

Struktur, Funktion und Ökologie der arbuskulären Mykorrhiza

Arthur Schüßler*

Zusammenfassung

70-90 % der Höheren Landpflanzen sind mit Pilzen in Form einer arbuskulären Mykorrhiza (AM) vergesellschaftet, einer seit mehr als 400 Millionen Jahren existierenden Symbiose. Es ist bereits anhand dieser Zahlen offensichtlich, dass pilzliche Wurzelsymbionten eine enorme ökonomische und ökologische Bedeutung haben. Die Pilzpartner in der AM nehmen anorganische Nährstoffe und Wasser aus dem Boden auf und stellen diese der Pflanze zur Verfügung. Im Gegenzug erhalten sie von der Wirtspflanze die benötigten Kohlenhydrate. Durch diesen ausgeprägten bidirektionalen Nährstofftransport spielen AM-Pilze eine wichtige Rolle in den globalen Stoffkreisläufen von Phosphor (P), Stickstoff (N) und Kohlenstoff (C). Aufgrund ihrer zentralen Stellung an der Schnittstelle Boden-Pflanze prägen sie zudem direkt und indirekt die Diversität und Produktivität von Pflanzengemeinschaften. Darüber hinaus können AM-Pilze die Resistenz von Pflanzen gegenüber Pathogenen sowie Trockenstress erhöhen.

Trotz dieser bedeutenden Funktionen von AM-Pilzen, die wir in fast allen terrestrischen Ökosystemen finden, ist ihre Biodiversität in Bezug auf funktionelle und ökologische Aspekte wenig verstanden. Von den etwa 220 derzeit beschriebenen Arten (www.amf-phylogeny.com) ist die Mehrzahl noch nicht kultiviert und es wird vermutet, dass insgesamt weniger als 5 % der existierenden Artenvielfalt beschrieben ist. Vor diesem Hintergrund wird deutlich, dass die meisten AM-Pilzarten nicht aus Bodenproben identifiziert werden können. Um die wichtigen funktionellen und ökologischen Aspekte der AM-Pilzgesellschaften zu erkennen, die je nach Pflanze und Umweltbedingungen in ihrer Zusammensetzung variieren, ist es aber erforderlich, diese Gesellschaften in ihrer Umgebung zu charakterisieren. Da die AM-Pilze in Wurzeln morphologisch nicht identifiziert werden können, ist die Anwendung geeigneter molekularer Methoden, deren Entwicklung schnell voranschreitet, hierbei entscheidend.

Summary

Structure, function, and ecology of arbuscular mycorrhiza. Arbuscular mycorrhizal fungi are associated with 70-90 % of land plants in a symbiosis called arbuscular mycorrhiza (AM) that has existed for >400 million years. The economical and ecological importance of these ancient biotrophic plant-root symbionts is obvious, just by these numbers. AM fungi transfer inorganic nutrients and water to the plant and receive carbohydrates in exchange. By driving this bidirectional nutrient transport between soil and plants, they are highly relevant for global P, N and C cycles. Moreover, they affect directly and indirectly the diversity and productivity of land plant communities by their central role at the soil-plant interface. They can also improve host plant pathogen resistance and drought stress tolerance.

Despite the enormous role of AM fungi in the terrestrial ecosystems, their biodiversity in relation to functional aspects is little understood. From the approximately 220 currently described species (www.amf-phylogeny.com),

* Schüßler, Arthur, Dr., LMU München, Genetik, Biozentrum Martinsried, Großhaderner Straße 4, 82152 Planegg-Martinsried. E-Mail: arthur.schuessler@lmu.de

the majority have not yet been cultured. Described species represent only a small fraction of the AM fungi, probably less than 5 % of the existing diversity. Many species cannot be reliably identified from field samples and similar morphotypes of different species may often be erroneously determined as a single species. However, to uncover functional and ecological aspects of distinct AM fungal communities associated with different plants and/or under different environmental conditions, it is essential to detect those communities in the field. Suitable molecular methods are crucial to overcome the limitations of morphological identification, and are currently developed for application in close future.

Einführung

Bei der Mykorrhiza, d. h. der symbiontischen Assoziation von Pilz und Pflanzenwurzel, werden verschiedene Haupttypen unterschieden: die Ektomykorrhiza (vgl. Beitrag Agerer (2009) in diesem Band), die ericoide und Orchideenmykorrhiza sowie die arbuskuläre Mykorrhiza. Letztere ist der mit großem Abstand verbreitetste Typ: etwa 80 % der Gefäßpflanzen bilden eine arbuskuläre Mykorrhiza (AM), wobei diese Zahl sowohl für das Familien- als auch Art-Niveau gilt (Smith & Read 2008, Wang & Qui 2006). Der Pilz kolonisiert bei der AM die Wurzelrinde und dort auch die Pflanzenzellen, in denen er kleine, sehr fein verzweigte Strukturen bildet (Abb. 1). Dies sind die für die Symbiose namengebenden Arbuskeln, welche eine sehr große Oberfläche für bidirektionalen Stofftransport (und wahrscheinlich weitere Interaktionen) liefern. Generell sollte an dieser Stelle erwähnt werden, dass man bei der Beschreibung der Biologie der AM zur Generalisierung neigt. So gibt es z. B. auch AM-Assoziationen, in denen keine erkennbaren Arbuskel ausgebildet werden. Hier übernehmen wahrscheinlich andere Pilzstrukturen, z. B. die intrazellulären so genannten *Coils* oder auch interzellulär wachsende Hyphen, die entsprechenden Funktionen. Ähnliches gilt auch für andere Aspekte, wird aber der Einfachheit halber oft nicht erwähnt. Die evolutionären Linien innerhalb der AM-Pilze sind sehr alt, und zwischen solch alten Linien sind funktionelle Unterschiede zu erwarten. Man sollte sich also darüber im Klaren sein, dass viele Verallgemeinerungen auf der Untersuchung nur weniger Beispiele basieren. Auch im vorliegenden Beitrag können viele Differenzierungen nicht vorgenommen werden. Eine Übersicht über Mykorrhizen im Allgemeinen und die AM im Speziellen findet sich in Smith & Read (2008).

Beteiligte Pilze und Pflanzen

Die einzigen mikroskopischen Strukturen, anhand derer AM-Pilze morphologisch bis auf Artebene bestimmt werden können, sind die im Boden und manchmal auch in Wurzeln asexuell gebildeten Sporen. Nach einer zuvor eher artifiziellen Klassifizierung von Pilzen mit unseptiertem Myzel ist seit 2001 gesichert, dass die AM-Pilze eine monophyletische Gruppe darstellen. Sie wurden in ein neues Phylum, die Glomeromycota, gestellt und sind nicht, wie zuvor angenommen, mit bestimmten Zygomyceten nahe verwandt (Schüßler et al. 2001). Alle daraufhin untersuchten Arten in den Glomeromycota bilden AM aus, bis auf eine Ausnahme, *Geosiphon pyriformis*. Dieser Pilz geht eine Endosymbiose mit Cyanobakterien ein (Schüßler & Wolf 2005); die parallele Ausbildung einer AM ist möglich, aber bisher noch nicht gezeigt worden.

In einer Multigenanalyse wurde bestätigt (James et al. 2006), dass die Glomeromycota monophyletisch sind und wahrscheinlich einen gemeinsamen letzten Vorfahren mit den Asco- und Basidiomycota (zusammen manchmal in die Dikarya gestellt) haben. Dies ist aber nach wie vor nicht wirklich abgesichert, da die Topologie der frühen Abzweigungen in Pilz-Phylogenien kaum statistisch unterstützt ist. In jedem Fall aber entsprechen die AM-Pilze in ihrem Rang einem eigenen Phylum (Abb. 2) und das Taxon Glomeromycota ist mittlerweile in die Lehrbücher eingezogen (siehe z. B. Campbell & Reece 2005, Bresinsky et al. 2008, Lüttge et al. 2005).

Welche Pflanzen bilden arbuskuläre Mykorrhiza aus? Die große Mehrheit der Gefäßpflanzen; daher ist es einfacher aufzuzählen, welche Pflanzen keine AM bilden. Dies sind, wie oben bereits angedeutet, vor allem Vertreter der Ericales (ca. 12 000 Arten) und die Orchideen (ca. 30 000 Arten), aber auch einige weitere Gruppen, wie die Brassicaceae (Cruciferen) mit der Modellpflanze *Arabidopsis*

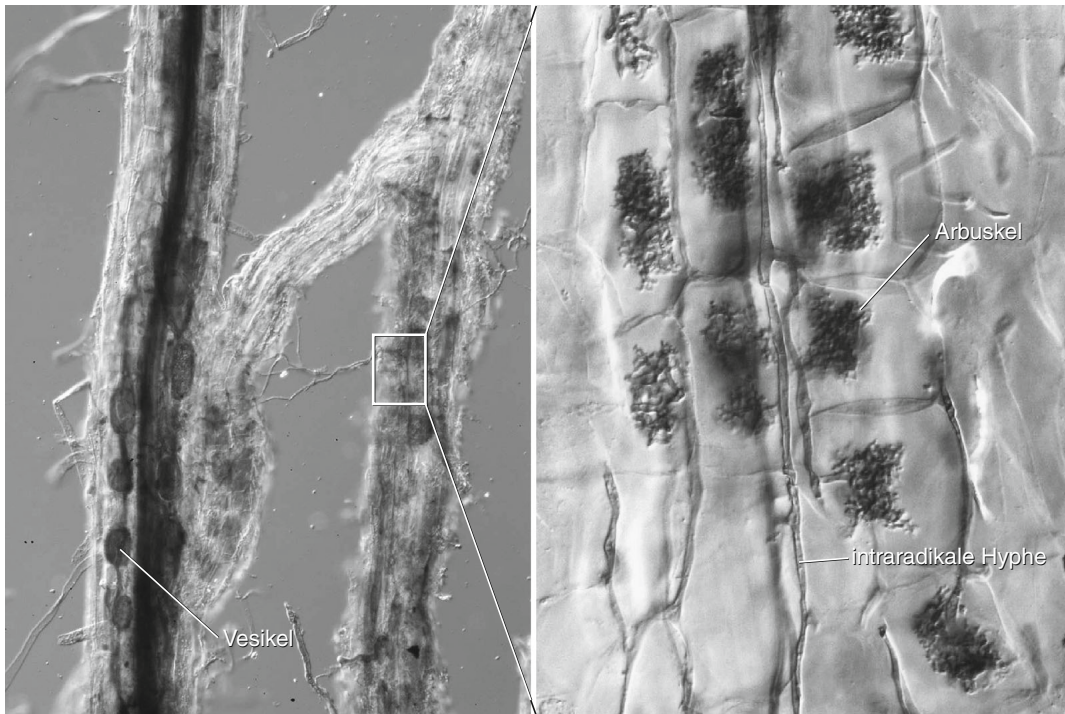


Abb. 1. Pflanzenwurzeln, kolonisiert mit angefärbten arbuskulären Mykorrhizapilzen. Die Wurzeln haben einen Durchmesser von etwa 150-250 μm , die Vesikel und Arbuskel eine Breite von etwa 80 μm . – Fotos: A. Schüßler.

thaliana. Die meisten, aber nicht alle, Baum- und Straucharten in kalten und gemäßigten Klimazonen bilden eine Ektomykorrhiza (ca. 2000 Arten). Allerdings können einige dieser Bäume, wie z. B. für die Eiche gezeigt, als Keimlinge zunächst eine AM ausbilden. Auch diese Pflanzen besitzen also noch das Potential zur AM. Dies spiegelt

wider, dass die AM die primäre, ursprüngliche Mykorrhizasymbiose der Landpflanzen ist und die Ektomykorrhiza (ECM) sekundär, erst sehr viel später, entstand. Auch unter den Laub- und Nadelbäumen der gemäßigten Klimazonen gibt es eine Reihe von Arten, die AM oder sowohl AM als auch ECM eingehen (Tab. 1). Darunter sind

Tab. 1. Beispiele für Ektomykorrhiza (ECM) und arbuskuläre Mykorrhiza (AM) bei Nadel- und Laubbäumen. Bei letzteren ist der Status nicht in allen Fällen sicher geklärt bzw. abhängig vom Alter der Bäume (Brundrett 2009).

Nadelbäume		Laubbäume		
ECM	AM	ECM	ECM+AM	AM
Douglasie (<i>Pseudotsuga</i>)	Eibe (<i>Taxus</i>)	Eiche (<i>Quercus</i>)	Ulme (<i>Ulmus</i>)	Platane (<i>Platanus</i>)
Fichte (<i>Picea</i>)	Mammutbaum (<i>Sequoia</i>)	Birke (<i>Betula</i>)	Eberesche (<i>Sorbus</i>)	Pflaume (<i>Prunus</i>)
Lärche (<i>Larix</i>)	Lebensbaum (<i>Thuja</i>)	Buche (<i>Fagus</i>)	Weide (<i>Salix</i>)	Roskastanie (<i>Aesculus hippocastanum</i>)
Tanne (<i>Abies</i>)	Ginkgo (<i>Ginkgo</i>)	Esskastanie (<i>Castanea sativa</i>)	Erle (<i>Alnus</i>)	Robinie (<i>Robinia</i>)
Kiefer (<i>Pinus</i>)	Steineibe (<i>Podocarpus</i>)	Hainbuche (<i>Carpinus betulus</i>)	Linde (<i>Tilia</i>)	Esche (<i>Fraxinus</i>)
		Hopfenbuche (<i>Ostrya carpinifolia</i>)	Eukalyptus (<i>Eucalyptus</i>)	Ahorn (<i>Acer</i>)
			Walnuss (<i>Juglans</i>)	Apfel, Birne (<i>Malus</i>)
			Haselnuss (<i>Corylus</i>)	

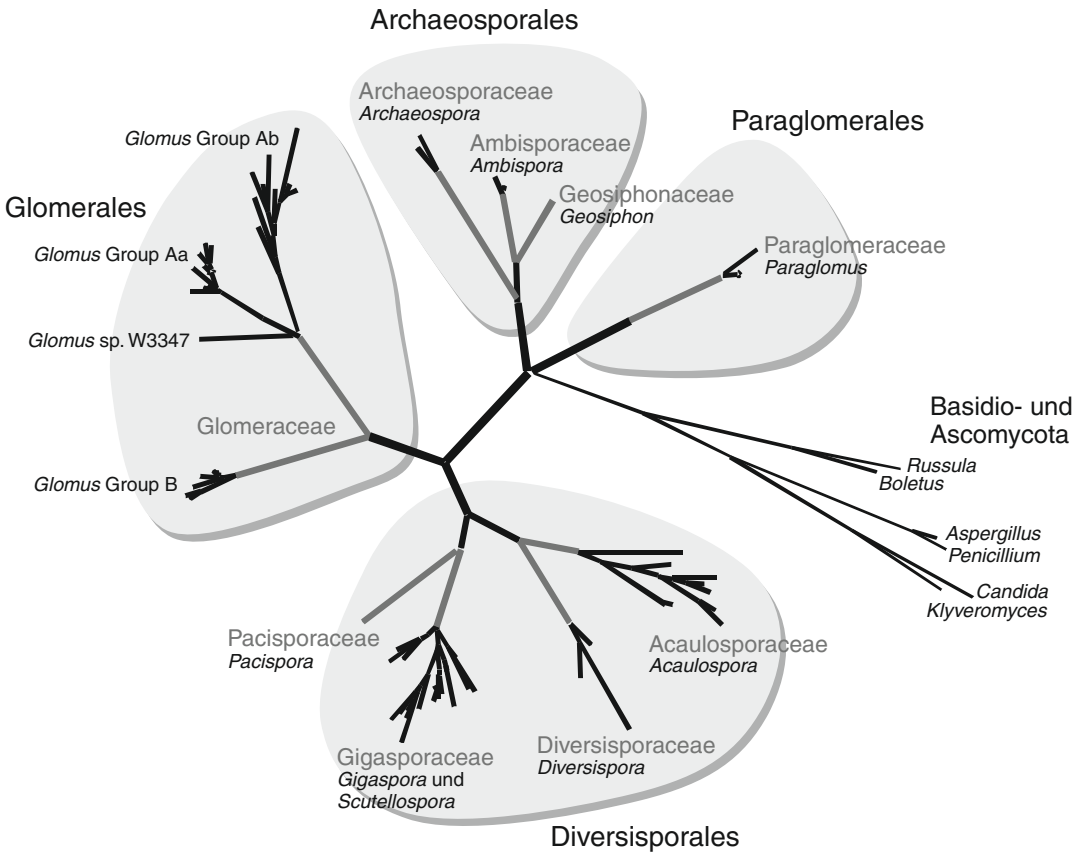


Abb. 2. Phylogenetischer Baum der monophyletischen arbuskulären Mykorrhizapilze (Glomeromycota mit Diversisporales, Glomerales, Archaeosporales und Paraglomerales), mit Asco- und Basidiomyceten als Außengruppe. Die kürzlich durchgeführte (umstrittene) Unterteilung der Gigasporaceae in vier Familien ist hier nicht gezeigt. Auch die Familie Entrophoraceae, die zwei Arten enthält, ist nicht gezeigt, da hierzu keine verlässlichen Sequenzdaten vorliegen. – Verändert nach Schüßler et al. (2001), Schüßler (2002), www.amf-phylogeny.com.

auch bestandsbildende Bäume, z. B. der Ahorn und die Redwoods (Mammutbäume). Viele für uns ökonomisch wichtige Bäume oder Sträucher, wie z. B. der Kaffeestrauch oder *Citrus*-Arten, sind obligatorisch an eine AM gebunden. Die allermeisten tropischen Bäume bilden AM aus, wobei es aber auch tropische, bestandsbildende Vertreter mit ECM gibt (z. B. in den Dipterocarpaceae).

Entstehung und Bedeutung der arbuskulären Mykorrhiza

Die arbuskuläre Mykorrhiza ist eine symptomlos erscheinende pilzliche Besiedelung der Pflanzenwurzel, d. h. äußerlich unterscheidet sich eine

kolonisierte Wurzel (AM) nicht von einer pilzf freien Wurzel. Erst durch Färbungen wird sichtbar, dass die Wurzeln oft sehr dicht mit Pilzhyphen besiedelt sind (Abb. 1). Die fehlende Abwehr bzw. die ausbleibende Reaktion der Pflanze kann man sich dadurch erklären, dass die AM sich evolutionär bereits entwickelt hatte, bevor es überhaupt Wurzeln gab. Dies bedeutet, dass im Laufe der frühen Evolution der Gefäßpflanzen wahrscheinlich nie Wurzeln existierten, die nicht arbuskulär mykorrhiziert waren! AM wurde bereits bei Pflanzen in bodenbürtigen Spross teilen ausgebildet, die noch keine Wurzeln ausdifferenzieren konnten (Remy et al. 1994). Der Ursprung der AM ist also eine Spross- bzw. eine Thallus-symbiose. Wahrscheinlich assoziierten bereits vor 460 Mio. Jahren Bryophyten (Moospflanzen) mit

AM-Pilzen (Redecker et al. 2000, Schüßler et al. 2010), wie dies auch bei vielen rezenten Arten der Fall ist (Schüßler 2000). Dies zeigt auch, dass es berechtigt ist, alle Symbiosen von Pflanzen mit Glomeromycota – z. B. auch die von Bryophyten ausgebildeten – mit dem Überbegriff »arbuskuläre Mykorrhiza« anzusprechen, wie es heute oft getan wird. Es ist nicht die Pflanzenwurzel an sich, die der Funktionalität und auch der Evolution dieser Symbiose zugrunde lag und liegt.

Die allgemeine Lebensstrategie bei Landpflanzen, inklusive vieler Niederer Pflanzen, ist also auch heute noch die AM. Eine Pilzassoziation ist der »Normalfall« für Pflanzen, ob nun primär mit AM, oder auch sekundär mit ECM. Etwa 95 % aller Gefäßpflanzen bilden Mykorrhizasymbiosen und beziehen über die assoziierten Pilze Wasser und Nährstoffe – es ist offensichtlich, dass Pilzassoziationen für fast alle Aspekte der Pflanzenwissenschaften eine Rolle spielen. Die Landpflanzen bilden die Grundlage für die meisten terrestrischen Ökosysteme und sind, in verschiedenster Beziehung, die Lebensgrundlage für uns Menschen. Es ist eigentlich unverständlich, dass mutualistische Pilz-Pflanzen-Assoziationen keinen Mittelpunkt der heutigen Forschung darstellen.

Über die AM-Pilze, die Glomeromycota, wissen wir nach wie vor wenig. Sie sind obligat biotrophe Symbionten, d. h. wir können sie nicht alleine (axenisch) kultivieren, sondern ausschließlich zusammen mit ihren Pflanzenpartnern. Ein gut etabliertes System für manche AM-Pilze sind monoxenische Kulturen mit *Agrobacterium*-transformierten Haarwurzeln. Mit diesem kann die Entwicklung der Symbiose unter kontrollierten Bedingungen und auch mikroskopisch gut untersucht werden.

Wir kennen bisher keinerlei sexuelle Stadien von AM-Pilzen. Möglicherweise handelt es sich hier um seit mehreren hundert Millionen Jahren asexuell lebende Eukaryonten (Schüßler et al. 2010, Parniske 2008). Die AM-Pilze besitzen ein vielkerniges, unseptiertes Myzel mit tausenden, oft beweglichen Zellkernen in einem gemeinsamen Cytoplasma. Auch in den asexuell gebildeten Sporen finden sich, je nach Größe, hunderte oder tausende von Kernen. Vielkernigkeit, Asexualität und obligate Biotrophie sind die Hauptgründe, warum über die Genetik und Biochemie der AM-Pilze wenig bekannt ist. Man weiß bis heute zum Beispiel von keinem einzigen AM-Pilz, wie viele Chromosomen er besitzt, man kennt keine

Mutanten und selbst Kernteilungen wurden noch nie beschrieben. Die Biologie dieser Pilze ist, in großen Teilen, nach wie vor eine »Black Box«.

Dies ist umso erstaunlicher, als die AM-Pilze zentral für unsere Landwirtschaft sind. Die zehn für die menschliche Ernährung bedeutendsten Pflanzen (siehe Marris 2008) sind Mais (*Zea mays*; (Produktion weltweit ca. 800 Mio. t/Jahr), Reis (*Oryza sativa*), Weizen (*Triticum aestivum*), die Kartoffel (*Solanum tuberosum*; ca. 350 Mio. t/Jahr, mit China als heute weltweit drittgrößtem Produzenten), gefolgt von Maniok (*Manihot esculenta*), Ölpalme (*Elaeis guineensis*), Sojabohne (*Glycine max*) und mit größerem Abstand Gerste (*Hordeum vulgare*), Kokospalme (*Cocos nucifera*) und Hirse (v. a. *Sorghum*-, *Panicum*-, *Pennisetum*-Arten). Alle diese Pflanzen bilden für ihre Nährstoff- und Wasserversorgung AM aus. Die Entwicklung nachhaltiger, wasser- und nährstoffeffizienter zukünftiger Agrarsysteme ohne Berücksichtigung der AM wird, offensichtlich, in vielen Fällen zum Scheitern verurteilt sein.

Versorgung der Wurzel durch die arbuskuläre Mykorrhiza

Für die Pflanze (wir tendieren im Allgemeinen zu einer pflanzenzentrierten Sichtweise) spielt die AM wahrscheinlich unter Phosphorlimitierung die größte positive Rolle. Pflanzen ohne AM werden in ihrem Wachstum durch Zugabe von Phosphat deutlich gesteigert. Eine Verdoppelung des zugegebenen Phosphats kann in einem bestimmten Bereich in einer Verdoppelung der Biomasse resultieren, bis diese Wachstumssteigerung in eine Sättigung übergeht (Abb. 3a). Mit AM ist die Steigerung des Pflanzenwachstums dagegen bereits bei sehr geringer Phosphatzugabe sehr hoch und geht viel früher in eine Sättigung über. In einem Beispiel, welches schematisch die Ergebnisse zahlreicher Publikationen widerspiegelt, erreichen AM-Pflanzen bei leichter Düngung eine ähnliche Biomasse wie nicht mykorrhizierte Pflanzen bei vielfach höherer P-Düngung (Abb. 3a). Pflanzen bekommen so oft > 80 % des benötigten Phosphors über den Pilz geliefert, der das Phosphat sehr viel effizienter aufnehmen kann. Ähnliches gilt wohl für Ammonium, einige Spurenelemente und auch Wasser, sofern diese Substanzen wachstumslimitierend sind. Worauf ist diese hohe Effizienz bei der Aufnahme von insbesondere wenig mobilen Nährstoffen begründet?

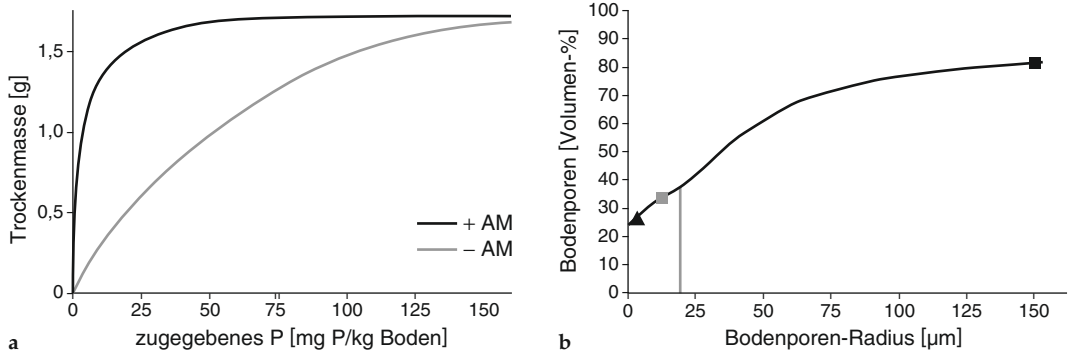


Abb. 3. a, Pflanzliche Biomassezunahme (oberirdisch) in Abhängigkeit von Phosphatzugabe und arbuskulärer Mykorrhiza (AM). b, Größe von Bodenporen (Radius) und deren Volumen-Anteil (in %) am Gesamt-Porenvolumen, sowie typische Radien von Wurzeln (■, > 150 µm), Wurzelhaaren (■, 1-10 µm). Das in Bodenporen gebundene Wasser bei Feldkapazität ist durch die senkrechte Linie angedeutet (hier: > 35 % gebunden in Poren < 20 µm Radius). – Graphiken beispielhaft adaptiert aus einer Anzahl an Publikationen, siehe z. B. Smith et al. (2009) und dort zitierte Arbeiten.

Oberflächenvergrößerung

Ein Hauptgrund für die verbesserte Nährstoffaufnahme durch die Pilze ist deren »Kleinheit«. Im Vergleich zu den relativ groben Wurzeln ist das Pilzmyzel sehr fein und liefert dadurch eine immens vergrößerte Oberfläche. Hierzu einige Zahlen: Etwa 40 bis 100 m Hyphen durchziehen 1 g Erde, 1 m² Boden enthält etwa 100 m² Hyphenoberfläche und 40000 km Hyphen sind in 2,5 m² Boden vorhanden. Darüber hinaus erschließen AM-Pilze Bodenbereiche, die bis > 25 cm von den Wurzeln entfernt sind (Smith et al. 2009, Leake et al. 2004).

Erschließung von Feinporen

Ein weiterer, sehr wichtiger Grund für die verbesserte Nährstoff- und Wasseraufnahme durch AM-Pilze ist die Erschließung kleinster Bodenporen. Abbildung 3b zeigt exemplarisch den Zusammenhang zwischen Porenradius und anteiligem Porenvolumen im Boden. Hier ist die Situation in einem typischen landwirtschaftlichen Bodentyp, etwa zwei Tage nach einem Regenfall, gezeigt. Das Restwasser ist bei Feldkapazität fast komplett in Bodenporen mit einem Radius < 20 µm gebunden, die knapp 40 % des gesamten Porenvolumens stellen. Den größeren Bodenporen wurde das Wasser durch Kapillarkräfte bereits wieder entzogen.

Pflanzenwurzeln haben einen viel zu großen Durchmesser, um in diese Poren zu gelangen. Auch Wurzelhaare können nur einen sehr kleinen Teil der Feinporen erschließen, nämlich solche

mit Radien über ca. 10 µm und auch nur nahe der Wurzeloberfläche (meist < 0,5 cm entfernt). Die Hyphen der AM-Pilze jedoch dringen bis in kleinste Poren vor und können dort gebundenes Wasser (und die darin gelösten Nährstoffe) effizient erschließen. Dazu kommt als wichtiger Aspekt, dass AM-Pilze die Bodenstruktur verändern. Sie scheiden große Mengen an Glycoproteinen (Glomalin) aus, verkleben dadurch feine Bodenpartikel und bilden so Aggregate mit einer höheren Wassergehaltkapazität (Rillig & Mummey 2006). Dies ist z. B. bei sandigen Böden ein sehr wichtiger Faktor.

Der Effekt der AM auf die Wasseraufnahme der Pflanzen wird in Experimenten deutlich, in denen Pflanzen unter Wasserstress gesetzt werden. Es wurden Versuche durchgeführt, bei denen Sektoren in Maisfeldern mit AM-Pilzen inokuliert wurden und andere nicht (Sylvia et al. 1993). Werden solche Felder Wassermangelbedingungen ausgesetzt, wachsen mit AM-Pilzen inokulierte Sektoren sehr viel besser und, bezogen auf den Zeitpunkt der jeweils letzten Bewässerung, deutlich länger als die nicht inokulierten.

Momentan werden weltweit etwa 70 % des potentiell verfügbaren Trinkwassers für die Bewässerung in der Landwirtschaft verbraucht, und sowohl N- (energieintensiv) als auch P-Dünger (Erschöpfung von Steinphosphatvorkommen) werden in naher Zukunft steigende Kosten in der Intensivlandwirtschaft verursachen. Vor diesem Hintergrund ist abzusehen, dass die Nutzung angepasster Pflanzen und AM-Pilze (zusammen

als funktionelle Einheit) in Zukunft bei der Ernährung der Weltbevölkerung eine große Rolle spielen wird. Die AM als ausschlaggebender Faktor für nachhaltige Produktion wird bei gegenwärtigen Strategien (Marris 2008) aber nach wie vor viel zu wenig beachtet.

Transport über weite Distanzen

Phosphationen bilden, in Abhängigkeit vom pH-Wert des Bodens, schnell schwerlösliche Eisen-, Aluminium- und/oder Kalziumphosphate. Darüber hinaus binden Phosphate stark an die Oberfläche von Bodenpartikeln, 20-80 % des Phosphors sind organisch gebunden und damit ebenfalls nicht direkt zugänglich. Als Konsequenz bilden sich in den Bereichen, durch die eine Pflanzenwurzel wächst, schnell Verarmungszonen. Da sich nur sehr wenig Phosphat über Diffusion bewegt, bleiben diese stabil. Dies bedeutet, dass die Pflanze vor allem aus der sehr begrenzten Wachstumszone nahe der Wurzelspitze Nährstoffe aufnehmen kann. Der AM-Pilz dagegen kann einen großen Bodenbereich erschließen und die Nährstoffe mittels Ferntransport über oft 20-30 cm an die Pflanze liefern.

Kooperation mit Bakterien

Zu den Effekten des erwähnten Ferntransportes kommen Wechselwirkungen des Bodenmyzels mit Bakterien (zum Teil *mycorrhiza helper bacteria* genannt). Solche Bakterien können beim Lösen von anorganischem oder beim Abspalten von organischem Phosphat eine Rolle spielen. Dieses Phosphat steht dann AM-Pilzen zur Aufnahme zur Verfügung und kann wiederum an die Pflanze weitergegeben werden. In der Mykorrhizosphäre leben auch viele Mangan oxidierende Bakterien, die wohl bei der Manganaufnahme durch AM-Pilze eine Rolle spielen. Weiterhin liefern AM-Pilze neben Stickstoff auch Zink, Kupfer, Nickel und weitere Nährelemente.

Im Gegenzug erhalten die Pilze bis über 20 % des in der pflanzlichen Photosynthese fixierten CO₂ in Form von Zuckern (Bago et al. 2003). Diese werden von den Pilzen für ihr eigenes Wachstum genutzt (AM-Pilze können interessanterweise ausschließlich in der Wurzel zur Verfügung gestellten Zucker aufnehmen), dienen zum Teil aber indirekt wiederum auch dazu, assoziierte Bakterien zu ernähren. Mithilfe markierten Kohlenstoffs konnte nachgewiesen werden, dass nach 10-12 Stunden bereits 10 % des von der Pflanze pho-

tosynthetisch fixierten CO₂ im Boden-Pilzmyzel vorliegt, wobei (in Wiesenökosystemen) etwa die Hälfte davon über die Atmung innerhalb von 24 Stunden wieder in die Atmosphäre gelangen (Johnson et al. 2002). Ein Teil des Kohlenstoffs wird im Boden festgelegt; AM-Pilze sind damit ein global relevanter »Carbon-Sink«.

Auswirkungen von AM auf die Pflanzendiversität

Es ist bekannt, dass unterschiedliche AM-Pilzarten oder -Ökotypen verschiedene Funktionen im Ökosystem haben. Je nach Pflanze und Bedingung verbessern sie z. B. die Nährstoff- und/oder Wasseraufnahme. Vor über zehn Jahren publizierten van der Heijden et al. (1998) dazu ein wegweisendes Experiment. Aus einem Ökosystem wurden Pflanzensamen gesammelt und AM-Pilze isoliert. In großen Kunststoffwannen wurde damit das Ökosystem in Form von Mikrokosmen nachgebildet. Wurden ausschließlich die Pflanzensamen in die Mikrokosmen eingebracht, setzte sich eine einzige Art durch, interessanterweise die einzige Pflanzenart im Experiment, die keine AM ausbildet. Wenn aber ein AM-Pilz in das Substrat zugegeben wurde, etablierten sich einige andere Pflanzenarten. Je mehr weitere AM-Pilze zugegeben wurden, desto diverser wurde die sich etablierende Pflanzengemeinschaft. Darüber hinaus wurde diese Gemeinschaft, bezogen auf die Biomasse, auch umso produktiver, je mehr unterschiedliche Pilze zugegeben wurden. Es sollte allerdings auch erwähnt werden, dass in manchen Systemen auch gegenteilige Effekte auftreten können. Wenn zum Beispiel in einem bestimmten Ökosystem einige wenige, stark AM-geförderte Pflanzen dominieren, kann sich in einem Mikrokosmensystem mit wenigen oder keinen AM-Pilzen unter Umständen eine größere Pflanzendiversität etablieren, da die Dominanz der stark AM-responsiven Pflanzen verloren geht (O'Connor et al. 2002). In beiden Fällen wird aber klar, dass es spezifische Funktionsbeziehung zwischen unterschiedlichen Pflanzen und Pilzen geben muss und dass die Zusammensetzung der für uns sichtbaren oberirdischen Pflanzengemeinschaft abhängt von der für uns unsichtbaren, unterirdisch lebenden AM-Pilzgemeinschaft.

Dazu kommt, dass AM-Pilzhyphen verschiedene Pflanzen und auch Pflanzenarten miteinander direkt vernetzen. Wir wissen auch, dass in

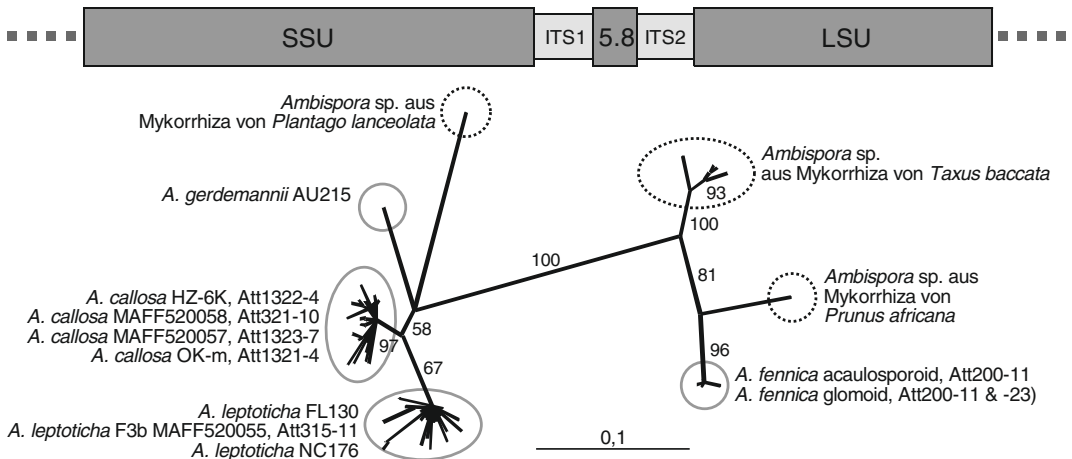


Abb. 4. Phylogenetische Analyse der AM-Pilzgattung *Ambispora*, die im Rahmen der Neubeschreibung von *A. fennica* durchgeführt wurde. Gezeigt ist die Analyse der rDNA-Region ITS1-5.8S-ITS2. Das SSU-rRNA-Gen war nicht geeignet, die meisten der gezeigten Arten aufzulösen. Ebenso stellen alle Datenbanksequenzen aus Umweltproben (aus *Taxus*-, *Plantago*- und *Prunus*-Wurzeln), die zuvor als *A. gerdemannii* oder *A. leptoticha* annotiert waren, andere Arten dar. Die Zahlen an den Abzweigungen geben die Bootstrap-Unterstützung in einer Neighbour-Joining Analyse an. – Verändert nach Walker et al. (2007).

10 cm langen Wurzelstücken oft fünf bis zehn unterschiedliche AM-Pilze vorkommen (Aldrich-Wolfe 2007), dass die Wurzelkolonisation sehr dynamisch ist (ein Arbuskel hat meist eine Lebenszeit von < 10 Tagen) und dass die Pflanze die Kolonisation in Abhängigkeit vom P- und/oder N-Nährstoffstatus regulieren kann. Wir wissen aber nach wie vor kaum etwas darüber, welche AM-Pilzarten unter welchen Umweltbedingungen mit welchen Pflanzenarten assoziiert sind. Daher können wir über die funktionelle Diversität solcher Assoziationen bisher meist nur spekulieren.

Molekulare Tools zur Identifizierung von AM-Pilzen

In unserer Arbeitsgruppe untersuchen wir den Stofftransport von AM-Pilzen (Schüßler et al. 2006, 2008), wir entwickeln aber auch molekulare Nachweismethoden für AM-Pilze. Diese basieren auf den rRNA-Genregionen SSU (18S), 5.8S und LSU (26S) und der ITS1- und ITS2-rDNA (Abb. 4). Diese Regionen wurden für Pilze in der Vergangenheit häufig genutzt. Daher liegen Vergleichsdaten vor, die allerdings in Bezug auf die untersuchte Genregion sehr fragmentiert und oft nicht von ausreichender Qualität sind, um

AM-Pilze auf Artniveau ansprechen zu können. Wir untersuchen einen größeren Bereich als bisher üblich, nämlich zusätzlich zur SSU-rDNA auch die ITS-Region und die 5'-Region der LSU-rDNA (Krüger et al. 2009). Auf Basis dieser Sequenzen definieren wir in enger Zusammenarbeit mit Taxonomen bekannte und kultivierte AM-Pilzarten. Mittlerweile haben wir eine umfangreiche Datenbank aufgebaut. Abbildung 4 zeigt als Beispiel die Analyse von DNA-Sequenzen bekannter Arten, zusammen mit Datenbanksequenzen, die aus Umweltproben-DNA stammen. Für Sequenzen aus molekular-ökologischen Studien kann so bestimmt werden, welche Pilzarten vorkommen. Um die AM-Pilze in der Wurzel und im Boden zu »sehen«, ist es unabdingbar, solche molekularen Tools einzusetzen. Aber erst wenn die Basis an qualitativ hochwertigen Daten breit genug ist und die gewählten Sequenzbereiche eine robuste Analyse erlauben, können so auch Pilzarten als solche erkannt werden, die entweder bisher nicht sequenziert oder noch überhaupt nicht beschrieben sind. Da man schätzt, dass weniger als 5 % aller existierenden Pilzarten bekannt sind, sollte man davon ausgehen, dass auch die meisten AM-Pilze noch keinen Namen tragen. Mit neuen Methoden sind wir bald in der Lage, die molekulare AM-Pilzdiversität tatsächlich bekannten und auch unbekanntem Arten zuzuordnen und in

Ökosystemen nachzuweisen (Gamper et al. 2009, Stockinger et al. 2009, Walker et al. 2007). Bisher war dies für AM-Pilzgemeinschaften nicht möglich, da unklar ist, welche Taxa den detektierten molekularen Einheiten entsprechen.

Unser Ziel, welches wir noch in 2009 erreichen wollen, ist mit *deep-sequencing*-Methoden die AM-Pilzgemeinschaften auf Artniveau ansprechen zu können. So können innerhalb kürzester Zeit hundertausende DNA-Sequenzen aus Umweltproben generiert werden. Das 454GS-FLX-Titanium-System ist seit Ende 2008 in der Lage, Sequenzen in einer Länge von >400 DNA-Basen zu generieren. Diese Methode adaptieren wir momentan, um AM-Pilze mit Artaufklärung aus Umweltproben zu sequenzieren, basierend auf neuen PCR-Primern. Es musste dazu zunächst, mittels umfangreicher »Handarbeit«, eine qualitativ hochwertige Datenbasis erarbeitet werden. Die nächste Herausforderung wird dann die bioinformatische Analyse der immensen Datenmengen.

Als Beispiel aus unseren Arbeiten zeigt Abbildung 4 die Analyse der von uns beschriebenen AM-Pilzart *Ambispora fennica* (Walker et al. 2007). In einer weiteren Arbeit konnten wir zeigen, dass DNA-Sequenzen aus Namibia und Arizona mit denen einer aus der Schweiz beschriebenen Art nahe verwandt sind (Gamper et al. 2009). Daneben wurden eine Reihe Umweltproben-Sequenzen identifiziert, die in den Datenbanken als *Glomus versiforme* annotiert sind, aber drei andere Arten darstellen. Da *G. versiforme* in vielen Labors als Modellpilz genutzt wird, ist diese Erkenntnis nicht unwichtig. Die hier genannten Beispiele nutzen noch nicht die deutlich bessere Auflösung der kombinierten ITS- und LSU-rDNA-Bereiche (Krüger et al. 2009), mit denen wir mittlerweile arbeiten, da die ITS-Region aufgrund extrem hoher intraspezifischer Sequenzvariabilität nicht alle AM-Pilzarten auflösen kann (Stockinger et al. 2009).

Für AM-Pilze ist ein Verständnis der Ökologie und/oder der Biogeografie ohne molekulare Tools kaum möglich. Die Pilzarten sind im physiologisch aktiven Stadium anders nicht anzusprechen, es gibt keine makroskopisch bestimmbar Fruchtkörper und bisher auch keine verlässlichen Biomassemarker. Im April 2009 fand daher eine Summer School im Rahmen des von uns koordinierten EU-Marie-Curie-Projektes TRACEAM statt, bei der es speziell um das *molecular tracing* von AM-Pilzen ging.¹

Endobakterien in AM-Pilzen

Vom evolutionären Gesichtspunkt ist interessant, dass ein bestimmtes AM-Pilzisolat mit so unterschiedlichen Pflanzen wie Hornmoosen und Gefäßpflanzen Symbiosen eingehen kann (Schüßler 2000). Ein anderer zu den Glomeromycota gehörender Pilz (*Geosiphon pyriformis*) bildet sogar eine Symbiose mit Cyanobakterien als photoautotrophen Partner (Schüßler & Wolf 2005). Die AM-Pilze sind also sehr breit in ihrem Spektrum photoautotropher Partner, was wohl in der Ursprünglichkeit der AM-Symbiose begründet ist.

Interessanterweise lebt in AM-Pilzen noch ein weiterer Symbiont, die so genannten BLOs (*bacteria like organisms*). Diese BLOs sind in AM-Pilzen weit verbreitet und wahrscheinlich Gram-positive Bakterien (Schüßler et al. 1994). Die Untersuchung ihrer genaueren Verwandtschaftsbeziehung und (co-)evolutionärer Aspekte ist momentan in Arbeit. Aufgrund des breiten Vorkommens ist anzunehmen, dass sie eine wichtige Rolle in der AM spielen, ihre Funktion ist bisher aber völlig unbekannt.

Fazit und Ausblick

Unsere Studien an AM-Pilzen behandeln auch angewandte Aspekte. Zum Beispiel nutzen wir neu entwickelte molekulare Nachweismethoden in einem Aufforstungsprojekt mit einheimischen Baumarten nahe des Podocarpus-Nationalparks in Süd-Ecuador.² Ecuador ist eines der Länder mit der höchsten Rate an Primärwaldabholzung. Nach Brandrodung und Nutzung als Weideland werden nach wenigen Jahren große Gebiete von Adlerfarn überwuchert und sind dann über Jahrzehnte nicht nutzbar. Ein Ziel ist, hier mit einheimischen Bäumen diverse und naturnahe Wälder wiederherzustellen. Die untersuchten Baumarten des Bergregenwaldes bilden zu >98 % AM aus (Kottke et al. 2008, Urgiles et al. 2009). Geeignete, ecuadorianische AM-Pilze wurden von uns isoliert, molekular charakterisiert und in Baumschulen genutzt. Diese Pilzarten können in den Wurzeln der Baumkeimlinge mittels

-
- 1 TRACEAM: TRACEability of Arbuscular Mycorrhizal fungi as plant-beneficial micro-organisms in agro-environments. – <http://www.traceam.de>
 - 2 <http://www.tropicalmountainforest.org/>



Abb. 5. Experimentelle Aufforstungsversuche mit einheimischen Bäumen (in 2000-2500 m Höhe) nahe des Podocarpus-Nationalparkes, Süd-Ecuador. – Foto: A. Schüßler.

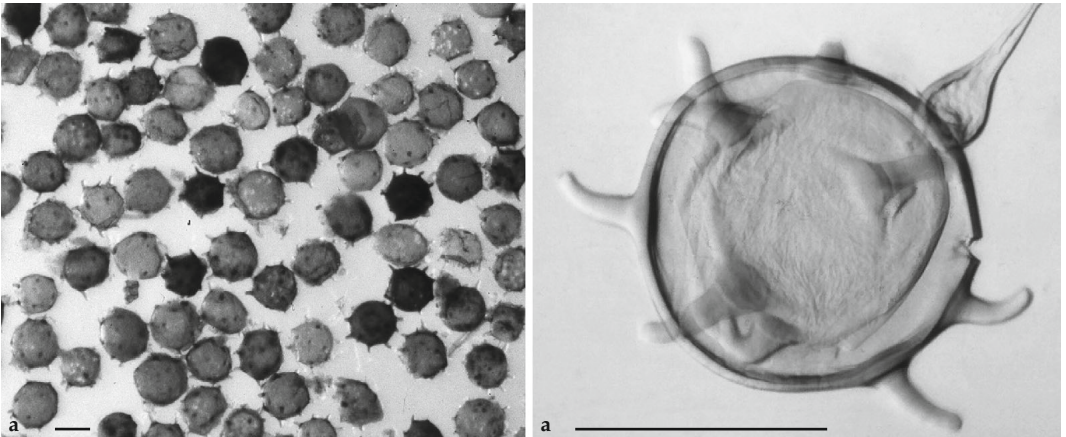


Abb. 6. Sporen von *Scutellospora projecturata*, eines AM-Pilzes aus Indonesien. **a**, aus Bodensubstrat extrahierte Sporen. **b**, gequetschte Spore mit gut sichtbaren, typischen Zellwand-Projektionen; die zwiebelartige Struktur rechts oben stellt den Rest der Hyphe dar, an der die Spore entstand. Balken: 100 μm . – Fotos: Originale freundlicherweise von Chris Walker zur Verfügung gestellt, verändert.

DNA-Sequenzinformation »verfolgt« werden. Wir erhalten so Daten darüber, welche Pilze mit welchem Baum eine effiziente Assoziation ausbilden können, auch nach Auspflanzungen im Feld (Abb. 5). In 2009 wurden weitere Plots mit 6 Monate alten Bäumen angelegt, welche zuvor in der Baumschule entweder mit AM-Pilzen inokuliert oder nicht inokuliert worden waren. Ein anderes Projekt findet ebenfalls in Südamerika statt.³ In diesem Konsortium untersuchen wir mit Kartoffel assoziierte AM-Pilze, ebenfalls in Hinblick auf deren Nutzung in nachhaltigen Agrarsystemen.

Als Beispiel für einen tropischen AM-Pilz aus West-Java (Indonesien) ist in Abbildung 6 eine der auffälligsten Arten gezeigt, *Scutellospora projecturata*, welche »Hörner« auf der Sporenoberfläche ausbildet (Kramadibrata et al. 2000).

Abschließend sei hier eine in der AM-Forschung oft erwähnte Zitat wiedergegeben, welches lautet: "The study of plants without their mycorrhiza is the study of artefacts. The majority of plants, strictly speaking, do not have roots; they have mycorrhizas." (Die Untersuchung von Pflanzen ohne Mykorrhiza ist die Untersuchung von Artefakten. Die meisten Pflanzen haben keine Wurzeln, sie haben Mykorrhizen).⁴ Auch wenn dieser Satz für manche Pflanzenwissenschaftler provokativ erscheinen mag, es steckt viel Wahres in ihm. Er gilt für die große Mehrzahl der Landpflanzen und wir sollten bei unserer Forschung und auch den Versuchen ihrer Anwendung nicht vergessen, dass über 90 % aller Gefäßpflanzen unter natürlichen Bedingungen Mykorrhizen ausbilden, bei etwa 80 % handelt es sich dabei um eine arbuskuläre Mykorrhiza (AM).

Danksagung

Ich möchte meiner großen, kleinen Tochter danken [Hallo Katharina ;-)], die mich sehr unterstützt. Ich danke allen, die unsere Arbeiten gefördert haben, und auch allen, die die doch relativ schwierige Arbeit an der AM auf sich nehmen, um auf diesem Gebiet neue Erkenntnisse zu erlangen.

³ <http://valoram.ucc.ie>

⁴ siehe z.B. <http://www.kent.ac.uk/bio/beg/english/homepage.htm>

Literatur

- Agerer, R. 2009. Bedeutung der Ektomykorrhiza für Waldökosysteme. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Ökologische Rolle von Pilzen. Rundgespräche der Kommission für Ökologie, 37. Pfeil, München: 111-121.
- Aldrich-Wolfe, L. 2007. Distinct mycorrhizal communities on new and established hosts in a transitional tropical plant community. – *Ecology*, 88: 559-566.
- Bago, B., P. E. Pfeffer, J. Abubaker, J. Jun, J. W. Allen, J. Brouillette, D. D. Douds, P. J. Lammers & Y. Shachar-Hill. 2003. Carbon export from arbuscular mycorrhizal roots involves the translocation of carbohydrate as well as lipid. – *Plant Physiology*, 131: 1496-1507.
- Bresinsky, A., C. Körner, J. W. Kadereit, G. Neuhaus & U. Sonnewald. 2008. Strasburger Lehrbuch der Botanik, 36. Aufl. – Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Kap. 10: 659.
- Brundrett, M. C. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. – *Plant and Soil*, 320: 37-77.
- Campbell, N. & A. Reece. 2005. *Biology*, 7th ed. (2008, 8th ed.). – Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings, chp. 31: Fungi.
- Gamper, H. A., C. Walker & A. Schüßler. 2009. *Diversispora celata* sp. nov: molecular ecology and phylotaxonomy of an inconspicuous arbuscular mycorrhizal fungus. – *New Phytologist*, 182: 495-506.
- James, T., F. Kauff, C. L. Schoch, P. B. Matheny, V. Hofstetter, C. J. Cox, G. Celio, C. Gueidan, E. Fraker, J. Miadlikowska, H. A. T. Lumbsch, A. Rauhut, V. Reeb, A. E. Arnold, A. Amtoft, J. Stajich, K. Hosaka, G.-H. Sung, D. Johnson, B. O'Rourke, M. Crockett, M. Binder, J. M. Curtis, J. C. Slot, Z. Wang, A. W. Wilson, A. Schüßler, J. E. Longcore, K. O'Donnell, S. Mozley-Standridge, D. Porter, P. M. Letscher, M. J. Powell, J. W. Taylor, M. M. White, G. W. Griffith, D. R. Davies, R. A. Humber, J. B. Morton, J. Sugiyama, A. Y. Rossman, J. D. Rogers, D. H. Pfister, D. Hewitt, K. Hansen, S. Hambleton, R. A. Shoemaker, J. Kohlmeyer, B. Volkman-Kohlmeyer, R. A. Spotts, M. Serdani, P. W. Crous, K. Hughes, K. Matsuura, E. Langer, G. Langer, W. A. Untereiner, R. Lücking, B. Büdel, D. M. Geiser, A. Aptroot, P. Diederich, I. Schmitt, M. Schultz, R. Yahr, D. S. Hibbett, F. Lutzoni, D. J. McLaughlin, J. W. Spatafora & R. Vilgalys. 2006. Reconstructing the early evolution of fungi using a six-gene phylogeny. – *Nature*, 443: 818-822.
- Johnson, D., J. R. Leake, N. Ostle, P. Ineson & D. J. Read. 2002. In situ ¹³C₂ pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. – *New Phytologist*, 153: 327-334.

- Kottke, I., I. Haug, S. Setaro, J. P. Suárez, M. Weiß, M. Preußing, M. Nebel & F. Oberwinkler. 2008. Guilds of mycorrhizal fungi and their relation to trees, ericads, orchids and liverworts in a neotropical mountain rain forest. – *Basic and Applied Ecology*, 9: 13-23.
- Kramadibrata, K., C. Walker, D. Schwarzott & A. Schüßler. 2000. A new species of *Scutellospora* with a coiled gemination shield. – *Annals of Botany*, 86: 21-27.
- Krüger, M., H. Stockinger, C. Krüger & A. Schüßler. 2009. DNA-based species level detection of *Glomeromycota*: one PCR primer set for all arbuscular mycorrhizal fungi. – *New Phytologist*, 183: 212-223.
- Leake, J., D. Johnson, D. Donnelly, G. Muckle, L. Boddy & D. Read. 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. – *International Conference on Mycorrhizas (ICOM4)*, 10.-15. August 2003, Montreal, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 82: 1016-1045.
- Lüttge, U., M. Kluge & G. Bauer. 2005. *Botanik*, 5. Aufl. – Wiley-VCH, Weinheim.
- Marris, E. 2008. News Feature: Five crop researchers who could change the world. – *Nature*, 456: 563-568.
- O'Connor, P. J., S. E. Smith & F. A. Smith. 2002. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. – *New Phytologist*, 154: 209-218.
- Parniske, M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. – *Nature, Reviews Microbiology*, 6: 763-776.
- Redecker, D., R. Kodner & L. E. Graham. 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. – *Science*, 289: 1920-1921.
- Remy, W., T. N. Taylor, H. Hass & H. Kerp. 1994. Four-hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. – *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, 91: 11841-11843.
- Rillig, M. C. & D. L. Mummey. 2006. Mycorrhizas and soil structure. – *New Phytologist*, 171: 41-53.
- Schüßler, A. 2000. *Glomus claroideum* forms an arbuscular mycorrhiza-like symbiosis with the hornwort *Anthoceros punctatus*. – *Mycorrhiza*, 10: 15-21.
- 2002. Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of *Geosiphon pyriformis* and arbuscular mycorrhizal fungi. – *Plant and Soil*, 244: 75-83.
- Schüßler, A. & E. Wolf. 2005. *Geosiphon pyriformis* – a glomeromycotan soil fungus forming endosymbiosis with cyanobacteria. – In: Declerck, S., D.-G. Strullu & J. A. Fortin (eds.): *In vitro* culture of mycorrhizas. *Soil Biology*, Vol. 4, Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 271-289.
- Schüßler, A., D. Mollenhauer, E. Schnepf & M. Kluge. 1994. *Geosiphon pyriforme*, an endosymbiotic association of fungus and cyanobacteria: the spore structure resembles that of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. – *Botanica Acta*, 107: 36-45.
- Schüßler, A., D. Schwarzott & C. Walker. 2001. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. – *Mycological Research*, 105: 1413-1421.
- Schüßler, A., H. Martin, D. Cohen, M. Fitz & D. Wipf. 2006. Characterization of a carbohydrate transporter from symbiotic glomeromycotan fungi. – *Nature*, 444: 933-936.
- Schüßler, A., H. Martin, D. Cohen & D. Wipf. 2008. The *Geosiphon-Nostoc* symbiosis as a tool to characterize symbiotic nutrient transporters in the arbuscular mycorrhiza symbiosis. – In: Lorito, M., S. Woo & F. Scala (eds.): *Biology of Molecular Plant-Microbe Interactions*, Vol. 6, Paper 24. International Society for Molecular Plant-Microbe Interactions, St. Paul, MN: 1-6.
- Schüßler, A., M. Krüger & C. Walker. 2010. Phylogenetics and evolution of the 'plant-symbiotic' fungal phylum, *Glomeromycota*. – In: Wöstemeyer, J. & W. Martin (eds.): *The Mycota XIV – Evolution of Fungi and Fungal-like Organisms*. Springer-Verlag, in press (review article).
- Smith, S. E. & D. J. Read. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd. ed. – Academic Press, London.
- Smith, S. E., E. Facelli, S. Pope & F. A. Smith. 2009. Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. – *Plant and Soil*, in press; DOI 10.1007/s11104-009-9981-5.
- Stockinger, H., C. Walker & A. Schüßler. 2009. '*Glomus intraradices* DAOM197198', a model fungus in arbuscular mycorrhiza research, is not *Glomus intraradices*. – *New Phytologist*, 183: 1176-1187.
- Sylvia, D. E., L. C. Hammond, J. M. Bennet, J. H. Hass & S. B. Linda. 1993. Field response of maize to a VAM fungus and water management. – *Agronomy Journal*, 85: 193-198.
- Urgiles, N., P. Loján, N. Aguirre, H. Blaschke, S. Günter, B. Stimm & I. Kottke. 2009. Application of mycorrhizal roots improves growth of tropical tree seedlings in the nursery: a step towards reforestation with native species in the Andes of Ecuador. – *New Forest*, 38: 229-239.
- van der Heijden, M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken & I. R. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungi diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. – *Nature*, 396: 69-72.
- Wang, B. & Y. L. Qui. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. – *Mycorrhiza*, 16: 299-363.
- Walker, C., M. Vestberg, F. Demircik, H. Stockinger, M. Saito, H. Sawaki, I. Nishimura & A. Schüßler. 2007. Molecular phylogeny and new taxa in the *Archaeosporales* (*Glomeromycota*): *Ambispora fennica* gen. sp. nov., *Ambisporaceae* fam. nov., and emendation of *Archaeospora* and *Archaeosporaceae*. – *Mycological Research*, 111: 137-153.

Diskussion

W. Höll: Haben Sie eine Erklärung, warum manche Pflanzenfamilien, z.B. die Cruciferen (Brassicaceen), vergleichsweise »mykorrhizaunwillig« sind?

A. Schüßler: Es gibt bestimmte Gene, die so genannten *common-sym*-Gene, die in fast allen Gefäßpflanzen vorkommen. Es handelt sich hier um einen Satz von bis vielleicht 10 oder 15 Genen, ohne die weder Wurzelknöllchensymbiosen noch arbuskuläre Mykorrhiza ausgebildet werden (sieben solcher Gene sind eindeutig als notwendig für beide Symbiosen charakterisiert¹). Bei den Wurzelknöllchen bildenden Pflanzen wurden Teile des AM-Signalübertragungsweges parallel für die Knöllchensymbiose genutzt, daher sind die entsprechenden Gene essentiell für beide Symbiosen. Bei *Arabidopsis thaliana*, deren Genom ja durchsequenziert ist, fehlen bestimmte Vertreter dieser Gene. *Arabidopsis* hat genetisch also tatsächlich nicht die Ausstattung zur Mykorrhiza, aber dies ist eine sekundäre Entwicklung bei den Cruciferen. Das heißt, diese Pflanzengruppe hat in ihrer Evolution diese für eine AM-Ausbildung essentiellen Gene verloren. Möglicherweise passierte dies, nachdem eine bestimmte Überlebensstrategie eingeschlagen wurde, z.B. nach einer speziellen Anpassung an einen Lebensraum, für die eine AM unnötig war. Heute fehlen dieser evolutionären Linie diese symbiotischen Gene jedenfalls.

P. Döbeler: Die zweitgrößte Landpflanzengruppe sind die Bryophyten (Leber- und Laubmoose) mit etwa 20000 Arten. Innerhalb dieser 20000 Arten sind über 10000 Arten Laubmoose, bei denen bisher weder eine Mykorrhiza noch mykorrhizaähnliche Verhältnisse nachgewiesen worden sind. Von daher trifft Ihre Aussage, dass 80 % der Pflanzen eine Mykorrhiza haben, sicher nicht ganz zu.

A. Schüßler: Ja, ich spreche, wenn ich »Pflanzen« sage, oft eigentlich von Gefäßpflanzen, manchmal im weiteren Sinn von Landpflanzen inklusive

Farne und Bryophyten, etc. Im Gegensatz zu den erwähnten Laubmoosen bilden aber viele Horn- und Lebermoose ganz eindeutig AM-Pilzassoziationen. Es gibt jedoch einige wenige Arbeiten, die anzeigen, dass auch Laubmoose zum Teil kolonisiert werden können. Dies ist aber für Laubmoose umstritten, meist werden sie – wie Sie sagen – als frei von (arbuskulärer) Mykorrhiza interpretiert.

F. Oberwinkler: Möglicherweise sind Laubmoose auch zu wenig untersucht.

W. Höll: Kann es sein, dass die fehlenden Pilzassoziationen mit der Haplophase zu tun haben?

A. Schüßler: Nein, bei Farnen zum Beispiel werden sowohl der Gametophyt (als am Boden wachsende, kleine Thalli) als auch der von der Größe her dominierende Sporophyt durch arbuskuläre Mykorrhizapilze besiedelt. Bei Horn- oder Lebermoosen werden die von der Größe her dominierenden Thalli, die haploiden Gametophyten, besiedelt.

G. Fischbeck: Es gibt in Europa Dauerdüngungsversuche, die zum Teil 100 Jahre alt sind, mit Mangelparzellen für Phosphat, Kalium usw. Haben Sie diese Langzeitmonitoringversuche einmal einbezogen, um zu sehen, ob sich die Mykorrhiza dann anders entwickelt?

A. Schüßler: Wir selbst nicht, aber in der Schweiz gibt es ein System, das schon sehr lang kontrolliert bewirtschaftet wird. Je weniger gestört diese Systeme sind, desto höher ist die Diversität an arbuskulären Mykorrhizapilzen. Das hat auch etwas mit der Lebensstrategie dieser Pilze zu tun. Es gibt Generalisten, die Hyphennetzwerke im Boden bilden. Für sie ist es kein Problem, wenn diese Netzwerke zerstört werden, sie sind sehr schnell regeneriert. Das sind die Pilze, die wir in den typischen Agrikultursystemen finden. In Systemen, in denen die Böden ungestörter belassen werden, finden wir Pilze, die zum Beispiel sehr lange Hyphensysteme ausbilden und über eine große Ferntransportkapazität verfügen. Aber wir konnten bisher noch nicht auf Artebene ein Screening in den Wurzeln machen, aus methodischen Gründen.

1 Übersicht bei Parniske, M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. – Nature Reviews Microbiology, 6: 763-775.

F. Oberwinkler: Wie wird die Hyphenausbreitung von arbuskulärer Mykorrhiza im Boden dokumentiert? Ich kenne das nur von der Ekto-mykorrhiza.

A. Schüßler: Man geht den umgekehrten Weg und setzt Kompartimente in den Boden, kleine Käfige mit Nylonnetzen, die nur Hyphen durchlassen. Dann kann man sehen, wie weit und welche Hyphen von anderen arbuskulären Mykorrhizapilzen zu der in dem Kompartiment befindlichen Fangpflanze einwachsen. Von einer Wurzel gehen dabei sicher bis zu mehrere Dezimeter Hyphen aus. Es gibt Pilze, die den nahen Wurzelbereich besiedeln, und auch räumliche Zonierungen mit unterschiedlichen Pilzgruppen; das ist zum Teil wohl auch mit phylogenetischen Gruppen gekoppelt.

F. Oberwinkler: Im Anschluss daran erlaube ich mir die Frage: Was ist denn eine Spezies, eine Art? Und was bedeutet ein Sequenzabschnitt einer bestimmten Größe?

A. Schüßler: Das ist ein Riesenproblem bei den arbuskulären Mykorrhizapilzen. Wir haben kein Artkonzept außer dem morphologischen. Wir nehmen daher das morphologische Artkonzept auseinander und schauen uns sehr nah verwandte Arten an. Dann untersuchen wir, welche Sequenzbereiche es gibt, um sie auseinanderhalten zu können und ob das in allen den verschiedenen Gruppen, also den phylogenetischen Linien, vergleichbar funktioniert. Das ist im Prinzip eine Kombination zwischen der molekularen Auflösung und dem morphologischen Artkonzept, das in sich auch nicht sehr einfach ist. Wenn wir das aber zur »Justierung« des Systems benutzen, sehen wir auch andere »molekulare Arten«, die

wohl tatsächlich Arten entsprechen. Das funktioniert nicht zu 100 %, und ist im Moment auch die Limitierung dieses Systems. Aber wir versuchen, die Artebene so zu definieren und ansprechen zu können, dass wir in Ökosystemen auf Basis der bekannten Morphospezies und unserer Sequenzdaten sowohl bekannte als auch unbekannt Arten ansprechen können. Dies funktioniert mittlerweile sehr viel besser; wir können heute die meisten bekannten Arten auf DNA-Basis erkennen.

W. Tanner: Ich danke Ihnen sehr für diesen äußerst beeindruckenden Vortrag; die Rolle der arbuskulären Mykorrhiza habe ich noch nie so gut dargestellt gehört. Zu dem von Ihnen erwähnten Basler Experiment habe ich noch eine Frage. Was ist die Erklärung für die Erhöhung der Pflanzenvielfalt und andererseits für die Spezifität, wenn zusätzliche arbuskuläre Mykorrhizapilze in das System eingebracht werden?

A. Schüßler: Die Erklärung an sich ist, dass die Pilze verschiedene Rollen in Assoziationen mit bestimmten Pflanzen bei der Allokation bestimmter Nährstoffe oder bei anderen Funktionen spielen. Das Problem ist, dass wir nicht wissen, welche Rollen das denn wirklich sind. Wir wissen, dass, wenn wir zum Beispiel zehn Pflanzen mit AM etablieren, diese jeweils mit mehreren Pilzen assoziiert sind. Auf einem Stück Wurzel können wir sechs oder acht verschiedenen AM-Pilze finden. Aber an den Ergebnissen sieht man, dass es differenzielle Interaktionen geben muss. Es ist zum Beispiel so, dass sich eine Pflanzenart etabliert, wenn der Pilz A zugegeben wird, die andere etabliert sich, wenn der Pilz B zugegeben wird. Je mehr verschiedene Arten zusammen leben, desto besser können diese wohl das vorhandene Ökosystem »nutzen«.

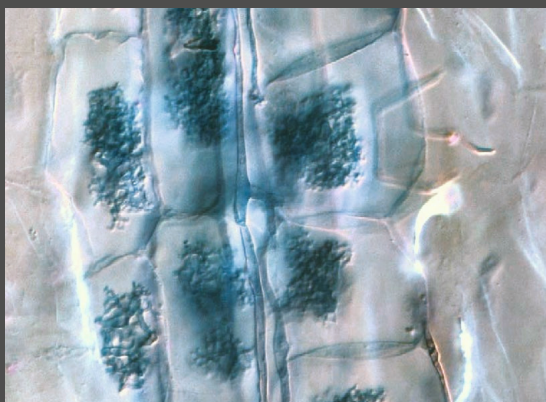
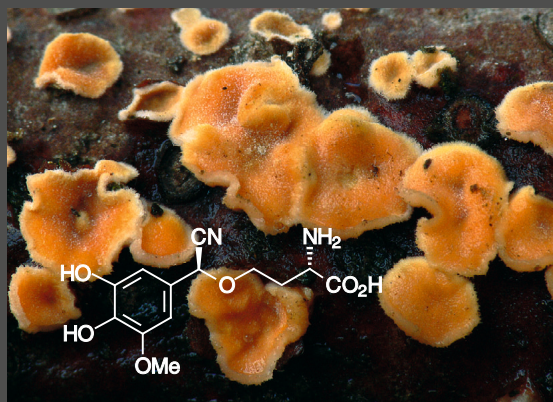
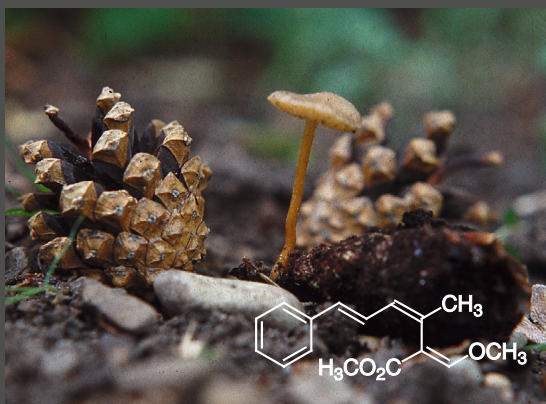


Bayerische Akademie der Wissenschaften

Rundgespräche der Kommission für Ökologie

37

Ökologische Rolle von Pilzen



Verlag Dr. Friedrich Pfeil

ISSN 0938-5851 · ISBN 978-3-89937-099-7

Rundgespräche der Kommission für Ökologie

Herausgegeben von der Bayerischen Akademie der Wissenschaften

Bestellungen an:

Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Wolfratshauer Straße 27, D-81379 München
Tel.: +49 (0)89 742827-0 · Fax: +49 (0)89 7242772 · E-Mail: order@pfeil-verlag.de
www.pfeil-verlag.de