

Vorkommen und ökologische Relevanz der Mykorrhizen in den Biozöosen

ALEXANDER SCHMIDT

Der nachfolgende Überblick enthält geringfügig veränderte Passagen aus einem Exposé, das für ein Forschungsprojekt an der Ernst-Moritz-Arndt-Universität zu Greifswald entwickelt wurde. Die verwendeten Abkürzungen entsprechen jenen im Text „Charakterisierung und Differenzierung der Mykorrhizen“.

Die unterschiedlichen Mykorrhizaformen sind in den terrestrischen Lebensgemeinschaften weit verbreitet und werden als die häufigsten symbiotischen Assoziationen zwischen eukaryotischen Organismen diskutiert. In den tropischen Regionen dominieren im Allgemeinen die arbuskulären Mykorrhizen; in den höheren Breiten treten – in Abhängigkeit von den jeweiligen Umweltbedingungen – vor allem Ekto- und ericoide Mykorrhizen hinzu. In vielen Fällen kommen unterschiedliche Mykorrhizaformen gemeinsam vor, wobei sie sich dann zumeist unterschiedliche Nischen bzw. Teillebensräume erschließen. Durch die große Abundanz und das Potential zur Bildung komplexer und weit reichender Netzwerke sind diesen spezifischen Symbiosen wesentliche ökologische Funktionen zuzusprechen: Beispielsweise unterstützen sie die Nährstoffmobilisierung bzw. -weiterleitung und bestimmen maßgeblich die Struktur und Entwicklung von Phytozöosen.

Präsenz der Mykorrhizen in rezenten Biozöosen

Die Mykorrhizasymbiose gilt als die häufigste und relevanteste Vergesellschaftungsform zwischen eukaryotischen Vielzellern in terrestrischen Lebensräumen (STRACK et al. 2001: 286). Nur in wenigen Phytozöosen und Pflanzenfamilien trifft man eine geringfügige Mykorrhizierung an¹.

Bei mindestens 80% aller weltweit bekannten Pflanzenarten (also bei mehr als 200.000 Spezies, insb. Angiospermen, vgl. WERNER 1987: 189; WANG & QIU 2006: 299 f.) kommen *arbuskuläre Mykorrhizen* (AM) vor, die vor allem in nährstoffarmen, gut mineralisierten Böden (mit relativ geringen Anteilen an organischer Substanz und effizienter Nitrifikation) von der borealen bis zur tropischen Klimazone verbreitet sind (READ 1993: 17; KAPPEN et al. 1998; KRATOCHWIL & SCHWABE 2001). In der gemäßigten Klimazone sind die AMF (AM-Pilze) vor allem mit krautigen Pflanzen (insb. der

¹Keine oder nur geringe Mykorrhizierung findet sich nach WANG & QIU (2006: 361) vor allem bei Pflanzenarten, die (a) in aquatischen oder feuchten Lebensräumen angestammt sind, (b) bevorzugt nährstoffreiche Biotope besiedeln oder (c) reich verzweigte Wurzelsysteme aufweisen. Die Verbreitung der Mykorrhizen wird v. a. durch tiefe Temperaturen und Wasserüberschuss bzw. Wassermangel begrenzt (WERNER 1987: 214).

Steppen- und Wiesenbiotope) assoziiert und nahezu allgegenwärtig. Ein zentraler ökologischer Stellenwert kommt ihnen schließlich in den artenreichsten terrestrischen Ökosystemen, den tropischen Regenwäldern, zu, wo sie mit ausgesprochen hohen Individuendichten (bevorzugt auf kalkhaltigen Substraten) aufwarten (KAPPEN et al. 1998; READ 1993; WERNER 1987; KAPPEN et al. 1998: 18; RUOTSALAINEN et al. 2002).

Die *Ektomykorrhizen* (ECM) bestimmter Holzgewächse (sowohl Gymno- als auch Angiospermen) sind an Böden mit geringeren Mineralisierungsraten, also an höhere Streuauflagen aus relativ schwer abbaubarem Material, angepasst. Obgleich nur etwa 3% aller Samenpflanzenspezies diese Mykorrhizaform aufweisen (nach WERNER 1987: 207 gehören dazu Vertreter aus mindestens 140 Gattungen der Samenpflanzen), zeigen sie vor allem in den gemäßigten und borealen Breiten eine hohe Abundanz und sind in den sommergrünen Laub- und Nadelwäldern – insb. der nördlichen Hemisphäre – bestandsbildend (KAPPEN et al. 1998; READ 1993; WANG & QIU 2006: 354). In den tropischen Regionen kommen ECM lediglich auf solchen Böden vor, die durch die Akkumulation von Streuauflagen charakterisiert sind (KAPPEN et al. 1998: 18; Fallbeispiele dazu bei READ 1993: 8). Darüber hinaus nehmen Ektomykorrhizen auch in Hartlaub- und manchen Bergwäldern eine zentrale Rolle ein (nach BICK 1999; WERNER 1987: 219).

In besonders sauren Gebieten werden die ECM-Phytobionten von ABM- und ERM-Pflanzen² und auf Böden mit hohen Mineralisierungsraten von AM-Pflanzen ersetzt (Übergangsarten können sowohl AM als auch ECM ausbilden; KAPPEN et al. 1998: 18; vgl. auch READ 1993: 9).

Neben arbuskulären und Ektomykorrhizen ist auch den *ericoiden Mykorrhizen* (ERM) eine nennenswerte Abundanz und ökologische Bedeutung in zahlreichen terrestrischen Lebensgemeinschaften zuzusprechen (RABOTNOV 1995). Sie kommen auf sauren, extrem mineral- bzw. nährstoffarmen Böden vor, insb. in Heidegebieten, Hochmooren und als Unterwuchs in Nadelwäldern und Tundren, aber auch auf sandigen, warmen Böden der Mittelmeerregion und der südlichen Hemisphäre (vgl. KAPPEN et al. 1998; READ 1993; SCHWANTES 1996; RABOTNOV 1995). Einige Gattungen der Ericaceae dominieren in Ökosystemen der höheren Breiten bzw. Gebirgslagen, wo niedrige Temperaturen die Mineralisierung und die Kreisläufe insgesamt drastisch verlangsamen (READ et al. 2000: 819; vgl. auch VRÅLSTAD 2004: 9).

² ABM = arbutoide Mykorrhiza; ERM = ericoide Mykorrhiza.

Die *orchideoiden Mykorrhizen* (ORM) treten erwartungsgemäß bei Vertretern der Orchideen auf, die als Epiphyten eine ausgesprochen große Mannigfaltigkeit und Abundanz in den Tropen und Subtropen aufweisen. In Mitteleuropa ist diese Pflanzenfamilie mit etwa 80 Arten der sog. Erdorchideen vertreten (WERNER 1987: 227). Der immense Erfolg der Orchidaceae ist deutlich an die Mykotrophie geknüpft: Die geringe Samengröße wirkt sich zwar sehr begünstigend auf das Ausbreitungspotential aus; allerdings sind die Nährstoffreserven im Samen dadurch stark limitiert, wodurch den Pilzsymbionten eine wichtige Funktion für die Ernährung ihrer Pflanzenpartner zukommt (WANG & QIU 2006: 360).

Die unterschiedlichen Mykorrhizotypen können zeitgleich (nebeneinander) in denselben Biozöosen vorkommen, wobei die Bodenhorizonte nicht homogen besiedelt werden, sondern sich verschiedenartige Präferenzen einstellen³. Die Nutzung differenter Substratbereiche ermöglicht die optimale bzw. effizientere Ausschöpfung der Nährstoffdepots und vermindert oder vermeidet eventuelle Konkurrenzbeziehungen zwischen den Lebensformen. Ebenso lässt sich anhand empirischer Studien belegen, dass sich im Zuge sukzessiver Prozesse in einem Habitat verschiedene Phyto- und Mykobionten mit- oder nacheinander etablieren und einander bedingen können⁴.

Ökologische Bedeutung der Mykorrhizasymbiosen

Die besonderen Fähigkeiten der Mykorrhizapilze, knappe Ressourcen effizienter auszuschöpfen, *Nährstoffe zurückzugewinnen*⁵ und für sich und ihre Symbiosepartner zu *mobilisieren*, wirken sich

³ KAPPEN et al. (1998: 19) weisen auf die Tatsache hin, dass „Haupt- und Begleitvegetation ihre Nährstoffe aus unterschiedlichen Bodenkompartmenten gewinnen“ können und belegen dies am Beispiel eines Kiefernwaldes (ECM) mit Ericaceen (ERM) und Poaceen (AM). Ähnliche „Einnischungen“ sind auch aus anderen Pflanzengesellschaften der höheren Breiten (z.B. laubabwerfenden Wäldern) bekannt: Die Wurzeln der sich im Unterwuchs entwickelnden Krautarten werden von AMF besiedelt und befinden sich in erster Linie im Mineralboden; die Arten der Baum- und Strauchschicht sind zumeist ektomykorrhiziert, wobei deren Mykobionten vor allem den oberen organischen Horizont ausnutzen. Kommen Vertreter der Heidekrautgewächse vor, so bleiben die Hyphen ihrer Pilzpartner (ERMF) zumeist auf die obersten Streuauflagen beschränkt (READ 1993: 25).

⁴ Grundsätzlich ist festzuhalten, dass die Sukzessionsprozesse in Phytozöosen an die Veränderungen im Mykorrhizabesatz geknüpft sind. Jedes Sukzessionsstadium kann durch die Präsenz jeweils charakteristischer Mykorrhizotypen mit unterschiedlichen Fähigkeiten in der Nährstoffmobilisierung gekennzeichnet sein, die großen Einfluss auf die Entwicklung der Phytozöosen nehmen; solche Prozesse wurden z.B. in borealen und gemäßigten Wäldern beobachtet (vgl. dazu READ 1993: 23; SCHULZE et al. 2002: 495; WERNER 1987: 202 ff.). Während der Sukzession kommt es dabei immer wieder zur Koexistenz unterschiedlicher Mykorrhizotypen (READ 1993: 25).

⁵ Die Mykorrhizapilze der tropischen Regenwälder (im Wesentlichen AMF) sind erheblich an der Reduktion eventueller Nährstoffverluste (infolge der starken Niederschläge) beteiligt: Ihre engen Verknüpfungen mit den (bestandsbildenden) Phytobionten ermöglichen die fast unmittelbare Rückführung von Nährstoffen, die beim raschen Abbau der pflanzlichen Streu frei werden. Außerdem binden die symbiotischen Pilze einen nicht unerheblichen Nährstoffanteil in ihrer Biomasse.

nachhaltig auf die übergeordneten *Stoffkreisläufe* (C, P, N) aus und unterstützen das *Selbstregulationsvermögen* der biozönotischen Gemeinschaften (vgl. dazu ausführliche Darlegungen in VAN DER HEIJDEN 2002; VAN DER HEIJDEN 2004; HART & KLIRONOMOS 2002; WANG & QIU 2006: 361). Nachweislich erhöhen Mykorrhizierungen das *Besiedlungspotential* und sind nicht selten die Voraussetzung dafür, dass sich auf nährstoffarmen Böden (in denen Stickstoff und / oder Phosphor als limitierende Faktoren auftreten) artenreiche Phytozönosen etablieren können. Bei der Besiedlung von Rohböden sowie neu entstandenen oder stark geschädigten Standorten kommt ihnen eine wesentliche Funktion zu (u. a. FESTER et al. 2003; PENNISI 2004). Dadurch nehmen die symbiotischen Wurzelpilze unmittelbaren Einfluss auf die *Verbreitung der Landpflanzen*. Das bedeutet, dass die Strukturierung terrestrischer Lebensräume nicht zuletzt von der Vergesellschaftung zwischen den bestandsbildenden Gefäßpflanzen und ihren Pilzpartnern abhängt (VAN DER HEIJDEN 2002: 243). Mykorrhizapilze wirken sich begünstigend auf die *Substratentwicklung* aus, da sie wesentlich an der Bildung stabiler Bodenaggregate beteiligt sind. Ihre Hyphennetze fixieren kleinste Bodenpartikel und sorgen für deren Zusammenhalt. Darüber hinaus scheiden sie bestimmte Polysaccharide als „Kittsubstanzen“ aus, die den „Zementationsprozess“ auf erosionsgefährdeten Flächen maßgeblich unterstützen. Die stabilisierten Bodenformen begünstigen langfristig wiederum die allgemeine Wasser- und Nährstoffversorgung (GRAF 2004; vgl. auch PENNISI 2004). Die Präsenz einer großen Diversität an Mykorrhizasymbionten fördert des Weiteren die Entstehung wichtiger *Teillebensräume*, Kleinstrukturen und Refugien für andere Arten. Nicht nur die oberirdisch wachsenden Pflanzenteile sind dabei wichtige Strukturgeber für artenreiche Biozönosen, – auch das mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Geflecht der Pflanzenwurzeln und Pilzhyphen, das die Substrate durchzieht, schafft spezifische Mikrobiosphären (vgl. RABOTNOV 1995; VAN DER HEIJDEN et al. 1998⁶). Außerdem ist zu berücksichtigen, dass der Großteil der terrestrischen Primärproduktion von den Landpflanzen erbracht wird. Da diese – heutigen Erkenntnissen zufolge – häufig oder zumeist in Vergesellschaftungen mit Mykorrhizapilzen anzutreffen sind, kann davon ausgegangen werden,

Solche Mechanismen sind vor allem in oligotrophen Lebenssystemen unverzichtbar, um einen ausgewogenen Stofftransfer innerhalb dieser Artengemeinschaften (sowohl mittel- als auch langfristig) aufrechterhalten zu können. Die Nährstoffe zirkulieren in nahezu geschlossenen (biotischen) Systemen, die eine gewisse Unabhängigkeit von den (ursprünglich) gegebenen Ressourcen und Substraten erlangt haben (ODUM 1991; ODUM 1999; vgl. auch SCHMIDT 2005).

⁶ Diese grundsätzlichen Annahmen konnten durch empirische Erhebungen tatsächlich mehrfach bestätigt werden. VAN DER HEIJDEN et al. (1998) kamen bei ihren Untersuchungen in europäischen Kalkmagerrasen beispielsweise zu der Erkenntnis, dass die Vielfalt der AMF eine erhebliche Voraussetzung für die Entwicklung und Erhaltung der Pflanzendiversität und der Ökosystemfunktionen (wie Produktivität und Variabilität) darstellen. Im Allgemeinen lässt sich bei zunehmender Artenmannigfaltigkeit der Mykorrhizapilze auch eine gesteigerte Biodiversität der sich etablierenden Pflanzen feststellen. Diese ökologische Bedeutung ergibt sich nicht zuletzt aus der Fähigkeit der symbiotischen Pilze, durch ihre Versorgungsleistungen die Entwicklung von Sämlingen (die häufig bereits in einem frühen Stadium an die Hyphennetzwerke angeschlossen werden) deutlich zu fördern (vgl. dazu VAN DER HEIJDEN 2004; vgl. auch READ 1993: 21).

dass diese Symbiosen eine herausragende Schlüsselstellung für die Entwicklung der Landlebensgemeinschaften innehaben und auf die Höhe der Primärproduktion erheblichen Einfluss nehmen.

Sowohl arbuskuläre (AM)⁷ als auch ektotrophe Mykorrhizen (ECM)⁸ sind in der Lage, mehrere Pflanzenindividuen derselben und unterschiedlicher Arten (mittels ihrer Pilzhypphen) zu „verknüpfen“, so dass physiologische Einheiten höherer Komplexität (sog. *Mykorrhizanetzwerke*) entstehen und ein Stofftransfer zwischen ihnen ermöglicht wird (u. a. BICK 1999; PENNISI 2004; VAN DER HEIJDEN 2004; WERNER 1987). Dadurch sind *Energie-, Stoff- und Informationstransfers* nicht nur zwischen den Myko- und Phytobionten, sondern gleichermaßen zwischen den indirekt miteinander verknüpften Pflanzenpartnern möglich (KAPPEN et al. 1998; NENTWIG et al. 2004; BICK 1999). Die Mykorrhizapilze werden also sowohl für die angeschlossenen Pflanzenindividuen als auch für das Bodenleben in seiner Gesamtheit zu zentralen Strukturen für Kommunikation, Speicherung und Nährstofftransport (KAPPEN et al. 1998: 18 f.).

In Waldökosystemen, in denen das Licht möglicherweise zu einem limitierenden Faktor für den Unterwuchs wird, kann die Ausbildung von Mykorrhizanetzwerken, z.B. zwischen ECM- und ERM-Pflanzen, von nennenswerter Bedeutung für die Strauchschicht sein (VRÅLSTAD 2004: 9)⁹. Die Hypothese, dass ERM- und ECM-Pflanzen bestimmte gemeinsame Mykobionten besitzen, konnte schließlich in jüngster Zeit durch die Beobachtungen identischer Pilz-Genotypen in den Wurzeln koexistierender ERM- und ECM-Pflanzen untermauert werden (vgl. VRÅLSTAD 2004: 7). Von VILLARREAL-RUIZ et al. (2004: 183, 189) wurde zum ersten Mal nachgewiesen, dass ein einzelner Pilz (d.h. ein Mycelium) zumindest unter Laborbedingungen sowohl eine ECM als auch eine ERM auszubilden vermochte. Inwiefern ein einzelnes Isolat in der Lage sein kann, *gleichzeitig* eine ERM

⁷ Da die arbuskulären Mykorrhizen der Tropen eine vergleichsweise geringe Wirtsspezifität aufweisen, sind sie noch weit reichender als ECM-Pilze in der Lage, den Boden mit dichten Mycelnetzen zu durchziehen, an die ein Großteil der bestandsbildenden Individuen einer Phytozönose angeschlossen sein können (KAPPEN et al. 1998; vgl. auch WERNER 1987: 198). Die Phyto- und Mykozönosen sind eng miteinander verwoben und beeinflussen sich wechselseitig, insb. in ihren Artenzusammensetzungen (vgl. FESTER et al. 2003). Punktuelle Überschüsse an Nährstoffen und Wasservorräten können über die Hyphen der Mykorrhizapilze zugunsten der gesamten Lebensgemeinschaft ausgeglichen werden, so dass ein relativ homogener Boden entwickelt und / oder erhalten werden kann. Die relativ gleichmäßige Verteilung der essentiellen Ressourcen reduziert die interspezifische Konkurrenz zwischen den Phytobionten und führt dazu, dass sich eine besonders große Biodiversität zu entfalten vermag (KAPPEN et al. 1998; POLOMSKI & KUHN 1998; RABOTNOV 1995).

⁸ Durch die unterirdischen Netzwerke der ektomykorrhizierten Waldbäume in den gemäßigten und borealen Breiten ist beispielsweise der Transport von Assimilaten hin zu jenen Phytobionten möglich, die gewisse Versorgungsengpässe aufweisen. Untersuchungen an juvenilen Stadien (Sämlingen) ergaben, dass sie von den Vorteilen der Mykorrhiza bereits in jener Entwicklungsphase zu profitieren vermögen, in der sie selbst noch nicht in der Lage sind, Kohlenhydrate in das Netzwerk einzuspeisen (FESTER et al. 2003; vgl. dazu auch POTT 2005: 429; WERNER 1987).

⁹ Jüngste Studien belegen, dass unter bestimmten Voraussetzungen sogar so unterschiedliche Pflanzengruppen wie Lebermoose und Angiospermen durch die gleichen Mykobionten besiedelt werden können, wobei es zur Ausbildung ähnlicher Strukturen kommt (vgl. READ et al. 2000: 815; WANG & QIU 2006: 352).

und ECM auszubilden, wird von VILLARREAL-RUIZ et al. (2004: 190) noch nicht eindeutig beantwortet; VRÅLSTAD (2004: 8f.) hält dies aber für möglich, vielleicht sogar für sehr wahrscheinlich¹⁰. Wenn dem so ist, wäre eine nennenswerte ökologische, evolutionäre und funktionale Relevanz dieser „Pilzbrücken“ (*fungus bridges*) zwischen ECM- und ERM-Wirten tatsächlich anzunehmen, denn immerhin lägen dann unmittelbare Verknüpfungen zwischen Baum- und Strauchschicht (z.B. in den borealen Wäldern oder Waldtundren) nahe (vgl. auch VILLARREAL-RUIZ et al. 2004: 190).

Die Vernetztheit innerhalb der mykorrhizierten Phytozönosen erscheint noch komplexer, wenn *weitere Organismengruppen* (insb. Prokaryoten) als Symbionten in Erscheinung treten. Dies ist beispielsweise bei Assoziationen mit stickstofffixierenden Bakterien der Fall: Bei vielen Actinorrhizogehölzen sind die jeweiligen Partner der Phytobionten, die Actinomyceten (also spezielle Knöllchenbakterien) einerseits und die Mykorrhizapilze andererseits, zumindest indirekt miteinander verbunden und stehen in wechselseitigem Stofftransfer¹¹. Ähnliche Relationen konnten bei den Wurzelknöllchensymbiosen der Leguminosen nachgewiesen werden¹². Nach RABOTNOV (1995) haben Mykorrhizapilze zumeist einen positiven Einfluss auf die Stickstoffbindung der Bodenorganismen, wobei diese verbesserten Lebensbedingungen nicht nur den erwähnten symbiotischen, sondern auch den frei im Boden lebenden stickstofffixierenden Bakterien zugute kommen.

¹⁰ Weitere Verweise auf solche sog. dualen Infektionen finden sich z.B. bei WANG & QIU (2006: 354), ERIKSEN et al. (2002: 120) sowie READ & HASELWANDTER (1981: 350).

¹¹ Die Pilze liefern mehr P an die Bakterien, wodurch eine höhere N₂-Fixierung möglich ist, was sich wiederum günstig auf die Myko- und Phytobionten auswirkt. Im günstigsten Falle erhalten die Pflanzenpartner sowohl mehr P als auch mehr N (nach RABOTNOV 1995). Vergleichbare wechselseitige „Stimulierungen“ (durch verbesserte P- und N-Versorgung) wurden auch bei koexistierenden AM-Pilzen und frei im Boden lebenden Bakteriengruppen verifiziert (WERNER 1987: 188).

¹² Bei Gehölz-Leguminosen wurde nachgewiesen, dass sie sowohl mit Rhizobien als auch mit AMF in Wechselbeziehungen treten. Es konnte bereits beobachtet werden, dass die Phytobionten von beiden Symbiosepartnern – selbst unter ungünstigen Bodenverhältnissen – gut mit mineralischen Nährstoffen versorgt wurden, wobei sich eine allmähliche Verbesserung der Bodeneigenschaften einstellte (STRACK et al. 2001: 292; KAPPEN et al. 1998; WERNER 1987: 203).

Literatur

- BICK, H.** (1999): Grundzüge der Ökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- ERIKSEN, M.; BJUREKE, K. E.; DHILLION, S. S.** (2002): Mycorrhizal plants of traditionally managed boreal grasslands in Norway. *IN: Mycorrhiza*, Bd. 12: 117–123.
- FESTER, T.; PEERENBOOM, E.; WEIB, M.; STRACK, D.** (2003): Mykorrhiza. Internet-Präsentation; Leibnitz-Institut für Pflanzenbiochemie; Halle.
<http://www.ipb-halle.de/myk/> [Stand 12.07.2005]
- FRÄNZLE, O.; MÜLLER, F.; SCHRÖDER, W.** (Hrsg.) (1996-2003): Handbuch der Umweltwissenschaften. Grundlagen und Anwendungen der Ökosystemforschung; Ecomed-Verlag; Landsberg am Lech.
- GRAF, F.** (2004): Mykorrhizapilze als Bodenbauer und Pflanzenernährer. *IN: Hotspot – Vielfalt der Pilze, Biodiversität: Forschung und Praxis im Dialog, Informationen des Forum Biodiversität Schweiz, Heft 10/2004.* http://www.biodiversity.ch/download/Hotspot_10-2004_dt.pdf [Stand: 24.06.2005]
- HART, M. M.; KLIRONOMOS, J. N.** (2002): Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem functioning. *IN: VAN DER HEIJDEN & SANDERS* (Hrsg.) (2002).
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; KLIRONOMOS, J. N.; URSIC, M.; MOUTOGLIS, P.; STREITWOLF-ENGEL, R.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A.; SANDERS, I. R.** (1998): Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *IN: Nature*, Nov. 1998, Vol. 396: 69-72; Macmillan Publishers Ltd.
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A.** (2002): Arbuscular mycorrhizal fungi as a determinant of plant diversity: in search of underlying mechanisms and general principles. *IN: VAN DER HEIJDEN & SANDERS* (Hrsg.) (2002).
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; SANDERS, I. R.** (Hrsg.) (2002): Mycorrhizal ecology. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg.
- VAN DER HEIJDEN, MARCEL 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.
- KRATOCHWIL, A.; SCHWABE, A.** (2001): Ökologie der Lebensgemeinschaften - Biozönologie. Reihe: UTB für Wissenschaft, Bd. 8199; Ulmer-Verlag; Stuttgart.
- NENTWIG, W.; BACHER, S.; BEIERKUHNEIN, C.; BRANDL, R.; GRABHERR, G.** (2004): Ökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- ODUM, E. P.** (1991): Prinzipien der Ökologie: Lebensräume, Stoffkreisläufe, Wachstumsgrenzen. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg.
- ODUM, E. P.** (1999): Ökologie: Grundlagen, Standorte, Anwendung. Thieme-Verlag; Stuttgart, New York.
- 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.
- POTT, R.** (2005): Allgemeine Geobotanik – Biogeosysteme und Biodiversität. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg.
- RABOTNOV, T. A.** (1995): Phytozönologie: 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.; HASELWANDTER, K.** (1981): Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *IN: New Phytologist*, Bd. 88: 341-352.

- 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.
- 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.
- SCHWANTES, H. O.** (1996): Biologie der Pilze: Eine Einführung in die angewandte Mykologie. Reihe: UTB für Wissenschaft, Uni-Taschenbücher, Bd. 1871; Ulmer Verlag; Stuttgart.
- 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.
- VILLARREAL-RUIZ, L.; ANDERSON, I. C.; ALEXANDER, I. J.** (2004): Interaction between an isolate from the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and roots of *Pinus* and *Vaccinium*. *IN: New Phytologist*, Bd. 164: 183-192.
- 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.