



Lebensweise der Pilze Mykorrhiza

Fachgruppe Merseburg
25.03.2025 Birgit Starke

Gliederung

- 1) Stoffaustausch in der Mykorrhiza
- 2) Formen der Mykorrhiza
- 3) Pilz- und Baumpartner
- 4) Anhang Details

Mykorrhiza = Pilz + Wurzel = Pilzwurzel

- Die Symbiose zwischen Pflanzen und Pilzen ermöglichten es den Vorfahren unserer Pflanzen das Land zu besiedeln.
- Pflanzen konnten sich ein Wurzelsystem ausleihen, während sie ihr eigenes erst entwickelten.
- Heute haben fast alle Pflanzen Wurzeln, die meisten sind aber immer noch auf Mykorrhizapilze angewiesen, die ihr unterirdisches Leben regeln.
- Bei 80 % aller Landpflanzen kommt Mykorrhiza vor,
Samenpflanzen, Farne, Bärlappe Schachtelhalme.

Pflanzen ohne Mykorrhiza

- Brassicaceae, Familie **Kreuzblütengewächse**, z.B. Kohl, Raps
- Chenopodiaceae, Familie **Gänsefußgewächse**, z.B. Spinat, Runkelrübe
- Cyperaceae, Familie **Sauergrasgewächse**
- einige Fabaceae, Familie **Lupinengewächse**
- vielen (Centrospermae), Caryophyllales, Ordnung **Nelkengewächse**

Da die Mykorrhiza vor der Herausbildung dieser Pflanzenfamilien entstanden, haben diese Pflanzen die **Möglichkeit zur Symbiose offenbar erst im Nachhinein verloren.**

Pflanzen bekommen von den Pilzen vor allem Wasser und Mineralsalze (hauptsächlich Phosphat und Nitrat)

- P und N sind wie K, Mg, S, Ca Hauptnährstoffe der Pflanzen

Pilze bekommen von den Pflanzen Kohlenhydrate

- auch Vitamine: Vitamin B1, Biotin, Folsäure, Pantothensäure u.a.
- ca. 15 % des gesamten fixierten Kohlenstoffs der Pflanze gehen an den Pilz



Skizze: WSL

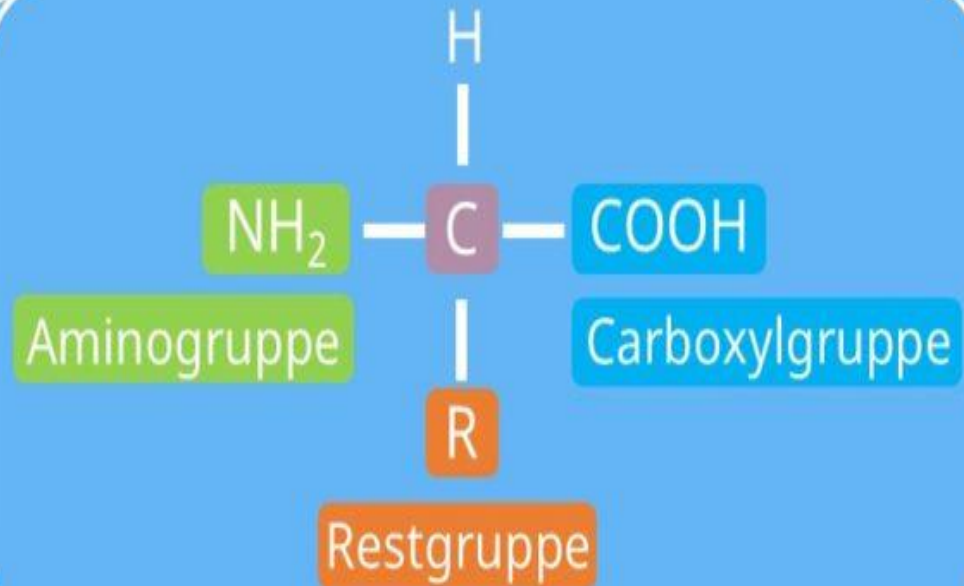
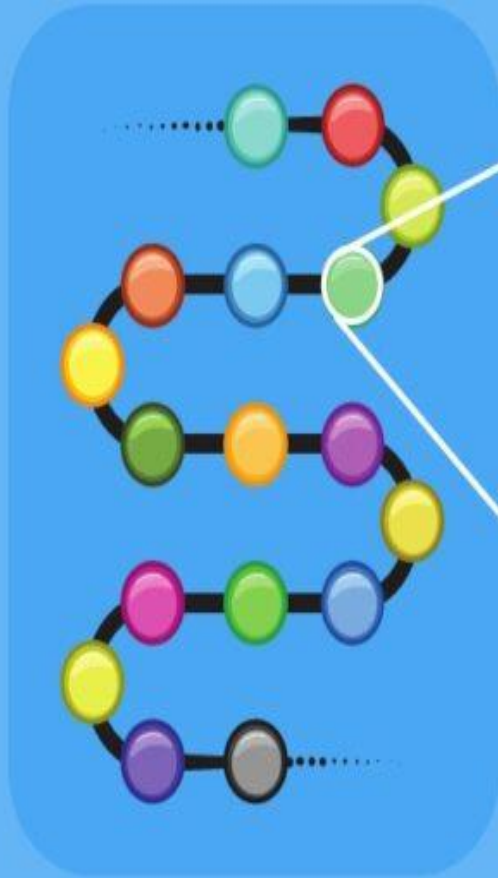
Wozu brauchen Pflanzen Stickstoff?

- zur Blatt- und Stängelentwicklung, vegetatives Wachstum
- zur Bildung von Speicherproteinen in Knollen und Wurzeln
- als Nährstoff für den Keimling im Samen
- Bestandteil von
 - **Aminosäuren** (Aminogruppe -NH_2) → Eiweißsynthese
 - **DNA/ RNA** → Nukleinbasen enthalten alle mehrere N-Atome
 - zahlreichen Biomolekülen, **Enzymen**, Vitaminen
 - **ATP/ADP** → Energiestoffwechsel
 - **Chlorophyll** → Photosynthese

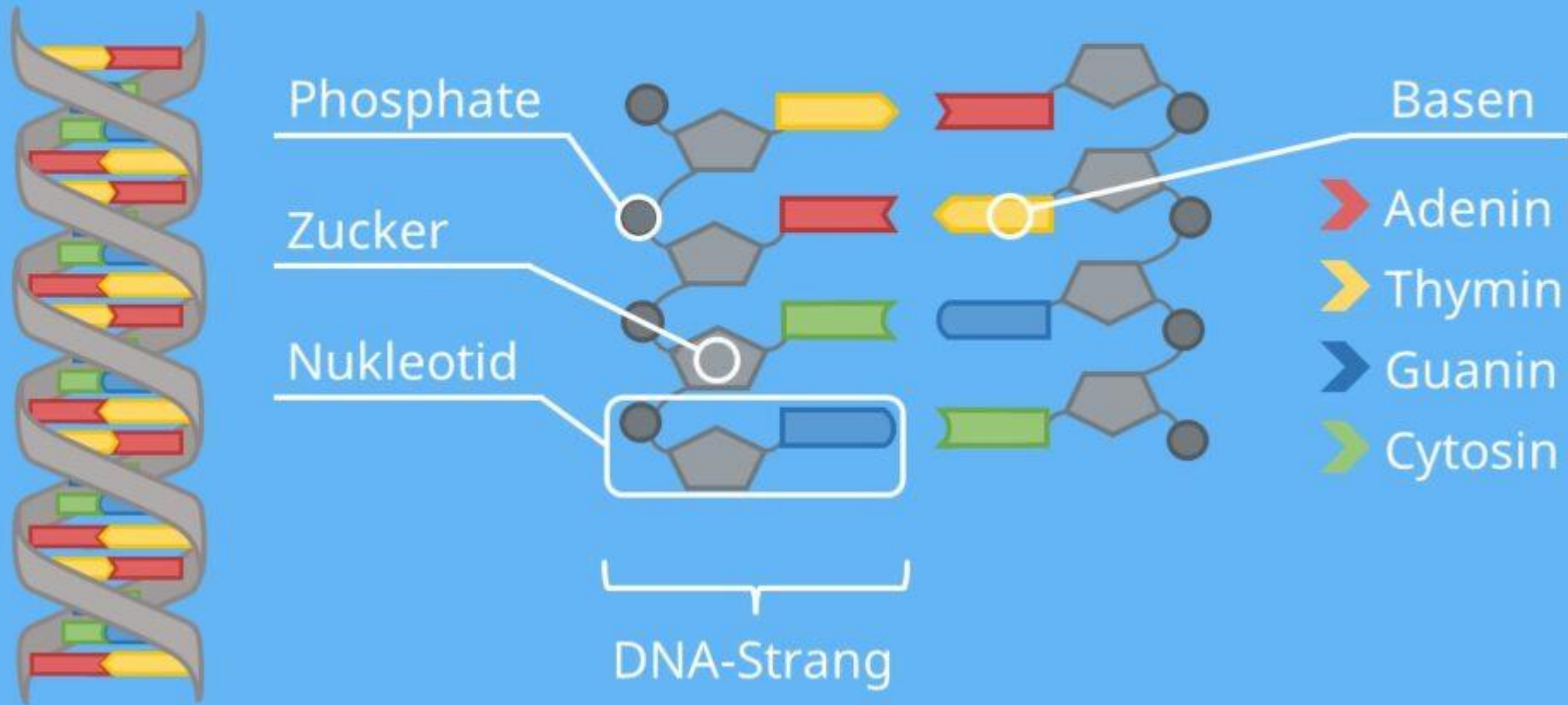
Wozu brauchen Pflanzen Phosphor?

- für Wurzelentwicklung und Wurzelwachstum
- für Wachstum des Keimlings (Phytinsäure als Phosphorspeicher)
- zur Ähren-, Blüten- Frucht- und Samenbildung, generatives Wachstum
- Bestandteil von
 - **DNA/ RNA** → die polymeren Stränge enthalten Phosphorsäure
 - vielen Enzymen und Co-Enzymen, z.B. **Coenzym A** → Fettstoffwechsel
 - **ATP/ ADP** → Energiestoffwechsel
 - Phospholipiden und-proteine, z.B. **Lezithine** und Cephaline → Aufbau der Zellmembran

Grundstruktur Aminosäure



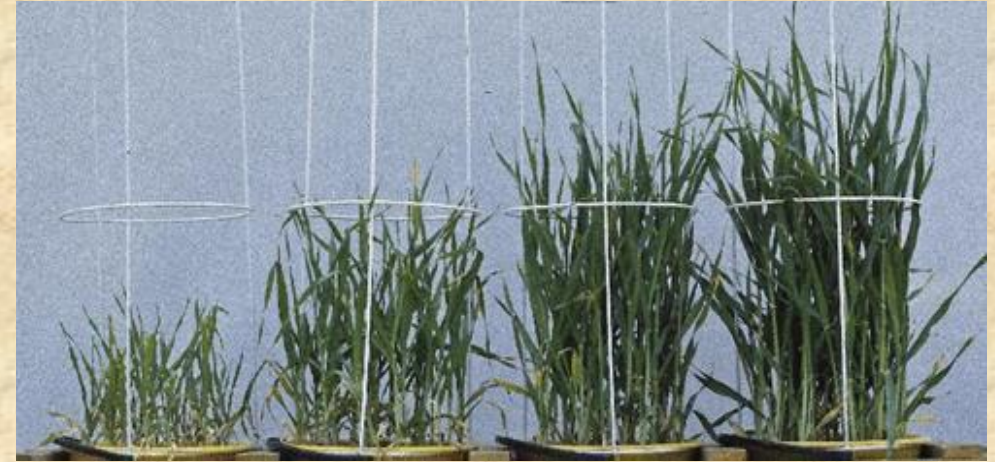
DNA Struktur - Wichtige Bausteine

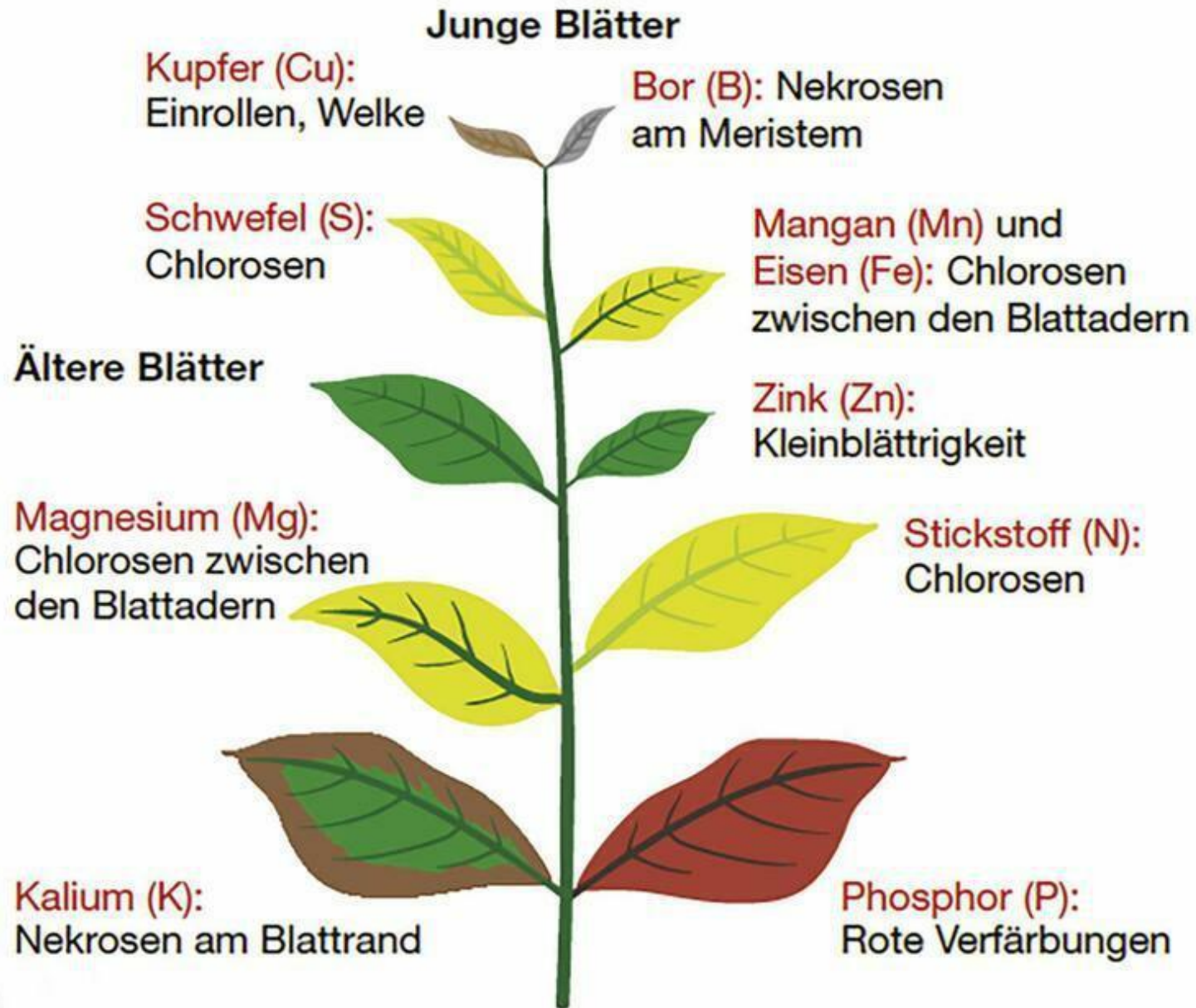


Stickstoffmangel



Phosphormangel





0,5 Milliarden Jahre vor unserer Zeit



IPB

Inhalt

Glossar

Stifterverband
für die Deutsche Wissenschaft

Moor, Heide



Ericoide Mykorrhiza

Wald



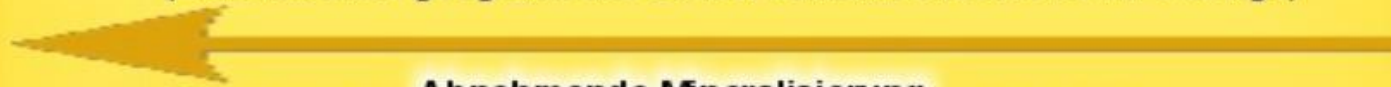
Ektomykorrhiza

Grasland, Felder, Steppe



Arbuskuläre Mykorrhiza

Abnehmende Temperaturen
(Zunehmende geografische Breite, zunehmende Höhe im Gebirge)



Abnehmende Mineralisierung
(steigende Mengen unzersetzten organischen Materials,
sinkende Mengen verfügbarer Nährstoffe)

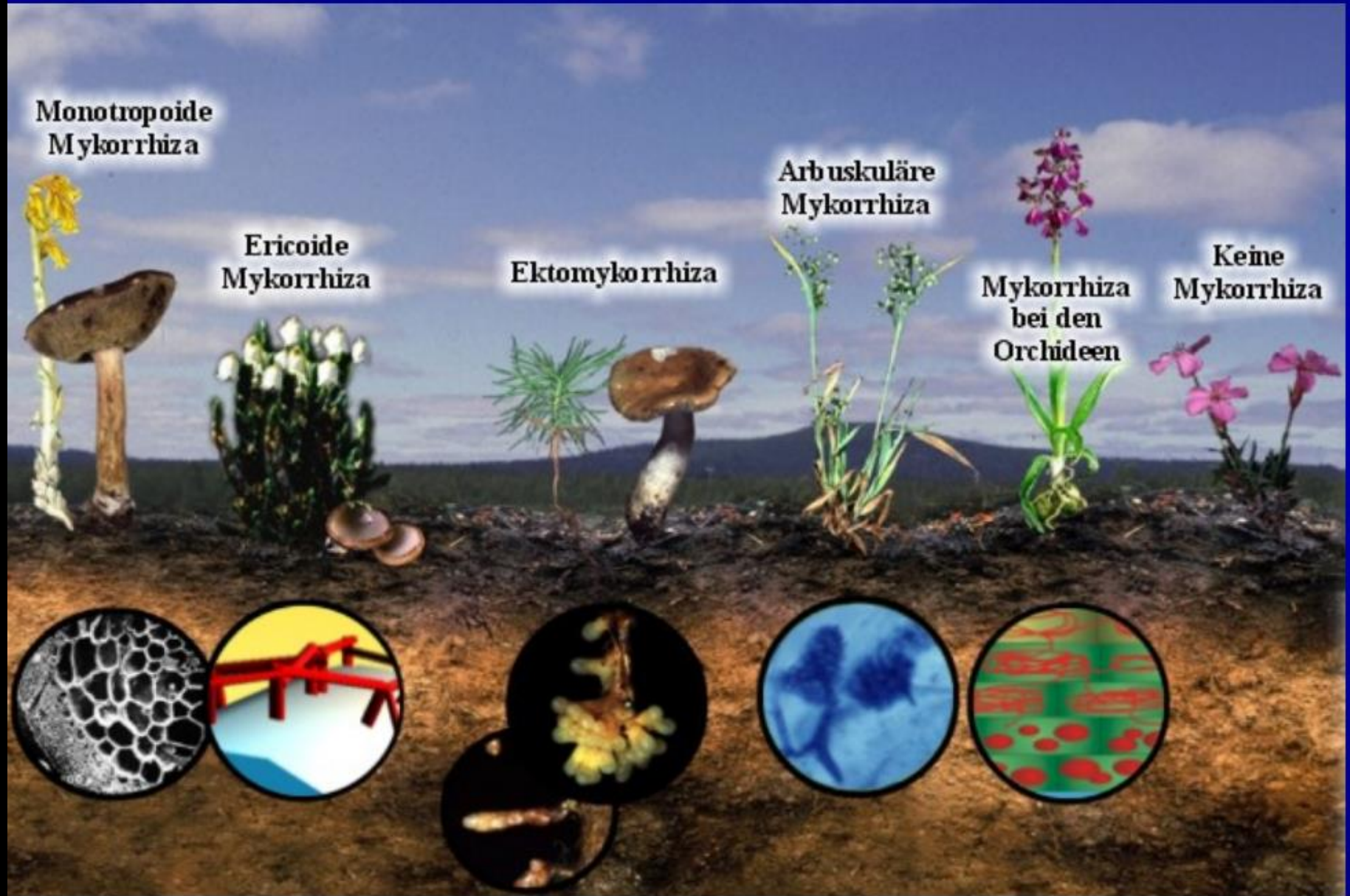


IPB

Inhalt

Glossar

Stifterverband
für die Deutsche Wissenschaft



IPB

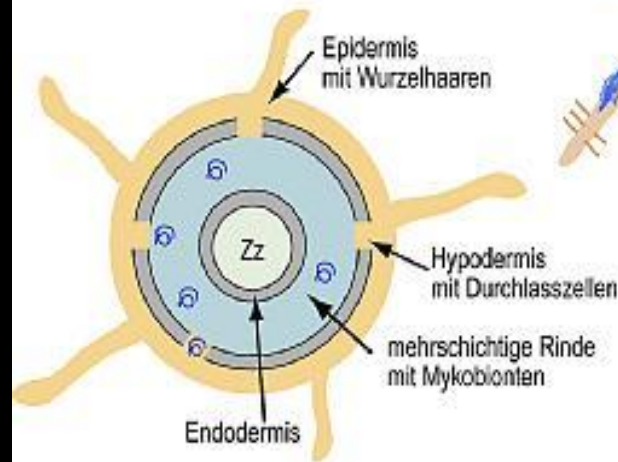
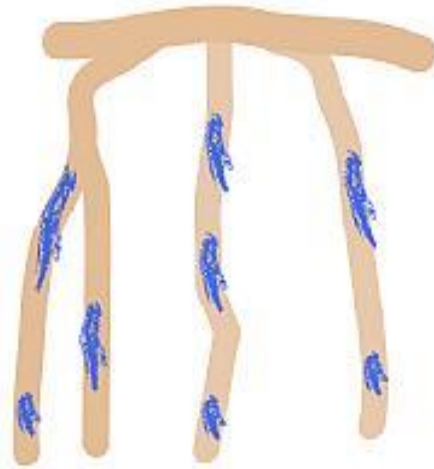
Inhalt

Glossar

Stifterverband
für die Deutsche Wissenschaft

Feinwurzelsysteme und Mykorrhizierung

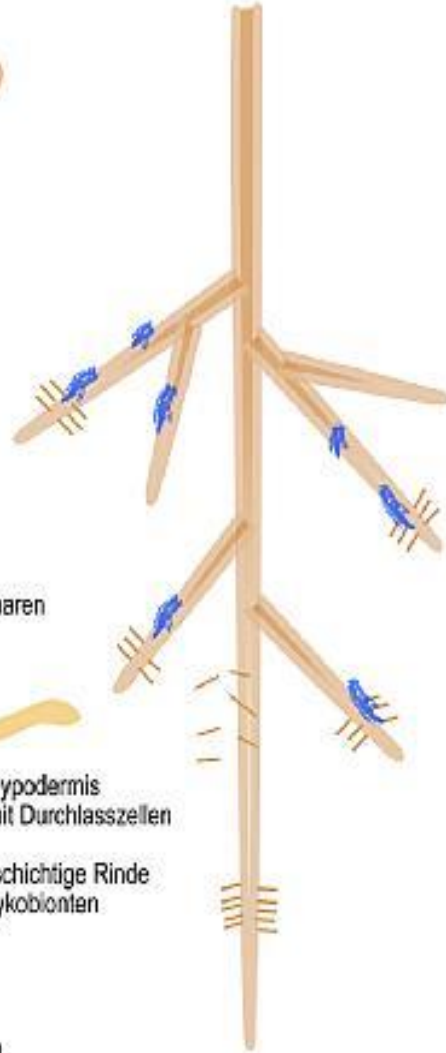
Magnolioides Wurzelsystem



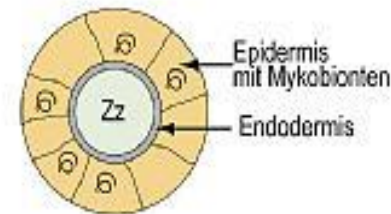
Querschnitt durch häufigen Wurzeltyp bei Blütenpflanzen

arbuskuläre und Orchideen-Mykorrhiza

Graminoides Wurzelsystem



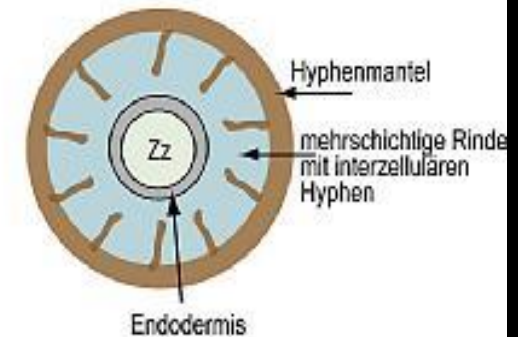
Haarwurzelsystem



Querschnitt durch Haarwurzel der Ericaceae

ericoid Mykorrhiza

Langwurzel-Kurzwurzel System



Querschnitt durch Kurzwurzel eines Nadelbaums

Ektomykorrhiza

Formen der Mykorrhiza

– Endomykorrhiza

- meist zwischen niederen Pilzen und krautigen Pflanzen
- Die Hyphen dringen in die Zellen der Wurzelrinde ein.

– Ektomykorrhiza

- meist zwischen Großpilzen und Waldbäumen
- Die Hyphen dringen nicht in die Zellen der Wurzelrinde ein, sondern befinden sich nur zwischen und außerhalb dieser.

– Ektoendomykorrhiza

- Die Hyphen breiten sich inner- und außerhalb der Wurzelrindenzellen aus.

Endomykorrhiza

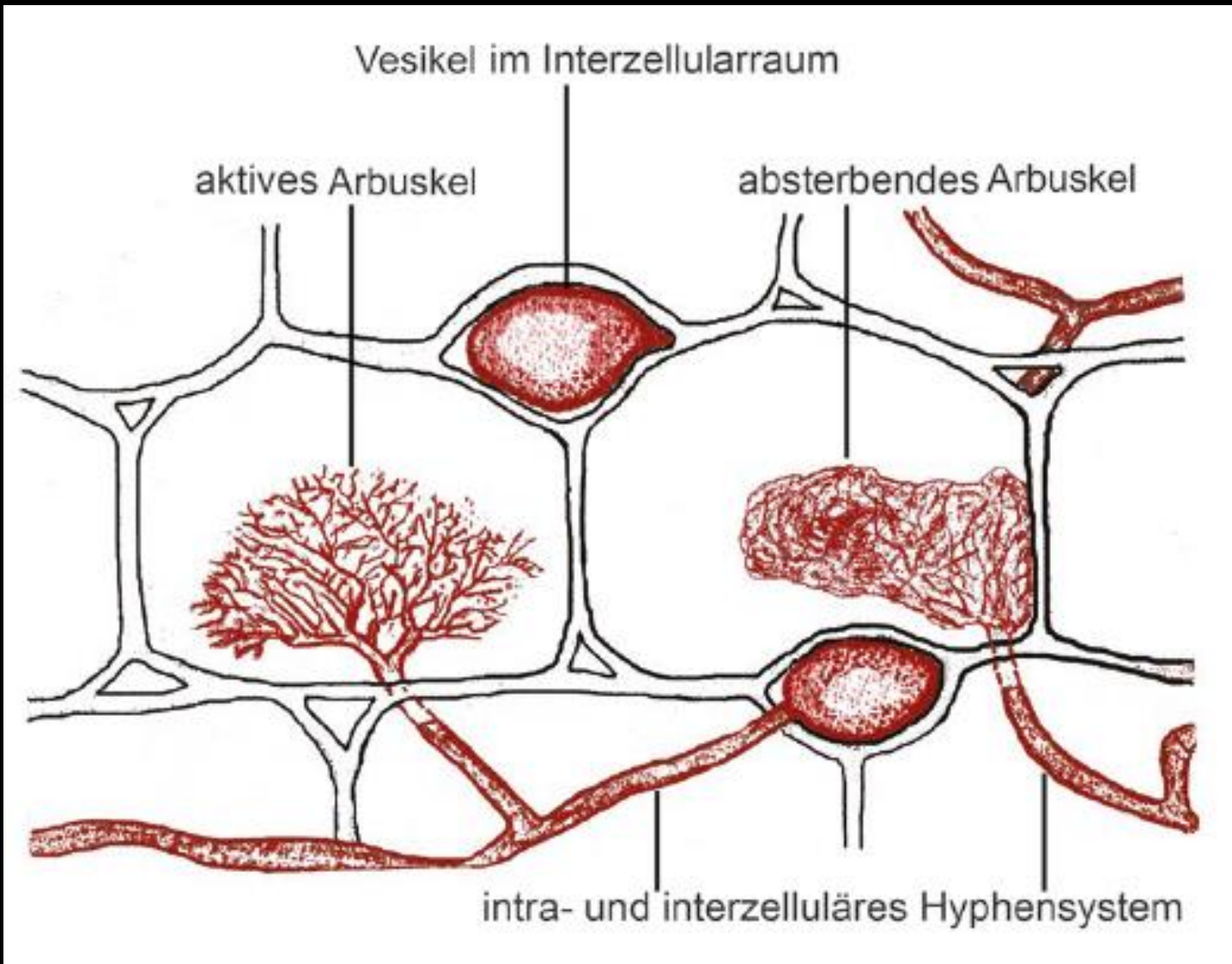
- Kräuter, Stauden, Gräser, Sträucher, Farne, Bärlappe, Lebermoose
- Wintergrünengewächse
- Enziangewächse
- Kulturpflanzen
 - Getreide, Kartoffel, Tomaten, Hülsenfrüchte, Erdbeeren, Obstgehölze u.a.
- Heidekrautgewächse
- Orchideen

Morphologie der Endomykorrhiza

- Die Pilzhypen dringen direkt oder durch Wurzelhaare in die Wurzelrindenzellen ein und verbreiten sich von Zelle zu Zelle.
- Dort bilden sie durch ihr kräftiges und charakteristisches Wachstum **Hyphenknäuel**, durch die der Stoffaustausch vollzogen wird.
- In tieferen Wurzelregionen werden die Hyphen aufgelöst und von der Pflanze „verdaut“.
- **Makroskopisch** unterscheiden sich Endomykorrhizen oft nur wenig von unverpilzten Wurzelspitzen. Kein Myzelmantel.
- **Mikroskopisch** sind die intrazellulären Hyphenknäuel gut nachweisbar. Man erkennt häufig vergrößerte Zellen und vergrößerte Zellkerne.

Arbuskuläre-Mykorrhiza

- bei sehr vielen Pflanzenfamilien, besonders bei den Süßgräsern *Poaceae*, wozu auch das Getreide gehört,
- auch bei Hülsenfrüchten, Gemüse, Obst, Rosen, Lilien, Wegwarte
- Die intrazellulären Hyphenknäuel sind bäumchenartige Gebilde, die **Arbuskeln**.
- Innerhalb der Wurzel und im Boden bildet das Myzel dickwandige Zellen, die **Vesikel**, die als Dauer- und Verbreitungsorgane dienen.
- Die AM-Pilze vermehren sich ausschließlich asexuell, sie bilden keine Fruchtkörper. Es wurden mehr als 200 Arten beschrieben, die zur Abteilung der **Glomeromycota** zusammengefasst werden, benannt nach der Typus-Gattung *Glomus*.



Schematische Darstellung der vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza, Dörfelt et al, Die Welt der Pilze

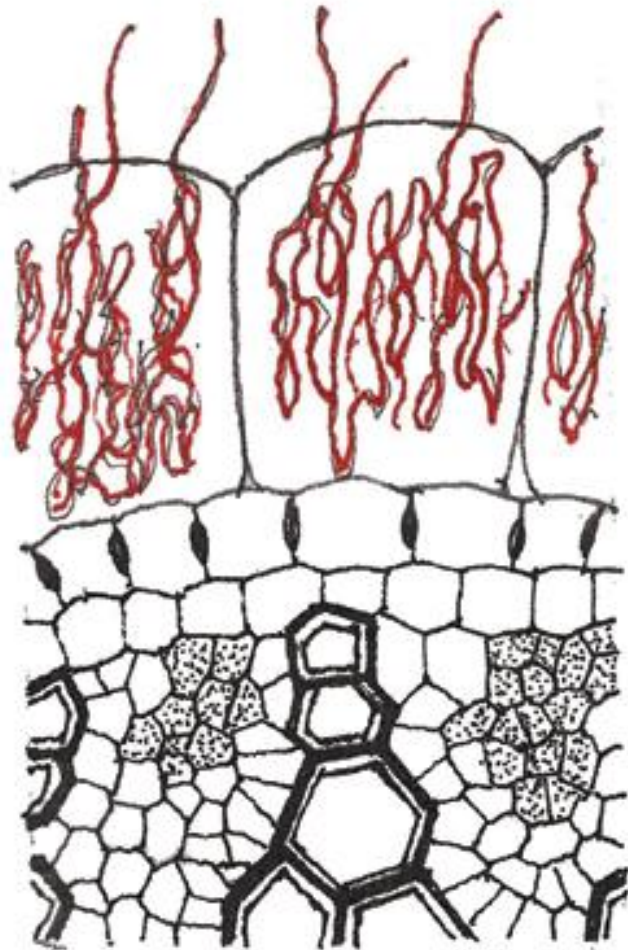


Wegwarte

Ericoide Mykorrhiza

- Rhododendron, Erika, Heidekraut, Preiselbeere
- Dank dieser Symbiose besiedeln die Heidekrautgewächse extrem nährstoffarme Böden in Heide, Moor und oberhalb der Baumgrenze
- Wurzeln mit ericoider Mykorrhiza sind von einem dünnen Pilzgeflecht umgeben, von dem aus der Pilz in einzelne Zellen der Wurzelrinde hineinwächst
- Pilzpartner sind Ascomyceten und Basidiomyceten

ericoide Mykorrhiza



Schematische Darstellung verschiedener Mykorrhizatypen im Querschnitt, Dörfelt et al, Die Welt der Pilze

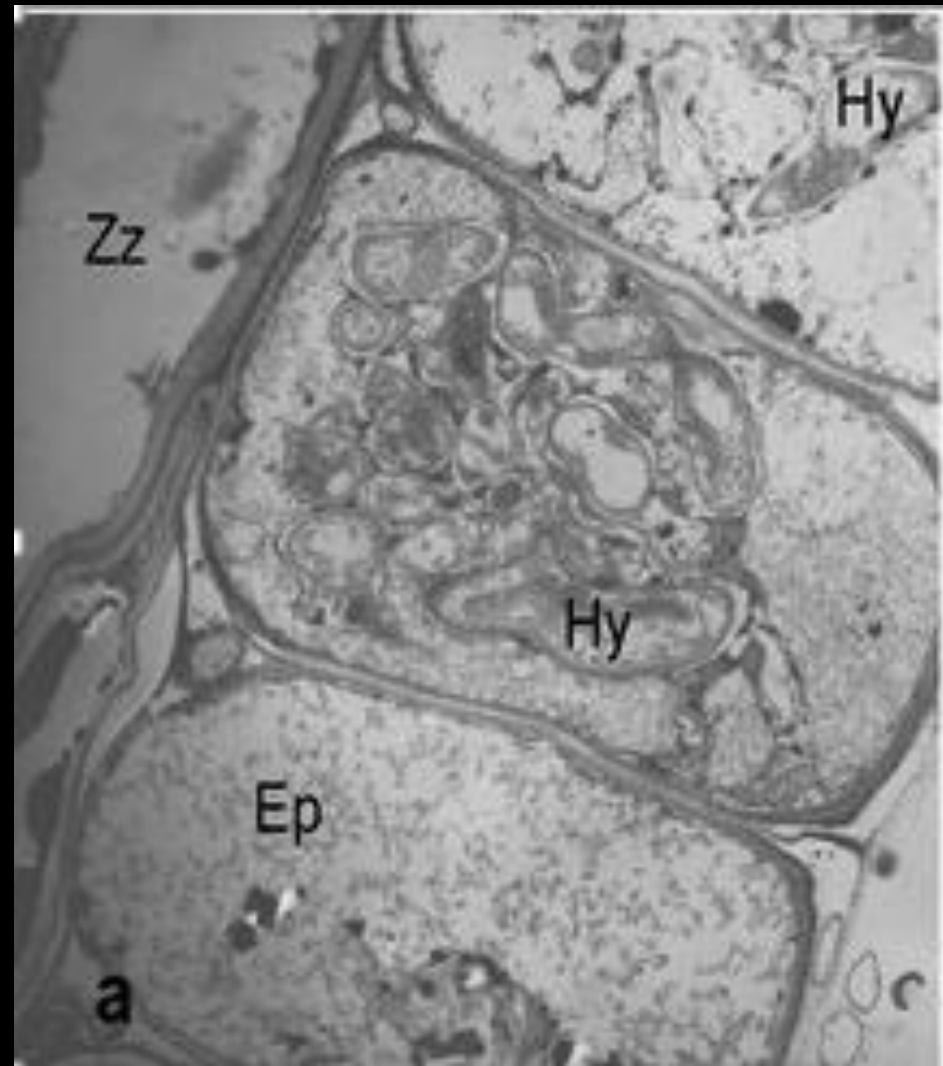


Besenheide



Haarwurzel mit anhaftenden Hyphen

https://de.wikibooks.org/wiki/Datei:Ericaceen_Ascomycet.tif



Ericoide Mykorrhiza von *Calluna vulgaris* (Heidekraut) und *Serendipita* sp.; elektronenmikroskopische Aufnahmen, a Übersicht

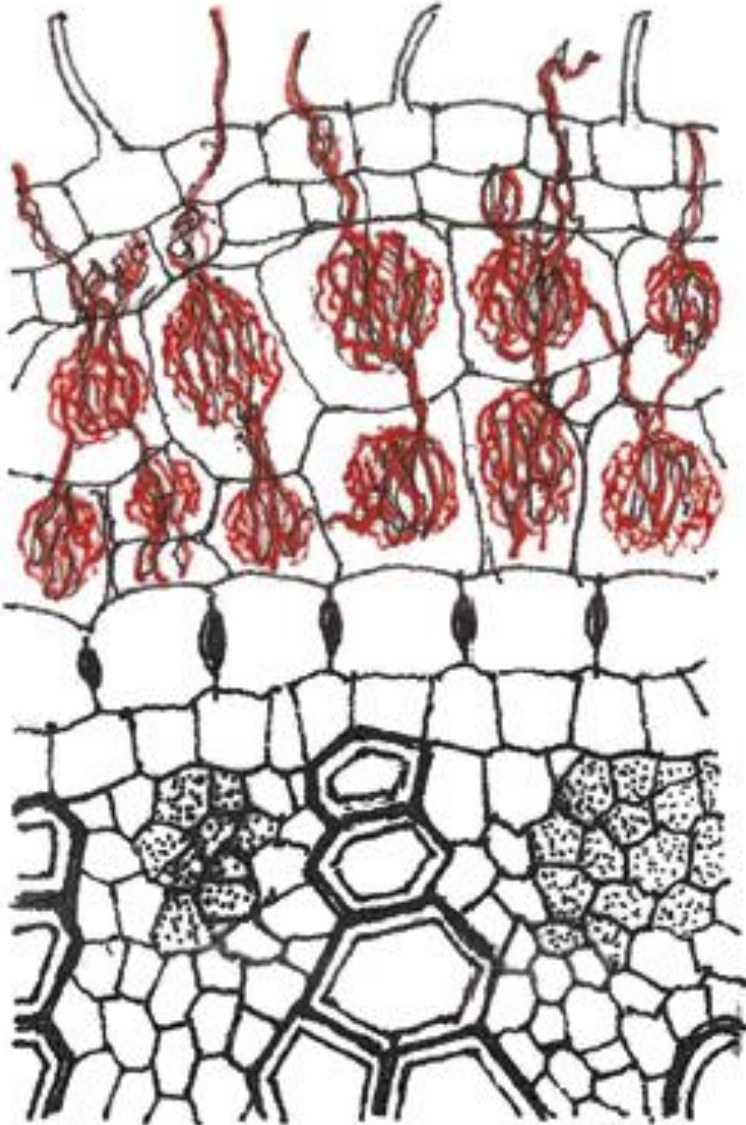
Ep Epidermis, **Hy** Hyphe, **Zz** Zentralzylinder

https://de.wikibooks.org/wiki/Datei:Calluna_Sebacinales.tif

Orchidoide Mykorrhiza

- Die Symbiosepilze sind hier schon **für die Samenkeimung erforderlich**. Sie besiedeln den nur aus wenigen undifferenzierten Zellen bestehenden Embryo und führen ihm organische Nährstoffe aus dem Substrat zu.
- Später infizieren die gleichen oder auch andere Symbiosepilze die Wurzeln bzw. Rhizome in charakteristischer Weise. Sie bilden intrazelluläre Hyphenknäueln in den inneren und äußeren Schichten der Wurzelrinde.
- Pilzpartner bei grünen Orchideen:
bodenbewohnende Arten der Ceratobasidiaceae, Basidiomyceten
- In einigen Fällen fehlen selbst den erwachsenen Orchideen die grünen Blätter. Dann leben sie vollständig parasitär von ihrem pilzlichen Partner.

orchidoide Mykorrhiza



Schematische Darstellung verschiedener Mykorrhizatypen im Querschnitt, Dörfelt et al, Die Welt der Pilze



<https://www.pflanzenforschung.de/de/pflanzenwissen/journal/symbiosen-zwischen-pilz-und-pflanze>

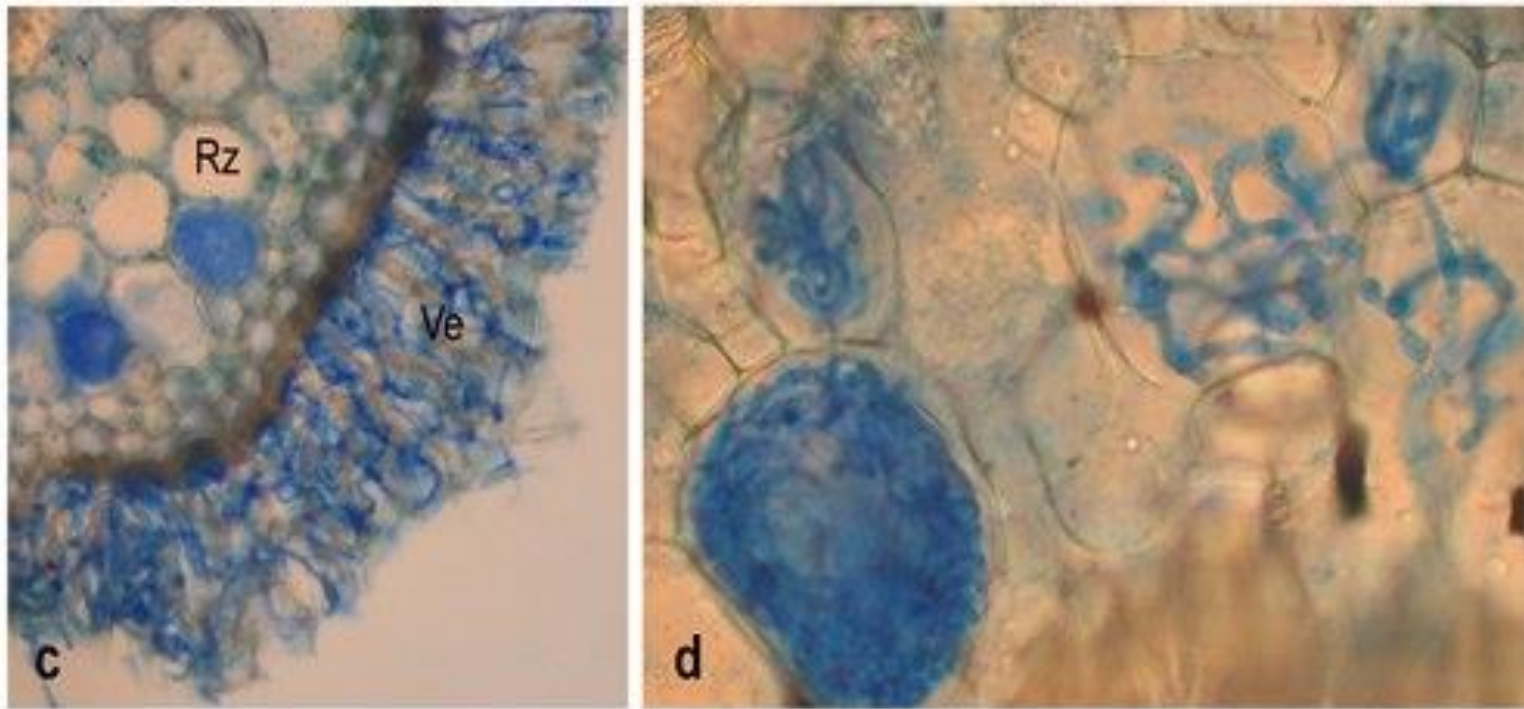


a Epiphytische Orchidee, *Stelis superbiens*,

b Wurzeln der epiphytischen Orchidee haften an der Rinde,

c Querschnitt durch Mykorrhiza mit Hyphen im Velamen V und Hyphenknäueln in der Wurzelrinde Rz,

d Hyphenknäuel vergrößert; Hyphen breiten sich von Zelle zu Zelle aus.



https://de.wikibooks.org/wiki/Datei:Struktur_Orchideenmyk.tif

Ektomykorrhiza

- 80-100 % der Kurzwurzeln eines Baumes sind verpilzt.
- Die Kurzwurzeln besitzen keine Wurzelhaare mehr, sondern sind von einem dichten **Hyphenmantel** umgeben.
- Die **Kurzwurzeln** der Bäume sind **gedrungen bis geschwollen** und oft etwas heller, **Lupe reicht**.
- Im Querschnitt der verpilzten Wurzelzellen ist **mikroskopisch** zu sehen, dass die Pilzhypen zwischen die vergrößerten Zellen der Wurzelrinde eindringen, diese umwachsen und ein charakteristisches Netzwerk bilden. = **Hartig'sches Netz**
 - benannt nach ihrem Entdecker, dem Forstbotaniker Robert Hartig, 1839–1901

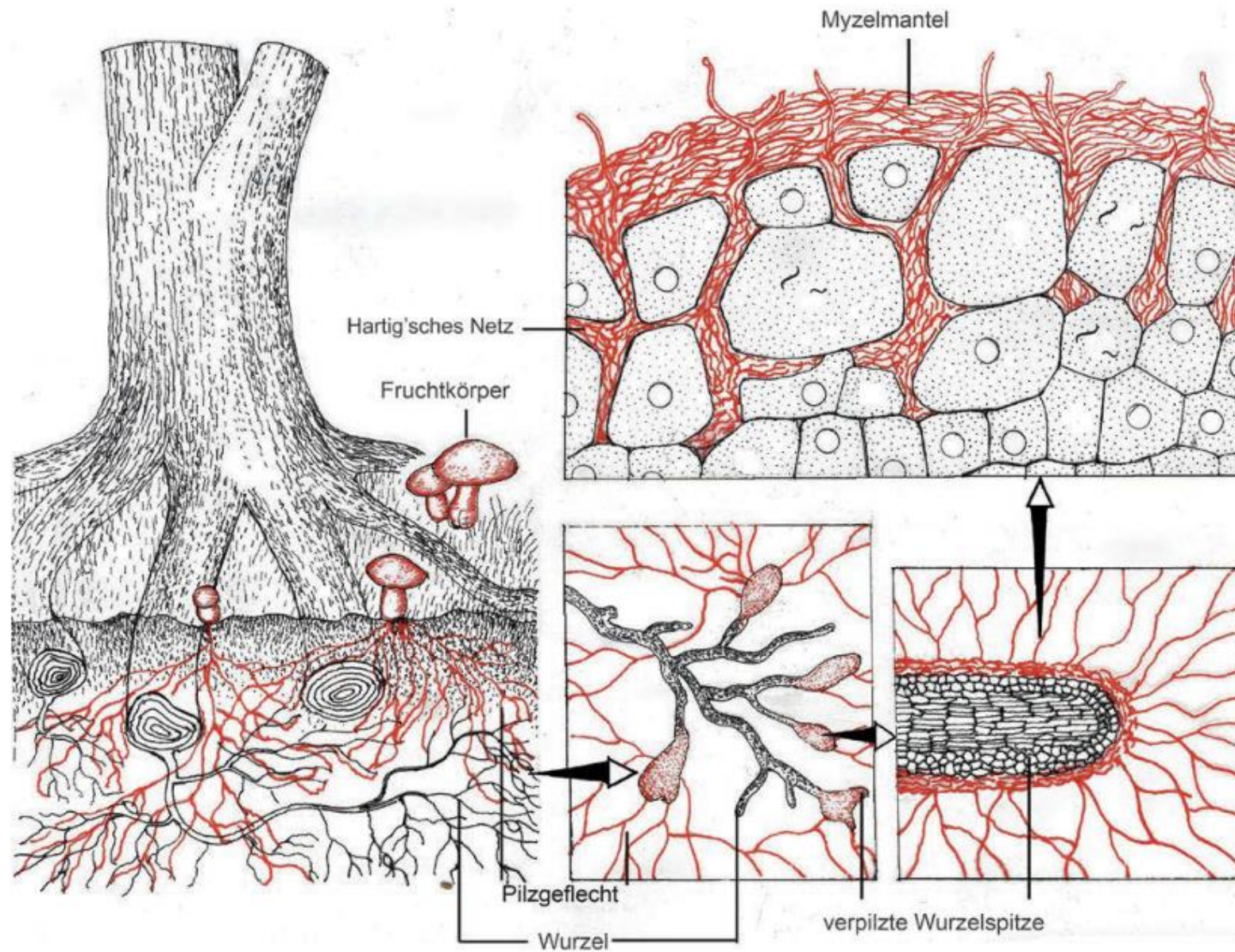
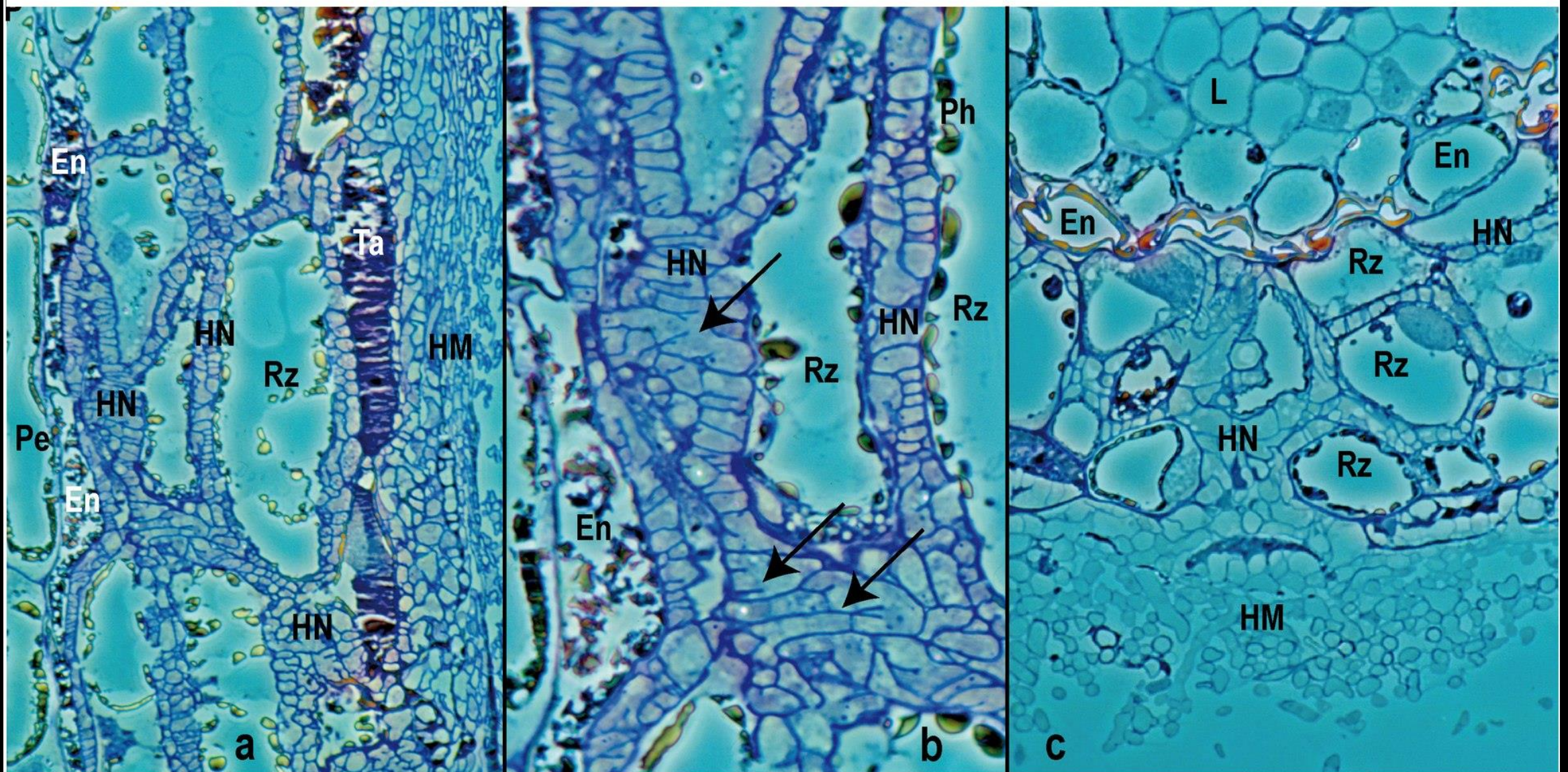
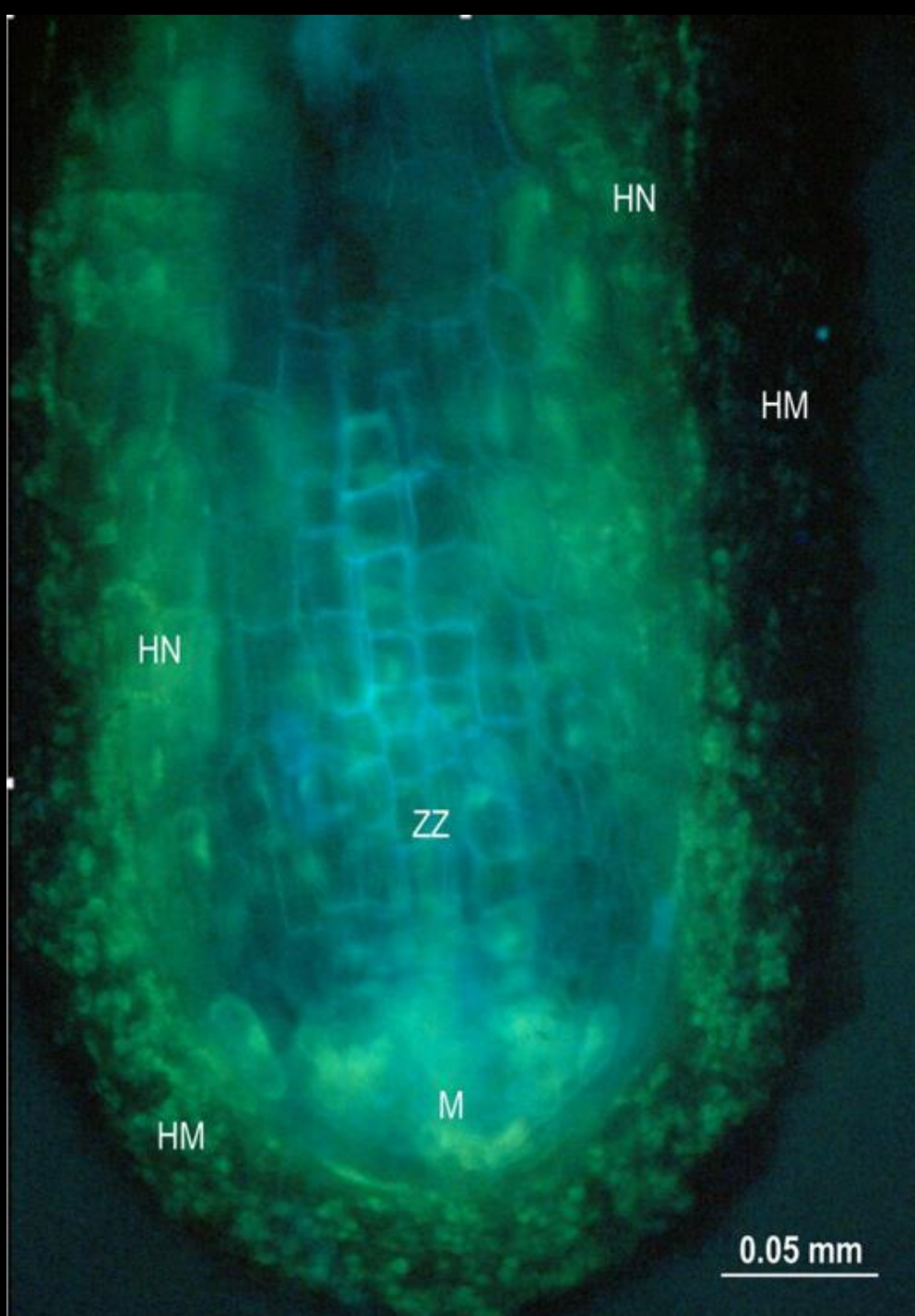


Abb. 4.7 Schematische Darstellung der ektotrophen Mykorrhiza (rot = Pilz, schwarz = Pflanze)

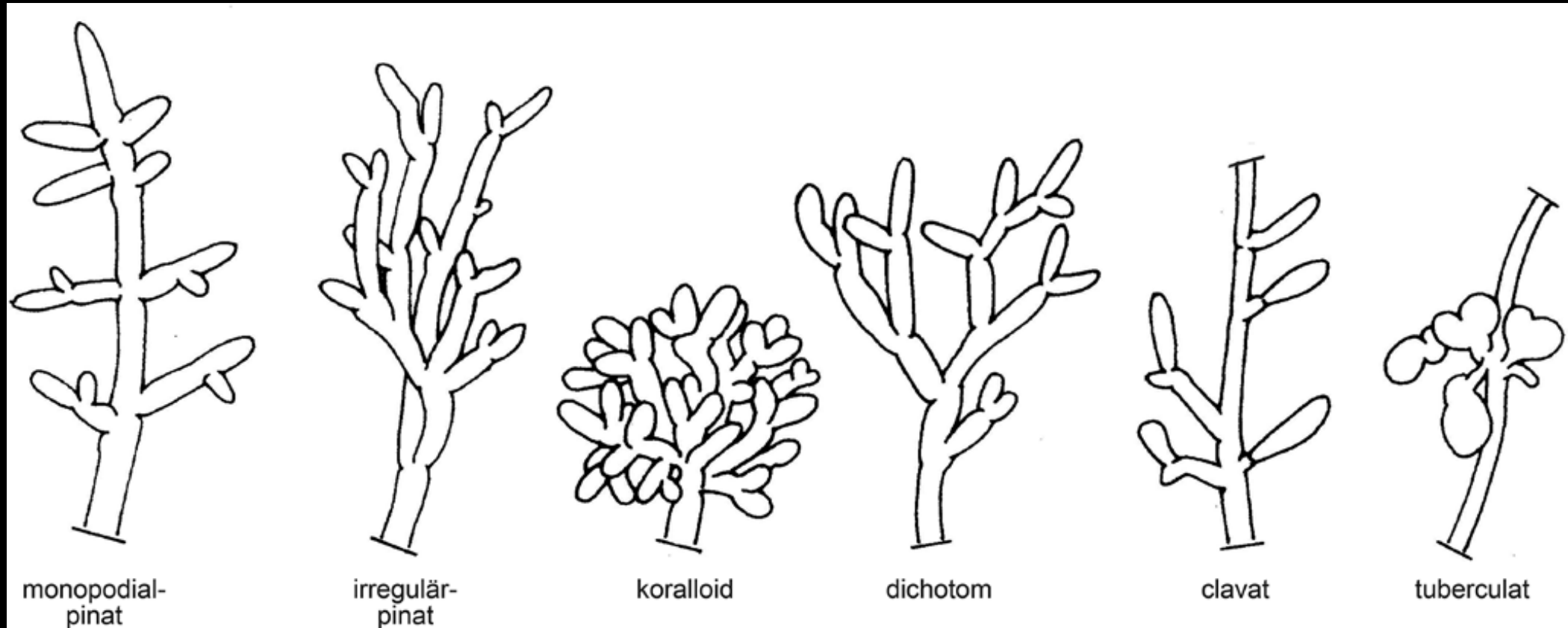


Schnitte durch Ektomykorrhizen a Übersicht, längs, b vergrößerter Ausschnitt, c Querschnitt.
En Endodermis, **HM** Hyphenmantel, **HN** Hartig Netz, **L** Leitgewebe, **Pe** Perizykel, **Ph** Phenoltropfen, **Rz** Rindenzelle, **Ta** Tanninzelle, Pfeile verweisen auf handförmiges Vordringen der Hyphen im HN



Längsschnitt durch Ektomykorrhiza, mit FDA gefärbt.
Meristem (M), distaler Hyphenmantel (HM) und das gesamte Hartigsche Netz (HN) zeigen grüne Vitalfluoreszenz unter UV; HM proximal mit geringer Vitalität. Zentralzylinder (ZZ) mit blauer Autofluoreszenz der Zellwände

Von Ingrid Kottke - Eigenes Werk, CC BY-SA 4.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=49361988>



Schematische Darstellung verschiedener Formen verpilzter Kurzwurzeln, Dörfelt et al, Die Welt der Pilze



Paxillus involutus



Cenococcum geophilum

Lactarius rubrocinctus



Xerocomus sp.

Ektomykorrhizen von Buche

https://de.wikibooks.org/wiki/Datei:ECM-Buche_Filzingen.tif



Ektotrophe Mykorrhiza

(a) an Fichte (*Picea abies*);

(b) an Waldkiefer (*Pinus sylvestris*);

die Spitzen der Langwurzeln (1) sind mykorrhizafrei,

die auszweigenden Saugwurzeln sind
monopodial (2) bzw. koralloid (3)
verzweigt und von Hyphenmänteln umgeben;

abgestorbene Wurzelspitzen sind morsch und werden schwarz (4)

Dörfelt et al, Die Welt der Pilze



<https://www.waldwissen.net/de/lebensraum-wald/baeume-und-waldpflanzen/pflanzenoekologie/mykorrhiza>

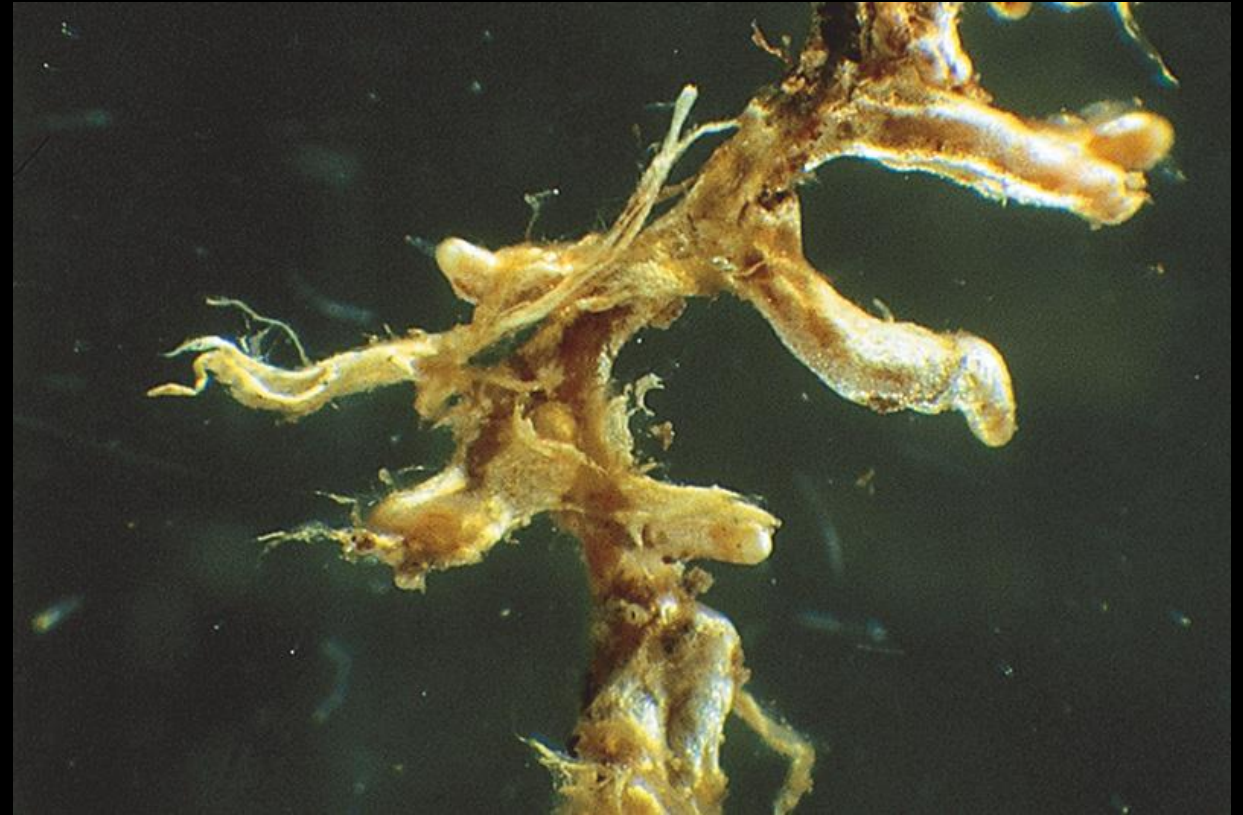


[Mykorrhiza – eine faszinierende Lebensgemeinschaft im Wald \(waldwissen.net\)](http://waldwissen.net)



Fruchtkörper und dazugehörige Mykorrhiza des Zitronentäublings (*Russula ochroleuca*)

<https://www.waldwissen.net/de/lebensraum-wald/baeume-und-waldpflanzen/pflanzenoekologie/mykorrhiza>



Fruchtkörper und dazugehörige Mykorrhiza des Anisklumpfusses (*Cortinarius odorifer*)

<https://www.waldwissen.net/de/lebensraum-wald/baeume-und-waldpflanzen/pflanzenoekologie/mykorrhiza>



© Guenter Albers/Adobe Stock

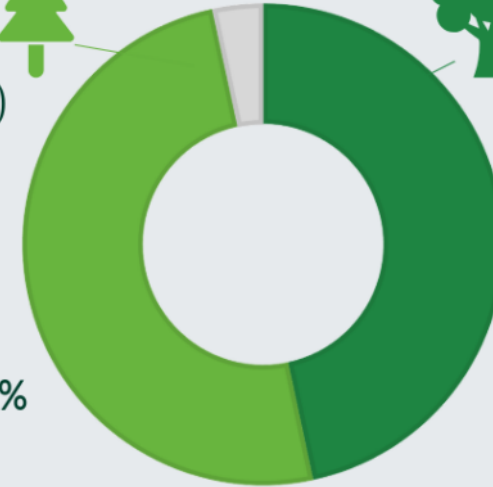
Vierte Bundeswaldinventur im Blick

2022

Nadelbäume
5.479.528 Hektar
50 % (2012: 54%)

- Kiefer: 21,8 %
- Fichte: 20,9 %
- Lärche: 2,9 %
- Douglasie: 2,4 %

Lücke und
Blöße



Laubbäume
5.118.615 Hektar
47 % (2012: 43%)

- Buche: 16,6 %
- Eiche: 11,5 %
- Birke: 4,8 %
- Ahorn: 3,0 %



**Der Nadelbaumanteil
ist seit 2012 gefallen.**



**Der Laubbaumanteil ist
seit 2012 gestiegen.**

Basis: Holzboden, rechnerischer Reinbestand

bmel.de

Ektomykorrhiza

Baumpartner = Phytobiont

stark mykotrophe Arten	schwach mykotrophe Arten	nicht mykotrophe Arten
Tanne , Abies	Ulme , Ulmus	Ahorn , Acer
Lärche , Larix	Linde , Tilia	Eibe , Taxus
Fichte , Picea	Esche , Fraxinus	Maulbeerbaum , Morus
Kiefer , Pinus	Eberesche , Sorbus	Walnuss , Juglans
Douglasie , Pseudotsuga	Kirsche , Pflaume , Prunus	Platane , Platanus
Hemlocktanne , Tsuga	Apfel , Malus	Roßkastanie , Aesculus
Eiche , Quercus	Weißdorn , Crataegus	Robinie , Robinia
Rotbuche , Fagus		Gleditschie
Hainbuche , Caprinus		Wacholder , Juniperus
Pappel , Populus		die meisten Sträucher
Erle , Alnus		
Birke , Betula		
Weide , Salix		

Ektomykorrhiza

Pilzpartner= Mykobiont

Röhrlinge, Aureoboletus, Boletinus, Boletus, Chalciaporus, Gyrodon, Gyroporus, Leccinum, Phylloporus, Porphyrellus, Suillus, Tylopilus, Xerocomus

Ritterlinge, Tricholoma

Risspilze, Inocybe

Fälblinge, Hebeloma

Schleierlinge, Cortinarius, Dermocybe

Schmierlinge, Gomphidius

Wulstlinge, Amanita

Stoppelpilze, Hydnum

Lacktrichterlinge, Laccaria

Täublinge, Russula

Kartoffelboviste, Scleroderma

Milchlinge, Lactarius

Erbsenstreulinge, Pysolithus

Leistlinge, Cantharellus, Craterellus, Gomphus, Pseudocantherellus

Warzenpilze, Thelepora

Hirschtrüffel, Elaphomyces

Schnecklinge, Hygrophorus

Wurzeltrüffel, Rhizopogon

Trüffelartige, Balsamia, Choiromyces, Genabea, Tuber

Pilze Baumpartner- Birke, *Betula*



Birkenpilz, *Leccinum scabrum*

Pilze mit Baumpartner- Espe, *Populus tremula* und Silberpappel, *Populus alba*



Espenrotekappe, *Leccinum aurantiacum*

Pilze mit Baumpartner- Pappel, *Populus canadensis*, *P. nigra*



Rosascheckiger Milchling, *Lactarius controversus*

Pilze mit Baumpartner- Buche, *Fagus*



Graugrüner Milchling, *Lactarius blennius*

Pilze mit Baumpartner- Eiche, *Quercus*



Grüner Knollenblätterpilz, *Amanita phalloides*

auch bei Buche, im Hochgebirge bei Fichte

Pilze mit Baumpartner- Linde, *Tilia*



Großer Rettichfälbling, *Heboloma sinapizans*



auch bei Eiche und Buche

Pilze mit Baumpartner- Fichte, *Picea*



Mohrenkopfmilchling, *Lactarius lignyotus*

Pilze mit Baumpartner- Fichte, *Picea*



Kuhmaul, *Gomphidius glutinosus*

Pilze mit Baumpartner- Fichte, *Picea*



Maggipilz, Bruchmilchling, *Lactarius helvus*

auch bei Kiefer

Pilze mit Baumpartner- Fichte, *Picea*



Orangeroter Ritterling, *Tricholoma aurantium*

Pilze mit Baumpartner- Fichte, *Picea*



Löwengelber Raukopf, *Cortinarius limonius*

Pilze mit Baumpartner- Fichte, *Picea*



Fuchsiges Scheidenstreifling, *Amanita fulva*



auch bei Kiefer und im Laubwald

Pilze Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Heideschleimfuß, *Cortinarius mucosus*

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Gemeiner Erdritterling, *Tricholoma terreum*

auch bei anderen Nadelbäumen

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Ringloser Butterpilz, *Suillus collinitus*

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Kuhröhrling, *Suillus bovinus*



Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Schwarzfaseriger Ritterling, *Tricholoma portentosum*

auch bei anderen Nadelbäumen und selten bei Espen und Birken

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Edelreizker, *Lactarius deliciosus*

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Kupferroter Gelbfuß, *Chroogomphus rutilus*

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Großer Kiefern-schneckling, *Hygrophorus latitabundus*

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Kiefern-Habichtspilz, *Sarcodon squamosus*

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Feinschuppiger Ritterling, *Tricholoma imbricatum*

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Weißbrauner Ritterling, *Tricholoma albobrunneum*

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Gelbblättriger Hautkopf, *Cortinarius croceus* und Blutblättriger H., *C. semisanguineus*

auch bei Fichte

Pilze mit Baumpartner- Kiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. mugo*



Zimtblättriger Hautkopf, *Cortinarius cinnamomeus*

auch bei Fichte

Pilze Baumpartner- Lärche, *Larix*



Orangemilchling, *Lactarius aurantiacus*



auch bei Kiefer und Fichte

Pilze mit zwei Baumpartnern- Fichte und Buche



Königsfliegenpilz, *Amanita regalis*

Pilze mit zwei Baumpartnern- Fichte und Buche



Schönfußröhrling, *Caloboletus calopus*

Pilze mit zwei Baumpartnern- Fichte und Buche



Flockenstieliger Hexenröhrling, *Neoboletus erythropus*

Pilze mit zwei Baumpartnern- Fichte und Birke



Fliegenpilz, *Amanita muscaria*

Pilze mit vielen Baumpartnern



Pantherpilz, *Amanita pantherina*

A photograph of a forest floor. The ground is covered with a dense layer of green moss and scattered dry, brown pine needles. Numerous small, light-colored mushrooms with gills are growing across the mossy surface. The text "Danke für die Aufmerksamkeit !" is overlaid in the center of the image.

**Danke
für die
Aufmerksamkeit !**

Quellen

- **Dietrich, Gerhard; Müller-Hegemann, Annelies (Hrsg.)**, Jugendlexikon Biologie, Bibliographisches Institut Leipzig, 1981
- **Dietrich, Gerhard; Hundt, R.; Kopprasch, G.; Kummer, G.; Lobeck, K.; Meinicke, I.; Stade, R.; Theuerkauf, H.**, Wissensspeicher Biologie, Volk und Wissen, 1983
- **Dörfelt, Heinrich; Görner, Herbert**, Die Welt der Pilze, Urania, 1989
- **Dörfelt, Heinrich; Ruske, Erika; Kästner, Arndt**, Die Welt der Pilze, Springer, 2023
- **Dörfelt, Heinrich; Ruske, Erika**, Morphologie der Großpilze, Springer, 2014
- **Stöcker, Friedrich, W.; Dietrich, Gerhard (Hrsg.)**, Biologie abc, Band 1 und 2, Brockhaus, 1986
- **Michael, Edmund; Hennig, Bruno; Kreisel, Hanns**, Handbuch für Pilzfreunde Band IV, Fischer 1981
- **Sheldrake, Merlin**, Verwobenes Leben, Ullstein, 2021

Quellen

- <https://www.kpluss.com/de-de/geschaeftsfelder-produkte/landwirtschaft/kali-akademie/naehrstoffe/de-phosphor/#auf-einen-blick>, Aufruf 04.02.2024
- <https://www.bmel.de/DE/themen/landwirtschaft/pflanzenbau/bodenschutz/phosphor.html>, Aufruf 04.02.2024
- <https://www.plantura.garden/gartenpraxis/duenger/phosphatduenger>, Aufruf 04.02.2024
- <https://www.duenger-und-erde.de/hintergrundwissen/pflanzen-naehrstoffe.html>, Aufruf 04.02.2024
- <https://www.canna-de.com/articles/phosphor-mangelerscheinungen>, Aufruf 04.02.2024
- <https://studyflix.de/biologie/dna-einfach-erklart-4092>, Aufruf 11.02.2024
- <https://www.waldwissen.net/de/lebensraum-wald/baeume-und-waldpflanzen/pflanzenoekologie/mykorrhiza>, Aufruf 11.02.2024
- https://de.wikibooks.org/wiki/Mykorrhiza_%E2%80%93_Pilz-Wurzel-Symbiosen/_Die_Strukturen, Aufruf 11.01.2025
- <https://www.pflanzenforschung.de/de/pflanzenwissen/journal/symbiosen-zwischen-pilz-und-pflanze>, Aufruf 11.01.2025
- <https://www-archiv.fdm.uni-hamburg.de/b-online/myco/index.html>, Aufruf 11.01.2025
- <https://www.yara.de/pflanzenernaehrung>, Aufruf 18.01.2025
- <https://www.wald.de/waldwissen/ergebnisse-4-bundeswaldinventur>, Aufruf 18.01.2025
- <https://www.chemie.de/lexikon/Chlorophyll.html>, Aufruf 03.03.2025

Anhang -Details

- 1) Stoffaustausch
- 2) Evolution der Mykorrhiza
- 3) Verteilung verschiedener Mykorrhizaformen auf der Erde
- 4) Verschiedene Formen der Mykorrhiza
- 5) Feinwurzelsysteme und Mykorrhizierung
- 6) Arbuskuläre Mykorrhiza
- 7) Ericoide Mykorrhiza
- 8) Orchidoide Mykorrhiza
- 9) Ektomykorrhiza

Stoffaustausch-Details

- Der symbiotische Pilz unterstützt in dieser Lebensgemeinschaft die Pflanze bei ihrer Wasser- und Nährstoffversorgung. Sein Myzel fungiert als „verlängerter Arm“ der Pflanzenwurzel.
- Das weitläufig den Boden durchwachsende Pilzgeflecht vermag viel effektiver als die kurzen Saugwurzeln der Pflanze große Räume des Bodens zu durchdringen und als Nahrungsquelle zu erschließen; denn die aufnahmefähige Oberfläche des feinen und weitverzweigten Systems von Hyphen ist um ein Vielfaches größer als die nährstoff- und wasseraufnehmenden Teile des Wurzelsystems der Pflanzen, das sind die Wurzelhaare der Feinwurzeln.
- Der heterotrophe Pilz erhält im „Gegenzug“ durch das Bündnis die lebensnotwendigen organischen Stoffe als Quelle seines Energie- und Stoffhaushalts. Das Blattwerk der Pflanze kann man als pflanzliche „Fabrik“ mit intensiver Ausnutzung der Energiequelle Sonnenlicht ansehen, als primäre Produktionsstätte der organischen Stoffe, die von den vielen heterotrophen Organismen, wie Pilzen, Bakterien und Tieren, nicht selbst synthetisiert werden können.

Evolution der Mykorrhiza –Details

- Die Mykorrhiza begleitet die Pflanzen seit der Eroberung des Festlandes, seit 0,5 Milliarden Jahren.
- **Präkambrium** - 4,6 Milliarden Jahren bis 570 Millionen Jahren vor unserer Zeit Entstehung der Erde und ersten Lebens im Meer
- **Erdaltertum** (Paläozoikum) - 570 bis 250 Millionen Jahren vor unserer Zeit Leben geht an Land, arbuskuläre Mykorrhiza
- **Erdmittelalter** (Mesozoikum) - 250 bis 65 Millionen Jahren vor unserer Zeit Zeit der Dinosaurier und Nacktsamer, Ektomykorrhiza seit ca. 130 Millionen Jahren= Zeit als sich die wichtigsten Nadelbäume entwickelten, andere Nacktsamer gab es bereits seit 240 Millionen Jahren
- **Erdneuzeit** (Neozoikum) - von 65 Millionen Jahren v.u.Z. bis heute Zeit nach Aussterben der Dinosaurier; jetzt Säugetiere und Bedecktsamer, Mykorrhiza bei Orchideen und Heidekrautgewächsen sind junge Symbiosen der Bedecktsamer, Bedecktsamer gibt es erst seit 110 Millionen Jahren

Verteilung verschiedener Mykorrhizaformen auf der Erde- Details

- **Drei verschiedene Mykorrhizaformen** prägen das Bild unseres Planeten. Welche Form an einem bestimmten Standort vorherrscht, entscheiden die Umweltbedingungen:
- Die **arbuskuläre Mykorrhiza** ist angepasst an gut mineralisierte Böden, mit Phosphat als limitierenden mineralischen Nährstoff. Diese Vorliebe stammt vermutlich noch aus der Zeit der Eroberung des Festlands durch die Pflanzen.
 - An vielen etwas wärmeren Standorten, in Steppen, Wiesen und auch in den Tropen, zersetzen Mikroorganismen abgestorbenes Pflanzenmaterial sehr schnell. Auf diese Weise werden die darin enthaltenen Nährstoffe wieder freigesetzt und stehen den Pflanzen zur Verfügung. Unter diesen Bedingungen wird Phosphat zum limitierenden Nährstoff, weil es leicht als schwerlösliches Kalziumphosphat ausfällt. Arbuskuläre Mykorrhizapilze transportieren auch andere Nährstoffe, aber das Phosphat dürfte bei dieser Symbiose im Vordergrund stehen. Die Pilze liefern es den Pflanzen aus Bodenbereichen, die die Wurzeln nur schwer erreichen. Vermutlich lösen sie auch schwerlösliche Phosphatdepots im Boden auf und machen sie so verfügbar für die Pflanzen.

Verteilung verschiedener Mykorrhizaformen auf der Erde- Details

- Die **Ektomykorrhiza** findet man vor allem in den Wäldern gemäßigter und kalter Zonen: Hier wird abgestorbenes Pflanzenmaterial nur unzureichend abgebaut – der Stickstoff wird damit zum limitierenden Faktor für das Pflanzenwachstum.
 - In den Wäldern unserer gemäßigten Breiten und kälterer Gegenden zersetzen sich abgeworfene Blätter und Nadeln nur langsam und unvollständig – auf dem Waldboden entsteht eine Schicht Mull, unzersetztes organisches Material. Größere Mengen Stickstoff bleiben in dieser Schicht gebunden, deswegen wird dieses Element zum limitierenden Nährstoff. Die Aufgaben für die Pilze ändern sich also im Vergleich zu denen im Grasland: Der Pilz muss die Pflanze in erster Linie mit Stickstoff beliefern und er muss diesen Nährstoff nach Möglichkeit aus der Mullschicht herauslösen.
- Die **ericoiden Mykorrhiza** existiert in Mooren und die Heidezonen oberhalb der Baumgrenze. Hier ist noch weniger Stickstoff.
 - An besonders feuchten, kalten oder trockenen Standorten funktioniert der Abbau von abgestorbenem Pflanzenmaterial noch viel schlechter als im Waldboden – es mangelt extrem an Nährstoffen und eine mächtige Schicht unzersetzten organischen Materials bedeckt den Boden. An diese Situation haben sich die ericoiden Mykorrhizapilze angepasst, die selbst schlecht erreichbare mineralische Nährstoffe aufschließen und den Pflanzen zur Verfügung stellen.

Verschiedene Formen der Mykorrhiza - Details

- Das Zusammenleben von Pilz und Pflanze gestaltet sich sehr vielseitig.
 - Den höchsten Verbreitungsgrad hat die Arbuskuläre Mykorrhiza. Etwa 80% aller Landpflanzen bilden diese Form.
 - Die Ektomykorrhiza, die wir bei vielen Bäumen unserer Wälder finden, folgt der Arbuskulären Mykorrhiza.
 - Als spezielle Anpassung an die kargen Bedingungen in Mooren oder der Heidezone im Gebirge entwickelte sich die Ericoide Mykorrhiza.
 - Bei der Monotropoiden Mykorrhiza und bei den Orchideen leben die Pflanzen auf Kosten der Pilze (Parasitismus).
 - Weitere spezielle Formen sind die Ektendomykorrhiza und die Arbutoide Mykorrhiza.
- **Arbutoide Mykorrhiza** (lat. arbutus = Erdbeerbaum)
 - Sonderform der Ektendomykorrhiza, bei Pflanzen (z.B. dem Erdbeerbaum) der Unterfamilie Arbutoideae der Pflanzenfamilie Ericaceae
 - Die Pilzhyphe dringen in die Wurzel-Rindenzellen ein. Sie bilden aber auch das für die Ektomykorrhiza charakteristische Hartigsches Netz und den Hyphenmantel.

Verschiedene Formen der Mykorrhiza – Details

– Monotropoide Mykorrhiza

- Die Familie der Monotropaceen (Ordnung Ericales) umfasst eine kleine Gruppe chlorophyllfreier Pflanzen (**Bekanntes Beispiel: Fichtenspargel/Monotropa hypopitys**). Diese heterotrophen Pflanzen ernähren sich unter anderem auf Kosten von Mykorrhizapilzen Parasitismus.
- H. Rylands beschrieb bereits 1842, dass die Wurzeln des Fichtenspargels von Pilzhyphen umspunnen sind. Diese Pilze sind in den meisten Fällen Ektomykorrhizapilze. Sie bilden ein Hartigsches Netz zwischen den Wurzelrindenzellen der Monotropaceen und wachsen auch in einzelne Zellen der Epidermis ein.
- Bereits 1881 wurde die Hypothese aufgestellt, die Monotropaceen könnten über das Mycel eines Mykorrhizapilzes Nährstoffe (mineralische Nährstoffe und Kohlenhydrate) von benachbarten Pflanzen beziehen (Epiparasitismus). Anfang der 1960er Jahre wurde diese Hypothese mit Hilfe von radioaktiven Isotopen bestätigt.

Feinwurzelsysteme und Mykorrhizierung-Details

- Morphologisch unterscheidet man die Feinwurzelsysteme als magnolioid (magnolienartig), graminoid (grasartig), als Haarwurzeln und als heterorhiz, d. h. aus Lang- und Kurzwurzeln zusammengesetzt. Die Morphologie des Wurzelsystems gibt bereits Hinweise auf die jeweilige Mykorrhiza-Assoziation.
- **Magnolioid Wurzelsysteme** sind relativ dick (0.3 bis 2 mm Durchmesser), wenig verzweigt und bilden selten Wurzelhaare. Sie sind typisch für Magnoliengewächse und viele tropische Baumarten sowie für Liliengewächse und Orchideen. Magnolioid Wurzeln bilden arbuskuläre Mykorrhizen mit Glomeromycota oder Orchideen-Mykorrhizen mit Basidiomycota.
- **Graminoid Wurzelsysteme** sind „grasartig“ fein (< 0.3 mm Durchmesser), vielfach verzweigt und meist gut mit Wurzelhaaren ausgestattet. Sie sind unter den Blütenpflanzen weit verbreitet und werden von Glomeromycota mykorrhiziert.
- **Ericoid Wurzelsysteme** haben sehr feine und lange Haarwurzeln. Die Wurzeln bestehen nur aus einer Zelllage (Epidermis) um den aus wenigen oder gar nur einer Zellreihe gebildeten Zentralzylinder und bilden keine Wurzelhaare.
- **Heterorhize Wurzelsysteme** bestehen aus Trägerwurzeln mit unbegrenztem und Seitenwurzeln mit sehr begrenztem Wachstum. Nur Letztere werden von Basidiomycota und Ascomycota mykorrhiziert und sind die Voraussetzung für die Bildung von Ektomykorrhizen und arbutoide Mykorrhizen.
 - Kiefern (Pinus spp.) haben gabelförmig verzweigte, Bärentrauben (Arctostaphylos spp.) und Erdbeerbaum (Arbutus unedo) kreuzförmig verzweigte Kurzwurzeln. Ein extrem heterorhizes Wurzelsystem stellen die an langen Trägerwurzeln, perlschnurartig aufgereihten, knöllchenförmigen Kurzwurzeln ohne Wurzelhaare der Podocarpaceae, Araucariaceae, Phyllocladaceae und einiger Casuarinaceae dar. Diese „knöllchenartigen“ Wurzeln bilden arbuskuläre Mykorrhiza mit Glomeromycota.

Arbuskuläre Mykorrhiza-Details

- **älteste Form** der Mykorrhiza, entsteht mit dem an Land gehen der Pflanzen
- Heute bilden 80 % aller untersuchten Blütenpflanzen Arbuskuläre Mykorrhizen, die Symbioseform findet sich ebenso bei anderen großen Pflanzenabteilungen wie etwa den Farnen oder den Moosen.
- Vor allem Pflanzen mit dicken, kurzen Wurzeln und wenig Wurzelhaaren neigen zur Mykorrhiza, da ihr eigenes Wurzelsystem nur einen kleinen Teil des umgebenden Bodens erreicht.
- Als Symbiosepartner steht der sehr großen Anzahl von Pflanzen nur die kleine Ordnung Glomerales aus der Klasse der Jochpilze gegenüber.

Arbuskuläre Mykorrhiza-Details

- Die Kolonisierung der Pflanzenwurzel durch den Pilz beginnt mit der Keimung einer Pilzspore.
- Die entstehende Hyphe muss eine Wurzel finden und in sie eindringen. Innerhalb der Wurzel besiedelt der Pilz die Rinde, dringt in einzelne Zellen ein und bildet dort spezielle Strukturen, die den Austausch von Nährstoffen erlauben.
- Der Pilz baut die Kohlenhydrate der Pflanze um und lagert sie teilweise in Form von Lipiden innerhalb von Speichervesikeln in der Wurzel.
- Abschließend entstehen innerhalb oder außerhalb der Wurzel neue Sporen.

Arbuskuläre Mykorrhiza-Details

- In der Wurzel bleibt das Wachstum des Pilzes auf die beiden äußeren Schichten Rhizodermis und Rinde beschränkt – der Pilz besiedelt nicht den Zentralzylinder und auch nicht die Wurzelspitze, wo sich das für das Wurzelwachstum wichtige Apikalmeristem befindet.
- Zwei verschiedene Formen des Wachstums innerhalb der Wurzel sind bekannt. Je nach Pflanzenart kann eine dieser beiden Formen überwiegen.
 - In der äußeren Rinde wächst der Pilz oft direkt von Zelle zu Zelle und bildet in den einzelnen Zellen mehr oder weniger ausgeprägte Hyphenschlaufen.
 - In der inneren Rinde hingegen beobachtet man eher Hyphen zwischen den Zellen. Diese Hyphen laufen parallel zur Wurzelachse, von ihnen ausgehend wächst der Pilz in einzelne Rindenzellen hinein. Hierbei bildet er kleine Bäumchen, indem er seine Hyphe immer weiter aufgabelt. Diese Arbuskel sind besonders charakteristisch für die Arbuskuläre Mykorrhiza und gaben ihr deshalb den Namen.

Arbuskuläre Mykorrhiza-Details

- Pflanzen benötigen eine ganze Reihe von Nährstoffen aus dem Boden: Am wichtigsten sind die Elemente Phosphor und Stickstoff. Stickstoff ist im Pflanzengewebe in zehnmal größerer Menge eingebaut als Phosphor, die Pflanze braucht entsprechend mehr davon. In vielen Böden allerdings ist Stickstoff in ausreichender Menge gut erreichbar vorhanden. Phosphor hingegen ist in Form schwerlöslicher Mineralien gebunden und daher für die Pflanze kaum verfügbar. Dieses Element wird deswegen zum limitierenden Faktor für das Pflanzenwachstum.
- Arbuskuläre Mykorrhiza kann zwar auch die Stickstoffaufnahme verstärken, vor allem aber verbessert sie die Versorgung der Pflanze mit Phosphaten, indem sie den Einzugsbereich der Pflanze für Phosphate vergrößert. Beim Auflösen der schwerlöslichen Phosphatmineralien helfen wahrscheinlich spezielle Bakterien den Mykorrhizapilzen.

Arbuskuläre Mykorrhiza-Details

- Die AM-Pilze besitzen coenocytische (unseptierte) Hyphen, die im Inneren von Wurzelrindenzellen bäumchenartige Verzweigungen (Arbuskel) bilden, an denen der Stoffaustausch stattfindet. Zudem findet man meist in tieferen Schichten der Wurzelrinde bläschenartige Hyphenenden im Interzellularbereich, die als Vesikel beschrieben sind.
- Die AM-Pilze vermehren sich ausschließlich asexuell, sie bilden keine Fruchtkörper. Es wurden mehr als 200 Arten beschrieben, die zur Abteilung der *Glomeromycota* zusammengefasst werden, benannt nach der Typus-Gattung *Glomus*.
- Die Vesikel sind als fakultativ vorkommende Ansätze von Sporen zu verstehen.
- Für die Pilze der AM ist diese Partnerschaft mit Pflanzen lebensnotwendig, für die Pflanzen hingegen nicht. In mehr als 80 % aller terrestrischen Pflanzen kommt AM vor. Auch viele Gehölze besitzen neben der oben beschriebenen ektotrophen Mykorrhiza zusätzlich diese endotrophe arbuskuläre Mykorrhiza. In vielen, als „anektotroph“ charakterisierten Bäumen wurde AM gefunden.

Ericoide Mykorrhiza - Details

Überleben im Moor

- Kälte, Nässe, Trockenheit oder extreme pH-Werte führen dazu, dass Mikroorganismen totes Pflanzenmaterial nicht mehr richtig aufschließen. Es entsteht eine dicke Schicht organischen Materials auf der Oberfläche des Bodens.
- Die meisten Pflanzen können auf die Nährstoffe innerhalb dieser Schicht nicht zugreifen, der für sie lebensnotwendige Stickstoff wird knapp.
- Daher senken die Pflanzen ihren Stickstoffverbrauch: Sie bauen vermehrt stickstofffreie Fasermaterialien wie Cellulose oder Lignin in ihre Strukturen ein.
- Das faserreiche Pflanzenmaterial lässt sich durch Mikroorganismen noch schlechter zersetzen und abbauen – der verwertbare Stickstoff im Boden nimmt weiter ab.

Ericoide Mykorrhiza - Details

Wie kann die Pflanze diesen Teufelskreis durchbrechen?

- Fleischfressende Pflanzen wie die Venusfliegenfalle decken ihren Stickstoffbedarf durch den Verzehr von Insekten.
- Andere Pflanzen gehen eine Partnerschaft mit spezialisierten Bakterien, so genannten Rhizobien ein, und fixieren in Symbiose mit diesen Bakterien den Stickstoff der Atmosphäre.
- Einen dritten Weg beschreiten die Pflanzen mit Ericoider Mykorrhiza. Ihre Pilzpartner können selbst der torfigen Schicht schlecht abbaubaren Pflanzenmaterials gewisse Mengen an Nährstoffen entreißen.

Ericoide Mykorrhiza- Details

- Die Pflanzen, die mit Hilfe ihrer Pilzpartner ihr unwirtliches Habitat besiedeln, stammen aus der Ordnung Ericales; genauer gesagt aus den Pflanzenfamilien der Ericaceen (Nordhalbkugel) und der Empetraceen und Epacridaceen (Südhalbkugel).
- Die Pilzpartner für die Ericoide Mykorrhiza sind zur Zeit noch nicht sehr gut charakterisiert. Sie gehören zu den Ständerpilzen und zu den Schlauchpilzen.
- Bei den Strukturen steht die Ericoide Mykorrhiza zwischen der arbuskulären und der Ektomykorrhiza:
Sie umhüllt die Wurzel einerseits mit einem lockeren Hyphengeflecht (ähnlich wie die Ektomykorrhiza). Sie dringt aber auch in die einzelnen Zellen ein (ähnlich wie die arbuskuläre Mykorrhiza)

Orchidoide Mykorrhiza- Details

- Orchideensamen sind sehr klein; die Mutterpflanze gibt dem Embryo nur sehr wenige Reservestoffe mit auf den Weg. Also muss sich das junge Pflänzchen selbst um die Ernährung kümmern.
- Der Embryowächst nicht viel, sondern wartet ab, bis eine passende Pilzhyphe vorbeikommt.
 - Entweder gelingt es dem Embryo, den Pilz innerhalb einiger Zellen einzugrenzen, dann ist das Überleben der jungen Pflanze gesichert.
 - Oder die Eingrenzung versagt, der Pilz durchwuchert den gesamten Embryo und der stirbt ab.
 - Als dritte Möglichkeit kann der Embryo den Pilz auch aussperren. Um weiter wachsen zu können, muss die Pflanze früher oder später aber einen geeigneten Pilzpartner finden.
- Der Ausgang der Besiedlung ist völlig ungewiss und hängt von Kleinigkeiten ab. Deswegen ist es so schwierig, Orchideensamen zum Wachsen zu bringen.

Orchidoide Mykorrhiza- Details

- Zum Auskeimen des Samens wird ein Pilz gebraucht Es ist nicht die Symbiose in einer Mykorrhiza, die die Originalität der Orchideen ausmacht, sondern eine frühzeitige und notwendige Vergesellschaftung mit Pilzen schon beim Auskeimen. Die große Familie der Orchideen ist in dieser Hinsicht von einer bemerkenswerten Homogenität.
- Die Samenkörner sind tatsächlich sehr klein. Das schwarze Pulver, das man aus Vanilleschoten gewinnt, mag dafür ein Beispiel sein: die Länge variiert zwischen 0.05 und 6 mm; am häufigsten findet man Samen im Zehntelmillimeter-Bereich und mit Gewichten zwischen 0.31 bis 24 Mikrogramm.
- Obschon diese Eigenschaften die Erzeugung von Samen in großer Zahl, bis zu 4 Millionen pro Frucht, begünstigt und ihre Verbreitung durch Wind ermöglicht, gibt es doch ein Problem: der Samen hat fast keine Nährstoffe. Darüber hinaus enthält der Samen auch keinen Embryo, im Gegensatz zu anderen Pflanzen, nur eine einfache Anhäufung von nicht differenzierten Zellen.
- Nur die Besiedlung mit einem Pilz ermöglicht das Auskeimen, weil dadurch die notwendigen Nährstoffe bereit gestellt werden.

Orchidoide Mykorrhiza- Details

- Hat sich die Symbiose erst etabliert, besiedelt der Pilz die Rindenzellen der Wurzel, wobei die Pilzstrukturen nach einer gewissen Zeit von der Pflanze aufgelöst, verdaut werden. Die Pflanze gelangt aber nicht nur durch diesen Verdauung an Nährstoffe des Pilzes, sie entzieht ihm auch auf andere, bislang ungeklärte Art und Weise Substanzen.
- Woher der Pilz selber die Nährstoffe erhält, spielt für die Pflanze keine Rolle; entweder entstammen sie dem Abbau organischer Substanzen im Boden, oder der Mykorrhizasymbiose mit einer anderen Pflanze. Im zweiten Fall überträgt der Pilz die Nährstoffe von dieser anderen Pflanze auf die Orchidee. Man bezeichnet diese Ernährungsweise der Orchidee als Epiparasitismus.

Orchidoide Mykorrhiza- Details

- Die Wurzeln der Orchideen entsprechen anatomisch dem magnolioiden Typ. Sie sind relativ dick mit wenigen oder fehlenden Wurzelhaaren und mehreren Lagen großer Rindenzellen.
- Die Wurzeln tropischer, epiphytischer Orchideen haben oft verzweigte Wurzeln, mit denen sie sich am glatten Baumstamm oder Ast verankern. (Abbildung 7.2.17a und b).
- Zusätzlich bilden diese Orchideen eine mehrschichtige Epidermis, die als Velamen bezeichnet wird und nach Absterben der netzförmig versteiften Zellen als Wasserspeicher dient (Abbildung 7.2.17c). Das Velamen wird von zahlreichen Pilzarten besiedelt, während die Rindenzellen nur die Hyphenknäuel der Mykorrhizapilze enthalten.
- Die Hyphen sind im Lichtmikroskop gut zu erkennen, wenn man Handschnitte mit 0.05 % Methylblau in Milchsäure anfärbt (Abbildung 7.2.17c und d). Daneben erkennt man gelbliche Klumpen von abgestorbenen, in Zellwandmaterial eingeschlossenen Hyphen (nicht gezeigt).
- Grüne Erdorchideen sind in den gemäßigten Klimazonen häufig nur spärlich mykorrhiziert, während tropische Orchideen gut mykorrhizierte Wurzeln im Humus oder Lehm Boden aufweisen. Epiphytische Orchideen sind nur an Wurzelabschnitten besiedelt, die Kontakt zur Rinde, am günstigsten mit Moosauflage haben. Luftwurzeln werden nicht mykorrhiziert.

Ektomykorrhiza- Details

(Morphologie)

- In drei Dingen unterscheidet sich die Ektomykorrhiza fundamental von der arbuskulären Mykorrhiza:
- Die Pilze kolonisieren nur sehr kleine Wurzelabschnitte (Kurzwardeln) und nicht das gesamte Wurzelsystem. Die kurzen Wurzelabschnitte stellen ihr Längenwachstum weitgehend ein und verdicken sich.
- Ein Hyphenmantel umhüllt die kolonisierten Wurzelbereiche.
- Der Pilz wächst nicht in einzelne Zellen hinein, sondern verbleibt im Apoplasten zwischen den Zellen.

Ektomykorrhiza- Details

(Morphologie)

- An den Ektomykorrhizen lassen sich drei Strukturelemente unterscheiden, der **Hyphenmantel**, die vom Mantel in den Boden gehenden Hyphen bzw. Hyphenstränge (**Rhizomorphen**) und das **Hartigsche Netz** als Schicht interzellulärer Hyphen in der Wurzelrinde.
- Der Hyphenmantel schützt die Wurzel vor pathogenen Pilzen, gegen Austrocknung und Frost. Er dient auch der Speicherung von Nährstoffen und dem Ausfiltern toxischer Metalle.
- Die abgehenden Hyphen dienen der Aufnahme von Nährstoffen und Wasser,
- das Hartigsche Netz dem Nährstoffaustausch zwischen Pilz und Wurzel.

Ektomykorrhiza- Details

(Morphologie)

- Die **Struktur der Hyphenmäntel und der abgehenden Hyphen sind pilzart-typisch** und damit sehr unterschiedlich entwickelt und werden zur Unterscheidung der Mykorrhizapilze verwendet.
- Viele Pilze bilden als Hyphenmantel ein Plectenchym, unregelmäßig verflochtene Hyphen aus (Prosenchym), andere bilden differenzierte Pseudoparenchyme (Synenchyme), die an der Oberfläche pilzart-typische Cystiden tragen können. Auch die für Milchlinge typischen Lactiferen (Milchröhren) sind im Hyphenmantel zu finden. Teilweise ist der Hyphenmantel aber so dünn, dass die darunterliegende Rindenschicht durchscheint und so die Mykorrhizierung erst in einem Schnitt zu erkennen ist. Auch die vom Mantel abgehenden Hyphen sind sehr unterschiedlich in Menge und Aussehen und teilweise zu arttypisch geformten Hyphensträngen (Rhizomorphen) zusammengelagert, die viele cm in den Boden ausstrahlen können.
- Ist der Pilzpartner nicht bekannt, wird ein künstlicher Name vergeben, der auf Vorschlag von R. Agerer aus der Baumart, einem angehängten „rhiza“ für Wurzel und einem Wort mit typischen Merkmalen besteht: z. B. *Piceirhiza bicolorata* (eine zweifarbige Mykorrhiza an Fichte/*Picea*). Sind Baum und Pilz bekannt, wird ein Doppelname vergeben, der sich aus den Artnamen der beiden zusammensetzt, z. B. *Eucalyptus globulus-Pisolithus tinctorius*

- mittlere Lebensdauer der Ektomykorrhiza ist 1-2 Jahre
- Unverpilzte Kurzwurzeln verlieren schon nach einigen Wochen ihre Wurzelhaare und verkorken, wodurch die Oberfläche und die Permeabilität für Wasser und Nährstoffe reduziert werden.
- In unmittelbarer Umgebung der Mykorrhiza lebende Bodenorganismen = Rhizosphäre sind in größerer Anzahl vorhanden als bei unverpilzten Wurzeln, dadurch kommt es zur erhöhten Mobilisierung von Bodennährstoffen.
- Infektionsschutz gegenüber Feinwurzelerkrankungen durch Antibiotikabildung mit fungizider und bakterizider Wirkung durch Pilze

- Typische Ektomykorrhizapflanzen sind holzig; die Symbiose hat sich vor allem bei Bäumen und holzigen Sträuchern durchgesetzt, bei Nadelhölzern (Pinaceen) und vielen Laubbäumen. Mit diesen Pflanzen betrifft die Ektomykorrhiza nur einen kleinen Teil des Pflanzenreiches (etwa 3% der Samenpflanzen), aber einen großen Teil der Oberfläche unseres Planeten – schließlich ist ein großer Teil der Erde von Wäldern bedeckt.
- Auf der Pilzseite herrscht im Gegensatz zur Arbuskulären Mykorrhiza eine sehr große Vielfalt: Etwa fünf- bis sechstausend verschiedene Pilzarten bilden Ektomykorrhizen. Überwiegend entstammen diese Pilze der Gruppe der Ständerpilze, es sind aber auch Schlauchpilze und sogar Jochpilze mit dabei. Letztere sind enge Verwandte der Arbuskulären Mykorrhizapilze.
- Etwa drei Viertel der Ektomykorrhizapilze bilden oberirdische Fruchtkörper und entsprechen damit eher unseren landläufigen Vorstellungen von „echten Pilzen“ als die unterirdischen Vertreter der Arbuskulären Mykorrhiza.

- Die Ektomykorrhiza ist die vorherrschende Mykorrhizaform des **Jahreszeitenklimas**. Eine jahreszeitliche Dynamik der Anlage von Ektomykorrhizen ist daher zwingend erforderlich.
- **Im Herbst** werden in den Wäldern des Jahreszeitenklimas 250 - 500 % mehr Kohlenhydrate an die Myzelien geliefert als im Juni gleichzeitig und dadurch bedingt steigt die Anlage neuer Mykorrhizen signifikant an. Auch die Masse der Fruchtkörper der Mykorrhizapilze entwickelt sich unter diesen Bedingungen, vorausgesetzt es ist ausreichend feucht. In den Wurzeln werden Kohlenhydrate in Form von Stärke gespeichert, in den Hyphen Glycogen und Phosphat.
- **Im Frühjahr** dienen die Reserven dem Neuaustrieb der Mykorrhizen, der noch vor dem Blattaustrieb erfolgt.

Ektomykorrhiza- Details

(Ökologie)

- Auffällig ist die Häufung stark mykotropher Gehölze bei den dominierenden Baumarten in den großen Waldgebieten der kühlen und temperierten Klimazonen. Die Artenanzahl der Gehölzgattungen ist relativ gering.
- In den Tropen sind die Gehölze mit Ektomykorrhiza viel seltener und entsprechend sind auch die für die Symbiose typischen Pilzgattungen spärlicher vertreten. Im Gegensatz dazu besteht hier aber ein großer Artenreichtum an Gehölzen.
- Auch innerhalb kleinerer Regionen ist dieser Effekt vorhanden. In Auwäldern Mitteleuropas gibt es weniger Ektomykorrhiza als in Waldtypen trockener Landschaftsteile. Insgesamt gehört jedoch Mitteleuropa zur Zone der sommergrünen Ektotrophwälder.
- Die Bedeutung der Ektomykorrhiza nimmt zu je härter die Lebensbedingungen für die Bäume werden. So konnte sich der Wald durch die Ektomykorrhiza auch in Gebieten ausbreiten, in denen er ohne Mykorrhiza nicht existenzfähig wäre.

- Mykorrhizanetzwerke
- Ektomykorrhizapilze verbinden – ebenso wie die Pilze bei der Arbuskulären Mykorrhiza – mehrere Pflanzen miteinander. Über diese unterirdischen Verbindungen werden Assimilate aus der Photosynthese von einer Pflanze zur anderen transportiert. Insbesondere fließen sie von Pflanzen, die eine große Menge der Photosyntheseprodukte zur Verfügung haben zu solchen, bei denen das nicht der Fall ist. Die Ektomykorrhiza begünstigt auf diese Weise junge Sämlinge, die unter dem Blätterdach der erwachsenen Pflanzen kaum Licht zur Photosynthese erhalten.
- Die Existenz von Mykorrhizanetzwerken unterstützt diese jungen Pflanzen, selbst wenn keine Assimilate transportiert werden. Es genügt, wenn die erwachsenen Pflanzen die Kosten des Netzwerkes tragen, während die jungen Pflanzen von seinen Vorteilen profitieren.

Ektomykorrhiza- Details

(Ökologie)

- Durch die Aktivitäten des Menschen werden seit langer Zeit vermehrt Schwefeldioxid und Stickstoffoxide in die Atmosphäre abgegeben. Dies führt zu einer Anreicherung entsprechender Säuren (zum Beispiel H_2SO_3 , H_2SO_4 , HNO_3 ...) im Regenwasser und dies wiederum zu einer Schädigung verschiedener Ökosysteme.
- In letzter Zeit ging der Ausstoß von Schwefeldioxid zwar zurück, die Stickstoffoxide werden aber nach wie vor in großer Menge in die Umwelt freigesetzt.
- Gerade diese Stickstoffoxide gefährden die Ektomykorrhiza, denn sie verursachen eine Stickstoffdüngung des Waldes. Die Ektomykorrhiza ist an Stickstoffmangelbedingungen angepasst – durch die Stickstoffdüngung entfällt ihre Lebensaufgabe.
- Verglichen mit diesem Problem sind die sinkenden pH-Werte – durch die Säuren im Regenwasser – nicht so folgenschwer für die Pilze, allerdings können die Säuren zur Freisetzung giftiger Substanzen (Aluminium) aus dem Boden führen.

Gehölz- gattung bzw. -art	Mykorrhizapilz		
	vorwiegend auf		ohne Bindung an den Säure- grad des Bodens
	basischen Böden	sauren Böden	
Lärchen (<i>Larix</i> - Arten)	Rostroter Lär- chenröhrling (<i>Suillus</i> <i>tridentinus</i>)	Lärchen- schneckling (<i>Hygrophorus</i> <i>lucorum</i>)	Goldröhrling (<i>Suillus</i> <i>grevillei</i>)
Kiefern (zweinadelige <i>Pinus</i> -Arten)	Grauweißer Schneckling (<i>Hygrophorus</i> <i>latitabundus</i>)	Moorröhrling (<i>Suillus</i> <i>flavidus</i>)	Butterpilz (<i>Suillus</i> <i>luteus</i>)
Fichten (<i>Picea</i> - Arten)	Grubiger Milchling (<i>Lactarius</i> <i>scrobiculatus</i>)	Rotbrauner Milchling (<i>Lactarius</i> <i>rufus</i>)	Pustel- schneckling (<i>Hygrophorus</i> <i>pustulatus</i>)
Buche (<i>Fagus</i> <i>sylvatica</i>)	Buchen- Heringstäubling (<i>Russula</i> <i>faginea</i>)	Buchenmilch- ling (<i>Lactarius</i> <i>subdulcis</i>)	Frauentäubling (<i>Russula</i> <i>cyanoxantha</i>)
Eichen (<i>Quercus</i> - Arten)	Trockener Schneckling (<i>Hygrophorus</i> <i>penarius</i>)	Goldflüssiger Milchling (<i>Lactarius</i> <i>chrysorrheus</i>)	Eichenmilch- ling (<i>Lactarius</i> <i>quietus</i>)
Birken (<i>Betula</i> - Arten)	Birkenschneck- ling (<i>Hygrophorus</i> <i>hedrychii</i>)	Chromgelber Täubling (<i>Russula</i> <i>claroflava</i>)	Birkenmilch- ling (<i>Lactarius</i> <i>torminosus</i>)

Dörfelt et al, Die Welt der Pilze

Welche Pilzarten auftreten ist vom Standort , aber auch vom Zustand der Pflanze, z.B. ihrem Lebensalter abhängig.

Unter den Mykorrhizapilzen von Kiefern, Lärchen, Buchen u.a., gibt es Arten die ausschließlich auf Kalkböden vorkommen , andere sind auf Silikatböden beschränkt und wieder andere stellen gar keine Ansprüche an den **Säuregrad des Bodens**.

Ein Maß dafür ist z. B. das Verhältnis von verpilzten zu unverpilzten Wurzelspitzen. Es kann zwischen 0 und 100 % schwanken. Unterschiede in der Mykorrhizafrequenz ergeben sich auch aus unterschiedlichen Standortfaktoren der Gehölze, insbesondere in Bezug auf Feuchtigkeit, Nährstoffgehalte und die bereits erwähnte Azidität der Böden. So liegt z. B. die EM-Frequenz der Stieleiche in Auwäldern meist deutlich unter den Werten von trockenen, nährstoffärmeren Eichenwäldern. Im Prinzip ist das Gehölz bei optimaler Nährstoffsituation im Waldboden weniger von der EM abhängig als auf Extremstandorten.

Ektomykorrhiza- Details

(Physiologie)

- Symbiosepilze bewirken in den infizierten Kurzwurzeln eine erhöhte **Auxin**-Produktion durch den Baum- ein Hormon des Streckungswachstums.
- Das Auxin bewirkt, dass normale Kurzwurzeln zu Mykorrhizen umgebildet werden.
- Vom Pilz werden **Cytokine**- Hormone der Zellteilung gebildet.
- Das Zusammenspiel von Auxin und Cytokinen bewirkt eine Anreicherung von Kohlenhydraten im Wurzelgewebe, die als Ernährungsgrundlage für den Pilz dienen.
- Durch diesen Eingriff in den Hormonhaushalt der Bäume schaffen sich die Pilze selbst günstige Bedingungen für ihren Bau- und Energiestoffwechsel und für beide Partner ein optimales Gleichgewicht.

Ektomykorrhiza- Details

(Physiologie)

- Für eine optimale Mykorrhizabildung ist der Gehalt an löslichen Kohlenhydraten und Phytohormonen (Auxin u.a.) in den Wurzelrindenzellen ausschlaggebend.
- Sie wird durch die Intensität der Photosynthese sowie das Angebot an Stickstoff und Phosphor im Boden reguliert.
- Von Pilzen können manche Substanzen besser aufgeschlossen werden als von der Pflanze allein. Verschiedene Mykorrhizapilze weisen hinsichtlich der Stoffaufnahme für die Pflanze eine unterschiedliche Leistungsfähigkeit auf.

schwache Ausbildung der Mykorrhiza bei:

- schwacher Photosynthese,
schwacher und starker Mangel an Phosphor und Stickstoff oder
- starker Photosynthese,
sehr guter Phosphor- und Stickstoffversorgung

- Die Infektionsresistenz der Feinwurzeln wird erhöht und die Auxinsynthese im Pilzmyzel wird gehemmt.
- Die Assimilate sind dann völlig für das Baumwachstum verfügbar und werden nicht an den Pilz abgegeben.

kräftige Ausbildung der Mykorrhiza bei:

- solchem Angebot an Phosphor und Stickstoff, dass es bei optimaler Auxinproduktion zu einem Überschuss an löslichen Kohlenhydraten in den Wurzeln führt.
 - Die Fruchtkörperbildung wird so auch am stärksten gefördert. Baumpilze sind im Prinzip Baumassimilate.
- 1 ha Buchenwald produziert ca. 500 kg Kohlenhydrate pro Jahr für Myzelwachstum und Fruchtkörperbildung der Pilze.

Ektomykorrhiza- Details

(Physiologie)

Die Symbiose verursacht auch Kosten für die Pflanzen. Den Vorteilen für die Pflanze, der besseren Versorgung mit mineralischem Stickstoff und Phosphor steht der Verbrauch von assimiliertem Kohlenstoff, den Kohlenhydrate aus der Photosynthese durch den Pilz gegenüber.

z.B. Nadelwald in Schweden

– Pilzmyzel im Boden	ca. 70 kg / ha und Jahr
– Pilzmantel der Mykorrhizen	ca. 730 kg/ ha und Jahr
– Fruchtkörper des Pilzes	<u>ca. 30 kg/ ha und Jahr</u>
insgesamt→	ca. 830 kg Pilzmaterial/ha und Jahr

(40% Kohlenstoff im Pilzmaterial; Einbaueffizienz 60 %)

→ ca. 15 % des gesamten fixierten Kohlenstoffs der Pflanze gehen an den Pilz

–obligate Mykorrhizabildner

- können Polysaccharide (Zellulose, Hemizellulose) und Lignin nicht oder kaum zersetzen
- benötigen zum Wachstum und zur Fruchtkörperbildung lösliches Kohlenhydrat, das im Waldboden praktisch nur in lebenden Wurzeln als Photosyntheseprodukt höherer Pflanzen verfügbar ist
- überdauern lediglich zeitweise und bei eingeschränkter Vitalität in saprophytischer Lebensweise

–fakultative Mykorrhizabildner

- können sowohl in Symbiose als auch saprophytisch leben und fruktifizieren
- die Grenze zwischen Mykorrhizapilzen und Streuzersetzern ist fließend
- z.B. Ziegenlippe, Rotfußröhrling, Kahler Krempling

Ektomykorrhiza- Details

(Physiologie)

- Eine große Vielfalt begegnet uns auch bei den potenziellen pflanzlichen Partnern der EM. Manche von diesen Pilzen sind wenig wählerisch und können mit vielen Gehölzen eine Partnerschaft eingehen. Der Perlpilz (*Amanita rubescens*) bildet z. B. mit zahlreichen Laub- und Nadelgehölzen EM. Andere Arten sind oft ausschließlich mit einer einzigen Gehölzgattung, in einigen Fällen sogar nur mit einem einzigen Verwandtschaftskreis einer Gattung oder mit nur einer einzigen Art in Partnerschaft verbunden.
- Zahlreiche Arten von Mykorrhizapilzen, die mit relativ vielen Partnern EM-Symbiosen eingehen können, leben zumindest vorrangig mit Gehölzen zusammen, die untereinander verwandtschaftliche Beziehungen aufweisen, z. B. mit Nadelgehölzen, mit Buchengewächsen oder mit Birkengewächsen. Andere Arten leben mit Gehölzen zusammen, die unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen angehören, aber in ökologischer Hinsicht miteinander Beziehungen aufweisen. Bekannt sind beispielsweise EM-Pilze, die in Mitteleuropa bei Fichten, Tannen und auch bei Buchen wachsen. Diese drei Gehölze sind in submontanen Lagen europäischer Gebirge häufig miteinander vergesellschaftet. Solche Pilze haben dann oft auch in dem Bereich, wo sich die Areale dieser Gehölze überschneiden, ihr Hauptverbreitungsgebiet.
- Wir können die Partnerschaft von untereinander verwandten Pilzen mit untereinander verwandten Gehölzen bei enger Spezialisierung der Pilze als eine Koevolution von Pilzen und Gehölzen erklären. Im Falle der Partnerschaft mit ökologischen Gruppen von Gehölzen ist eine ökologische Spezialisierung von Pilzen wahrscheinlich, die ursprünglich zur Symbiose mit einem breiten Spektrum verschiedener Gehölze befähigt waren.