

Wirtsbeziehungen - Ektomykorrhizapilze und ihre Symbiosepartner

HANS HALBWACHS

HALBWACHS H (2017): Host relations – ectomycorrhizal fungi and their symbiotic partners. *Zeitschrift für Mykologie* 83/2:349-356.

Abstract: The ectomycorrhizal symbiosis is one of the most fascinating phenomena in forest ecosystems, especially because only few host taxa face an overwhelming ectomycorrhizal diversity, at least in temperate latitudes.

The assumption that both partners automatically benefit by exchanging nutrients and secondary metabolites is certainly too simplistic. Both partners need to constantly balance their “interests” to prevent onesided exploitation.

Among both partners exist generalists and specialists. It seems that by forming a hyphal network a mutualistic consortium among these is formed, which enables to plastically react to permanently changing environmental challenges. This explain why our forest ecosystems are relatively stable and able to recover, despite partly harsh climatic conditions.

We are still far from a detailed mechanistic understanding of such phenomena. Thus, the hypotheses presented here need further confirmation by future research.

Keywords: Ectotrophic mutualism, hyphal networks, market mechanism, generalists, specialists, mutualistic consortium, ecosystem resilience.

Zusammenfassung: Die Ektomykorrhiza-Symbiose ist einer der faszinierendsten Phänome in Wald-Ökosystemen. Faszinierend schon deshalb, weil nur wenige Wirtsgehölze einer überwältigenden Vielfalt von Ektomykorrhizapilzen gegenüberstehen, zumindest in unseren temperaten Breiten.

Die Annahme, dass beide Partner durch den Austausch von Nährstoffen und Sekundärmetaboliten automatisch profitieren, ist sicher zu simpel. Beide Partner müssen ihre „Interessen“ laufend austarieren, damit es zu keiner einseitigen Ausbeutung kommt.

Es gibt unter beiden Partnern Generalisten und Spezialisten, und es scheint, dass über eine Vernetzung der Hyphen ein mutualistisches Konsortium geformt wird, das plastisch auf Herausforderungen sich dauernd verändernder Umweltbedingungen reagieren kann. Dies würde erklären, warum unsere Wald-Ökosysteme relativ stabil bzw. erholungsfähig sind, trotz teils harscher Klimabedingungen.

Wir sind noch weit davon entfernt, diese Phänomene im Einzelnen zu verstehen. Die hier angeschnittenen Hypothesen bedürfen deshalb weiterer Bestätigung, also Forschung.

Stichwörter: Ektotropher Mutualismus, Hyphennetzwerk, Marktmechanismen, Generalisten, Spezialisten, mutualistisches Konsortium, Widerstandsfähigkeit von Ökosystemen

Symbiose als Lebensstrategie

Symbiotische Lebensgemeinschaften verschiedener Organismen können parasitären Charakter haben oder mutualistisch sein, also zum gegenseitigen Vorteil gereichen.

Anschrift des Autors: Hans Halbwachs, Danziger Str. 20, 63916 Amorbach,
hans.waxcap@online.de

Im engeren Sinne, v.a. in Europa, versteht man Symbiose als eine mutualistische Gemeinschaft (ALLABY 2010). Beispiele sind die Samenverbreitung der Zirbe (Arve) durch Tannenhäher (http://www.waldwissen.net/wald/tiere/voegel/wsl_gefiederter_foerster/index_DE), unsere Magen-Darm-Flora und Flechten.

Ektomykorrhizapilze gehören zu den obligaten Mutualisten (LINDAHL & TUNLID 2015), können also nicht ohne Wirtspflanze überleben. Sie erhalten vom Wirt photosynthetisch erzeugten Kohlenstoff in Form von Zucker, den sie nicht oder nicht ausreichend aus dem Substrat gewinnen können. Im Gegenzug liefern sie dem Wirt hauptsächlich aus organischem Material gewonnenen Stickstoff und Phosphor sowie Wasser (SMITH & READ 2008). Die Wirtspflanzen sind ebenfalls vom Symbiosepartner abhängig, typischerweise sterben nicht infizierte Sämlinge nach ein paar Monaten ab (CASTELLO & TEALE 2011).

Was nach einer glücklichen Beziehung aussieht, ist in Wirklichkeit ein Austarieren von „Interessen“. Wenn z.B. anorganischer Stickstoff dem Boden zugeführt wird, drosseln die Wirtsbäume ihre Zuckierzufuhr an die Ektomykorrhiza, was zum teilweisen Verschwinden der Pilze führen kann (KJØLLER et al. 2012). Wirtsgehölze reagieren ebenfalls auf Ektomykorrhiza, die nur ungenügend Stickstoff usw. liefern, mit einer Minderung der Zuckerversorgung (CORRÊA et al. 2011b).

Da die Existenzberechtigung der Ektomykorrhizapilze eng an ihre Fähigkeit geknüpft ist, Stickstoff aus organischem Material zu gewinnen, haben sie offenbar einen Mechanismus entwickelt, pflanzenverfügbaren Stickstoff zu verknappen. Sie investieren nämlich in pilzliche Biomasse, die Stickstoff bindet, und steigern damit die Abhängigkeit des Wirtes (KUYPER & KIERS 2014).

Die Ektomykorrhiza-Symbiose ist demnach keine klar festgelegte Wechselbeziehung, wie z.B. bei vielen Insekt-Blütenpflanze Bestäuber mutualismen (DETTNER & PETERS 2003), sondern, wie auf dem Freien Markt, ein permanentes ausbalancieren von Vorteilen und Nachteilen für alle Beteiligten (VAN DER HEIJDEN et al. 2015) (Abb. 1).

Wirtsdiversität

Im Gegensatz zu arbuskulären Mykorrhizapilzen sind ektotrophe Pilze an bestimmte Familien und Gattungen gebunden. Weltweit sind dies etwa 145, in unseren Breiten rund 40, in Europa 21 (BRUNDRETT 2009) (Tab. 1).

In den Tropen sind es etwa 56 Gattungen (BRUNDRETT 2009), wobei allerdings die Diversität der ektotrophen Pilzsymbionten weit geringer ist, als in temperaten Biomen. Während z.B. auf 30 ha eines Ecuadorianischen Regenwaldes 38 Arten mit molekularen Methoden festgestellt wurden (TEDERSOO et al. 2010), zählten DAHLBERG et al. (1997) ca. 100 Arten auf 0,05 ha. Abgesehen von erdgeschichtlichen Vorgängen bei der Ausbreitung der Ektomykorrhizapilze und ihrer Wirte v.a. in der Kreidezeit und weiter während der Eiszeiten, ist wohl die Dichte der Wirtspflanzen für die hohe Ektomykorrhiza-Diversität verantwortlich (KINDLMANN et al. 2007). Zwar weisen tropische Regenwälder eine deutlich höhere Baum-Diversität als temperate Waldökosysteme auf, aber nur die wenigsten sind ektotroph. So wurden z.B. auf

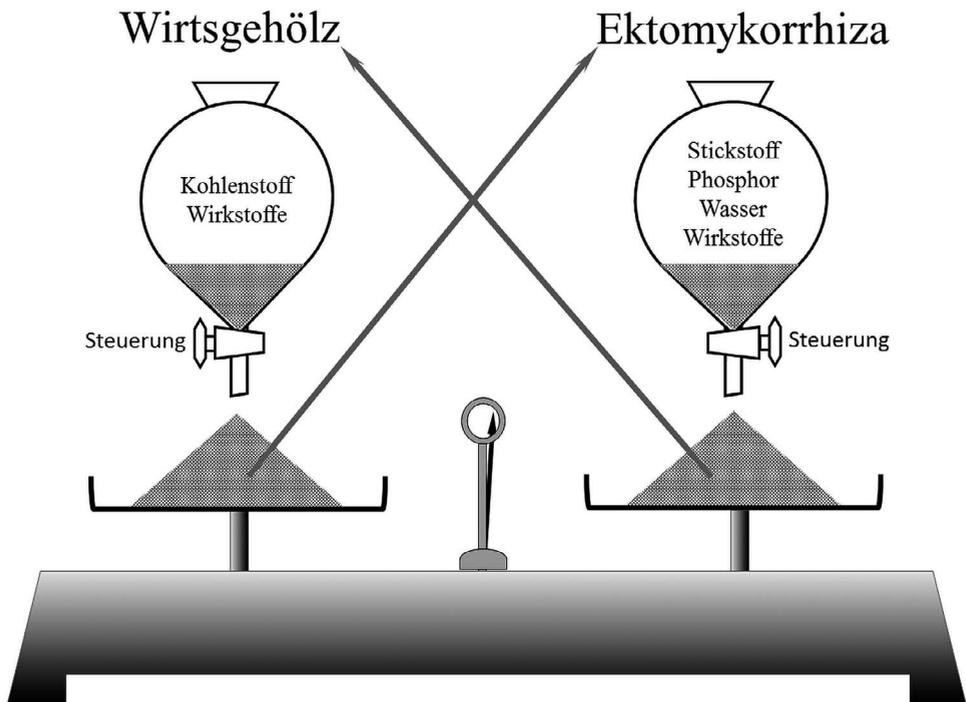


Abb. 1: Marktverhalten in der Ektomykorrhiza-Symbiose. Beide Partner steuern ihre Beiträge so, dass ein ausgewogenes, für beide Partner vorteilhaftes Verhältnis gewährleistet wird.

Tabelle 1: Auflistung der in Europa vorkommenden Gattungen, die Ektomykorrhiza-Symbiosen bilden

| Koniferen | Laubbäume | Andere |
|--|--|---|
| Pinaceae: <i>Abies, Larix, Picea, Pinus</i> | Betulaceae: <i>Alnus, Betula, Carpinus, Corylus</i> | Cistaceae: <i>Cistus, Fumana, Helianthemum, Tuberaria</i> |
| | Fagaceae: <i>Castanea, Fagus, Quercus</i> Tiliaceae: <i>Tilia</i> | Cyperaceae: <i>Kobresia</i> (ein Riedgras!) Ericaceae: <i>Arctostaphylos</i> |
| | Salicaceae: <i>Populus, Salix</i> | Polygonaceae: <i>Polygonum</i> |
| | | Rosaceae: <i>Dryas</i> |

einem Hektar in oberem Amazonasgebiet zwischen 150 und 470(!) Baumarten gezählt (VALENCIA et al. 1994). Im Białowieża-Urwald (Polen) mit immerhin 1100 km² hingegen, kommen lediglich 27 Baumarten vor, wobei über 90% Ektomykorrhiza-Wirte sind (FALIŃSKI & FALIŃSKA 1986). Im tropischen Regenwald sind die Gehölze zu ca. 90% mit arbuskulären Pilzen assoziiert (JANOS 1980), so dass die räumliche Verfügbarkeit der Wirte wesentlich geringer ist, als im temperaten Wald.

Unter den ektotrophen Pilzen gibt es Spezialisten und Generalisten in Bezug auf die Wirtsassoziation. Eine Auswertung von 352 repräsentativen Datensätzen zu stipitaten Basidiomyceten (aus *Funga Nordica*, KNUDSEN & VESTERHOLT 2012) ergab ein recht gemischtes Bild (Tab. 2).

Tabelle 2: Zusammenstellung der Wirtsmuster für nordeurop. Ektomykorrhizapilze

| Bindung an Wirtstaxa | |
|--|-------|
| Einzelne immergrüne oder sommergrüne Gattung | 16% |
| Nur Pinaceae | 24% |
| Mehrere Gattungen Sommergrüne | 18,5% |
| Immergrüne und Sommergrüne | 41,5% |

Es gibt demnach etwa deutlich weniger Spezialisten als Generalisten. Aber selbst können Spezialisten unter bestimmten Bedingungen den Wirt wechseln (BUBNER 2013). Ob nun mehr Generalist oder mehr Spezialist, beide Strategien habe Vor- und Nachteile. Im Allgemeinen können Spezialisten ihre Nahrungsquelle effizienter ausnutzen, während Generalisten hier Kompromisse eingehen müssen (NENTWIG et al. 2009). Für den Wirt ist der spezialisierte Pilz potentiell kostenträchtiger (BRUNS et al. 2002), in der Realität sind Gehölze aber in der Lage genügend Überschüsse an Zucker zu produzieren (CORRÊA et al. 2011a). Dafür könnten Generalisten größere Überlebenschancen haben, wenn ein (Misch-)Wald von Kalamitäten heimgesucht wird, z.B. Borkenkäferbefall.

Feldmykologen wissen, dass unterschiedliche Wirtsgehölz auch mit unterschiedlich vielen ektotrophen Arten assoziiert sind. Eine Auswertung des bereits erwähnten Datensatzes für Basidiomyceten zeigt große Schwankungen (Abb. 2).

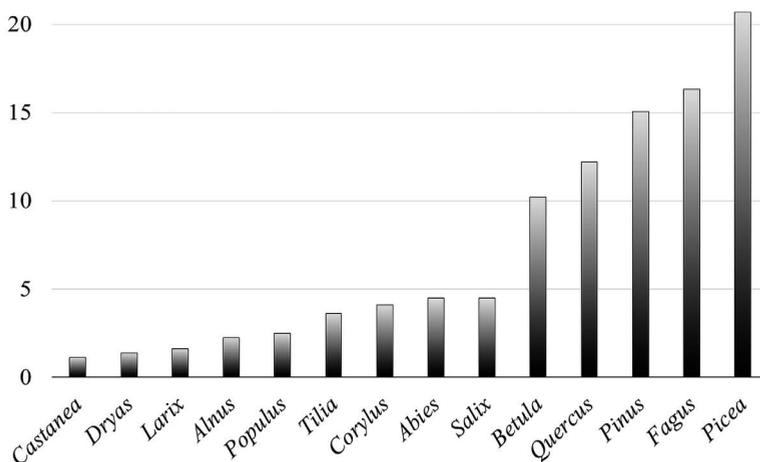


Abb. 2: Ungefähre prozentuale Verteilung der Ektomykorrhiza-Gattungen auf die wichtigsten Wirte in Nordeuropa

Es ergeben sich Muster, die weitere Fragen aufwerfen. Warum z.B., ist ein Fichte mit sehr viel mehr Ektomykorrhiza-Arten, als die Tanne assoziiert? Sicher ist, dass die Fichte viel häufiger ist. Beide besiedeln ähnliche Habitate und produzieren eine ähnlich große Biomasse. Was aber wirklich dahinter steckt, ist unbekannt. Eine plausible Erklärung könnte sich in unserer jüngeren erdgeschichtlichen Vergangenheit verbergen. Vor allem die Vereisungsereignisse im Quartär vor ca. 2,4 Millionen bis 5000 Jahren könnten zu dem Diversitätsmuster beigetragen haben. Während der diversen Eiszeiten gab es eisfreie, und häufig von einander isolierte Refugien, z.B. Süditalien oder die Krim am Schwarzen Meer (COMES & KADEREIT 1998). In solchen Refugien ist die Artenbildung wahrscheinlich unterschiedlich verlaufen sein (Allo- und Parapatric). Wenn Vereisungen zurück gingen, wanderten die Wirtspflanzen nach Norden und bildeten neue Waldökosysteme (TABERLET et al. 1998). Ein Beispiel illustriert diesen Vorgang (Abb. 3).

Die Erklärung ist natürlich spekulativ und bedarf einer Bestätigung mittels molekularer Daten.



Abb. 3: Wanderung der Fichte nach den letzten Eiszeiten in das nördliche Europa (nach TABERLET et al. 1998).
Karte: Koyos (cc)

Von dualer Beziehung zum mutualistischen Komplex

Wir haben bislang die Ektomykorrhiza-Symbiose vorwiegend als eine Interaktion zweier Partner betrachtet. Die Realität eines europäischen Waldes sieht jedoch anders aus. An einem Baum können ca. 100 Ektomykorrhizapilze koexistieren (ROY-BOLDUC et al. 2016), und der Baum scheint sich dabei wohl zu fühlen. Es sieht sogar so aus, dass die Wirte auf die Vielfalt ihrer Symbionten angewiesen sind. Interessanterweise werden ja Pilzarten, die (momentan) eher wenig zur Versorgung des Wirtes beitragen, nicht notwendigerweise aus der Ektomykorrhizagesellschaft eines Baumes verdrängt (siehe 1. Abschnitt). Jede Ektomykorrhiza-Art hat ein spezifisches Leistungsprofil. Ein fiktives Beispiel: Eine bestimmte Art mag weniger effizient bei der Bereitstellung von Phosphor sein, ist dafür aber trockenstoleranter. Wenn es also eine Trockenperiode gibt, kommt dieser Pilz zum Zuge, und der Wirt profitiert ebenfalls. Wahrscheinlich reagiert ein Ektomykorrhiza-Symbiosesystem in ähnlicher Weise auf saisonale Witterungsschwankungen. Auch ist es denkbar, dass untergeordnete ektotrophe Arten einspringen, wenn eine dominante Art selektiv abstirbt, z.B. durch Virenbefall. Ein Baum scheint ein Spektrum unterschiedlicher „Talente“ zu unterhalten (funktionale Diversität), die sich bei schwankenden Umweltbedingungen ergänzen können. Das zeigen zumindest die Simulationen von MOELLER et al. (2016). Dies bedeutet zunächst, dass es sich um ein symbiotisches Verhältnis zwischen einem Wirt und einer Ektomykorrhiza-Gesellschaft handelt.

Aber die wechselseitigen Beziehungen machen hier nicht halt. Die Hyphen der Ektomykorrhizen verbinden sich untereinander, so dass ein Austausch von Nähr-, Abwehr- und Signalstoffen sogar zwischen den Pilzen und den Wirten stattfinden kann (SIMARD et al. 2015), es entsteht ein „wood wide web“, das plastisch auf Umwelteinflüsse reagieren kann. Hierbei agieren Wirtstaxa, die generalistisch aufgestellt sind, als ein Hotspot für ein breites Ektomykorrhiza-Artenspektrum. Letzteres wiederum verbindet die Bäume untereinander. So sieht es zumindest FODOR (2012).

Alles in allem sehen wir ein mutualistisches Konsortium, das wahrscheinlich signifikant zur Stabilität von Waldökosystemen unserer Breiten beiträgt. Dieses Wirt-Pilz-Konsortium ist offenbar ein erfolgreiches Bündnis, das die auch Überlebensfähigkeit von unserer Wälder erheblich formt. Nur durch die Pionierleistungen von Ektomykorrhizapilzen können sich Wälder nach Kalamitäten wieder erholen, z.B. nach Waldbränden (BARKER et al. 2013).

So überzeugend das alles klingt, wir sind jedoch noch weit entfernt davon, dieses komplexe System genau zu verstehen, einschließlich der Rolle anderer Organismen (Bakterien, andere Pilzgilden, Boden-Wirbellose usw.), die an dem mutualistischen Konsortium direkt oder indirekt beteiligt sind. Es bleibt abzuwarten, ob verfeinerte molekulare Methoden hierüber weitere Aufschlüsse liefern können, vielleicht in Verbindung mit kontrollierten Versuchen unter abgeschlossenen Bedingungen, z.B. in Gewächshäusern.

Danksagung

Ich danke Claus Bässler für die vielen Diskussionen und Anregungen zu pilzökologischen Themen während der letzten Jahre.

Literatur

- ALLABY M (2010) Oxford Dictionary of Ecology. Oxford University Press.
- BARKER JS, SIMARD SW, JONES MD, DURALL DM (2013) Ectomycorrhizal fungal community assembly on regenerating Douglas-fir after wildfire and clearcut harvesting. *Oecologia* **172**(4): 1179-1189.
- BRUNDRETT MC (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* **320**(1-2): 37-77.
- BRUNS TD, BIDARTONDO MI, TAYLOR DL (2002) Host specificity in ectomycorrhizal communities: what do the exceptions tell us? *Integrative and Comparative Biology* **42**(2): 352-359.
- BUBNER B (2013) Host specificity and biodiversity of ectomycorrhizal fungi in pure and mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.), doctoral thesis. Brandenburgische Technische Universität Cottbus, Cottbus (<http://opus.kobv.de/btu/volltexte/2013/2805/>).
- CASTELLO JD, TEALE SA (2011) Forest Health: An Integrated Perspective. Cambridge University Press.
- COMES HP, KADEREIT JW (1998) The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* **3**(11): 432-438.
- CORRÊA A, GUREVITCH J, MARTINS-LOUÇÃO M, CRUZ C (2011a) C allocation to the fungus is not a cost to the plant in ectomycorrhizae. *Oikos* **121**(3): 449-463.
- CORRÊA A, HAMPP R, MAGEL E, MARTINS-LOUÇÃO M-A (2011b) Carbon allocation in ectomycorrhizal plants at limited and optimal N supply: an attempt at unraveling conflicting theories. *Mycorrhiza* **21**(1): 35-51.
- DAHLBERG A, JONSSON L, NYLUND J-E (1997) Species diversity and distribution of biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden. *Canadian Journal of Botany* **75**(8): 1323-1335.
- DETTNER K, PETERS W (2003) Lehrbuch der Entomologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- FALIŃSKI JB, FALIŃSKA K (1986) Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests: ecological studies in Białowieża Forest. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- FODOR E (2012) Linking biodiversity to mutualistic networks—woody species and ectomycorrhizal fungi. *Annals of Forest Research* **56**(1): 53-78.
- JANOS DP (1980) Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* **61**(1): 151-162.
- KINDLMANN P, SCHÖDELBAUEROVÁ I, DIXON AFG (2007) Inverse latitudinal gradients in species diversity. In STORCH D, MARQUET P, BROWN J: Scaling Biodiversity. Cambridge University Press: 246-257.

- KJØLLER R, NILSSON LO, HANSEN K, SCHMIDT IK, VESTERDAL L, GUNDERSEN P (2012) Dramatic changes in ectomycorrhizal community composition, root tip abundance and mycelial production along a stand-scale nitrogen deposition gradient. *New Phytologist* **194**(1): 278-286.
- KNUDSEN H, VESTERHOLT J (2012) *Funga Nordica: Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. Nordsvamp, Copenhagen.
- KUYPER TW, KIERS ET (2014) The danger of mycorrhizal traps? *New Phytologist* **203**(2): 352-354.
- LINDAHL BD, TUNLID A (2015) Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist* **205**(4): 1443-1447.
- MOELLER HV, NEUBERT MG, KLAUSMEIER CA, BRONSTEIN JL (2016) Multiple Friends with Benefits: An Optimal Mutualist Management Strategy? *The American Naturalist* **187**(1): E1-E12.
- NENTWIG W, BACHER S, BRANDL R, LAY M (2009) *Ökologie Kompakt*. Spektrum Akademischer Verlag GmbH.
- ROY-BOLDUC A, LALIBERTÉ E, HIJRI M (2016) High richness of ectomycorrhizal fungi and low host specificity in a coastal sand dune ecosystem revealed by network analysis. *Ecology and Evolution* **6**(1): 349-362.
- SIMARD S, ASAY A, BEILER K, BINGHAM M, DESLIPPE J, HE X, PHILIP L, SONG Y, TESTE F (2015) Resource transfer between plants through ectomycorrhizal fungal networks. In HORTON TR: *Mycorrhizal Networks*. Springer: 133-176.
- SMITH SE, READ DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press.
- TABERLET P, FUMAGALLI L, WUST-SAUCY A-G, COSSON J-F (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* **7**(4): 453-464.
- TEDERSOO L, SADAM A, ZAMBRANO M, VALENCIA R, BAHRAM M (2010) Low diversity and high host preference of ectomycorrhizal fungi in Western Amazonia, a neotropical biodiversity hotspot. *The ISME journal* **4**(4): 465-471.
- VALENCIA R, BALSLEV H, MIÑO GPY (1994) High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity & Conservation* **3**(1): 21-28.
- VAN DER HEIJDEN MGA, MARTIN FM, SELOSSE M-A, SANDERS IR (2015) Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist* **205**(4): 1406-1423.



Hans Halbwachs

Besondere Interessen: Technische Methoden in der Pilzforschung (Pilzphysiologie, Umweltmesstechnik, Labortechniken); Ökologie der Pilze, v. a. Saftlinge und Mykorrhizapilze



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
(Name der Hefreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der [Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz](#) (CC BY-ND 4.0).



- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigibiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [83_2017](#)

Autor(en)/Author(s): Halbwachs Hans

Artikel/Article: [Wirtsbeziehungen - Ektomykorrhizapilze und ihre Symbiosepartner 349-356](#)