Translokation von Mannitol im Fruchtkörper von Agaricus bisporus

Autor(en): **Rast, Dora**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **76 (1966)**

PDF erstellt am: **29.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-53569

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Translokation von Mannitol im Fruchtkörper von Agaricus bisporus

Von *Dora Rast*

Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich

Manuskript eingegangen am 6. April 1966

Einleitung

Aufgrund von Untersuchungen über das Verteilungsmuster von Mannitol im Fruchtkörper von *Agaricus bisporus* wurde die Vermutung ausgesprochen, dass es sich bei diesem Zuckeralkohol um ein translozierbares Kohlenhydrat handelt (Rast, 1965). Während über den Transport körpereigener organischer Substanzen (wie Trehalose, Mannit, Harnstoff usw.) in Basidiokarpen bis jetzt keine experimentellen Befunde vorliegen, zeigten Schütte (1956) und Kritskii et al. (1965) Translokation von Farbstoffen bzw. von als Phosphat gefüttertem ^{32}P im Fruchtkörper von *A. bisporus*. Ein Transport von ^{32}P und von Methylenblau erfolgt auch im Sporokarp von *Lentinus tigrinus* (Littlefield et al., 1965).

Dieser Stofftransport ist nach Schütte in den reifen Fruchtkörpern der Agaricales auf die der zentralen Höhle des Stieles direkt benachbarte Zone beschränkt, deren Hyphen denjenigen der übrigen Stielpartien anatomisch gleich sind. Der Autor spricht deshalb von einer «physiologischen Verschiedenheit» des die Farbstoffe leitenden Plectenchyms. Auch bei *L. tigrinus* ist die Translokation von Methylenblau ausschliesslich, diejenige von ^{32}P vorwiegend im Stielzentrum lokalisiert (Littlefield et al.). Hier lässt sich jedoch im Gegensatz zu den Agaricales eine deutliche anatomische Differenzierung der translozierenden Teile feststellen. Kritskii et al. fanden zwei Wege der Translokation von ^{32}P im Sporokarp von *A. bisporus*, und zwar eine äussere, wichtigere Route, welche von der Stielbasis durch den Cortex des Stieles und das Velum direkt in die äussersten Hutpartien führt, und eine innere, weniger Substanz fördernde, welche sich vom Stielzentrum bis zu dem über den Lamellen liegenden Plectenchym erstreckt.

Farbstoffe scheinen direkt mit dem Transpirationsstrom verfrachtet zu werden; in wasserdampfgesättigter Atmosphäre findet nach Littlefield et al. keine Translokation von Methylenblau statt (vgl. hingegen Schütte). Obschon die Transpiration auch beim Transport von ^{32}P von Bedeutung ist, müssen hier jedoch neben «passiven» auch «aktive» Vor-

gänge eine Rolle spielen, da Translokation von ^{32}P selbst bei Fehlen eines Wasserdampfdefizites festzustellen ist, während eine solche in toten Sporokarpen praktisch unterbleibt (Littlefield et al.). Als Beweis für eine direkte Beziehung zwischen «aktiven» Transportvorgängen und damit verbundenem zusätzlichem Energiebedarf führen diese Autoren die von ihnen festgestellte erhöhte Atmungsintensität in den leitenden Zentralpartien von *L. tigrinus* an, während Kritskii et al. eine wegen des leichten Zutrittes von Luft geförderte Atmung im Cortex des Stieles und des Hutes für die in diesen Teilen erhöhte Translokation verantwortlich machen.

Es ist das Ziel der vorliegenden Arbeit zu zeigen, dass Mannitol eine im Fruchtkörper von *A. bisporus* translozierbare Substanz darstellt, die approximative Translokationsrate in wasserdampfgesättigter Atmosphäre zu bestimmen, den Transportweg innerhalb des Sporokarps zu lokalisieren und die experimentellen Resultate mit dem Feinbau von Stiel- und Hutplectenchym in Beziehung zu setzen. Schliesslich sollen die für den Transport von Mannitol möglichen Translokationsmechanismen diskutiert werden.

Material und Methoden

Pflanzenmaterial

Als Versuchsobjekt dienten frisch gepflückte Fruchtkörper von *Agaricus bisporus* Sing. des ersten Triebes, kurz vor dem Öffnen des Velum partiale. Es kamen ausschliesslich Sporokarpen mit unverletzter Stielbasis und intakter Pseudorhiza zur Verwendung.

Applikation des Tracers

Die Basidiokarpen wurden einzeln in wässerige Lösungen von Mannitol-l-^{14}C so eingestellt, dass sie weder Gefässboden noch -wände berührten. Lediglich die sich an der Pseudorhiza befindenden Mycelbüschel tauchten in die Futterlösung, welche eine Aktivität von 1 μC/ml und eine Konzentration von 1 mg/ml aufwies. Die Exposition erfolgte in wasserdampfgesättigter Atmosphäre.

Herstellen der Makroautoradiographien

Nach der Fütterung wusch man die Pilze sorgfältig ab, teilte sie der Länge nach und stellte von einander entsprechenden Hälften Längs- bzw. Querschnitte von 1 mm Dicke her. Diese wurden auf grobes Filterpapier gelegt und während etwa 2 h bei 50 ° unter mehrmaligem Wechseln des Absorbens angetrocknet, dann auf feines Filterpapier übertragen und

2–3 h bei 60° im Trockenschrank gehalten. Da die Pseudorhiza («Wurzelstock») nach dem Trocknungsprozess dicker als die andern Teile des Schnittes ist, so dass die Objekte dann auch unter Anwendung von Druck dem Röntgenpapier nicht glatt und gleichmässig aufliegen, wurde diese vor oder nach dem Trocknen ganz oder teilweise entfernt.

Legt man das Röntgenpapier (Agfa) auf die mit den Schnitten belegten Glasscheiben und hält es mittels einer zweiten Platte in Position, so erhält man in spiegelbildlicher Darstellung die Radioaktivitätsverteilung innerhalb der Sporokarpen.

Als Entwickler diente Kodak-D-19b; fixiert wurde mit Kodak «Unifix».

Experimentelle Resultate

Eine erste, nicht unter genau kontrollierten Feuchtigkeitsbedingungen durchgeführte Versuchsserie zeigte, dass alle Teile des Basidiokarps von dem durch die basalen Mycelbüschel des «Wurzelstocks» aufgenommenen Mannitol erfasst wurden. Dabei schien der Transport bevorzugt in der Cortikalpartie des Stieles zu erfolgen. Diese Translokationsroute führt weiter durch das Velum in das Hutplectenchym und konnte dort nicht genau lokalisiert werden. Auf einem zweiten Weg wurde der Tracer direkt durch das Stielzentrum zu dem über den Lamellen liegenden Plectenchym geleitet. Aufgrund der Ergebnisse dieser orientierenden Vorversuche ergab sich die in Abbildung 1 schematisch dargestellte Hypothese für die Lokalisation des Transportes von Mannitol im Champignonfruchtkörper.

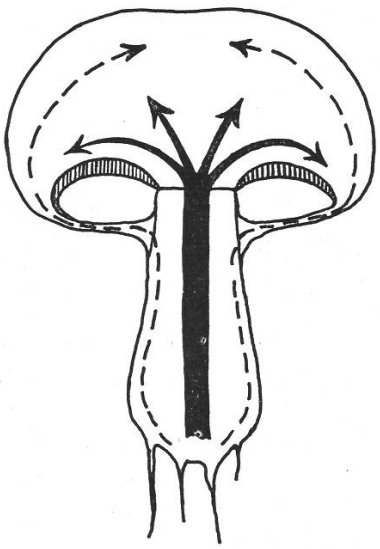

Abbildung 1

Schematische Darstellung der Translokationswege von Mannitol im Fruchtkörper von *A. bisporus*

— — — — Randtranslokation; ———— zentrale Translokation

Dass dieses Translokationsschema den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, zeigen die Ergebnisse einer zweiten, unter genau kontrollierten Bedingungen durchgeführten Versuchsserie. Hierbei wurden Sporokarpen während verschieden langer Zeitdauer (1, 3, 6, 12 und 24 h) mit radioaktivem Mannitol gefüttert und nachher Serienschnitte der Fruchtkörper hergestellt. Aus Abbildung 2 ist ersichtlich, dass die Translokation in der ersten Zeit nach Aufnahme des Tracers vorwiegend in den peripheren Teilen des Stieles erfolgt. Nach 60 min kann man jedoch auch schon geringe Radioaktivität im Pileus feststellen, was an der leichten Schwärzung des Hutplectenchyms zu erkennen ist. Die Translokationsrate von Mannitol im Fruchtkörper von *A. bisporus* beträgt demnach 2–3 cm/h in

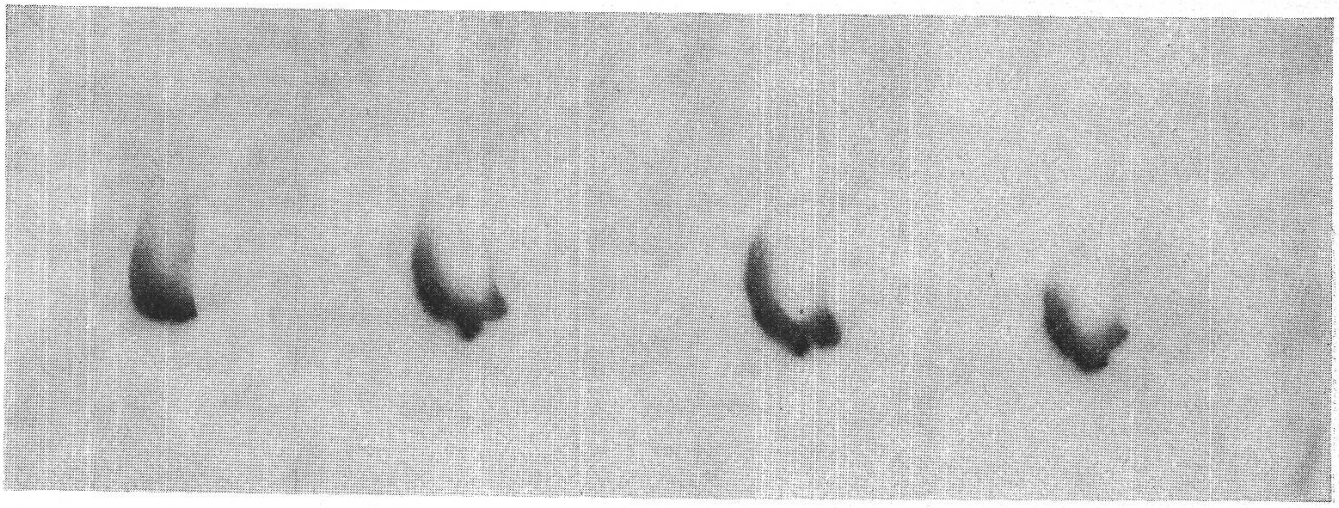

Abbildung 2

Makroautoradiographien ± zentraler Längsschnitte einer Hälfte eines mit ^{14}C-Mannitol gefütterten Fruchtkörpers. Versuchsdauer: 1 h

wasserdampfgesättigter Atmosphäre. (Mit inaktiver Lösung gefütterte und nach dem Standardverfahren exponierte Schnitte rufen auf dem Röntgenpapier keine Artefakte hervor.)

Verarbeitet man die Fruchtkörper nach dreistündiger Versuchsdauer, so erhält man mit Ausnahme einer höhern Schwärzungsintensität im Pileus im Prinzip gleiche Autoradiographien wie nach einstündiger Applikation des Tracers. Nach einer Fütterungszeit von 6 h hingegen sind Stiel, Schleier, Hut und Lamellen auf dem Röntgenpapier photographisch genau dargestellt, wobei die grösste Schwärzung in der basalen Hälfte des Stieles, die geringste in den Lamellen festzustellen ist.

Betrachtet man Autoradiographien aufeinanderfolgender Querschnitte von Sporophoren, deren Pseudorhiza während 12 h in die Tracerlösung eingetaucht war (vgl. Abb. 3), so sieht man an der Stielbasis noch

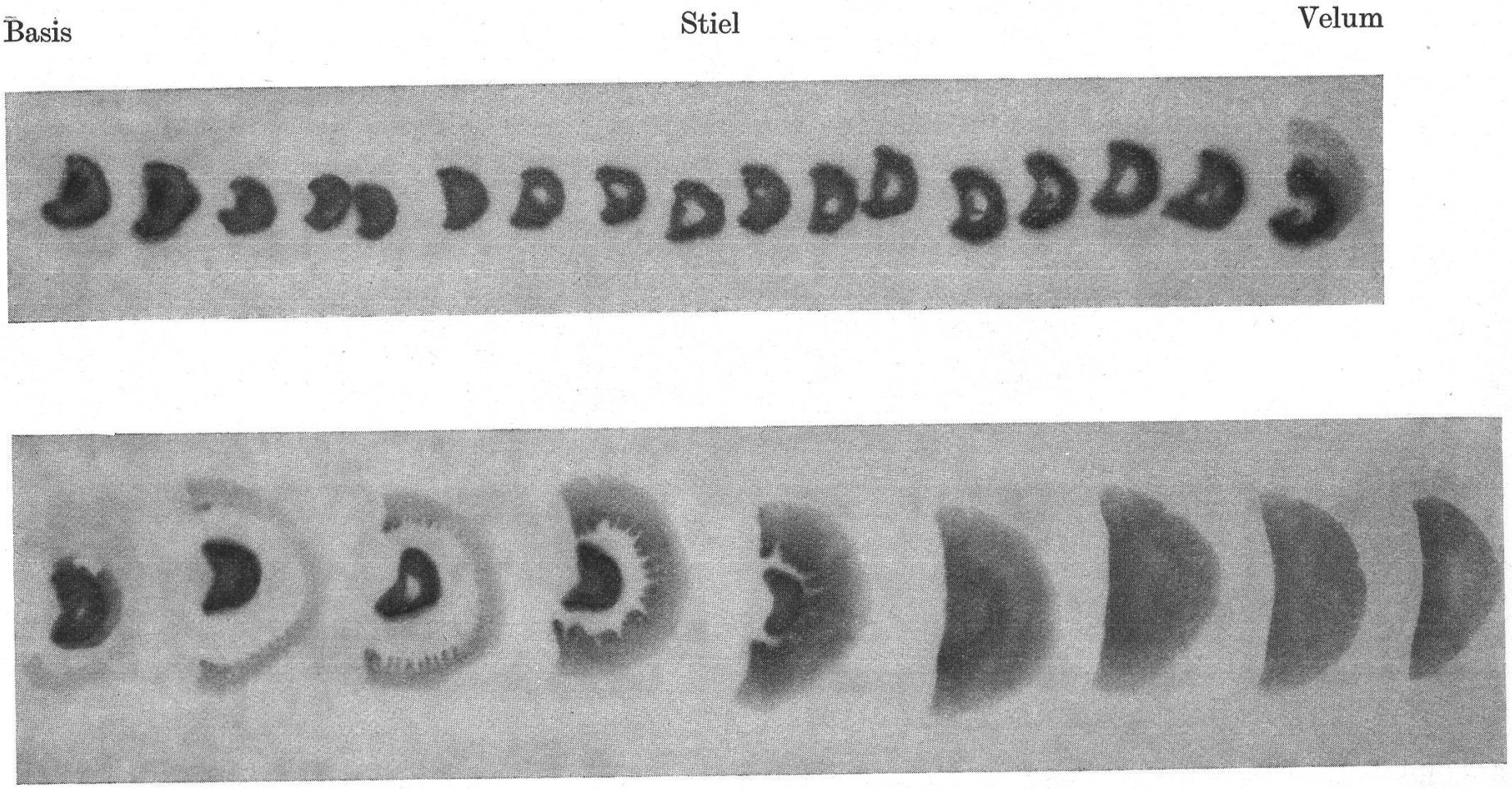

Abbildung 3

Autoradiographien aufeinanderfolgender Querschnitte einer Hälfte eines mit ^{14}C-Mannitol gefütterten Sporokarps. Versuchsdauer: 12 h

deutlich den cortikalen und den zentralen Translokationsweg. Obschon letzterer, wie ein Vergleich mit Abbildung 2 zeigt, im Verhältnis zur Randtranslokation zeitlich verzögert auftritt, scheint er aufgrund der Schwärzungsintensität in bezug auf die translozierte Substanzmenge keineswegs von geringerer Bedeutung zu sein. Ein Lateraltransport zwischen den beiden Translokationswegen im apikalen Drittel des Stieles ist zudem nicht auszuschliessen. Bei der weissen, rundlichen Stelle in den Autoradiographien von Querschnitten aus den beiden obern Dritteln des Stieles handelt es sich um einen der in diesem Entwicklungsstadium häufig auftretenden Hohlräume. Obschon die Schwärzung des Schleiers auf der Autoradiographie relativ gering ist, dürfte die sich im Velum befindende Radioaktivität bedeutend höher sein. Der Schleier ist ja dünner als die gewählte Schnittdicke (1 mm im frischen Zustand), so dass er während des Trocknungsvorganges nicht richtig gepresst wird, unregelmässig zusammenschrumpft und dann dem Röntgenpapier nicht so gleichmässig aufliegt wie Stiel- und Hutplectenchym. Da das Velum nicht ganz horizontal verläuft, ist es ferner kaum möglich, Schnitte herzustellen, die den ganzen Schleier enthalten. Neben der Akkumulation radioaktiver Substanzen im Stiel ist auf den Querschnitten auch eine solche in den Lamellen festzustellen, während sich im Huttrama eine diffuse Verteilung der Radioaktivität ohne Akkumulationseffekt ergibt.

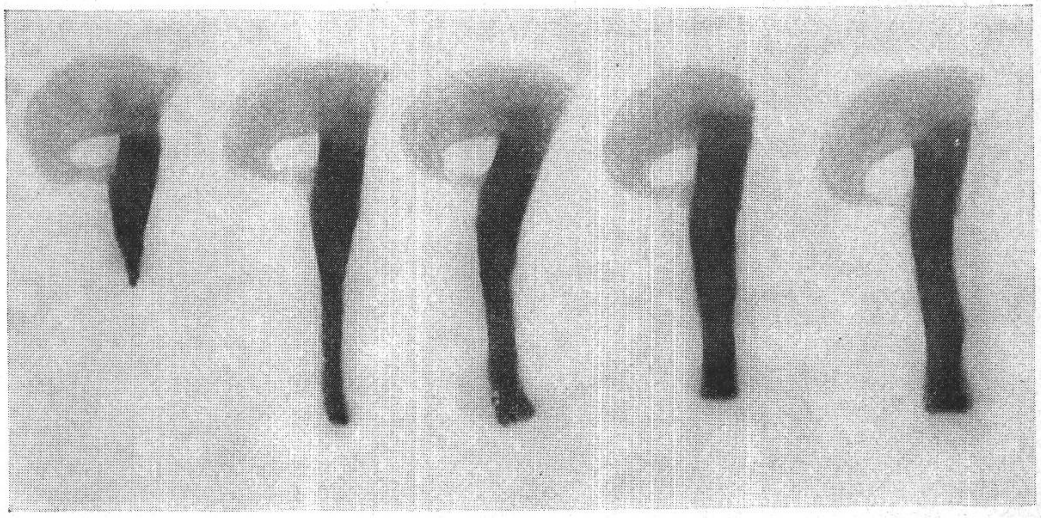

Abbildung 4

Autoradiographien aufeinanderfolgender Längsschnitte einer Hälfte eines mit ^{14}C-Mannitol gefütterten Sporophors. Versuchsdauer: 12 h

Bei den Autoradiographien der entsprechenden Längsschnitte (Abb. 4) lässt sich an der Grenze zwischen Stiel- und Hutplectenchym eine starke Abnahme der Schwärzungsintensität feststellen. Es scheint, dass der Übergang vom Stiel in den Pileus für den Translokationsstrom ein Hin-

dernis darstellt. Die in den Autoradiographien der dazugehörigen Querschnitte festgestellte starke Akkumulation von Radioaktivität in den Lamellen ist hier jedoch nicht sichtbar. Dies ist darauf zurückzuführen, dass sie wegen ihrer geringen Dicke, ähnlich wie das Velum auf Querschnitten, hier nicht so glatt aufliegen können wie Stiel- und Hutplectenchym.

Nach 24 h Fütterungsdauer erhält man keine weiteren Veränderungen der Radioaktivitätsverteilung innerhalb des Sporokarps. Wie im Versuch, welcher Abbildung 3 und Abbildung 4 zugrunde liegt, ergibt sich eine starke Akkumulation radioaktiver Substanz im Stiel und eine im Verhältnis zum äussern Huttrama erhöhte Schwärzungsintensität in dem direkt über den Lamellen liegenden Raum. Die Anhäufung von ^{14}C in den Lamellen ist jetzt jedoch so gross, dass sie selbst auf den Autoradiographien der Längsschnitte zu erkennen ist.

Diskussion

Die experimentellen Resultate zeigen das Vorhandensein zweier Wege für die Translokation von Mannitol im Sporokarp von *A. bisporus*. Diese sind im wesentlichen mit denjenigen identisch, welche Kritskii et al. für den Transport von ^{32}P im Champignonfruchtkörper postulierten. Während diese Autoren jedoch den äussern Translokationsweg als von der Stielbasis via Stielcortex und Velum in die «Haut» des Pileus führend beschreiben, war eine solche Lokalisation des Mannittransportes im Hut nicht möglich. Dass Schütte bei den Agaricales Translokation von Farbstoffen lediglich im zentralen Teil des Stieles nachweisen konnte, stellt keinen Widerspruch zu unsern Resultaten dar; dort lagen ja, abgesehen von der Verschiedenheit des verwendeten Tracers, wesentlich andere Aufnahme- und Transportbedingungen vor.

Die nach langer Inkubationszeit feststellbare Akkumulation von ^{14}C-Mannitol im Stiel (vgl. Abb. 4) ist wahrscheinlich auf die verschiedene anatomische Feinstruktur von Stiel- und Hutplectenchym zurückzuführen. Wie Manocha (1965) zeigte, besteht das Scheingewebe des Stieles von *A. campestris* aus lose angeordneten, länglichen Hyphen von rundlichem Querschnitt, in welchen sich grosse Mengen granulärer Partikel (wahrscheinlich Reservestoffe) befinden. Zwischen diese Fundamentalhyphen sind sehr lange fadenähnliche Zellen eingebettet. Diese fehlen in dem sonst ähnlich dem Stielgewebe aufgebauten Pileusplectenchym. Wegen der in beiden Zelltypen vorhandenen septalen Porenapparate, welche potentielle Transportwiderstände der Querwände auf jeden Fall reduzieren, wäre vertikale Translokation prinzipiell in beiden Hyphentypen möglich. Nimmt man jedoch an, dass der Transport des gefütterten

Mannitols vorwiegend in den langen, grossen Interzellularräumen benachbarter Fadenzellen erfolgt, so lässt sich die Stauung radioaktiver Substanz beim Übergang vom Stiel in den Hut, wo die erwähnten Fadenhyphen ja ihr Ende finden, leicht erklären.

Die hier festgestellte Translokationsrate von Mannitol (2–3 cm/h) ist um die Hälfte kleiner als die Durchschnittswerte für die Translokation von Farbstoffen bei den Agaricales. Bei den letztern Angaben handelt es sich jedoch um Transportgeschwindigkeiten in nicht wasserdampfgesättigter Atmosphäre, so dass die von Schütte angegebenen Werte nur bedingt mit den unsrigen verglichen werden können.

Kritskii et al. halten es für wahrscheinlich, dass als Phosphat gefüttertes ^{32}P in den beiden erwähnten Transportrouten in Form chemisch verschiedener Substanzen vorhanden ist. Analoge Verhältnisse sind bei dem in den hier beschriebenen Experimenten verwendeten Tracer nicht anzunehmen, da Mannitol, wie Bidwell und Ghosh (1962) bei *Fucus vesiculosus* nachwiesen, metabolisch relativ inert ist. Dies gilt nach unsern Versuchen mit ^{14}C-markiertem Mannitol auch für den Stoffwechsel des Hexits im Fruchtkörperplectenchym von *A. bisporus* (Rast, 1965; unveröffentlicht).

Buller (1958) sieht im strömenden Protoplasma das Translokationsmedium für Nährstoffe, während Schütte (1956) eine kausale Beziehung zwischen Protoplasmaströmung und Translokation als nicht gegeben betrachtet. Da alle die Transpiration beeinflussenden Faktoren gleichsinnig auf den Transport von Farbstoffen einwirken, nimmt letzterer Autor an, dass diese mit dem Translokationsstrom verfrachtet werden. Transpiration soll ebenso wie der damit im Zusammenhang stehende Transport von Fluoreszein selbst in wasserdampfgesättigter Atmosphäre erfolgen, woraus Schütte den Schluss zieht, dass die Transpiration bei den Agaricales mehr als einen bloss physikalischen Prozess darstelle. Littlefield et al. konnten in *L. tigrinus* jedoch bei Wasserdampfsättigung der die Sporokarpen umgebenden Luft keine Translokation von Methylviolett feststellen. Ob Mannitol mit der Plasmaströmung oder im Transpirationsstrom transportiert wird, kann aufgrund der vorliegenden Versuche nicht entschieden werden. Auf jeden Fall muss es sich sowohl bei der Aufnahme als auch bei der Translokation des Tracers um aktive, d.h. metabolische Vorgänge handeln, da sich die Sporokarpen in H_2O-gesättigter Atmosphäre befanden und nur mit den sich an der Stielbasis befindenden Mycelfäden in die Mannitollösung eintauchten, so dass bloss physikalische Phänomene der Translokation, wie z.B. Kapillarität usw., als allein den Transport bewirkende Faktoren nicht in Betracht kommen.

Zusammenfassung

Es wird gezeigt, dass Mannitol eine im Fruchtkörper von *Agaricus bisporus* translozierbare Substanz darstellt. Der Transport des Hexits geht auf zwei räumlich getrennten Bahnen mit einer Geschwindigkeit von 2–3 cm/h (in wasserdampfgesättigter Atmosphäre) vor sich. Die experimentellen Resultate werden mit der Feinstruktur von Stiel- und Hutplectenchym in Beziehung gesetzt und mögliche Translokationsmechanismen diskutiert.

Summary

It is shown that mannitol can be translocated in the fruiting body of *Agaricus bisporus*. This transport proceeds through two distinct routes within the sporophore, at a rate of approximately 3 cm per hour in water-saturated atmosphere. The experimental results are brought in connection with the fine structure of the fruiting body and possible translocation mechanisms are discussed.

Dem Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und dem E.-*Hauser*-Champignonlaboratorium, Gossau ZH, sei für finanzielle Beiträge an diese Arbeit bestens gedankt. Ferner möchte ich Fräulein E. Szönyi für gewissenhafte technische Assistenz und Frau J. Kalmar für die Übersetzung russischer Originalarbeiten meinen herzlichen Dank aussprechen.

Literatur

Buller A.H.R. 1958. Researches on fungi *V*: Hyphal fusions and protoplasmic streaming in the higher fungi, together with an account of the production and liberation of spores in *Sporobolomyces*, *Tilletia* and *Sphaerobolus*. Hafner Publ., New York. 416 S.

Bidwell R.G.S. und N.R. Ghosh. 1962. Photosynthesis and metabolism in marine algae. IV. The fate of C^{14}-mannitol in *Fucus vesiculosus*. Canad. J. Bot. **40**, 803–807.

Kritskii M.S., S. Kulaev, L.M. Klebanova und A.N. Beloserskii. 1965. On the two ways of phosphate transportation in the plant bodies of *Agaricus bisporus*. Dokl. Akad. Nauk SSSR **160**, 949–952.

Littlefield L.J., R.D. Wilcoxson und T.W. Sudia. 1965. Translocation in sporophores of *Lentinus tigrinus*. Am. J. Bot. **52**, 599–605.

Manocha M.S. 1965. Fine structure of the Agaricus carpophore. Canad. J. Bot. **43**, 1329–1334.

Rast D. 1965. Zur stoffwechselphysiologischen Bedeutung von Mannit und Trehalose in *Agaricus bisporus* (eine gaschromatographische Studie). Planta **64**, 81–93.

Schütte K.H. 1956. Translocation in the fungi. New Phytol. **55**, 164–182.