



Die Wurzelpilzsymbiose unserer Gräser und Kräuter

Ulrich GALLI, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Bern, Altenbergrain 21, CH-3013 Bern

Aktuelle Anschrift: Archstrasse 70, CH-2540 Grenchen

Hannes SCHÜEPP, Eidgenössische Forschungsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau (FAW), CH-8820 Wädenswil

Wurzepilze, die zu beiderseitigem Nutzen in Pflanzenwurzeln wachsen, kommen bei über 90 % aller Pflanzenarten vor. Sie haben in den meisten Landökosystemen eine herausragende Funktion bei vielen Stoffwechselprozessen. Obschon die Ausbildung dieser Wurzelpilzsymbiose (Mykorrhiza) durch eine hohe Nährstoffversorgung, insbesondere mit Phosphat, gehemmt werden kann, spielt sie auch in unserer intensiven Landwirtschaft eine Rolle.

Die Symbiose von Pflanzen mit Wurzelpilzen, die Mykorrhiza, spielt bei der Verbindung der Pflanzen mit dem Boden eine sehr wichtige Rolle (Harley und Smith 1978). Dabei können die verschiedenen Mykorrhiza-Typen das Wachstum der Pflanzen wesentlich fördern. Der weitaus wichtigste Typ wird als Arbuskuläre Mykorrhiza bezeichnet, welcher in den Wurzeln der meisten Pflanzenarten ausgebildet wird. Diese Form der Symbiose findet sich auch beim grössten Teil der Kulturpflanzen. Die Pilzfäden (Pilzhyphen) dringen bei dieser Mykorrhiza-Form in einzelne Zellen der Wurzelrinde ein und bilden vielfach verzweigte, bäumchenförmige Arbuskeln aus (siehe Titelbild). Dabei wird die Wurzelzelle nicht zerstört, sondern durch die starke Oberflächenvergrösserung der Zellmembran wird der Stoffwechsel stark intensiviert. Die Arbuskeln dienen innerhalb der Symbiose dem gegenseitigen Stoffaustausch. Viele Pilzarten bilden nach erfolgreicher Besiedelung der Wurzel zwischen oder in den Zellen rundliche Vesikeln aus, die der Speicherung von Nährstoffen dienen (Abb. 1). Von den Wurzeln aus dringen die Pilzhyphen in einem dichten Geflecht mehrere Zentimeter in den Boden und bilden Sporen als Überdauerungsorgane (Abb. 2), die nach einer Ruhephase erneut Wurzeln infizieren können. Einige Pilzarten wie *Glomus intraradices* bilden bei alternden Pflanzen auch innerhalb der Wurzeln Sporen aus (Abb. 3).

Verbesserte Nährstoffversorgung der Pflanzen

Obschon der Pilz über die Arbuskel der Pflanze Kohlenhydrate entzieht, konnte in vielen Fällen gezeigt werden, dass mykorrhizierete Pflanzen besser wachsen als

nicht infizierte Kontrollen. Ohne Zweifel spielt dabei die verbesserte Phosphatversorgung der Pflanze eine bedeutende Rolle. Phosphat ist ein Pflanzennährstoff, der von den Pflanzen in grossen Mengen gebraucht wird, jedoch sehr stark an die



Abb. 1. Vesikel des Arbuskulären Mykorrhizapilzes *Glomus intraradices* in Wurzel von Mais. Diese werden am Ende von Pilzhyphen angelegt und dienen der Speicherung von Nährstoffen (Durchmesser der Vesikeln ca. 120 µm, Aufnahme Rosmarie Honegger, Universität Zürich).

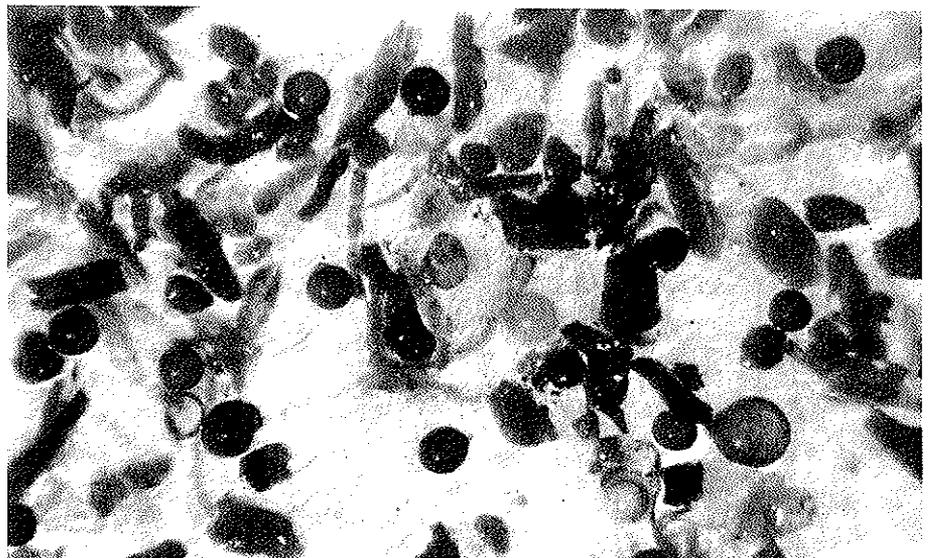


Abb. 2. Im Boden bilden Mykorrhiza-Pilze relativ grosse Sporen, die während längerer Zeit überdauern können. (Durchmesser der Sporen bis 400 µm; Aufnahme, Hannes Schüepp, Eidgenössische Forschungsanstalt Wädenswil).

Oberfläche der Bodenpartikel gebunden wird und daher in der Bodenlösung nur in geringen Gehalten pflanzenverfügbar ist. Die Pilze können mit ihren Hyphen die an Phosphat verarmte Zone rund um die Wurzel durchwachsen und sich so direkten Zugang zum Phosphat in wurzelfernen Bodenbereichen verschaffen, das sonst nur durch langsame Diffusionsprozesse pflanzenverfügbar wäre (Jakobsen *et al.* 1994). Die Vorteile der Wurzelpilzsymbiose sind aber nicht auf die Phosphataufnahme limitiert. Auch die Stickstoff- (Barea *et al.* 1991) und Spurenelementversorgung (Cooper and Tinker 1978) wird durch die Symbiose verbessert. Weil die Pilzhyphen dünner sind als die Wurzelhaare der Pflanzen, gelangen sie in kleinere Bodenporen. Dadurch wird auch die Wasserversorgung mykorrhizierter Pflanzen verbessert (Allen und Allen 1986). Mykorrhizierte Pflanzen erholen sich nach einem Wasserstress schneller als nicht-infizierte Kontrollen (Werner 1987).

Erhöhte Krankheitsresistenz

Durch das enge Zusammenleben von Pilz und Pflanzenwurzel werden auch verschiedene Krankheitserreger im Wurzelbereich unterdrückt. Es wurde gezeigt, dass die Bildung von Mykorrhizen die Resistenz gegenüber Pflanzenpathogenen erhöht. Die Erforschung dieser Zusammenhänge hat in neuester Zeit stark an Bedeutung gewonnen, da heute allgemein erkannt wurde, dass die chemische Bekämpfung bodenbürtiger Krankheitserreger aus wirtschaftlichen und ökologischen Erwägungen ungeeignet ist (Hooker *et al.* 1994).

Die Forschungsergebnisse über die Zusammenhänge zwischen Pflanzenkrankheiten und der Arbuskulären Mykorrhiza können nach Hooker *et al.* (1994) wie folgt zusammengefasst werden:

1. Die Besiedlung der Wurzel durch den Mykorrhiza-Pilz kann die Pflanzen vor bodenbürtigen Pflanzenkrankheiten schützen (Tab. 1).
2. Die Infektion durch Nematoden (Fadenwürmer) kann durch Arbuskuläre Mykorrhizen reduziert werden (Tab. 2).
3. Die erhöhten Nährstoffkonzentrationen in den Blättern der mykorrhizierten Pflanzen führen zu einer verstärkten Sprossentwicklung, was oberirdische Pflanzenteile gegenüber gewissen Krankheitserregern unanfälliger macht.

Tab. 1. Einfluss der Arbuskulären Mykorrhiza auf Pflanzenkrankheiten, die durch pathogene Pilze verursacht werden (nach Hooker *et al.* 1994)

Pathogener Pilz	Wirtspflanze	Effekt	Literatur (in Hooker <i>et al.</i> 1994)
<i>Aphanomyces eutiches</i>	Erbse	-	Rosendahl (1985)
<i>Fusarium oxysporum</i>	Zwiebel	-	Dehne (1982)
<i>Phytophthora</i>	Citrus	+	Davies & Menge (1980)
<i>Fusarium solani</i>	Sojabohne	-	Zambolim & Schenck (1983)
<i>Phytophthora cinnamomic</i>	Avocado	-	Davies <i>et al.</i> (1978)
<i>Sclerotium rolfsii</i>	Erdnuss	-	Krishna & Bagyaraj (1983)
<i>Thielaviopsis basicola</i>	Tabak	-	Baltuschat & Schönbeck (1975)

- Reduktion der Pflanzenkrankheit
+ Verstärkung der Pflanzenkrankheit

Tab. 2. Einfluss der Arbuskulären Mykorrhiza auf den Befall durch Nematoden (nach Hooker *et al.* 1994)

Nematodenart	Wirtspflanze	Effekt	Literatur (in Hooker <i>et al.</i> 1994)
<i>Paratylenchus penetrans</i>	Bohne	+	Elliott <i>et al.</i> (1984)
<i>Rotylenchus reniformis</i>	Tomate	-	Sitaramakah & Sikora (1982)
<i>Paratylenchus brachyurus</i>	Baumwolle	-	Hussey & Roncardori (1982)
<i>Meloidogyne hapla</i>	Zwiebel	-	MacGuidwin <i>et al.</i> (1985)
<i>Meloidogyne incognita</i>	Baumtomate	-	Cooper & Grandisum (1985)

- Reduktion des Befalls
+ Verstärkung des Befalls

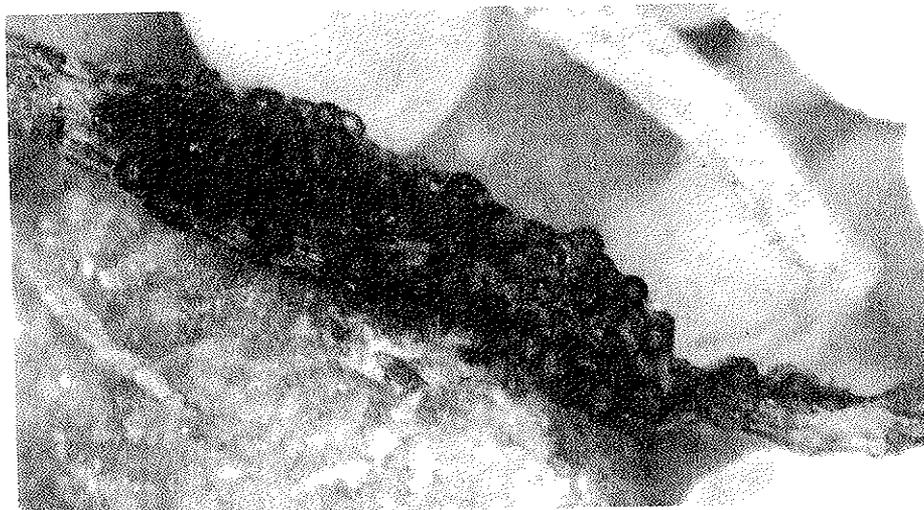


Abb. 3. Sporen von *Glomus intraradices* in einer abgestorbenen Maiswurzel. Sie dienen als Überdauerungsorgane und keimen nach einer Ruhephase aus, sobald eine Wurzel in ihrer Nähe wächst, um diese zu infizieren (Aufnahme Ulrich Galli, Universität Bern).

Der Mechanismus des Schutzes durch die Mykorrhizen ist in den meisten Fällen unbekannt. Möglicherweise hängt dies zusammen mit der verstärkten Synthese von Enzymen, die pilzliche Zellwände auflösen können (Chitinasen), von Peroxidasen, die gegen den oxidativen Stress wirken, der vielfach nach Krankheitsbefall auftritt, oder von Phytoalexinen, die direkt gegen Krankheitserreger wirken können. Da Wurzeln nach der Besiedlung durch Arbuskuläre Mykorrhiza-Pilze verstärkt verholzen, wird der Befall durch Krankheitserreger zusätzlich erschwert. In diesem Zusammenhang ist es deshalb wichtig, durch gezielte pflanzenbauliche Methoden, die Bildung der Arbuskulären Mykorrhiza zu fördern. So ist es möglich,

einen Beitrag zur Verwirklichung einer nachhaltigen Landwirtschaft zu leisten. Um die Entwicklung der Arbuskulären Mykorrhiza in der Landwirtschaft zu fördern, schlagen Hooker *et al.* (1994) folgende Massnahmen vor:

1. Das Pflügen zerstört das feine Hyphennetz der Mykorrhiza-Pilze. Dies führt zu einer Reduktion der Kolonisierung (Evans and Miller 1990). Kein oder wenig tiefes Pflügen (z.B. Direkteinsaat nach der Ernte) fördern dagegen die Sporenbildung der Arbuskulären Mykorrhiza-Pilze im Boden. Dies führt zu einer erhöhten Kolonisierung der Wurzeln der Nachfolgekulturen.
2. Da die Arbuskulären Mykorrhiza-Pilze nur in Verbindung mit den Pflanzen

wachsen können, führt der Fruchtwechsel mit Vertretern der Kreuzblütler (Brassicaceae) oder Gänsefußgewächse (Chenopodiaceae), die keine Wirtspflanzen für Arbuskuläre Mykorrhiza-Pilze sind, zu einem deutlichen Abfall der Mykorrhizierung nachfolgender Kulturen (Harinkumar und Bagyaraj 1989). Durch eine leicht infizierbare Folgekultur (z.B. Gründüngung) während der Wintermonate kann das Infektionspotential der Pilze wieder erhöht werden.

3. Hohe Phosphatdüngung kann die Kolonisierung der Wurzeln durch die Arbuskulären Mykorrhiza-Pilze hemmen. Der Gebrauch von Phosphatdüngern, bei denen das Phosphat nur langsam für Pflanzen und Pilze verfügbar wird, stört die Entwicklung der Wurzelpilzsymbiose kaum (Ryan *et al.* 1994).

4. Es wäre zu erwarten, dass der Einsatz von Fungiziden das Pilzwachstum hemmt. Es hat sich jedoch gezeigt, dass dies unter Praxisbedingungen keinen oder nur einen geringen Einfluss auf die Arbuskulären Mykorrhiza-Pilze hat.

5. Bei der Weizenzüchtung wurde gezeigt, dass durch die Kultivierung der Zuchtlinien unter besten Nährstoffbedingungen mykorrhiza-unabhängigere Sorten selektiert wurden (Manske 1990). Deshalb sollten bei der modernen Züchtung vermehrt Pflanzen selektiert werden, die in einer extensiv genutzten, nachhaltigen Landwirtschaft zu möglichst hohen Erträgen führen. Dies würde bedeuten, dass die Pflanzen wieder mehr von der Wurzelpilzsymbiose abhängig würden.

Vernetzung der Wurzeln

Die Arbuskulären Mykorrhiza-Pilze sind nicht nur für die einzelnen Pflanzen von Bedeutung, sondern sie sind als wichtige Komponente im gesamten Agroökosystem zu betrachten. Wegen ihres breiten Wirtsspektrums vernetzen diese symbiotischen Pilze die verschiedenen Pflanzenarten im Wurzelbereich mit ihren Pilzhypen. So ist es möglich, dass in Leguminosenwurzeln fixierter Luftstickstoff über die Pilzhypen direkt den Nachbarpflanzen zugeführt wird. Dies konnte in einem Küvettenexperiment demonstriert werden, bei dem die mykorrhizierten und mit luftstickstoff-bindenden Bakterien besiedelten Kleeplanzen (*Trifolium alexandrinum*) von den Wurzeln der Maispflanzen durch eine wurzelfreie Zone getrennt waren (Frey und Schüepp 1992). Die Pilzhypen transportierten das fixierte ¹⁵N von

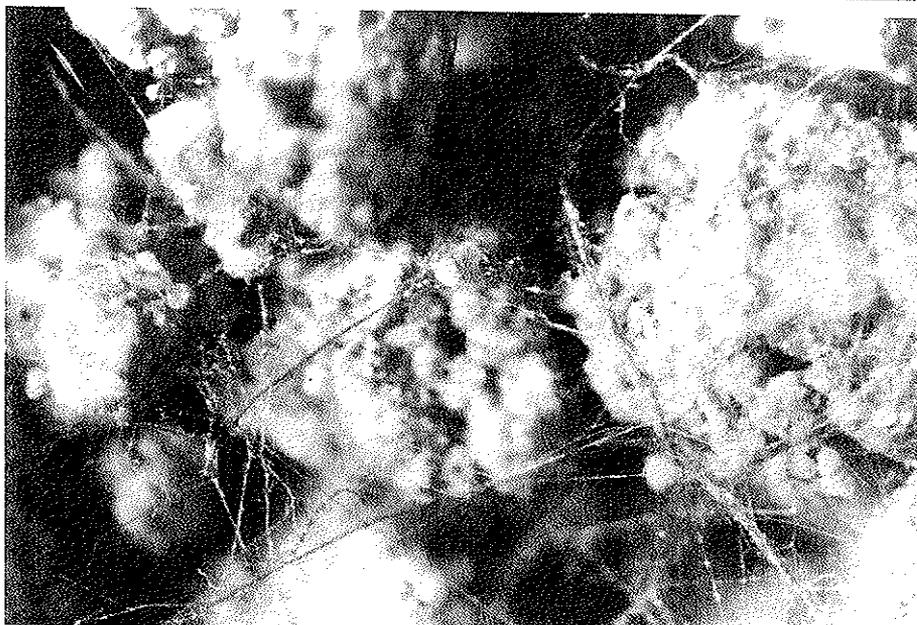


Abb. 4. Der Wurzelpilz durchwächst mit seinen fein verzweigten Pilzfäden den Boden äusserst stark, erhöht dadurch die Krümelstabilität und wirkt so der Bodenerosion entgegen (Aufnahme Hannes Schüepp, FAW).

den Kleewurzeln über die wurzelfreie Zone zum Mais. Weitere Untersuchungen werden zeigen, welche Bedeutung der Artenzusammensetzung auch in diesem Zusammenhang zukommt.

Aufbau der Bodenstruktur

Während alle Bodenorganismen zur Strukturbildung des Bodens mehr oder weniger beitragen, wurde bereits durch Harris *et al.* (1966) gezeigt, dass Pilze und Actinomyceten (fädige Bakterien, Strahlenpilze) bei der Bindung von Bodenpartikeln zu Bodenkrümel die wichtigste Rolle spielen. Der Beitrag der Arbuskulären Mykorrhiza-Pilze bei der Bildung und Erhaltung der Bodenkrümel wurde durch Miller und Jastrow (1994) (zitiert in Bethlenfalvai und Schüepp 1994) zusammengefasst. Dabei sind drei Schritte von Bedeutung: Erstens wird durch das Hyphenwachstum im Boden ein fädiges Bodenskelett gebildet, das die primären Bodenpartikel physikalisch miteinander verbindet (Abb. 4). Zweitens bilden die Pilzfäden zusammen mit den Bakterien und Wurzeln vielfältige organische Verbindungen welche die Bodenpartikel zusammenkitten. Drittens vernetzen Pilzhypen und Wurzeln Mikroaggregate in Makroaggregatstrukturen. Diese Strukturen vergrössern die Speicherkapazität für Kohlenstoffverbindungen und Nährstoffe und stellen den besonders geeigneten Wohnraum für die Bodenmikroorganismen dar, die wiederum einen wesentlichen Beitrag zur Krümelbildung lei-

sten. Thomas *et al.* (1993) kommen durch ihre Versuche zum Schluss, dass der Beitrag der Arbuskulären Mykorrhiza-Pilze zur Bodenstrukturbildung und -stabilisierung mindestens so bedeutend ist wie derjenige zur Produktivitätssteigerung der Pflanzen. Dadurch werden die Böden weniger stark der Erosion ausgesetzt. Ganz besonders gilt dies im Zusammenhang mit der ökologisch ausgerichteten Landwirtschaft, bei der die nachhaltige Nutzung, das heisst eine maximale Produktion mit einem minimalen Bodenverlust (Bethlenfalvai und Schüepp 1994), im Zentrum steht. Die Düngung mit schwerlöslichem Phosphat reduziert die Arbuskuläre Mykorrhiza kaum; bei hohem Nährstoffeintrag jedoch werden die verschiedenen positiven Einflüsse der Arbuskulären Mykorrhiza-Pilze weitgehend ausgeschaltet (Lopez-Real 1985).

DANK

Wir danken Christian Brunold für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, Samuel Roulin für die Übersetzung des Résumés und dem Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL) für die finanzielle Unterstützung der Arbeit.

LITERATUR

- Allen E.B. and Allen M.F., 1986. Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizas and competition. *New Phytologist* 104, 559-571.
- Barea J.M., Azcón-Aguilar C. and Azcón R., 1991. The role of VA mycorrhizas in improving plant N

acquisition from soils as assessed with ^{15}N . In: C. Flitton, (ed.) *The Use of Stable Isotopes in Plant Nutrition, Soil Fertility and Environmental Studies*. Joint IAEA, FAO Division, Vienna, pp 209-216.

Bethlenfalvay G.J. and Schüepp H., 1994. Arbuscular mycorrhizal and agrosystems stability. In: S. Gianninazzi and H. Schüepp (eds.) *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Birkhäuser Verlag, Basel / Switzerland, pp 117-131.

Cooper K. M. and Tinker P.B. 1978. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytologist* 81, 43-52.

Evans D.G. and Miller M.H., 1990. The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize. *New Phytologist* 114, 65-71.

Frey B. and Schüepp H., 1992. Transfer of symbiotically fixed nitrogen from berseem (*Trifolium alexandrinum* L.) to maize via vesicular-arbuscular mycorrhizal hyphae. *New Phytologist* 122, 447-454.

Harinkumar K.M. and Bagyaraj D.J., 1989. Effect of cropping sequence, fertilisers and farmyard manure on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in different crops over three consecutive seasons. *Biology and Fertility of Soils* 7, 173-175.

Hartley J.L. and Smith S. E., 1978. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London.

Harris R.F., Chester G. and Allen O.N., 1966. Dynamics of soil aggregation. *Advances in Agronomie* 18, 107-169.

Hooker J.E., Jaizme-Vega M. and Atkinson D., 1994. Biocontrol of plant pathogens using arbuscu-

lar mycorrhizal fungi. In: S. Gianninazzi and H. Schüepp (eds.) *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Birkhäuser Verlag, Basel / Switzerland, pp 191-200.

Jakobsen I., Jøner E.J. and Larsen J., 1994. Hyphal phosphorus transport, a keystone to mycorrhizal enhancement of plant growth. In: S. Gianninazzi and H. Schüepp (eds.) *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Birkhäuser Verlag, Basel / Switzerland, pp 133-146.

Lopez-Real J.M., 1985. Sustainable agriculture: The microbial potential - the microbiologists challenge. In: J.M. Lopez-Real and R.D. Hodges (eds.) *The Role of Micro-Organisms in a Sustainable Agriculture*. A B Academic, Berkhamstead, pp 1-8.

Manske G.G.B., 1990. Genetical analysis of the efficiency of VA mycorrhiza with spring wheat. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 29, 273-280.

Miller R.M. and Jastrow J.D. 1994. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and biogeochemical cycling. In F.L. Pflieger and R.G. Linderman (eds.) *Mycorrhizae and plant health*, APS Press, St. Paul, pp 189-212.

Ryan M.H., Chilvers G.A. and Dumaresq D.C., 1994. Colonisation of wheat by VA-mycorrhizal fungi was found to be higher on a farm managed in an organic manner than on a conventional neighbour. *Plant and Soil* 160, 33-40.

Thomas R.S., Franson R.L. and Bethlenfalvay G.J. 1993. Separation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and root effects on soil aggregation. *Soil Science Society of America Journal* 57, 77-81.

Werner D., 1987. *Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

RÉSUMÉ

Les mycorrhizes de nos plantes herbacées

Les champignons mycorrhiziens colonisent les racines de plus de 90 % des espèces végétales, pour le plus grand bénéfice de l'hôte comme du champignon. Ces champignons spécialisés sont présents dans la plupart des écosystèmes terrestres où ils jouent un rôle prépondérant lors de processus essentiels. Bien que perturbées par l'emploi intensif d'engrais (spécialement le phosphate), de telles symbioses sont importantes pour l'agriculture.

SUMMARY

The root symbiosis of our herbaceous plants

Mycorrhizal fungi colonise the roots of over 90 % of plant species, to the mutual benefit of both the plant host and fungus. These fungi are present in most terrestrial ecosystems and play a major role in important ecosystem processes. Although mycorrhizal symbiosis is disturbed by a high nutrient supply (especially phosphorus) it plays also an important role in agricultural systems.

KEY WORDS: arbuscular mycorrhizal fungi, plant nutrition, pathogen resistance, soil structure

PFLANZEN



Wurzelpilze schützen vor giftigen Schwermetallen

Ulrich GALLI, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Bern, Altenbergrain 21, CH-3013 Bern
Aktuelle Anschrift: Archstrasse 70, CH-2540 Grenchen
Hannes SCHÜEPP, Eidgenössische Forschungsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau (FAW), CH-8820 Wädenswil

Wurzelpilze können ihre Pflanzenpartner vor giftigen Schwermetallmengen schützen. Dieser Effekt variiert jedoch je nach Schwermetall, Pilzart und den verschiedenen Bodeneigenschaften.

Die durch natürliche Prozesse oder durch die menschlichen Aktivitäten verursachte Schwermetallkontamination stellt heute ein ernsthaftes Umweltproblem dar (Reddy und Prasad 1990). Schwermetalle aus der menschlichen Aktivität stammen aus Verunreinigungen fossiler Brennstoffe, aus Batterien, aus gefärbten Kunststoffen, Korrosionsschutz bei Flugzeugen wie Fahrzeugen, aus Düngemitteln wie auch aus schwermetallhaltigen Wasserleitun-

gen. Da die Schwermetalle als solche nicht abbaubar sind und meist sehr gut an die Bodenpartikel binden, werden sie dort akkumuliert. Sie gelangen über die Pflanzen in die Nahrungskette, die zu Tieren und zum Menschen führt, wo sie wiederum über längere Zeitperioden akkumuliert werden können. Die Schwermetallaufnahme durch Pflanzen wird durch viele verschiedene Faktoren wie pH-Wert, Temperatur, Redox-Potential, Kation-

Austauschkapazität des Bodens sowie der Konkurrenz der verschiedenen Kationen bestimmt (Haselwandter *et al.* 1994).

Die Symbiose mit Arbuskulären Mycorrhiza-Pilzen erhöht neben der verbesserten Nährstoffversorgung auch die Aufnahme von essentiellen Schwermetallen wie Zink oder Mangan, wenn sie in niedrigen Konzentrationen im Boden vorliegen (Zusammengefasst in Galli *et al.* 1994). Sobald solche Mikronährelemente oder andere Schwermetalle wie Cadmium oder Blei aber in zu hohen Konzentrationen in der Bodenlösung vorliegen, wäre eine erhöhte Aufnahme ein grosser