

Der Struppige Tintling *Coprinus cinereus* (Schaeffer: Fries) S.F. Gray

Dietmar Winterstein, Römer-Apotheke, Bahnhofstr. 40, 53902 Bad Münstereifel

2. Teil: Biographie (Ontogenese)

Coprinus cinereus - Stirps: *Lagopus* (Hasenpfote) - gilt in weiten Teilen Europas als sehr verbreitet. Bestimmungen müssen jedoch grundsätzlich auch mikroskopisch abgesichert werden. Der Pilz wurde unter verschiedenen Namen isoliert: *C. cinereus*, *C. delicatulus*, *C. fimentarius*, *C. lagopus*, *C. macrorhizus* f. *microsporus* und *C. radiatus* CLEMENÇON (1997), KRIEGLSTEINER ET AL. (1982), KÜES (2000), s. a. MONTAG (1996). *Coprinus cinereus* ist ein ideales Versuchsobjekt, um Entwicklungsprozesse in Basidiomyceten zu studieren. Erstens kann der Pilz auf künstlichem Nährboden gezüchtet werden und zweitens hat er einen relativ kurzen Lebenszyklus, der unter Laborbedingungen innerhalb von zwei Wochen abgeschlossen ist. Einen weiteren Vorteil hat der schnellwüchsige und rasch vergehende Tintling, dass nämlich die Basidien fast synchron reifen und die Teilungsphasen der Sporen direkt bestimmbar sind. Nach 48 Stunden sind der Teilungszyklus und die Sporenreife abgeschlossen.

Die meisten Hymenomyceten zeigen dagegen Lamellen mit Basidien in allen Entwicklungsstadien. Mit der Autolyse zerstört sich der Pilz selbst. Der Pilz hat Vorzüge gegenüber Pflanzen bei dem Studium von Meiose, Einfluss von Licht und Schwerkraft und Übermittlung von Signalen KÜES (2000).

Lectine in Pilzen

Erkennungs- und Abwehrreaktionen gehören zu den Merkmalen, die das Leben charakterisieren. Das Erkennen von „Selbst“ oder „Nicht-Selbst“ ist ein archaisches, biologisches Grundprinzip. Die Kommunikation auf zellulärer Ebene erfolgt mittels chemischer Signale, wobei beide Partner mit einander reagieren.

Pilz-Lectine sind beteiligt an lebenswichtigen Mechanismen wie, Angriff und Verteidigung, Chemotaxis, Erkennung von Symbionten, Auffinden von Nahrungsquellen, Erschließen derselben und Fruchtkörper-Bildung.



Lectine sind Proteine und Glycoproteine, die befähigt sind, Kohlenhydrate - auch in Lipid- oder Protein-gebundener Form - mit hoher Affinität zu erkennen, „auszulesen“ und zu binden.

Aktivitäten von Lectinen werden durch die Zucker charakterisiert, an denen sie binden. Analog beschreiben wir menschliche Tätigkeiten durch ihre Berufsbezeichnungen: Gärtner, Köhler, Fischer, Jäger, Schmied...

Das Wissen um die Lectine steht in engem Zusammenhang mit der Erforschung der Glycoproteine. Zuckermoleküle, an eine lange Polypeptidkette (Eiweißkörper) montiert, sind Antennen, die biologische Informationen signalisieren. Sie sind Schlüssel an einem Schlüsselbund, die in die unterschiedlichsten Schlösser passen. Lectine heften sich an die Oligosaccharide derartiger Antennen; durch diese Interaktion wird das Signal in die Zelle weitergeleitet und die gespeicherten Informationen in biologische Prozesse umgesetzt.

Von *C. cinereus* wissen wir, dass seine Galectine spezifisch an b-Galactoside binden. Diese Kriterien unterscheiden die Galectine von allen anderen Lectinen. Bei Tieren sind Galectine in viele zelluläre Prozesse involviert, die Zelldifferenzierungen betreffen, wie Entwicklung von Muskelgeweben, Ausbildung von Riechorganen, embryonale Einnistung, Metastase, Apoptose und mRNA-Splicing.

Die Isolierung von Galectinen aus *C. cinereus* zeigt, dass es sich um eine uralte Genfamilie handelt. Die Coprinus-Galectine sind die ersten Galectine, die zuerst außerhalb des Tierreiches nachgewiesen wurden. Die Pilze trennten sich schätzungsweise vor 1 Milliarde Jahren vom Tierreich. Das Coprinus-cinereus-Galectin (Cgl-2) zeigt besondere Affinität zum Blutgruppen-A-Tetrasaccharid. Im Menschen und in den verschiedensten Tierstämmen finden wir Galectine, die sich in der Aminosäuresequenz und im spezifischen Binden an b-Galactoside gleichen RABINOVICH ET AL. (1999). Ihre Affinität für Oligosaccharide, die sich an Glykokonjugaten auf Zelloberflächen befinden, lassen vermuten, dass Galectine überwiegend extrazytoplasmatische und extrazelluläre Wirkungen haben.

Die Coprinus-Galectine üben keine katalytischen oder signalisierenden Wirkungen aus, sondern eher strukturelle, in dem sie Veränderungen in der Entwicklung der Fruchtkörper regulieren COOPER ET AL (1997).

Die Entscheidung, ob differenzierte Strukturen ausgebildet werden, seien es Sklerotien, dickwandige Chlamydosporen oder reproduktive Organe, wird auf der Basis von Umwelteinflüssen getroffen wie Licht, Temperatur, Feuchtigkeit und Nahrungsangebot KÜES (2000).

Es ist bemerkenswert, dass Galactose-bindende Lectine (Galectine) nicht im Myzel, sondern im Fruchtkörper in großer Menge synthetisiert werden zu einer Zeit (Idiophase), wo der Organismus verhungert und Fruchtkörper ausbildet. Die Metamorphose des Pilzes ist offensichtlich: Aus einem vegetativen Myzel wird ein komplexes Gewebe geflochten, nämlich das Plektenchym, das den Phänotyp des Pilzes darstellt COOPER ET AL. (1997), KÜES (2000).

Hyphenfusionen

Zwei sich begegnende Hyphen können sich unterschiedlich verhalten. Sie können die Anwesenheit der anderen ignorieren und ungestört weiter wachsen, wie dies während der exponentiellen Wachstumsphase oder in der Randzone eines sich ausbreitenden Myzels der Fall ist. Es ist jedoch auch möglich, dass sich zwei Hyphen berühren und deren Hyphen verschmelzen. Die Hyphenfusion kann sich zwischen verträglichen und auch unverträglichen und auch artfremden Hyphen vollziehen. Im letzteren Fall erkennen sich die Myzelien als „fremd“. Fusionen zwischen inkompatiblen Hyphen führen zum Tod oder zum Wachstumsstillstand der betreffenden Zellen CLEMENÇON (1997). Die vegetative „Selbst/Nichtselbst“-Erkennung von Dikaryons zeigt sich durch pigmentierte Zonen, spärlichen Hyphen und manchmal auch zusammen gekniterten Hyphen KÜES (2000).

„Selbst“ und „Nicht-Selbst“ werden erst nach der Hyphenfusion beim Kontakt der zwei Zytoplasmen wirksam. Liegen plasmatisch kompatible Fusionen vor, können Kerne und Mitochondrien von einem Myzel in das andere übergehen CLEMENÇON (1997).

Dikaryon

Eine der bemerkenswertesten Aspekte im Lebenszyklus der meisten Basidiomyceten ist die zeitliche und räumliche Trennung der Zellfusion von der Kernfusion. Die Karyogamie geschieht in den Basidien. Ihr folgt sofort die Meiose (Reduktionsteilung), wobei die Diplophase auf eine einzige Kerngeneration beschränkt bleibt CLEMENÇON (1997).

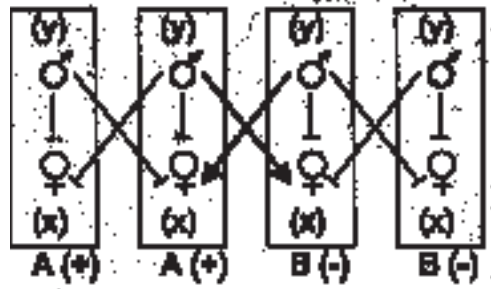
Weil Syngamie (Plasmogamie) und Karyogamie räumlich und zeitlich getrennt sind, ist der Nucleus in der Lage, neue Partnerschaften einzugehen. Dieser fortlaufende Aufschub der Kern-Fusion verleiht dem Nucleus einen einzigartigen Status: der Nucleus kann sich wie ein Individuum verhalten. Er ist selbstsüchtig, weil er seine Identität nicht aufgibt. Diese Partnerschaft ist nicht gleichwertig und zeigt auch Aspekte von Parasitismus KÜES (2000).

Bei Hyphenfusionen werden Mitochondrien zwischen den Myzelien nicht ausgetauscht. Der wandernde Nucleus verlässt seine ursprünglichen Mitochondrien. Innerhalb der Myzel-Gemeinschaft müssen also Konflikte zwischen egoistischen Nuclei und selbstsüchtigen Mitochondrien bestehen KÜES (2000). Diese Vermutung wird durch die ungewöhnliche Beobachtung unterstützt, dass Mitochondrien die vegetative Inkompatibilität in *C. cinereus* determinieren können MAY (1988) in KÜES (2000).

Sexuelle Fusionen finden zwischen zwei genetisch verschiedenen, aber kompatiblen Myzelien derselben Art statt („mon-mon-mating“). Aus Basidiosporen entwickeln sich zuerst einmal monokaryotische Myzelien. Begegnen sich zwei monokaryotische Myzelien, so können sie fusionieren. Vermutlich werden alle Zellen beider monokaryotischer Hyphen dikaryotisiert: die übergetretenen Kerne wandern in den Empfänger-Myzelien durch teilweise abgebaute Querwände von Zelle zu Zelle CLEMENÇON (1997).

Sexualität von *Coprinus cinereus*

Bei Pilzen gibt es im Unterschied zu höheren Organismen keine Geschlechtschromosomen. Vielmehr sind die für das jeweilige Geschlecht verantwortlichen Gene auf verschiedenen Gen-Loci verteilt. Sexuell differenzierte Pilzstämme werden durch den Paarungstyp - mating type - gekennzeichnet. Das sexuelle Paarungsverhalten bei *C. cinereus* wird durch zwei Gruppen von Inkompatibilitätsfaktoren beeinflusst (tetrapolare Heterothallie). Die Unverträglichkeit wird durch vier Allele (einander entsprechende Erbanlagen) zweier nicht gekoppelter Genorte - A- und B-mating-loci - kontrolliert. Dabei sind die Allele von A und B zwar ungleich, aber kompatibel. x und y repräsentieren die beiden verschiedenen Paarungstypen. Nur Hyphen mit den nicht identischen A- und B-Faktoren sind in der Lage, das Dikaryon zu bilden.



Sexualverhalten der Pilze
monothallic heterothallic Pilze
Homogenische Inkompatibilität

Mögliche Paarungen sind: $AxBx$, $AxBx$, $AyBx$, $AyBy$ SCHWANTES (1996), KÜES (2000).

(Unmöglich ist z.B. eine Paarung $AAxy$) STRASBURGER (1998).

Die Gene des A-Paarungstyp-Locus kontrollieren die Paarung der zwei elterlichen Nuclei innerhalb des Dikaryons und induzieren die Bildung von Schnallen KÜES (2000).

B-Gene initiieren die Fusion der Schnallenzelle mit der subapikularen Zelle und bewirken, dass der gefangene Nucleus wieder freigelassen wird KÜES (2000), BOULIANNE ET AL. (2000).

Außer Umweltfaktoren bestimmt auch die genetische Disposition des Myzels die Induktion von Differenzierungsprozessen, die besonders der A-Paarungstyp-Locus kontrolliert KÜES (1998). Der A-Paarungstyp-Locus ist auch in die Regulierung der Expression der Gene *cgl-1* und *cgl-2* involviert.

Diese beiden Gene kodieren zwei Galectine (Lectine) BOULIANNE ET AL. (2000).

A-Gene kontrollieren Entwicklungsprozesse (Zell-Differenzierungen), B-Gene kontrollieren die Nucleus-Migration KÜES (2000).

Kolonien verschiedener A-Spezifitäten und derselben B-Spezifität, also fremde Myzelien, zeigen gegenseitige Aversionen. Dies zeigt sich in Sperren, also Zonen spärlichen Wachstums KÜES (2000).

Mit der Isolierung der Galectine in *C. cinereus*, deren Expression durch kompatible Produkte von A-Paarungstypen induziert wird, sind die ersten Zielgene verfügbar, die zeigen, dass die Pro-

Regulatoren agieren BOULIANNE ET AL. (2000).

Das Ausbleiben von Interaktionen zwischen Proteinen, die derselbe A-Lokus kodiert hat, bestimmen die Paarungs-Spezifität. Zwischen unverträglichen Proteinen besteht also Aversion.

G Aversion und Attraktionen werden auf molekularer Ebene durch Proteine „befohlen“

Obgleich A und B-Gene verschiedene Zellfunktionen „befehlen“, kontrollieren sie gemeinsam im Dikaryon gewisse Funktionen wie die Bildung von cAMP, die cAMP-abhängige Protein-kinase-Aktivität und die Initiierung der Fruchtkörper-Bildung. Auffallend ist, dass all diese Funktionen durch Licht reguliert oder stimuliert werden KÜES (2000).

Morphogenese der Hyphen - Die Pilze kennen das Recycling!

Die Zellwände der Pilze müssen wie die Wände der Pflanzen und Algen ausreichend stabil sein, dem Zellturgor und äußeren Einflüssen Widerstand leisten, aber das Zellwachstum erlauben. Bei Pilzen ist die Zellwandausdehnung auf die Hyphen-Spitze beschränkt.

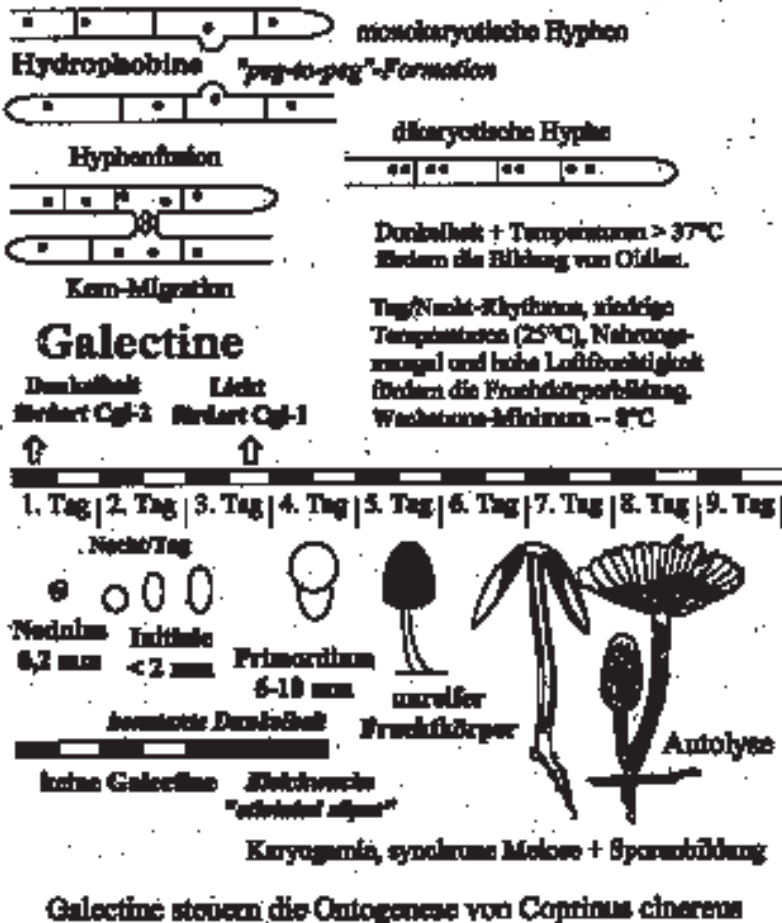
Verästelungen entwickeln sich durch Umwandlungen reifer Seitenwände der Hyphen.

Das apikale Wachstum der Pilzzelle vollzieht sich in der Scheitelregion und wird von dem Spitzenkörper koordiniert CLEMENÇON (1997). Der Spitzenkörper ist als kleine, dichte Zone im Hyphenscheitel im Mikroskop sichtbar, reagiert aber äußerst sensibel auf Störungen und verschwindet vorübergehend bei Deckglasaufgabe

oder bei intensiver Beleuchtung CLEMENÇON (1997).

Polysaccharide in der Zellwand werden recycelt. Bei der Wanderung der Zellkerne in neue Zellen, sind entweder die Septen über Porenkanäle für sie passierbar, oder es müssen Schnallen als „Kernschleusen“ DÖRFELT (1989) gebaut werden. Dafür müssen Löcher oder Brechen in die Zellwände „gestemmt“ und wieder verschlossen werden. Auch bei der Ausbildung von Fruchtkörpern werden Polysaccharide degradiert und wieder verwertet WESSELS (1999).

Die gebündelten Aktivitäten von Wandsynthese und Proteinsekretion, unterstützt



durch die enorme Penetrationskraft, die durch den Turgordruck erzeugt wird, machen die Pilzhyphen zu Tunnel-bohrenden Geräten, die ideal ausgestattet sind, um in tote und lebende Substrate einzudringen. An der äußersten Hyphen-Spitze werden plastische Wandkomponenten an der Plasmamembran aufgebaut, in die dehnbare Spitzenwand gedrückt und allmählich kreuzvernetzt. Die Zelle wächst weiter, reift, und die Hyphenwand verfestigt sich. Apikale Vesikel, die mit der Plasmamembran an der Hyphenspitze fusionieren, enthalten Proteine, die für den Export ins Medium bestimmt sind. In dem Maße wie neues Wandmaterial beständig an die Innenseite der Zellwand gebracht wird, wird älteres Material wieder abgetragen und ständig der Außenseite zugeführt. Man vermutet, dass Proteine an die Innenseite der Wand gespült werden, wo die maximale Wandsynthese herrscht, und durch die wachsende Wand ausgeschleust werden. In dem Strom der naszierenden Wandglycane werden die Proteine wie ein Holzfloß in einem Fluss mitgeschwemmt (bulk-flow) und gelangen an die Außenregion der Zellwand WESSELS (1999).

Bei den meisten Pilzen sind die Mikrofibrillen aus Chitin zusammengesetzt, Homopolymere aus b-verknüpften N-Acetylglucosamin-Einheiten.

Bei den Arthropoden bilden Chitin-Moleküle langvernetzte Ketten, die in der Kutikula der Tiere wie Sperrholz geschichtet sind und jene erstaunlichen physikalischen und statischen Eigenschaften zeigen.

Morphogenetische Strukturen bei *Coprinus cinereus*

Zwei unterschiedliche Haupttypen des Myzels können unterschieden werden: nämlich das infertile Monokaryon und das fertile Dikaryon. Eine bemerkenswerte Flexibilität zeichnet *C. cinereus* aus, um auf unterschiedliche Umweltbedingungen zu reagieren.

So finden wir eine Vielfalt morphogenetischer Strukturen bei *C. cinereus*:

1. Das Monokaryon, das Dikaryon, die Noduli (Hyphenknoten) als Vorstufe zu den Primordien, Fruchtkörper und die reproduktiven Basidien;
2. monokaryotische Differenzierungen zu Oidio-phoren und Oidien, sowie monokaryotisches Myzel, Chlamydosporen und Sklerotien.

In vegetativen monokaryotischen Hyphen von *Coprinus cinereus* werden zwei Hydrophobine

(COH-1 und COH-2) exprimiert; in asexuellen Oidien und in den Fruchtkörpern kommen sie nicht vor, im dikaryotischen Myzel nur in geringen Mengen ASGEIRSDOTTIR ET AL. (1997).

Die Fruchtkörperbildung ist ein überaus komplizierter Prozess, in dem dramatische Veränderungen stattfinden. Aus einem dreidimensionalem, lockerem Maschenwerk gleicher Hyphen entwickelt sich ein kompaktes, plektenchymatisches Gebilde aus differenzierten Zellen CLEMENÇON (1994, 1997), KÜES (2000), BOULIANNE ET AL. (2000).

Die innere Uhr des Tintlings: der Tag/Nacht-Rhythmus steuert Veränderungen im Myzel

1. Nodulus

Bei vielen Hymenomyceten entsteht aus dem Myzel nicht direkt eine Fruchtkörperanlage, sondern ein kissenförmiges bis kugeliges Knötchen. CLEMENÇON hat dafür den Begriff „Nodulus“ eingeführt. Vor und während der Frühentwicklung des Nodulus bilden sich im Myzel blasenförmige, Glycogen-haltige Zellen. Das Glycogen - ein Energie-Lieferant bei Pilzen - wird später in den Nodulus, dann in den Stiel und schließlich in den Hut des Basidioms verlagert.

Die Fruchtkörper-Entwicklung bei *C. cinereus* ist monozytrisch.

Die Frühentwicklung des Nodulus beginnt damit, dass von vegetativen Hyphen Lufthyphen emporwachsen. Im Normalfall stammen Hyphenknoten von mehr als einer generativen Hyphe ab. Äste von benachbarten Lufthyphen wachsen auf einander zu, lagern sich längsseits und verschmelzen durch Anastomosen an den lateralen Hyphenwänden und formen so ein verwickeltes und leicht zu erkennendes Gitter KÜES (2000).

Dieser Prozess findet nur im Dunkeln statt, Licht unterbindet ihn. Die Expression eines Galectins Cgl-2 korreliert mit der Formierung zum Nodulus und wird ebenfalls durch Licht gestoppt, wohingegen die Expression von des Galectins Cgl-1 durch Licht begünstigt wird KÜES (2000).

Die weitere Entwicklung zu Basidiomata ist nun abhängig vom Licht. Die neue Phase beinhaltet eine Weichenstellung von einem sich verzweigenden zu einem verwobenem Hyphen-Wachstum. Die Galectine sind in die Hyphen-Hyphen-

(1998), COOPER ET AL. (1997). Sie sind nicht essentiell für die Nodulus-Bildung, in Übereinstimmung mit der Beobachtung, dass die Hyphen-Aggregation für die Ausbildung eines Nodulus nicht notwendig ist KÜES (2000).

Nicht nur durch das Licht, sondern auch durch andere Umweltfaktoren wird die Fruchtkörperbildung unseres Tintlings kontrolliert: Hungert nämlich der Pilz, so wird dieser Differenzierungsprozess vorangetrieben! Kulturen, die in vollständiger Dunkelheit wachsen, Hyphenknoten und Sklerotien bilden, stellen diese Differenzierungen ein, sobald das Angebot an Kohlenstoff (Glucose) und Stickstoff (Asparagin) erhöht wird BOULIANNE ET AL. (2000).

Die Steigerung der Glucose-Konzentration im Nährboden ist wirksamer als die Erhöhung der Stickstoffmenge. Die Mengen von Cgl-2 in den Kulturen korrelieren mit der Anzahl an Skleroti-

en: hohe Glucose- oder Asparaginwerte unterdrücken die Cgl-2-Expression BOULIANNE ET AL. (2000).

2. Initialen

Die kugelige Hyphenaggregation der Initialen, die aus dem Nodulus hervorgeht, die primordiale Knospe - primordial bud - ist die erste Struktur, die eine klare histologische Differenzierung zeigt. Die dicht gepackten Zellen im Kern sind reich an Glycogen, und zwischen den Zellen sind große Mengen an schleimigem Material. Anastomose und Austausch von Zytoplasma erfolgt vermutlich zwischen an einander liegenden Zellen KUES (2000).

Vom Nodulus wächst eine Matrix mit dichterem Kern und lockerer Hülle aus. Früh richten sich die Hyphen des Kerns parallel aus und werden kurzzeitig turgeszent. So entsteht die Stielanlage.

Struppiger Tintling *Coprinus cinereus* (Schaefer 1774; Fries 1821) S.F. Gray 1821

Sektion: *Coprinus* - *Lanati* Fries

Stirps: *Lagopus* Krieglsteiner et al.

Datum: Mitte Oktober bis Mitte Dezember

Fundort: Euskirchen MTB 5306.4, Kalkarer Moor, Glatthaferwiese, Grauweidengebüsch.

Ökologie: modrige, nasse Streu, Humus, kein Mist, nitrophil - Wachstum-Minimum: 8 C!

Hut grau, dünn, 3 - 4 (5) cm breit, 1-1,5 cm hoch, mit Velum. Lamellen jung weiß, grauschwarz, dünn Stiel weiß, sparrig-faserig-flockig

bedeckt, hohl, dünn, zerbrechlich, **wurzelnd!** oft büschelig, mit einer Zentralwurzel

Mikromerkmale: Breithyphiges Velum, Sporen 11-12 (-13) x 7-8 µm, Q= 1,6-1,8, dunkelbraun, breit-elliptisch mit mittigem Keimporus, Cheilozytisten und Pleurozytisten bauchig-keulig

Die Typusart der Sektion ist *C. lagopus* Fr., die „Hasenpfote“. Die nah verwandte Art ist in Mitteleuropa zweifellos weit verbreitete und häufige Sippe. Sie fruktifiziert von Juli bis Oktober vorwiegend in Laubwäldern auf Erde einzeln oder zu wenigen Exemplaren. Zuweilen kommt sie auch außerhalb der Wälder in Gärten, auf Feldern, sogar auf Schutzplätzen vor. *C. lagopus* ist vermutlich eine Kollektiv-Art. So beschreibt Romagnesi (1945) eine forma macrospermus, die 12,5-16 x 6,5-7,5 µm große Sporen aufweist (während *C. lagopus f. typica* Sporen zwischen (10)11-12,5 (13,5) x 6-

7 (7,5) µm, also bei gleicher Breite deutlich kürzere Sporen zeigt). *C. lagopides* Karst. ist dagegen sehr wohl eine eigenständige Sippe mit Anspruch auf Artrang. Kuehner & Romagnesi (1953) bezeichnen den relativ stattlichen Pilz wohl zu Recht als „souvant lignicole ou carbonicole, mais parfois aussi terrestre“. Es wurden uns Funde sowohl von Brandstellen als an morschen Baumstümpfen, an am Boden liegenden Holz, an totem liegenden Laub in Buchenwäldern, wie direkt auf Erde wachsend gemeldet.

Struppiger Tintling *Coprinus cinereus*



Oben geht der Stiel in eine kleine knopfförmige pseudo-parenchymatische Hutanlage über. Die Hutanlage hebt die Matrixhülle etwas von der Stielanlage ab, wodurch eine prähymentale Ringhöhle entsteht. In diesem Stadium fehlt bei vielen Tintlingen eine Hutdeckschicht. Über der Fruchtkörperanlage wächst die Matrix zu einem kräftigen Lemmablem („Velum universale“) heran CLEMENÇON (1997).

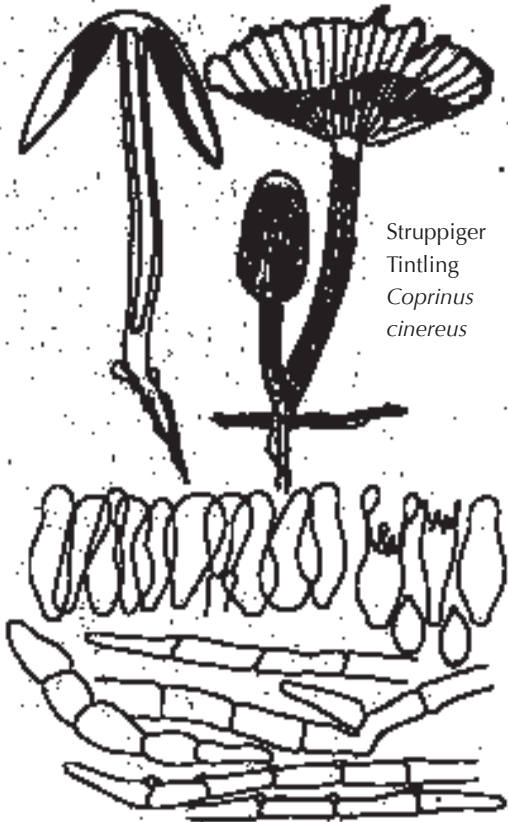
Wenn die Pilzkulturen 5 Tage lang bei 37° C in der Dunkelheit wachsen, produzieren sie keine Galectine und entwickeln sich auch nicht weiter. Werden jedoch diese Kulturen bei 25° C einem Tag/Nacht-Zyklus von 24 Stunden, also 12 Stunden Helligkeit ausgesetzt, dann erscheinen am nächsten Tag Noduli, in denen das Galectin

Cgl-2 auffindbar ist. Noduli entwickeln sich, falls sie einer stimulierende Lichtperiode ausgesetzt werden, über Initialen und Primordien nach 3 Tagen zu Fruchtkörpern.

Dagegen bilden sich Hyphenknoten, wenn sie einem ständig wechselnden Tag/Nacht-Rhythmus ausgesetzt werden, über den gesamten Nährboden und entwickeln sich fast ausschließlich am Rand der Petrischale zu Initialen. Dies macht es möglich, das Myzel in innere nicht-fruchtende und äußere fruchtende Zonen zu trennen. Wenn Galectine von der inneren nicht-fruchtenden Zone extrahiert wurden, wurde nur Cgl-2 detektiert, wohingegen in der äußeren fruchtenden Zone in den Initialen und Pri-

Zur *Cinereus*-Gruppe gehören: *C. cinereus*, *C. radiatus*, *C. pseudoradiatus*, *C. macrocephalus*. *C. cinereus* (Schaeffer ex Fr.) 5. F. Gray 1821 gilt in weiten Teilen Europas als sehr verbreitet. Be-

stimmungen müssen jedoch grundsätzlich auch mikroskopisch abgesichert werden, da der „Struppige Tintling“ mit recht ähnlichen Arten, wie *C. radiatus* (Bolt. ex Fr.) 5. F. Gray 1821, der ebenso weit verbreitet scheint, oder wie *C. pseudoradiatus* Kuehner & Josserrand ex Watling 1976, der in der BRD noch nicht sicher nachgewiesen ist, und auch mit *C. macrocephalus* Berkeley 1860 verwechselt werden kann. Letzterer kann nämlich, im Gegensatz zu den Angaben bei Moser (1978: 225) durchaus auch auf Mist wachsen. Enderle fand die Art von Juli bis Oktober 1981 an zwei älteren Kuhmisthaufen. Die Exemplare sahen



Struppiger Tintling
Coprinus cinereus



Hasenpfote *Coprinus lagopus*

mordien nur Cgl-1 detektiert wird.

Diese Daten zeigen, dass die zwei Galectine unterschiedlich gebildet werden:

Cgl-2-Expression korreliert mit der Formierung von Hyphenknoten, Cgl-1 wird ausschließlich im fruchtenden Myzel, also in hohen Konzentration im Gewebe der Fruchtkörper gefunden BOULIANNE ET AL.(2000).

Die Expression von Cgl-2 korreliert mit der Bildung von Noduli und ist die Antwort auf Umweltbedingungen wie Entzug von Nahrung, während die Expression von Cgl-1 besonders in den Primordien und den Fruchtkörpern stattfindet BOULIANNE ET AL.(2000).

kleineren oder eleganteren Exemplaren des häufigen *C. cinereus* (Schaeff. ex Fr.) S. F. Gray äußerst ähnlich, die auf denselben Misthaufen in großer Zahl fruktifizierten. Es war immer wieder notwendig zumindest die Sporen zu untersuchen: *C. cinereus* besitzt deutlich kleinere Sporen 10-12 x 6-7 µm. Um eine Trennung vornehmen zu können und erst nach zahlreichen Aufsammlungen hatte sich das Auge so weit geübt, daß auch makroskopische Trennungen möglich waren: *C. cinereus* ist im allgemeinen robuster und besitzt einen **meist wurzelnden** Stiel.

Eine weitere Verwechslungsgefahr besteht mit dem meist kleineren *C. radiatus* (Bolt.) Fr., der ebenfalls am selben Substrat vorkommt und von Hutfärbung und Habitus her makroskopisch leicht für *C. macrocephalus* gehalten werden kann, wenn die Fruchtkörper einmal etwas größer werden. Keine der beiden Arten erreicht aber die Sporengröße von *C. macrocephalus*, die im Mittel 13-13,5 x 7-8 (-9) ~m beträgt.

Die nun folgende Beschreibung durch Enderle gründet sich nicht nur auf eigene Aufsammlung. Die Nachbestimmung zweier Kollektionen besorgten die Herren Dr. G. Moreno (Madrid) und Dr. R. Watling (Edinburgh).

„Hüte zunächst zylindrisch bis länglich bis länglich ellipsoid, 10-25 x 4-12 mm, nach dem Aufschirmen im Durchmesser 15-40 mm, aufgeschirmte Hüte fast flach. Wie bei den meisten schnell vergänglichsten Arten biegen sich die Hutränder schon bald nach oben, rollen ein und zerfließen innerhalb weniger Stunden; zuvor

3. Primordien

Die Architektur der Basidiome zeigt eine überraschende Vielfalt verschiedener Typen.

Die Carpogenese, also die Entstehung und Entfaltung der Basidiome, wird in den Primordien vorgezeichnet. Schon sehr früh werden in der Fruchtkörper-Ontogenese die Weichen gestellt. Der negative Geotropismus spielt bei der Gestaltung der Fruchtkörper eine Rolle und stellt einen phylogenetischen Fortschritt dar, wenn der Pilz gegen die Schwerkraft in die Höhe wächst CLEMENÇON (1997).

Die Größenzunahme des jungen Fruchtkörpers beruht vor Beginn der Meiose der Basidien vor

bilden sich bei *C. macrocephalus* öfters gezackte Ränder.

Hutfarbe typisch grau, ähnlich *C. cinereus*, nur in der Mitte ocker bis senffarben (wegen des durchscheinenden Stielansatzes); Hutriefung bis zu dieser zentralen, rundlichen Aufhellung, etwas feiner und meist enger als bei *C. cinereus*. Gesamter Hut bei noch geschlossenen Fruchtkörpern mit deutlichen, weißlichen oder schmutzig weißlichen Velumfasern dicht abstehend bis anliegend besetzt, (im Hutzentrum ist das Velum manchmal bräunlich verfärbt), dieser

Rundsporiger Kohlen-Tintling

Coprinus lagoides Foto: Fredi Kasperek



allem auf Zellvermehrung, nachher auf Zellstreckung CLEMENÇON (1997).

G Die Expression der *cgl-2*-Gene, die *Cgl-2*-Galectine kodieren, ist initiiert durch Signale wie Entzug von Nahrung und ist erforderlich für die Zell-Aggregation.

G Die Expression der *cgl-1*-Gene, die *Cgl-2*-Galectine kodieren, ist verantwortlich für die weitere Zelldifferenzierung.

G Mit den beiden Galectinen ist es möglich, auf molekularer Ebene die verschiedenen Pfade der Basidiom-Entwicklung zu deuten BOULIANNE ET AL. (2000).

G Wenn *C. cinereus* Fruchtkörper ausbildet, werden große Mengen von Galectinen in diesen gefunden. Die Fruchtkörperbildung korreliert mit externen Signalen und ist perfekt synchronisiert mit dem Tag/Nacht-Zyklus von Hell und Dunkel BOULIANNE ET AL. (2000), KÜES (2000)

4. Basidiom (Fruchtkörper)

Werden Myzelkulturen dem Wechsel von Dunkelheit und Licht in einem Tageszyklus von jeweils 12 Stunden Dunkelheit und Helligkeit ausgesetzt, so beginnt das Myzel in der darauf folgenden Nacht mit der Formation von Noduli. Auf Licht-Induktion hin, können diese sich nun zu Initialen entwickeln. Innerhalb der Initialen beginnt nach einem weiteren Tag/Nacht-Zyklus die Zelldifferenzierung. Ein weiteres Lichtsignal ist notwendig, damit der Nodus zum Primordium anwächst, wo all die Gewebe vorgebildet sind, die den Pilz zusammensetzen. Aber dieses letzte Lichtsignal ist notwendig, ansonsten findet Bleichwuchs statt, mit langen bleichen Stielen („etiolated stipes“) und unfertigen Hüten.

Nach einer weiteren Dunkelperiode wird Licht benötigt, um Karyogamie und Meiose in den Probasidien zu vollenden. Dann reift nach 48

Besatz verliert sich aber bei aufgeschirmten Exemplaren sehr bald und ist nur noch partiell oder gar nicht mehr vorhanden. Die Velumfasern können leicht abgestreift werden.

Lamellen im Primordialstadium weißlich, beim Aufschirmen grau, bald schwarz, schmal, gedrängt, mit heller Schneide.

Stiel 50-10 x 2,6 mm, gegen die Basis erweitert, Basis selbst wenig verdickt Stielfarbe weiß. Die Stiele sind innen hohl und außen lange mit auffälligen, abstehenden Flocken bzw. Fasern besetzt, die später verschwinden.

Geruch unauffällig. Sporenpulver in Masse dunkelst schwarzbraun bis schwarz, mit schwa-

chem Violettstich. Hutvelum aus + zylindrischen bis etwas aufgeblasenen Hyphen, die an den Septen deutlich eingeschnürt sind 15-45 (-70) µm breit, Endzellen gelegentlich konisch auslaufend. Cheilozystiden rundlich bis sack- oder tropfenförmig, selten schlauchartig länglich, 25-40 µm breit. Basidien 4sporig, teils etwas eingeschnürt, ca. 28 x 8,5 µm. Sporen 12,5-14,5 (-15,5) x 7-8 (-9) µm, fast schwarz, bis ganz schwarz, zylindrisch ellipsoid, walzenförmig bis flach eiförmig; Keimporus + zentral bis schwach exzentrisch.

Standort: Einzeln oder gesellig, manchmal fast büschelig, meist auf älteren Misthaufen, besonders an deren Rand. Die Art ist nur in den ersten Morgenstunden in voller Entfaltung zu finden, und schon gegen 10.00 Uhr sind die meisten Fruchtkörper zur Unkenntlichkeit eingekollt, zusammengesackt.

Pleurocystiden wurden in dem Enderle vorliegenden Material nicht festgestellt. Orton & Watling konnten ebenfalls keine finden, doch stellte Bender gelegentlich welche fest. Nach Moser (1978) wachsen diese Tintlinge nicht auf Mist, sondern „auf modrigen Pflanzenresten“. Bender fand sie auch auf verfäulenden Strohballen.

Literatur.: MONTAG K (1996): Pilze auf Pferdemit. Der Tintling 4: 9-16

Der graue Tintling ist durch seine intensiv graue Hutfarbe, seine reichlichen weißen Velumflocken und seinen struppigen, weißen + wurzelnden Stiel gut erkennbar.

Großhütiger Mist-Tintling *Coprinus macrocephalus*



Stunden der voll entwickelte Fruchtkörper heran und löst sich schließlich auf (Autolyse). Synchron haben sich die Basidien entwickelt und im Gleichtakt haben sich die meiotischen Teilungen des diploiden Zellkerns vollzogen, die sich dann paarweise in den vier reifen Basidiosporen wiederfinden CLEMENÇON (1997), BOULIANNE ET AL. (2000), KÜES (2000).

Auf der Hutoberfläche des Pilzes findet sich ein flauschiger Schleier, das Velum. Darunter ist die rigide Cortex des Hutes, die das Lamellengewebe stützt, welches die Trama, das Subhymenium und das Hymenium enthält CLEMENÇON (1997). Sowohl Cgl-1 und Cgl-2 werden in den verschiedenen Geweben in relativ gleichen Anteilen gefunden. Die höchsten Anteile finden sich im Velum, in den äußersten Schichten des Stieles, dem Lipsanoblem CLEMENÇON (1997), die niedrigsten Mengen in den Lamellen selbst und in den Basidien überhaupt nicht BOULIANNE ET AL. (2000).

5. Physalohyphen

Eine vegetative Hyphenzelle kann durch Vergrößerung der Vakuole beträchtlich anschwellen. Durch den steigenden Turgor, infolge einer gewaltigen Wasseraufnahme, dehnt sich die Zelle wie ein Ballon aus. Bei den aufgeschirmten Hymenomycten besteht das Plektenchym des Fruchtkörpers aus solchen turgeszenten Zellen. Der physiologische Sinn der Physalohyphen der Fruchtkörpertrama liegt in der raschen Entfaltung vorgebildeter Geflechte und Organe. Diese werden während der Primordialentwicklung aus generativen Hyphen angelegt. Das Aufschirmen eines Blätterpilzes wird vorwiegend durch dieses „Aufpumpen“ mit Wasser bewerkstelligt.

G Die Physalohyphen erlauben eine rasche Vergrößerung des Volumens und der Oberfläche bei einer konstanten oder nur noch geringfügig erhöhten Biomasse CLEMENÇON (1997).

6. Basidien

Die Basidien von *C. cinereus* sind die einzigen Zellen, die sich übereinstimmend entwickeln. Probasidien können in ihrer Entwicklung gestoppt werden. Ist die Meiose aber erst einmal eingeleitet, dann reifen die Basidien konsequent autonom und endotropisch heran. Die Basidie erhebt sich gewöhnlich als endständige Zelle von einem Hyphenast und ist von der darunter liegenden Zelle durch ein Septum mit

einem Doliporus abgetrennt.

Das Zytoplasma in der Probasidie ist noch relativ einfach mit zahlreichen freien Ribosomen, wenigen Vakuolen, Mitochondrien und limitiertem endoplasmatischem Retikulum. Zur Zeit der Kernfusion findet sich Glycogen an der Basis der Basidie. Wenn die Basidiosporen sich ausbilden, zeigt sich wiederum an der Basis eine Vakuole, die sich allmählich ausbreitet und schließlich die gesamte Zelle füllt. Die Bildung der Basidiosporen beginnt mit der Entwicklung der Sterigmen. Diese beginnen als breite Beulen und verlängern sich vergleichbar dem Spitzenwachstum einer Hyphle. Die Zellwand der Sterigmen ist dreilagig wie die Basidien-Wand, nur dünner. Es ist nicht klar, ob die Sterigmenwand eine Fortsetzung der Basidien-Wand ist. Die Sporenwand jedenfalls ist vielschichtig und verändert sich ständig während des Entwicklungsprozesses. Während der Sporenbildung orientieren sich zahlreiche Mikrotubuli longitudinal in den Sterigmen, und Golgi-Vesikel bringen Kohlenhydrate heran, damit sich Sporen und Sporenwand entwickeln können. Die meisten Hymenomycten schließen den beiden meiotischen Teilungen eine dritte Kernteilung an. Die dritte Kernteilung findet oft gerade unter den Sterigmen oder sogar in ihnen statt. Verschiedene Möglichkeiten beschreibt CLEMENÇON (1997): manche Sporen enthalten zwei Kerne, vielfach verkümmern aber vier von acht haploiden Kernen.

Ethymologie:

dolium = großer Krug ꝛ Dolipores Septum
 legere = auswählen
 alloioz, alloios = verschieden ꝛ Allel
 dinh, dine = Strudel, Wirbel ꝛ Dinophyten
 genea, genea = Geschlecht, Stamm
 genoz, genos = Sprößling ꝛ Genetik
 karpoz, karpas = Frucht; joroz, phoros = tragend,
 Abgabe ꝛ Karpophor = Fruchträger
 karuon, karuon = Nußkern
 lemma, lemma = Eierschale; blhma, blema =
 Wurf mit Würfeln ꝛ Lemma|blem, Velum univer-
 sale
 meiuo, meioo = verkleinert werden ꝛ Meiose
 onjwz, onthos = wirklich, wahrhaft, absolut
 plektoz, plektos = geflochten; encew, enchyos=
 eingießen, füllen ꝛ Plektenchym
 julon, phylon = Geschlecht, Familie
 jragma, phragma = Zaun, Mauer ꝛ Phragmo|Ba-
 sidiomycten - Epiphragma der Schnecken
 jusa, physa = Blase ꝛ Nachtschattengewächs

Physalis alkekengi L. (Wilde Blasenkirscbe)
juton, phyton = Gewächs, Pflanze Æ Präfix:
Phyto|, compartiment (franz.) = abgeteiltes Feld,
Zugabteil

Literatur:

ARNOLD GRW (1993): Das System der Pilze - in Weber: Allgemeine Mykologie. G. Fischer
ASGEIRSDOTTIR SA, HALSALL JR, CASSELTON LA (1997): Expression of two closely linked hydrophobin genes of *Coprinus cinereus* in monokaryon-specific and down-regulated by the oid-1 mutation. *Fungal genet Biol* 22 (1): 54-63
BARTNICKI-GARCIA S (1999): Glucans, Walls, and Morphogenesis: On the contributions of J.G.H. Wessels to the golden decades of fungal physiology and beyond. *Fungal Genetics and Biology* 27: 119-127 - Academic Press
BOULIANNE RP, LIU Y, AEBI M, LU BC, KUES U (2000): Fruiting body development in *Coprinus cinereus*: regulated expression of two galectins secreted by a non-classical pathway. *Microbiology* 146 (Pt 8): 1841-1853
BRESINSKY A, KREISEL H & PRIMAS A (1995): Mykologische Standortkunde. Regensburger Mykologische Schriften, Band 5
BRESINSKY A (1996): Abstammung, Phylogenie und Verwandtschaft im Pilzreich. *Z. Mykol* 62/2: 147-168
CLEMENÇON H (1994): Der Nodus und Organogenese während der Frühen Fruchtkörperentwicklung von *Psilocybe cyanescens*. *Z. Mykol.* 60 (1): 49-68
CLEMENÇON H (1997): Anatomie der Hymenomyceten. Eine Einführung in die Cytologie und Plectologie der Hymenomycetes. F. Flück-Wirth, CH Teufen
COOPER DNW, BOULIANNE RP, CHARLTON S, FARRELL EM, SUCHER A, LU BC (1997): Fungal Galectins, Sequence and Specificity of two Isolectins from *Coprinus cinereus*. *J Biol Chem* 272 (3): 1514-1521
COOPER DNW & BARONDES SH (1999): God must love galectins; He made so many of them. *Oxford University Press, Glycobiology* 979-984
DÖRFELT H (1989): Lexikon der Mykologie. Fischer
HERDER (1984): Lexikon der Biologie
ILLIES J (1983): Der Jahrhundert-Irrtum, Würdigung und Kritik des Darwinismus. Umschau Verlag
HOEK CHR VAN DEN, JAHNS HM & MANN

DG (1993): Algen, 3. Auflage, Thieme
KRIEGLSTEINER GJ, BENDER H & ENDERLE M (1982): Studien zur Gattung *Coprinus*. *Z Mykol* 48(1): 65-88
KREISEL H (1969): Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze
KUES U, GRANADO JD, HERMANN R, BOULIANNE RP, KERTESZ-CHALOUPOKOVA K, AEBI RP (1998): The A mating type and blue light regulate all known differentiation processes in the basidiomycete *Coprinus cinereus*. *Mol Gen Genet* 260 (1): 81-91
KUES U (2000): Life history and development processes in the basidiomycete *Coprinus cinereus*: Microbiology and Molecular Biology Reviews 64 (2): 316-353
KUES U & LIU Y (2000): Fruiting body production in basidiomycetes. *Appl Microbiol Biotechnol* 54 (2): 141-152
MHK- MICHAEL E, HENNIG B & KREISEL H (1983): Handbuch für Pilzfreunde. G. Fischer
MONTAG K (1996): Pilze auf Pferdemeist. *Der Tintling* 4: 9-20
MÜLLER E & LOEFFLER W (1992): Mykologie. G. Thieme Verlag
RABINOVICH GA, RIERA CM, LANDA CA, SOTOMAYOR CE (1999): Galectins: a key intersection between glycobiology and immunology. *Braz J Med Biol* 32 (4): 383-393
SCHERRER S, DE VRIES OM, DUDLER R, WESSELS JG, HONEGGER R (2000): Interfacial self-assembly of fungal hydrophobins of the lichen-forming ascomycetes *Xanthoria parietina* and *X. ectaneoides*. *Fungal Genet Biol* 30 (10): 81-93
SCHWANTES HO (1995): Biologie der Pilze. Verlag E. Ulmer
SMITH G (1969): An Introduction to Industrial mycology. 6th edition. E Arnold Publishers
STRASBURGER (1998): LEHRBUCH DER BOTANIK. G. Fischer Verlag
WEBER H, Herausgeber (1993): Allgemeine Mykologie. G. Fischer Verlag
WESSELS JGH & SIETSMAN JH (1981): Cell wall synthesis and hyphal morphogenesis. A new model for apical growth. In *Cell Walls 1981* (DG Robinson and JH Quader, Eds.), pp 135-142.
WESSELS JGH (1986): Cell wall synthesis in apical hyphal growth. *Int. Rev. Cytol.* 104: 37-79
WESSELS JGH (1999): Fungi in their own right. *Fungal Genetics and Biology* 27: 134-145
WIRTH V (1995): Flechtenflora, 2. Auflage, Verlag E. Ulmer