



Mykorrhiza



INHALT

Vorwort	3
I. THEORETISCHE ANSÄTZE ZU DEN KONZEPTEN „SYMBIOSE“ UND „MYKORRHIZA“	
1.1. Die Evolution der Mykorrhizen	5
1.2. VERTEILUNG VERSCHIEDENER MYKORRHIZAFORMEN AUF DER ERDE	10
1.3. SYMBIOSE – DAS ZUSAMMENLEBEN ARTVERSCHIEDENER LEBEWESEN	11
1.4. DAS ZUSAMMENLEBEN VON PILZ UND PFLANZE	16
1.5. DIE RHIZOSPHÄRE – DAS UMFELD DER PFLANZENWURZEL	17
1.6. AUFBAU DER PFLANZENWURZEL	18
1.7. AUFBAU DER WURZELRINDE	27
1.8. NÄHRSTOFFAUSTAUSCH	29
1.9. VORTEILE FÜR BEIDE SEITEN	36
1.10. FORMEN DER MYKORRHIZA	38
1.11. FAZIT	41
2. DIE URFORM: ARBUSKULÄRE MYKORRHIZA (ENDOMYKORRHIZA)	
2.1. PARTNER	42
2.2. STRUKTUREN	43
2.3. NÄHRSTOFFE	49
2.4. ÖKOLOGIE	51
2.5. ANWENDUNGEN	53
2.6. VERSUCHE	60
2.7 FAZIT	66
3. DIE PILZE DES WALDES – EKTOMYKORRHIZA	
3.1. PARTNER	67
3.2. STRUKTUREN	68
3.3. NÄHRSTOFFE	73

3.4. ÖKOLOGIE	74
3.5. ANWENDUNGEN	76
3.6. VERSUCHE	79
3.7. FAZIT	80
4. SYMBIOSE UNTER EXTREMBEDINGUNGEN – ERICOIDE MYKORRHIZA	
4.1. PARTNER	81
4.2. ÖKOLOGIE	82
4.3. STRUKTUREN	84
4.4. NÄHRSTOFFE	86
4.5. FAZIT	87
5. MYKORRHIZA DER ORCHIDEEN	
5.1. PARTNER	88
5.2. NÄHRSTOFFE	88
5.3. STRUKTUREN	90
5.4. ÖKOLOGIE	94
5.5. ANWENDUNGEN	96
5.6. FAZIT	96
6. MOLEKULARE ANSÄTZE ZUR UNTERSUCHUNG DER ARBUSKULÄREN MYKORRHIZA	
6.1. DIE PFLANZE	97
6.2. DIE PILZE	100
6.3. MOLEKULARE UNTERSCHIEDE	101
6.4. PATHOGENABWEHR	102
6.5. NÄHRSTOFFTRANSFER	103
6.6. ANALYSEMÖGLICHKEITEN	104
6.7. MUTANTEN	106
WORTVERZEICHNIS	108

VORWORT

Ziele dieser Präsentation

Der Mensch ist nicht das einzige Wesen, dessen Leben von Gemeinschaft und Austausch geprägt ist. Ein enges Miteinander verschiedener Individuen ist häufig auch im Tierreich zu finden, beispielsweise zwischen Ameisen und Blattläusen, sowie in der Pflanzenwelt, in der Verbindungen mit Tieren (z. B. Bienen) oder Pilzen (Mykorrhiza) eine wichtige Rolle spielen. Derartige Partnerschaften können in der Natur ebenso unterschiedlich ausgeprägt sein wie beim Menschen – so existiert ein breites Spektrum des Zusammenlebens, das von einer Gleichverteilung des beiderseitigen Nutzens (Symbiose) bis hin zum völlig einseitigen Profit (Parasitismus) sämtliche Facetten abdeckt.

In dieser Präsentation soll die große Bedeutung solcher Lebensgemeinschaften anhand der Mykorrhiza-Symbiosen dargestellt werden. Diese Verbindungen zwischen Pflanze und Pilz sind überall auf der Erde zu finden und leisten einen unverzichtbaren Beitrag zur Funktion vielfältiger Ökosysteme. Ein genaueres Verständnis dieser Partnerschaften kann ein großer Schritt auf dem Weg zu einer umweltfreundlicheren, zukunftsorientierten Landwirtschaft sein, in der natürliche Ressourcen nachhaltig genutzt und Ökosysteme erhalten werden. Diese Präsentation gibt einen ersten Einblick in das vielschichtige Forschungsgebiet und kann all jenen als Orientierungshilfe dienen, die sich aus professionellem oder privatem Interesse mit Umwelt und Ökologie auseinandersetzen möchten. Der letzte Teil der Präsentation wird zudem in unsere eigene Forschungsarbeit zu den molekularen Grundlagen der Arbuskulären Mykorrhiza (Endomykorrhiza) einführen.

Bedeutung der Mykorrhiza für den Menschen

Die Wirkung von Mykorrhizapilzen ist in vielen Ökosystemen nicht auf den ersten Blick erkennbar, aber dennoch zentral für das Fortbestehen dieser Lebensräume. Umso nachteiliger wirkt sich die Einflussnahme des Menschen mitunter auf die Symbiose aus: Die Abgase aus Industrie und Verkehr enthalten Stickstoffverbindungen, die unter anderem von den Bäumen der Wälder aufgenommen werden, was einer Überdüngung gleichkommt und die Mykorrhiza schädigt. Ein Zusammenhang zwischen diesem Vorgang und dem sogenannten Waldsterben ist anzunehmen.

Jede Art von künstlicher Düngung hat einen negativen Einfluss auf die Mykorrhizasymbiose, da diese den Düngerbedarf von Pflanzen stark reduziert, indem sie ihnen die Aufnahme mineralischer Nährstoffe erleichtert. Somit ist sie zum einen geradezu ideal für den Einsatz in der ökologischen Landwirtschaft und zum anderen ein hervorragendes Hilfsmittel bei der Rekultivierung stark geschädigter Ökosysteme und Anbauflächen, beispielsweise ehemaliger Tagebaugelände und anderer Industriebrachen.

Zudem haben bestimmte Mykorrhizapilze eine weitere angenehme Eigenschaft, nämlich einen ausgezeichneten Geschmack. Der bekannteste Vertreter dürfte der Trüffel sein, dessen beehrtes Aroma den aufwendigen Anbau rechtfertigt.

Abwehr von Pflanzenschädlingen: Zusätzlich zur besseren Ernährung haben mykorrhizierte Pflanzen gegenüber nicht-mykorrhizierten den Vorteil, dass sie sich besser gegen verschiedene Krankheitserreger wehren können. Der Pilz stimuliert offenbar das Abwehrsystem der Pflanze und trägt somit zu ihrer Gesundheit bei.

Ertragssteigerung: Wenn ein Mangel an mineralischen Nährstoffen das Pflanzenwachstum beeinträchtigt, kann die Mykorrhizasymbiose Abhilfe schaffen und die Nährstoffversorgung erleichtern. Daher bietet sich ihr Einsatz in der Land- und Forstwirtschaft sowie im Gartenbau an. Weiterer Forschungsbedarf besteht hinsichtlich der Messbarkeit und Kontrolle der Wirkungen, die der Pilz auf die Pflanze hat, da diese bisher starken Schwankungen unterliegen.

Pflanzenaufzucht: In der Aufzucht junger Pflanzen werden sowohl Arbuskuläre als auch Ektomykorrhizapilze verwendet. In den entsprechenden Kapiteln wird auf diesen Prozess näher eingegangen.

Speisepilze: Die meisten Pilze der Ektomykorrhiza bilden Fruchtkörper aus, die uns unter anderem als wohlschmeckende Steinpilze oder Trüffel bekannt sind. Vor allem bei letzteren lohnt sich sogar der gewerbsmäßige Anbau. Das Kapitel über die Ektomykorrhiza bietet dazu nähere Informationen.

Rekultivierung geschädigter Standorte: In ehemaligen Tagebaugebieten, Industriebrachen und anderen verwüsteten Flächen wieder Pflanzen anzusiedeln, ist ein schwieriger und langwieriger Prozess, bei dem Mykorrhizapilze in zweifacher Hinsicht unterstützend wirken können: Sie helfen den Pflanzen, die wenigen vorhandenen mineralischen Nährstoffe aus den ausgelaugten Böden aufzunehmen, und stärken zudem den pflanzlichen Organismus gegenüber Stressfaktoren, z. B. schwankender Wasserversorgung und Belastung mit Schadstoffen wie Schwermetallen.

1. THEORETISCHE ANSÄTZE ZU DEN KONZEPTEN „SYMBIOSE“ UND „MYKORRHIZA“

1.1. Die Evolution der Mykorrhizen

Schon seit auf dem Festland Pflanzen wachsen, existiert auch die Mykorrhiza.

Einfache Lebensformen (Bild 1): Während man der Erde selbst ein Alter von etwa 4,5 Milliarden Jahren bescheinigt, lassen sich Hinweise auf die ersten Lebewesen auf die Zeit vor 4 bis 3,5 Milliarden Jahren datieren. Man vermutet, dass diese Lebensformen schon bald die Photosynthese beherrschten und demnach als „frühe Pflanzen“ betrachtet werden können. Der von ihnen produzierte Sauerstoff sammelte sich über Jahrmillionen hinweg in der Erdatmosphäre, sodass deren Sauerstoffgehalt am Ende des Präkambriums bereits ca. 1 % des heutigen Wertes (20,95 %) erreichte. Diese geringe Menge reichte aus, um die Erdoberfläche von den UV-Strahlen der Sonne abzuschirmen, sodass vor etwa 0,6 Milliarden Jahren auch größere vielzellige Algen begannen, die Meere zu bevölkern.

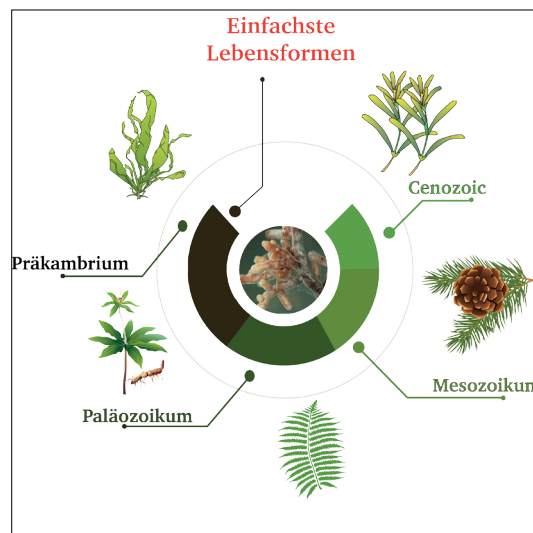


Bild 1. Die Evolution der Mykorrhizen: Einfache Lebensformen

Erste Algen (Bild 2): Bereits während des Präkambriums lebten einfache einzellige Algen. Ihre mehrzelligen Artgenossen entwickelten sich jedoch erst im Kambrium, d. h. seit etwa 750 Millionen Jahren, da ab dieser Zeit genug Sauerstoff in der Erdatmosphäre vorhanden war, um den nötigen Schutz vor der Sonneneinstrahlung zu gewährleisten.

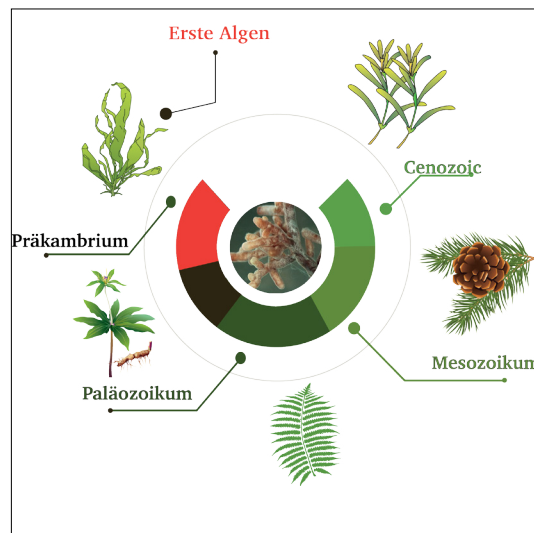


Bild 2. Die Evolution der Mykorrhizen: Erste Algen

Erste Landpflanzen (Bild 3): Der Sauerstoffanteil der Atmosphäre stieg stetig an und erreichte schließlich während des Ordoviciums einen Wert, der auch außerhalb des Wassers die Ansiedlung von Lebewesen ermöglichte. Die ersten Pflanzen breiteten sich auf dem Festland aus. Anfangs handelte es sich um krautige Vegetationsformen, die sich auf feuchte Standorte beschränkten, doch im Laufe des Devons entwickelten sich aus ihnen die Vorläufer der heutigen Bärlappgewächse, Schachtelhalme, Nacktsamer und Farnpflanzen.

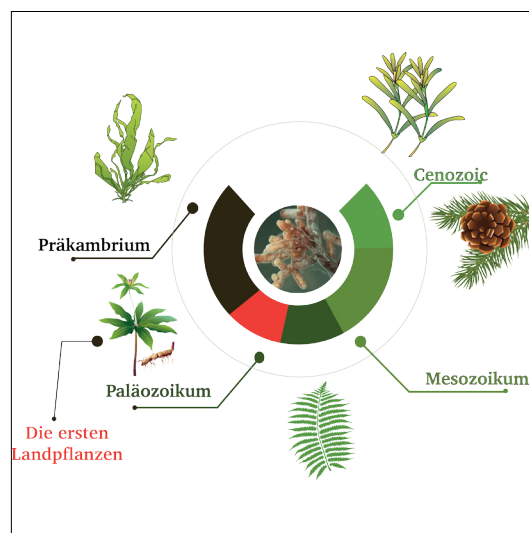


Bild 3. Die Evolution der Mykorrhizen: Erste Landpflanzen

Bärlapp- und Farnwälder (Bild 4): Große Wälder bedeckten die Erdoberfläche erstmals vor etwa 360 Millionen Jahren, während des Karbons. Aus dieser Entwicklungsära unseres Planeten stammt die heutige Steinkohle, die sich aus den Schachtelhalmgewächsen, Bärlappbäumen und Farnpflanzen der ersten Wälder gebildet hat.

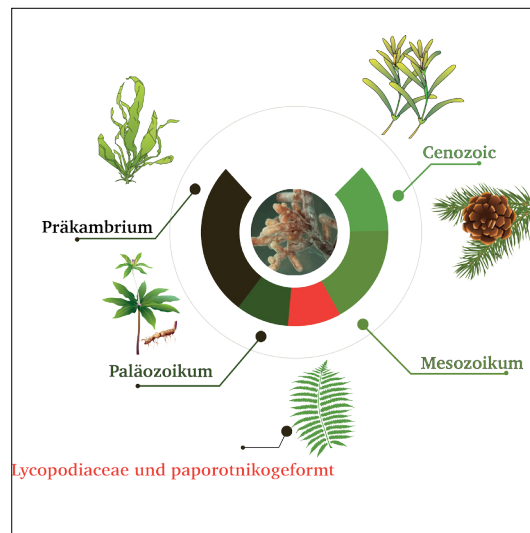


Bild 4. Die Evolution der Mykorrhizen: Bärlapp- und Farnwälder

Entwicklung der Nacktsamer (Bild 5): Von den beiden Organismengruppen, die während der Trias vor ca. 240 Millionen Jahren den Planeten eroberten, sind die Dinosaurier zweifellos die bekanntere. Doch im Gegensatz zu diesen fielen die Nacktsamer (Gymnospermen) am Ende des Erdmittelalters vor 65 Millionen Jahren nicht der Evolution zum Opfer, sondern überdauerten bis heute. Die Nadelwälder der gemäßigten und borealen Klimazonen bestehen aus Vertretern dieser Pflanzenform. Die Entwicklung der Nacktsamer ging Hand in Hand mit dem Aufkommen einer speziellen Art der Mykorrhiza, genannt Ektomykorrhiza.

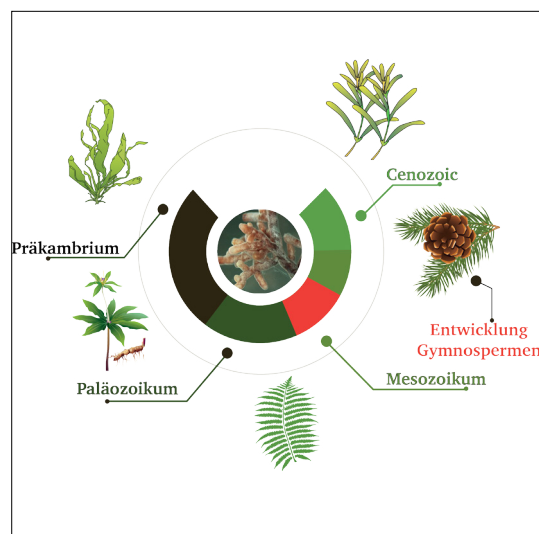


Bild 5. Die Evolution der Mykorrhizen: Entwicklung der Nacktsamer

Entwicklung der Bedecktsamer (Bild 6): Vor ca. 110 Millionen Jahren, während der Kreidezeit, verbreiteten sich die ersten Bedecktsamer oder Angiospermen, zu denen fast zwei Drittel aller heute existenten Pflanzenarten gehören.

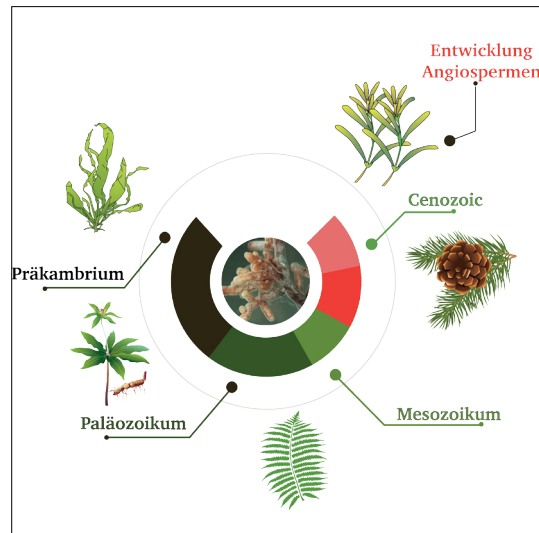


Bild 6. Die Evolution der Mykorrhizen: Entwicklung der Bedecktsamer

Arbuskuläre Mykorrhiza (Endomykorrhiza) (Bild 7): Wie sich anhand molekularer Untersuchungen und fossiler Funde feststellen lässt, gibt es das Prinzip der Arbuskulären Mykorrhiza bereits seit 500 Millionen Jahren, es entstand also gleichzeitig mit der Besiedlung des Festlandes durch die ersten einfach gebauten Pflanzen. Fossile Pilzstrukturen, die dieser Periode zugeordnet werden können, weisen große Ähnlichkeit mit der heutigen Arbuskulären

Mykorrhiza auf. Daraus geht hervor, dass bereits diese frühe Form der Mykorrhizasymbiose so gut an die Umwelt angepasst war, dass sie sich bis heute kaum verändern musste.

Eine weitere Parallele zwischen der jetzigen und der prähistorischen Arbuskulären Mykorrhiza besteht in der Beschaffenheit der Böden, in denen sie zu finden sind: Vor Millionen Jahren konnten Pflanzen lediglich auf Gestein wachsen, das mehr oder weniger stark verwittert war. Die Arbuskuläre Mykorrhiza erleichterte damals das Wachstum auf diesen kargen Untergründen und ist auch heute noch in Böden mit wenig unzersetztem Pflanzenmaterial zu finden. Andere Mykorrhizaformen wie die Ektomykorrhiza oder die Ericoide Mykorrhiza kommen dagegen häufiger in Böden mit mehr unzersetztem Material vor, z. B. in Wäldern oder Mooren.

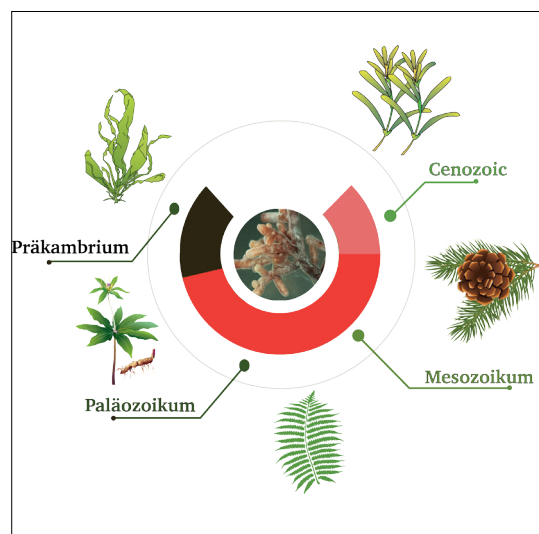


Bild 7. Die Evolution der Arbuskulären Mykorrhiza (Endomykorrhiza)

Ektomykorrhiza (Bild 8): Die Nacktsamer begannen sich vor 240 Millionen Jahren zu verbreiten, doch ihren endgültigen Siegeszug traten sie erst vor ca. 130 Millionen Jahren an. Man vermutet, dass sich etwa gleichzeitig die wichtigsten Pilzpartner für die Ektomykorrhizasymbiose herausbildeten, bekannt als Ständerpilze. Die Wälder der kalten und gemäßigten Klimazonen weisen seitdem eine Vielzahl von Ektomykorrhizaformen auf.

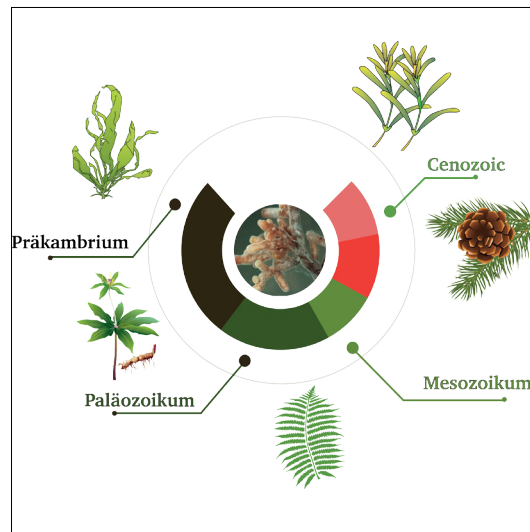


Bild 8. Die Evolution der Ektomykorrhiza

Mykorrhiza der Orchideen und Ericoide Mykorrhiza (Bild 9): Diese beiden relativ spät aufgekommenen Mykorrhizaformen sind seit höchstens 110 Millionen Jahren präsent und werden von Pflanzen aus der Gruppe der Bedecktsamer eingegangen.

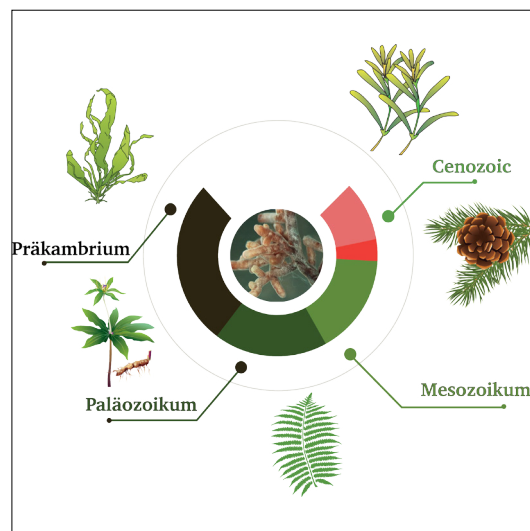


Bild 9. Die Evolution der Mykorrhiza bei Orchideen und der Ericoiden Mykorrhiza

1.2. VERTEILUNG VERSCHIEDENER MYKORRHIZAFORMEN AUF DER ERDE (Bild 10)

Man unterscheidet drei verschiedene Formen von Mykorrhizen: In gut mineralisierten Böden ist vor allem die Arbuskuläre Mykorrhiza zu finden, in denen Phosphat einen limitierenden mineralischen Nährstoff darstellt. Vermutlich passte sich diese Mykorrhizaform bereits an derartige Lebensräume an, als die ersten Pflanzen auf dem Festland zu wachsen begannen. Die Wälder der kalten und gemäßigten Klimazonen sind hingegen das Hauptverbreitungsgebiet der Ektomykorrhiza. An diesen Standorten wird abgestorbenes Pflanzenmaterial nur zu einem geringen Anteil abgebaut und es herrscht somit ein sehr niedriger Stickstoffgehalt im Boden, der wiederum das Pflanzenwachstum hemmt.

In Heidezonen oberhalb der Baumgrenze und in Mooren ist sogar noch weniger Stickstoff im Boden vorhanden, weshalb der dortigen Ericoiden Mykorrhiza eine große Bedeutung für das Pflanzenwachstum zukommt.

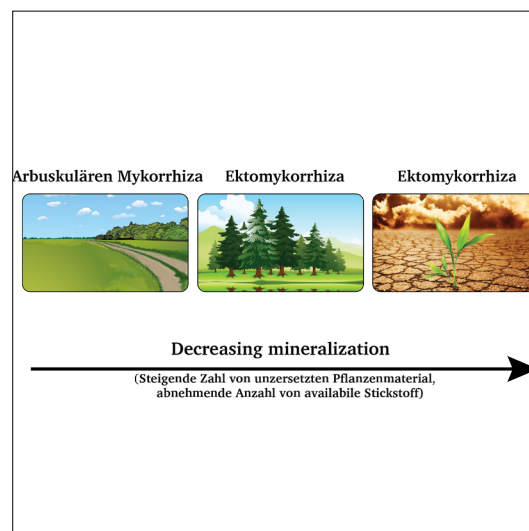


Bild 10. Die Anpassung der Mykorrhiza an verschiedene geographische Zonen

Arbuskuläre Mykorrhiza (Endomykorrhiza): Die Zersetzung abgestorbenen pflanzlichen Materials durch Mikroorganismen geht besonders effizient an vielen wärmeren Standorten vonstatten, z. B. in Steppen, in den Tropen und auf Wiesen. Die dadurch in den Boden freigesetzten Nährstoffe können wieder von den Pflanzen aufgenommen werden. Phosphat, das als schwerlösliches Kalziummineral ausfällt, stellt in diesem Fall ein limitierendes Nährsalz dar.

Derartige Bedingungen prägten von Anfang an die Entwicklung der Arbuskulären Mykorrhiza und sie ist noch heute bestens an sie angepasst, indem sie sich auf die Versorgung der Pflanze mit Phosphat spezialisiert. Das Pilzgeflecht dringt in Bodenbereiche vor, die die Wurzel nicht erreicht, und transportiert das Phosphat zur Pflanze. Wahrscheinlich löst der Pilz zudem schwerlösliche Phosphatdepots auf und macht das Nährsalz somit der Pflanze zugänglich.

Ektomykorrhiza: Anders als in wärmeren Gebieten zersetzen sich abgestorbene Blätter und Nadeln in den Wäldern der gemäßigten Zonen nicht vollständig und recht langsam. Der Boden ist deshalb von einer Schicht unzersetzten organischen Materials bedeckt, dem sogenannten Mull.

In dieser Schicht ist viel Stickstoff gebunden, der nicht von den Pflanzen verwertet werden kann und zum wachstumslimitierenden Nährstoff wird. An diese Bedingungen sind die Ektomykorrhizapilze angepasst, indem sie Stickstoffverbindungen aus dem Mull herauslösen und zur Pflanze transportieren.

Ericoide Mykorrhiza: Die Zersetzung toten organischen Materials ist an sehr kalten, feuchten oder trockenen Standorten noch weniger effizient als in den Wäldern gemäßigter Breiten. Gebiete mit derartigen Bedingungen zeichnen sich durch eine besonders ausgeprägte unzersetzte Mullschicht aus, mit der ein extrem geringer Gehalt an mineralischen Nährstoffen im Boden einhergeht. Diesem Mangel wirken die Ericoiden Mykorrhizapilze entgegen, die besonders schwer zugängliche Mineraldepots für ihre Pflanzenpartner nutzbar machen.

1.3. SYMBIOSE – DAS ZUSAMMENLEBEN ARTVERSCHIEDENER LEBEWESEN

Erstbeschreibung der Symbiose (Ektomykorrhiza) (Bild 11): Die erste Beschreibung der Mykorrhizasymbiose bei Bäumen von B. Frank erschien bereits 1885, einschließlich der nebenstehenden Abbildung, in den *BERICHTEN DER DEUTSCHEN BOTANISCHEN GESELLSCHAFT*, Band III, S. 128 – 145.

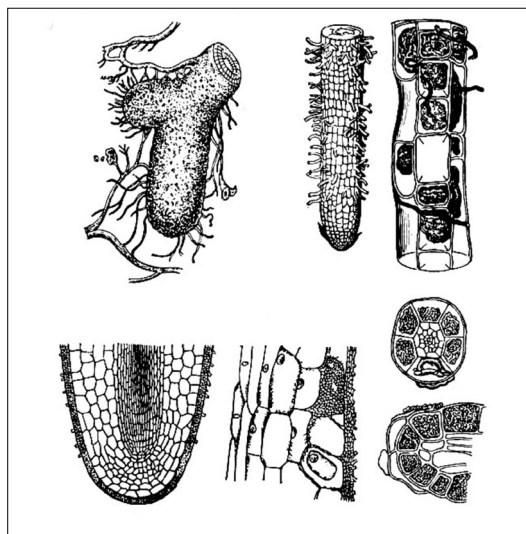


Bild 11. Erstbeschreibung der Symbiose – Ektomykorrhiza

Symbiose – Das Zusammenleben artverschiedener Lebewesen

Der Begriff „Symbiose“ beschreibt allgemein das Zusammenleben artverschiedener Organismen. Alle Symbioseformen begannen als unabhängiges Nebeneinander der Arten, das sich schrittweise durch wechselseitige Anpassung (Coevolution) zum Miteinander wandelte. Es werden verschiedene Formen derartiger Partnerschaften unterschieden, wie in **(Bild 12)** dargestellt. Eine Symbiose im engeren Sinn, die auch als Mutualismus bezeichnet wird, liegt vor, wenn beide Partner Vorteile aus dem Zusammenleben ziehen. Der entgegengesetzte Fall wird Parasitismus genannt – hierbei ist der Nutzen ungleich auf die Partner verteilt. Die Mykorrhiza ist meist eine mutualistische Symbiose. Manchmal weist sie jedoch eher parasitäre Züge auf, z. B. im Fall einiger Orchideen, deren Ernährung hauptsächlich auf der Ausbeutung ihrer Pilzpartner basiert.

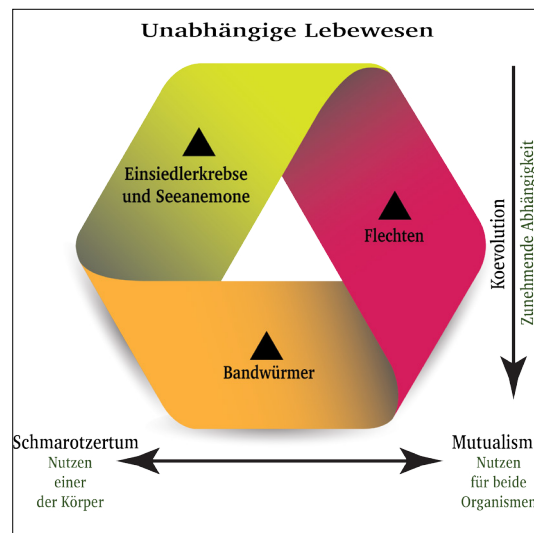


Bild 12. Die Evolution der Symbioseformen

Die folgende Tabelle (**Tabelle 1**), und im Bild unten (**Bild 13**) finden Sie eine symbiotische Mykorrhiza-Partner zu finden.

Abteilung	Unterteilung	Klasse	Unterklasse
<i>Emycota</i> (Echte Pilze)		Chytridiomycota Zygomycota Ascomyceten Basidiomycetes	
<i>Bryophyta</i> (Mosses)		Hornkraut Marchantiophyta (thallosen Lebermoose) Yungermannievyee Moose (Blattlebermoose) Briopsidy (Leafy Moose)	
<i>Pteridophyta</i> (Fern förmig)		gabelblattgewächse Psilophytes Lycopodiaceae Pferdeschwanz Ferns	
<i>Spermatophyta</i> (Samenpflanzen, Gymnospermen)	Coniferophytina (Blätter und einem gabelförmigen Nadeln) Cycadophytina	Ginkgoaceae Nadelholz (Timber Weichholz)	

	(Peristolistnye Gymnospermen)	Lyginopteridopsida (Seed Ferns) Sagovnikovidnye Bennettitales Gnetophyta	
Spematophyta (Seed Plants)	Angiospermen	Magnoliopsidy (Zweiseitige)	Magnolia (Magnolie, Lorbeer, Muskat, Pfeffer, Wild Ginger ...) Nymphaeidae (Lilie, Lotus ...)
Spematophyta (Seed Plants)	Angiospermen	Rosopsidy (Zweiseitige Eudicots)	Ranunculidae (Butterblume, Rittersporn, Mohn ...) Caryophyllidae (Nelken, Spinat, Kaktus, Rhabarber ...) Rosidae (Rosen, Obstbäume, Erbsen, Bohnen, Geranien, Sellerie, Trauben ...) Asteridae (Holunder, Olivenbaum, Kartoffeln, Tomaten, Fingerhut, Thymian ...)
Spematophyta (Seed Plants)	Angiospermen	Liliopsidy (Einkeimblättrige)	Alismatidy Aridae Liliidy (Tulip, Lilie, Zwiebel, Orchideen ...) Arecidae (palm) Commelinidae (Gras, Getreide, ...)

Tabelle 1. Das System dieser Pilze und Gefäßpflanzen.

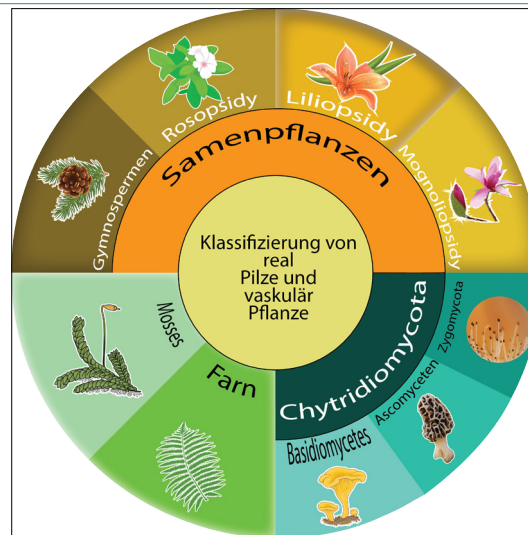


Bild 13. Symbiotische Partner

Unabhängige Lebensweise (Bild 12): Zwischen zwei Arten, die am selben Standort leben, besteht in den meisten Fällen eine mehr oder weniger enge wechselseitige Beziehung. Der Kommensalismus ist eine mögliche Form der Abhängigkeit, bei der sich die eine Art von Abfällen oder Überbleibseln der anderen ernährt. Parasitismus oder mutualistische Symbiose sind oft eine logische Weiterentwicklung einer solchen Beziehung: Wenn der Nutznießer so viel Nahrung beansprucht, dass nicht mehr genug für den Wirt übrigbleibt, handelt es sich um einen Parasiten. Verschafft er dem Wirt jedoch im Gegenzug ebenfalls Vorteile, entsteht eine mutualistische Symbiose, die letztendlich für beide Partner profitabel ist.

Parasitismus (Bild 14): Der Parasit zieht auf Kosten des Wirts einen einseitigen Nutzen aus dem Zusammenleben. Er schädigt ihn durch Entziehen von Nahrung, lässt ihn dabei jedoch weiterleben.

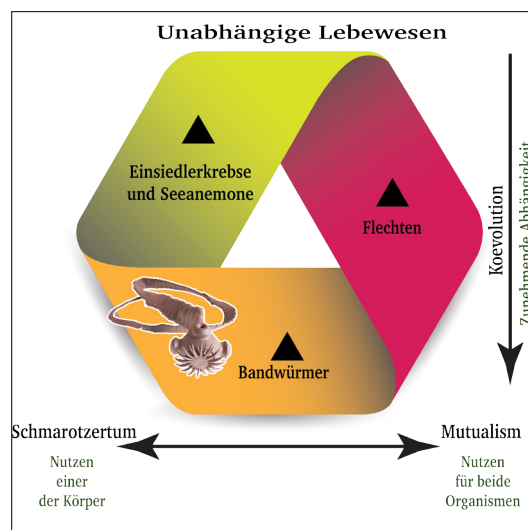


Bild 14. Parasitismus: Der Bandwurm

Mutualismus (Bild 16): Zwei artverschiedene Organismen gehen eine Wechselbeziehung ein, von der beide Partner gleichermaßen profitieren.

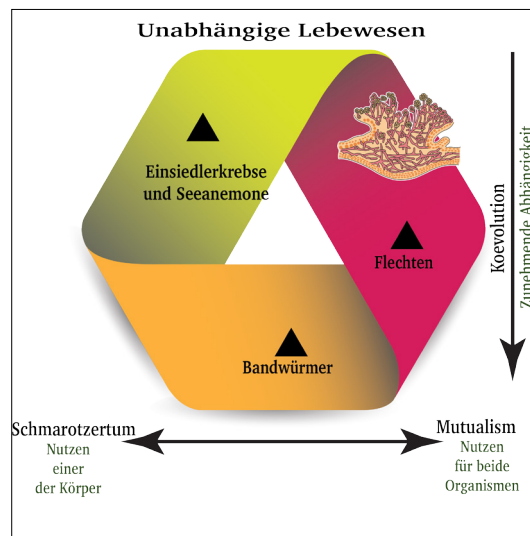


Bild 16. Mutualismus: Die Flechte

Coevolution (Bild 15): Die Evolution verschiedener Arten verläuft parallel, in Abhängigkeit voneinander, da die Organismen aufeinander angewiesen sind (z. B. Bienen und viele Blütenpflanzen).

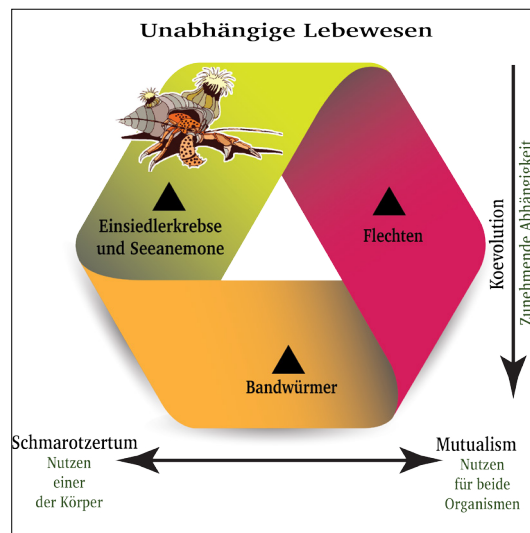


Bild 15. Coevolution: Einsiedlerkrebs und Seeanemone

Mykorrhiza zwischen Parasitismus und Mutualismus: Während es sich bei den meisten Mykorrhizen um echte, mutualistische Symbiosen handelt, ist das Nutzengleichgewicht in einigen Fällen zugunsten der Pflanze verschoben. So beuten beispielsweise manche Orchideen ihren Pilzpartner aus. Mitunter haben diese Pflanzen die Fähigkeit zur Photosynthese vollständig verloren und ernähren sich ausschließlich über den Pilz, leben also komplett parasitär.

1.4. DAS ZUSAMMENLEBEN VON PILZ UND PFLANZE

Formen des Zusammenlebens: Die Partnerschaft zwischen Pflanzenwurzel und Pilz kann auf zwei verschiedene Weisen ausgeprägt sein. Wenn der Pilz in die Zellen der Pflanze eindringt, spricht man von der sogenannten Endomykorrhiza, dargestellt auf **Bild 17 links**. Handelt es sich hingegen um eine Ektomykorrhiza (**Bild 17 rechts**), dringt der Pilz lediglich in die Zellzwischenräume vor und bildet oft zusätzlich einen äußeren Pilzmantel rund um die Wurzel. Die hin und wieder auftretenden Mischformen beider Mykorrhizavarianten werden als Ekten-domykorrhizen bezeichnet.

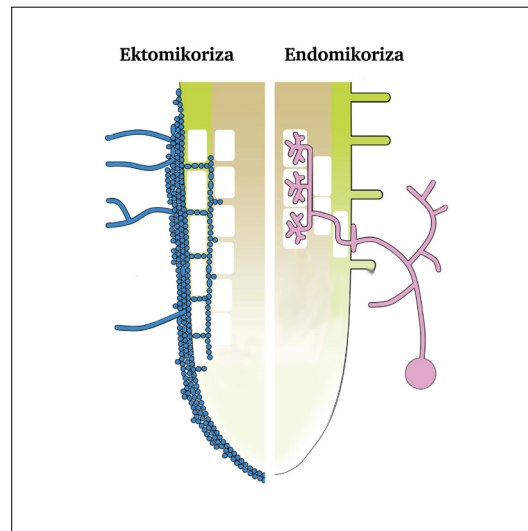


Bild 17. Das Eindringen des Pilzes (rote Hyphen) bei Endomykorrhiza und Ektomykorrhiza

Endomykorrhiza: Sie zeichnet sich dadurch aus, dass Pilzhypen (auf **Bild 18 links** rot dargestellt) ins Innere der Wurzelzellen hineinwachsen und dort Schlaufen oder Arbuskeln ausbilden. **Bild 18 rechts** zeigt die mykorrhizierte Wurzel einer Weizenpflanze unterm Mikroskop, wobei die Pilzstrukturen dunkelblau angefärbt wurden.

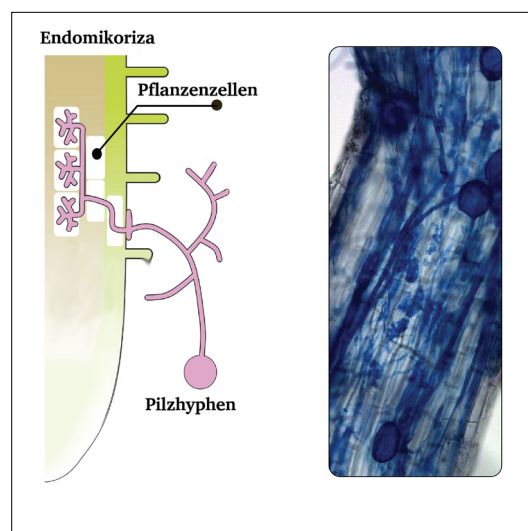


Bild 18. Das Eindringen des Pilzes in die Pflanzenzellen

Ektomykorrhiza: Wie auf **Bild 19 links** zu sehen, umschließt ein dichter Pilzmantel, bestehend aus rot dargestellten Pilzhypen, die Oberfläche der Pflanzenwurzel. Einige der Hypen dringen in die Wurzel ein, bleiben jedoch in den Zellzwischenräumen, anstatt in die Pflanzenzellen hineinzuwachsen. Bild 19 rechts zeigt einen mikroskopischen Querschnitt durch die mykorrhizierte Wurzel einer Pappel. Die hell erscheinenden Strukturen gehören dabei zum Pilz.

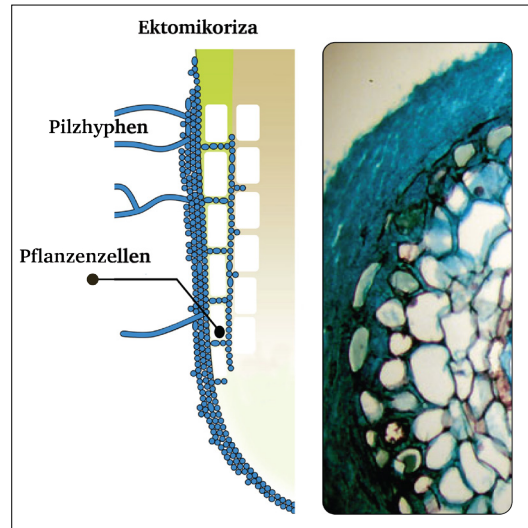


Bild 19. Die Pilze bleiben zwischen den Pflanzenzellen

1.5. DIE RHIZOSPHÄRE – DAS UMFELD DER PFLANZENWURZEL

Der Boden rings um eine Pflanzenwurzel wird von dieser mit Nährstoffen angereichert (**Bild 20**), wodurch viele Bodenorganismen ernährt werden. Manche dieser Lebewesen sind ausschließlich auf die Versorgung durch die Wurzel angewiesen; sie erschließen sich deren Nährstoffvorräte entweder als Parasiten oder als Partner in einer mutualistischen Symbiose, wie im Fall der Mykorrhiza. Aber auch untereinander leben die Rhizosphärenbewohner in einem komplexen Gefüge verschiedener Wechselwirkungen, sei es als Symbiose oder als Fressfeinde.

Mutualistische und parasitäre Beziehungen: Die vielschichtigen Ernährungskonstellationen der Rhizosphäre nahmen ihren Anfang vermutlich im Kommensalismus: Die von den Pflanzenwurzeln an den Boden abgegebenen Nährstoffe dienten als Nahrungsgrundlage für verschiedene Organismen, die sich in Folge in der Nähe der Wurzeln ansiedelten. Mit der Zeit bildeten einige dieser Organismen durch Anpassung spezifischere Formen des Mitessertums aus und fanden teilweise sogar Wege, die Abwehrmechanismen der Pflanzenwurzeln zu durchbrechen. Sie erhielten dadurch Zugang zu wesentlich größeren Nährstoffmengen und wurden zu Parasiten. Demgegenüber begannen andere Organismen, das Wachstum der Pflanze durch bestimmte Stoffwechselprozesse zu unterstützen, beispielsweise indem sie Phosphat aus dem Boden lösten und für die Pflanze nutzbar machten. Die Pflanze, die dadurch besser ernährt wurde, gab ihrerseits mehr Nährstoffe an den Boden ab, was wiederum den Organismen zuträglich war – eine mutualistische Symbiose war entstanden.

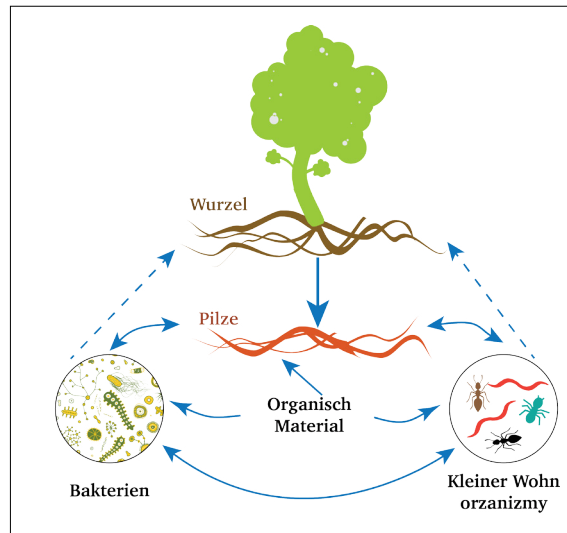


Bild 20. Die Rhizosphäre: das Umfeld der Pflanzenwurzel

1.6. AUFBAU DER PFLANZENWURZEL

Neben Sprossachse, Blatt und Blüte besitzen viele Landpflanzen ein weiteres wichtiges Organ – die Wurzel (**Bild 21-23**). Ihre Hauptfunktionen bestehen in der Verankerung der Pflanze im Boden und der Versorgung mit Wasser und Nährstoffen. Um letztere Aufgabe erfüllen zu können, besitzt die Wurzel ein Leitungssystem, dessen Röhren in alle anderen Teile der Pflanze vordringen. **Bild 30 – 33** zeigt dieses Röhrensystem, genannt Zentralzylinder. Es besteht aus zwei Elementen, dem Xylem (**Bild 34 – 36**) zum Transport von Wasser und Mineralstoffen und dem Phloem (**Bild 37 – 38**) zur Weiterleitung von Kohlenhydraten bzw. Zuckern. Rings um den Zentralzylinder liegt die Wurzelrinde (**Bild 26 – 29**), die ihrerseits von einer schützenden Zellschicht namens Rhizodermis (**Bild 24 – 25**) umgeben ist.

HACKFRÜCHTE

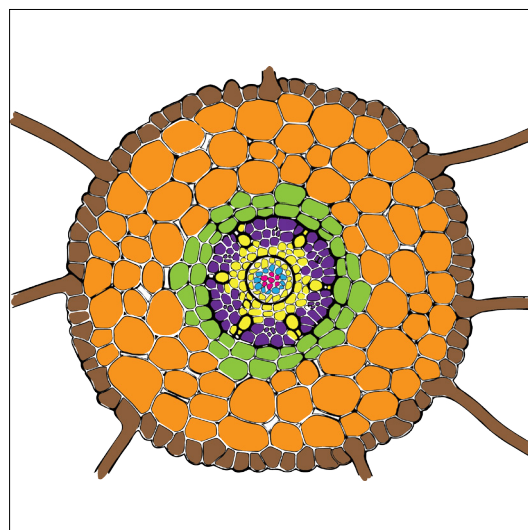


Bild 21. Die Struktur der Pflanzenwurzel

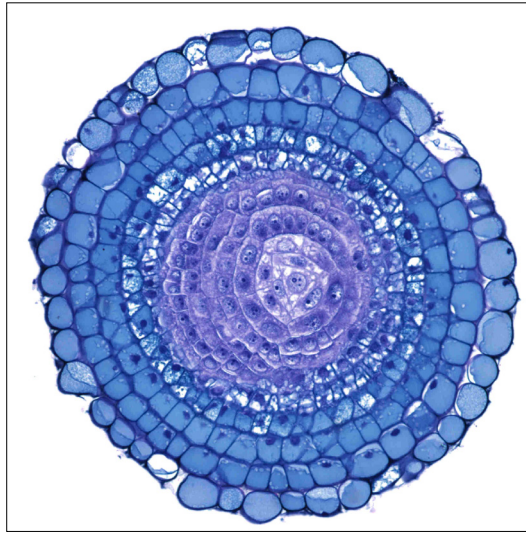


Bild 22. Die Pflanzenwurzel. Querschnitt

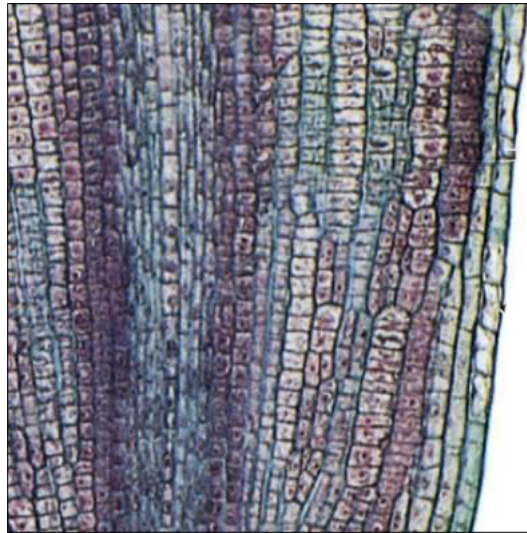


Bild 23. Die Pflanzenwurzel. Längsschnitt

RIZODERMA

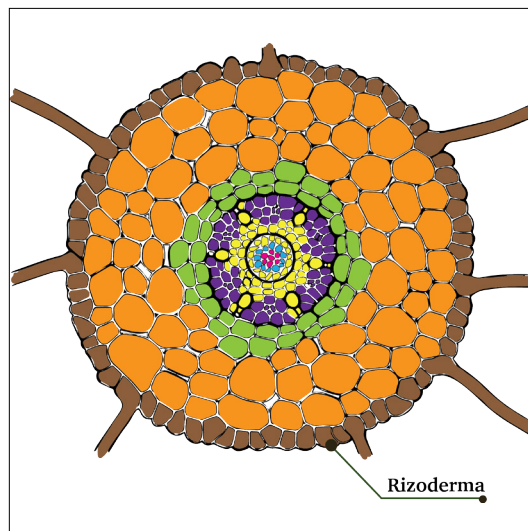


Bild 24. Rhizodermis: Äußeres sekundäres Abschlussgewebe der Wurzel

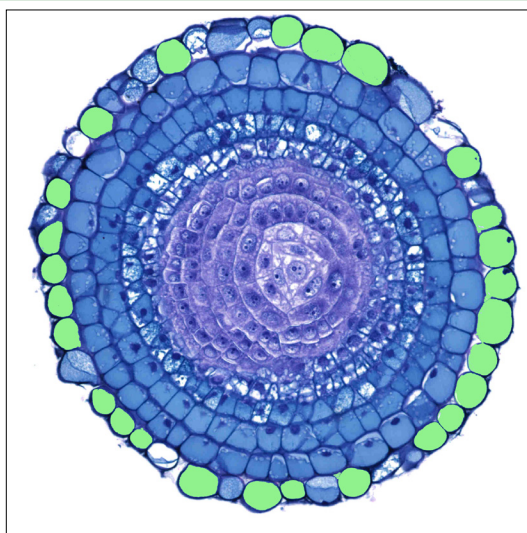


Bild 25. Rhizodermis. Querschnitt

WURZELRINDE / KORTEX

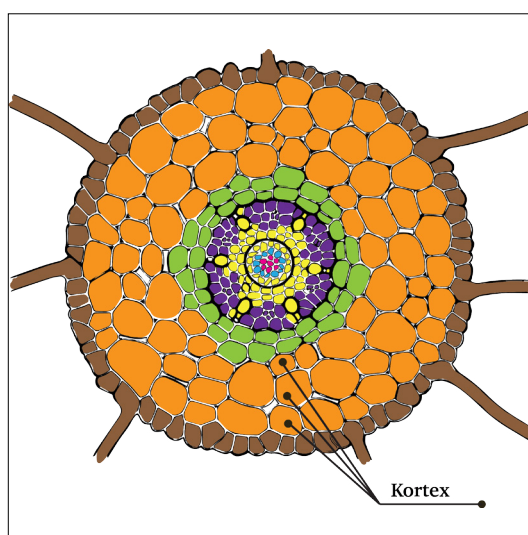


Bild 26. Wurzelrinde/Cortex: Gewebeschichten zwischen dem Zentralzylinder und der Rhizodermis

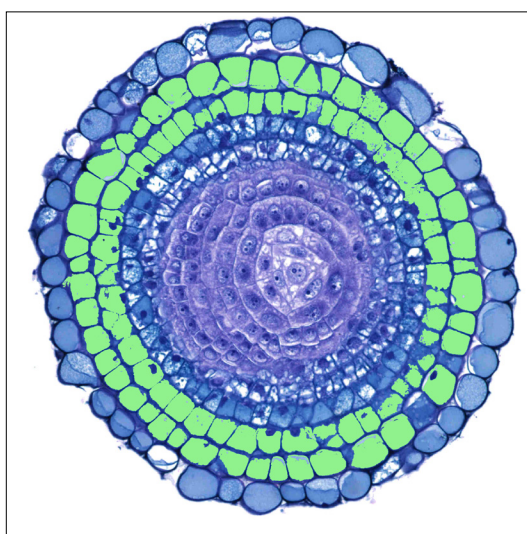


Bild 27. Wurzelrinde/Cortex. Querschnitt



Bild 28. Wurzelrinde/Cortex. Längsschnitt

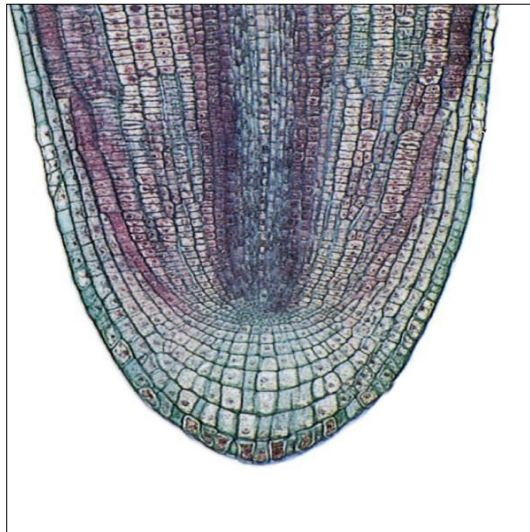


Bild 29. Wurzelrinde/Cortex. Wurzelspitze

ZENTRALZYLINDER

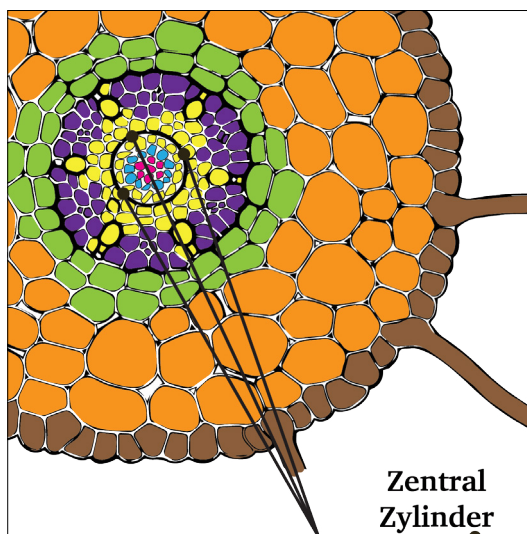


Bild 30. Zentralzylinder: Von der primären Rinde umschlossener Gewebekomplex der Sprossachsen und Wurzeln bei Kormophyten.

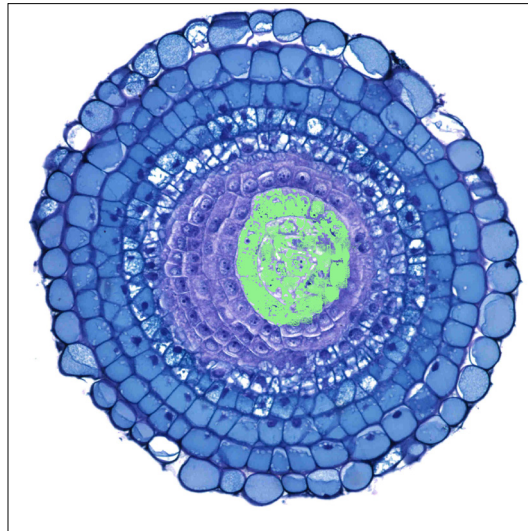


Bild 31. Zentralzylinder. Querschnitt

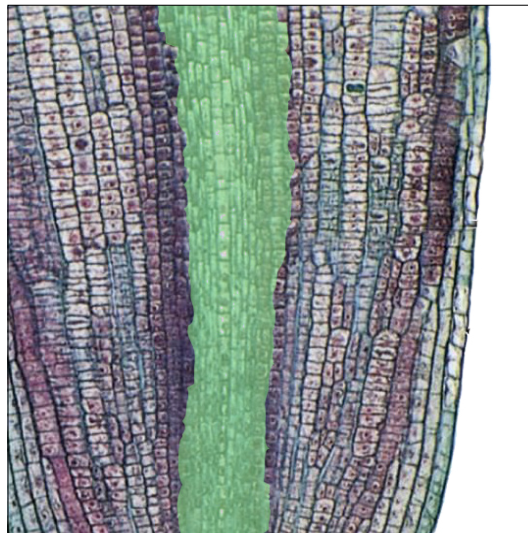


Bild 32. Zentralzylinder. Längsschnitt

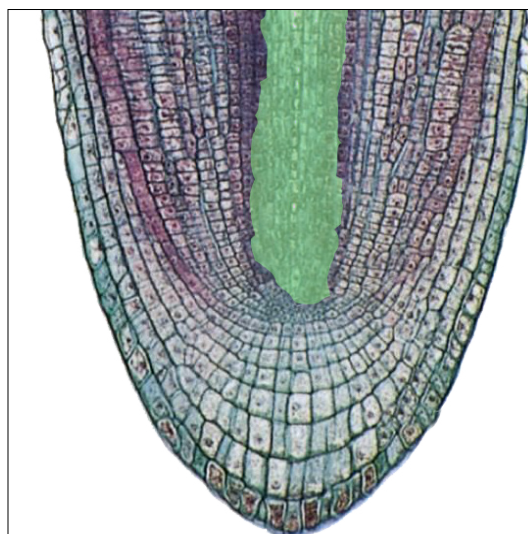
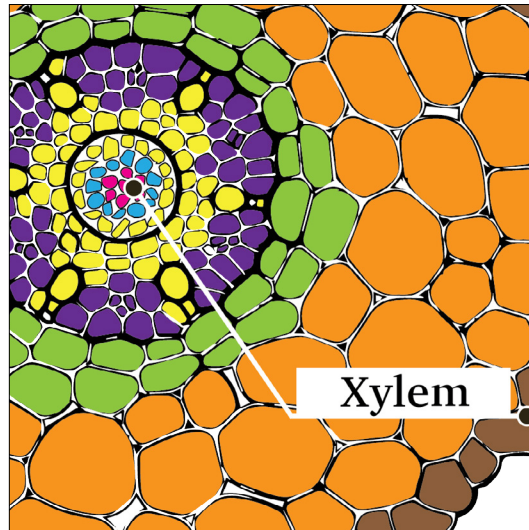


Bild 33. Zentralzylinder. Wurzelspitze

XYLEM



Xylem

Bild 34. Xylem: Holz- bzw. Gefäßteil von Pflanzen, der Gefäße zum Transport von Wasser und Mineralstoffen enthält.

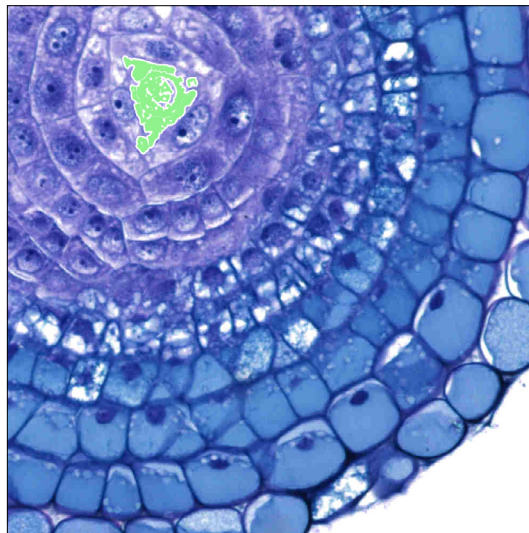


Bild 35. Xylem. Querschnitt

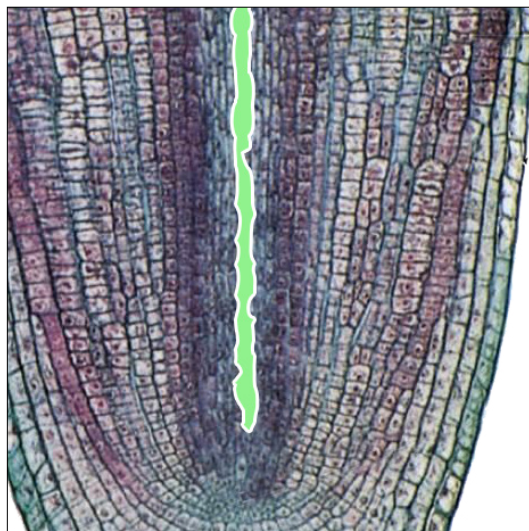


Bild 36. Xylem. Längsschnitt

BAST

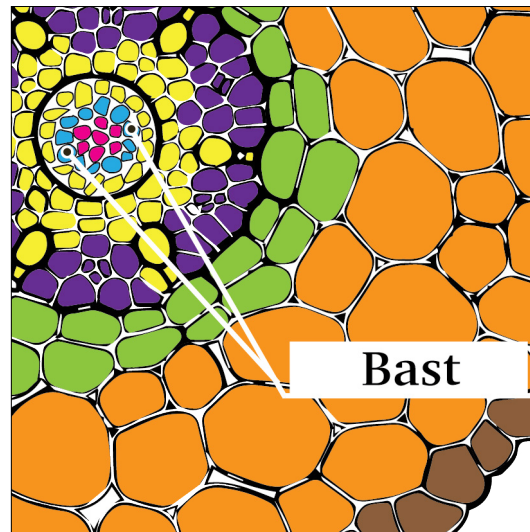


Bild 37. Phloem: Das Phloem besteht aus langgestreckten, speziell umgebauten Zellen, den Siebzellen oder Siebröhrenzellen.

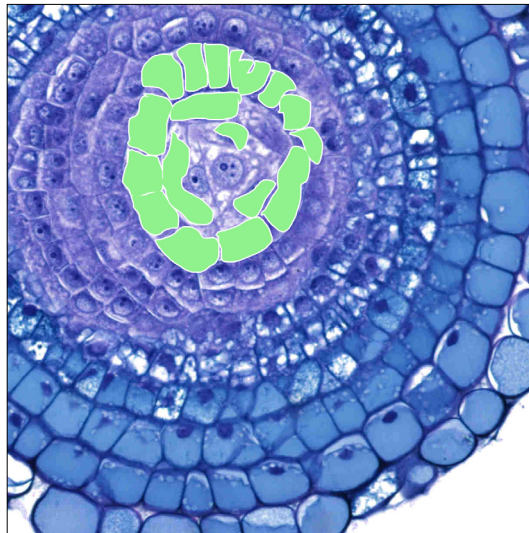


Bild 38. Phloem. Querschnitt

WURZELHAARE

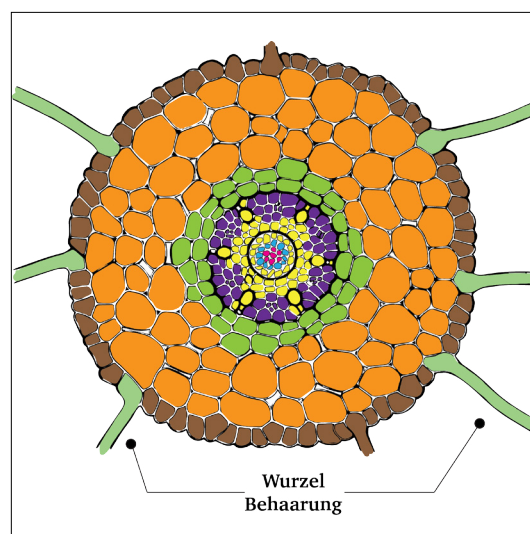


Bild 39. Wurzelhaare: Teil des Absorptionsgewebes; dienen der Aufnahme von Wasser und Mineralstoffen aus dem Boden. Querschnitt

ENDODERM

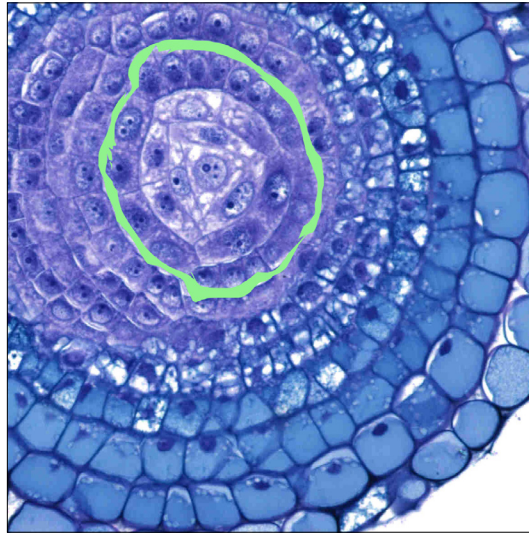


Bild 40. Endodermis: Inneres Abschlussgewebe innerhalb der Pflanzenwurzel, das den Zentralzylinder von der Wurzelrinde trennt. Querschnitt

WURZELHAUBE

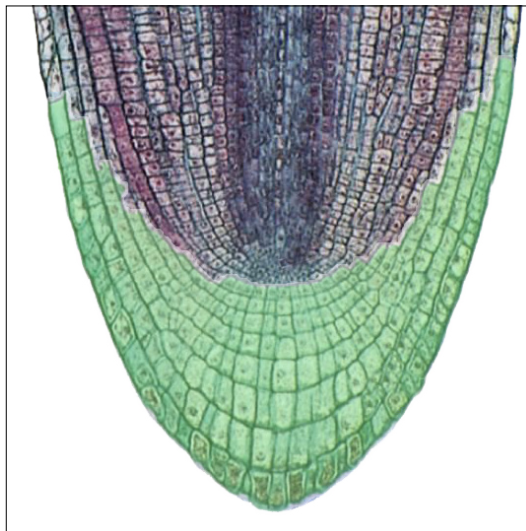


Bild 41. Wurzelhaube (Calyptra). Schützt das empfindliche Apikalmeristem während des Wurzelwachstums und wird ständig erneuert. Wurzelspitze

WACHSTUMSKERN



Bild 42. Wachstumszentrum: Embryonales Gewebe an der Spitze von Pflanzenspross und -wurzel.

1.7. AUFBAU DER WURZELRINDE

Die Wurzelrinde ist ein Zellverband (**Bild 43 unten**), deren Einzelzellen (**Bild 43 oben**) durch kleine Poren namens Plasmodesmen miteinander verbunden sind. Innerhalb der Zellen befindet sich dicht an der Wand etwas Cytoplasma. Den meisten Raum nimmt jedoch eine große Zentralvakuole (**Bild 46**) ein. Sie fungiert als Speicher für Wasser und Nährstoffe, aber auch als Ablageort für unerwünschte Substanzen.

Als lebenden Teil der Zelle oder Symplast bezeichnet man die miteinander verbundenen Protoplasten (**Bild 45**), die sich innerhalb eines bestimmten Gewebes befinden.

Der Zellkern (**Bild 47**) ist in den Zellen eukaryotischer Lebewesen das größte Organell. Er dient als Steuerzentrum und Träger der genetischen Information.

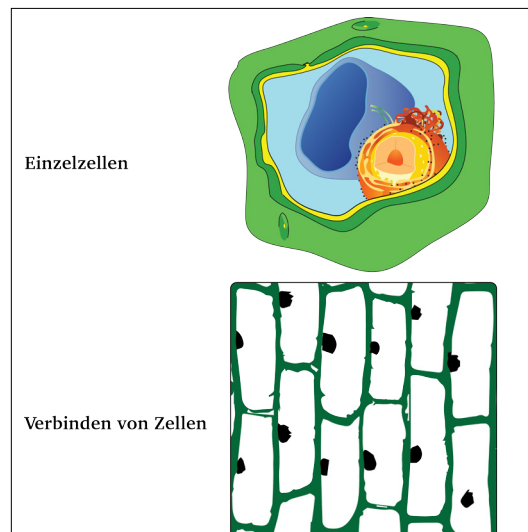


Bild 43. Einzelzelle - oben. Zellverband - unten.

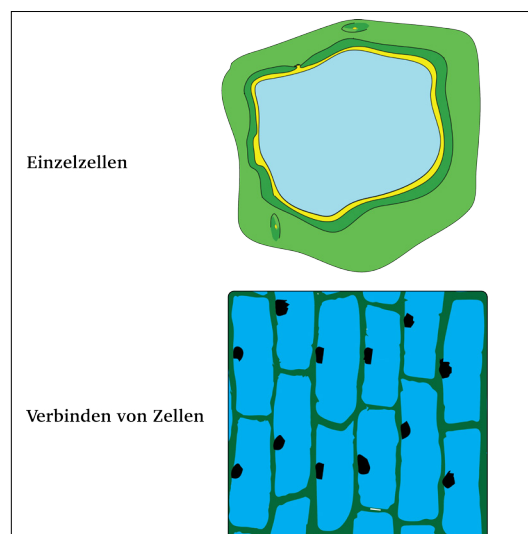


Bild 44. Zellwand/Apoplast: für Einzelzelle - oben, für Zellverband - unten.

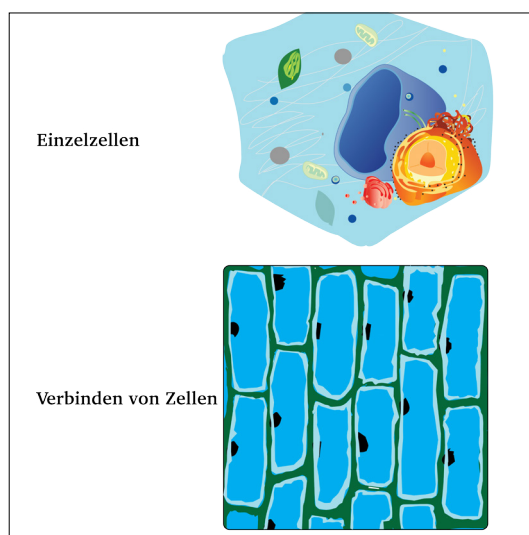


Bild 45. Lebender Teil der Zelle/Symplast: Protoplasten für Einzelzelle - oben, für Zellverband - unten.

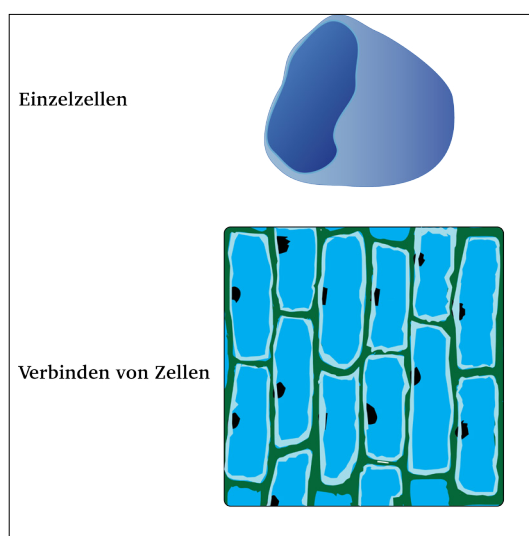


Bild 46. Vakuole für Einzelzelle - oben, für Zellverband - unten.

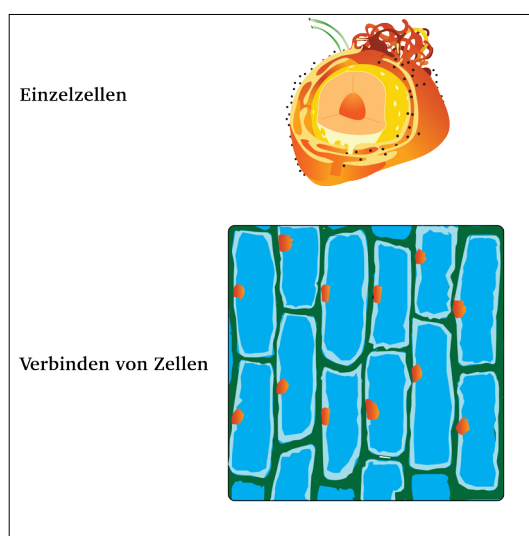


Bild 47. Zellkerne für Einzelzelle - oben, für Zellverband - unten.

1.8. NÄHRSTOFFAUSTAUSCH

Tauschhandel: Beim Sammeln wichtiger Nährstoffe setzen Pflanze und Pilz auf Arbeitsteilung, woraus sich der Nährstoffaustausch als Hauptzweck der Symbiose ergibt (**Bild 48**). Da die Pflanze zur Photosynthese fähig ist, kann sie nahezu unbegrenzte Mengen an Energie herstellen, welche sie in Form von Kohlenhydraten speichert. Der Pilz erhält einen Teil davon für seine eigene Ernährung (**Bild 49**) und führt der Pflanze im Gegenzug mineralische Nährstoffe zu, vor allem Phosphat und Nitrat bzw. Ammonium (**Bild 50**). Er kann diese Stoffe durch seine langen Hyphen besser erreichen und aus dem Boden herauslösen als die Pflanze.

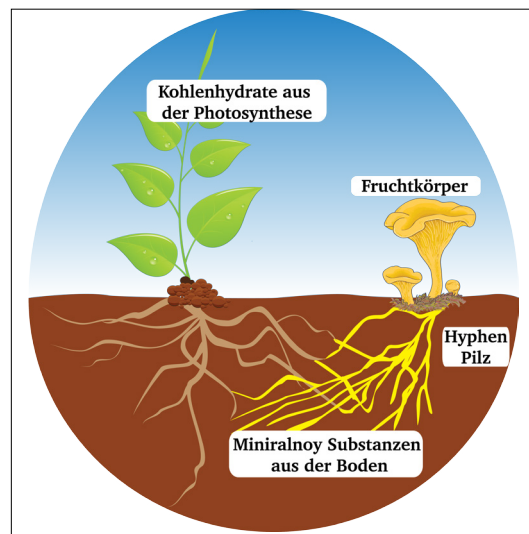


Bild 48. Symbiose

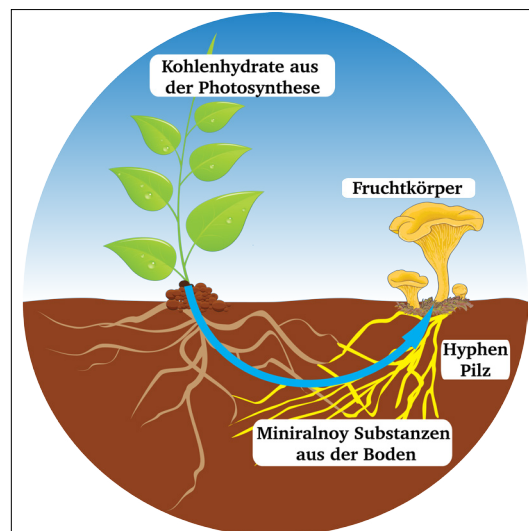


Bild 49. Kohlenhydrattransport von der Pflanze zum Pilz

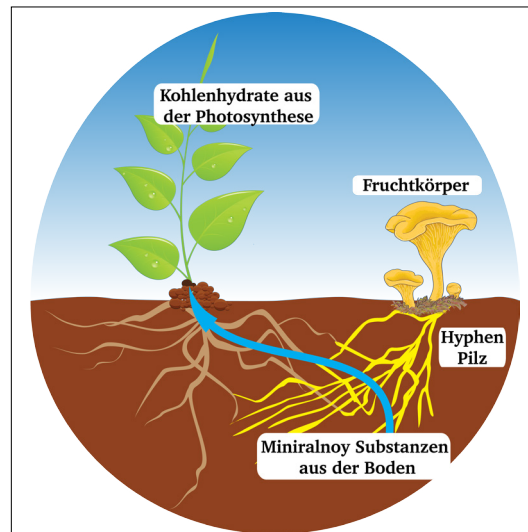


Bild 50. Transport von mineralischen Nährstoffen vom Pilz zur Pflanze

Stoffaustausch: Der Kontakt zwischen Pflanze und Pilz wird über Berührungspunkte reguliert, die sich in den meisten Symbiosen ähneln. Pilz- und Pflanzenzelle verschmelzen niemals vollständig miteinander, auch wenn Teile des Pilzgeflechts mitunter in einzelne Pflanzenzellen eindringen (**Bild 51**). Das Cytosol der Pflanze ist immer durch zwei Membranen von dem des Pilzes getrennt. Diese Membranen – eine gehört dem Pilz an, die andere der Pflanze – werden von speziellen Kanälen unterbrochen, die den Stofftransport ermöglichen und regulieren. Eine weitere trennende Schicht zwischen der Pilz- und der Pflanzenzellmembran bildet die extrazelluläre Matrix, die zum Apoplasten gehört und sowohl von der Pflanze als auch vom Pilz bereitgestellt werden kann. Da sie oft dünn und durchlässig ist, können die zu transportierenden Stoffe gut durch Diffusion hindurchtreten.

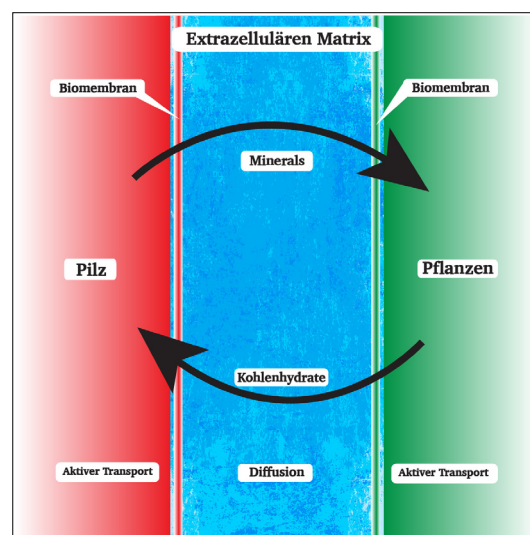


Bild 51. Die Kontaktzone zwischen Pilz und Pflanze.

Biomembran des Pilzes und Biomembran der Pflanze (**Bild 51**). Bei Membranen handelt es sich um Lipidschichten mit 5 – 10 nm Breite, welche eine Zelle entweder nach außen abgrenzen (Zellmembran) oder verschiedene Zellbereiche voneinander trennen (z. B. Membranen der Organellen). Auf bzw. in einer Membran sind Proteine mit verschiedenen Funktionen eingelagert.

Extrazelluläre Matrix (Bild 52). An der Außenseite der Zelle befindet sich die Zellwand, die hauptsächlich mechanische Aufgaben erfüllt und dauerhaft mit dem Protoplasten verbunden ist. In einer frühen Phase der Zell- und Gewebeentwicklung bilden sich die Primärzellwände, die vor allem aus Kohlenhydraten wie Cellulosen, Hemicellulosen und Pektinen bestehen. Die später ausgebildeten sekundären Zellwände enthalten weitere festigende Elemente, z. B. Lignin, das an der Zellwandverholzung beteiligt ist.



Bild 52. Extrazelluläre Matrix

Mineralische Nährstoffe (Bild 51). Mineralstoffe oder Mineralsalze dienen dem pflanzlichen Organismus als essentielle, d. h. notwendige Nährelemente. Die sogenannten Makroelemente, zu denen Kalzium, Natrium, Kalium, Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Magnesium und Chlor gerechnet werden, sind als Bauelemente sowohl im pflanzlichen als auch im tierischen Körper von Bedeutung und in großen Mengen vorhanden, während die Mikroelemente Fluor, Brom, Iod, Eisen, Kupfer, Mangan, Cobalt, Zink, Vanadium und Selen eher katalytische Funktionen wahrnehmen.

Transporter (Bild 51). In die Membranen sind große Proteine oder Proteinkomplexe eingebettet, die als Durchgangskanäle fungieren und dabei ähnlich wie Enzyme arbeiten. Sie sind auf bestimmte Moleküle spezialisiert und lassen nur diese die Membran passieren (z. B. Phosphat-Transporter), man spricht daher von Transportspezifität. Entsprechend der Bedürfnisse des Gesamtsystems werden die Transportraten reguliert, sodass nur die Menge eines bestimmten Stoffes in die Zelle hinein oder aus ihr hinausgelangt, die ihr zuträglich ist.

Diffusion (Bild 51). Die Diffusion ist eine ungeordnete Teilchenbewegung, die zu einem Konzentrationsausgleich führt. Es handelt sich um passiven Stofftransport entlang eines Konzentrationsgradienten, d. h. in biologischen Systemen bewegen sich Moleküle von Orten hoher Konzentration hin zu Orten niedriger Konzentration.

Hyphen und Wurzeln: Auf Bild 53 sind Hyphen des Mykorrhizapilzes *Glomus mosseae* neben einer Karottenwurzel (*Daucus carota*) zu sehen.

Die Pilzhypen sind sehr dünn, sogar dünner als die Wurzelhaare der Pflanzen. Dadurch kann der Pilz weit ins Erdreich vordringen und so Nährstoffdepots erschließen, die die Wurzel selbst nicht erreicht.



Bild 53. Pilzhyphen des Mykorrhizapilzes *Glomus mosseae* neben einer Wurzel der Karotte (*Daucus carota*)

Stofftransport

Innerhalb der Pilzhyphen werden Stoffe mittels Cytosolströmungen transportiert, wohingegen die Transportsysteme von Pflanzen weiter entwickelt und leistungsfähiger sind. Wasser und Mineralstoffe werden innerhalb des pflanzlichen Zentralzylinders vom Xylem transportiert, also von dünnen Kapillaren, welche von der Wurzel bis in die Blätter führen. Den Antrieb des Wassertransports bildet die Verdunstung auf den Blattoberflächen. Das zweite Transportsystem, das Phloem, ist für die Weiterleitung von Kohlenhydraten zuständig und arbeitet nach dem Prinzip des Konzentrationsgefälles, transportiert Stoffe also von Orten hoher Konzentration zu Orten niedriger Konzentration.

Transpirationsstrom: Wenn an der Blattoberfläche einer Pflanze Wasser verdunstet, entsteht eine Triebkraft, die neues Wasser von der Wurzel in Richtung der Blätter zieht (**Bild 54**). Zur Veranschaulichung eignet sich das Bild eines Löschpapierblattes, das Tinte aufsaugt. Im Leitungssystem der Pflanze bilden abgestorbene Zellen lange dünne Röhren, die Xylemelemente. Die eigentliche Barriere für die Verdunstung befindet sich an der Blattoberfläche und reguliert den Wasserstrom. Das Blatt ist von einer wachsartigen Schicht, der Cuticula, überzogen. Diese sorgt dafür, dass nur sehr geringe Mengen Wasserdampf ungehindert verdunsten können. Der Hauptanteil des Wassers wird über Poren an der Blattoberfläche abgegeben, genannt Spaltöffnungen oder Stomata, die je nach Wasserbedarf der Pflanze erweitert oder verengt bzw. ganz geschlossen werden können.

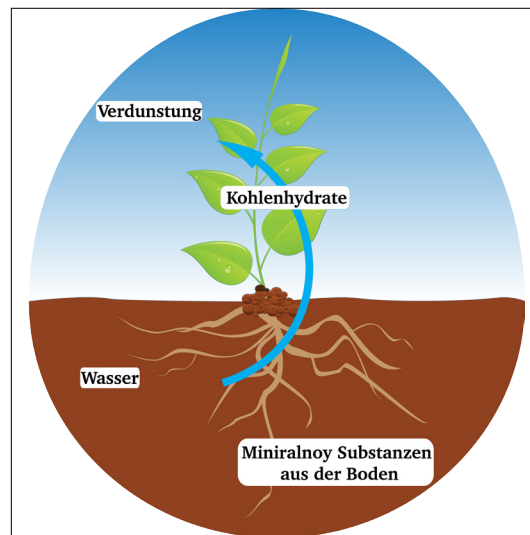


Bild 54. Verdunstung - Transpirationsstrom

Transport von Mineralstoffen (Bild 55): Der Transpirationsstrom ist auch für den Transport gelöster Mineralstoffe von der Wurzel zu den oberen Pflanzenteilen verantwortlich. Reguliert wird dieser Vorgang vor allem an der Übergangsstelle zwischen dem toten Zellwandmaterial der Wurzel und den lebenden Wurzelzellen.

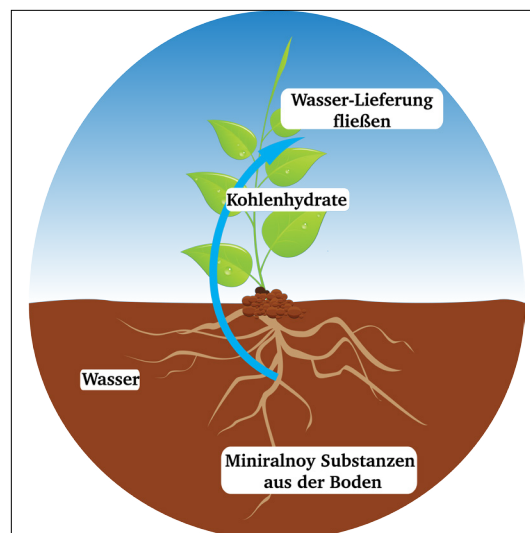


Bild 55. Mineralstoffe - Transpirationsstrom

Transport von Kohlenhydraten (Bild 56): Lösliche Kohlenhydrate werden durch das aus lebenden Zellen bestehende Phloem von Orten mit einem hohen Angebot (source) zu Orten mit einem niedrigen Angebot (sink) transportiert. Vorgänge, die zu einem hohen Kohlenhydratangebot führen, sind z. B. die Photosynthese in den Blättern und der mitunter vorkommende Abbau von Speichermolekülen (Stärke) in den Wurzeln. Letztere sind jedoch normalerweise ein Ort mit geringem Kohlenhydratgehalt, ebenso wie junge Blätter, die wegen ihres schnellen Wachstums mehr Kohlenhydrate verbrauchen als sie herstellen. Der Kohlenhydrattransport kann demnach nicht wie der Mineralstofftransport in Abhängigkeit vom Transpirationsstrom vonstatten gehen. Man vermutet, dass stattdessen die sogenannte Druckstromtheorie einen plausiblen Erklärungsansatz bietet.

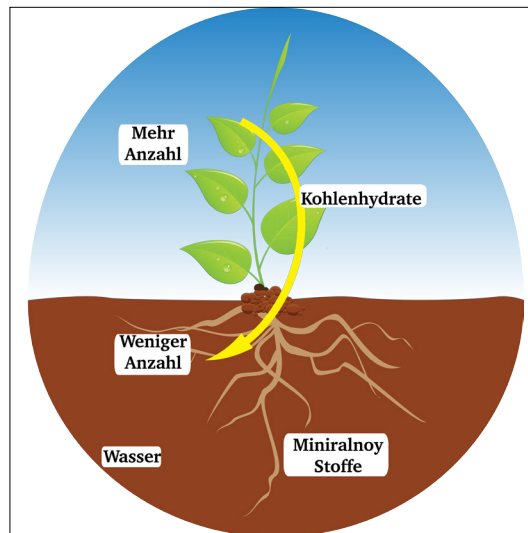


Bild 56. Großes Angebot an Kohlenhydraten - geringes Angebot an Wasser

Transport über Membranen (Bild 57): Der einzige Stoff, der eine Biomembran relativ ungehindert passieren kann, ist Wasser. Andere Moleküle werden entweder aufgehalten und kontrolliert hindurchgelassen oder gar gezielt gegen den Konzentrationsgradienten transportiert. Die dafür zuständigen Membranproteine fungieren als Schleusen oder Pumpen, wobei die Schleusen bzw. Kanäle den passiven Stofftransport entlang des natürlichen Gefälles übernehmen und die Pumpen bestimmte Moleküle aktiv, also unter Energieeinsatz, gegen den Konzentrationsgradienten durch die Membran transportieren.

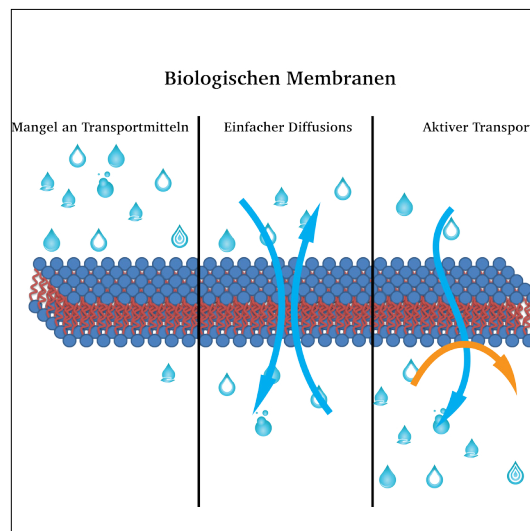
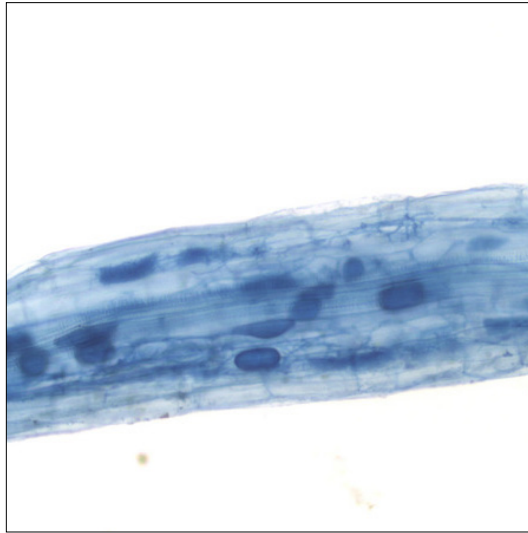


Bild 57. Biologische Membran: kein Transport, erleichterte Diffusion, aktiver Transport

Transportprozesse in Pilzhyphen: Bei Pilzen basiert der Stofftransport auf wesentlich einfacheren Prinzipien als bei Pflanzen. Entlang der Hyphen sorgen Cytosolströme für die Weiterleitung der Moleküle. Ein Beispiel für solche Strömungen ist auf (**Bild 58**) zu sehen, veranschaulicht anhand des Mykorrhizapilzes *Glomus mosseae*.



*Bild 58. Eine Momentaufnahme der cytosolischen Strömungen bei dem Mykorrhizapilz *Glomus mosseae**

1.9. VORTEILE FÜR BEIDE SEITEN

Jede Mykorrhiza (**Bild 58**) dient hauptsächlich dem Austausch von Nährstoffen zwischen Pflanze und Pilz, doch die beiden Partner ziehen noch weitere Vorteile aus dem Zusammenleben. So findet der Pilz innerhalb der Pflanzenwurzel einen geschützten Lebensraum vor, in dem sich die chemisch-biologischen Bedingungen kaum verändern. Im Gegenzug stärkt der Pilz oft die Abwehrfähigkeit der Pflanze gegenüber Stresssituationen, z. B. Krankheitserregern. Zusätzlich kann er für eine bessere Bodenqualität sorgen.

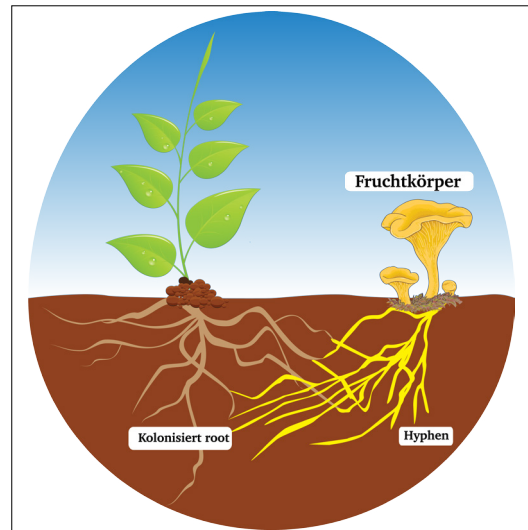


Bild 58 a. Kolonisierte Wurzel bietet dem Pilz einen geschützten Lebensraum; der Pilz erhöht die Widerstandskraft der Pflanzen gegenüber Stresssituationen.

Nährstoffaustausch: Der am gründlichsten erforschte Aspekt der Mykorrhizasymbiose ist der Nährstoffaustausch zwischen den beiden Partnern (**Bild 59**).

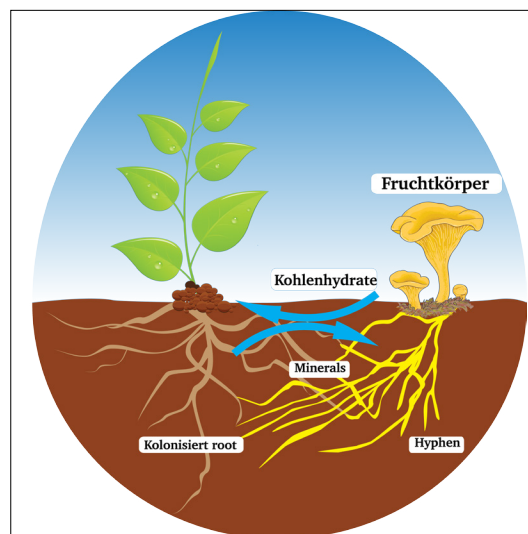


Bild 59. Nährstoffaustausch zwischen den beiden Symbiosepartnern. Der Pilz bietet der Pflanze mineralische Nährstoffe; die Pflanze führt dem Pilz Kohlenhydrate zu.

Schutz gegen Krankheitserreger: Anhand vieler Beobachtungen und Versuche konnte man die höhere Widerstandskraft oder Bioprotektion mykorrhizierter Pflanzen (**Bild 60**) gegenüber Krankheitserregern feststellen. Dieser Umstand lässt sich auf verschiedene Weisen erklären: (1) Die bessere Versorgung mit mineralischen Nährstoffen führt bei mykorrhizierten Pflanzen allgemein zu einer höheren Vitalität, die sich unter anderem in der besseren Abwehr schädlicher Einflüsse niederschlägt.

(2) Durch das Zusammenleben mit Mykorrhizapilzen verschiebt sich der Hormonhaushalt der Pflanze (Bioregulation), wodurch ebenfalls ein stärkeres Wachstum und größere Vitalität erzielt werden.

(3) Zudem wird dem Pilz eine stimulierende Wirkung auf das Abwehrsystem kolonisierter Pflanzen zugeschrieben, was ihnen den Widerstand gegen Schadfaktoren erleichtert.

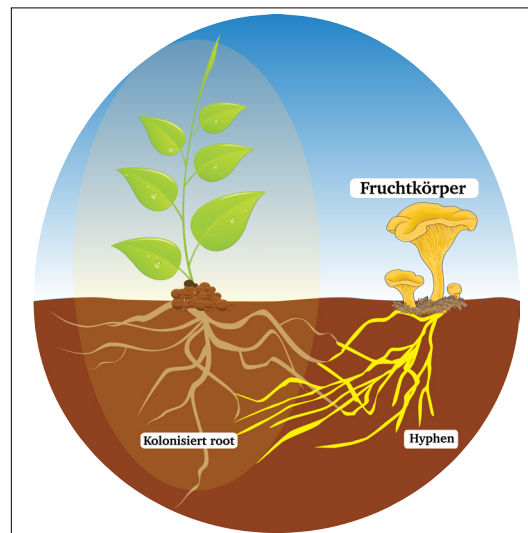


Bild 60. Mykorrhizierte Pflanzen sind besonders widerstandsfähig gegenüber Krankheitserregern.

Schutz gegen Stress: Anders als Tiere und Menschen können Pflanzen einen Ort mit ungünstigen Lebensbedingungen nicht einfach verlassen. Um dennoch mit derartigen Gegebenheiten fertig zu werden, haben sie ein komplexes Notfallprogramm entwickelt, das als Stressantwort bezeichnet wird und durch lebensbeeinträchtigende Faktoren wie Trockenheit oder Nässe, zu starke oder zu geringe Lichteinstrahlung und den Befall mit Krankheitserregern ausgelöst wird.

Schutz innerhalb der Pflanzenwurzel: Außer vom Mykorrhizapilz wird die Rhizosphäre, also der Raum nahe der Pflanzenwurzel, noch von vielen anderen Organismen bewohnt. Einige von ihnen beeinträchtigen die Mykorrhiza, indem sie sich von Pilzhypen und -sporen ernähren oder den Pilz anderweitig schädigen. Vor solchen Angriffen ist der Pilz innerhalb der Wurzel relativ gut geschützt und findet dort außerdem konstante Lebensbedingungen vor.

Vorteile für den Boden: Das feine Geflecht der Mykorrhizapilze durchdringt den Boden weiträumig und gründlich. Der Pilz löst mineralische Nährstoffe aus dem Erdreich und transportiert sie zur Pflanze, während gleichzeitig organisches Material in den Boden eingebracht wird. Somit spielen Mykorrhizapilze eine wichtige Rolle bei der Humusbildung.

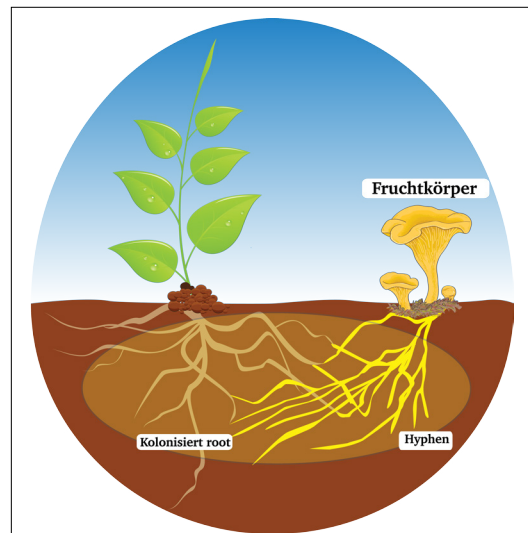


Bild 61. Boden mit Mykorrhizapilzen

1.10. FORMEN DER MYKORRHIZA

Unter den vielfältigen bekannten Formen der Pilz-Pflanzen-Symbiose kommt die Arbuskuläre Mykorrhiza am häufigsten vor, da ca. 80 % aller Landpflanzen diese Art der Symbiose eingehen. Den zweithöchsten Verbreitungsgrad besitzt die Ektomykorrhiza, die in vielen Wäldern als Partnerschaft zwischen Baum und Pilz anzutreffen ist. Die Ericoide Mykorrhiza ist besonders gut an die Lebensbedingungen in gebirgigen Heidezonen oder Mooren angepasst. Eine Form des Parasitismus hat sich im Fall der Monotropoiden Mykorrhiza und bei den Orchideen entwickelt – die Pflanzen leben dabei auf Kosten der Pilze. Zu den speziellen Ausprägungen zählen weiterhin die Ektendomykorrhiza und die Arbutoide Mykorrhiza.

Monotropoide Mykorrhiza: Bereits 1842 machte H. Rylands die Beobachtung, dass rings um die Wurzeln des Fichtenspargels (*Monotropa hypopitys*) ein Netz aus Pilzhyphen liegt. Meist handelt es sich dabei um Ektomykorrhizapilze, die ein sogenanntes Hartigsches Netz zwischen den Wurzelrindenzellen ausbilden und in einzelne Zellen der Epidermis eindringen. Rylands' Beschreibung führte schon 1881 zu der Hypothese, dass das Mycel eines Mykorrhizapilzes dem Fichtenspargelgewächs Zugang zu den Nährstoffen benachbarter

Pflanzen verschaffen könne (Epiparasitismus). Bestätigung fand diese Vermutung Anfang der 1960er Jahre auf der Grundlage radioaktiver Isotope.

Ericoide Mykorrhiza (Bild 62): Bestimmte Heidekrautgewächse wie Heidelbeere, Heidekraut und Rhododendron gehen diese Form der Mykorrhizasymbiose ein.

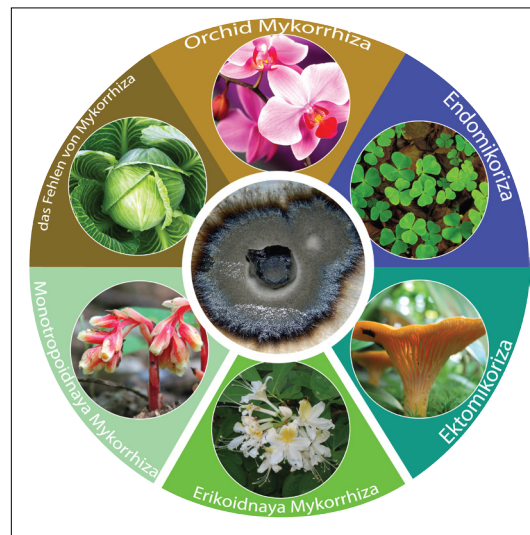


Bild 62. Ericoide Mykorrhiza

Ektomykorrhiza (Bild 63): Der Pilz bildet ein Hyphennetz rings um die Wurzel aus und dringt in die Zellzwischenräume der Wurzelrinde vor, nicht jedoch ins Innere der Rindenzellen.



Bild 63. Ektomykorrhiza

Arbuskuläre Mykorrhiza (Endomykorrhiza) (Bild 64): Ein endotropher Mykorrhiza-Typ, da der Pilz in die Wurzel-Rindenzellen eindringt und dort durch Verzweigung sogenannte Arbuskel bildet. Über 80 % aller Landpflanzen gehen diese Art der Symbiose ein.



Bild 64. Arbuskuläre Mykorrhiza (Endomykorrhiza)

Mykorrhiza der Orchideen (Bild 65): Eine genaue Darstellung dieser Symbioseform folgt weiter unten.



Bild 65. Mykorrhiza der Orchideen

Keine Mykorrhiza (Bild 66): Pflanzen, die nur unter sehr speziellen Umständen Mykorrhizen ausbilden, sind unter anderem Kreuzblütler (Brassicaceen, z. B. Kohl) und Gänsefußgewächse (Chenopodiaceen, z. B. Spinat). Sie haben vermutlich erst im Laufe ihrer Evolution die Neigung zur Pilzsymbiose verloren, da sie selbst entwicklungsgeschichtlich jünger eingestuft werden als die ersten bekannten Mykorrhizen.



Bild 66. Keine Mykorrhiza

1.11. FAZIT

Die Mykorrhiza ist definiert als beiderseits vorteilhaftes Zusammenleben zwischen Pflanze und Pilz. Der Austausch von Kohlenhydraten und mineralischen Nährstoffen ist das wichtigste Element einer solchen Partnerschaft. Die Symbiose kann vielfältige Formen annehmen, welche sich zu unterschiedlichen Zeitpunkten während der Evolution der Pflanzenwelt herausbildeten und an verschiedene Standorte bzw. ökologische Situationen angepasst sind. In den meisten Ökosystemen spielt die Mykorrhiza eine entscheidende Rolle und sollte demnach bei der nachhaltigen Nutzung dieser Standorte unbedingt berücksichtigt werden.

2. DIE URFORM: ARBUSKULÄRE MYKORRHIZA (ENDO-MYKORRHIZA)

2.1. PARTNER

Entwicklungsgeschichtlich ist die Arbuskuläre Mykorrhiza die älteste Form der Pilz-Pflanzen- Symbiose. Schon vor 500 Millionen Jahren gingen die ersten Pflanzen auf dem Festland diese Art der Gemeinschaft mit Pilzen ein.

Die Pilz- und Pflanzengruppen, die sich zu Arbuskulären Mykorrhizen verbinden, sollen in diesem Kapitel thematisiert werden (**Bild 67**). Dabei wird der Fokus einerseits auf den mikroskopischen Strukturen der Symbiose liegen und andererseits auf den Prozessen, durch die der Pilz die Versorgung der Pflanze mit mineralischen Nährstoffen sicherstellt. Weiterhin wird die Bedeutung der Mykorrhiza für die Lebensbedingungen an ihren Standorten erläutert, bevor diverse Anwendungsmöglichkeiten durch den Menschen aufgezeigt werden. Zur Veranschaulichung werden abschließend einige Experimente mit Arbuskulären Mykorrhizen vorgestellt.

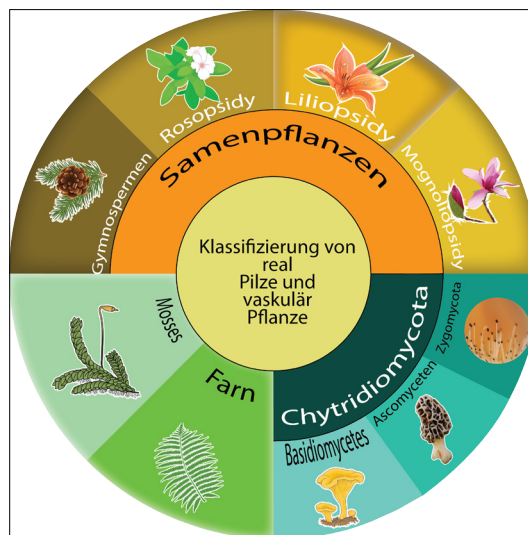


Bild 67. Partner bei der Arbuskulären Mykorrhiza

2.2. STRUKTUREN

Wurzel und Pilz: Übersicht

Bevor eine Symbiose entstehen kann, muss sich zunächst ein Pilz im Boden ausbilden. Dieser Vorgang beginnt mit der Keimung einer Pilzspore. Daraufhin entsteht eine Hyphe, die eine Pflanzenwurzel finden und in sie eindringen muss – die Kolonisierung der Wurzel durch den Pilz (**Bild 68**) beginnt. Zunächst wird die Wurzelrinde besiedelt, indem der Pilz in einzelne Zellen eintritt und mit dem Aufbau von Strukturen beginnt, die den Nährstoffaustausch ermöglichen. Ein Teil der Kohlenhydrate der Pflanze wird vom Pilz zu Lipiden umstrukturiert, um sie in Speichervesikeln innerhalb der Wurzel zu lagern. Die Übernahme der Wurzel durch den Pilz ist damit erfolgt und er bildet neue Sporen innerhalb und außerhalb der Wurzel.

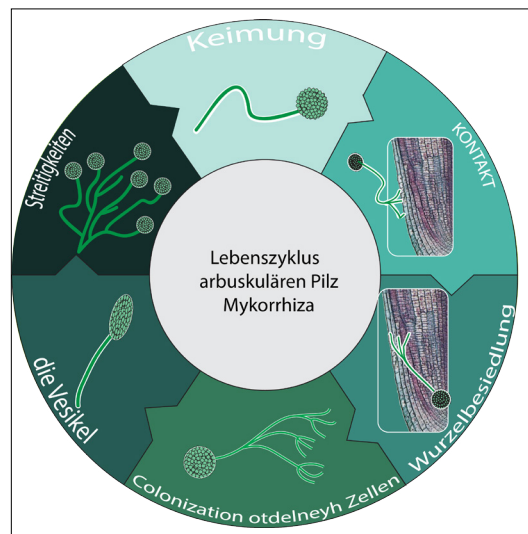


Bild 68. Lebenszyklus eines Arbuskulären Mykorrhizapilzes: Keimung, Kontakt, Besiedlung der Wurzel, Besiedlung einzelner Zellen, Vesikel, Sporen.

Wurzel und Pilz: Suche (Bild 69) Die in der Spore gespeicherten Energievorräte ernähren den Pilz, solange er sich noch nicht mit einer Wurzel verbunden hat. Sie ermöglichen ihm, mehrere Hyphen zur Suche nach einer Wurzel auszubilden. Falls der Vorrat zur Neige geht, bevor seine Suche Erfolg hat, stirbt die Spore ab.

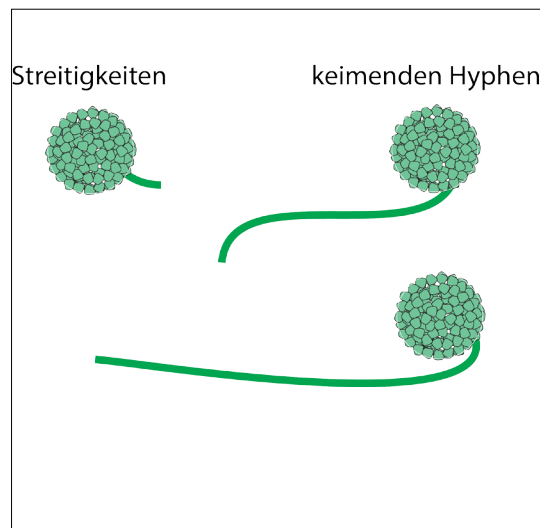


Bild 69. Die Sporen bilden neue Hyphen erst, wenn der Pilz die Wurzel findet.

Wurzel und Pilz: Kontaktaufnahme

Der genaue Vorgang des Suchens und Findens einer Wurzel ist noch nicht vollständig erforscht, es ist jedoch wahrscheinlich, dass der Pilz bestimmte von der Pflanze an den Boden abgegebene Stoffe als chemischen Wegweiser nutzt. Hat er eine Wurzel aufgespürt, stellt er den Kontakt mit Hilfe sogenannter Appressorien (**Bild 70**) her, ähnlich wie es bei pathogenen Pilzen der Fall ist. Dabei handelt es sich um Stellen an einer Hyphe, die eine dickere Zellwand besitzen als der Rest. Sie dienen als Berührungspunkte mit der Wurzel. Sie üben

einen mechanischen Druck aus und geben vermutlich Substanzen ab, die dem Pilz das Eindringen ermöglichen.

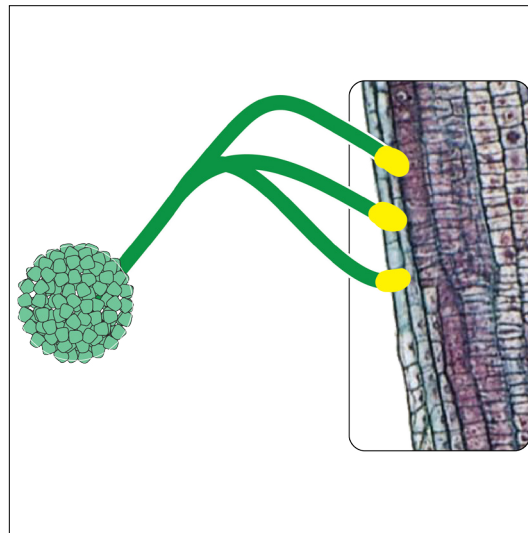


Bild 70. Appressorien am Ende der Hyphen

Wurzel und Pilz: Wachstum

Der Pilz hält sich ausschließlich in den beiden äußeren Schichten der Wurzel auf, der Rhizodermis und der Rinde. In den Zentralzylinder und die Wurzelspitze, die das für das Wachstum bedeutsame Apikalmeristem enthält, dringt er nicht vor. Das Pilzwachstum in der Wurzel (**Bild 71**) kann auf zwei verschiedene Arten verlaufen, von denen jeweils eine von bestimmten Pflanzen bevorzugt wird: Beim sogenannten Arum-Typ wächst der Pilz in der äußeren Rinde von Zelle zu Zelle und formt innerhalb der einzelnen Zellen Hyphenschlaufen. Demgegenüber werden in der inneren Rinde häufiger Hyphen zwischen den Zellen ausgebildet, die parallel zur Wurzelachse verlaufen und sich ins Innere einzelner Rindenzellen hinein verzweigen – man spricht vom Paris-Typ. Die durch die Aufgabelung entstehenden bäumchenartigen Strukturen werden als Arbuskeln bezeichnet und verleihen der Arbuskulären Mykorrhiza ihren Namen.

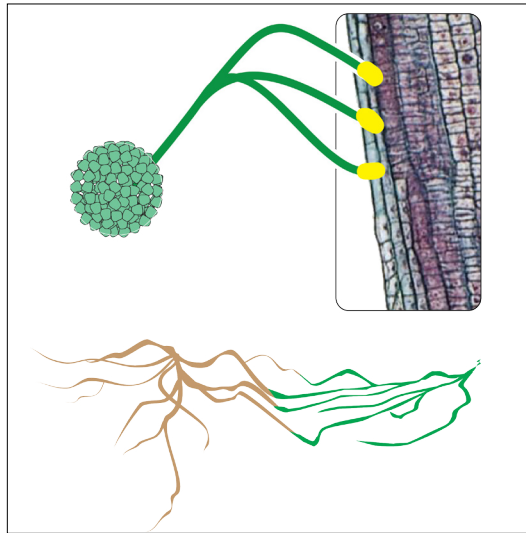


Bild 71. Hyphen: Ansicht innerhalb und außerhalb der Wurzel

Wurzel und Pilz: Nährstoffaustausch

Wie **(Bild 72)** zeigt, vergrößert die starke Verzweigung der Pilzhyphe zu einer Arbuskel innerhalb einer Wurzelrindenzelle die Oberfläche, an der Nährstoffe zwischen Pilz und Pflanze ausgetauscht werden können.

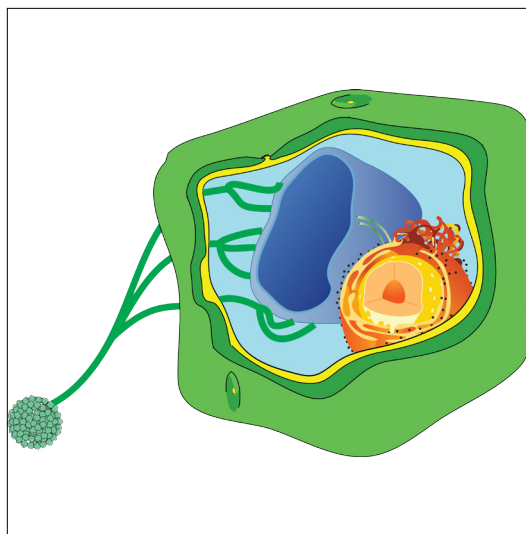


Bild 72. Eine stark verzweigte Pilzhyphe, die sich in einer Wurzelrindenzelle zu einem Arbuskel entwickelt.

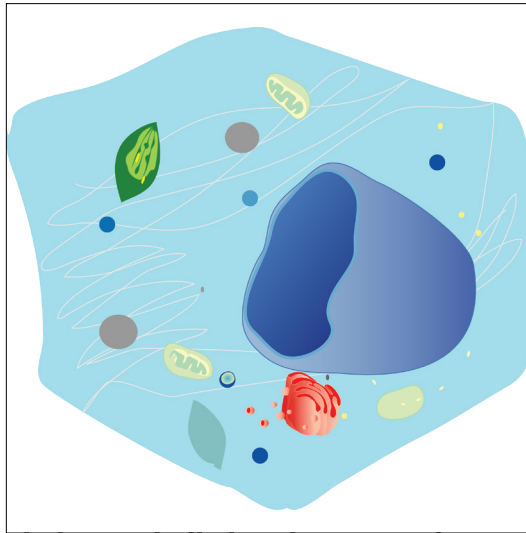


Bild 73. Cytoplasma. Zellinhalt innerhalb der Plasmamembran mit Ausnahme des Zellkerns

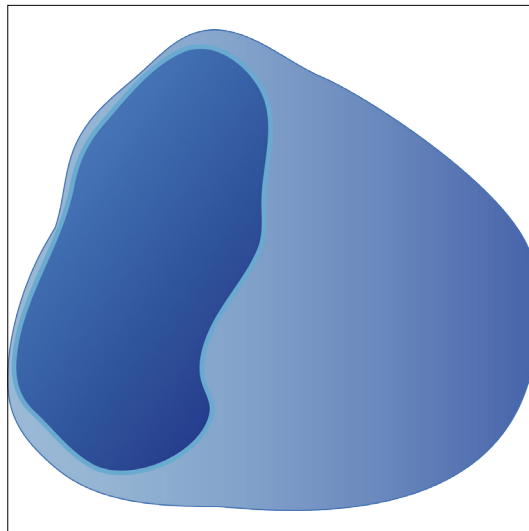


Bild 74. Vakuole: mit so genanntem Zellsaft gefüllter Hohlraum innerhalb einer Pflanzenzelle

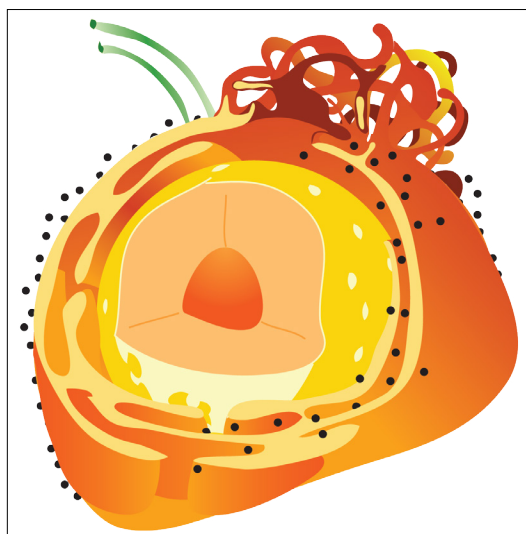


Bild 75. Zellkern: Größtes Organell und genetisches Steuerzentrum in Zellen eukaryotischer Lebewesen.

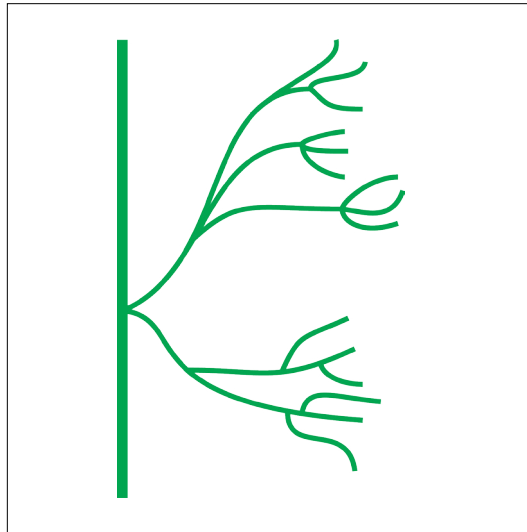


Bild 76. Arbuskel. Haustorium-ähnliche Hyphenstrukturen in den Zellen der inneren Wurzelrinde bei der Arbuskulären Mykorrhiza.

Strukturen zum Austausch von Nährstoffen

Für einen effizienten Nährstofftransport zwischen zwei Organismen ist eine möglichst große Oberfläche notwendig. Die Arbuskeln des Pilzes (**Bild 77 links**) erfüllen diesen Zweck optimal, da sie sich in unzählige feine Zweige gabeln und damit eine große Kontaktfläche zwischen Pilz und Pflanze schaffen. Zusätzlich sorgt die dünne Grenzschrift für hohe Durchlässigkeit – die Plasmamembranen der Symbiosepartner werden lediglich durch etwas extrazelluläre Matrix getrennt. Die Arbuskeln sind jedoch nicht der einzige Ort des Nährstoffaustauschs: Auch normale Pilzhypphen und intrazelluläre Hyphenschlaufen (Bild 77 rechts) übernehmen einen Teil dieser Aufgabe.

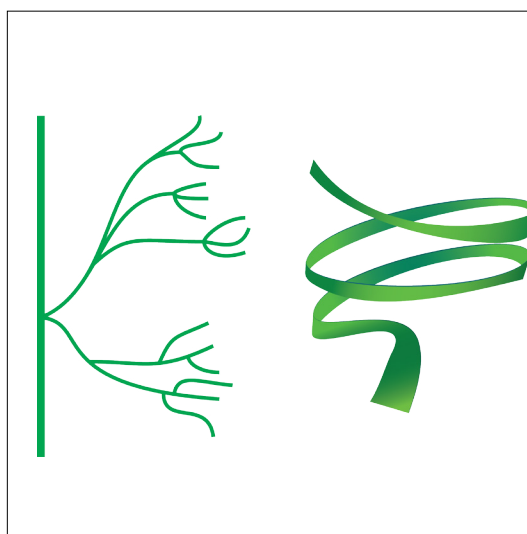


Bild 77. Arbuskel - links, Hyphenschlaufen - rechts

Wurzel und Pilz: Nährstoffspeicherung

Der Pilz nimmt von der Pflanze vor allem Kohlenhydrate in Form von Glucose auf. Um sie speichern zu können, formt er sie jedoch zunächst in andere Kohlenhydrat-Moleküle um, z. B. in Trehalose, bevor er sie in Fette umwandelt. Diese speichert er als kleine Tröpfchen in Vesikeln innerhalb der Wurzel (**Bild 78**).

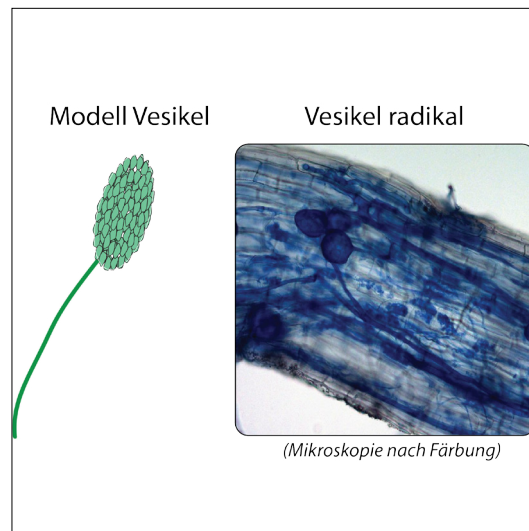


Bild 78. Die Abbildung zeigt das Modell eines Vesikels und die mikroskopische Aufnahme einer gefärbten Wurzel, deren Rindenschicht viele derartige Vesikel enthält.

Wurzel und Pilz: Sporenbildung

Da der Mykorrhizapilz allein nicht lebensfähig ist, muss er Dauerformen bilden, wenn die Pflanzenwurzel teilweise oder vollständig abstirbt. Diese Situation tritt z. B. während der Trockenphasen oder in Kälteperioden ein.

Zu diesem Zweck entstehen Sporen (**Bild 79**), die man sich als eine Art Vorratsbehälter vorstellen kann, in denen der Pilz gut von der Außenwelt abgeschlossen ist und lebensfeindliche Bedingungen überdauern kann. Außerdem dienen die Sporen zur Verbreitung des Pilzes. Sie werden von beweglichen Bodenorganismen aufgenommen und später an anderen Orten unbeschädigt wieder ausgeschieden oder auf ausgetrocknetem Boden vom Wind aufgewirbelt und über weite Strecken transportiert.

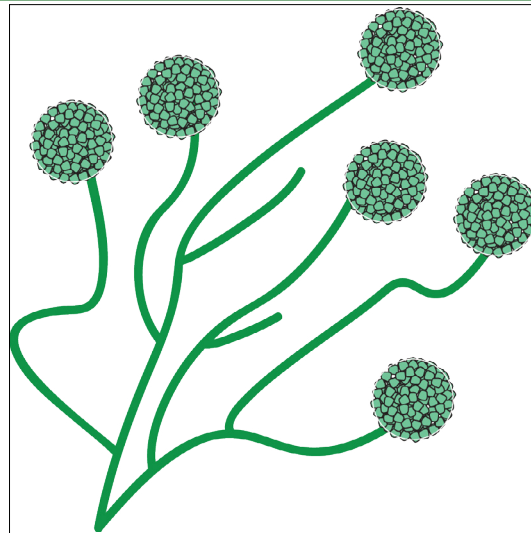


Bild 79. Ein Modell der Sporen

2.3. NÄHRSTOFFE

Der Pilz als Nährstofflieferant

Von den vielfältigen Nährstoffen, die Pflanzen aus dem Boden aufnehmen müssen, kommt den Elementen Phosphor und Stickstoff die größte Bedeutung zu. Die im Pflanzengewebe enthaltene Menge an Stickstoff übersteigt die Phosphormenge um das Zehnfache. Daher muss die Pflanze sehr viel Stickstoff zu sich nehmen, der auch in vielen Böden ausreichend vorhanden und für die Wurzel erreichbar ist. Die Phosphoraufnahme gestaltet sich schwieriger, da dieses Element hauptsächlich in Form schwerlöslicher Mineralien im Boden gebunden ist. Es stellt also einen limitierenden Faktor für das Pflanzenwachstum dar.

Abhilfe schaffen Arbuskuläre Mykorrhizapilze, indem sie der Pflanze Phosphate zur Verfügung stellen. Dies gelingt zum einen, weil das Hyphengeflecht weit in den Boden vordringt und so indirekt den Einzugsbereich der Wurzel vergrößert (**Bild 80**). Zum anderen wird vermutet, dass die Pilze in Kombination mit bestimmten Bakterien schwerlösliche Phosphatmineralien auflösen können. Es werden von den Mykorrhizapilzen noch weitere Nährstoffe transportiert, denen man jedoch keine besonders wichtige Rolle im Stoffwechsel der Symbiosepartner zuschreibt.

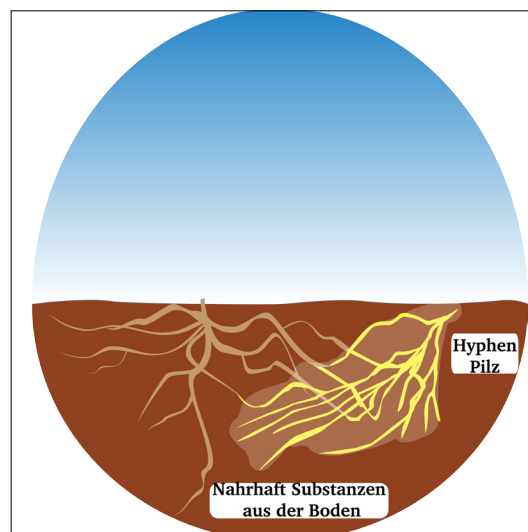


Bild 80. Mykorrhizapilze erweitern den Einzugsbereich der Pflanzen für die Nährstoffe.

Einzugsbereich der Wurzel ohne Mykorrhiza: Nicht-mykorrhizierte Pflanzen können mit ihren Wurzeln lediglich den Bodenbereich in ihrem direkten Umfeld als Nährstoffquelle nutzen (**Bild 81**), weshalb in dieser Zone nach einiger Zeit kaum noch mineralische Nährstoffe enthalten sind. Die Wurzel muss wachsen und in neue Gebiete vordringen, um weiterhin Nahrung zu finden.

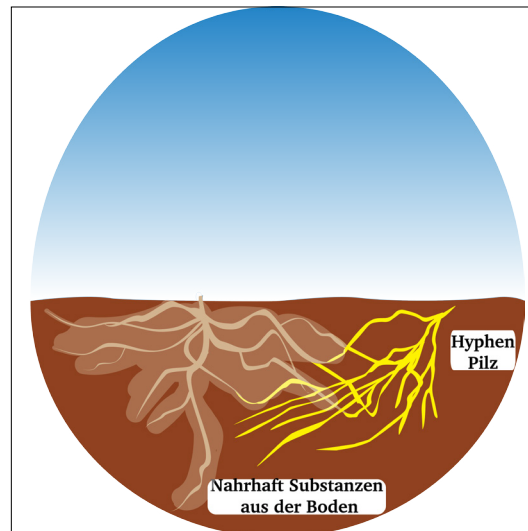


Bild 81. Ohne Mykorrhiza erreicht die Pflanze nur den Bereich in direkter Nachbarschaft ihrer Wurzeln.

Einzugsbereich der Wurzel mit Mykorrhiza: Dank der Mykorrhiza erhält die Pflanze Zugang zu Nährstoffen aus einem größeren Einzugsgebiet, als es ihre Wurzel allein erschließen könnte (**Bild 82**). Die Tatsache, dass die Symbiose evolutionär erfolgreich war und bis heute in einer großen Vielfalt besteht, lässt den Schluss zu, dass sie effizienter ist als der simple Ausbau des Wurzelsystems.

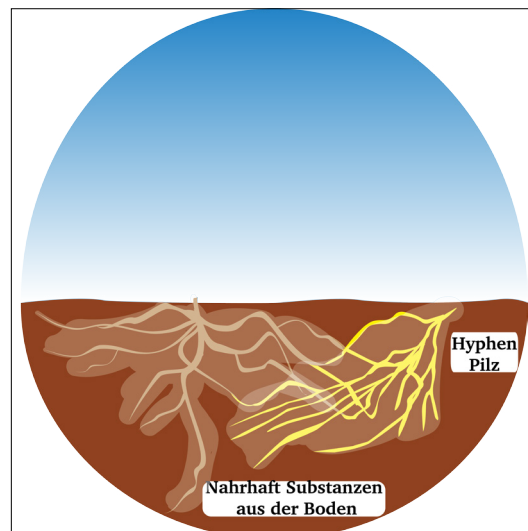


Bild 82. Die Mykorrhiza erschließt der Pflanze zusätzliche Nährstoffvorkommen.

2.4. ÖKOLOGIE

Vorteile für beide Seiten

Die Arbuskuläre Mykorrhiza ermöglichte den Pflanzen vor 500 Millionen Jahren die Besiedlung des Festlandes. Die folgenden Beispiele zeigen, welchen Einfluss die Pilze auch heute noch auf die Zusammensetzung von Pflanzengesellschaften haben können.

Bedeutung in der Natur – Nährstofftransfer: Ein kontrolliertes Experiment mit nur einem Pilz und einer Pflanze im Blumentopf kann zwar das Grundprinzip der Symbiose rekonstruieren, doch es kann niemals die komplexen Konstellationen einer natürlichen Umgebung nachempfinden. In der Natur lebt nicht nur eine einzige Pflanze mit einem einzigen Pilz zusammen, sondern es sind immer mehrere Pilze und Pflanzen an der Symbiose beteiligt. Es besteht sogar ein unterirdisches Pilznetzwerk, über welches die Pflanzen untereinander verbunden sind. Aus Versuchen mit radioaktiven Verbindungen ging hervor, dass die im Netzwerk enthaltenen Kohlenhydrate von einer Pflanze zur anderen transportiert werden können (Bild 83). Solche Transportprozesse sind für einige Pflanzen lebenswichtig, denn sie haben im Laufe der Evolution die Fähigkeit zur Photosynthese verloren und erhalten Kohlenhydrate ausschließlich von anderen Pflanzen über das Hyphennetzwerk. Sie sind demnach vollständig von der Versorgung durch die Mykorrhizapilze abhängig.

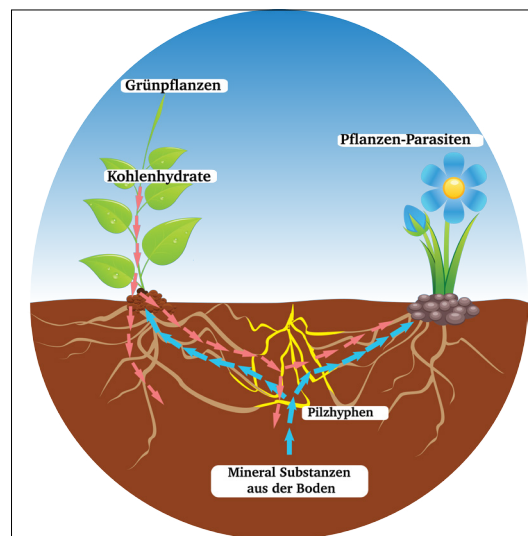


Bild 83. Die Pflanze bietet dem Pilz Kohlenhydrate; der Pilz führt der Pflanze mineralische Nährstoffe zu.

Bedeutung in der Natur – Artenspektrum von Pflanzengesellschaften: Der Einfluss der Mykorrhizapilze auf ein Ökosystem beginnt nicht erst beim Transport von Nährstoffen von einer Pflanze zur anderen, sondern kann sich auch in der Tatsache äußern, dass manche Pflanzen durch die Pilze besser mit mineralischen Nährstoffen aus dem Boden versorgt werden als andere. Sie haben damit einen Vorteil gegenüber ihren Konkurrenten, vor allem an Standorten mit besonders geringem Nährstoffangebot (**Bild 84**).

Wissenschaftlern der Universität Basel zufolge besteht z. B. ein wechselseitiger Einfluss zwischen der Artenzusammensetzung der Pilze und Pflanzen in einer Trockenrasengesellschaft des Schweizer Jura. Die Anwesenheit der Pilze bewirkt insbesondere eine größere Vielfalt der vorhandenen Pflanzenarten.

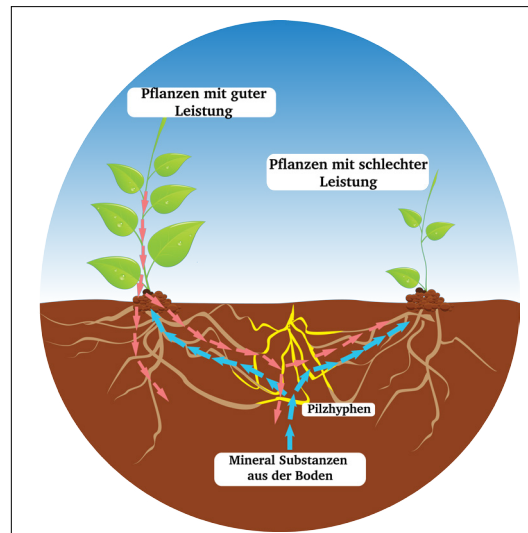


Bild 84. Gut versorgte Pflanze - links; schlecht versorgte Pflanze - rechts

Modellversuch: Das vorliegende Mikrokosmosexperiment veranschaulicht die Wirkung von Mykorrhizapilzen auf die Pflanzen in einem Trockenrasen. **(Bild 85)** links zeigt einen mit vielen Pilzen besiedelten Mikrokosmos, **(Bild 85)** rechts ein vergleichbares Ökosystem ohne Pilze. Man beobachtet eine wesentlich höhere Produktivität und Artenvielfalt im mykorrhizierten Mikrokosmos.

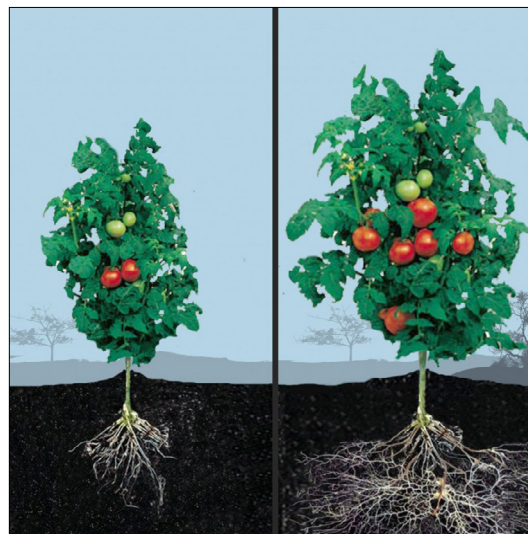


Bild 85. Mikrokosmos mit vielen verschiedenen Mykorrhizapilzen (Bild 85 - links) und ohne Mykorrhizapilze (Bild 85 - rechts)

Bedeutung in der Natur – Hilfe in Stresssituationen: Den Mykorrhizapilzen kommt ein besonderer Nutzwert bei der Wiederbesiedlung lebensfeindlicher Standorte wie ehemaligen Tagebaugebieten zu **(Bild 86)**. Feldversuche belegten eine deutliche Beschleunigung der Rekultivierung durch den Einsatz der Pilze.



Bild 86. Rekultivierung eines Braunkohletagebaus

2.5. ANWENDUNGEN

Anwendung durch den Menschen

Obwohl das volle Potential der Mykorrhiza für die Anwendung in der Land- und Forstwirtschaft noch längst nicht erschlossen ist, werden bereits bewährte mykorrhizabasierte Produkte erfolgreich vertrieben und angewandt (**Bild 87**).

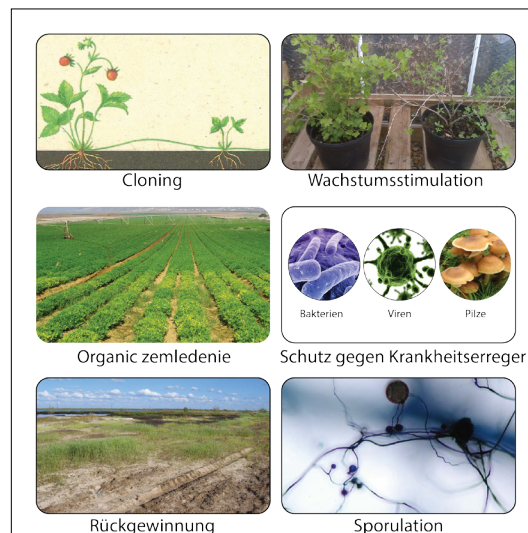


Bild 87. Die Anwendung von Mykorrhizapilzen in Mikropropagation, Wachstumsförderung, ökologischer Landwirtschaft, zum Schutz gegen Pflanzenschädlinge, zur Rekultivierung und zur Sporenproduktion

Aufzucht junger Pflanzen: Die empfindlichste Zeit im Leben von Kulturpflanzen im Gartenbau ist die Anfangsphase, in der sie aus Setzlingen oder Kalluskulturen gezogen werden (Mikropropagation). Die Überlebenschancen und das Wachstum dieser jungen Pflanzen kann durch Mykorrhizapilze signifikant gesteigert werden, weshalb die gewerbliche Anwendung der Pilze in diesem Kontext bereits heute vorstellbar ist. Die (**Bilder 88 – 91**) zeigen die Vermehrung von Kartoffelpflanzen unter sterilen Bedingungen etwa zwei Wochen nach dem Einsetzen der Sprossabschnitte.

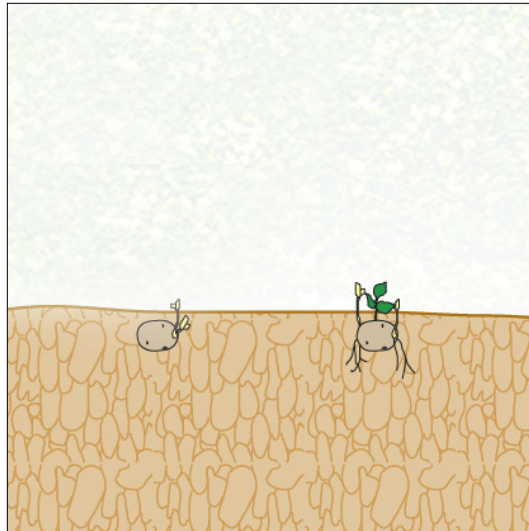


Bild 88. Die Vermehrung von Kartoffelpflanzen unter sterilen Bedingungen.

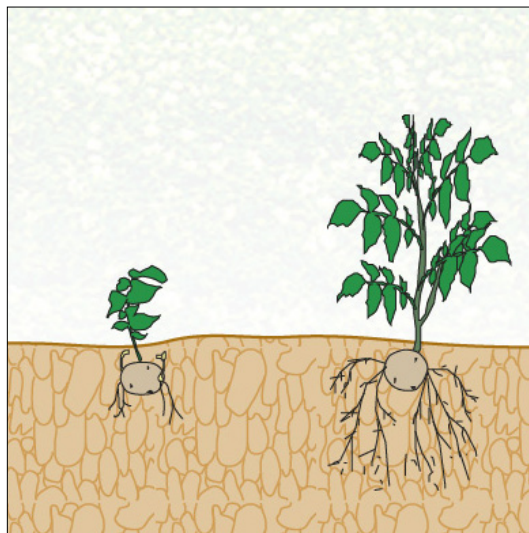


Bild 89. Die Vermehrung von Kartoffelpflanzen unter sterilen Bedingungen.

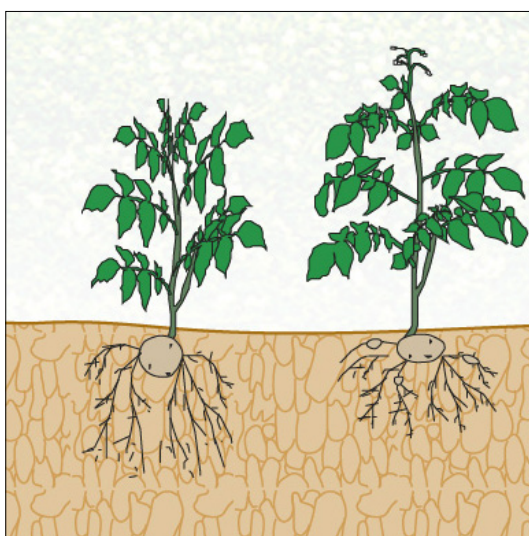


Bild 90. Die Vermehrung von Kartoffelpflanzen unter sterilen Bedingungen.

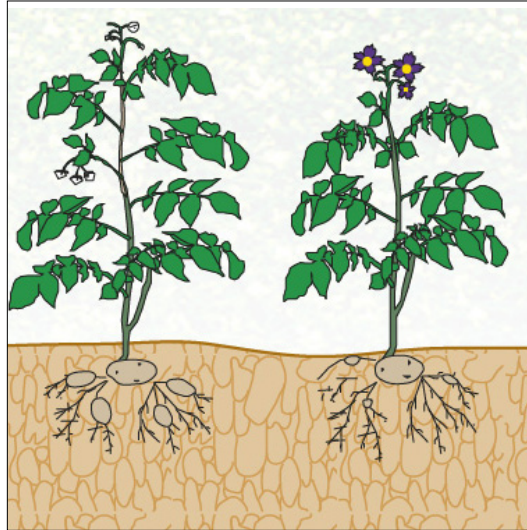


Bild 91. Die Vermehrung von Kartoffelpflanzen unter sterilen Bedingungen.

Mykorrhiza in Haus und Garten (Bild 92): Mitunter sind auch Topf- und Gartenpflanzen bestimmten Stresssituationen ausgesetzt, z. B. wenn sie nicht ausreichend gedüngt oder gewässert werden. Die verschiedenen kommerziell erhältlichen Mykorrhizapräparate können auch diesen Pflanzen zuträglich sein, ihr Wirkungsgrad ist jedoch von vielen Faktoren abhängig. Grundsätzlich lässt sich die Wirkung biologischer Substanzen nicht so genau vorhersagen wie dies bei chemischen Präparaten möglich ist, doch gerade die Ungefährlichkeit der Mykorrhizapilze spricht für ihren Einsatz im privaten Bereich.



Bild 92: Petersilie mit Mykorrhiza-links und ohne Mykorrhiza-rechts.

Naturnahe Landwirtschaft (Bild 93): Wenn in der ökologischen Landwirtschaft der Einsatz von Dünger und Schädlingsbekämpfungsmitteln reduziert werden soll, ist die Mykorrhiza das Mittel der Wahl, da sie den Ernteertrag trotz nährstoffarmer Böden und anderer Stressbedingungen deutlich steigern kann. Allerdings kann sich der Pilz nur dann optimal entwickeln, wenn auch seine Bedürfnisse erfüllt werden:

Wenig zuträglich ist dem Pilzwachstum beispielsweise ein zu hoher Gehalt an mineralischen Nährstoffen am Standort, selbst wenn dieser zur natürlichen Bodenbeschaffenheit gehört. Auch die Fruchtfolge auf dem Feld ist von Bedeutung: Wenn vorübergehend Pflanzen angebaut werden, die keine Pilzsymbiose eingehen, verringert sich die Anzahl von Sporen im Boden, sodass die Population der Pilze beim nächsten Anbau mykorrhizafähiger Pflanzen erst wieder anwachsen muss, bis sich die Symbiose voll entfaltet. Diese Aspekte wurden bei der Erforschung der landwirtschaftlichen Mykorrhizanutzung bislang kaum berücksichtigt. Es bleibt abzuwarten, ob und wie sie sich auf die Weiterentwicklung der entsprechenden Produkte auswirken.



Bild 93. Naturnahe Landwirtschaft

Schutz vor Krankheitserregern (Bild 94): Oft können sich mykorrhizierte Pflanzen besser gegen Krankheitserreger wie Viren, Bakterien und schädliche Pilze wehren als diejenigen ohne Mykorrhiza. Noch ist nicht eindeutig geklärt, wie diese Resistenz zustande kommt. Möglicherweise spielt die bessere Allgemeinverfassung der gut ernährten mykorrhizierten

Pflanzen eine Rolle, oder die Symbiose wirkt auf andere Weise stimulierend auf das pflanzliche Abwehrsystem gegen Mikroorganismen. Daraus ergeben sich vielversprechende Anwendungsmöglichkeiten für die Landwirtschaft, doch bislang gibt es noch keine konkreten Produkte oder Methoden, die sich in der Praxis flächendeckend behaupten.

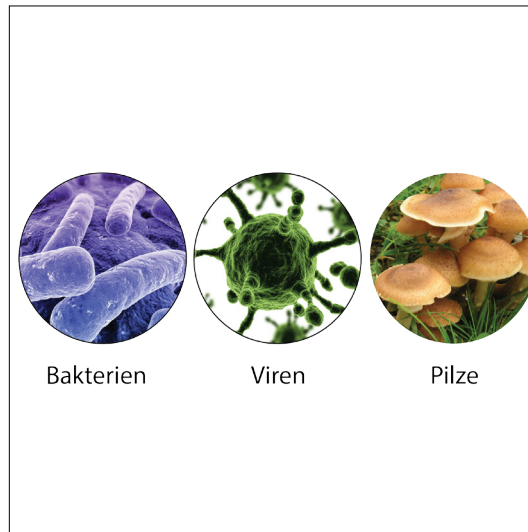


Bild 94. Pflanzen werden von Viren, schädlichen Pilzen oder Bakterien befallen. Mykorrhizierte Pflanzen wehren sich gegen solche Krankheitserreger oft erfolgreicher.

Bakterien als Krankheitserreger bei Pflanzen (Bild 95): Im Apoplasten, also außerhalb der Pflanzenzellen, können sich Bakterien ansiedeln, die diverse schädigende Substanzen abgeben. Das Pflanzengewebe kann dadurch geschwächt oder gar zerstört werden. Derartige Organismen gehören beispielsweise zu den Gattungen *Pseudomonas*, *Xanthomonas* und *Erwinia* – es handelt sich hierbei um gramnegative Stäbchenbakterien.

Eine andere Wirkung hat das *Agrobacterium tumefaciens*, das sogenannte „Wurzelhalstumoren“ hervorruft. Es bringt seine eigenen Gene in die Pflanzenzellen ein, deren Stoffwechsel sich daraufhin umstellt. Die Zellen vermehren sich unkontrolliert, bilden also einen Tumor, und produzieren Substanzen zur Ernährung der Bakterien.

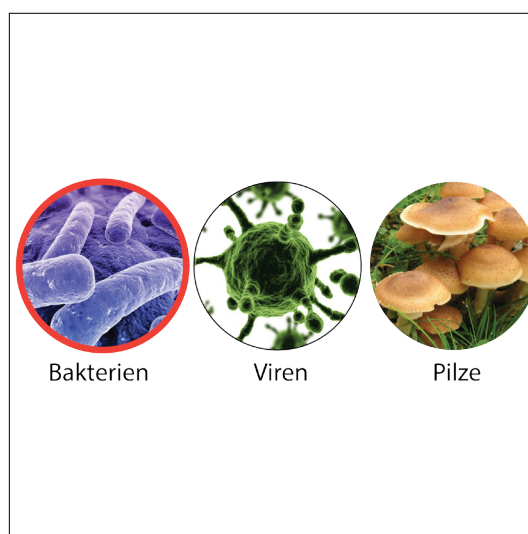


Bild 95. Bakterien als Krankheitserreger verbleiben meist außerhalb der Pflanzenzellen.

Pilze als Krankheitserreger bei Pflanzen (Bild 96): Es gibt viele Pilze, die der Pflanze weit weniger nützlich sind als die Mykorrhizapilze. Mit *Ustilago maydis* (Pilzbrand beim Mais), *Puccinia graminis* (Pilzrost beim Getreide), *Phytophthora infestans* (Krautfäule der Kartoffel) sowie Angehörigen der Erythasiales (Mehltau) seien nur einige Vertreter genannt.

Ihr Einfluss äußert sich vor allem auf zweierlei Arten: Es gibt **nekrotrophe** Pilze, die verschiedene Giftstoffe in das Pflanzengewebe einbringen und es dadurch zerstören. Danach dringen sie in das abgetötete Gewebe ein und nehmen die dort gespeicherten Nährstoffe auf. Dagegen töten **biotrophe** Pilze das Pflanzengewebe nicht ab, sondern entziehen ihm lediglich Nährstoffe. Sie dringen in einzelne Zellen ein und bilden dort verzweigte Strukturen, die an die Arbuskeln der Mykorrhiza erinnern, die sogenannten Haustorien.



Bild 96. Pilzliche Krankheitserreger bei Pflanzen

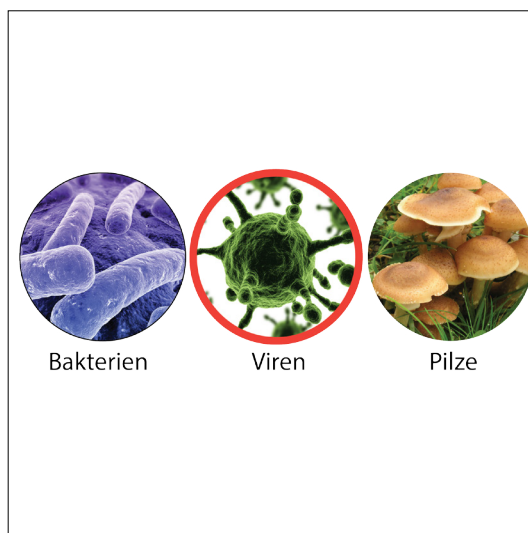


Bild 97. Viren: Kleine infektiöse Partikel (30 nm – 1 µm), bestehend aus Nukleinsäuren und Proteinen

Rekultivierung (Bild 98): Die Erde ist durch den Einfluss des Menschen an einigen Standorten zu einer lebensfeindlichen Umwelt geworden, man denke beispielsweise an stark erosionsgeschädigte Böden oder ehemalige Tagebau- und Minengebiete, die nicht nur unfruchtbar sondern häufig auch schwermetallbelastet oder anderweitig vergiftet sind. Die Abbildung veranschaulicht dieses Problem anhand des ehemaligen Braunkohletagebaus bei Gräfenhainichen in Sachsen-Anhalt. Der Einsatz von Mykorrhizapilzen mag solche Standorte zwar nicht im Nu in fruchtbare Oasen verwandeln, doch mittlerweile konnten Forscher in Feldversuchen eine deutliche Verbesserung der Überlebenschancen junger Pflanzen unter derartigen Stressbedingungen nachweisen.



Bild 98. Ehemaliger Braunkohletagebau bei Gräfenhainichen (Sachsen-Anhalt)

Probleme bei der Vermehrung der Pilze (Bild 99): Der gewerblichen Anwendung und der wissenschaftlichen Untersuchung der Mykorrhizapilze stehen vor allem zwei hemmende Faktoren im Weg: Ohne eine passende Wirtspflanze lässt sich der Pilz nicht vermehren, was die Produktion großer Mengen an Pilzmaterial ineffizient erscheinen lässt. Weiterhin ist die Zusammensetzung der Pilzgene noch nicht erschöpfend erforscht, geschweige denn ihre

Verteilung auf die mehreren Hundert Zellkerne in jeder Spore. Aufgrund dieser Komplexität kann sich der Pilz flexibel an veränderte Umweltbedingungen anpassen.



Bild 99. Sporen des Mykorrhizapilzes Glomus mosseae

2.6. VERSUCHE

Obwohl Arbuskuläre Mykorrhizapilze allgegenwärtig sind, nimmt man sie ohne ein geschultes Auge im Alltag kaum wahr. Um sie für die Wissenschaft sichtbar zu machen, gibt es mehrere Färbemethoden, von denen ein Reagenz mit Trypanblau am gebräuchlichsten ist. Dieses wurde auch für die im Folgenden beschriebenen Versuche verwendet. Für Schulversuche sollte es jedoch nicht eingesetzt werden, da das Gemisch krebserregend ist. Man greift deshalb auf Präparate aus Essigsäure und Tinte zurück.

Die Herausforderung bei der mikroskopischen Untersuchung von Mykorrhizen liegt nicht im Färbeprozess selbst, sondern in der Betrachtung und Interpretation der Proben. Wer derartige Versuche durchführen möchte, sollte deshalb geübt im Mikroskopieren gefärbter Wurzeln sein – passende Übungsobjekte lassen sich mit kommerziell erhältlichen Mykorrhizapräparaten herstellen. Dazu werden beispielsweise Weizen-, Zwiebel- oder Lauchpflanzen mit dem Präparat in einem Blumentopf mit inertem Medium (Blähton o. Ä.) mit reduzierter Düngermenge angesetzt. Die mykorrhizierten Wurzeln sollten nach etwa sechs Wochen bereit zum Anfärben und Mikroskopieren sein.

Wer das Verfahren nach ausreichend Übung an Wurzeln aus dem Blumentopf beherrscht, kann verschiedene Versuchsansätze ausprobieren, von denen die Freilandversuche zweifellos die interessantesten aber auch die kompliziertesten sind, unter anderem da man in der Natur nicht nur Mykorrhiza- sondern auch viele andere Pilze findet. Ein wichtiger Schritt noch vor dem Beginn des eigentlichen Freilandversuches ist die Auswahl der zu untersuchenden Fragestellung, der Versuchsflächen und der Probenmenge. Ein von unserem Labor durchgeführter Schulversuch betrachtete Proben von landwirtschaftlichen Versuchsflächen, die seit mehr als einem Jahrhundert kontinuierlich auf die gleiche Art und Weise bewirtschaftet worden waren. So aufwendig muss aber nicht jeder Versuch sein; es reicht für das nicht-wissenschaftliche Interesse durchaus, mit einem der bereits erwähnten käuflichen Präparate die Mykorrhizierung bestimmter Pflanzen und den resultierenden Wachstumseffekt zu überprüfen.

Bernburger Universitäts-Versuchsfeld(Bild 100): Das Feld wurde im Jahre 1886 eingerichtet, das zum Teil seit mehr als 100 Jahren auf die gleiche Weise bewirtschaftet wird. Inzwischen wird es von der Universität für Bioanalytische Wissenschaften aus Bernburg als Versuchsfläche genutzt, unter anderem für unsere Experimente zur Entwicklung der Mykorrhiza auf Parzellen mit unterschiedlicher Düngung.



Bild 100. Bernburger Universitäts-Versuchsfeld

Mykorrhiza auf dem Bernburger-Feld: Eine Bernburger Studentin untersuchte im Rahmen unseres eigenen Schulversuches die Mykorrhizierung von Roggenpflanzen auf dem Bernburger-Feld, auf dem seit über einem Jahrhundert unter den gleichen Bedingungen Roggen wächst. Ziel des Experiments war die Untersuchung der Mykorrhizierung von Roggenwurzeln auf unterschiedlichen Parzellen, von denen eine ab Versuchsbeginn nicht gedüngt wurde, eine weitere nur mit Stallmist und eine dritte mit mineralischem Volldünger. Man erwartete große Unterschiede der Mykorrhizierung, da die Menge mineralischer Nährstoffe ein entscheidender Faktor für die Entwicklung der Pilzsymbiose ist.

Neben der Mikroskopie der gefärbten Wurzeln aus dem Freiland wurden auch Bodenproben genommen und zur Anzucht von Zwergmaispflanzen benutzt. Deren Wurzeln wurden wiederum auf Mykorrhizierung untersucht, um rückwirkend die Menge vorhandener Pilzsporen in den Bodenproben zu schlussfolgern.

Färbemethode für Arbuskuläre Mykorrhiza (Endomykorrhiza) (Bild 101): Im Folgenden wird die Färbemethode mit Essigsäure und Tinte vorgestellt, die ohne Weiteres in einem Schullabor nachgeahmt werden kann. Wichtig ist das Tragen einer Schutzbrille beim Umgang mit den Chemikalien, da diese vor allem beim Erhitzen sehr aggressiv sind. Folgende Zutaten werden benötigt: 10% Kalilauge (KOH), 10% Essigsäure, Tinte-Essigsäure-Mischung (Tinte mit 10 % Essigsäure), eine Vorrichtung zum Erhitzen der Proben auf 90° C (hier ein Metallbad; ein Wasserbad ist aber ausreichend), Binokular oder Mikroskop zur Analyse der gefärbten Wurzeln

Vorgehensweise: Zuerst werden die Wurzeln gründlich gereinigt und danach bei 90° C zehn Minuten lang mit 10 % KOH behandelt. Dies kann in einem kochenden Wasserbad geschehen. Anschließend werden die Wurzeln mehrmals mit Wasser abgewaschen und für fünf Minuten in 10% Essigsäure getaucht. Nun folgt die eigentliche Färbung, indem die Wurzeln für zehn Minuten bei 90° C (kochendes Wasserbad) in die Tinte-Essigsäure-Mischung gegeben werden. Im Anschluss werden die Wurzeln erneut mehrfach gewaschen und sind nun zum Mikroskopieren bereit.

Problematisch kann bei dieser Methode die Hintergrundfärbung der Wurzel sein, doch durch intensives Waschen nach der Färbung kann diese abgeschwächt werden. Die verwendete Tintenmarke hat ebenfalls einen Einfluss auf das Ergebnis; in unserem Versuch funktionierte blaue Tinte der Firma Waterman am besten, doch wir empfehlen das eigene Ausprobieren verschiedener Marken.



Bild 101. Auswahl verschiedener Färbemethoden

Ernte der Wurzeln (Bild 102): An den Wurzeln haftende Erde wird gründlich und vorsichtig entfernt, sie werden gewaschen und in Wasser gelagert – solange sie nicht austrocknen, können sie problemlos sowohl im ungefärbten als auch im gefärbten Zustand einige Zeit im Kühlschrank überdauern.



Bild 102. Ernte der Wurzeln

Zutaten für die Mykorrhizafärbung (Bild 103): 10% Kalilauge (KOH), 10% Essigsäure, Tinte-Essigsäure-Mischung (10 % Essigsäure), eine Vorrichtung zum Erhitzen der Proben auf 90° C (hier ein Metallbad; ein Wasserbad ist ebenfalls möglich).



Bild 103. Zutaten für die Mykorrhizafärbung

Erhitzen der Proben (Bild 104): Die Behandlung mit Kalilauge und die Färbung erfordern ein Erhitzen der Proben auf 90° C für zehn Minuten. Dafür kann, wie in unserem Beispiel, ein Metallbad verwendet werden, im Wasserbad erzielt man aber ebenfalls gute Ergebnisse. Es ist darauf zu achten, dass nicht zu viele Wurzeln in ein Reagenzglas gegeben werden, da die Chemikalien sonst nicht alle Wurzeln ausreichend benetzen.



Bild 104. Erhitzen der Proben

Färbung der Wurzeln (Bild 105): Zuerst werden die Wurzeln zehn Minuten lang bei 90° C mit 10 % Kalilauge behandelt und dreimal mit Wasser gewaschen. Sie sollen anschließend fünf Minuten bei Raumtemperatur in 10% Essigsäure liegen und danach mit der Tinte- Essigsäure-Mischung für zehn Minuten bei 90° C behandelt werden. Nach der Färbung wäscht man sie erneut mehrmals mit Wasser, bei Bedarf auch über einen längeren Zeitraum.

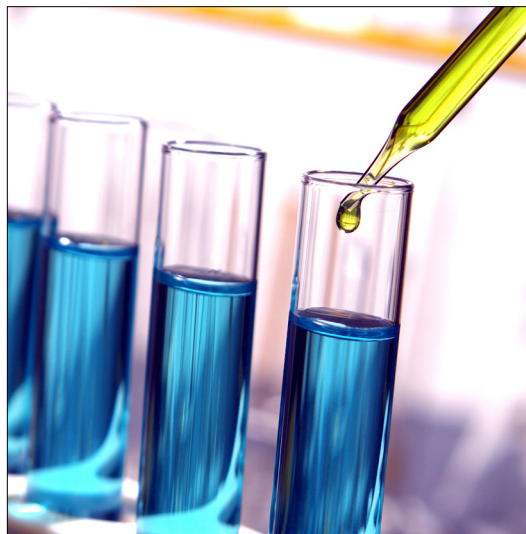


Bild 105. Färbung der Wurzeln

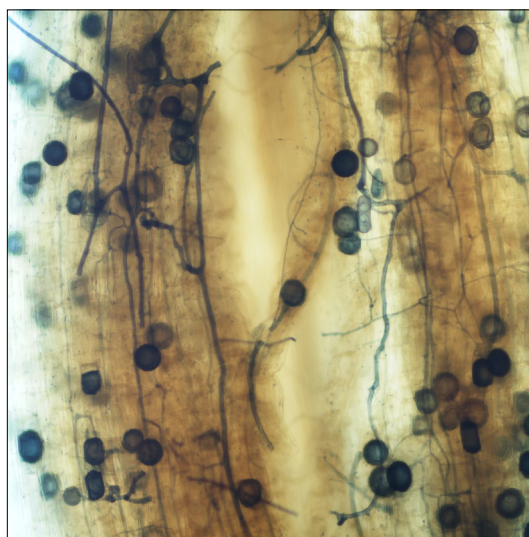
Analyse der gefärbten Wurzeln: Ein Stereomikroskop (**Bild 106**) ist für die Grobinspektion der Wurzeln und eine ungefähre Auskunft über den Mykorrhizierungsgrad ausreichend, doch zur detaillierten Betrachtung ist eine stärkere Vergrößerung notwendig.



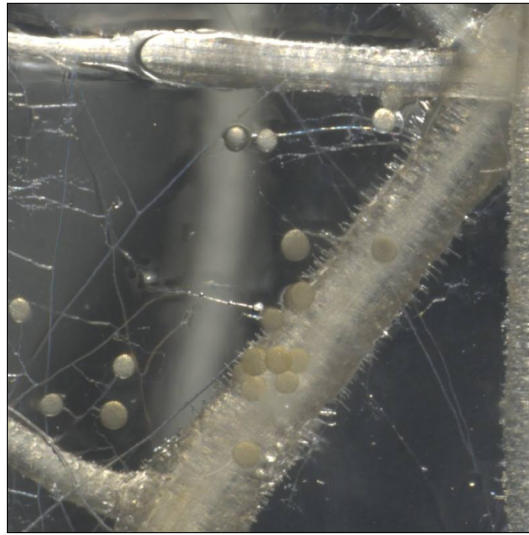
Bild 106. Für eine grobe Inspektion der Wurzeln und eine überschlagsmäßige Beurteilung des Mykorrhizierungsgrades ist ein Stereomikroskop sehr gut geeignet.

Gefärbte Wurzeln mykorrhizierter Pflanzen: Auf den folgenden Abbildungen finden Sie Anhaltspunkte zur Beurteilung Ihrer eigenen gefärbten Wurzelpräparate. Die Arbuskuläre Mykorrhiza erkennt man an der Ausbildung der baumartigen Arbuskeln, die jedoch von der Färbung meist schlecht erfasst werden und unter dem Mikroskop als unscharfe, dunklere Wolken erscheinen. Außerdem liegen die meisten dieser Strukturen im Cortex, in der Nähe des Zentralzylinders. Die dort vorhandenen Schichten der Wurzelrinde erschweren das Erkennen der Arbuskeln zusätzlich. Abhilfe kann ein Quetschpräparat schaffen – man zerdrückt die Wurzel mit leicht drehendem Druck unter dem Deckglas – oder man versucht, mit zwei Pinzetten oder Nadeln Wurzelrinde und Zentralzylinder zu trennen.

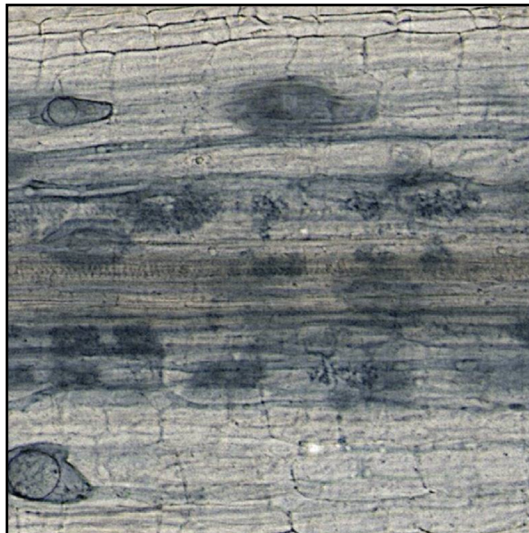
Die **Bilder 107 – 109** zeigen intensiv mit Sporen des Mykorrhizapilzes *Glomus intraradices* besiedelte Weizenwurzeln.



*Bild 107. Weizenwurzeln, die intensiv mit Sporen des Mykorrhizapilzes *Glomus intraradices* besetzt sind*



*Bild 108. Weizenwurzeln, die intensiv mit Sporen des Mykorrhizapilzes *Glomus intraradices* besetzt sind*



*Bild 109. Weizenwurzeln, die intensiv mit Sporen des Mykorrhizapilzes *Glomus intraradices* besetzt sind*

2.7 FAZIT

Als älteste Form der Mykorrhizasymbiosen existiert die Arbuskuläre Mykorrhiza bereits seit der Besiedlung des Festlandes durch die Pflanzen vor etwa 500 Millionen Jahren.

An dieser Art der Symbiose können viele verschiedene Pflanzen beteiligt sein, darunter Samenpflanzen, Farne und auch bestimmte Moose. Auch die Pilzpartner gehören mehreren Arten an.

Der Pilz dringt in einzelne Rindenzellen der Pflanzenwurzel ein und verzweigt sich zu Strukturen, die an Schlaufen oder Bäumchen erinnern.

Die Hauptwirkung der Arbuskulären Mykorrhizapilze auf die einzelnen Pflanzen besteht in der besseren Phosphatversorgung. Auf den natürlichen Standort wirken sie sich aus, indem sie das Artenspektrum der ansässigen Pflanzen beeinflussen.

Momentan sind die Anwendungsmöglichkeiten Arbuskulärer Mykorrhizapilze in der Land- und Forstwirtschaft noch nicht vollständig erforscht und erprobt, doch einige Produkte sind bereits im Handel erhältlich und haben sich bewährt.

3. DIE PILZE DES WALDES – EKTOMYKORRHIZA

3.1. PARTNER

Die Nadelbäume verbreiteten sich auf unserem Planeten während der Kreidezeit vor rund 130 Millionen Jahren, als noch Dinosaurier die Erde bevölkerten. In den neu entstehenden Nadelwäldern konnten die bis dahin etablierten Mykorrhizaformen nicht mehr in gewohnter Weise funktionieren, da sie nicht in der Lage waren, den organischen Abfall bzw. die Streu zu verwerten und die Nährstoffe den Pflanzen zuzuführen. Aus der Notwendigkeit einer Weiterentwicklung entstand eine neue Symbiose zwischen den Nadelbäumen und den ebenfalls neu entwickelten Ständerpilzen – die Ektomykorrhiza, die in der Gegenwart in vielen Wäldern der kalten und gemäßigten Zonen vorkommt.

Dieses Kapitel widmet sich den beteiligten Pilz- und Pflanzengruppen (**Bild 110**), den charakteristischen mikroskopischen Strukturen und den Prozessen, die dem Pilz den Transport mineralischer Nährstoffe zur Pflanze ermöglichen. Außerdem wird die Bedeutung der Ektomykorrhiza für ihre natürlichen Standorte erläutert, bevor mögliche Anwendungen durch den Menschen thematisiert werden. Am Ende des Kapitels werden einige simple Versuche zur Ektomykorrhiza beschrieben.

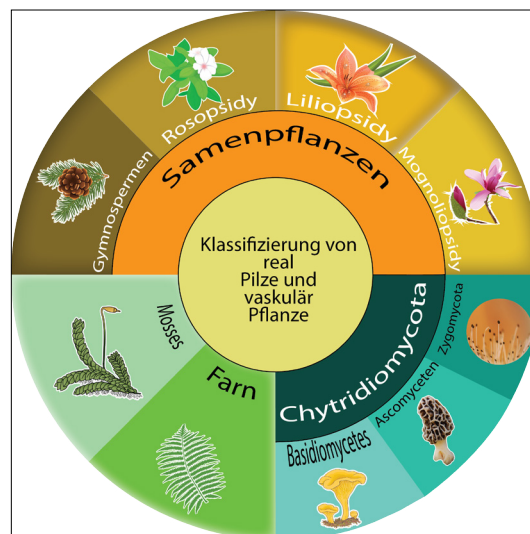


Bild 110. Partner: Nacktsamer, Bedecktsamer (Rosopsida); Ständerpilze, Jochpilze, Schlauchpilze

3.2. STRUKTUREN

Äußere Kennzeichen der Ektomykorrhiza – Übersicht

Der Unterschied zwischen Arbuskulärer und Ektomykorrhiza lässt sich anhand dreier Merkmale umreißen (**Bild 111**): Erstens kolonisieren die Ektomykorrhizapilze nur sehr kleine Abschnitte der Wurzel (Kurz- und Seitenwurzeln), die daraufhin nicht mehr in die Länge wachsen sondern sich nur noch verdicken. Zweitens spinnt der Pilz einen Hyphenmantel rings um die besiedelten Wurzelabschnitte. Drittens hält er sich nur im Apoplasten zwischen den Wurzelzellen auf, ohne in diese einzudringen.

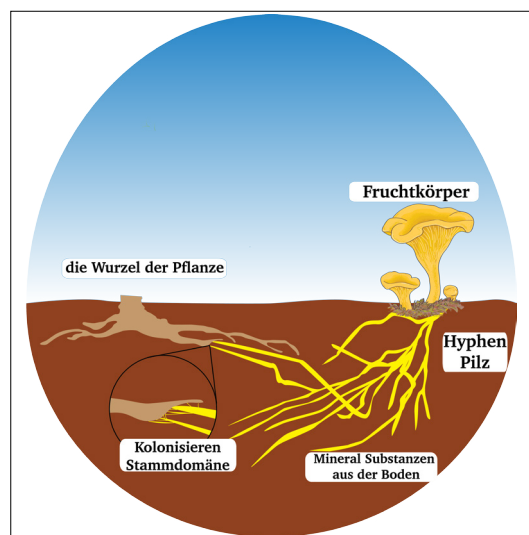
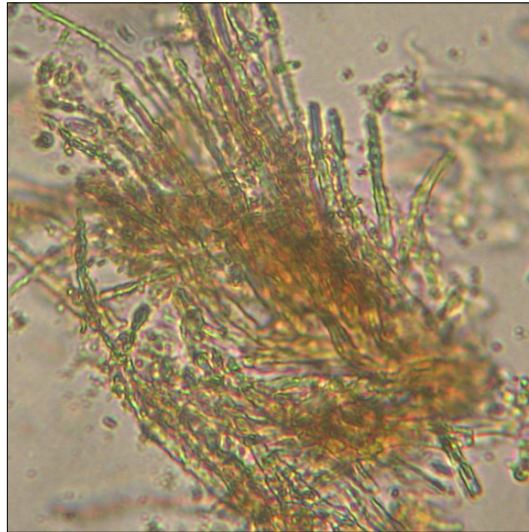


Bild 111. Der Pilz wächst nicht in einzelne Zellen hinein, sondern verbleibt im Apoplasten zwischen den Zellen.

Äußere Kennzeichen der Ektomykorrhiza – Rhizomorphe

Hyphenbündel, die zwischen den kolonisierten Wurzeln und den Fruchtkörpern des Pilzes oder den Nährstoffdepots im Humus verlaufen, nennt man Rhizomorphe. Sie können unterschiedlich aufgebaut sein, sei es als einfache Hyphenbündel (**Bild 112**) oder als komplexe Gebilde mit spezialisierten Transportgefäßen ähnlich wie in einer Pflanzenwurzel. Derartige hochentwickelte Rhizomorphe besitzen in ihrem Zentrum Hyphen mit großem Durchmesser für den Transport von Wasser und Mineralstoffen sowie engere Hyphen in der Peripherie, die Kohlenhydrate weiterleiten.



*Bild 112. Dünne Hyphenbündel einer Mykorrhiza der Kiefer (*Pinus silvestris*) mit dem Kahlen Krempling (*Paxillus involutus*)*

Äußere Kennzeichen der Ektomykorrhiza – der Pilzmantel

Die Hyphen, welche die Wurzel umschließen, verschmelzen zu einem dichten Mantel, in dem man bei einigen Pilzarten noch die einzelnen Stränge erkennt (Plectenchym), wohingegen bei anderen gewebeartige Strukturen entstehen (Pseudoparenchym).

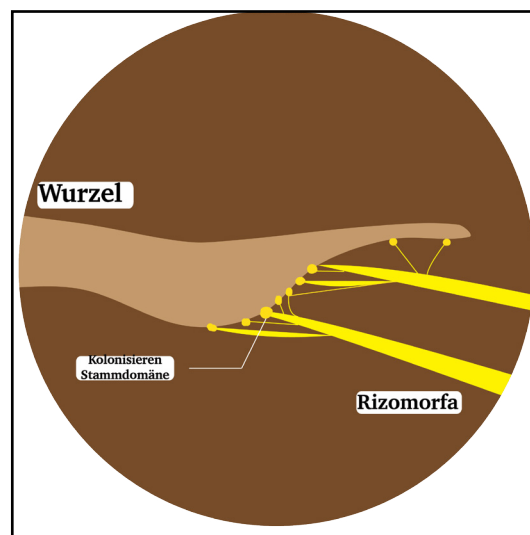


Bild 113. Um den mykorrhizierten Wurzelbereich herum verschmelzen die Pilzhyphe n miteinander zu einem dichten Mantel.

Äußere Zeichen Ektomikorizy - mikroskopische Schnitt **(114 Bilder)**

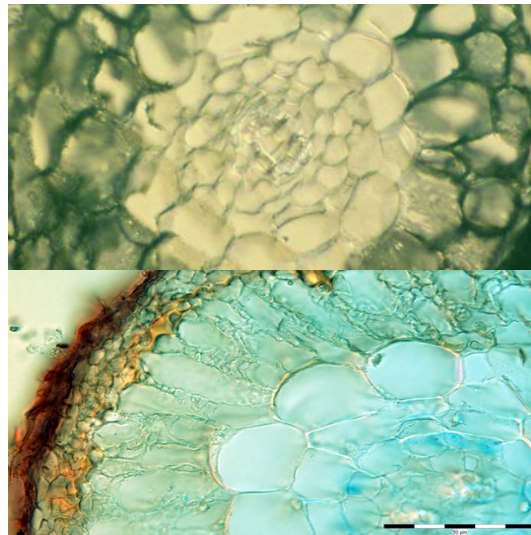


Bild 114. Mikroskopischer Schnitt, Querschnitt, Längsschnitt

Äußere Kennzeichen der Ektomykorrhiza – Das Hartigsche Netz

Aus dem äußeren Pilzmantel wachsen einige Hyphen in die Zellzwischenräume der Wurzel hinein. Wenn die Pflanze zu den Bedecktsamern gehört, dringen sie nur bis in die Rhizodermis vor, bei Nacktsamern bis in die äußere Rindenschicht. Die Hyphen verzweigen sich dabei so stark, dass sie den gesamten extrazellulären Raum mit feinen, gefalteten Strukturen ausfüllen. Dieses sogenannte Hartigsche Netz (**Bild 118**) dient zur Vergrößerung der Grenzfläche zwischen Pilz und Pflanze.

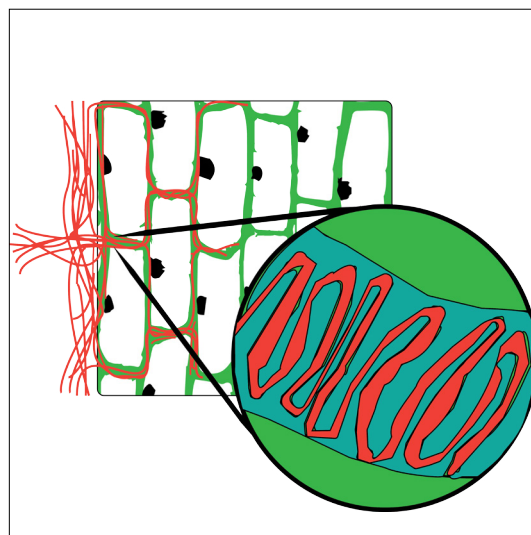


Bild 115. Wurzelrinde/Cortex: Periphere Gewebeschichten der Wurzel zwischen Zentralzylinder und Rhizodermis.

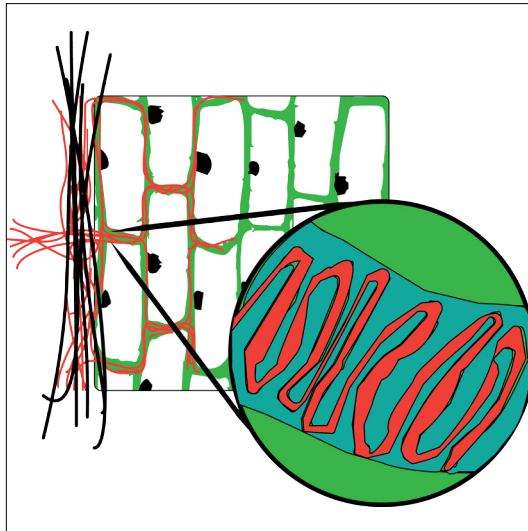


Bild 116. Pilzmantel: Dichtes Mycel, das bei Ektomykorrhizen die Pflanzenwurzeln umschließt.

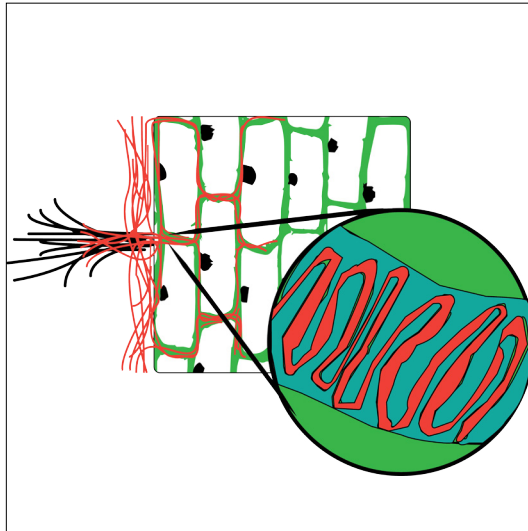


Bild 117. Rhizomorphe: Derbe, stark differenzierte Pilzmycelstränge aus dicht zusammengelagerten Hyphen, die dem Stofftransport dienen und mehrere Meter lang sein können.

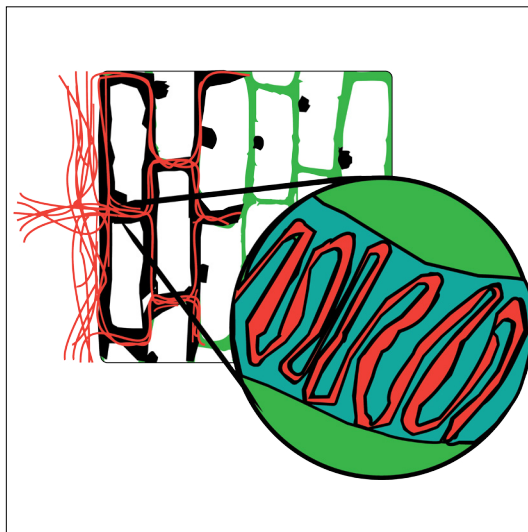


Bild 118. Hartigsches Netz: Dichtes Netzwerk von Hyphen symbiotischer Pilze, z. B. Ektomykorrhizapilze, zwischen den Wurzelrindenzellen.

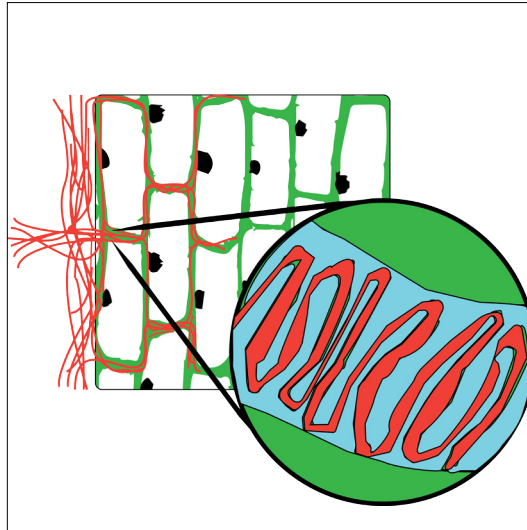


Bild 119. Zellwandmaterial: Besteht aus verschiedenen Polysacchariden, bei Pflanzen unter anderem aus Cellulose und Pektinen.

3.3. NÄHRSTOFFE

Der Pilz liefert mineralische Nährstoffe

Der Abbau abgestorbenen Nadel- und Blattmaterials in der obersten Schicht des Waldbodens geht wegen des sauren Milieus und auch wegen des relativ kalten Klimas in der gemäßigten Zone nur mühsam vonstatten. Meist werden Stickstoff und Phosphor überhaupt nicht freigesetzt, sondern bleiben in der Nadel- und Blätterschicht, die sich nicht zersetzen kann. Stickstoff wird lediglich in Ammonium (NH_4^+) umgewandelt, das im Gegensatz zum beständigeren Nitrat (NO_3^-) leicht aus dem Boden ausgewaschen wird. Die Pflanzen können so nicht auf die Nährstoffe zugreifen. Die Funktion des Ektomykorrhizapilzes ist demnach eine andere als die seiner arbuskulären Verwandten. Letzterer muss seiner Pflanze vor allem Phosphat zuführen, da dieses ein limitierender Nährstoff für das Wachstum ist. Die Pflanzen der Ektomykorrhiza sind hingegen auf zusätzlichen Stickstoff angewiesen, den der Pilz zunächst aus dem organischen Material im Boden erschließen und danach zum Pflanzenpartner leiten muss.

Die Streu (Bild 120): Die obere Bodenschicht besteht im Wald aus der sogenannten Streu, die sich aus unvollständig abgebautem organischen Material zusammensetzt. Sie enthält sehr viele Nährstoffe, doch diese liegen in gebundener Form vor, sodass die Pflanzen sie nicht erreichen können und besonders auf sauren Böden auf die Unterstützung der Pilze angewiesen sind. Ist das Bodenmilieu jedoch eher basisch, verläuft der Streuabbau durch Bakterien wesentlich schneller.

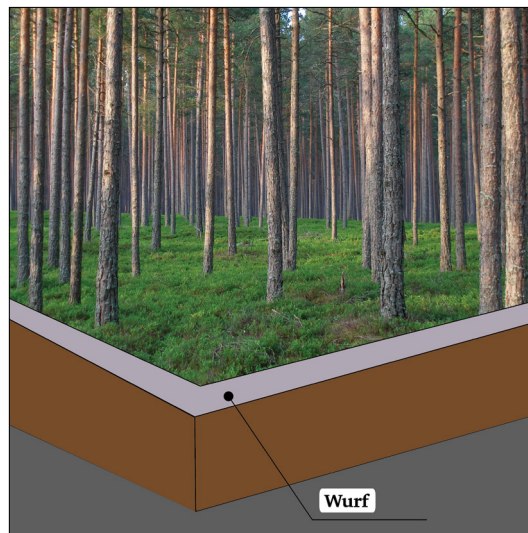


Bild 120. Die oberste Schicht des Bodens, die sogenannte Streu, aus schlecht abgebautem organischen Material

Der Unterboden (Bild 121): Die Geologie des Standortes hat einen großen Einfluss auf den Nährstoffgehalt des Unterbodens. Für das Pflanzenwachstum ungünstige Bedingungen herrschen auf sandigen Böden und sauren Gesteinen, da diese bei der Verwitterung nur sehr geringe Mengen mineralischer Nährstoffe freisetzen. Zusätzlich können die Substanzen nicht gut gespeichert werden sondern waschen sich leicht aus. Das Gegenteil ist auf basischem Untergrund der Fall. Das dortige Gestein liefert mehr mineralische Nährstoffe für die Pflanzen, zudem wird die organische Streu im basischen Milieu effizienter von Mikroorganismen abgebaut.

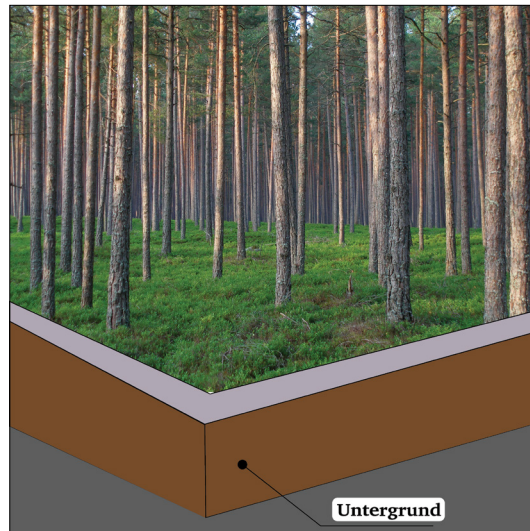


Bild 121. Der Unterboden

3.4. ÖKOLOGIE

Das Zusammenleben im Ökosystem Wald

Pilze bilden im Waldboden ein verzweigtes Netzwerk, das sie untereinander und mit mehreren Pflanzen verbindet. Das unterirdische Geflecht transportiert Nährstoffe sowohl aus dem Boden zu den Pflanzen als auch von einer Pflanze zur anderen. Im Folgenden sollen zwei Beispiele den Einfluss der Pilznetzwerke auf das Ökosystem Wald illustrieren.

Mykorrhizanetzwerke (Bild 122): Genau wie die Arbuskulären Mykorrhizapilze stellen auch Ektomykorrhizapilze eine Verbindung zwischen mehreren Pflanzen her. Dieses Netz dient der Übertragung von Assimilaten aus der Photosynthese von einer Pflanze zur anderen. So können Pflanzen, die selbst nur wenige Photosyntheseprodukte herstellen, vom Überschuss produktiverer Nachbarn profitieren. Unter anderem ist dies hilfreich für das Wachstum junger Sämlinge, da diese im Schatten der größeren Pflanzen wachsen und nicht viel Sonnenlicht für ihre eigene Photosynthese einfangen können. So unterstützt die Mykorrhiza das Nachwachsen neuer Pflanzen, indem die leistungsfähigen erwachsenen Pflanzen die Kosten des Netzwerkes tragen und die jungen dessen Vorteile nutzen, solange sie hilfsbedürftig sind.

Einzelne Pilze (Bild 123-124): Mykorrhizen sind nicht monogam – ein Pilz kann gleichzeitig mehrere Pflanzen besiedeln und ein Baum kann sich von mehreren Pilzen kolonisieren lassen. Diese Vielfalt erweitert die unterirdischen Netzwerke und verbindet die Bäume auch untereinander.

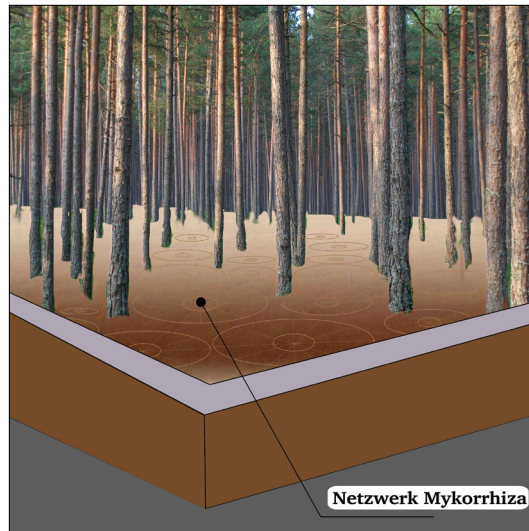


Bild 122. Das Mykorrhizanetzwerk: Unterirdisches Netzwerk, mit dem die Mykorrhiza-Pilze die Bäume des Waldes untereinander verbinden.

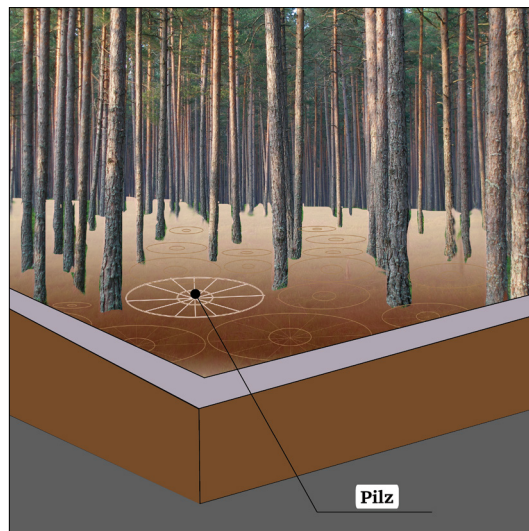


Bild 123. Pilz 1

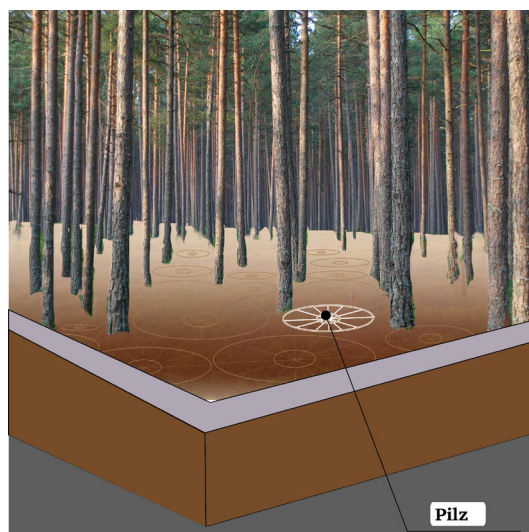


Bild 124. Pilz 2.

Die Kosten der Symbiose: Die wachstumsfördernde Wirkung von Ektomykorrhizapilzen auf junge Bäume konnte von vielen Untersuchungen belegt werden, allen voran die bessere Versorgung mit mineralischem Stickstoff und Phosphor, doch gilt es auch die Kosten zu beachten, die den Pflanzen durch die Symbiose entstehen: Der Pilz verbraucht einen nicht geringen Teil des assimilierten Kohlenstoffs, d. h. der Kohlenhydrate aus der Photosynthese. Im Fall eines Nadelwaldes in Südschweden wurde in mehreren unabhängigen Studien ein Verlust von ca. 15 % der Photosyntheseprodukte berechnet, was 5800 kg Kohlenstoff pro Jahr und Hektar entspricht. Diese Relationen sollten bei der Verwendung von Mykorrhizen beachtet werden.

Waldsterben: Der menschliche Einfluss sorgt seit langer Zeit für den Ausstoß großer Mengen an Schwefeldioxid und Stickstoffoxiden in die Atmosphäre. Die Schwefeldioxidemissionen sind zwar in den letzten Jahren gesunken, doch Stickstoffoxide sind ein unverändert großes Problem. Die Folge ist eine Anreicherung entsprechender Säuren wie H_2SO_3 , H_2SO_4 , HNO_3 usw. im Regenwasser, wodurch viele Ökosysteme geschädigt werden.

Die Ektomykorrhiza leidet vor allem unter den Stickstoffoxiden, da diese einer Stickstoffdüngung des Waldes gleichkommen. Unter solchen Bedingungen können die an Stickstoffmangel angepassten Pilze nicht überleben. Dahingegen ist der sinkende pH-Wert des Bodens, hervorgerufen von säurehaltigem Regenwasser, weniger problematisch für die Mykorrhiza, doch die Säuren können nichtsdestotrotz zur Freisetzung schädlicher Substanzen wie Aluminium aus dem Boden führen.

3.5. ANWENDUNGEN

Bedeutung für den Menschen

Die Ektomykorrhiza unterstützt das Pflanzenwachstum unter Stressbedingungen, ebenso wie ihre arbuskuläre Verwandte. Im Gegensatz zu dieser kann die Ektomykorrhiza aber auch essbare Pilzfruchtkörper hervorbringen.

Hilfe bei Wiederaufforstungsmaßnahmen

Eine bereits etablierte Anwendungsmöglichkeit von Ektomykorrhizapilzen ist die Aufzucht junger Waldbäume in Baumschulen (**Bild 125**), da die Symbiose deren Wachstum fördert. Es kommt allerdings häufig vor, dass natürliche Mykorrhizapilze aus der Umgebung rasch auf die ursprünglich unkolonisierten Pflanzen zugreifen. Sie sind den Standortbedingungen meist ohnehin besser angepasst als die künstlich eingebrachten Pilzstämme, sodass es für einfache Wiederaufforstungen oft von Vorteil ist, die jungen Bäume schlichtweg den lokalen Mykorrhizapopulationen zu überlassen. Dies kann geschehen, indem man z. B. einige ältere, bereits kolonisierte Bäume in der Nachbarschaft stehenlässt. Zudem kann das künstliche Einbringen ein und desselben Pilzes in großen Mengen die ökologische Vielfalt des Waldes beeinträchtigen.

Ist ein Standort jedoch stark geschädigt und besitzt kaum natürliche Ektomykorrhizapopulationen, wurden in der Praxis gute Erfahrungen mit Pilzpräparaten gemacht.



Bild 125. Nursery in Nordrhein Westfalen

Unterstützung gestresster Pflanzen

Eine Eigenschaft aller Mykorrhizen ist ihr unterstützender Einfluss auf Pflanzen unter Stressbedingungen, seien es Schwermetalle im Boden oder Krankheitserreger.

Gerade die Ektomykorrhizapilze erweisen sich seit Langem als wertvolle Helfer bei der Wiederaufforstung von Abraumhalden aus dem Bergbau oder in Baumschulen (**Bild 126**), in denen viele Pflanzen derselben Art dicht an dicht wachsen.

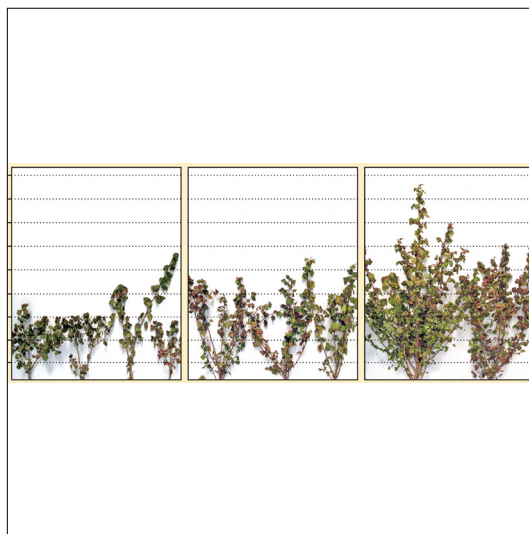


Bild 126. Sämlinge unter reduziertem Nährstoffangebot. Mykorrhizierte Pflänzchen kommen mit diesem Stressfaktor deutlich besser zurecht als Pflänzchen ohne Mykorrhiza.

Der Anbau von essbaren Pilzen

Die Vermehrung der meisten Speisepilze ist einfach, da sie saprophytisch leben, d. h. sich durch die Zersetzung organischen Materials ernähren. Der Anbau von Mykorrhizapilzen ist aufwendiger, lohnt sich aber mitunter für die Gewinnung sehr kostbarer Speisepilze. In einigen Entwicklungsländern wird zudem der Holzanbau mit der Zucht solcher Pilze kombiniert (**Bild 127**).



Bild 127. Holzanbau kombiniert mit dem Anbau von Speisepilzen

3.6. VERSUCHE

Die Beobachtung von Ektomykorrhizen im Freiland ist weniger kompliziert als bei Arbuskulären Mykorrhizen. Ein geschultes Auge erkennt ohne Hilfsmittel nicht nur die oberirdischen Fruchtkörper sondern oft sogar die eigentliche Mykorrhiza. Die Bestimmung der Baum- oder Pilzart erfordert jedoch etwas Übung.

Auch im Labor ist die Ektomykorrhiza leichter zu untersuchen als die Arbuskuläre Mykorrhiza. Letztere vermehrt sich nur in Kombination mit einem Pflanzenpartner, wohingegen erstere auch isoliert in einem sterilen System fortgepflanzt werden kann und sich saprophytisch von den Nährstoffen aus dem hinzugefügten Substrat ernährt.

Die folgende Methode eignet sich zur Anzucht der eigentlichen Symbiose im Schullabor, nicht jedoch zum Pilzanbau. Die mykorrhizierten Wurzeln können danach mikroskopiert werden.

Eine vorausschauende Planung des Projekts ist erforderlich, da das Wachstum einige Monate dauert und frisches Pilzmaterial zu den besten Ergebnissen führt. Es wird empfohlen, mit der Pflanzenanzucht im Sommer zu beginnen, sodass im Herbst gesammelte Pilze zum Ansetzen der Mykorrhiza genutzt werden können.

Arbeitsschritte:

Anzucht der Sämlinge – Kiefer- oder Lärchensamen werden in einer Schale mit dem nährstoffarmen Pflanzsubstrat Perlite ausgesät.

Pikieren der Sämlinge: Die jungen Pflanzen werden nach ca. einem Monat aus der Aussaatschale in kleine Töpfe mit einem 1:1-Gemisch aus Perlite und Torf umgesetzt. Der verwendete Torf muss ungedüngt sein, da die Ektomykorrhiza keine hohen Mengen an Nährstoffen toleriert (siehe Abschnitt zum Waldsterben).

Überführen der Pflanzen in das Petrischalensystem: Nach weiteren 2 – 3 Monaten können die Pflanzen in Petrischalen umgesetzt werden. (Dieser Schritt kann auch den Anfang des Versuchs bilden, wenn junge Pflanzen aus dem Wald an Stelle von selbstgezogenen verwendet werden. In diesem Fall ist jedoch damit zu rechnen, dass diese Pflanzen bereits von natürlichen Mykorrhizapilzen besiedelt wurden.) In die Petrischale wird das Substrat gegeben, darüber eine Lage Gaze und erst darauf die Pflanzen – sie sollen vom Substrat getrennt werden, weil die Wurzeln auf diese Weise gut beobachtet werden können, ohne das Wachstum zu stören.

Anzucht der Mykorrhizen: Nach 2 – 3 Wochen sollten sich die Pflanzen an die Petrischale gewöhnt haben. Nun gibt man kleine Pilzstücke an die Wurzeln, idealerweise von einem frischen, selbstgesammelten Fruchtkörper eines Mykorrhizapilzes. Der Kahle Krempling empfiehlt sich für diesen Versuch. Da die Mykorrhizierung normalerweise nicht lange dauert, können oft bereits nach einer Woche erste Mykorrhizen beobachtet werden.

3.7. FAZIT

Holzige Pflanzen und verschiedene Ständerpilze verbinden sich zu Ektomykorrhizen.

Die Aufgabe der Pilze ist es, Stickstoffverbindungen und Phosphat aus dem organischen Material des Bodens freizusetzen und den Pflanzen zuzuführen.

Optimale Bedingungen findet diese Symbiose daher in den Wäldern der gemäßigten Zone vor, also an Standorten mit unvollständig abgebautem organischen Material.

Der Pilz besiedelt die Wurzeloberfläche und die äußersten Wurzelzellen, wo er ein dichtes Geflecht aus Hyphen ausbildet. Er wächst nicht in die Wurzelzellen hinein.

Die wichtigsten Anwendungsmöglichkeiten der Ektomykorrhizapilze sind die Wiederaufforstung und die Produktion von Speisepilzen.

4. SYMBIOSE UNTER EXTREMBEDINGUNGEN – ERICOIDE MYKORRHIZA

4.1. PARTNER

An Standorten mit besonders geringem Nährstoffangebot, insbesondere mit Stickstoffmangel, hilft die Ericoide Mykorrhiza den Pflanzen beim Überleben. Sie ist in der Heide, im Moor, in der Zone oberhalb der Baumgrenze und an einigen trockenen Standorten in wärmeren

Klimazonen heimisch. Ericoide Mykorrhizapilze gehören vor allem der Klasse der Schlauchpilze an und besitzen die Fähigkeit, selbst stark gebundene Nährstoffe im Boden zu erschließen.

Die beteiligten Pflanzenfamilien – Heidekrautgewächse auf der Nordhalbkugel und Krähenbeerengewächse (Empetraceen) sowie Australheidegewächse auf der Südhalbkugel – gehören zur Ordnung Ericales und sind mit Hilfe der Symbiose gut an das Leben in ihrem unwirtlichen Habitat angepasst.

Dieses Kapitel informiert über die beteiligten Pilz- und Pflanzengruppen (**Bild 128**), die wichtigsten mikroskopischen Strukturen und die Nährstoffversorgung der Pflanzen durch die Pilze, bevor auf die Bedeutung der Symbiose an den natürlichen Standorten eingegangen wird.

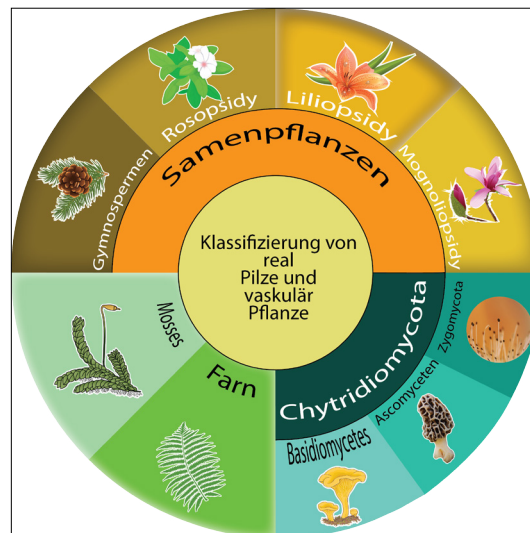


Bild 128. Partner der Ericoiden Mykorrhiza: Bedecktsamer (Rosopsida); Ständerpilze, Schlauchpilze

4.2. ÖKOLOGIE

Das Leben im Moor

Die Zersetzung toten Pflanzenmaterials durch Mikroorganismen wird von Kälte, Nässe, Trockenheit oder extremen pH-Werten beeinträchtigt, sodass sich mit der Zeit eine dicke Schicht organischen Materials auf der Bodenoberfläche bildet.

Die in dieser Schicht gebundenen Nährstoffe sind für die meisten Pflanzen nicht erreichbar, weshalb sie einem Stickstoffmangel ausgesetzt sind. Sie senken deshalb ihren Verbrauch, indem sie mehr stickstofffreie Fasertypen wie Lignin und Cellulose zum Aufbau ihres Gewebes benutzen. Diese Materialien werden jedoch nach dem Absterben noch schlechter von Mikroorganismen zersetzt, sodass der Stickstoffgehalt des Bodens immer mehr sinkt. Zur Lösung dieses Dilemmas haben Pflanzen verschiedene Strategien entwickelt. Einige wurden zu Fleischfressern und stocken ihre Stickstoffvorräte mit Insekten auf. Andere verbinden sich symbiotisch mit Bakterien der Gattung *Rhizobium* und erschließen sich mit deren Hilfe Stickstoff aus der Atmosphäre. Die dritte Variante ist die Ericoide Mykorrhiza, deren Pilze sogar aus der torfigen Schicht halbzersetzten Pflanzenmaterials genug Nährstoffe für ihre Pflanzenpartner gewinnen können.

Fleischfressende Pflanzen (Bild 129): Den Nährstoffmangel gleichen einige Moor- und Heidepflanzen durch den Verzehr von tierischen Organismen aus.

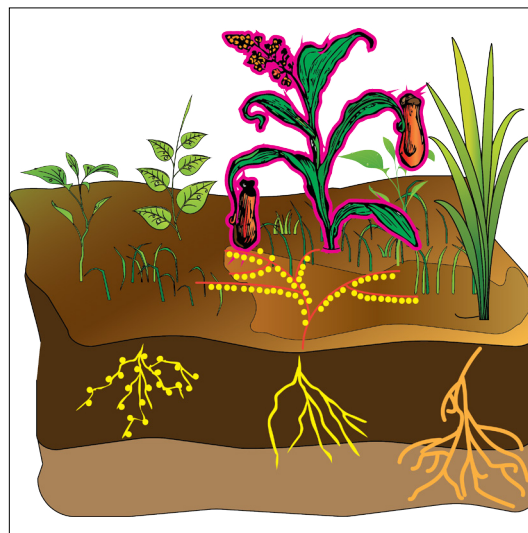
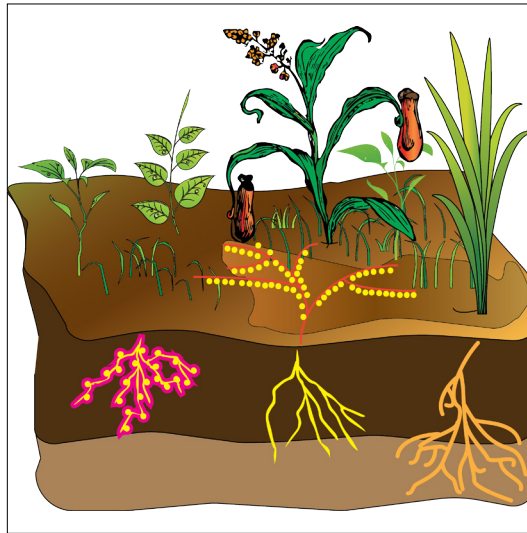


Bild 129. Fangapparat einer Pflanze der Gattung *Nepenthes* (aufgenommen im Botanischen Garten in Halle).



*Bild 130. Symbiose mit Knöllchenbakterien: Bakterien der Gattung *Rhizobium* fixieren in Symbiose mit den Wurzeln vieler Leguminosen den Stickstoff der Luft und stellen ihn der Pflanze zur Verfügung.*

Tiefwurzler (Bild 131): Manche Pflanzen dringen mit ihren besonders langen Wurzeln in tiefe Bodenschichten vor, die nährstoffreicher sind als die Oberfläche.

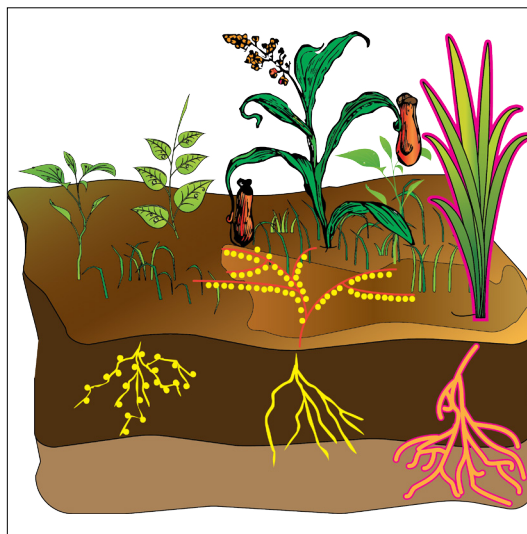


Bild 131. Tiefwurzler

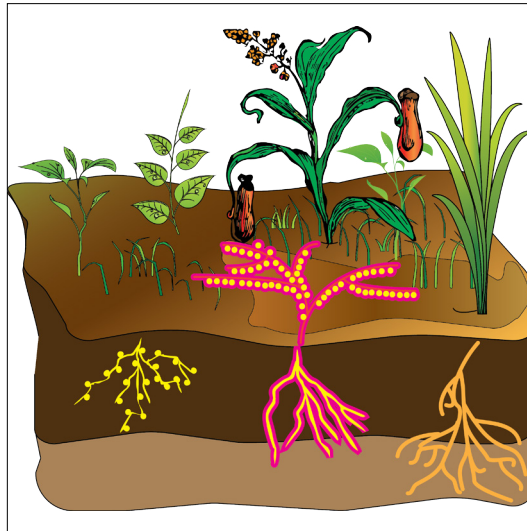


Bild 132. Ericoide Mykorrhiza: Die Pilze der Ericoiden Mykorrhiza sind besonders gut in der Lage, die fest gebundenen Nährstoffe aus dem Moorboden zu lösen und den Pflanzen zur Verfügung zu stellen.

4.3. STRUKTUREN

Strukturen der Ericoiden Mykorrhiza

Anatomisch ist die Ericoide Mykorrhiza der Mittelweg zwischen der Arbuskulären und der **Ektomykorrhiza (Bild 133)**: Sie bildet ein lockeres Hyphengeflecht rings um die Wurzel wie die Ektomykorrhiza, dingt aber auch in die Wurzelzellen ein wie die Arbuskuläre Mykorrhiza.

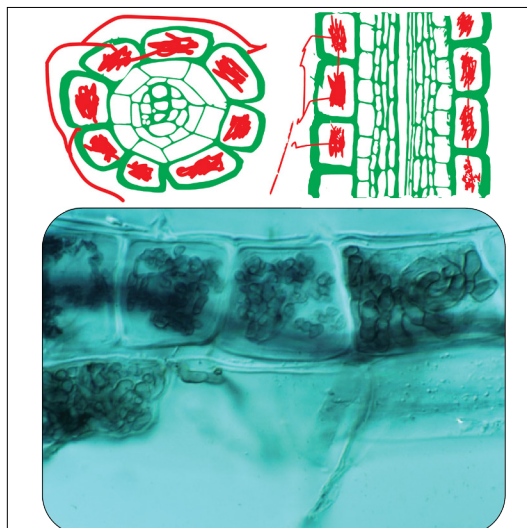


Bild 133. Modell einer kolonisierten Wurzel mit einem lockeren Hyphengeflecht

Die Pilzhyphe formen ein Geflecht, mit dem sie einen geeigneten Wurzelbereich einhüllen (Bild 134), bevor sie in die einzelnen Zellen der Epidermis hineinwachsen. Einmal eingedrungen, bildet der Pilz viele Falten und Schlaufen, bis die ganze Zelle mit Hyphen gefüllt ist.

Die mykorrhizatische Struktur, bei der sich die Plasmamembranen der Pflanze und des Pilzes sehr großflächig gegenüberliegen und nur von einer dünnen Schicht extrazellulärer Matrix getrennt werden, ermöglicht einen optimalen Nährstoffaustausch.

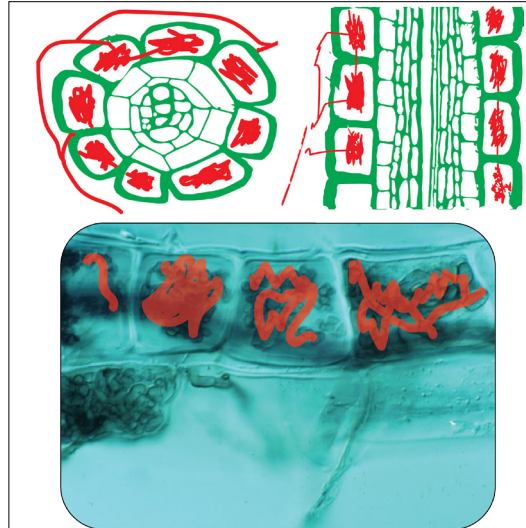


Bild 134. Modell einer kolonisierten Wurzel mit einem lockeren Hyphengeflecht

Wurzeln mit Ericoider Mykorrhiza: Die Wurzeln der Heidekrautgewächse, z. B. des Rhododendrons, sind besonders dünn. Der Zentralzylinder (**Bild 135**) wird lediglich von drei Zellschichten umschlossen, von denen zwei der Wurzelrinde und eine der Epidermis angehören.

Nur die Epidermis wird von den Mykorrhizapilzen besiedelt. Da sich diese Schicht jedoch in älteren Wurzelabschnitten zurückbildet, befindet sich die Mykorrhiza bei den Ericaceen nur direkt hinter der Wurzelspitze.

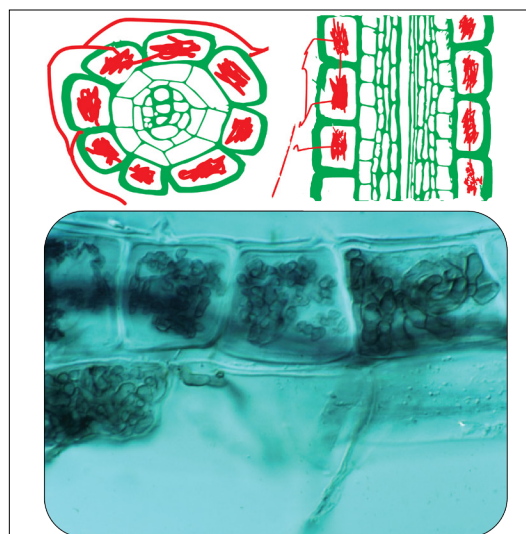


Bild 135. Die Wurzel der Ericoiden Mykorrhiza; drei Zellschichten liegen über dem Zentralzylinder.

4.4. NÄHRSTOFFE

Die Gewinnung der Nährstoffe

Die anorganischen Nährstoffe Stickstoff und Phosphor liegen an den Standorten der Heidekrautgewächse als Bestandteile biologischer Makromoleküle (Proteine, Chitin, Nukleinsäuren) vor. Zudem werden diese Makromoleküle von weiteren schwerlöslichen Makromolekülen gebunden, z. B. von Tanninen. Die Ericoiden Mykorrhizapilze sind dennoch in der Lage, derartige Aggregate zu spalten und die Nährstoffe freizusetzen. Sie stellen den Pflanzen außerdem Eisen zur Verfügung und schützen sie vor schädlichen Metallen wie Aluminium, Zink und Kupfer.

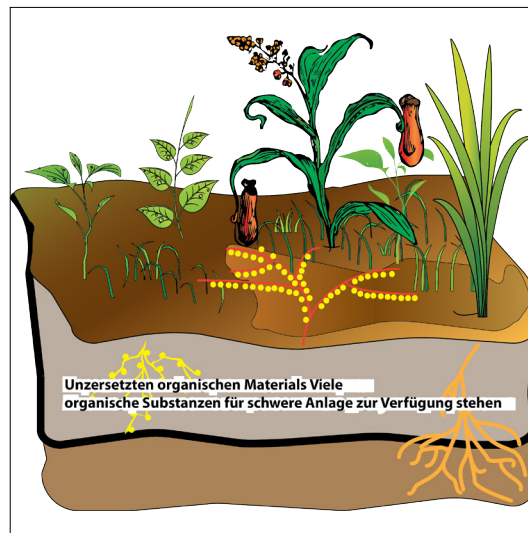


Bild 136. Die obere Schicht unzersetzten organischen Materials enthält eine große Menge an Nährstoffen, allerdings sind diese für Pflanzen nicht verfügbar.

Unterboden: Häufig werden die in den oberen Bodenschichten freigesetzten Nährstoffe von Partikeln der unteren Schichten absorbiert, wodurch sie von den Pflanzen genutzt werden können (**Bild 137**). Dieser Mechanismus wirkt jedoch an den Standorten der Ericoiden Mykorrhiza nur sehr spärlich, da das Material der oberen Bodenschichten kaum zersetzt wird. Abhängig von der Geologie des Standortes ist der Unterboden dennoch häufig ein beachtliches Nährstoffdepot. Somit können dort auch unmykorrhizierte Pflanzen leben, wenn sie ein tiefes Wurzelsystem besitzen.

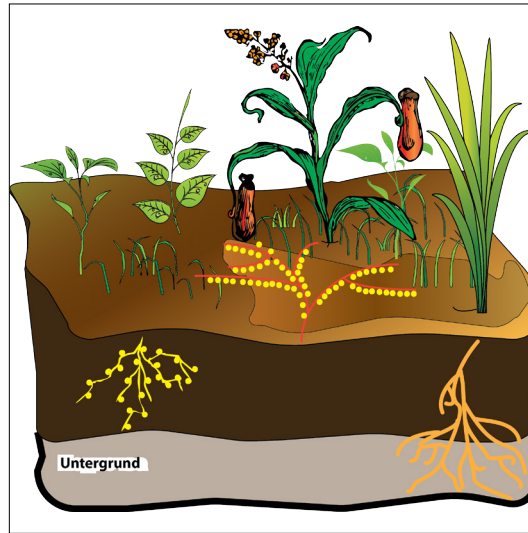


Bild 137. Der Unterboden. Bodenpartikel der tieferen Schichten absorbieren oft die in den obersten Schichten des Bodens freigesetzten Nährstoffe und stellen sie den Pflanzen zur Verfügung.

4.5. FAZIT

Die Stärke der Ericoiden Mykorrhizapilze ist die Erschließung von mineralischen Nährstoffen aus kaum zersetztem organischen Material.

Daher wachsen die Pflanzen mit dieser Symbiose meist an unwirtlichen Standorten mit geringem Nährstoffangebot, z. B. in Mooren und Heiden.

Von Ericoiden Mykorrhizapilzen besiedelte Wurzeln sind mit einem dünnen Hyphengelecht umspinnen, der Pilz wächst aber zusätzlich in einzelne Wurzelrindenzellen hinein.

5. MYKORRHIZA DER ORCHIDEEN

5.1. PARTNER

Es existieren etwa 20 000 bekannte Arten von Orchideen. Damit bilden sie eine der größten Pflanzenfamilien und sind in weiten Teilen der Erde in vielfältigen Lebensräumen heimisch. Die verschiedenen Arten haben sich daher an unterschiedliche Lebensweisen angepasst, doch eine Variante kommt besonders häufig vor: der Parasitismus. Während sich Orchideensämlinge fast immer ganz auf die Hilfe von Pilzen verlassen, um sich ernähren zu können, besitzen viele Arten auch als erwachsene Pflanzen kein Chlorophyll, können deshalb keine Photosynthese betreiben und beziehen all ihre Nährstoffe aus der Ausbeutung ihrer Pilzpartner.

Im folgenden Kapitel werden zuerst die an der Symbiose beteiligten Pilz- und Pflanzengruppen (**Bild 138**) beschrieben und anschließend wird auf die relevanten mikroskopischen Strukturen eingegangen. Da sich einige Pilze nicht kampfflos ausbeuten lassen, wird auch die Dynamik zwischen beiden Partnern thematisiert. Die Bedeutung der Symbiose für die Ökosysteme und mögliche Anwendungen durch den Menschen bilden den Abschluss des Kapitels.

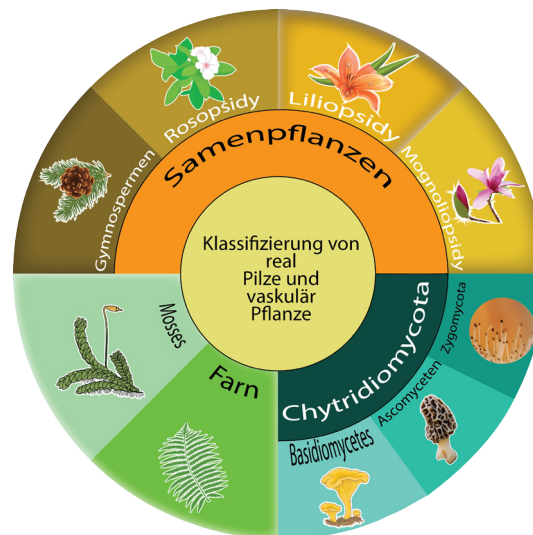


Bild 138. Partner bei der Mykorrhiza der Orchideen

5.2. NÄHRSTOFFE

Nährstoffaustausch

Bei vielen Orchidee-Pilz-Gemeinschaften herrscht ein unausgewogenes Verhältnis zwischen dem Geben und Nehmen von Nährstoffen. Die Pflanze hat fast den gesamten Nutzen auf ihrer Seite. Vergleichbar ist die Situation bei den Monotropaceen der Monotropoiden Mykorrhiza und bei manchen Enziangewächsen. Dennoch lassen sich in der Natur selten reine Ausbeutungsverhältnisse beobachten und es existiert ein breites Spektrum zwischen einseitigem und beiderseitigem Nutzen.

Vorteile für Pilz und Pflanze (Bild 139): Bestenfalls ziehen sowohl die Pflanze als auch der Pilz etwa gleich große Vorteile aus dem Zusammenleben. Während der Pilz, der keine Photosynthese betreiben kann, die von der Pflanze mit Hilfe des Sonnenlichts hergestellten Kohlenhydrate bekommt, erhält die Pflanze von ihm mineralische Nährstoffe, die sie ohne die Hilfe der dünnen Hyphen allein nicht aus dem Boden herauslösen könnte.

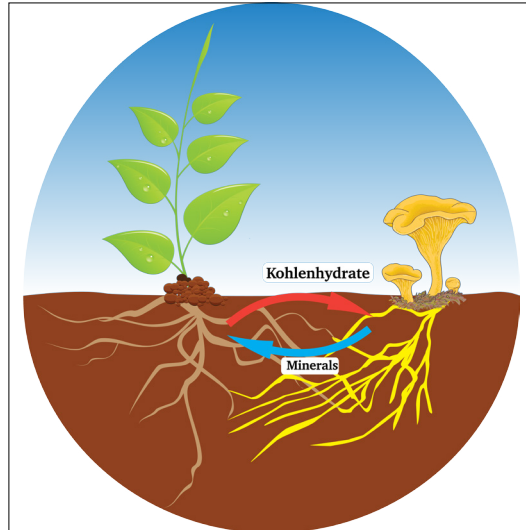


Bild 139. Der Pilz erhält die von der Pflanze absorbierte Energie des Sonnenlichts in Form von Kohlenhydraten; die Pflanze bekommt dafür mineralische Nährstoffe.

Einseitige Vorteile für den Pilz (Bild 140): Viele Mykorrhizen sind durch eine gewisse Übermacht der Pflanze charakterisiert, doch mitunter ist auch der Pilz der stärkere Partner – insbesondere wenn die Pflanze geschwächt ist. Dann entzieht er ihr mehr Nährstoffe, als sie unter normalen Umständen an ihn abtreten würde.

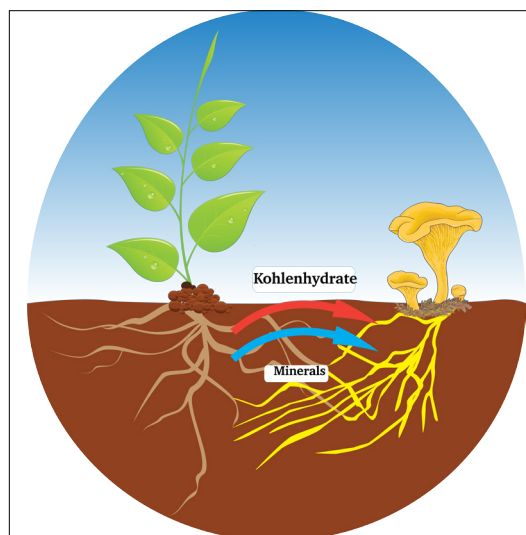


Bild 140. Bei der Mykorrhiza ist oft die Pflanze der stärkere Partner.

Einseitige Vorteile für die Pflanze (Bild 141): Da manche Pflanzen nicht zur Photosynthese fähig sind, brauchen sie andere Strategien, um Energie zu erhalten. Sie verwerten beispielsweise organische Abfälle im Boden oder nutzen andere Pflanzen aus, wofür sie sich oft der Pilze als Gehilfen bedienen. Diese Pilzpartner ziehen keinen Vorteil aus der Zusammenarbeit, die Pflanzen leben also parasitär.

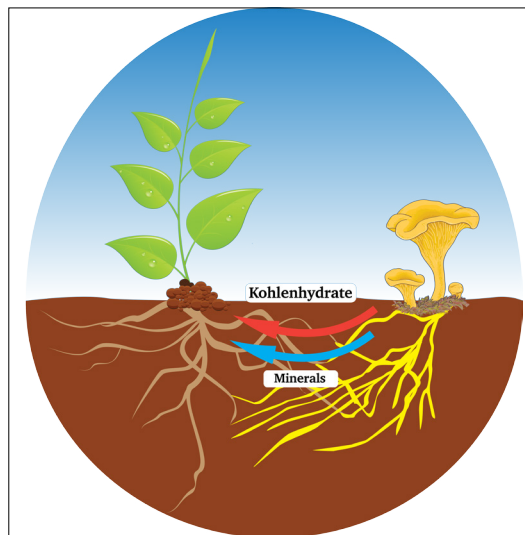


Bild 141. Einige Pflanzen haben die Fähigkeit zur Photosynthese verloren und parasitieren auf anderen Pflanzen.

5.3. STRUKTUREN

Strukturen bei der Mykorrhiza der Orchideen

Wie bei der Arbuskulären und der Ericoiden Mykorrhiza dringt der Pilz auch bei den Orchideen in die Pflanzenzellen ein, um dort mit der Ausbildung bestimmter Strukturen eine große Oberfläche zum Stoffaustausch herzustellen (**Bild 142**). Dieser Prozess weist jedoch bei der Orchideen-Mykorrhiza einige Besonderheiten auf.

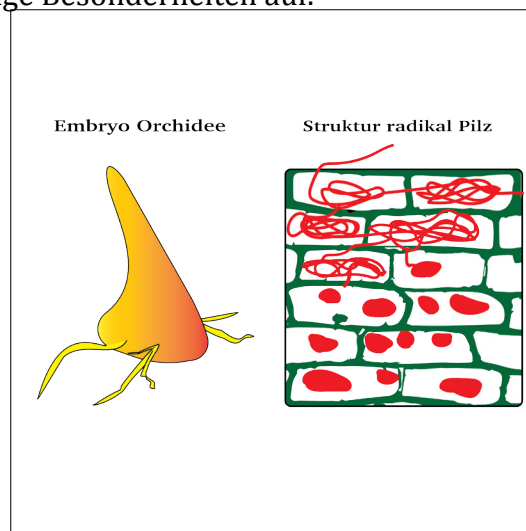


Bild 142. Der Pilz wächst in die Pflanzenzellen hinein und bildet dort eine große Grenzfläche zur Pflanze aus.

Der Orchideenembryo: Da die Samen der Orchidee sehr klein sind, kann der Embryo nur auf eine geringe Menge gespeicherter Nährstoffe zurückgreifen und muss schon früh den Kontakt mit einem Pilz suchen. Eine derartige Partnerschaft geht nur dann positiv für die junge Orchidee aus, wenn sie das Eindringen des Pilzes auf einige ihrer Zellen begrenzen kann. So ist es ihr möglich, Nährstoffe von ihm zu beziehen und heranzuwachsen. Kann sie das Pilzwachstum nicht einschränken, wird sie von ihrem vermeintlichen Symbiosepartner durchwuchert und stirbt ab (**Bild 143**).

Es kommt auch vor, dass die Pflanze den Pilz ganz abwehrt, doch sie braucht für ihr weiteres Überleben früher oder später einen Symbionten. Welches dieser drei Szenarien beim Kontakt eines Orchideenembryos und eines Pilzes eintritt, lässt sich kaum vorhersagen, da viele Faktoren eine Rolle spielen. Daher ist es nicht leicht, aus Orchideensamen Pflanzen zu ziehen.

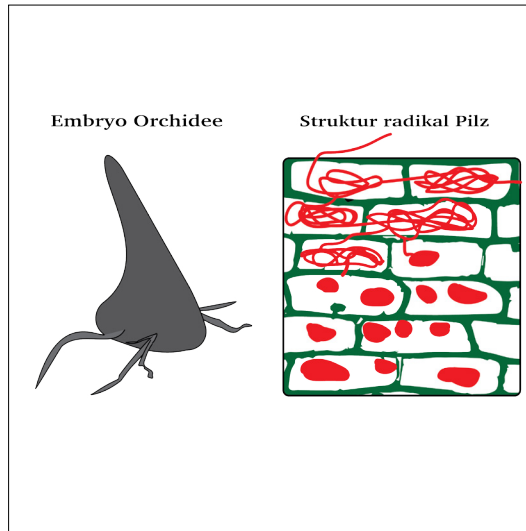


Bild 143. In einigen Fällen überwindet der Pilz das Abwehrsystem der Orchidee und besiedelt das gesamte junge Pflänzchen.

Abwehr des Pilzes: Wenn das Orchideenpflänzchen seine Zellwände verstärkt und Stoffe produziert, die dem Pilz schaden, verhindert es die Besiedlung seiner Zellen durch die

Hyphen (**Bild 144**). Die Orchidee kann aber ohne einen geeigneten Pilzpartner nicht lange überleben.

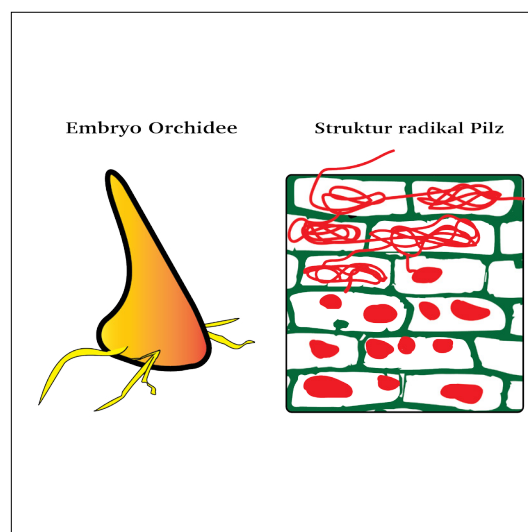


Bild 144. Die junge Orchidee verstärkt ihre Zellwände und produziert Substanzen, die für Pilze schädlich sind.

Ausbildung der Mykorrhiza: Wenn sich der Pilz nach dem Erstkontakt in begrenztem Maße in die Zellen der Orchidee einquartiert, ohne ihren ganzen Organismus zu überrennen, entwickelt sich eine spezielle Form der Mykorrhiza (**Bild 145**). Der Pilz bildet mit seinen Hyphen große Knäuel in den Zellen. Diese Strukturen bleiben nur einige Tage erhalten, bevor sie zerfallen und durch neue abgelöst werden.

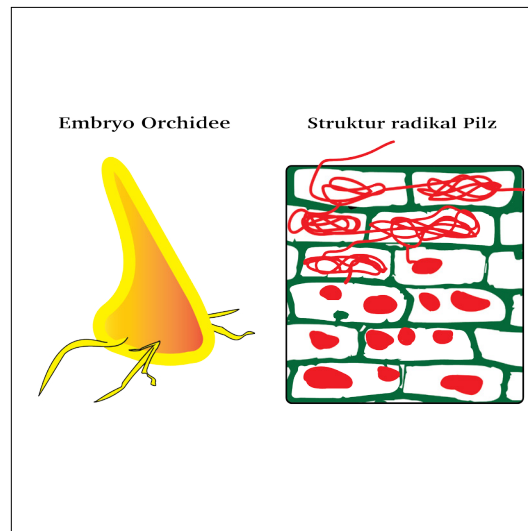


Bild 145. Ausbildung der Mykorrhiza

Intakte Pilzstrukturen in den Orchideenwurzeln: Da sich der Pilz im Inneren der Wurzelrindenzellen entwickelt und dort Hyphenknäuel bildet (**Bild 146**), gehört die Mykorrhiza der Orchideen zu den Endomykorrhizen. Die oft beobachtete große Grenzfläche zwischen den beiden Partnerorganismen ist auch hier vorhanden, denn je größer die Austauschfläche, desto mehr Stoffe können weitergegeben werden. Bisher ist nicht geklärt, auf welche Weise die Orchidee die gesamten Nährstoffströme einseitig in ihre Richtung lenkt.

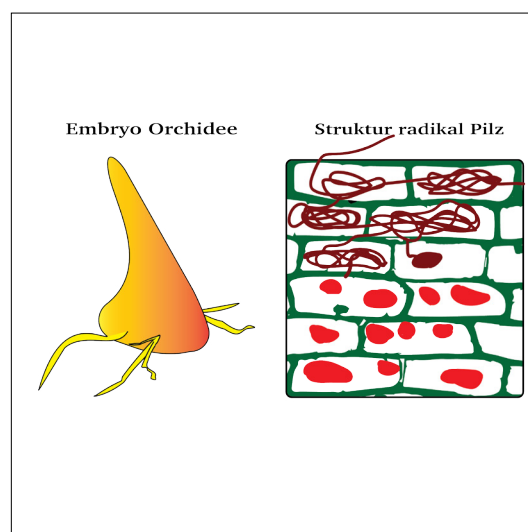


Bild 146. Der Pilz entwickelt sich innerhalb der Zellen der Wurzelrinde und bildet dort umfangreiche Hyphenknäuel.

Abbau von Pilzstrukturen in den Orchideenwurzeln (Bild 147): Anders als bei vielen anderen Pflanzen – aber nicht nur bei den Orchideen zu beobachten – ist die Ablagerung abgebauter Pilzstrukturen in den Wurzeln. Viele Endomykorrhizaformen zeichnen sich dadurch aus, dass sich intrazelluläre Pilzanteile mit der Zeit zersetzen. Es ist noch nicht erforscht, ob und wie diese abgebauten Pilzreste der Ernährung der Pflanze zugute kommen.

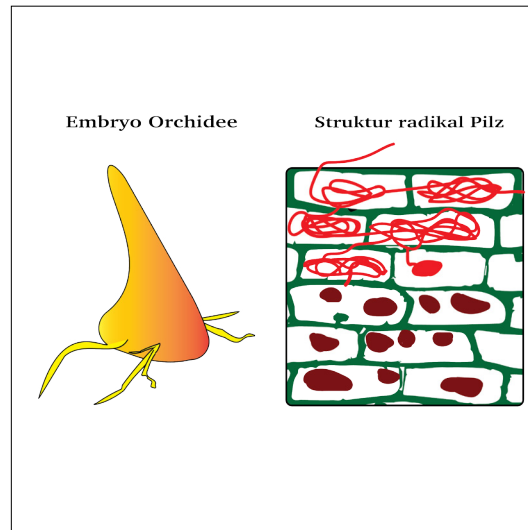


Bild 147. Abbau von Pilzstrukturen in den Orchideenwurzeln

5.4. ÖKOLOGIE

Für eine große Zahl von Orchideen ist die Kooperation mit Pilzen zumindest in ihrer ersten Lebensphase notwendig, da sie anderweitig nicht überleben könnten. Sie verfügen weder über Reservestoffe noch über Chlorophyll, also müssen sie ihre Nährstoffe aus organischem Material im Boden beziehen, das sie nur mit Hilfe von Pilzen erschließen können.

Manchmal bedienen sich die Pilze jedoch nicht des organischen Materials im Boden, um Nährstoffe für die Orchidee zu gewinnen, sondern holen sich die wertvollen Substanzen aus anderen Pflanzen (**Bild 148**). Die Orchidee parasitiert also diese Pflanzen mit dem Pilz als Vermittler – man bezeichnet dieses Phänomen als Epiparasitismus und es ist nicht nur auf Orchideen beschränkt.

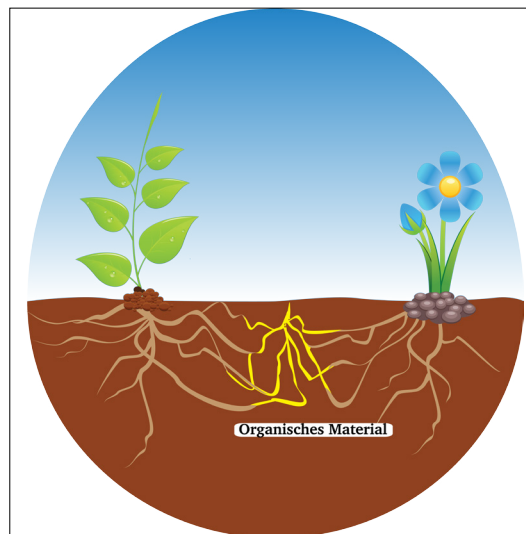


Bild 148. Die Pilze bekommen Nährstoffe von anderen Pflanzen.

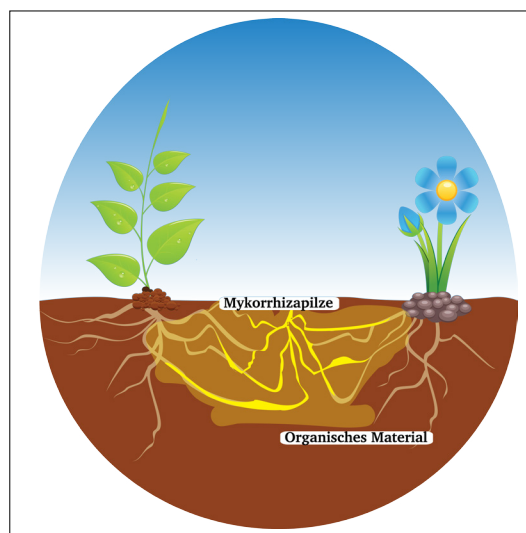


Bild 149. Der Mykorrhizapilz: Viele Pilze unterhalten ein weites Hyphengeflecht im Boden.

Epiparasitismus: Ein Organismus beutet einen anderen aus, wobei ein dritter zwischen beiden vermittelt. (**Bild 150**) zeigt einen Mykorrhizapilz, der Nährstoffe von einer Wirtspflanze zu einer Orchidee weiterleitet.

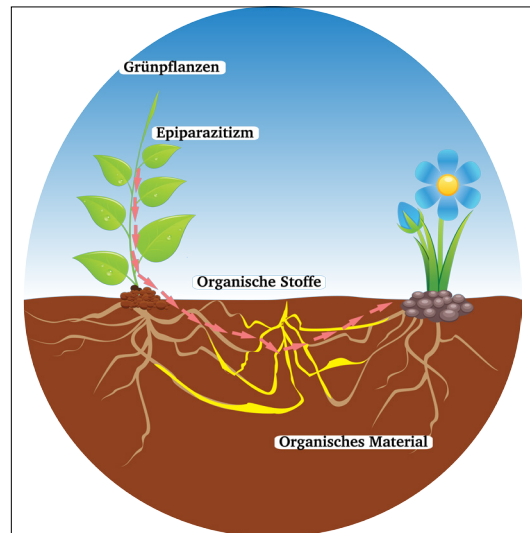


Bild 150. Der Mykorrhizapilz transportiert die Nährstoffe von einer anderen Pflanze zur Orchidee

Saprophytisch-parasitäre Lebensweise: Unter dem Namen Saprophyten versteht man Fäulnisbewohner. Sie ernähren sich ganz oder teilweise vom Abbau toten organischen

Materials. Die Orchidee in **(Bild 151)** bedient sich des Pilzes zur Aufnahme und zum Transport von Nährstoffen.

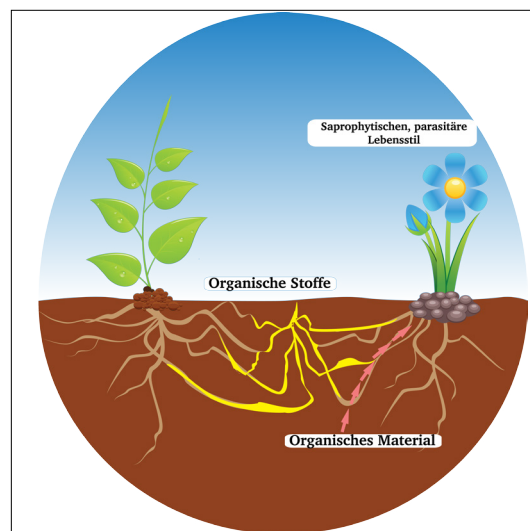


Bild 151. Die Orchidee benötigt den Pilz für die Aufnahme und den Transport der Nährstoffe.

5.5. ANWENDUNGEN

Praktische Bedeutung der Orchideensymbiose

Wer Orchideen vermehren möchte, braucht unbedingt Kenntnisse über deren symbiotische Lebensweise und die beteiligten Pilze – und vom Menschen vermehrt werden Orchideen aus mehreren Gründen auf der ganzen Welt: Obwohl viele von uns sie nur als dekorative, wenn auch kapriziöse Ziergewächse kennen, sind sie ebenfalls als Heil- und Gewürzpflanzen begehrt. Unter anderem ist die Vanille eine Orchidee, die jährlich im Wert von etwa einer halben Million Euro produziert wird.

Da diese Pflanzenfamilie sehr spezifische Anforderungen an ihren Standort stellt, die oft nicht gut mit den Aktivitäten des Menschen in diesen Ökosystemen harmonieren, sind mittlerweile viele Orchideen vom Aussterben bedroht. Um die Arten zumindest künstlich zu erhalten, ist ein genaues Studium ihrer Ernährungsweise wichtig.

5.6. FAZIT

Viele Vertreter der Orchideen-Familie sind Parasiten, d. h. sie entziehen ihrem Pilzpartner Nährstoffe, geben ihm aber keine Vorteile zurück.

Besonders relevant ist diese Ausbeutung anderer Organismen für junge Orchideenkeimlinge, da ihre winzig kleinen Samen kaum Platz für Reservestoffe bieten.

Bei der Symbiose dringt der Pilz in die Wurzelzellen ein, um dort große Hyphenknäuel zu bilden, die später zerfallen und durch neue ersetzt werden. Die genauen Prozesse, mit denen die Orchidee dem Pilz Nährstoffe entzieht, sind noch nicht geklärt.

6. MOLEKULARE ANSÄTZE ZUR UNTERSUCHUNG DER ARBUSKULÄREN MYKORRHIZA

6.1. DIE PFLANZE

Die Funktionsweise der Mykorrhizasymbiose wirft viele Fragen auf: Wie genau geht die Zusammenarbeit von Pflanze und Pilz vonstatten? Durch welche Mechanismen erkennen sie geeignete Partner? Wie funktioniert der Nährstoffaustausch im Detail und wodurch kommt das Gleichgewicht zwischen Geben und Nehmen zustande? Wie schafft es der Pilz, die Pflanze resistenter gegenüber krankheitserregenden Mikroorganismen zu machen?

Die Beantwortung dieser und ähnlicher Fragen auf einer molekularen Ebene war über lange Zeit ein eher vernachlässigtes Forschungsfeld (vgl. Klironomos, Kendrick 1993). Von den etwa 700 Publikationen zum Thema Mykorrhiza, die zwischen 1990 und 1993 pro Jahr erschienen, basierten lediglich 35 auf molekularen Untersuchungen. Davon beschäftigten sich 20 mit der Ektomykorrhiza und 15 mit der Arbuskulären Mykorrhiza.

In letzter Zeit geht der wissenschaftliche Trend stärker in Richtung der molekularen Forschung. Seit dem Jahr 2000 gibt es beispielsweise ein DFG-Schwerpunktprogramm, das Untersuchungen zu den molekularen Grundlagen der Mykorrhizasymbiosen fördert.

Die molekulare Erforschung der Arbuskulären Mykorrhiza erfolgt zunehmend unter Betrachtung bestimmter Modellsysteme. Bei den Pflanzenpartnern können Aufbau und Stoffwechselprozesse oft besser verstanden werden als bei den Pilzpartnern, da erstere bereits gründlicher erforscht wurden. Die Pilze sind genetisch mitunter schwer zu durchschauen, weshalb man sich aktuell auf eine allgemeinere Beschreibung ihrer molekular-genetischen Merkmale beschränkt.

Bereits aus anderen Kontexten gewonnene Erkenntnisse über den Nährstofftransport im Pflanzenorganismus oder das pflanzliche Abwehrsystem gegen Krankheitserreger liefern mögliche Ansatzpunkte für die molekulare Mykorrhizaforschung. Daher werden in breiter angelegten Studien zunächst alle molekularen Unterschiede zwischen Pflanzenwurzeln mit und ohne Mykorrhiza betrachtet, um anschließend Erklärungen für die gefundenen Unterschiede zu suchen. Ebenfalls nützlich für die Forschung sind mutierte Pflanzen, die ihre Fähigkeit zur Ausbildung der Mykorrhiza verloren haben. Gerade bei den Hülsenfrüchtlern kommen solche Mutationen häufig zusammen mit gestörter Symbiosefähigkeit mit Knöllchenbakterien vor. Offenbar bedingen die molekularen Faktoren, die bei diesen Pflanzen verändert sind, die Ausbildung beider Symbioseformen.

Modellpflanzen

Für molekulare Untersuchung in der Botanik werden oft möglichst einfach zu handhabende Modellorganismen herangezogen. Ein gängiges Forschungsobjekt ist die Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*), da sie sich schnell vermehrt, leicht zu transformieren ist und ein überschaubares Genom besitzt. Trotz dieser Vorteile ist sie zur Untersuchung der Arbuskulären Mykorrhiza nicht geeignet, denn sie gehört zur Familie der Kreuzblütler und kann somit nicht von den entsprechenden Pilzen besiedelt werden.

Außerdem verwendet man zur Erforschung der Arbuskulären Mykorrhiza kolonisierte Wurzelkulturen. Darunter versteht man Wurzeln, die isoliert in einer Petrischale heranwachsen und von einem Nährmedium am Leben gehalten werden. Obwohl diese

künstlichen Bedingungen nicht viel mit den natürlichen Standorten gemeinsam haben, kann man nach Zugabe der Pilzsporen beobachten, wie sich die gleichen Mykorrhizastrukturen wie in der Natur bilden. Diese Methode ermöglicht dank der kontrollierten Laborbedingungen Experimente, die in Feldversuchen nicht umsetzbar wären. Nagahashi und Douds (1997) stellten z. B. bei der Untersuchung mykorrhizierter Wurzelkulturen fest, dass die Pilze auch ohne lebende Pflanzenwurzeln Appressorien ausbilden können, solange sie nur geeignete Zellwandfragmente vorfinden. Eine weitere Entdeckung machten Pfeffer et al. (1999): In der mykorrhizierten Wurzelkultur funktioniert der Nährstoffaustausch ähnlich wie in einer vollständigen Pflanze – der Pilz ist dabei unfähig, selbst Kohlenhydrate aus dem Medium aufzunehmen, und braucht dazu die Vermittlung der Wurzel. Glucose, die er von der Pflanze bekommt, wandelt er entweder in die Transportform Trehalose oder in die Speicherform Lipid um.



Bild 152. *Medicago truncatula*



Bild 153. Medicago-Blüte



Bild 154. Lotus japonicus



Bild 155. Lotus-Blüte

6.2. DIE PILZE

Molekulare Untersuchungen der Pilze

Bei der wissenschaftlichen Untersuchung Arbuskulärer Mykorrhizapilze stellen sich einige besondere Herausforderungen:

Die Pilze brauchen zum Wachsen einen Pflanzenpartner.

Ihre Vermehrung ist geschlechtlich.

Sie sind von bakteriellen Endosymbionten besiedelt (vgl. Mosse 1970; Bianciotto et al. 1996). Pro Spore ist oft mit Hunderten Zellkernen zu rechnen.

Den ersten Schritt in der molekularen Erforschung der Mykorrhizapilze bildete die Entschlüsselung von DNA-Sequenzen (rRNA, ITS), die allen Organismen gemeinsam sind (vgl. Simon et al. 1992; Franken, Gianinazzi-Pearson 1996). Mit diesen genetischen Informationen können Verwandtschaften zwischen verschiedenartigen Lebewesen erkannt werden. In Bezug auf die Pilze entdeckte man beispielsweise, dass die Glomales eine längere von anderen Pilzen unabhängige Entwicklung durchlebt hatten als angenommen: Man hatte ihr erstmaliges Aufkommen im Devon vermutet, also vor 400 Millionen Jahren während der Verbreitung der ersten großen Wälder, doch offensichtlich sind die Glomales bereits

500 Millionen Jahre alt und besiedeln die Erde daher seit dem Ordoviciem (vgl. Redecker et al. 2000a; Heckmann et al. 2001).

Die Analyse der DNA-Abschnitte zeigte weiterhin, dass die Erbinformationen in ein und derselben Spore in mehreren unterschiedlichen Varianten vorliegen können. Daher stellt sich die Frage, ob dies am Vorhandensein verschiedener Zellkerne liegt, oder ob alle Zellkerne in einer Spore identische Erbinformationen enthalten. Noch hat man keine eindeutige Antwort auf diese Frage gefunden, doch ihre Klärung ist bedeutsam für die praktische Handhabung der Sporen im Labor und für das Verständnis der Anpassungsprozesse von Pilzen an ihre Umwelt (vgl. Trouvelot et al. 1999; Kuhn et al. 2001; Pawlowska et al. 2004).

6.3. MOLEKULARE UNTERSCHIEDE

Molekulare Unterschiede zwischen mykorrhizierten und nicht-mykorrhizierten

Pflanzenwurzeln

Die Unterschiede zwischen Wurzeln mit und ohne Mykorrhiza können in drei Kategorien eingeteilt werden, nämlich in Bezug auf das Transkriptom, das Proteom und das Metabolom. Die technischen Möglichkeiten erlaubten bis vor kurzem im Transkriptom die beste Erforschung der genetischen Unterschiede, doch weiterentwickelte Methoden zur Analyse des Proteoms und des Metaboloms werden den Erkenntnisgewinn in naher Zukunft deutlich steigern.

Mit den bisher gängigen Messmethoden konnten im Metabolom lediglich bestimmte Metabolite identifiziert und untersucht werden, die in großer Menge vorhanden sind und deutliche Unterschiede zwischen mykorrhizierten und nicht-mykorrhizierten Wurzeln aufzeigen. Einen besonderen Stellenwert haben dabei einige Apocarentoide, die sehr prominent in den mykorrhizierten Wurzeln bestimmter Pflanzen sind (vgl. Klingner et al. 1995; Maier et al. 1995; Fester et al. 2002a). Bei Morandi (1996) findet sich eine Aufstellung weiterer mykorrhizatypischer Metabolite in Pflanzenwurzeln, unter anderem verschiedene Isoflavonoide mit großer Bedeutung für pflanzliche Abwehrreaktionen gegenüber Krankheitserregern.

Bis zum jetzigen Zeitpunkt konnten Analysen im Proteom kaum genaue Sequenzen der in unterschiedlicher Menge vorhandenen Proteine aufzeigen (vgl. Benabdellah et al. 2000; Slezack et al. 2001; Fester et al. 2002b). Die wenigen dennoch gefundenen Proteine ähnelten einer Chitinase (vgl. Slezack et al. 2001) bzw. einer H⁺-ATPase (vgl. Benabdellah et al. 2000). Der Großteil der weiteren Untersuchungen zielte auf das Erkennen unterschiedlicher Proteinmuster bei Wurzeln mit und ohne Mykorrhiza ab (vgl. Pacovsky 1989; Schellenbaum et al. 1992; Arines et al. 1993; Garcia-Garrido et al. 1993; Dumas-Gaudot et al. 1994; Simoneau et al. 1994; Samra et al. 1997; Benabdellah et al. 1998; Dassi et al. 1999; Repetto et al. 2003).

Laut einer weiteren Untersuchung unter Einsatz von Antikörpern besteht wahrscheinlich eine Ähnlichkeit der analysierten mykorrhizaspezifischen Proteine mit Nodulinen (vgl. Wyss et al. 1990).

Inzwischen hat man viele Teilsequenzen des Transkriptoms (EST-Sequenzen) von *Medicago truncatula* entschlüsselt. Diese Informationen werden zukünftig die Untersuchung von Sequenzdaten unterschiedlich häufig vertretener Proteine mit der MALDI-TOF- Analysemethode erleichtern.

6.4. PATHOGENABWEHR

Zielgerichtete Analysen – 1. Verstärkte Pathogenabwehr durch mykorrhizierte Wurzeln

Zusätzlich zur allgemeinen Untersuchung der Unterschiede zwischen Wurzeln mit und ohne Pilzbesiedlung gab es auch spezifischere Forschungsansätze, beispielsweise in Bezug auf mögliche Gemeinsamkeiten bei der Reaktion von Pflanzen auf Arbuskuläre Mykorrhizapilze und pathogene Pilze. Sollten Pflanzen tatsächlich ähnlich auf beide Pilzvarianten reagieren, ließe das den Schluss zu, dass sich die Arbuskulären Mykorrhizapilze aus pathogenen Pilzen entwickelt haben.

Man kennt seit langem die vorteilhafte Wirkung von Mykorrhizapilzen auf die Immunabwehr der besiedelten Pflanzen (vgl. Harley, Smith 1983; Graham 1988; Linderman 1992; Fitter, Garbaye 1994; Newsham et al. 1995). Möglicherweise aktivieren die Mykorrhizapilze das Abwehrsystem der Pflanzen und erhöhen so ihre Widerstandskraft. Vergleichende Analysen der exprimierten Gene bei Mykorrhizasymbiose und Infektion mit Pathogenen sollen mögliche Ähnlichkeiten zwischen den Reaktionen der Pflanze auf beide Situationen aufzeigen (vgl. Nyamsuren et al. 2003).

Der vermehrten Bildung pflanzlicher Chitinasen und anderer hydrolytischer Enzyme gilt schon seit längerem großes wissenschaftliches Interesse. Diese Enzyme dienen der Abwehr pathogener Pilze, indem sie deren äußeres Chitingerüst zersetzen, doch auch bei der Besiedlung der Wurzel durch Arbuskuläre Mykorrhizapilze werden sie in großer Menge ausgeschüttet. Man geht allerdings davon aus, dass es sich im Fall des Mykorrhizakontakts nicht um genau dieselben Enzyme handelt wie bei der Pathogenabwehr (vgl. Dumas-Gaudot et al. 1996; Pozo et al. 1996; Slezacek et al. 1996; Pozo et al. 1998; Salzer et al. 2000).

6.5. NÄHRSTOFFTRANSFER

Zielgerichtete Analysen – 2. Nährstofftransfer

Die verbesserte Phosphatversorgung der Wurzel durch Arbuskuläre Mykorrhizapilze ist in der Wissenschaft schon seit langem ein etablierter Konsens (vgl. Gerdemann 1964; Daft, Nicolson 1966; Baylis 1967; Sanders, Tinker 1971, 1973), ebenso wie der Einfluss der Phosphatmenge im Boden auf die Ausprägung der Symbiose (vgl. Olsson et al. 2002). Man interessierte sich daher schon früh für bestimmte Enzymaktivitäten, die den Phosphattransport aus den Pilzhypphen in die Wurzel vorantreiben könnten. Es konnten gesteigerte Phosphatase- Aktivitäten im Zusammenhang mit der Arbuskulären Mykorrhiza nachgewiesen werden (vgl. Gianinazzi et al. 1979; MacDonald, Lewis 1978).

Die Aktivität einer H⁺-ATPase verhielt sich in zwei weiteren Studien ähnlich (vgl. Marx et al. 1982; Gianinazzi-Pearson et al. 1991). Die H⁺-ATPasen liefern die Energie für den aktiven Stofftransport durch eine Membran. Die Gene solcher Enzyme wurden inzwischen bei *Glomus mosseae* identifiziert (Ferrol et al. 2000) und charakterisiert (Requena et al. 2003). Auch wurden Gene für H⁺-ATPasen der Tabakpflanze erforscht, die erst bei der Besiedlung durch einen Mykorrhizapilz aktiviert werden (vgl. Gianinazzi-Pearson et al. 2000). Man

konnte zudem nachweisen, dass diese Gene hauptsächlich in kolonisierten Wurzelzellen aktiv sind (vgl. Krajinski et al. 2002).

Für den Transport von Phosphationen durch die Membranen hindurch werden zusätzlich zu den energieliefernden Enzymen auch Proteine benötigt, die als tatsächliche Transporter fungieren (vgl. Rausch et al. 2002). Im Arbuskulären Mykorrhizapilz *Glomus versiforme* konnte ein Gen für ein solches Transportprotein gefunden werden (vgl. Harrison, van Buuren 1995), ebenso wie im verwandten Pilz *Glomus intraradices* (vgl. Maldonado-Mendoza et al. 2001). Diese Gene tragen die Anlage für Strukturen, die dem Pilzmycel die Phosphataufnahme aus der Umgebung ermöglichen.

Man geht davon aus, dass Pflanzen viele verschiedene Gene für den Phosphattransport besitzen: Einige ermöglichen die Aufnahme des Nährstoffs direkt aus dem Boden (vgl. Liu et al. 1998; Chiou et al. 2001), während andere für die Aufnahme des vom Pilz bereitgestellten Phosphats zuständig sind (vgl. Rosewarne et al. 1999; Harrison et al. 2002; Paszkowski et al. 2002).

Der Pilz liefert der Pflanze nicht nur Phosphat, sondern auch Stickstoff, der ebenfalls wichtig für ihre Ernährung ist. Es konnte eine gesteigerte Expression eines Nitratreduktase-Gens des Pilzes beobachtet werden (vgl. Kaldorf et al. 1998). Zudem wurde bei der Tomatenpflanze ein Nitrattansporter gefunden, der bei Mykorrhizierung in größerer Menge vorhanden ist (vgl. Hildebrand et al. 2002).

Hinsichtlich des Transports von Kohlenhydraten von der Pflanze zum Pilz wurden Gene untersucht, die einerseits für die Bereitstellung (vgl. Hohnjec et al. 2003; Ravnskov et al. 2003) und andererseits für den Transport (vgl. Harrison 1996) der Kohlenhydrate verantwortlich sind. Der Kohlenhydrattransport von der Pflanze zum Pilz und die entsprechenden Stoffwechselvorgänge werden weiterhin erforscht (vgl. Bago et al. 2003).

6.6. ANALYSEMÖGLICHKEITEN

Weitergehende Analyse der Rolle verschiedener Genprodukte

Wenn die Sequenz eines bestimmten Mykorrhiza-relevanten Gens bekannt ist, kann dessen Genprodukt innerhalb der Wurzel durch In-situ-Hybridisierung oder Immunmarkierung gefunden und mit dem Elektronenmikroskop sogar innerhalb einzelner Zellkompartimente sichtbar gemacht werden. Derartige Lokalisierungsstudien können ebenfalls nützlich sein, um die Funktion bisher unbekannter Genprodukte herauszufinden.

Es gibt jedoch noch besser geeignete Methoden, wie das gezielte Abschalten oder Stimulieren bestimmter Gene in der Pflanze oder im Pilz durch Transformation. Diese Verfahren wurden bereits erfolgreich bei vielen Pflanzen angewandt, z. B. bei *Lotus japonicus* und *Medicago truncatula*, und werden weiter optimiert. Auch für Pilze erprobt man bereits ähnliche Methoden. Transformationsversuche können zudem dazu genutzt werden, bestimmte Zellkompartimente der Wurzelzellen zu markieren, damit man eventuelle Veränderungen nach der Besiedlung mit einem Mykorrhizapilz gezielt beobachten kann. In einer solchen

Untersuchung wurden beispielsweise große Veränderungen in den Plastiden der Wurzel (Bild 156-157) festgestellt, nachdem die entsprechenden Zellen vom Pilz kolonisiert worden waren (vgl. Fester et al. 2001).

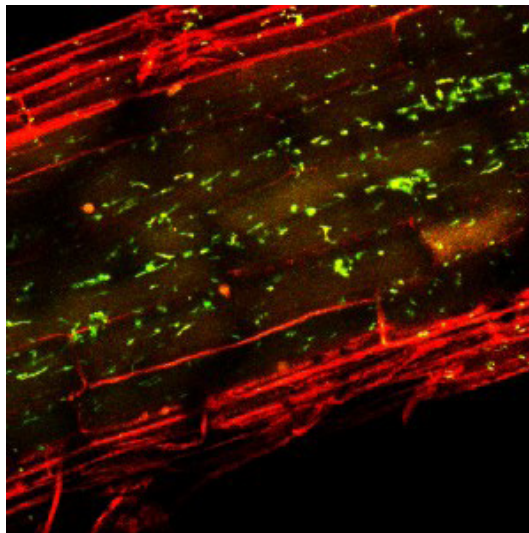


Bild 156. Plastiden in Tabakwurzeln (nicht-mykorrhizierte Wurzel)

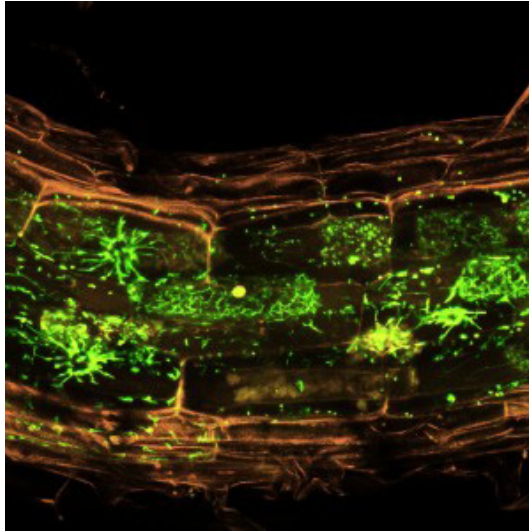


Bild 157. Plastiden in Tabakwurzeln (mykorrhizierte Wurzel)

6.7. MUTANTEN

Mutanten als Hilfsmittel bei der molekularen Analyse

Die soeben beschriebenen Untersuchungsmethoden – außer der gezielten Transformation einzelner Gene – lassen hauptsächlich Korrelationen erkennen: Wenn sich eine Mykorrhizasymbiose ausbildet, wird gleichzeitig bzw. am selben Ort ein bestimmtes Gen aktiviert oder ein bestimmtes Protein gebildet. Das heißt jedoch noch nicht, dass dieses Gen oder dieses Protein wirklich eine Bedeutung für die Symbiose hat.

Die funktionell wichtigen Faktoren für die Mykorrhiza lassen sich durch die Untersuchung von Mutanten feststellen: Zuerst analysiert man eine Gruppe von Pflanzen mit einer bestimmten Genmutation (Genveränderung). Eine Mutation bedingt meist das Fehlen des entsprechenden Genprodukts. Man sucht nun unter den Mutanten nach denjenigen Individuen, die eine bestimmte Fähigkeit, z. B. zur Ausbildung der Mykorrhiza, verloren haben. Der genetische Faktor, den diese Individuen im Gegensatz zu den anderen nicht besitzen, hat also eine Bedeutung für die Symbiose. Der nächste – nicht immer einfache – Schritt ist die Identifikation des mutierten Gens.

Mutierte Pflanzen werden auch auf allgemeine molekulare Veränderungen im Vergleich zu ihren nicht mutierten Artgenossen untersucht, z. B. bei der Erbse auf Transkriptom-Ebene (vgl. Martin-Laurent et al. 1997; Lapopin et al. 1999). Man konnte an mehreren Pflanzenarten eine Vielzahl von Mutationen identifizieren, die mit der Ausbildung der verschiedenen Mykorrhiza-Stadien im Zusammenhang stehen, nämlich für die Erbse bzw. *Pisum sativum* (vgl. Duc et al. 1989; Gianinazzi-Pearson et al. 1991; Jacobi et al. 2003a; Jacobi et al. 2003b), die Luzernenart *Medicago sativa* (vgl. Bradbury et al. 1991), die Luzernenart *Medicago truncatula* (vgl. Calantzis et al. 1998; Ané et al. 2004), den *Lotus japonicus* (vgl. Wegel et al. 1998) und die Tomate bzw. *Lycopersicon esculentum* (vgl. Barker et al. 1998; David-Schwartz et al. 2003).

Zudem wurde entdeckt, dass eine mutierte Tomatenpflanze einen Faktor nicht mehr produzieren kann, der für die Sporenkeimung des Pilzes benötigt wird. Diese Schlussfolgerung zieht man aus der Beobachtung, dass die Pflanze problemlos von Pilzhypen, nicht jedoch von Sporen kolonisiert werden kann (vgl. David-Schwartz et al. 2001).

Weitere Experimente mit der Erbse und mit *Medicago truncatula* brachten Mutationen zutage, die den arbuskulären Mykorrhizapilzen die Besiedlung der Pflanzen besonders erleichtern (vgl. Morandi et al. 2000).

Eine Gemeinsamkeit zwischen vielen Mutanten ist die gestörte Erkennung zwischen den Symbiosepartnern (vgl. Kistner, Parniske 2002). Ein sehr anschauliches Beispiel für diese

Störung ist eine mutierte Erbsenpflanze, die bei Kontakt mit arbuskulären Mykorrhizapilzen ihre Immunabwehr gegen pathogene Pilze aktiviert (vgl. Gollotte et al. 1993). Den mutierten Genen konnte in einigen Fällen die Beteiligung an der Signalweiterleitung und -verstärkung während der Erkennungsprozesse zwischen Pflanze und Pilz nachgewiesen werden (vgl. Bonfante et al. 2000; Stracke et al. 2002; Radutoiu et al. 2003; Levy et al. 2004).

Viele mutierte Erbsen-, Lotus- und *Medicago*-pflanzen weisen sowohl bei der Ausbildung der arbuskulären Mykorrhizasymbiose als auch bei der Symbiose mit Knöllchenbakterien Störungen auf. Vermutlich beteiligen sich die veränderten Gene an beiden Symbiosen – demnach beruhen beide Partnerschaften zumindest teilweise auf identischen molekularen Proz-

essen. Ein weiteres Indiz für diese Gemeinsamkeit ist die Erkenntnis, dass bei der Luzerne bzw. *Medicago sativa* mehrere Gene, welche die Anlagen für sogenannte Noduline tragen, sowohl im Anfangsstadium der Mykorrhizasymbiose als auch während der Besiedlung durch Knöllchenbakterien aktiviert sind (vgl. van Rhijn et al. 1997). Zudem wurden viele weitere gemeinsame Merkmale von Knöllchenbakterien- und der Mykorrhizasymbiose festgestellt (vgl. Kosuta et al. 2003).

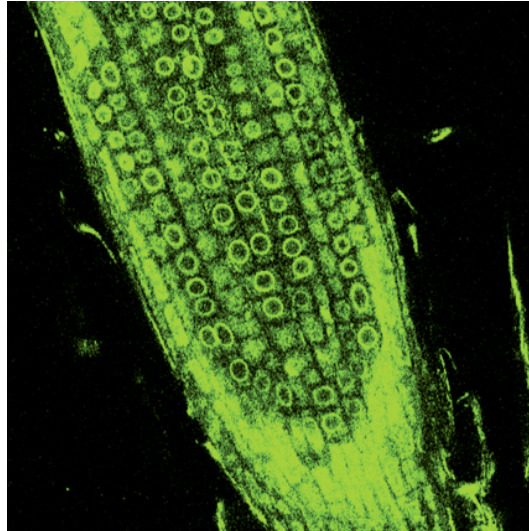


Bild 158. Pilzstrukturen bei der Mutante von Lotus japonicus

WORTVERZEICHNIS

A

Abwehrsystem. Mechanismen einer Pflanze zur Reaktion auf pathogene Mikroorganismen. Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*). Vertreter der Kreuzblütler mit haploidem Genom bestehend aus 5 Chromosomen mit 125 Millionen Basenpaaren und ca. 25 000 Genen. Wird als Modellpflanze bei wissenschaftlichen Untersuchungen verwendet und intensiv erforscht. Aktiver Transport (Bild 51) (lat. trans = über, hinüber, jenseits; portare = tragen). Transport von Molekülen durch Membranen mit Hilfe von Transporter-Proteinen und unter Energieaufwand.

Ammonium. Die Atomgruppierung NH_4^+ .

Angiospermen (Bild 13, 128) (vgl. Bedecktsamer).

Anorganische Nährstoffe (Nährsalze, Mineralstoffe). Werden von höheren Pflanzen in wasserlöslicher Ionenform durch die Wurzeln aufgenommen; ungenügende Zufuhr bedingt sichtbare Mangelerscheinungen.

Antikörper. Der Immunabwehr dienende Proteine, die spezifisch bestimmte Strukturen binden (z. B. auf der Oberfläche von Bakterien). Das Individuum bildet eine Vielfalt von Antikörpern, um auf die große Zahl schädlicher körperfremder Strukturen reagieren zu können.

Apikalmeristem (Bild 41) (lat. apex = Spitze). Embryonales Gewebe an der Spitze von Pflanzenspross und -wurzel.

Apoplast (Bild 44) (gr. apo = von, ab, weg; plastos = geformt). Raum außerhalb der Plasmamembran.

Appressorium (Bild 70) (lat. appressus = angedrückt). Allgemein: Teil eines Organismus, der sich eng an einen anderen Organismus andrückt. Hier: Verdickte Spitze einer Hyphe oder eines Keimschlauches, die dem Pilz das Anheften und Eindringen in den Wirt ermöglicht. Arbuskel (Bild 76, 77–links) (lat. arbusculum = Bäumchen). Vom Pilz innerhalb pflanzlicher Wurzelzellen gebildete verzweigte Struktur zum Nährstoffaustausch.

Arbuskuläre Mykorrhiza (Bild 18, 64). Älteste und häufigste Form der Mykorrhiza. Arbutoide Mykorrhiza (lat. arbutus = Erdbeerbaum). Sonderform der Ektendomykorrhiza bei Vertretern der Unterfamilie Arbutoideae der Heidekrautgewächse (z.B. Erdbeerbaum). Arum-Typ. Form der Arbuskulären Mykorrhiza mit hauptsächlich interzellulären Hyphen. Von diesen ausgehend wachsen Arbuskeln in einzelne Wurzelzellen (vgl. Paris-Typ). Ascomycetes (Bild 13) (vgl. Schlauchpilze).

Assimilation (Assimilieren/Assimilat) (lat. assimilare = angleichen, von lat. similis = ähnlich, gleich). Körperfremde Ausgangsstoffe (CO_2 , Mineralsalze etc.) werden in körpereigene organische Stoffe überführt (vgl. Dissimilation).

Autotroph (gr. autos = selbst; trophe = Ernährung). Grüne Pflanzen und Mikroorganismen, die sich von anorganischen Stoffen (CO_2 , Mineralsalze etc.) ernähren.

B

Bakterien (Bild 95) (gr. bakterion = Stäbchen). Einzellige Mikroorganismen ohne echten Zellkern.

Basidiomycetes (Bild 13) (vgl. Ständerpilze).

Bedecktsamer (Bild 13, 128) (Angiospermen) (gr. angeion = Gefäß, Behälter; lat. sperma = Samen). Samen bilden sich innerhalb eines Fruchtknotens (wohingegen sie bei Nacktsamern/Gymnospermen frei auf den Fruchtblättern liegen). Bilden vor allem die Arbuskuläre Mykorrhiza aus, holzige Vertreter auch die Ektomykorrhiza.

Boreale Zone (lat. borealis = nördlich). Kalt-gemäßigte Klimazone, in der die kalte Jahreszeit länger als sechs Monate dauert.

Brassicaceen (vgl. Kreuzblütler).

C

Cellulose (lat. cella = Kammer, Zelle; cellula = kleine Kammer). Aus Glucose-Einheiten bestehendes Kettenmolekül.

Chitin (gr. chiton = Kleid, Hülle). Aus stickstoffhaltigen Kohlenhydrat-Einheiten bestehendes Kettenmolekül.

Chitinase (gr. chiton = Kleid, Hülle). Vakuoläres Enzym (Glykosidase) der Pflanzen zur Abwehr infizierender Mikroorganismen (Pilze).

Chenopodiaceen (vgl. Gänsefußgewächse)

Chlorophyll ("Blattgrün") (gr. chloros = grün; phyllon = Blatt) Grüner Farbstoff der höheren Pflanzen und Grünalgen; Träger der Photosynthese.

Coevolution (Bild 15) (lat. co, con = zusammen, mit; evolvere = entwickeln). Parallel verlaufende Evolution von Arten, die aufeinander angewiesen sind (z.B. Bienen und bestimmte Blütenpflanzen).

Cortex (Bild 26-29) (vgl. Wurzelrinde).

Cuticula (lat. cuticula = Häutchen). Wachsähnliche, teilweise wasserundurchlässige Außenschicht oberirdischer Pflanzenorgane (Blätter und Spross).

Cytoplasma (Bild 73) (gr. kytos = Höhlung, Gefäß; plasma = das Geformte). Gesamter Zellinhalt innerhalb der Plasmamembran außer dem Zellkern.

Cytosol (gr. kytos = Höhlung, Gefäß; lat. solutum = gelöst). Flüssige Grundsubstanz der Zellen, Träger aller anderen Zellbestandteile.

D

Devon (nach der englischen Grafschaft Devonshire). Geologisches Erdzeitalter zwischen Silur (vor 440 – 410 Millionen Jahren) und Karbon (vor 360 – 290 Millionen Jahren).

Diffusion (Bild 51) (lat. diffundere = gießend verbreiten, ausgießen, ausströmen lassen). Ungeordnete Molekülbewegung, die zu einem Konzentrationsausgleich führt; in biologischen Systemen passiver Molekültransport von Orten höherer zu Orten niedrigerer Konzentration.

Dissimilation (lat. dissimilis = ähnlich; dissimilare = unähnlich machen). Organische Substanzen werden in anorganische umgewandelt (vgl. Assimilation)

Druckstromtheorie. Theorie zur Erklärung des Kohlenhydrattransports im Phloem: Unterschiedliche Kohlenhydratkonzentrationen verursachen unterschiedliche osmotische Potentiale im Phloem. Es folgt eine Massenströmung von Orten hoher Konzentration (mit hohem osmotischen Druck) zu Orten geringer Konzentration (mit geringem osmotischen Druck).

E

Eisen (gotisch isarn = festes Metall, im Gegensatz zur weichen Bronze). Schwermetall, silberweiß glänzend.

Ektendomykorrhiza (gr. ektos = außen; endon = innen; mykes = Pilz; rhiza = Wurzel). Mykorrhizaform mit Pilzstrukturen innerhalb und außerhalb der Pflanzenzellen: Die Pilzhypen dringen in die Wurzelrindenzellen ein, sterben dort ab und zerfallen. Zudem ist ein interzelluläres Hartigsches Netz vorhanden. Ein Hyphenmantel ist schwach oder gar nicht ausgebildet.

Ektomykorrhiza (Bild 19, 63, 114) (gr. ektos = außen; mykes = Pilz; rhiza = Wurzel). Mykorrhizaform mit Pilzstrukturen im extrazellulären Raum der Wurzelrinde und einem dichten Hyphennetz rings um die Wurzel.

Embryo (gr. embryon = ungeborene Leibesfrucht, Keim). Moose, Farne, Samenpflanzen: Aus der Eizelle hervorgehender junger Organismus. Bei den Samenpflanzen ist der Embryo in der reifen Frucht im Samen enthalten.

Endodermis (Bild 40) (gr. endon = innen; derma = Haut). Trennende Gewebeschicht innerhalb der Pflanzenwurzel zwischen Zentralzylinder und Wurzelrinde.

Endomykorrhizen (Bild 18, 64) (gr. endon = innen; mykes = Pilz; rhiza = Wurzel). Mykorrhizaform mit Hyphenwachstum innerhalb der Wirtszellen.

Endotrophe Mykorrhizen (gr. endon = innen; trophein = ernähren; mykes = Pilz; rhiza = Wurzel). Mykorrhizaformen, bei denen ein Partner im Inneren (inter- und intrazellulär) des anderen lebt, z.B. ein Mykorrhiza-Pilz innerhalb der Wurzelrinde.

Enziangewächse (Gentianaceae). Über die gesamte Erde verbreitete Pflanzenfamilie meist einjähriger oder ausdauernder Kräuter. Einige Mitglieder der Enziangewächse sind unfähig zur Photosynthese und ähnlich wie Orchideen auf Parasitismus an Mykorrhizapilzen der Ordnung Glomales angewiesen, die normalerweise Arbuskuläre Mykorrhizen bilden. Enzyme (gr. en = in; zyma = Sauerteig). Biokatalysatoren. An Stoffwechselprozessen beteiligte Proteine, die in Organismen chemische Reaktionen durch Herabsetzung der Aktivierungsenergie beschleunigen.

Epidermis (gr. epi = auf; derma = Haut). Botanik: Äußerste Zellschicht der Pflanzen. Epiparasitismus (Bild 150) (gr. epi = auf; para = (da)neben, gemeinsam). Ausbeutung eines Organismus durch einen anderen mit einem dritten als Vermittler.

Erdaltertum (Paläozoikum) (gr. palaios = alt; zoikos = die Tiere betreffend). Erdzeitalter vor 570 – 250 Millionen Jahren.

Erdmittelalter (Mesozoikum) (gr. mesos = mitten; zoikos = die Tiere betreffend). Erdzeitalter vor 250 – 65 Millionen Jahren.

Erdneuzeit (Känozoikum/Neozoikum) (gr. kainos, neos = neu; zoikos = die Tiere betreffend). Erdzeitalter vor 65 Millionen Jahren bis heute.

Ericoide Mykorrhiza (Bild 62, 132) (gr. mykes = Pilz; rhiza = Wurzel). Mykorrhizaform einiger Heidekrautgewächse (Heidekraut, Rhododendron etc.).

Erosion (lat. erodere = abnagen, ausnagen). Geologie: Abtragung der Erdoberfläche durch Schwerkraft und/oder Wasser-, Eis- und Windströmungen.

Eukaryoten (gr. eu = schön, gut; karyon = Kern). Lebewesen mit echtem Zellkern. Eumycota – (gr. eu = schön, wohl; mykes = Pilz). Echte Pilze. Bilden in vegetativen Entwicklungsstadien Mycelien aus.

Evolution (lat. evolvere = entwickeln). Entwicklung der Lebewesen.

Extrazelluläre Matrix (Bild 52) (lat. extra = außen; cellula = kleine Kammer; mater = Mutter). Biologische Grundsubstanz außerhalb der Protoplasten.

F

Farnpflanzen (Pteridophyta) (Bild 13, 67) (gr. pteris = Farnkraut; phyton = Pflanze). Neben den eigentlichen Farnen auch Bärlapp- und Schachtelhalmgewächse. Vertreter dieser Gruppen bilden mitunter Arbuskuläre Mykorrhizen.

Fette (Lipide). Sehr energiereiche Verbindungen, die sich gut zur langfristigen Speicherung von Energievorräten eignen.

Fichtenspargelgewächse (Monotropaceae). Pflanzenfamilie der Ordnung Heidekrautartige, die eine kleine Gruppe chlorophyllfreier, heterotropher Pflanzen umfasst (z. B. Fichtenspargel/*Monotropa hypopitys*). Diese erhalten Nährstoffe unter anderem durch die Ausbeutung von Mykorrhizapilzen (Monotropoide Mykorrhiza).

Fruchtkörper (Bild 48-50, 58-61). Hyphengeflecht (Mycel) der Pilze, Ort der Sporenbildung; im allgemeinen Sprachgebrauch "Pilz" genannt.

G

Gänsefußgewächse (Chenopodiaceen). Pflanzenfamilie, die zur Unterabteilung der Rosopsida gehört.

Gen (gr. genea = Abstammung; lat. genero = ich bringe hervor). DNA-Abschnitt mit der Information zur Herstellung einer RNA oder eines Proteins.

Glomales (Bild 58, 99). Pilzordnung; enthält Glomus als wichtigste Mykorrhizapilz-Gattung mit mehr als 100 Arten, die als obligate Symbionten gelten.

Glucose (gr. glykys = süß). Traubenzucker. Monosaccharid mit großer Bedeutung im Energiestoffwechsel und im Aufbau von Zellwänden.

Gymnospermen (Bild 13) (vgl. Nacktsamer).

H

Habitat (lat. habitare = bewohnen). Spezifischer Lebensraum einer Tier- oder Pflanzenart innerhalb eines Biotops. Abgrenzung zu „Standort“: Bezeichnet örtliche Gegebenheiten, unabhängig davon, welche Arten dort vorkommen.

Hartigisches Netz (Bild 118) (benannt nach dem deutschen Forstbotaniker R. Hartig, 1839 – 1901). Dichtes Hyphennetzwerk symbiotischer Pilze, z.B. Ektomykorrhizapilze; wird in den Zellzwischenräumen der Wurzelrinde gebildet.

Haustorium (lat. haurire = schöpfen, entnehmen, aufnehmen, verzehren). Wurzelähnlicher Auswuchs ("Saugorgan") einiger parasitärer Pflanzen zum Absorbieren von Nährstoffen aus dem Wirtsorganismus. Pilze führen denselben Prozess aus, indem sie mit ihren Hyphen in das Cytoplasma der Wirtszelle eindringen. Ihre haustoriumähnlichen Arbuskel durchdringen dabei nur die Zellwand, nicht aber die Plasmamembran.

Heidekrautgewächse (Ericaceae) (gr. ereikein = zerbrechen). Pflanzenfamilie. Häufig in subarktischen und atlantischen Zwergstrauchheiden, in Hochmooren und rohhumusreichen Nadelwäldern, nahe der Baumgrenze der Gebirge und in den Heiden des Kaplandes angesiedelt. Die Blätter sind meist immergrün, sehr klein und schuppen- oder nadelförmig.

Heidekrautgewächse können in extrem mineralstoffarmen Böden wachsen, da sie oft Ericoide Mykorrhizen ausbilden.

Heterotroph (gr. heteros = der andere, verschieden; trophein = ernähren). Organismen, die sich von organischen Verbindungen (Kohlenstoffverbindungen) ernähren.

Hülsenfrüchtler (Leguminosen). Pflanzenfamilie, auch bekannt als Leguminosae oder Fabaceae. Vertreter sind z. B. Lupine, Erbse, Bohne und Klee.

Humusschicht (lat. humus = Boden). Organische Substanzen im Boden; entsteht durch die Zersetzung pflanzlicher und tierischer Überreste (Humifizierung).

Hydrolyse. Chemische Reaktion. Spaltung einer Verbindung durch Wassereinwirkung („Auflösen“).

Hyphe (Bild 53, 71, 72) (gr. hyphe = Gewebe). Unverzweigte oder lateral verzweigte Zellfäden der Pilze, die mitunter durch Trennwände in einzelne Zellen aufgeteilt sind. Das Wachstum von Hyphen erfolgt normalerweise an ihrer Spitze. Sie können locker verflochtene Gewebe, genannt Mycelien, ausbilden.

I

Inokulum (lat. in = in, bei, auf; oculus = Auge, Knospe). Teile des Pilzorganismus, die bei Kontakt mit einer Pflanze eine Infektion (bei Pathogenen) oder Kolonisierung (bei Mykorrhizapilzen) auslösen. Dazu gehören Sporen, Hyphen und Teile des Fruchtkörpers.

Isoflavonoide. Gelblich gefärbte, aromatische Pflanzenfarbstoffgruppe aus der Klasse der Flavonoide, z. B. Genistein, ein Isoflavonoid einiger Hülsenfrüchtler (Ginster, einige Kleearten, Sojabohne).

J

Jochpilze (Bild 13, 67) (Zygomyceten) (gr. zygon = Joch; mykes = Pilz). Pilzklasse, die ihren Namen den jochförmigen Strukturen verdankt, welche sie bei der geschlechtlichen Fortpflanzung bildet. Alle Glomales bzw. Pilzpartner für die Arbuskuläre Mykorrhiza gehören zu den Jochpilzen, ebenso wie einige Ektomykorrhizapilze.

K

Kalluskultur (lat. callus = harte Haube, Schwarte, Schwiele; cultura = Pflege). Als Kallus bezeichnet man ein spezielles Wundgewebe aus nicht-differenzierten, teilungsfähigen Zellen, das Pflanzen bei Verletzungen bilden. Unter bestimmten Bedingungen kann dieses Gewebe künstlich erhalten und vermehrt werden. So ist es möglich, durch Zugabe von Phytohormonen neue Anlagen für Spross und Wurzeln und schließlich neue Pflanzen zu züchten.

Kambium (lat. cambiare = wechseln). Teilungsgewebe (Meristem) in Sprossachsen und Wurzeln, das für das sekundäre Dickenwachstum sorgt.

Kanal. Proteine in einer Biomembran, die verschiedenen Substanzen den Durchtritt erleichtern.

Kohlenhydrate (Bild 48-50, 56, 59). Molekülklasse mit der Bruttozusammensetzung $C_n(H_2O)_n$; von ähnlich großer Bedeutung für alle Lebewesen wie Fette und Proteine.

Kohlenstoff. Nichtmetallisches, vierwertiges Element, das in reinem Zustand als Diamant und Graphit vorkommt (weniger rein in Kohle), aber auch die Basis aller organischen Verbindungen darstellt und somit immense Bedeutung für den Aufbau aller Lebewesen besitzt.

Kolonisierung (Bild 60, 111). Im engeren Sinne: Nicht pathogene Besiedlung eines Organismus durch einen anderen Organismus, z.B. einer Wurzel durch einen Mykorrhizapilz. Im weiteren Sinne: Bildung einer Population in einem Biotop.

Krankheitserreger (Pathogen) (gr. pathos = Leiden, Krankheit; gr. genea = Abstammung; lat. genero = ich bringe hervor). Organismen wie Viren, Bakterien oder Pilze, die bei Pflanzen Krankheiten hervorrufen.

Kreidezeit (abgeleitet vom Namen des hellen Kreidekalks, lat. creta). Letzter Abschnitt des Erdmittelalters, vor 135 Millionen Jahren bis 65 Millionen Jahren. In diesem Erdzeitalter nahmen die heutigen Kontinente ihre grundlegende Gestalt an, die Meere breiteten sich stark aus und die Sedimente wurden zunehmend kalkhaltiger.

Kreuzblütler (Brassicaceen). Pflanzenfamilie, die zur Unterabteilung der Rosopsida gehört. Viele Nutzpflanzen des Menschen, z. B. die verschiedenen Formen des Kohls (*Brassica oleracea*), der Raps (*Brassica napus*), der weiße Senf (*Sinapis alba*) und der Meerrettich (*Armoracia rusticana*), zählen zu den Kreuzblütlern.

Kupfer (lat. aes cyprium = Erz aus Zypern). Hellrotes, elektrisch sehr gut leitendes Metall.

L

Leguminosen (vgl. Hülsenfrüchtler).

Limitierender Nährstoff (lat. limes = Grenze). Substanz, deren begrenztes Vorhandensein das Pflanzenwachstum einschränkt und deren zusätzliche Gabe Mangelsymptome beheben oder das Wachstum steigern kann.

Lipide. (vgl. Fette).

M

Makromoleküle (gr. makros = groß). Aus 1000 oder mehr Atomen aufgebaute chemische Verbindungen, z. B. Cellulose, Lignin, Nukleinsäuren und viele Proteine.

Membran (Bild 57, 51) (lat. membrana = zarte Haut, Häutchen). Grenzschrift, die Zellbereiche mit unterschiedlichen biochemischen Funktionen trennt.

Mikroorganismen. Mit bloßem Auge nicht sichtbare, oft einzellige Lebewesen. Mineralische Nährstoffe (Bild 48-50) (lat. mina = Schacht). Anorganische Salze, die bei der Verwitterung von Gesteinen entstehen, z. B. Nitrat, Phosphat, Kalium, Eisen, Magnesium. Molekular. Als Molekül bezeichnet man chemische Verbindungen aus mehreren Atomen, die durch kovalente Bindungen zusammengehalten werden. Eine molekulare Analyse bezieht sich auf diese Stoffebene.

Monotropaceen (vgl. Fichtenspargelgewächse).

Monotropoide Mykorrhiza. Ein Netz aus Pilzhyphen, das die Wurzeln des Fichtenspargels umgibt, wurde erstmals 1842 von H. Rylands beschrieben. Es handelt sich bei diesen Pilzen meist um Ektomykorrhizapilze, die ein Hartigsches Netz zwischen den Wurzelrindenzellen bilden und auch in einige Epidermiszellen eindringen. Die Annahme, dass die Fichtenspargelgewächse über das Pilzmycel mineralische Nährstoffe und Kohlenhydrate von Nachbarpflanzen beziehen können, kam 1881 auf. In den frühen 1960er Jahren wurde diese Epiparasitismus-Hypothese durch die Untersuchung radioaktiver Isotope bestätigt.

Moose (Bryophyten) (Bild 13, 67) (gr. bryon = Moos; phyton = Pflanze). Pflanzengruppe mit ca. 2400 Arten, deren älteste fossile Vertreter auf das mittlere Karbon datiert werden. Moose besitzen keine echten Wurzeln, aber einige Gametophyten bilden Arbuskuläre Mykorrhizen.

Mutualismus (Bild 16) (lat. mutuus = gegenseitig, wechselseitig, geborgt). Lebensgemeinschaft zwischen artverschiedenen Organismen, aus der beide Partner Nutzen ziehen, z. B. Mykorrhiza.

Mycel (gr. mykes = Pilz). Gesamtheit eines Hyphennetzes; vegetativer Teil eines Pilzes, der den Thallus der meisten Pilze bildet.

Mykorrhiza (Bild 92, 99, 107-109, 122, 126) (gr. mykes = Pilz; rhiza = Wurzel). 1885 von B. Frank geprägter Name für eine Symbiose zwischen Pflanzenwurzel und Pilz, die bei 80 % aller Landpflanzen vorkommt. Man unterscheidet Arbuskuläre Mykorrhizen, Ektomykorrhizen, Ericoide Mykorrhizen und Orchideen-Mykorrhizen, außerdem spezialisiertere Formen wie die Arbutoiden, Monotropoiden und Ektendomykorrhizen. Normalerweise sind diese Symbiosen mutualistisch, also vorteilhaft für beide Partner. Die entsprechende Ernährungsform der Pflanzen unter Beteiligung von Pilzen nennt man Mykotrophie.

Mykorrhiza-Helfer-Bakterien (gr. mykes = Pilz; rhiza = Wurzel; bakterion = Stäbchen). Mikroorganismen mit förderlichem Einfluss auf die Kolonisation der Wurzeln durch Mykorrhizapilze.

N

Nacktsamer (Bild 13, 67, 110) (Gymnospermen) (gr. gymnos = nackt; sperma = Same). Vorherrschende Pflanzenform zur Zeit der Dinosaurier, die vor ca. 110 Millionen Jahren Konkurrenz von den Bedecktsamern bekamen. Heute existieren noch etwa 700 Arten, insbesondere die Nadelhölzer wie Tanne, Fichte und Kiefer. Hauptsächlich beteiligen sich Nacktsamer an Ektomykorrhizen, seltener an Arbuskulären Mykorrhizen und Ektendomykorrhizen.

Nährmedium. Substanzgemisch, das zur Kultivierung bestimmter Mikroorganismen künstlich hergestellt wird.

Nitrate. Wasserlösliche Salze der Salpetersäure (HNO_3) mit großer Bedeutung für die Stickstoffversorgung autotropher Pflanzen.

Nukleinsäuren (lat. nucleus = Kern). Kettenmoleküle mit einer Masse von 20.000 bis zu mehreren Millionen. Die DNA ist eine Nukleinsäure, welche die genetische Information in den Zellkernen speichert.

O

Ökosystem (gr. oikion = Haus, Standort; systema = das Zusammengestellte). Größeres Beziehungsgefüge zwischen Lebewesen untereinander und ihrem Lebensraum (z.B. See, Wald, Wiese), das aus mehreren Biotopen bestehen kann.

Orchideen (Bild 65, 138, 145) (Orchidaceae). Pflanzenfamilie aus der Gruppe der Liliopsida und daher aus der Klasse der Bedecktsamer; leben in einer speziellen, parasitären Form der Mykorrhizasymbiose auf Kosten ihrer Pilzpartner.

Ordoviciun. Erdzeitalter vor 510 bis 438 Millionen Jahren.

Organellen. Innerhalb einer Zelle abgeschlossene Strukturen (Kompartimente) mit spezifischen Funktionen, z. B. Mitochondrien oder Chloroplasten.

Organische Verbindungen. Fast alle Verbindungen des Kohlenstoffs, außer seine Oxide und Sulfide, deren Derivate (z. B. Kohlensäure/ H_2CO_3), salzartige und metallische Carbide und Metallcarbonyle. Organismen bestehen zum größten Teil aus organischen Verbindungen.

R

Radioaktivität (lat. radius = Strahl). Fähigkeit von Atomkernen, sich spontan unter Abstrahlung von Energie in andere Atomkerne umzuwandeln.

Rekultivierung (Bild 86, 98) (lat. re = zurück, wieder; cultura = Pflege). Durch menschliche Einwirkung oder Naturgewalten geschädigte land- und forstwirtschaftliche Nutzflächen werden wiederhergestellt.

Resistenz (lat. resistere = Widerstand leisten; resistantia = Widerstand). Fähigkeit eines Organismus zur Aufhebung oder Begrenzung der Wirkung eines Schadfaktors.

Rhizobium (gr. rhiza = Wurzel; bios = Leben). Bakteriengattung von großer ökonomischer und ökologischer Bedeutung; fixiert Luftstickstoff in Leguminosen.

Rhizodermis (Bild 24, 25) (gr. rhiza = Wurzel; derma = Haut). Das äußere sekundäre Abschlussgewebe einer Pflanzenwurzel.

Rhizosphäre (Bild 20) (gr. rhiza = Wurzel; sphaira = Kugel). Nächste Umgebung von lebenden Wurzeln in oberen Bodenbereichen.

Rhododendron (gr. rhodon = Rose; dendron = Baum). Alpenrose. Meist immergrüner Strauch oder Baum mit ganzrandigen, wechselständigen, oft ledrigen Blättern und endständigen Doldentrauben.

Rindenzelle (Bild 43 - oben) (Cortexzelle) (lat. cortex = Rinde). Längliche Einzelzelle der Wurzelrinde mit großer Vakuole und einem dünnen Cytoplasma-Saum zwischen Vakuole und Zellwand.

S

Samenpflanzen (Bild 13) (Spermatophyten). Abteilung der Pflanzen; umfasst alle Landpflanzen außer Moosen und Farnen.

Saprophyten (gr. sapos = faul, verfault; phyton = Pflanze). Fäulnisbewohner. Ernähren sich ganz oder zum Teil von toter organischer Substanz; u. a. Bakterien, Pilze und einige Pflanzen, z.B. Orchideen.

Säuren. Chemische Verbindungen mit hohem pH-Wert; können Protonen abgeben (Gegenteil: Basen).

Schlauchpilze (Bild 13, 128) (Ascomyceten) (lat. ascus = Schlauch; gr. mykes = Pilz). Bilden bei der geschlechtlichen Fortpflanzung einen Sporenbehälter in Schlauchform aus. Keine typischen Mykorrhizapilze, bilden aber auch Formen dieser Symbiose (Ektomykorrhiza, Ericoide Mykorrhiza).

Schlaufen (Bild 77-rechts). Von Hyphen gebildete intrazelluläre Pilzstrukturen (ähnlich den Arbuskeln); dienen dem Austausch von Nährstoffen zwischen Pilz und Pflanze.

Schließzellen (Stomata) (gr. stoma = Mund, Ein- und Ausgang). Zellen in der Epidermis der Blätter; paarweise angeordnet; können sich durch Formänderung öffnen oder schließen und ermöglichen oder verhindern so den Gasaustausch zwischen Blatt und Umgebung. Schwefeldioxid. SO_2 ; toxisches Gas, farblos, stechender Geruch.

Schwermetalle. Metalle mit einer Dichte über $4,6 \text{ g/cm}^3$, die oft stark toxisch wirken (z. B. Quecksilber, Blei, Kupfer, Zink, Chrom, Cadmium, Cobalt und Nickel) und über die Nahrungskette vom menschlichen Körper aufgenommen werden. Cadmium ist in einigen wildwachsenden Pilzarten in großer Menge enthalten und wird in tierischen Organismen vor allem in Leber und Niere angereichert. Kupfer, Cobalt, Zink und einige andere Schwermetalle sind in kleinen Mengen notwendig für den Aufbau von Enzymen (vgl. mineralische Nährstoffe).

Spore (Bild 69, 79, 99, 107-109) (gr. sporos = Same, Keim). Ein- oder mehrzellige Vermehrungseinheit eines Pilzes.

Ständerpilze (Bild 13, 128) (Basidiomycetes) (gr. basis = Grund, Grundlage; mykes = Pilz). Bilden bei der geschlechtlichen Vermehrung an einer Ständerzelle durch Abschnürung vier Einzelsporen. Beteiligen sich an der Ektomykorrhiza, der Ericoiden Mykorrhiza, der Orchideen-Mykorrhiza, der Ektendomykorrhiza, der Arbutoiden Mykorrhiza und der Monotropoiden Mykorrhiza und sind somit die Pilzklasse mit den meisten möglichen Mykorrhizaformen.

Standort. Gesamtheit der Umweltfaktoren, die auf einen Organismus einwirken.

Stickstoff. Farb-, geschmack- und geruchloses Gas.

Stickstoffoxide. N_2O , NO , N_2O_3 , NO_2 , N_2O_4 , allgemein NO_x ; auch nitrose Gase genannt. Sie entstehen zumeist bei Verbrennungsprozessen, sind ein erheblicher Bestandteil der allgemeinen Luftverschmutzung und sind wegen ihrer Beteiligung an der Ozon-Entstehung ein Faktor für das sogenannte Waldsterben ("neuartige Waldschäden"). Sie bedingen zudem eine Stickstoff-Überdüngung der Waldböden, welche die Mykorrhiza schädigt.

Stomata (vgl. Schließzellen).

Stress (engl. stress = beanspruchen, belasten). Adaptations- bzw. Anpassungsreaktion von Pflanzen auf verschiedene innere und äußere Reize (Stressoren, Stressfaktoren, Schwermetalle, UV-Licht).

Symbiose (Bild 48) (gr. sym = zusammen; bios = Leben; symbiosis = Zusammenleben). Enges Zusammenleben und Wechselwirkungen artverschiedener Organismen.

T

Tannine (fr. tanin = Gerbstoff). Polyphenole bzw. polymere phenolische Verbindungen pflanzlicher Herkunft; wirken gerbend und adstringierend.

Transport (Bild 49, 50). Zellebene: Transport verschiedener Substanzen über eine biologische Membran hinweg. Bei passivem Transport gleichen sich Konzentrationsunterschiede beiderseits der Membran aus, beim aktiven Transport bauen sich diese unter Energieeinsatz auf.

Transporter. Große Proteine bzw. Proteinkomplexe innerhalb von Membranen, z. B. Phosphat-Transporter, die meist nur für bestimmte Moleküle zuständig sind (Transporterspezifität). Die Regulierung der Transportraten passt sich den Bedürfnissen des Gesamtsystems an. Transporter weisen Gemeinsamkeiten mit Enzymen auf.

Trehalose (fr. = tréhala). Mutterkornzucker.

Trockenrasengesellschaft. Pflanzengesellschaft, die an trockenen Standorten mit flachen, mageren Böden wächst; auch gehölzarme Rasen- und Halbstrauchformationen.

V

Vakuole (Bild 46, 74) (lat. vacuus = leer). Abgegrenzter Hohlraum in einer Pflanzenzelle, mit Zellsaft gefüllt.

Vesikel (Bild 78) (lat. vesicula = Bläschen). Von Arbuskulären Mykorrhizapilzen innerhalb der Wurzeln des Wirts gebildete Speicherorgane.

Viren (Bild 97) (lat. virus = Gift). Aus Nukleinsäuren und Proteinen zusammengesetzte infektiöse Partikel mit einer Größe von 30 nm bis 1 µm.

X

Xylem (Bild 34-36) (gr. xylon = Holz). Holz- bzw. Gefäßteil von Pflanzen, der die Gefäße zum Wasser- und Mineralstofftransport enthält. Dieser Transport verläuft entlang des Transpirationsstroms, d. h. von der Wurzel zu den Blättern.

Z

Zelle (lat. cellula = kleine Kammer). „Elementarorganismus“; kleinste lebens- und vermehrungsfähige Einheit, auf der alle vielzelligen Organismen (Pflanzen und Tiere) basieren.

Zellkern (Bild 47, 75) (lat. cellula = kleine Kammer). Träger der Erbinformation und größtes Organell in den Zellen eukaryotischer Lebewesen; repliziert und transkribiert die DNA. Zellwand (Bild 44) (lat. cellula = kleine Kammer). Mechanisch stabile äußere Schicht, die die Zellen von Bakterien und Pflanzen umgibt.

Zellwandmaterial (Bild 119). Die Zellwand besteht aus verschiedenen Polysacchariden, z. B. aus Cellulose und Pektinen bei Pflanzen und aus Chitin bei Pilzen. Sekundäre bzw. ältere Zellwände der Pflanzen enthalten weitere Festigungselemente wie Lignin. Die Zellwand erfüllt hauptsächlich mechanische Funktionen. Sie wird von Protoplasten gebildet und entspricht Teilen des Apoplasten.

Zentralzylinder (Bild 30-33) (lat. centrum = Mittelpunkt). Mittlerer Teil der Wurzel, der aus Transport- und Festigungselementen besteht.

Zink. Zweiwertiges Schwermetall; bläulich weiß.

Zygomycetes (Bild 13) (vgl. Jochpilze).

Bildunterschriften



Mycor
Koenigstuhlweg 2
12 107 Berlin
Deutschland



Telefon: +49(0) 3076766916
Fax: +49(0) 3076766917



www.mycor.eu
info@mycor.eu

mycor

From nature to nature