

## Bemerkungen zur Evolution der Mykorrhizen

ALEXANDER SCHMIDT

*Die folgende Abhandlung enthält geringfügig modifizierte Passagen aus einem Exposé, welches für ein Forschungsprojekt an der Ernst-Moritz-Arndt-Universität zu Greifswald erarbeitet wurde.*

**Bereits bei den ersten Landpflanzen konnten ernstzunehmende Hinweise auf die Präsenz endophytischer Pilze, die große Ähnlichkeiten mit rezenten Mykorrhizen aufzeigen, gefunden werden. Vieles deutet darauf hin, dass die ältesten Vertreter der Pflanzen die Landlebensräume im Verbund mit symbiotischen Pilzen besiedelten. Diese entwicklungs-geschichtlich weit zurückreichenden Assoziationen konnten im Prinzip bis in die Gegenwart (in Form der arbuskulären Mykorrhizen) überdauern. Veränderte Umweltbedingungen (z.B. der Substrateigenschaften) unterstützten schließlich die Herausbildung weiterer spezifischer Mykorrhizaformen (wie die Ekto- und die ericoiden Mykorrhizen).**

Zahlreiche Indizien aus der Paläontologie sprechen heute dafür, dass sich die Frühformen der Pflanzen nur im Zuge symbiotischer Assoziationen mit spezifischen Pilzen in den terrestrischen Lebensräumen etablieren konnten (vgl. WILSON 1995: 220; STRACK et al. 2001: 291; SCHÜBLER 2004: 741 f.)<sup>1</sup>. Einige Wissenschaftler gehen davon aus, dass die ersten terrestrischen Pilze bereits vor mehr als einer Mrd. Jahren, also viele Jahrtausende vor den Landpflanzen, entstanden sind; ggf. bildeten sie schon im aquatischen Umfeld die ersten Symbiosen mit Grünalgen und begaben sich dann im Verbund mit den Ahnen der Pflanzen an das Land (PIROZYNSKI & MALLOCH 1975; vgl. SCHÜBLER 2005; PIROZYNSKI & HAWKSWORTH 1988)<sup>2</sup>.

Als Ahnenform der Symbiosen zwischen Pilzen und Landpflanzen gilt die *arbuskuläre Mykorrhiza* (AM), die bei der Mehrzahl der rezenten Pflanzenarten auftritt (TRAPPE 1987) und selbst bei den Nachkommen der frühzeitig abgezweigten Entwicklungslinien (insb. den Lebermoosen) vorkommt (WANG & QIU 2006: 299, 353 f.). Die ersten Formen der Gefäßpflanzen (wie die Gattung *Rhynia*) besaßen weder Blätter noch Wurzeln und erinnerten an ihre tangähnlichen Vorfahren (vielzellige Grünalgen), verfügten aber bereits über endophytische Pilze, die eine große Ähnlichkeit zu rezenten Mykorrhizen erkennen lassen (MARGULIS & SCHWARTZ 1989; vgl. auch WANG & QIU 2006: 353; DHILLON 1993: 656). Der Hauptfaktor für den Erfolg dieser Symbiosen (zu Beginn der Landbesied-

<sup>1</sup> Nach SCHÜBLER (2005) weisen die frühesten AM-Symbiosen ein Alter von mehr als 600 Mio. Jahren (!) auf.

<sup>2</sup> Sollten die Vorfahren der symbiotischen Pilze im späten Präkambrium bereits in den terrestrischen Lebensräumen etabliert gewesen sein, hätten sie hingegen zunächst entweder saprotroph oder in engen Assoziationen mit Cyanobakterien (vergleichbar mit der rezenten Gattung *Geosiphon*) leben müssen (SCHÜBLER 2004; SCHÜBLER 2005).

lung) lag vor allem darin, dass die Mykobionten eine (ausreichende) Versorgung mit Nährstoffen aus den terrestrischen Substraten sicherstellen konnten, zumal die unterirdischen Organe der Autotrophen zunächst noch sehr unzureichend entwickelt waren (PIROZYNSKI & MALLOCH 1975; vgl. auch READ et al. 2000: 818; WANG & QIU 2006; SCHÜBLER 2005; FREY & LÖSCH 1998; PIROZYNSKI & HAWKSWORTH 1988; KAPPEN et al. 1998; RABOTNOV 1995)<sup>3</sup>.

Analog zur Entwicklung der Gymnospermen im Mesozoikum entstand schließlich ein neuer, heute in den gemäßigten und borealen Klimazonen weit verbreiteter Mykorrhizotyp: die sog. *Ektomykorrhiza* (ECM). Nach FESTER et al. (2003) entstanden die Mykobionten dieser Symbiose vor mehr als 130 Mio. Jahren<sup>4</sup>. Da die arbuskulären Mykorrhizen nicht in der Lage waren, die in vielen Vegetationsbeständen (v. a. höherer Breiten) anfallende Streu aufzuschließen und pflanzenverfügbar zu machen, entwickelte sich diese neue Symbioseform, um den veränderten Lebensbedingungen und Anforderungen, insb. der begrenzten Nährstoffverfügbarkeit, zu entsprechen (WANG & QIU 2006: 354).

Betrachtet man die Verteilung der ECM in Orientierung am phylogenetischen System der Pflanzen, so wird deutlich, dass es mehrere unabhängige Ursprünge für diese Mykorrhizaform geben muss, da sie in den verschiedensten Abstammungslinien immer wieder auftaucht (WANG & QIU 2006: 354). Demzufolge kam es (mit hoher Wahrscheinlichkeit) mehrfach und unabhängig voneinander zur Substitution der AM durch die neu aufkommenden Symbiosen mit Basidio- und Ascomyceten<sup>5</sup>. Die Koevolution zwischen den Symbionten der ECM begünstigte vermutlich (vor allem wegen der höheren Spezifität als bei den AM) die starke Radiation der Pilzpartner (insb. der Basidiomycota) und bestimmter Pflanzenfamilien (WANG & QIU 2006: 299)<sup>6</sup>.

Die Sonderformen der Mykorrhizasymbiose (ABM, MTM, ERM und ORM, s. u.) bildeten sich schließlich innerhalb der letzten 100 Mio. Jahre heraus (FESTER et al. 2003; vgl. auch SCHÜBLER 2005).

---

<sup>3</sup> Die ersten Besiedler der terrestrischen Biotope wurden mit dünnen Verwitterungsschichten ohne nennenswerte organische Auflagen konfrontiert; der limitierende mineralische Nährstoff war – neben Stickstoff – vor allem Phosphat. Noch heute weisen die Hauptverbreitungsgebiete der arbuskulären Mykorrhiza gewisse Parallelen zu diesen mutmaßlichen Umweltbedingungen auf. Es handelt sich bevorzugt um Böden (tendenziell) warmer Standorte mit geringeren Mengen unzersetzten Materials (vgl. dazu KAPPEN et al. 1998; RABOTNOV 1995).

<sup>4</sup> SCHÜBLER (2005) datiert diese sogar ca. 210 Mio. Jahre zurück. Andere Quellen sprechen hingegen von lediglich mehr als 50 Mio. (vgl. WANG & QIU 2006: 353) bzw. 80 Mio. Jahren (READ et al. 2000: 818).

<sup>5</sup> Davon zeugen beispielsweise Pflanzengruppen mit Übergängen zwischen AM und ECM, indem sie Phytobionten beider Mykorrhizatyphen sein können.

<sup>6</sup> Die geringe Aufspaltung der Glomeromycota ist hingegen möglicherweise auf deren reduzierte Wirtsspezifität zurückzuführen (WANG & QIU 2006: 360).

Möglicherweise stammen *arbutoide* (ABM), *monotropoide* (MTM) und *ericoide Mykorrhizen* (ERM) von den ECM ab (vgl. WANG & QIU 2006: 359; VILLARREAL-RUIZ et al. 2004: 190; ausführliche Darlegungen bei BRUNDRETT 2002). Durch molekulare Analysen konnte die nahe Verwandtschaft zwischen ERM- und bestimmten ECM-Pilzen mittlerweile bestätigt werden (vgl. VRÅLSTAD 2004: 7). Die *Ektendomykorrhiza* wird in diesem Zusammenhang als eine Art Übergangsstadium zwischen der ECM und einer spezifischen Form (z.B. ERM) interpretiert (WANG & QIU 2006: 359). Die *orchideoide Mykorrhiza* (ORM) ist (wie die Mykorrhizen der Ericaceen) als hoch spezialisierte Form der ECM zu betrachten, was dadurch zu untermauern ist, dass bei einigen Vertretern eines frühen phylogenetischen Abzweiges der Orchidaceae noch ECM nachzuweisen sind (vgl. WANG & QIU 2006: 359).

Schließlich soll nicht unerwähnt bleiben, dass sich sowohl die Mykoheterotrophie als auch der Verlust der Mykorrhizierung (bei einigen Pflanzengruppen) mehrmals unabhängig voneinander im Verlauf der Entwicklungsgeschichte herausbildeten; - auch diese Indizien stützen die grundsätzliche Annahme, dass die Evolution der Mykorrhizen immer wieder parallele bzw. konvergente Wege gegangen ist (WANG & QIU 2006: 360; vgl. auch TRAPPE 1987).

## Literatur

**BRUNDRETT, M. C.** (2002): Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *IN: New Phytologist*, Bd. 154: 275-304.

**DHILLION, S.** (1993): Vesicular-arbuscular mycorrhizas of *Equisetum* species in Norway and U.S.A.: occurrence and mycotrophy. *IN: Mycological Research*, Bd. 97 (6): 656-660.

**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.

**FREY, W.; LÖSCH, R.** (1998): Lehrbuch der Geobotanik: Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. Gustav-Fischer-Verlag; Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.

**KAPPEN, L.; SATTELMACHER, B.; DITTERT, K.; BUSCOT, F.** (1998): Symbiosen in ökosystemarer Hinsicht. *IN: FRÄNZLE et al.* (Hrsg.) (1996-2003): Kapitel IV-3.5.

**MARGULIS, L.; SCHWARTZ, K. V.** (1989): Die fünf Reiche der Organismen. Ein Leitfaden; Verlag Spektrum der Wissenschaft; Heidelberg.

**PIROZYNSKI, K. A.; MALLOCH, D. W.** (1975): The origins of land plants: a matter of mycotrophism. *IN: Bio-systems* 6: 153-164.

- PIROZYNSKI, K. A.; HAWKSWORTH, D. L.** (1988): Coevolution of fungi with plants and animals. Academic Press; London, San Diego u.a.
- RABOTNOV, T. A.** (1995): Phytozönologie: Struktur und Dynamik natürlicher Ökosysteme. Reihe: UTB für Wissenschaft (Große Reihe); Ulmer-Verlag; Stuttgart.
- 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.
- SAFIR, G. R.** (Hrsg.) (1987): Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants. CRC Press; Boca Raton (Florida).
- SCHÜBLER, A.** (2004): Das fünfte Pilz-Phylum: die Glomeromycota. *IN: BIOSpektrum*; 10. Jahrgang; Nr. 4; S. 741 f.
- SCHÜBLER, A.** (2005): Symbiosen zwischen Pflanzen und Mikroorganismen. Vorlesung WS 2005/06; Powerpoint-Präsentation; Vorlesung 6 (14.12.2005): Evolution AM- und Knöllchen-Symbiosen; TU Darmstadt.
- 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.
- TRAPPE, J. M.** (1987): Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. *IN: SAFIR* (Hrsg.) (1987: 5–25).
- 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.
- WILSON, E. O.** (1995): Der Wert der Vielfalt - Die Bedrohung des Artenreichtums und das Überleben des Menschen. Piper Verlag; München, Zürich.