

2.1.1 Morphologische Charakteristika

Pilze gehören zu den Eukaryoten, d. h. sie besitzen Zellen mit Zellkern und verschiedenen membranumschlossenen Organellen wie z. B. Mitochondrien

und Peroxisomen. Im Unterschied zu Tieren sind ihre Zellen meist von einer Zellwand umgeben und enthalten eine oder mehrere Vakuolen. Diese beiden Kriterien treffen auch auf pflanzliche Organismen zu; im Gegensatz zu Pflanzen sind Pilze allerdings nicht in der Lage, ihre Energie aus der Photosynthese zu gewinnen. Eine Reihe von Pilzen ist einzellig, sie werden als Hefen bezeichnet, und zu ihnen gehört z. B. die Bäckerhefe *Saccharomyces cerevisiae*. Die meisten Pilze sind allerdings Vielzeller und werden als sogenannte Hyphenpilze bezeichnet. Schimmelpilze sind durchweg Hyphenpilze, auf deren Morphologie im Folgenden näher eingegangen wird.

Das vegetative Hyphenwachstum

Die Zellen von Hyphenpilzen wachsen in Form von langgestreckten Fäden, den sogenannten Hyphen (Abb. 2.1). Hyphen können dabei ungegliedert sein, wie bei den Oomyceten und Zygomyceten (Abb. 2.1a); sie können aber auch durch Querwände (Septen) in Kompartimente unterteilt werden, wie dies bei den Hyphen der Asco- und Basidiomyceten der Fall ist (Abb. 2.1b, c). Allerdings sind die Septen meist mit einer Öffnung, dem Porus, versehen, durch welche die Zellorganellen von einem Kompartiment ins nächste gelangen können. Das Wachstum der Hyphen geschieht an der Spitze, es können sich aber auch Verzweigungen und damit neue Hyphen spitzen an den Seitenwänden der Hyphen bilden. Hyphen können auch aufeinander zuwachsen und fusionieren, solche Fusionsereignisse werden als Anastomosen bezeichnet (Abb. 2.1b). Durch Verzweigung und Fusion bilden die Hyphen eine netzartige Struktur, die als Myzel bezeichnet wird und den eigentlichen Vegetationskörper des Pilzes bildet (Abb. 2.1d). Da die einzelnen Kompartimente des Myzels entweder gar nicht oder nur durch die unvollständig geschlossenen Septen voneinander getrennt sind, bildet das gesamte Myzel ein cytoplasmatisches Kontinuum (*Syncytium*).

Vegetative Hyphen können auch spezialisierte Strukturen bilden. Ein Beispiel sind die Sklerotien; hierbei handelt es sich um dickwandige, eng verflochtene Hyphen, die meist als Überdauerungsorgane während ungünstiger Umweltbedingungen dienen. Weitere Beispiele sind die Strukturen zur Bildung von Sporen, auf die im Folgenden eingegangen wird.

Manche Hyphenpilze sind in der Lage, zwischen dem vielzelligen Hyphenwachstum und einer einzelligen Hefeform zu wechseln. Dieses Phänomen wird als Dimorphismus bezeichnet; der Wechsel der Wachstumsform geschieht meist in Abhängigkeit von Umweltbedingungen.

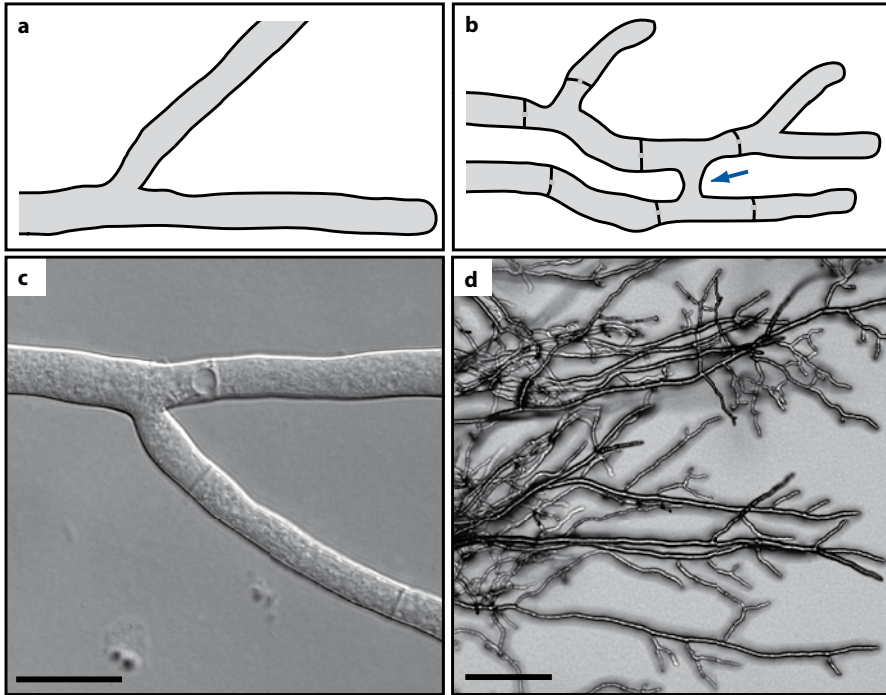


Abb. 2.1 a–d Morphologie von Hyphen. **(a)** unseptierte Hyphe von Oomyceten und Zygomyceten; **(b)** septierte Hyphen von Ascomyceten und Basidiomyceten, *blauer Pfeil*: Anastomose (Hyphenfusion); **(c, d)** mikroskopische Aufnahmen von Hyphe **(c)** und Myzel **(d)** des Ascomyceten *Neurospora crassa*. Der Maßstab ist in (c) 20 μm , in (d) 200 μm

Die Bildung vegetativer Sporen

Zusätzlich zum rein vegetativen Myzelwachstum können sich Hyphenpilze oft durch sexuelle oder asexuelle (vegetative) Sporen vermehren. Hier soll zunächst auf die Bildung asexueller Sporen eingegangen werden. Asexuelle Sporen entstehen nach mitotischer Kernteilung, d. h. die Sporen sind mit dem Ausgangs-Individuum genetisch vollständig identisch. Die Sporen werden durch Wind etc. verbreitet und dienen sowohl als Überdauerungsorgane als auch der schnellen und weiten Verbreitung. Die Sporenträger entstehen an den Hyphen des vegetativen Myzels. Die Sporen können dabei endogen in Sporangien gebildet werden, wie bei den Oomyceten und den Zygomyceten, sie können aber auch exogen von Sporenträgern abgeschnürt werden (Abb. 2.2a–c). Im letzteren Fall werden sie als Konidiosporen oder Konidien bezeichnet. Diese Form der Sporenbildung ist typisch für

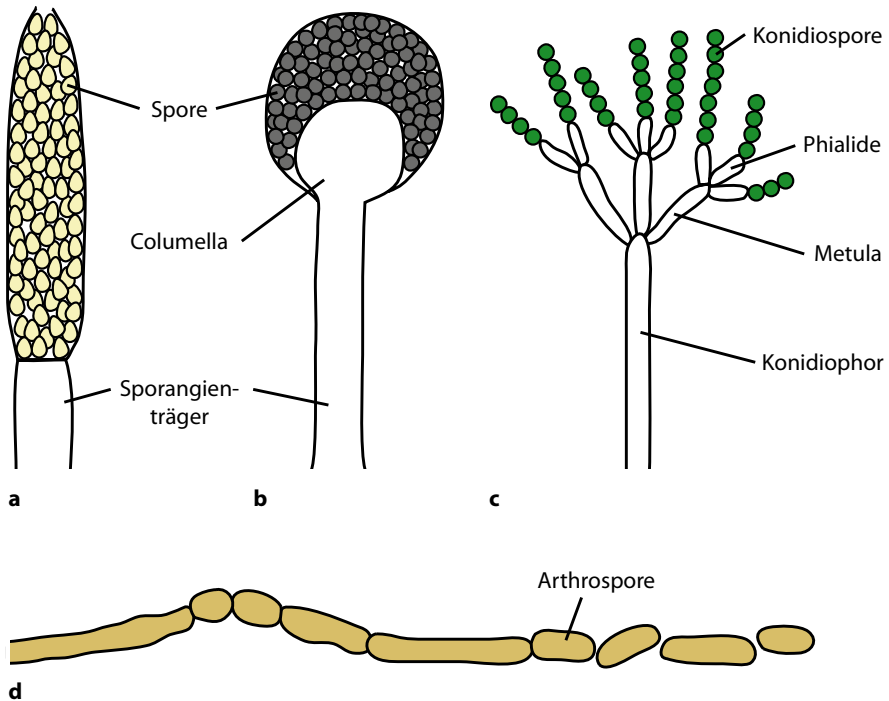


Abb. 2.2 a–d Bildung vegetativer Sporen. **(a, b)** Beispiele für Sporangien von Oomyceten **(a)** und Zygomyceten **(b)** mit endogener Sporenbildung. **(c)** Sporangium vom Penicillium-Typ mit exogener Abschnürung von Konidiosporen. **(d)** Zerfall einer Hyphe führt zur Bildung von Arthrosporen

die meisten Ascomyceten. Abhängig von den Wachstumsbedingungen können aber auch die vegetativen Hyphen selbst zu sogenannten Arthrosporen zerfallen, die als Überdauerungsform dienen (Abb. 2.2d).

Die meisten Schimmelpilze sind in der Lage, große Mengen vegetativer Sporen zu bilden, was zu ihrer raschen Verbreitung beiträgt. Während einer ersten Wachstumsphase bilden sie ein vegetatives Myzel aus Hyphen, an dem sich in einer zweiten Phase bereits meist nach wenigen Stunden bis Tagen Sporenträger differenzieren, die asexuelle Sporen bilden (Kap. 2.2). Zudem bilden viele Schimmelpilze nicht nur eine, sondern mehrere Formen vegetativer Sporen, wie der Ascomycet *Neurospora crassa* (roter Brotschimmel, Abb. 2.3). Welche Sporenart gebildet wird, ist dabei oftmals von den Wachstumsbedingungen abhängig.

Die Bildung sexueller Sporen

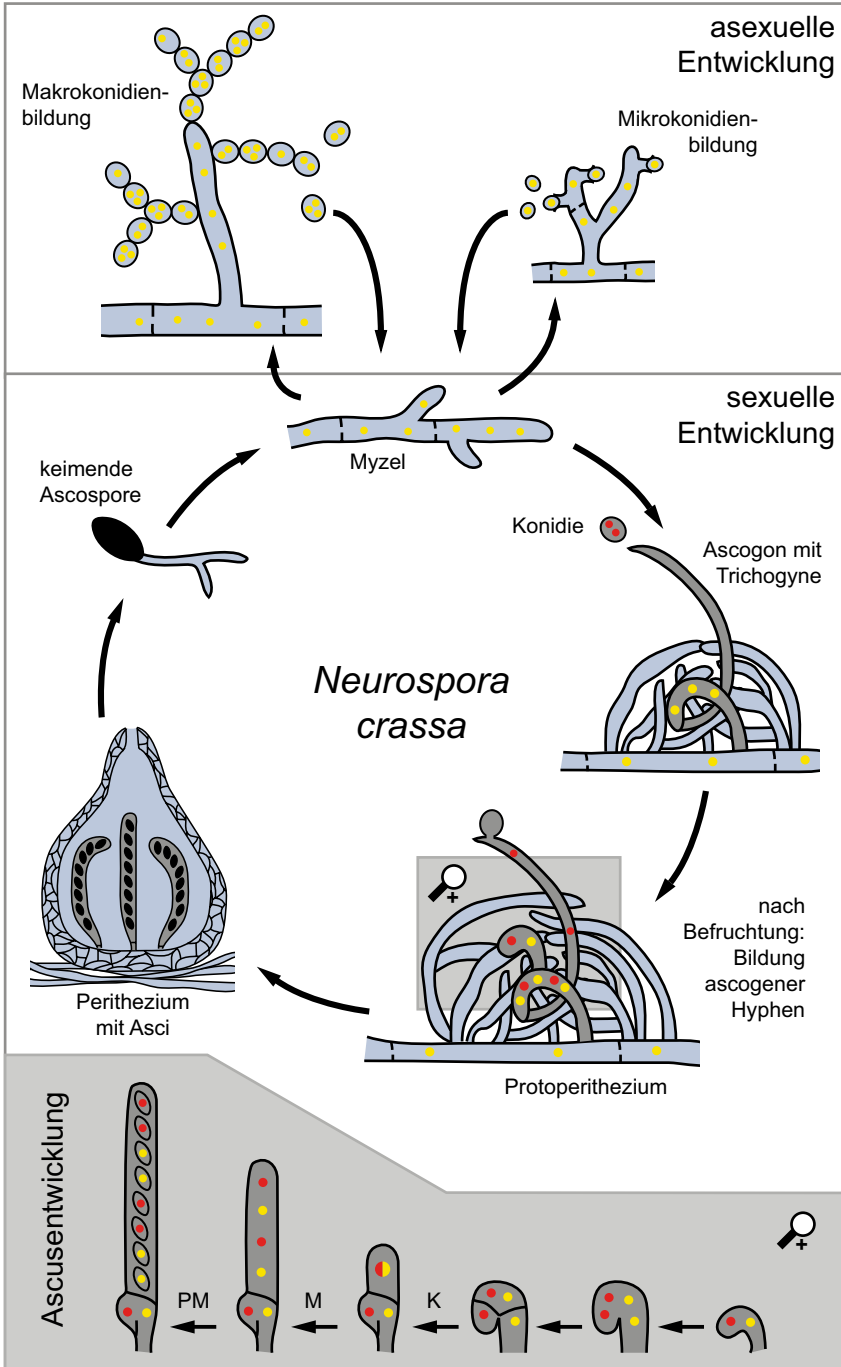
Im Unterschied zu den vegetativen Sporen, die aus einer Mitose hervorgehen, sind sexuelle Sporen das Produkt von Karyogamie und anschließender Meiose, während derer es zur Rekombination auf DNA-Ebene kommen kann. Hierdurch ist die Neukombination des Erbmaterials beider Eltern möglich, weshalb die entstehenden Individuen mit den Ausgangsstämmen nicht immer genetisch identisch sind. Die sexuellen Sporen können genau wie die vegetativen Sporen zu einem neuen vegetativen Myzel auskeimen (Abb. 2.3).

Die Organe, in welchen die sexuellen Sporen gebildet werden, besitzen bei den verschiedenen Pilzgruppen eine charakteristische Morphologie, die als Bestimmungsmerkmal dienen kann. In Abb. 2.3 ist als Beispiel die sexuelle Vermehrung des Ascomyceten *Neurospora crassa* gezeigt. Bei Ascomyceten werden die sexuellen Sporen endogen in schlauchförmigen Hyphen, den Asci, gebildet, daher werden die Ascomyceten auch als Schlauchpilze bezeichnet. Im Unterschied dazu schnüren Basidiomyceten ihre sexuellen Sporen (Basidiosporen) exogen von einer spezialisierten Hyphe, der Basidie, ab. Bei den Zygomyceten entsteht dagegen meist eine derbwandige, kugelige Zygospore, in der Karyogamie und Meiose ablaufen. Für genauere Angaben zur sexuellen Vermehrung der Pilze sei auf die am Ende des Kapitels angegebene Fachliteratur verwiesen.

Teleomorphe und Anamorphe

Während viele Hyphenpilze in der Lage sind, asexuelle Sporen zu bilden, sind nicht für alle beschriebenen Arten Stadien der sexuellen Vermehrung bekannt. Dies liegt teilweise daran, dass eine sexuelle Vermehrung nur unter bestimmten Umweltbedingungen stattfindet, die unter Laborbedingungen nicht hergestellt werden können. Es gibt aber auch Pilze, bei denen nachgewiesen werden konnte, dass sie sich bereits seit langer Zeit ausschließlich asexuell vermehren. Ob solche Arten überhaupt noch die Fähigkeit zur sexuellen Vermehrung haben, ist zurzeit nicht bekannt.

Die Tatsache, dass viele Hyphenpilze sich sowohl sexuell als auch asexuell vermehren können und dass die Organe, welche die sexuellen bzw. asexuellen Sporen bilden, oft morphologisch verschieden sind und nicht immer gleichzeitig an einem Myzel entstehen, hat teilweise zu Mehrfachbenen-



◀ **Abb. 2.3** Der Schimmelpilz *Neurospora crassa* (roter Brotschimmel) kann sich sowohl sexuell fortpflanzen als auch zwei verschiedene Formen von vegetativen Sporen bilden. Letztere sind zum einen die meist mehrkernigen, rot bis orange gefärbten Makrokonidien, und weiterhin die kleineren, oft einkernigen Mikrokonidien. Im Verlauf der sexuellen Entwicklung bilden sich am vegetativen Myzel Ascogone (weibliche Gametangien). Vom Ascogon geht eine Trichogyne (Empfängnishyph) aus, die mit einem Konidium oder auch dem vegetativen Myzel eines *Neurospora crassa*-Stammes vom entgegengesetzten Kreuzungstyp verschmelzen kann. Bei *Neurospora crassa* gibt es zwei Kreuzungstypen (hier durch *gelbe* bzw. *rote* Kerne markiert), und nur Stämme mit verschiedenen Kreuzungstypen können sich gegenseitig befruchten (heterothallischer Lebenszyklus). Nach der Befruchtung werden vom Ascogon die ascogenen Hyphen ausgebildet, die jeweils zwei Kerne mit verschiedenen Kreuzungstypen (*gelb* und *rot*) enthalten. Die Ascogone werden von sterilen Hyphen umschlossen, welche die Fruchtkörperhülle bilden und zuerst einen Vorfruchtkörper (Protoperithezium) und später das Perithezium bilden. Im Inneren des Fruchtkörpers entwickeln sich die ascogenen Hyphen zu Asci, dabei kommt es zu Karyogamie (*K*), Meiose (*M*) und postmeiotischer Mitose (*PM*), sodass acht Ascosporen pro Ascus entstehen. Die reifen Asci werden aus dem Perithezium ausgeschleudert. Verändert nach Nowrousian (2007) BIOSpektrum 13: 708–712, © Spektrum Akademischer Verlag

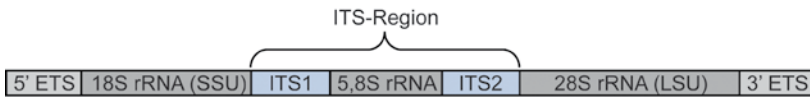
nungen ein und derselben Art geführt. In solchen Fällen wird der Name des asexuellen Stadiums als Anamorph und der des sexuellen Stadiums als Teleomorph bezeichnet. Da der Artbegriff eigentlich über die Fähigkeit zur sexuellen Vermehrung definiert ist, sollte korrekterweise nur der Name des Teleomorphs verwendet werden, sobald ein sexuelles Stadium bekannt ist. Allerdings sind eine Reihe von Arten in der Literatur bereits sehr lange unter dem Namen des Anamorphs beschrieben worden, so dass beide Namen parallel verwendet werden. Dies ist beispielsweise der Fall beim Schimmelpilz *Aspergillus nidulans*, dessen Artbezeichnung für die sexuelle Form, nämlich *Emericella nidulans*, weit weniger oft genutzt wird.

Pilze, für die keine teleomorphe Form bekannt ist, werden auch als Deuteromycetes oder *Fungi imperfecti* bezeichnet. Allerdings handelt es sich dabei nicht um systematische Bezeichnungen, da hierunter eine ganze Reihe von Pilzen aus verschiedensten phylogenetischen Gruppierungen fällt. In vielen Fällen existiert vermutlich eine sexuelle Form, konnte aber noch nicht nachgewiesen werden. Die Bestimmung dieser Pilze erfolgte früher meist auf Grund der Morphologie der asexuellen Sporen und der Sporenträger, da diese oft artspezifisch sind. Heute ist der Vergleich von DNA- und Proteinsequenzen eine weitere, sehr empfindliche Methode zur Analyse von Systematik und Phylogenie (Infobox 2.1).

Unter den Schimmelpilzen gibt es viele Arten, für die nur asexuelle Formen bekannt sind. Es wurde lange Zeit vermutet, dass diese Spezies die Fähigkeit zur sexuellen Vermehrung verloren haben, aber Genomanalysen

Infobox 2.1

Die Stammesgeschichte der Schimmelpilze kann durch molekulare Phylogenie-Analysen aufgeklärt werden.



Neben morphologischen oder physiologischen Eigenschaften werden seit einigen Jahren hauptsächlich DNA- und Aminosäuresequenzen für Phylogenie-Analysen verwendet. Hierzu werden die Sequenzen eines oder mehrerer Gene verschiedener Spezies miteinander verglichen. Je ähnlicher die Sequenzen sind, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass es sich um so genannte homologe Gene handelt, d. h., dass die Gene und damit auch die Spezies aus einem gemeinsamen Vorfahren hervorgegangen sind. Für derartige Vergleiche können Sequenzen von proteinkodierenden Genen verwendet werden, aber auch nicht-proteinkodierende Sequenzen wie z. B. die sogenannten ITS (*internal transcribed spacer*)-Sequenzen. Die ITS-Sequenzen sind Teile der rRNA-Cluster, deren typische Struktur bei Eukaryoten in der Abbildung gezeigt ist. Ein rRNA-Cluster enthält die Gene für die große und die kleine ribosomale RNA (LSU und SSU) sowie die 5,8S rRNA. Die Gene sowie die sie trennenden ITS-Regionen (ITS1 und ITS2) werden zusammen transkribiert. Während die rRNA-Gene selbst sehr konserviert sind, ist die Variabilität der ITS-Sequenzen deutlich höher, sodass die ITS-Region sich besonders für eine Differenzierung von nahe verwandten Arten oder Unterarten eignen. Die Isolierung von ITS-Sequenzen ist mittels PCR (Polymerase-Kettenreaktion) mit Hilfe von Oligonukleotid-Primern aus den benachbarten, konservierten rRNA-Genen meist leicht möglich. ITS, *internal transcribed spacer*; ETS, *external transcribed spacer*; LSU, *large subunit*; SSU, *small subunit*; rRNA, ribosomale RNA.

der letzten Jahre haben gezeigt, dass Gene, welche für eine sexuelle Vermehrung notwendig sind, auch bei asexuellen Arten durchaus vorhanden sind (Kap. 4.2.1, Infobox 5.2). Ob diese Pilze trotzdem keine sexuelle Vermehrung mehr durchführen oder ob sie es nur unter bisher nicht beobachteten Wachstumsbedingungen tun, ist eine der vielen offenen Fragen, welche die Grundlagenforschung derzeit zu klären versucht.

2.1.2 Systematik und Phylogenie

Wie im vorigen Teil erwähnt, lassen sich Pilze morphologisch besonders durch ihr Hyphenwachstum sowie das Vorhandensein von Zellwand und

Vakuolen von anderen Organismengruppen abgrenzen. Dies führte historisch dazu, dass alle Organismen, welche diese Kriterien aufweisen, als Pilze bezeichnet wurden. Erst in jüngerer Zeit, als neben morphologischen auch physiologische und genetische Merkmale zur Klärung von evolutionären Verwandtschaftsverhältnissen herangezogen werden konnten (Infobox 2.1), stellte sich heraus, dass die als Pilze bezeichneten Organismen keine monophyletische Gruppe sind, also nicht von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen. Es handelt sich vielmehr um hauptsächlich drei untereinander nicht näher verwandte Gruppen von Organismen, die unter dem Begriff Pilze zusammengefasst werden, nämlich die Oomycota, die Schleimpilze und die Eumycota (Abb. 2.4). Da unter den Schleimpilzen keine Schimmelpilze anzutreffen sind, werden sie hier nicht beschrieben. Im Folgenden soll auf die Oomycota und Eumycota näher eingegangen werden.

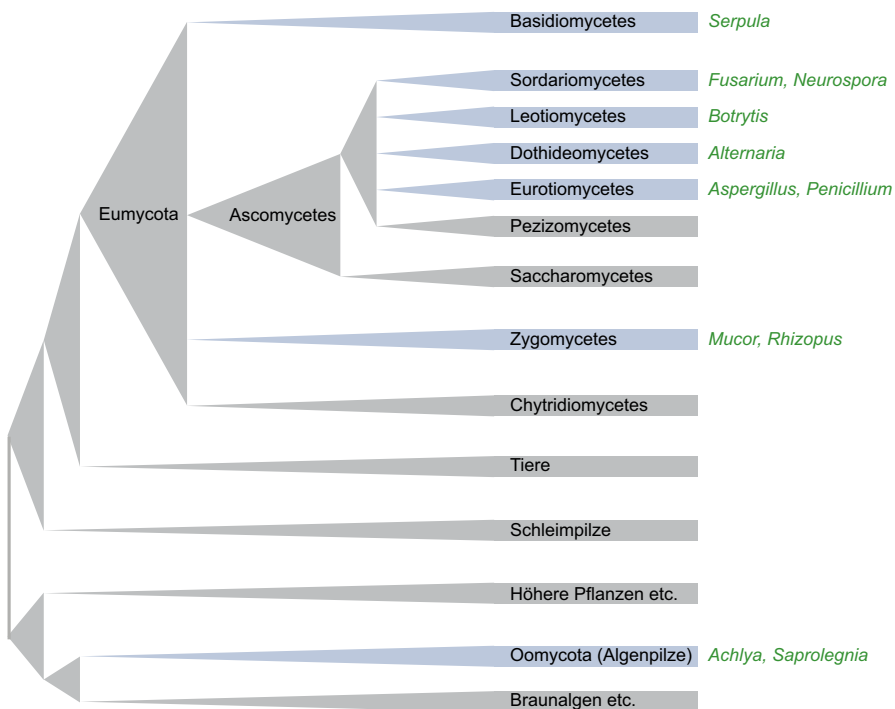


Abb. 2.4 Schimmelpilze kommen in verschiedenen systematischen Gruppen vor. Gruppen, in denen viele Schimmelpilze vorkommen, sind *blau* hinterlegt. Einige charakteristische Gattungen sind *grün* hervorgehoben