

## Charakterisierung und Differenzierung der Mykorrhizen

ALEXANDER SCHMIDT

*Der nachfolgende Überblick enthält geringfügig veränderte Passagen aus einem Exposé, welches für ein Forschungsprojekt an der Ernst-Moritz-Arndt-Universität zu Greifswald erarbeitet wurde.*

In den terrestrischen Biozöosen sind Symbiosesysteme zwischen Pflanzen und Pilzen in Form der Mykorrhizen ausgesprochen weit verbreitet. Im Normalfall handelt es sich bei diesen um mutualistische Assoziationen, die vor allem der wechselseitigen Bereitstellung essentieller Nährstoffe dienen. In Abhängigkeit von den (externen) Lebensbedingungen und den jeweils beteiligten Myko- und Phytobionten weisen Mykorrhizasysteme verschiedenartige Strukturen und Funktionen auf; als Hauptformen sind arbuskuläre, ericoide, orchideoide und Ektomykorrhizen zu unterscheiden.

Der Terminus „Mykorrhiza“ („Pilzwurzel“) wurde bereits im Jahre 1885 von Bernhard Frank geprägt und beschreibt die enge physische und funktionelle (zumeist mutualistische) Verflechtung zwischen bestimmten Bodenpilzen und den Wurzeln von Gefäßpflanzen (vgl. dazu FRANK 1885; PENNISI 2004). Weiterhin wurden vergleichbare Vergesellschaftungen zwischen Pilzen und den Rhizoiden zahlreicher Moose<sup>1</sup> nachgewiesen (SCHWANTES 1996; s. Tab. 1).

**Tab. 1:** Untersuchung der Mykorrhizierung in den vier Hauptgruppen der Landpflanzen (WANG & QIU 2006: 353).

Gruppe	Anzahl der untersuchten Familien / Arten	Mykorrhizierte Familien (obligat und fakultativ)	Obligat mykorrhizierte Arten	Fakultativ mykorrhizierte Arten	Nicht-mykorrhizierte Familien	Nicht-mykorrhizierte Arten
Bryophyten	28 / 143	20 (71%)	60 (42%)	6 (4%)	8 (29%)	77 (54%)
Pteridophyten	28 / 426	26 (93%)	185 (43%)	39 (9%)	2 (7%)	202 (47%)
Gymnospermen	12 / 84	12 (100%)	83 (99%)	1 (1%)	0 (0%)	0 (0%)
Angiospermen	195 / 2.964	184 (94%)	2.141 (72%)	396 (13%)	11 (6%)	427 (14%)
<b>Gesamtanzahl</b>	<b>263 / 3.617</b>	<b>242 (92%)</b>	<b>2.469 (68%)</b>	<b>442 (12%)</b>	<b>21 (8%)</b>	<b>706 (20%)</b>

<sup>1</sup>Bei vielen rezenten Lebermoosen wurden Symbiosen mit Vertretern der Glomeromycota gefunden, die mit den Endomykorrhizen der Gefäßpflanzen vergleichbar sind. Diese zwischenartlichen Beziehungssysteme der Bryophyten sollten allerdings – wegen der fehlenden Wurzeln – als „Mykorrhizoiden“ („mycorrhizoids“) oder „Mykothalli“ („mycothalli“) bezeichnet werden. In seltenen Fällen treten bei bestimmten Lebermoosen sogar Asco- und Basidiomycota als Pilzpartner auf, die einen konvergenten Entwicklungsstrang zu jenem der ECM-Pilze (von Gefäßpflanzen) nahe legen (vgl. WANG & QIU 2006: 352; READ et al. 2000: 815).

**Tab. 2:** Zusammenfassung wechselseitiger Leistungen der Mykorrhizasymbionten (zusammengestellt nach BICK 1999; KAPPEN et al. 1998; RABOTNOV 1995; POLOMSKI & KUHN 1998).

Vorteile für die Phytobionten	Vorteile für die Mykobionten
<p><i>Verbesserung der Verfügbarkeit</i> der im Boden enthaltenen Mineralstoffe; <i>begünstigte Wasser- und Nährstoffversorgung</i> (insbesondere P und N).</p> <p>Eventuelle Belieferung mit <i>Vitaminen</i> und <i>Wuchsstoffen</i>.</p> <p>Kapazitätserhöhung der Rhizosphäre (<i>Vergrößerung der Wurzeloberfläche</i> durch das Mycelgeflecht um ein Vielfaches).</p> <p>Pilzmycel dringt in sehr kleine Bodenporen ein, welche für die Wurzelhaare unzugänglich sind, wodurch die dort befindlichen Stoffe mobilisiert werden können (Ausschöpfung eines <i>größeren Bodenvolumens</i>).</p> <p><i>Besiedlungspotential</i> auf unfruchtbaren Böden durch Mykorrhizen deutlich <i>erhöht</i>; <i>Steigerung der Ausbreitungskapazität</i> assoziierter Organismen.</p> <p><i>Stoffaustausch zwischen verschiedenen Pflanzen</i> durch Mycelnetz kann temporäre Versorgungsdefizite kompensieren bzw. überbrücken.</p> <p><i>Erhöhte Vitalität</i> ist mit verbessertem Pflanzenwachstum und einer Erhöhung der Blüten- und Samenproduktion verbunden.</p> <p><i>Begünstigung der biotischen Resistenz:</i> Verbesserte Versorgung fördert endogene Widerstandsfähigkeit.</p> <p>Pflanzliche Exsudate, die ggf. Pathogene anlocken können, werden von Mykobionten aufgenommen und genutzt.</p> <p>Mykorrhizapilze scheiden mitunter antibiotische Substanzen aus.</p> <p><i>Erhöhung der abiotischen Resistenz:</i> Pilzmycel bietet z.B. mechanischen Schutz.</p> <p><i>Bindung giftiger Ionen</i> (vor allem in saurem Bodenmilieu von Bedeutung, z.B. ERM).</p>	<p>Erhalt lebensnotwendiger organischer Substanzen für den Stoff- und Energiehaushalt (<i>Assimilate aus der Photosynthese</i>): Kohlenstoff- bzw. <i>Energiequellen</i>; eventuelle Lieferung von <i>Vitaminen</i> und <i>Wuchsstoffen</i> (ggf. wechselseitig mit Phytobionten).</p> <p>Manche Pilze (AM) weisen eine obligate <i>Abhängigkeit</i> von ihren Pflanzenpartnern auf und werden mit diesen zusammen ausgebreitet (evtl. gesteigerte Ausbreitungskapazität).</p> <p>Im Gegensatz zu saprotrophen Pilzen sind Mykorrhizapilze i. d. R. nur ± eingeschränkt in der Lage, Lignin und Cellulose abzubauen, wodurch den Assoziationen mit Pflanzen eine besondere Bedeutung zukommt.</p> <p>Verknüpfungen zwischen verschiedenen Pflanzenindividuen ermöglichen <i>wechselseitigen Stofftransfer</i>, der auch die Mykobionten begünstigen kann.</p> <p>Pflanzliche Assimilate und Wirkstoffe verbessern die Entwicklung der Pilze, was deren <i>Vermehrungspotential (Sporenbildung)</i> und <i>Ausbreitungskapazität erhöht</i>.</p>

Im Mittelpunkt dieser symbiotischen Wechselbeziehungen stehen der Stoff- und Energieaustausch sowie der daran geknüpfte Informationstransfer (in Form spezifischer Signalmoleküle)<sup>2</sup>.

Die Mykobionten sorgen für eine optimale Versorgung ihrer Pflanzenpartner mit Mineralien wie Phosphaten und / oder Stickstoff sowie anderen Nähr- und Spurenstoffen<sup>3</sup>; ihnen gelingt dies nicht

<sup>2</sup> Über die Art und Weise der zwischenartlichen *Kommunikation*, die der eigentlichen Symbiosebildung vorausgeht, ist noch relativ wenig bekannt. Möglicherweise werden Mykorrhizapilze durch bestimmte pflanzliche Signalstoffe (Wurzelexsudate) angeregt, sich mittels Hyphenwachstum auf die Wurzeln zuzubewegen, um schließlich in deren Gewebe einzudringen (wobei sie die Zellzwischenräume und mitunter auch die äußeren Wurzelzellen besiedeln). Die Phytobionten müssen allerdings im Gegenzuge in der Lage sein, die jeweiligen Pilze als potentielle Symbiosepartner zu erkennen (so vermuten STRACK et al. 2001: 287 ff.; vgl. auch WERNER 1987). In dieser Hinsicht können deutliche Parallelen zu den bereits besser verstandenen Signaltransfers zwischen Leguminosen und N<sub>2</sub>-fixierenden Rhizobien angenommen werden (Näheres dazu z.B. bei LOSICK & KAISER 1997: 38 f.).

<sup>3</sup> Die *arbuskulären Mykorrhizen* sind in besonderem Maße dazu befähigt, Nährelemente (vor allem Phosphorverbindungen) aus Mineralböden zu erschließen. Sie mobilisieren darüber hinaus Kalzium, Kalium und Sulfat sowie Spurenelemente wie Kupfer und Zink aus ihrem Substrat (BICK 1999; WERNER 1987: 201). Weiterhin zeichnen sich die *Ektomykorrhizen* dadurch aus, dass sie nicht nur anorganische, sondern auch organische Stickstoffquellen verwerten können; letztere entnehmen sie ggf. in Form von Aminosäuren direkt aus der Streu (vgl. SCHULZE et al. 2002: 493). Viele ECM-Pilze zeichnen sich überhaupt

zuletzt dadurch, dass ihre Mycelien (die viel geringere Durchmesser als die Feinwurzeln der Pflanzen aufweisen) in kleinste Bodenporen vorzudringen vermögen (z.B. PENNISI 2004; WERNER 1987: 214). Daraus resultiert im Allgemeinen eine Wachstumssteigerung und vermehrte Samenproduktion der besiedelten Pflanzen (RUOTSALAINEN et al. 2002: 29). Von den Phytobionten erhalten die Mykorrhizapilze – gewissermaßen „im Gegenzug“ – photosynthetisch produzierte organische Substanzen (WERNER 1987: 217 f.). Häufig lässt sich ein gewisser Schutz der mykorrhizierten Pflanzen vor pathogenen Pilzen oder anderen Mikroorganismen verifizieren (vgl. SITTE et al. 1998; PENNISI 2004; WERNER 1987: 205; VAN DER HEIJDEN 2004). Außerdem sind die Mykorrhizapilze (wie z.B. bei Ektomykorrhizen dokumentiert) in der Lage, die Phytobionten vor toxischen Einwirkungen (Schwermetallen wie Blei, Cadmium, Nickel u. a.) zu bewahren (EGLI & BRUNNER 2002). Den Pilzhypphen kommt nicht selten die Funktion als Speicherorgan zu (wie bei den Vesikeln der arbuskulären Mykorrhiza, vgl. RABOTNOV 1995; der Hyphenmantel der Ektomykorrhiza dient beispielsweise als Phosphatzwischenspeicher, s. WERNER 1987: 218 f.; vgl. auch Tab. 2).

Die **arbuskulären Mykorrhizen (AM)** sind den Endomykorrhizen zuzuordnen, da die entsprechenden Mykobionten – neben dem interzellulären – auch ein intrazelluläres Wachstum in den Wurzelrindenzellen aufweisen (SCHWANTES 1996). Dabei bilden sie in den Pflanzenzellen verzweigte Gebilde, sog. Arbuskeln („Bäumchen“), und darüber hinaus in vielen Fällen charakteristische endständige Hyphenanschwellungen, sog. Vesikel („Bläschen“) (BEGON et al. 1998; KAPPEN et al. 1998)<sup>4</sup>. Den Mykobionten, die bislang häufig der Abteilung der Zygomycota (Jochpilze) zugeordnet wurden (KAPPEN et al. 1998; BEGON et al. 1998), weist man mittlerweile ein eigenständiges *Phylum* zu: die

---

durch die Fähigkeit zum Abbau (komplexer) Substanzen aus und besitzen beispielsweise Enzyme zur Aufspaltung von Lignin und Chitin (READ 1993: 10 ff.; KAPPEN et al. 1998: 18; WURZBURGER et al. 2004: 384). Auch die Phosphataufnahme ist bei den ECM im Vergleich zu nichtmykorrhizierten Wurzeln drei- bis fünfmal so effizient (WERNER 1987: 218; weitere Ausführungen in READ 1993; KAPPEN et al. 1998).

<sup>4</sup> Die typischen Strukturen der AM (Vesikel und Arbuskel) müssen allerdings nicht unbedingt ausgebildet werden, wenn Vertreter der Glomeromycota die Wurzeln ihrer Phytobionten besiedeln. Vielmehr lassen sich innerhalb der AM zwei bis drei unterschiedliche Grundvarianten unterscheiden: (a) der sog. „*Arum*-Typ“, der in Wurzeln mit deutlich ausgebildeten Zellzwischenräumen gebildet wird, indem der Mykobiont sich hier zunächst interzellulär ausbreitet, bevor er in die Wurzelrindenzellen eindringt und dort typische Arbuskel entwickelt, und (b) der „*Paris*-Typ“, der als ältere Form der AM interpretiert wird und v. a. bei den Nachfahren der frühesten Pflanzengruppen zumeist vertreten ist. Bei dieser Variante fehlt ein gut entwickeltes System von Zellzwischenräumen, so dass es nach dem Eindringen der Hyphen in die Epidermis nahezu ausschließlich zum intrazellulären Wachstum von Zelle zu Zelle kommt, wobei knäueiförmige Hyphen („*coils*“) gebildet werden, Arbuskel und Vesikel hingegen völlig fehlen können (READ et al. 2000: 817 f.; ZHANG et al. 2004: 25). Außerdem lässt sich noch (c) eine Zwischenform („*intermediate type*“) charakterisieren, bei der ein begrenztes bzw. reduziertes interzelluläres Hyphenwachstum zu beobachten ist, ansonsten aber intrazelluläre Hyphenknäuel und ggf. auch Arbuskel auftreten (vgl. ZHANG et al. 2004: 25 f.). Welche dieser besagten Strukturen herausgebildet werden, hängt im Einzelfall weniger vom Pilz als vielmehr vom Phytobionten ab. So kann ein einzelner arbuskulärer Mykorrhizapilz bei verschiedenen Phytobionten auch entsprechend unterschiedliche AM-Varianten entwickeln (vgl. READ et al. 2000: 818).

Glomeromycota (vgl. SCHÜßLER 2004). Die AMF<sup>5</sup> stehen in obligater Abhängigkeit von ihren Pflanzenpartnern; die Phytobionten können hingegen auch ohne ihre Pilzpartner existieren, werden von diesen aber nachweislich in ihrer Entwicklung gefördert (BICK 1999; VAN DER HEIJDEN 2004).

Bei der **Ektomykorrhiza** (ECM) dringen die Pilzhyphe – im Gegensatz zu den AMF – nicht (oder höchstens geringfügig) in die Zellen der Wurzelrinde ein. Sie entwickeln ein komplexes, interzelluläres Hyphengeflecht, das sog. Hartigsche Netz, und bilden zudem einen dichten Hyphenmantel um die Kurz- und Feinwurzeln ihrer Pflanzenpartner aus (BICK 1999; KAPPEN et al. 1998; WERNER 1987: 207; READ et al. 2000: 818). Bei den potentiellen Mykobionten der ECM (einige tausend Arten; KAPPEN et al. 1998: 18) handelt es sich vordergründig um Vertreter der Basidienspizze; aber auch Schlauchpilze kommen als Symbiosepartner in Betracht (BICK 1999; NENTWIG et al. 2004; POLOMSKI & KUHN 1998; WERNER 1987). Die Vielfalt der potentiellen Phytobionten ist allerdings vergleichsweise gering; sie entstammen relativ wenigen Pflanzenfamilien wie z.B. den Pinaceae, Fagaceae, Rosaceae, Caesalpinaceae und Betulaceae (BICK 1999; WERNER 1987: 207; WANG & QIU 2006). Einen umfassenden Einblick in das Spektrum der Myko- und Phytobionten (der ECM) ermöglicht der Aufsatz von DE ROMAN et al. (2005)<sup>6</sup>.

Wenn bei Mykorrhizen, die ihrer Struktur nach als ECM anzusehen sind, ein gehäuftes oder regelmäßiges Eindringen der Pilzhyphe in die Innenräume der Rindenzellen zu beobachten ist, so werden diese als **Ektendomykorrhizen** (ECEM) bezeichnet. Symbiosen dieser Ausprägung treten vor allem bei den Gattungen *Pinus* und *Picea* auf, mitunter auch bei *Larix* (Näheres dazu in SCHWANTES 1996; WERNER 1987: 223 f.).

Bei den Vertretern der Ericales (Heidekrautartige) ist die gesamte Bandbreite der oben kurz skizzierten Mykorrhizatypen anzutreffen (WANG & QIU 2006). Abgesehen von den selten vorkommenden Symbiosen mit AMF handelt es sich dabei um Wechselbeziehungen mit Asco-, seltener auch mit Basidiomyceten (vgl. VRÅLSTAD 2004: 8). Selbst die Präsenz von ECM und ECEM konnte bei dieser

---

<sup>5</sup> Das „F“ steht für „Fungi“ (= „Pilze“); d.h. mit „AMF“ sind die arbuskulären Mykorrhizapilze gemeint.

<sup>6</sup> DE ROMAN et al. (2005) studierten insgesamt 479 Veröffentlichungen, die sich unterschiedlichsten Ausprägungen der Ektomykorrhiza widmeten. Aus den dabei angetroffenen 1244 Beschreibungen konnten folgende Erkenntnisse gezogen werden: Die Gymnospermen sind die häufigsten Phytobionten mit typischer ECM (510 Belege). Unter den Angiospermen weist vor allem die Familie der Fagaceae (insb. *Fagus* und *Quercus*) eine häufige Präsenz von ECM auf (insg. 339 Belege). Auch bei den Betulaceae (131 Belege; wie *Alnus*, *Betula*) und den Salicaceae (94 Belege, insb. *Populus*) werden ECM sehr häufig nachgewiesen. Die meisten der untersuchten Mykobionten gehören zu den Basidiomycota (707); bei 200 Beschreibungen handelt es sich um (die bislang nur unzureichend erforschten) Ascomycota und in 337 Fällen war eine genaue Festlegung der Pilzabteilung nicht möglich.

artenreichen Pflanzenordnung bestätigt werden (WANG & QIU 2006: 359). Die im Folgenden genannten spezifischen Mykorrhizaformen existieren hingegen nur innerhalb der Ericaceen (und nahe verwandter Gruppen): Während die sog. **arbutoiden** (ABM) und **monotropoiden Mykorrhizen** (MTM)<sup>7</sup> als spezifische Ausprägungen weniger Arten angesehen werden können, sind die Korrelationen zwischen den *zwergstrauchförmigen Ericaceen* und spezifischen Bodenpilzen in vielen terrestrischen Lebensräumen präsent und in einigen sogar bestandsbildend. Die Mykobionten dieser **ericoiden Mykorrhizen** (ERM) zeichnen sich durch eine hohe Adaption an saure Bodenmilieus aus und sind befähigt, ein sehr breites Nährstoffspektrum aus besonders schwer abbaubaren organischen Substraten zu mobilisieren und damit verfügbar zu machen (vgl. FESTER et al. 2003; BEGON et al. 1998; RABOTNOV 1995; KAPPEN et al. 1998)<sup>8</sup>. Die ERM-Pilze besiedeln die äußersten Rindenzellen ihrer Phytobionten (z.B. Vertreter aus den Gattungen *Calluna*, *Vaccinium*, *Erica* und *Rhododendron*) und können bis zu 80% der Wurzelbiomasse stellen (READ 1993: 5). ERM zeigen – ebenso wie die o. g. strukturell ähnlichen Formen (ABM, MTM) – viele Ähnlichkeiten mit den Ektomykorrhizen, weisen aber zugleich ein deutlich ausgeprägtes intrazelluläres Eindringen der Hyphen auf (vgl. WANG & QIU 2006: 359; SMITH & READ 1997).

Schließlich sei die **orchideoide Mykorrhiza** (ORM) kurz erwähnt, die eine spezifische Symbioseform zwischen Vertretern der Basidiomyceten und Orchideen darstellt. Letztere sind zumindest in ihren Jugendstadien stets obligat mykotroph, da ihre Samen ausgesprochen klein sind und von daher kaum über Reservestoffe verfügen. Die Mykobionten der ORM dringen in die Wurzelzellen ein, bilden charakteristische Hyphenknäuel (sog. Pelotons) und versorgen die heterotrophen Orchideenkeimlinge mit essentiellen Nährstoffen, insb. mit (Wasser und) energiereichen Kohlenstoffverbindungen, welche sie von Gehölzen oder saprotroph aus dem Boden beziehen (RABOTNOV 1995; SITTE et al. 1998; FESTER et al. 2003; KAPPEN et al. 1998).

---

<sup>7</sup> Nähere Informationen zu diesen Sonderformen finden sich z.B. bei SCHWANTES (1996), KAPPEN et al. (1998), SITTE et al. (1998) und WERNER (1987: 226).

<sup>8</sup> Die Fähigkeit zur saprotrophen Lebensweise ist (durch besondere Enzymkomplexe) bei den ericoiden Mykorrhizapilzen viel weiter entwickelt als bei den ECM-Pilzen; außerdem weisen die ERM eine nennenswerte Widerstandsfähigkeit gegenüber Schwermetallen auf (VRÅLSTAD 2004: 7).

## Literatur

- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R.** (1998): Ökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- BICK, H.** (1999): Grundzüge der Ökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- EGLI, S.; BRUNNER, I.** (2002): Mykorrhiza – Eine faszinierende Lebensgemeinschaft im Wald. Merkblatt für die Praxis 35/2002; Eidgenössische Forschungsanstalt WSL; Birmersdorf, 2002.  
[http://www.wsl.ch/lm/publications/series/merkbl\\_pdf/Merkblatt\\_35\\_d.pdf](http://www.wsl.ch/lm/publications/series/merkbl_pdf/Merkblatt_35_d.pdf) [Stand 12.07.2005]
- FESTER, T.; PEERENBOOM, E.; WEIß, M.; STRACK, D.** (2003): Mykorrhiza. Internet-Präsentation; Leibnitz-Institut für Pflanzenbiochemie; Halle.  
<http://www.ipb-halle.de/myk/> [Stand 12.07.2005]
- FRANK, B.** (1885): Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *IN: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 3: 128-145.
- FRÄNZLE, O.; MÜLLER, F.; SCHRÖDER, W.** (Hrsg.) (1996-2003): Handbuch der Umweltwissenschaften. Grundlagen und Anwendungen der Ökosystemforschung; Ecomed-Verlag; Landsberg am Lech.
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A.** (2004): Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *IN: Ecology Letters*; Bd. 7: 293-303.
- INGRAM, D. S.; WILLIAMS, P. H.** (Hrsg.) (1993): Advances in plant pathology. Vol. 9: Mycorrhiza synthesis; Academic press; London, San Diego, New York, Sydney, Tokyo, Toronto.
- KAPPEN, L.; SATTELMACHER, B.; DITTERT, K.; BUSCOT, F.** (1998): Symbiosen in ökosystemarer Hinsicht. *IN: FRÄNZLE et al.* (Hrsg.) (1996-2003): Kapitel IV-3.5.
- LOSICK, R.; KAISER, D.** (1997): Wie und warum Bakterien kommunizieren. *IN: MARKL* (1998).
- MARKL, J.** (1998): Biologie der Organismen. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- NENTWIG, W.; BACHER, S.; BEIERKUHNLEIN, C.; BRANDL, R.; GRABHERR, G.** (2004): Ökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- PENNISI, E.** (2004): The Secret Life of Fungi. *IN: Science*, Vol. 304, 11 June 2004.
- POLOMSKI, J.; KUHN, N.** (1998): Wurzelsysteme. (Hrsg.: Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft [WSL/FNP], Birmensdorf); Paul Haupt Verlag; Bern, Stuttgart, Wien.
- RABOTNOV, T. A.** (1995): Phytozoölogie: Struktur und Dynamik natürlicher Ökosysteme. Reihe: UTB für Wissenschaft (Große Reihe); Ulmer-Verlag; Stuttgart.
- READ, D. J.** (1993): Mycorrhiza in plant communities. *IN: INGRAM & WILLIAMS* (1993: 1-31).
- READ, D. J.; DUCKETT, J. G.; FRANCIS, R.; LIGRONE, R.; RUSSELL, A.** (2000): Symbiotic fungal associations in 'lower' land plants. *IN: Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Bd. 355: 815-831.
- DE ROMAN, M.; CLAVERIA, V.; DE MIGUEL, A. M.** (2005): A revision of the descriptions of ectomycorrhizas published since 1961. *IN: Mycological Research*, Bd. 109 (10): 1063-1104.
- RUOTSALAINEN, A. L.; VÄRE, H.; VESTBERG, M.** (2002): Seasonality of root fungal colonization in low-alpine herbs. *IN: Mycorrhiza*; Bd. 12: 29-36.
- SCHMIDT, A.** (2005): Die Relevanz mutualistischer Wechselbeziehungen für die Entwicklung ökologischer Systeme. Diplomarbeit im Studiengang Naturschutz und Landschaftsplanung; Hochschule Anhalt (FH), Hochschule für angewandte Wissenschaften, Fachbereich Landwirtschaft, Ökotrophologie, Landespflege; Bernburg.
- SCHULZE, E.-D.; BECK, E.; MÜLLER-HOHENSTEIN, K.** (2002): Pflanzenökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- SCHÜBLER, A.** (2004): Das fünfte Pilz-Phylum: die Glomeromycota. *IN: BIOSpektrum*; 10. Jahrgang; Nr. 4; S. 741 f.

- SCHWANTES, H. O.** (1996): Biologie der Pilze: Eine Einführung in die angewandte Mykologie. Reihe: UTB für Wissenschaft, Uni-Taschenbücher, Bd. 1871; Ulmer Verlag; Stuttgart.
- SITTE, P.; ZIEGLER, H.; EHRENDORFER, F.; BRESINSKY, A.** (1998): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Gustav Fischer Verlag; Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- SMITH, S. E.; READ, D. J.** (1997): Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London.
- STRACK, D.; FESTER, T.; HAUSE, B.; WALTER, M. H.** (2001): Eine unterirdische Lebensgemeinschaft – Die arbuskuläre Mykorrhiza. *IN: Biologie unserer Zeit*; 31. Jahrgang 2001; Nr. 5: 286 ff; VCH Verlagsgesellschaft; Weinheim.
- VRÅLSTAD, T.** (2004): Are ericoid and ectomycorrhizal fungi part of a common guild? *IN: New Phytologist*, Bd. 164: 7-10.
- WANG, B.; QIU, Y.-L.** (2006): Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *IN: Mycorrhiza*, Bd. 16: 299–363; Springer Verlag.
- WERNER, D.** (1987): Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen. Thieme-Verlag; Stuttgart, New York.
- WURZBURGER, N.; HARTSHORN, A. S.; HENDRICK, R. L.** (2004): Ectomycorrhizal fungal community structure across a bog-forest ecotone in southeastern Alaska. *IN: Mycorrhiza*; Bd. 14: 383-389.
- ZHANG, Y.; GUO, L.-D.; LIU, R.-J.** (2004): Arbuscular mycorrhizal fungi associated with common pteridophytes in Dujiangyan, southwest China. *IN: Mycorrhiza*, Bd. 14: 25–30.