

Vom Keimstadium zur adulten Pflanze: Die symbiotischen Pilze der Orchideen

PROF. MARC-ANDRÉ SELOSSE & J.-C. GUILLAUMIN

Gefäßpflanzen und Pilze, zwei große Gruppen, die geophytisch leben, betreiben miteinander eine komplexe Beziehung: beginnend mit Parasitismus bis zu einer Vergesellschaftung zum Zweck des gegenseitigen Nutzens. Die beständigste Vergesellschaftung ist hierbei ohne Zweifel die der Mykorrhiza: die Orchideen forcieren diese Gesellschaft viel weiter noch als die meisten anderen Pflanzen. Wie wir sehen werden, spielt diese Vergesellschaftung mit Pilzen eine zentrale Rolle bei den Orchideen, manchmal durchaus unterschiedlich, abhängig vom Alter, Ernährungszustand oder der Samenbildung.

Mykorrhiza: Symbiose in den Wurzeln

Wie die Mehrheit der Pflanzen bilden Orchideenwurzeln eine Vergesellschaftung mit Bodenpilzen in verschiedenen Organen, bestehend aus Zellen der zwei Partner: die Mykorrhiza (Kasten 1). Betrachten wir nun die von Orchideen gebildeten Formen. Die Orchideenwurzeln sind wenig verzweigt und verdickt, denn sie haben eine Speicherfunktion (Fig. 1a).

Kasten 1 – Was ist eine Mykorrhiza?

Mykorrhizen sind Vergesellschaftungen von Bodenpilzen (myko-) und Pflanzenwurzeln (-rhiza) zum im allgemeinen wechselseitigen Nutzen. Nach der Entdeckung der Mykorrhiza im 19. Jhd. hat man die Bedeutung dieser Entdeckung erst im 20. Jhd. verstanden: mehr als 90 % der Pflanzen haben Mykorrhizen ausgebildet, wodurch ihre Versorgung mit Nährstoffen und ihr ökologischer Erfolg sichergestellt wird. Man weiß es einfach zu wenig: viele Pflanzen sind nicht in der Lage, sich ohne verborgene Partner zu ernähren. Der Pilz, dessen vegetative Hyphen den Boden in der Umgebung durchziehen, übernimmt die Rolle der Stoffaufnahme, die normalerweise den aufnehmenden Wurzelhaaren zukommt. Im Austausch für Wasser und Mineralsalze, die der Pilz bereit stellt, erhält er von der Pflanze in einem größeren Zeitanteil Kohlenhydrate: die Vergesellschaftung dient daher dem gegenseitigen Vorteil (das nennt man Symbiose, Bild 8a). Hervorgegangen aus zwei Partnern, wodurch die Versorgung mit Nährstoffen ermöglicht wird, ist die Mykorrhiza also ein gemischtes Ernährungsorgan.

Man kennt verschiedene Mykorrhiza-Typen, unterschieden einerseits durch die beteiligte Pilzart und andererseits durch die gebildeten Strukturen. Bei bestimmten Pflanzen bleibt der Pilz außerhalb der Wurzel und besiedelt reichlich die Wurzelepidermis, so als ob er eine „Hülle“ um die Wurzel bildet: dieses Phänomen findet man bei unseren einheimischen Waldbäumen. Man nennt dies deshalb Ektomykorrhiza (Ekto-: außerhalb). In anderen Fällen dringt der Pilz direkt in die Wurzelzellen ohne Hüllenbildung ein: dies nennt man Endomykorrhiza (Endo: innen). Man kennt verschiedene Formen von Endomykorrhizen, so auch bei den Orchideen. Letztlich ist die Mehrzahl der Mykorrhiza-Gesellschaften nicht spezifisch: derselbe Pilz kann sich mit verschiedenen Pflanzenarten vergesellschaften, andererseits kann sich eine Pflanze mit verschiedenen Pilzen assoziieren (bis zu mehreren hundert Spezies im Fall der Bäume mit Ektomykorrhizen). Durch die Vergesellschaftung ist mithin ein Myzel-Netz entstanden, das die Pflanzen miteinander verbindet. Wir werden sehen, dass bestimmte Orchideen das Netz nutzen, um Kohlenstoff von den Nachbarpflanzen zu erhalten (Kasten 3).

Sie entstehen auf unterirdischen Stängeln und auf Rhizomen. Die Pilzhyphen besiedeln die Wurzeln vom Boden aus und breiten sich von Zelle zu Zelle aus (Fig. 2). Sie richten sich im Rindenparenchym der Wurzeln ein – jedoch nicht im Zentralzylinder – mitten in der Endodermis, in der die Säfte zirkulieren. Die besiedelten Abschnitte zeigen häufig eine bräunliche Färbung. Die Wurzelspitzen sind heller: dort befinden sich die Endmeristeme, vom Pilz unversehrt, in denen die Zellteilung zur Generierung der Wurzeln stattfindet. In den Wurzelzellen formen die Pilzfäden Anhäufungen, wegen ihrer Form auch Knäuel genannt, weil sie an ein Nest aus Tagliatelle erinnern (Fig. 3). Die Knäuel sind schon seit Beginn des 19. Jhdts. bekannt, es war jedoch REISSEK, der im Jahre 1847 für *Neottia nidus-avis* vorschlug, es könne sich um einen Pilz handeln. Diese Knäuel befinden sich in engem Kontakt mit der Zellmembran (Fig. 4 b), von der sie sich nicht unterscheiden außer durch eine schmale Schicht, die Kohlenhydrate (Zellulose, Pektine etc.) enthält, hervorgegangen aus den beiden Partnern.

Die Besiedlung betrifft manchmal periphere Zellen anderer unterirdischer Organe wie die Tubera oder die Rhizome: z. B. sind die Tubera von *Spiranthes* dicht befallen. Besonders zeigt sich dies bei den Spezies mit unbedeckten Wurzeln, z. B. bei *Corallorhiza* (Fig. 1b). Andererseits ist der Pilz meistens von diesen Organen ausgeschlossen, z. B. in den Tubera der Arten *Orchis*, *Ophrys* und *Platanthera*. Dies läßt sich durch die Gegenwart von fungiciden Substanzen wie das Orchinol (bei *Anacamptis*, früher *Orchis*) und das Hircinol (bei *Himantoglossum hircinum*) erklären. Einige dieser Moleküle sind vielleicht schon vor der Infektion durch den Pilz vorhanden; doch könnte ihre Produktion durch die Anwesenheit des Pilzes gesteigert werden. Dies trifft auf das Orchinol bei *Anacamptis*, früher *Orchis morio* und *A. militaris* zu. Man vermutet, dass ihre Produktion die Entwicklung des Pilzes kontrolliert, aber man weiß nicht, ob es sich um einen allgemeinen Prozeß handelt. Bei *Gastrodia elata* tragen Proteine, die gewöhnlich als Reaktion auf Pathogene gebildet werden (PR-Proteine, von denen Lectine, Chitinasen und 1-3-Glucanasen die Seitenwände der Pilze angreifen können), zu dieser Kontrolle bei. Außerdem gibt es Arten, wie einige *Cephalanthera*-Spezies, deren Wurzeln keine Mykorrhizen bilden: sie sind nämlich Speicherorgane oder nutzen die Nährstoffe des Bodens, während die anderen Wurzeln, lateral und kurz, Mykorrhizen bilden. Die oberirdischen Pflanzenteile, insbesondere Samen vor der Verbreitung, werden niemals besiedelt. Während des Keimungsvorgangs erfolgt die Begegnung mit einem angepassten Partner unterirdisch, wo es wenig Treffer gibt, und ist völlig dem Zufall vorbehalten.

Die Myzel-Knäuel werden allmählich zerstört, manchmal nur wenige Tage, nachdem sie an Ort und Stelle gebracht wurden. Sie verändern sich zu einem braungefärbten Gemenge, das den Zellkern umgibt: die Wurzeln zeigen häufig eine

Aneinanderreihung von beherbergenden, von phagocytierenden und von nicht-besiedelten Zellen (Fig. 4a). Das Phänomen der Phagocytose könnte auf folgende zwei Arten erfolgen:

- Durch Tolypophagie (Knäuelverzehr, gr. Tolýpe = Knäuel) wird die Myzel-Agglomeration Stück für Stück in eine amorphe Masse umgewandelt.
- Durch Ptyophagie (Spuckverzehr, gr. ptyein = spucken), die sehr selten vorkommt: bei einigen Zellen, die weniger dicht besiedelt sind, werden die Hyphen von einer kohlenhydrathaltigen Hülle umgeben, danach aufgelöst und in kleinen Quantitäten resorbiert (man spricht auch von Pinocytose).

Man kennt allerdings nicht den biologischen Sinn dieses Phänomens der Phagocytose, die ja mit der Wiedergewinnung von vorherigen Strukturen verknüpft sein könnte oder mit einer Reaktion, die die Pilzinvasion limitiert. Es ist außerdem auch denkbar, dass sich die Orchidee in diesem Stadium alle oder einige Nährstoffe nutzbar macht, die sie vom Pilz erhält. Die Knäuel tragen also ohne Zweifel zum Stoffaustausch bei; andererseits weiß man nicht, ob sie sich so im Spätstadium bzw. im Juvenilstadium verhalten. Vor ihrem Untergang bieten die Knäuel durch einen sehr engen Kontakt mit der Gastzelle eine sehr große Oberfläche zum Stoffaustausch (Fig. 3+4): genaue cytochemische Studien zeigen, daß die Zellmembranen in diesem Stadium über die notwendigen Proteine verfügen, um Nährstoffe zu resorbieren.

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 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 (Fig. 5). Nur die Besiedlung mit einem Pilz ermöglicht das Auskeimen, weil dadurch die notwendigen Nährstoffe bereit gestellt werden. Diese Besonderheit wurde durch den französischen Forscher NOËL BERNARD, der zwischen 1874 und 1911 (Kasten 2) die Anwesenheit eines Myzels in einem auskeimenden Orchideensamen bewiesen hat,

entdeckt: er konnte den Pilz isolieren, ihn wieder einimpfen und anatomische Studien durchführen, die dazu Daten lieferten (Fig. 6). Obschon es möglich ist, bestimmte Orchideenarten ohne Pilz in-vitro in einem stark zuckerhaltigen Milieu zum Keimen zu bringen, so wird in der Natur stets ein Pilz zum Auskeimen benötigt.

Kasten 2 – Notiz von Noël Bernard „Über das Auskeimen von *Neottia nidus-avis*“, veröffentlicht in: *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences, Paris 128, 1253-1255 (1899) in Auszügen*

»Ich hatte die Gelegenheit gehabt, das Auskeimen von Samen der *Neottia nidus-avis* unter folgenden Umständen zu beobachten: ein Lufttrieb dieser Pflanze, deren Samenkapseln voll mit Samenkörnern waren, befand sich – zweifellos im Herbst letzten Jahres – zufällig, bedeckt mit Erde, unter einer Schicht von abgestorbenen Blättern. Im Frühling keimten die Samen, noch innerhalb der Samenkapseln, in großer Zahl (...). Diese Keimlinge hatten die Form einer Keule¹⁾, an deren äußersten Ende noch das Tegument klebte, das durch das Auskeimen zerrissen worden war (...). Im mikroskopischen Schnitt beobachtet man drei Zellarten:

- (1) in der Mitte Zellen mit dünnen Wänden, die ein Parenchym mit reichlich Stärke bilden;
- (2) einige Zellschichten, fast völlig mit einem dichten Knäuel unterteilter Myzelfäden ausgefüllt
- (3) am äußersten Rand eine Zellschicht ohne Stärke und Myzelfäden.

Ich bin daher zu dem Schluß gekommen, daß Mykorrhizen für die Pflanzen im Stadium des Auskeimens unverzichtbar sind.«

¹⁾ Der entstehende Protocormus, s. Bild 6.

Man kann die Wechselwirkung zwischen Samen und Pilz mittels eines synthetischen Milieus unter Laborbedingungen studieren, indem der Pilz, von dem man annimmt, daß er zur Keimung beiträgt, zur Entwicklung gebracht wird. Für in-situ-Studien vergräbt man den Samen in Nylon-Säckchen, die der Pilz durchwachsen kann, in der Erde: gräbt man die Säckchen nach Verlauf unterschiedlicher Zeiten wieder aus, erhält man die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien. In unseren Breiten erfolgt die Besiedlung im Frühling bzw. im Sommer. Die Pilzausscheidungen lösen fraglos den Keimungsvorgang aus. Der Pilz dringt im allgemeinen durch den Suspensor nahe bei der Samenschale in den Samen ein und erreicht die undifferenzierten embryonalen Zellen. Drei Szenarien sind nun denkbar:

- Der Pilz kann sich wie ein Parasit verhalten, eindringen und den Samen abtöten.
- Er kann durch den Samen abgewehrt werden.
- In den anderen Fällen vollbringt der Pilz eine eher ausgewogene Besiedlung und löst Wachstum und Zellteilung aus.

Der Embryo wächst und nimmt seine Entwicklung auf. Er formt sich nun zu einem sehr großen Zellverband und wird von einzelligen Haaren bedeckt: der Protocormus (Fig. 7).

Wie in den Wurzeln bildet der Pilz auch in den Zellen des Protokormus Knäuel. In der Folge degeneriert er zu einem undifferenzierten Gebilde. Alle Zellen werden nicht befallen (Fig. 6) und es etabliert sich eine Einteilung in Zonen zwischen den zentralen Regionen, die das Myzel beherbergen, und den peripheren, nicht besiedelten Zonen. Gegenüber dem Suspensor entwickeln die nicht befallenen Zellen ein erstes Meristem, das zum Startpunkt des Stängels (oder des Rhizoms) wird.

Diese Phänomene weisen auf ein Problem hin, das der Frage ähnelt: Wer war zuerst da: Das Huhn oder das Ei? Sind also die Orchideensamen genötigt, eine Symbiose mit Pilzen einzugehen, weil sie so wenig entwickelt sind? Oder bedeutet erst die Symbiose mit dem Pilz die Möglichkeit, den Orchideensamen derart zu reduzieren, weil er ja mit dem Pilz Reservestoffe austauschen kann? Ohne Zweifel hat eine lange, gemeinsame Evolution von vielen Orchideengenerationen mit Pilzen schrittweise eine frühe Vergesellschaftung Pilz/Orchidee hervorgebracht und hat dadurch eine Reduktion des Orchideensamens begünstigt: wir sehen also das Ergebnis einer Co-Evolution.

Die Vergesellschaftung im Lauf der Zeit

Der Protokormus entwickelt sich langsam, oft erst in mehreren Jahren, zu einem Keim: die jungen Wurzeln, die sich häufig gleich zu Beginn differenzieren, entwickeln sich aus befallenen Zellen. Also befinden sich der oder die Pilze, die das Auskeimen sicherstellen, in den Mykorrhizen der adulten Pflanzen. In der Tat lösen andererseits die Pilze, die man aus adulten Pflanzen isolieren kann, häufig den Keimvorgang aus. Manchmal allerdings unterscheidet sich der Mykorrhizapilz in der adulten Pflanze von dem Pilz im Protokormus: *Gastrodia elata* (s. u.) keimt in Gegenwart eines Pilzes der Gattung *Mycena* (Helmling), benötigt jedoch *Armillaria* (Hallimasch), um seine Entwicklung weiter fortzusetzen. Desgleichen tauscht *Tipularia discolor* den Partner im Lauf seiner Entwicklung aus: möglicherweise kommen dadurch unterschiedliche Bedürfnisse zum Ausdruck. Es bleibt unklar, ob eine solche Substitution häufig oder ob ein derartiges Persistenzverhalten desselben Pilzes die Normalität darstellt. Mit der Aufnahme der Photosynthesetätigkeit geben bestimmte Orchideenarten sogar ihren Pilz auf: Geophyten wie *Listera ovata* entwickeln ihre Mykorrhiza zurück und Epiphyten (die sich von Staub und Aerosolen ernähren) haben gar keinen Pilz mehr. (Oder: haben sie fast gar nicht).

Bei den Orchideen-Spezies mit Mykorrhiza setzt sich die Pilzbesiedlung im Jahreslauf fort, z. B. bei *Goodyera repens* oder *Neottia nidus-avis* oder erreichen

wechselnd ein Maximum entweder während des vegetativen Wachstums und/oder in der Blühzeit wie bei einigen *Epipactis*- oder *Cephalanthera*-Arten unserer Breiten. Diese Phase des Pilzbefalls wird von einem Abbau der Knäuel gefolgt, während dessen reichlich Reservestärke angehäuft wird. Bei *Galeola septentrionalis* befällt der Pilz (hier: *Armillaria*) in der warmen Jahreszeit die Wurzelzellen, während die Phagozytose ihr Maximum erreicht, wenn die Tagestemperatur unter 15° C fällt, zwischen Herbst und Frühling.

Dagegen lassen andere Pilze, die sich im Inneren von unter- oder oberirdischen Pflanzenteilen (Stängel oder Blätter) der Orchideen befinden, diese Orchideen austreiben, ohne dass sich ein Knäuel bildet oder Zellen befallen werden. Man nennt dies Pilz-Endophyten. Dieses Phänomen findet man häufig bei Pflanzen, auch wenn es wenig bekannt ist; es kommt jedoch sehr unregelmässig vor (außer bei Gramineen, bei denen die Zellgewebe der Blätter häufig von Endophyten, z. B. *Neotyphodium* besiedelt werden, ohne irgendein pathologisches Symptom hervorzurufen).

Bei den Orchideen gehören die beteiligten Pilze zur Klasse der Ascomyceten (Gattung *Xylaria* und *Leptodontidium*...): auch wenn sie sich ihrerseits von den Orchideen ernähren, bleibt ihr Nutzen für die Orchideen unbekannt (Vitaminsynthese, möglicherweise wegen ihrer Toxizität Schutz vor Herbivoren oder ganz einfach Parasitismus ohne besonderes Anzeichen).

Austauschvorgänge mit dem Pilz

Wenden wir uns nun den Austauschvorgängen zu, die in der Mykorrhiza stattfinden. Es gibt paradoxerweise weniger Studien über die adulte Pflanze als über den Protokormus. Wie schon weiter oben ausgeführt, weiß man immer noch nicht, wie die Austauschvorgänge in den Knäueln stattfinden oder wie während der Auflösung der Knäuel der Austausch mit der Pflanze stattfindet.

Ganz am Anfang ist der Pilz ein Lieferant von Wasser und Mineralsalzen, wie in allen Mykorrhizen (Fig. 8a, b). Mit Hilfe des radioaktiven Phosphorisotops ³²P kann man den Transfer dieses Elements über den Pilz in den Protokormus von *Dactylorhiza purpurella* zeigen. Man nutzt dazu ein Kompartiment-System (Fig. 9). Bei adulten Pflanzen von *Goodyera repens* reduziert eine Behandlung mit einem Fungizid, das den Pilz abtötet, den tatsächlichen Gehalt an Phosphor und Stickstoff in der Pflanze: der Pilz stellt somit auch Stickstoff zur Verfügung. Mit diesem letzten Experiment wurde weiter bewiesen, daß der Pilz die Mineralsalze aus einer Entfernung von bis zu 9 cm von der Wurzel entnimmt. In diesen Zusammenhang gehört auch, daß *Platanthera bifolia* und *Epidendrum conopseum* mit Mykorrhiza

mehr Wasser enthalten als die Versuchspflanzen ohne Mykorrhiza, was die Annahme einer Wasserversorgung durch den Pilz nahe legt. Hier stößt man wieder auf die Rolle des Mykorrhiza-Pilzes, die Umgebungserde zu nutzen, was sehr viel wichtiger ist, da das Orchideenwurzelsystem häufig wenig entwickelt ist, wie bereits oben erwähnt wurde.

Bei klassischen Mykorrhizen erhält der Pilz als Gegenleistung die Endprodukte der Photosynthese (Fig. 8a). Eine solche Funktionsweise wird häufig für die vergrünenden, adulten Orchideen angenommen, obwohl der experimentelle Beweis bisher noch nicht erbracht worden ist. Umgekehrt haben die Versuche, nach Markierung der Produkte der Photosynthese mit dem radioaktiven Kohlenstoff-Isotop ^{14}C (bei *Dactylorhiza purpurella* und *Goodyera repens*) es nicht ermöglicht, diesen Kohlenstoff bei den vergesellschafteten Pilzen wieder zu finden. Auch wenn es Fälle gegeben haben mag, bei denen der Pilz Kohlenstoff erhalten hat, so könnte es sein, daß die Mykorrhizen der Orchideen grundsätzlich keinen Zucker an die Pilze liefern (Schema Fig. 8c). Dagegen kennt man aber zwei entgegengesetzte Fälle, bei denen der Pilz Kohlenstoff an die Pflanze liefert: Protokormen und mykoheterotrophe Spezies (Fig. 8c).

Die Protokormen, die noch kein Chlorophyll enthalten, empfangen also den Kohlenstoff vom Pilz. Kompartiment-Systeme, ähnlich denen zur Beweisführung für die Mineralversorgung (Fig. 9), liefern Hinweise auf solche Transporte: die Entwicklung der Pflanze hört auf, wenn man die Einheit des Myzels unterbricht. Die Zuckerarten, die man in synthetischen Medien zum Auskeimen von Orchideen verwendet, sind im Erdboden, in dem sie verhältnismäßig rasch von Bakterien aufgezehrt werden, ziemlich selten. Eine Zuckerart, die sehr häufig in Pilzen vorkommt, die Trehalose (Disaccharid aus zwei Molekülen Glukose), ermöglicht unter in-vitro-Bedingungen das Auskeimen von Orchideen und könnte somit eine der von der Pflanze gebrauchten Verbindungen sein. Ferner nimmt man an, daß der Pilz, ähnlich wie Protokormen, die ohne Pilze kultiviert werden und die die Zufuhr von Wachstumsfaktoren (Vitamine, Hormone) selbst herbeiführen, sich diese Faktoren aus der Umwelt verschafft. (Fig. 8).

Bestimmte adulte Orchideen bleiben ohne Chlorophyll und nehmen den Kohlenstoff vom symbiotischen Pilz auf: Dieses Verhalten bezeichnet man als mykoheterotroph (Kasten 3, Fig. 1). Die Herkunft des Kohlenstoffs vom Pilz wird durch den Gehalt an stabilen Kohlenstoff-Isotopen bewiesen: aus dem Verhältnis von ^{13}C zu ^{12}C lässt sich im Ergebnis die Kohlenstoffquelle bestimmen. Die mykoheterotrophen Pflanzen unterscheiden sich nämlich durch ihr Mengen-Verhältnis an C-Isotopen sehr deutlich von den photosynthese-aktiven Pflanzen, während dieses Mengenverhältnis bei den Pilzen und mykoheterotrophen Pflanzen gleich ist. Dies trifft

insbesondere auf die symbiotischen Pilze, die die Wurzeln besiedeln, zu. Jüngste Studien haben gezeigt, dass andere Orchideen, besonders chlorophyllhaltige und damit photosynthetisch aktive Pflanzen, überdies Kohlenstoff auch vom symbiotischen Pilz erhalten, z. B. *Limodorus abortivus* und einige Spezies von *Epipactis* und *Cephalanthera*. Darin wird berichtet, daß die Mengenverhältnisse zwischen ^{13}C und ^{12}C im Wert zwischen denen der photosynthetisch aktiven und den mykoheterotrophen Orchideen liegt; diese gemischte Versorgung mit Kohlenstoff oder Mixotrophie zeigt auch, dass das übliche Schema der Mykorrhizen sich wahrscheinlich nicht auf die Mykorrhizen der Orchideen anwenden läßt. Diese Mixotrophie erklärt auch, wie bleiche, chlorophylllose und damit photosynthetisch inaktive Orchideen (Fig. 10) in der Natur überleben können: nämlich dank ihres symbiotischen Pilzes. Das ist ohne Zweifel kein Zufall, wachsen doch alle mykoheterotrophen und mixotrophen Orchideen im Wald: der Standort unter Bäumen und wenig Sonnenlicht begünstigt die Pflanzen, die weniger auf die Photosynthese angewiesen sind.

Kasten 3 – Die mykoheterotrophen Orchideen

Es gibt verschiedene, chlorophylllose Pflanzen. Von der Photosynthese ausgeschlossen, müssen sie organisches Material aus der Umgebung beziehen, ganz wie die Tiere. Einige leben parasitisch auf anderen Pflanzen, mit deren Wurzeln sie direkt über die eigenen Saugwurzeln verbunden sind, z. B. *Orobanche*-Arten. Andere zeigen keinen direkten Parasitismus; man nannte sie früher Saprophyten. Da sie heterotroph leben (wegen der fehlenden Photosynthese), und tatsächlich durch ihre Pilze ernährt werden, bezeichnet man sie genauer als „mykoheterotrophe“ Pflanzen. Mykoheterotrophe Spezies gibt es bei verschiedenen Pflanzenfamilien (z.B. bei Monotropaceen und Ericaceen), die Orchideen tragen jedoch mit bis zu einem Drittel zu den 400 bis 600 mykoheterotrophen Spezies bei. Diese Orchideen behalten im adulten Stadium die Ernährungsform des Protocormus bei (Bild 8c). Die Mykoheterotrophie ist bei tropischen Orchideen viel häufiger, wo bestimmte Arten wie *Aphyllorchis*, *Didymoplexis*, *Gastrodia* und *Galeola* nur aus chlorophylllosen Pflanzen bestehen. Man kann noch anfügen, dass zu der Art *Cephalanthera*, in Europa durch chlorophyllhaltige Spezies repräsentiert, auch eine mykoheterotrophe amerikanische Art: *Cephalanthera austiniae* gehört.

Die unterirdische Wurzelanlage ist der wesentlichste Bestandteil der Pflanze, die nur noch aus der Erde hervorkommt, um zu blühen und zu fruktifizieren, dies an einer Stengelspitze ohne Blätter (Bild 1a). Dies erklärt auch die wechselhaften Erscheinungsformen dieser Pflanzen, die nur in den für die Fruktifikation günstigen Jahren blühen, jedoch lange unterirdisch überdauern können. Eine australische Art, *Rhizantella gardneri*, blüht sogar unterirdisch, wobei sie durch Ameisen bestäubt wird. Bei den mykoheterotrophen Pflanzen sind die Wurzeln verkürzt, z. B. bei *Neottia nidus-avis*, manchmal fehlen sie sogar völlig: bei *Corallorhiza trifida* oder *Epipogium aphyllum* sind die Wurzeln zu einem verzweigten Rhizom wie „Äste einer Koralle“ (Bild 1b) reduziert, das von Pilzen besiedelt ist (sog. Mykorrhizom). Für die mykoheterotrophen Pflanzen ist es charakteristisch, dass sie mit sehr spezifischen Partnerpilzen besiedelt sind (z. B. *Russula*-Arten bei *Corallorhiza trifida*), die wiederum sehr häufig mit den Wurzeln der Nachbarbäume vergesellschaftet sind. Letztere sind der Anfang der Kohlenstoffversorgung für die Orchideen (Bild 11).

Die Identität der symbiotischen Orchideenpilze

Die Identifizierung der Pilze ist eine schwierige Aufgabe, die neuerdings durch die Aufklärung der DNS-Struktur erleichtert wird (Kasten 4). Aus einer Orchideenwurzel isoliert man in einem Kulturmedium Myzelien von Pilzen, die zur Gruppe der Basidiomyceten gehören, jedoch häufig keine Sexualorgane zeigen (Fig. 12). Mykologen vergangener Jahrhunderte haben die Meiose, ein Stadium der sexuellen Fortpflanzung, zur Klassifizierung der Pilze benutzt, wodurch eine Differenzierung zwischen Ascomyceten und Basidiomyceten ermöglicht wird. Was nun die Pilze ohne ausgebildete bzw. erkennbare Sexualorgane betrifft, hat man sie künstlich in die Mitte der „fungi imperfecti“ oder Deuteromyceten eingereiht.

Kasten 4 – Wie bestimmt man die Mykorrhizapilze der Orchideen?

Es ist unmöglich, die Pilze allein durch Untersuchung der Hyphen zu bestimmen. Die klassische und immer noch häufig gebrauchte Methode beginnt mit dem Ansatz einer Reinkultur. Man isoliert die Pilze in einem künstlichen Nährmedium, indem man in das Medium ein Wurzelstück einbringt, dessen Oberfläche sterilisiert wurde (es ist übrigens NOËL BERNARD als erstem gelungen, ausgehend von Orchideen solche Isolate zu gewinnen). Die Identifikation gelingt durch Messung der Zeit, in der das Myzel und die Sporen gebildet werden. Unglücklicherweise kann man trotz Sterilisation der Oberfläche unfreiwillig Pilze als Kontaminanten (abhängig von der Bodenbeschaffenheit) züchten oder die Wurzelbildung anregen, ohne dass es zu einer richtigen Mykorrhiza (endophytisch) kommt. Dagegen entwickeln sich die Mykorrhizapilze nicht immer, weil z.B. das Kulturmedium nicht das Passende ist. Zahlreiche Pilze, die seit dem 19. Jhd. isoliert worden sind, werden mittlerweile als Kontaminanten oder Endophyten eingestuft.

In der letzten Zeit haben sich die Techniken der DNS-Analyse, sprich die Methoden der Molekularbiologie, zu einer geschätzten Untersuchungsmethode der Naturwissenschaftler entwickelt, weil sie die Bestimmung von Spezies erlauben, die früher unmöglich gewesen wäre. Man ermittelt die Basensequenz eines Pilz-Gens, also die Abfolge der Basen auf der DNS des betreffenden Gens. Diese Basensequenz vergleicht man mit den Daten, die auf einer Datenbank im Internet gespeichert sind und die die Sequenzen der Gene von verschiedenen, bekannten Pilz-Spezies enthalten. Dieser Abgleich dauert nur Sekunden und enthüllt die sehr nahe verwandten Sequenzen und somit verwandte Arten der unbekanntenen Pilz-Spezies, ja sogar die Pilzart selbst, wenn sie in einer der veröffentlichten Datenbanken präsent ist. Man bedient sich des sehr häufigen Bruchstücks I-ITS, eines Fragmentes der DNS, nicht von einem Gen stammend, und daher verschieden innerhalb der Arten; es ist in der RNS der Ribosomen enthalten (dies sind Organellen in der Zelle, die dort die Proteinsynthese bewerkstelligen). Diese Methode hat aber auch ihre Grenzen: man kann die Kontaminanten auch für die Mykorrhiza-Pilze halten!

Die Zuverlässigkeit der Isoliertechniken oder der Bestimmung über die DNS kann dadurch verbessert werden, dass man ausschließlich Knäuel der Mykorrhiza-Pilze verwendet, die man durch Mikrosektion unter dem Mikroskop isoliert hat: bedauerlicherweise scheitern die Typisierung oder die Kultur dennoch häufig, weil eine ausreichende Menge des Pilzes nicht zur Verfügung steht. Man geht daher das Risiko ein, eine vorhandene Spezies zu übersehen, trotz einer langen und sorgfältigen Arbeit. Dennoch ermöglichen die Methoden der Molekularbiologie eine genauere Bestimmung der Pilzarten; sie ermöglichen darüber hinaus, diese Pilze am Standort der Orchideen aufzuspüren.

Innerhalb dieser Deuteromyceten hat man Gattungen und Spezies geschaffen, die man mehr oder weniger mit denen zu verknüpfen wusste, die auf Grund ihrer Sexualorgane klassifiziert werden konnten. NOËL BERNARD hat ferner Pilze vorgestellt, die er auf *Rhizoctonia* isoliert hat, einer Gattung von Deuteromyceten, durch ihre in Wahrheit wenig zahlreichen morphologischen Kriterien definiert. Später wurde der Name *Rhizoctonia* manchmal automatisch auf symbiotische Pilze der Orchideen übertragen! Andererseits muß man sagen, daß es bei den Spezies große Unterschiede gibt und daß einige dieser Spezies im engeren Sinne für die Mykologen keine *Rhizoctonia* sind! Der Gattungsname *Orchidomyces*, der später von BURGEFF für die symbiotischen Pilzen der Orchideen vergeben wurde, war auch nicht viel informativer.

In den letzten 20 Jahren haben sich die Rhizoctonien etabliert: ihre Position in der Klassifikation der Arten mit Geschlechtsorganen wurde durch mikroskopische Arbeiten (Zahl der Zellkerne in der Zelle, Porenstruktur zur Sicherstellung der interzellulären Austauschs) und durch Studien zur DNS-Struktur (Kasten 4) aufgeklärt. Diese Arbeiten erlauben auf einmal, die Rhizoctonien zu unterteilen und ihre Verbindungen zu Gattungen mit geschlechtlichen Formen, die dieselben mikroskopischen oder genetischen Charakteristika aufweisen, darzustellen. Hier der aktuelle Stand der Dinge für die Rhizoctonien, die an der Symbiose mit Orchideen beteiligt sind:

**Unterabteilung
der Rhizoctonien**

(Gattungsname
der ungeschlechtlichen Form)

Epulorhiza
Ceratorhiza
Moniliopsis

**Geschlechtliche,
korrespondierende Gattungen**

(Gattungsname
der geschlechtlichen Form)

Sebacina und Tulasnella
Ceratobasidium
Thanatephorus

Diese geschlechtlichen Formen sind in der großen, wissenschaftlichen Öffentlichkeit wenig bekannte Basidiomyceten. Man konnte sie in-vitro bei einigen Mykologen erhalten, wie z. B. in den 70er Jahren bei dem australischen Forscher WARCUP; sie täuschen rudimentäre Formen vor, in Hüllen von wenig definierter Morphologie (Fig. 11b). Aus diesem Grund sind die Mykologen selbst oft wenig daran interessiert, obwohl es sich manchmal um weit verbreitete Spezies handelt.

Doch hat man überdies in einigen Orchideen (dank vor allem der DNS) andere, der wissenschaftlichen Öffentlichkeit besser bekannte Basidiomyceten gefunden; ihre Fruchtkörper (Karpophore) sind größer und besser definiert. Manchmal handelt es

sich sogar um Lamellenpilze. Diese werden vor allem bei mykoheterotrophen Spezies gefunden: *Corallorhiza trifida* und *Cephalanthera austiniiae* sind vergesellschaftet mit der Gattung *Thelephora*; *Cephalanthera austiniiae*, *Corallorhiza maculata* und *Corallorhiza mertensiana* sind mit *Russula*-Arten vergesellschaftet; *Armillaria*-Arten leben in Symbiose mit Orchideen der Arten *Gastrodia* und *Galeola*. Die mixotrophen Orchideen der Gattung *Epipactis* und *Cephalanthera* liefern überdies Gemeinschaften mit gut bekannten Arten wie *Russula*, *Cortinaria* und *Inocybe*, und unerwarteterweise verschiedenen Ascomyceten wie *Helotia*, *Peziza*, darunter wahrhaftig die Trüffel! Zahlreiche Ascomyceten waren aus Orchideen isoliert worden, jedoch blieb die Kenntnis über ihre wahrhaftige Beteiligung an Mykorrhizen bzw. ihr endophytische Lebensweise recht ungenau; es wurde bewiesen, daß Trüffel bei *Epipactis microphylla* tatsächlich intrazelluläre Knäuel bilden (Fig. 4).

Man spricht häufig von der Spezifität der Orchideen, will sagen, der Selektivität bei der Auswahl der symbiotischen Pilze. Insbesondere scheinen die mykoheterotrophen Spezies besonders spezifisch zu sein, indem sie nur eine (seltener zwei) Pilzgattungen aufnehmen. Die chlorophyllhaltigen Arten können sich auch spezifisch verhalten (alle Arten der Gattung *Caladenia* sind mit Spezies der Gattung *Sebacina* vergesellschaftet; innerhalb der amerikanischen Orchideen sind die Arten *Goodyera pubescens* und *Liparis liliiflora* mit wenig verbreiteten Unterarten der Gattung *Tulasnella* vergesellschaftet). Andererseits sind andere chlorophyllhaltige Orchideen weniger spezifisch: Bei *Dactylorhiza majalis* werden die Knäuel durch *Tulasnella* und durch eine mit *Laccaria* verwandte Pilzfamilie gebildet; *Cephalanthera*- und *Epipactis*-Arten nehmen anscheinend eine große Vielfalt an Pilzpartnern auf. Schließlich nimmt manchmal die Spezifität auch im Lauf der Entwicklung ab: *Tipularia discolor* nimmt keinen Pilzpartner in seinen Protokormus auf, zeigt in adultem Stadium aber eine größere Diversität bei der Auswahl der Pilzpartner.

Die Ökologie der symbiotischen Orchideen-Pilze

Obwohl sich einige der vergesellschafteten Pilze identifizieren ließen, blieb die tatsächliche Ökologie zahlreicher vergesellschafteter Orchideen-Pilze wenig bekannt. Die Spezies, die von klassischen Autoren den *Rhizoctoniae* zugeordnet werden, sind die häufigsten Saprophyten (sie leben auf toter, organischer Materie), oder sogar Parasiten auf anderen Pflanzen, wie z. B. vielfach *Thanatephorus*. Alle diese Spezies können dank diverser enzymatischer Aktivitäten (Hydrolasen und Oxidasen), entweder im Boden oder auf der befallenen Pflanze, komplexe Kohlenstoffverbindungen wie Cellulose, ja sogar Lignin aufnehmen. Ihr in-vitro-Wachstum auf Polysacchariden wie z. B. Stärke bestätigt dies. Eine solche Fähigkeit könnte auch die Ursache dafür sein, daß die Protokormen von einigen Spezies sich häufig auf totem Holz entwickeln, auf

dem die Rhizoctonien ihren Kohlenstoffbedarf decken können. Dreifachbeziehungen hat man für den Fall der epiphytischen Orchideen, die auf Polyporaceen parasitieren, vorgeschlagen. Die Polyporaceen ihrerseits parasitieren nämlich auf holzhaltigen Pflanzen; doch dafür fehlt noch jeder physiologische Beweis.

Bei den mykoheterotrophen und bei den mixotrophen Orchideen entsprechen die weiter oben beschriebenen unüblichen symbiotischen Pilze ohne Zweifel den symbiotischen Partnern, die zur Bereitstellung bedeutenderer Kohlenstoffmengen befähigt sind, wie es für den adulten Zustand erforderlich ist. Es handelt sich manchmal um Parasiten (*Armillaria*) oder um Saprophyten, doch in den meisten Fällen handelt es sich um Pilze, die mit den Bäumen der Umgebung Ektomykorrhizen (s. Kasten 1) bilden: im allgemeinen handelt es sich um *Russula*-, *Thelephora*- und *Cortinaria*-Arten und andere Trüffel, Ektomykorrhiza-Pilze der Waldbäume, unter denen die Orchideen austreiben. Sie bilden in den Orchideen Endomykorrhizen, auf den Bäumen Ektomykorrhizen. Man nimmt an, daß diese Bäume tatsächlich die letztendliche Kohlenstoffquelle sowohl für die Pilze als auch für die Orchideen sind, die man deswegen auch als indirekte Parasiten (Epiparasiten) ansehen könnte. Ohne Zweifel stellen diese Bäume eine konstantere und sicherere Kohlenstoffquelle als saprophytische oder parasitäre Pilze dar. Man hat ferner die Existenz von Brücken, durch Pilze zwischen benachbarten Bäumen errichtet, auf genetischem Wege bei *Neottia*, die mit einer bestimmten Art von *Sebacina* vergesellschaftet ist und die ihrerseits Ektomykorrhizen bildet (Fig 12b), nachgewiesen: Methoden zur Identifizierung von Individuen durch DNS-Analyse haben gezeigt, daß die gleichen Pilzindividuen sowohl die Orchideenwurzeln als auch die Wurzeln benachbarter Bäume besiedeln. Bei *Corallorhiza bifida* konnte der Übergang von Stoffen der Photosynthese der Bäume auf die Orchidee nach einer radioaktiven Markierung mit ^{14}C der Säfte bei den untersuchten Bäumen (Weide und Birke) direkt gezeigt werden.

Orchidee und Pilz, eine Symbiose?

Die Vielfalt der Orchideenpartner und deren unterschiedliche Ökologie sind Faktoren der Anpassung an die Umgebung der verschiedenen Spezies, was ihnen erlaubt, eigene Überlebensstrategien wie die Mixo- oder die Heterotrophie zu entwickeln. Ohne Zweifel ist die in der Evolution entwickelte Formbarkeit bei der Entstehung der Mykorrhizengesellschaft einer der Faktoren, die bei den zahlreichen Erfolgen und der ökologischen Vielfalt in der Orchideenfamilie eine wesentliche Rolle gespielt haben. Die Gewinnung von Erkenntnissen über diese Symbiosen ist zur Zeit Ziel zahlreicher Forschungsarbeiten, obwohl die Tropenzone noch sehr wenig erforscht bleibt. Dieses Kenntnis ist Voraussetzung für alle Aktionen der Art-erhaltung, nicht nur ex-situ (Das Auskeimen des Samens benötigt den Pilz),

sondern auch in-situ, denn die Bewahrung einer Orchideenart folgt durch Bewahrung der Pilze und ihrer Lebensbedingungen.

Aus biologischer Sicht kann man sich fragen, ob die Mykorrhizengesellschaft wirklich für den Pilz von Nutzen ist, der niemals Kohlenstoff erhält (Fig. 8b, c). Oder dient die Vergesellschaftung dem beiderseitigen Vorteil? Tatsächlich wäre man versucht zu sagen, daß die Orchideen einen veritablen Parasitismus zu Lasten der Pilze betreiben, insbesondere im Fall der Mykoheterotrophie. LEWIS hat formuliert, die Vergesellschaftung sei ein wahres „Schlachtfeld“, wobei er sich zum einen auf die Aufzehrung des Pilzes durch die Orchidee und zum anderen auf das Eindringen des Pilzes in den Samen, dessen Parasitierung und Verzehr, stützt. Die Verfügbarkeit bei Nährstoffen für die zwei Partner scheint eine Rolle im Gleichgewicht der Mykorrhiza zu spielen: bei in vitro Kulturen von *Anacamptis morio* (= *Orchis morio*) führte ein Überangebot von Stickstoff zum Zurückdrängen des Pilzes, während ein Unterangebot von Kohlenstoff zu einem Parasitismus wie an den Pflanzenwurzeln führte.

In der Tat unterbindet der Pilz möglicherweise die Wechselwirkung der Wachstumsfaktoren, die für ihn äußerst notwendig und „wohl ein Opfer wert sind“. Überdies haben einige Autoren festgestellt, daß bei der Mykoheterotrophie, bei der Pilzkohlenstoff genutzt wird (Fig. 8 c), der Pilz reichlicher Ektomykorrhizen auf den Wurzeln der unmittelbar benachbarten Bäume bildet als es bei lokaler Reizung durch die Orchidee passiert. Man ist mithin noch weit vom Verständnis der Wirkungen auf den Pilz entfernt: einerseits hat man eine detaillierte Beschreibung der Funktionsweise und der Vielzahl der Vergesellschaftungen Orchidee – Pilz, andererseits bleibt die Frage nach dem Nutzen, den der Pilz daraus zieht, offen. Dies ist eine der größten Herausforderungen an Forscher der nächsten Jahre.



Abb. 1a

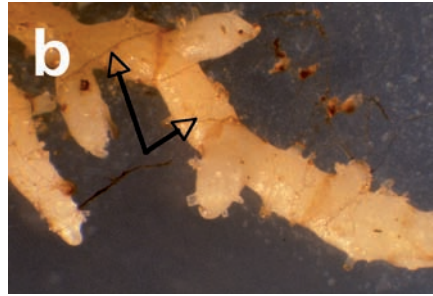


Abb. 1b

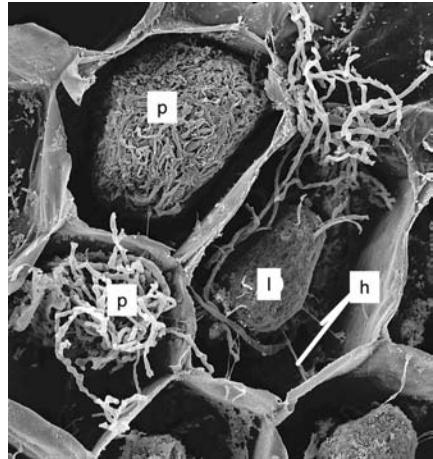


Abb. 2

Abb. 1: Mykoheterotrophe Orchideen

(a) *Neottia nidus-avis* (siehe Bild 11).

Foto: M.-A. Selosse

(b) Rhizom von *Corallorhiza trifida*, ohne Bewurzelung; auf der Oberfläche sind die feinen, schwarzen Fäden der Pilz-Mykorrhiza (Pfeil) gut zu sehen. Der Strich entspricht 0,5 cm.

Foto: H. N. Rasmussen

Abb. 2: Mykorrhiza von *Epipactis albensis*

mit Pilzknäueln (p), einige im Stadium der Auflösung (l) und mit zellverbindenden Fäden (h). Strich: 20 µm.

Foto: T. Malinova.

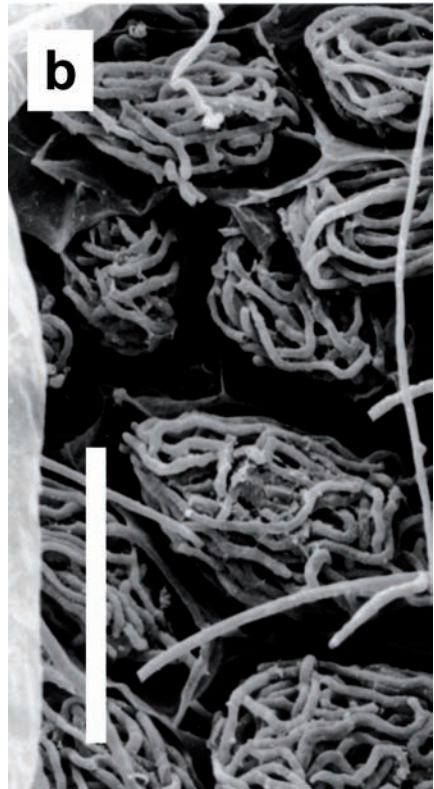


Abb. 3

Abb. 3: Orchideen-Mykorrhiza, die Knäuel

(a) Intrazelluläre Knäuel von zerstörten Wurzelzellen bei *Cephalanthera longifolia*.

Strich: 50 µm.

Foto: Ü. Püttsepp.

(b) Knäuel in einer Zelle von *Anacamptis (Orchis) morio* in elektronenmikroskopischer Aufnahme; Strich: 100 µm.

Foto: Beyrle u. Mitarb. (mit Genehmigung des Canadian. Journ. of Botany 73, S. 1128).

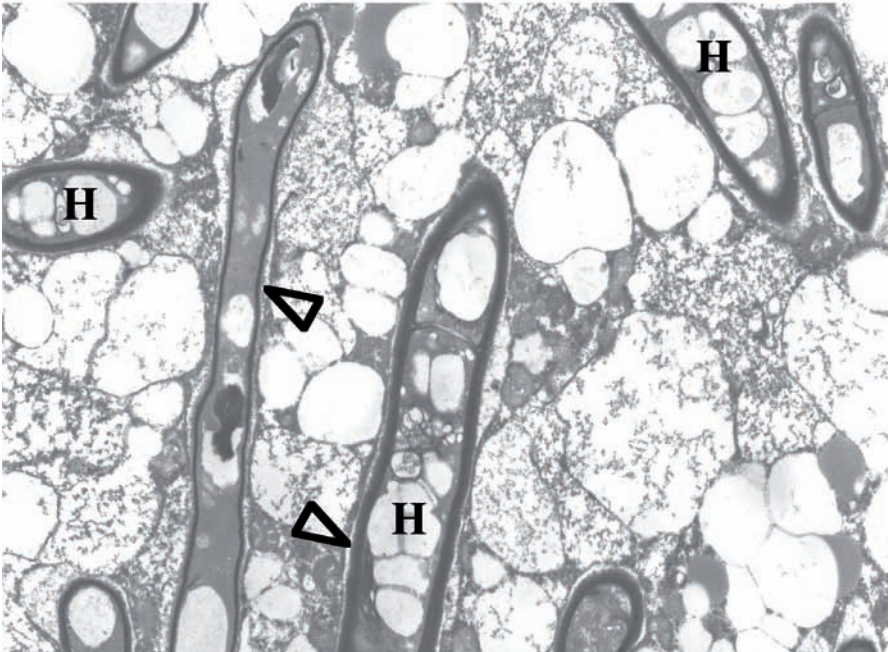
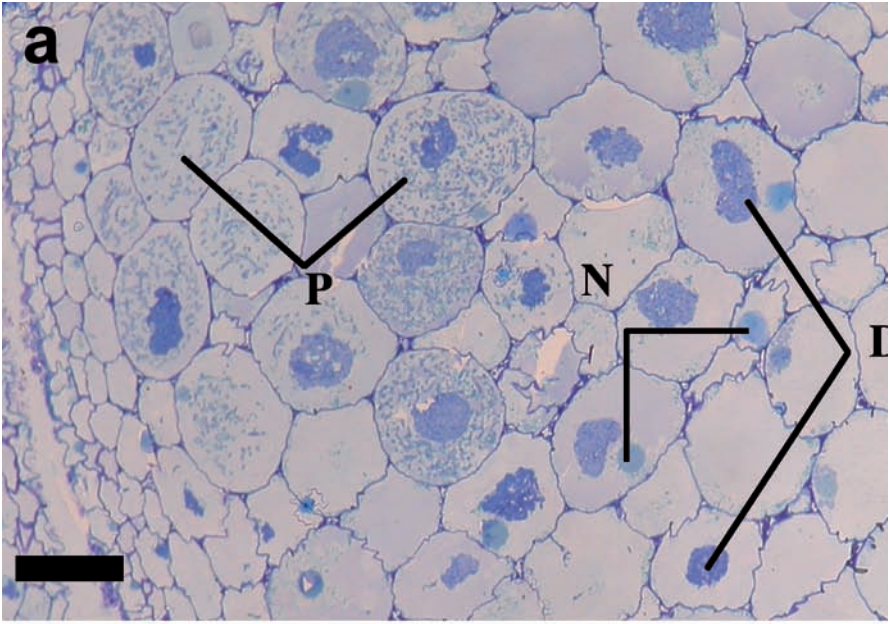


Abb. 4



Abb. 5



Abb. 6

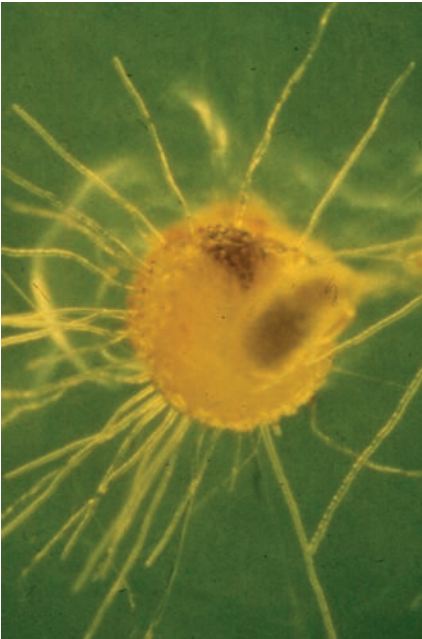


Abb. 7

Abb. 4: Orchideenmykorrhiza

Struktur und Auflösung der Knäuel bei *Epipactis microphylla* (in diesem Fall ist der die Zelle besiedelnde Pilz eine Trüffelart)

(a) Leere Zellen existieren neben anderen Zellen, die entweder ein lebendes Knäuel (P) oder ein verdautes Knäuel (D) enthalten; sie erscheinen mithin in Form eines Haufens. Bestimmte Zellen enthalten ein junges Knäuel und die Reste der Auflösung des Vorgängerknäuels (PD).

N: Zellkern der Orchideenzelle; Strich: 20 µm.

(b) Im Zustand des lebenden Knäuels sind die Pilzhypen (H) zunächst von einer schwarzen Wand, sodann von der Plasmamembran der Orchideenzelle umgeben (s. Pfeil). Größe: 2 µm (Elektronenmikroskop).

Foto: M.-A. Selosse, A. Faccio u. P. Bonfante.

Abb. 5. Orchideensamen

durch die abgestorbenen Tegumentzellen hindurch erkennt man die hellgelben und kugelförmigen Haufen von Embryonalzellen. Der Embryo ist noch nicht differenziert. Größe: 0,1 mm.

Foto: H. Legrange.

Abb. 6. Protocormus von *Epipactis albensis*

Alter: 2 Jahre. Eine Skala im mm-Maßstab wurde zu Grunde gelegt. Noch ohne Chlorophyll und ohne ein richtiges Sproßorgan wird der Keimling von einem Pilz, der ihn besiedelt hat, ernährt (die beigefarbenen Stellen).

Die weißen Partien sind Zellen, in denen durch Zellteilung die Vermehrung stattfindet.

Foto: T. Malinova.

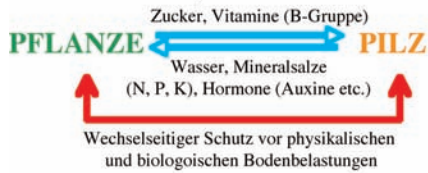
Abb. 7. Protocormus einer Orchidee

durch Auskeimen aus einem Samen entstanden. Der kugelförmige Organismus hat in diesem Stadium weder Sproßorgan noch Wurzel; die sichtbaren Fäden sind einzellige Haare.

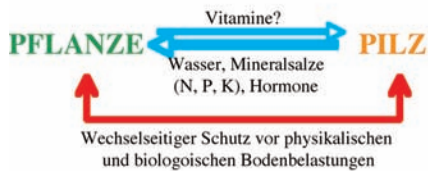
Größe: 1 mm.

Foto: H. Lagrange.

A - Klassische Mykorrhizza



B - Grüne Orchidee



C - Protocorm und mykoheterotrophe Arten

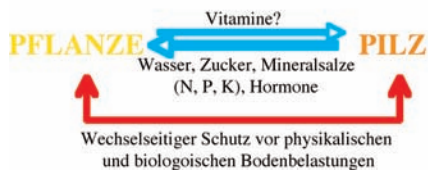


Abb. 8

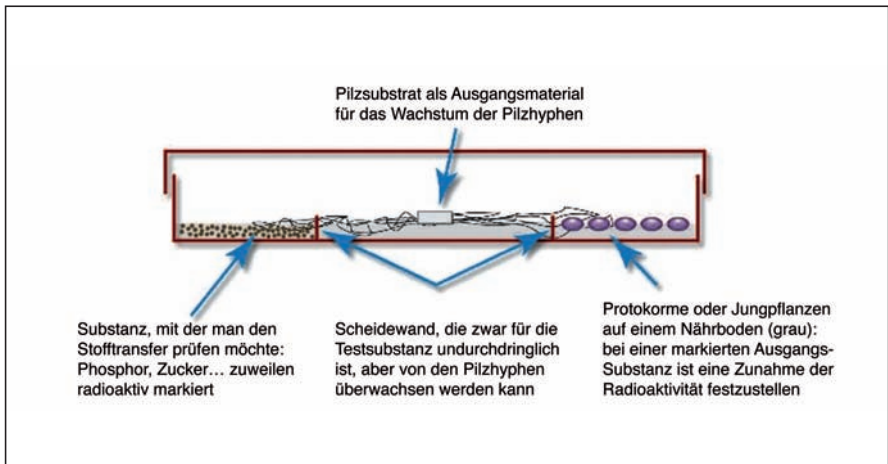


Abb. 9



Abb. 10

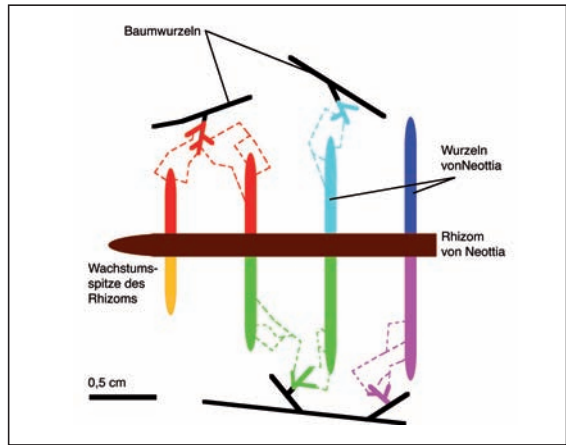


Abb. 11

Abb.10: Cephalanthera damasonium

ist zwar eine chlorophyllhaltige Art, jedoch in einigen Populationen überleben weiße Individuen (ohne Chlorophyll und damit mykoheterotroph), z. B. hier in Boigneville (Essonne), dank der Kohlenstofflieferung durch den Wurzelpilz.

Foto: P. Pernot.

Abb 11: Schema der Verbindungen zwischen *Neottia nidus-avis* und den Baumwurzeln.

Die verschiedenen Pilz-Arten, die alle zur Gattung *Sebacina* gehören, werden durch verschiedene Farben dargestellt. Unterschiedliche Wurzeln der *Neottia* beherbergen verschiedene Pilz-Individuen, die sie sich mit den Wurzeln der die *Neottia* umgebenden Bäume teilen. Die punktierten Linien weisen auf die Myzelfasern der Pilzart hin, die die Baumwurzeln mit den Wurzeln der *Neottia* verbinden: durch diesen Umweg leitet die Orchidee ihre Kohlenstoffversorgung von den Bäumen ab.

Schema: M.-A. Selosse.

Abb. 8: Stoffaustausch zwischen den Orchideen und ihren Partnerpilzen

- (a) Wechselseitiger Stoffaustausch bei einer klassischen Mykorrhiza.
- (b) Wahrscheinlicher Stoffaustausch innerhalb der Wurzeln chlorophyllhaltiger Orchideen.
- (c) Stoffaustausch zwischen Protocormen und bestimmten mykoheterotrophen und mixotrophen Orchideen, die den Pilz-Kohlenstoff nutzen.

Abb. 9: Laborausstattung zur Demonstration der Stoffübertragung vom Pilz auf die Orchidee.

Nährstoff und Pilzcormus befinden sich in zwei getrennten Bereichen, sie sind nur durch das Pilzmyzel miteinander verbunden.

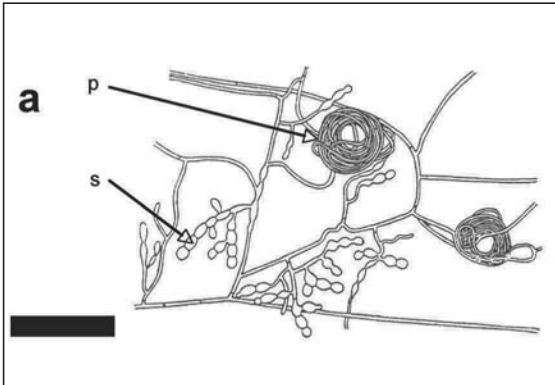


Abb. 12

Abb. 12: Mykorrhizapilze der Orchideen

(a) Sexuell nicht differenziertes Myzel von *Tulasnella* sp. in Zellkultur: P: Myzelknäuel (hier entstanden in Abwesenheit von jeglicher Wirtszelle); S: Kette von asexuellen Sporen. Strich 0,1 mm.

Darstellung von N. Bernard.

(b) Sporenapparat (geschlechtliches Stadium) bei einer *Sebacina*-Species: die meiotischen Sporen (geschlechtlich differenziert) werden unter einer blaß-gelben, 1 mm dicken Schicht gebildet, die die Bodenoberfläche und die ersten Triebe bedeckt. Strich: 0,5 cm.

Foto: M.-A. Selsee.

Die Autoren bedanken sich bei den Herstellern der Klischees und bei A. und C. SELOSSE für die sorgfältige Lekturierung dieses Artikels.

Der besondere Dank der Autoren und des Herausgebers gilt Herrn DR. FOLKER WILLERS für die Übertragung des französischen Textes ins Deutsche.

Frau ANNEGRET KOHLER (UMR INRA/Université Henri Poincaré 1136, Interactions Arbres/Micro-organismes, F-54280 Champenoux,) hat das Lektorat der deutschen Übersetzung besorgt, auch ihr gilt unser besonderer Dank.

Literatur:

BERNARD, N. (1899): Sur la germination du *Neottia nidus-avis*. Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences, Paris 128, 1253-1255.

BOURNERIAS M. & D. PRAT (2005), Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg. 2ème ed., Ed. Parthénope.

BURGEFF, H. (1959): Mycorrhiza of orchids. In WITHNER, C.L. (ed.), The orchids: A scientific survey. New York, USA: Ronald Press. 301, 361-395.

WARCUP, J. H. (1988): Mycorrhizal associations of isolates of *Sebacina vermifera*. New Phytologist, 110, 227-231.

Anschriften der Verfasser:

Prof. Marc-André Selosse
CEFE-CNRS, UMR 5175, Equipe Interactions Biotiques
1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5

J.-C. Guillaumin
chemin Roussilles, Jussat, F- 63450 Chanonat

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [60](#)

Autor(en)/Author(s): Selosse Marc-Andre, Guillaumin J.-C.

Artikel/Article: [Vom Keimstadium zur adulten Pflanze: Die symbiotischen Pilze der Orchideen 253-273](#)