

Taxonomische und funktionelle Diversität arbuskulärer Mykorrhizasymbiosen im Pflanzenbau

Stephan König*, Stefan Wagner & Falko Feldmann

Julius Kühn-Institut, Institut für Pflanzenschutz in Gartenbau und Forst, Messeweg 11-12, D-38104 Braunschweig

* Korrespondierender Autor, stephan.koenig@jki.bund.de, +49(0)531 2994422

DOI: 10.5073/ika.2012.436.019

data, citation and similar papers at core.ac.uk

brought to you

provided by JKI Open Journal Systems (JOS)

Die arbuskuläre Mykorrhiza (AM) führt zu einer Steigerung der ökologischen Fitness ihrer Pflanzenpartner und kann vielseitig genutzt werden. Sie fungiert dabei im Pflanzennutzungssystem nicht ausschließlich mutualistisch, sondern in einem Kommensalismus-Mutualismus-Kontinuum. Die taxonomische Zusammensetzung der am jeweiligen Standort vorhandenen Mykorrhizapilzgemeinschaften besitzt Einfluss auf die quantitative und qualitative Wirksamkeit der Symbiose, auf die sich weiterhin u. a. die genetische Identität der Wirtspflanze, der Bodennährstoffgehalt, sowie strukturelle Beschaffenheit des Bodens auswirken. Darüber hinaus begründet die genetische Vielfalt unterhalb der Artebene der Mykorrhizapilze die nutzungsrelevante funktionelle Diversität der Symbiosen.

Stichwörter: Arbuskuläre Mykorrhizapilze, Intra-spezifische Diversität, Nutzpflanzen, Produktivität, Symbiose, Bodenfaktoren, Bodenbearbeitung

Summary

Naturally occurring arbuscular mycorrhizal fungi improve ecological fitness of their plant hosts. In agricultural practice, mycorrhizal associations function along a commensalism-mutualism continuum. Species composition of mycorrhizal fungal communities in different habitats was found to determine quantitative and qualitative symbiotic performance. Besides this, genotype of the plant host, soil nutrition status, and soil structure were identified to strongly affect symbiotic outcome. Furthermore, mycorrhiza fungi clonal diversity below fungal species level was shown to have considerable influence on functional diversity in terms of a functional complementarity of the fungal inoculum which is important for the agricultural exploitation of the arbuscular mycorrhizal symbiosis.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi, intra-specific diversity, crops, productivity, symbioses, soil parameters, tillage

Funktionsspektrum der arbuskulären Mykorrhizapilze (AMP)

Die wichtigste Funktion einer arbuskulären Mykorrhiza (AM) besteht im Nährstoffaustausch zwischen Pilz und Pflanze. Der Pilzsymbiont erhält zwischen 20 und 30 % der von der Pflanze produzierten Photoassimilate in Form von Saccharose (JAKOBSEN und ROSENDAHL, 1990), die er umgehend in den pilzspezifischen Zucker Trehalose umwandelt (VAN DER HEIJDEN *et al.*, 2008) und zumeist in Form von Lipiden speichert. Im Austausch dafür erleichtert der Pilz die Aufnahme von Nährstoffen wie Phosphat (z.B. FITTER, 2005) und Stickstoff (BLANKE *et al.*, 2005; GOVINDARAJULU *et al.*, 2005; JOHNSON, 2010) in die Pflanze. Dies geschieht über das außerhalb der Pflanze befindliche Hyphensystem der Pilze, dessen Oberfläche das der Wirtspflanzenwurzel um das 1000-fache übertreffen kann (SMITH und READ, 2008). Dieses Hyphensystem verbindet zudem verschiedene Wirte unabhängig von der Pflanzenart untereinander (FITTER *et al.*, 1998; VAN DER HEIJDEN *et al.*, 2008; LEKBERG *et al.*, 2010).

Neben dem Nährstoffaustausch erfüllt die AM noch weitere Funktionen, z.B. die Verbesserung der Wasserversorgung des Wirtes (QUEREJETA *et al.*, (2009), eine Erhöhung der Toleranz ihres Wirtes gegenüber pathogenen Pilzen (NEWSHAM *et al.*, 1995) und eine Erhöhung der Überlebensfähigkeit ihrer Wirte auf Schwermetall-belasteten Böden (HILDEBRANDT *et al.*, 1999; ZAREI *et al.*, 2008). Nicht zuletzt tragen AMP durch das von ihnen gebildete Protein Glomalin auch erheblich zur

Bodenaggregatbildung und damit zur direkten Bindung der Pflanzenwurzeln an die Bodenmatrix bei (MILLER und JASTROW, 2000; RILLIG und MUMMEY, 2006).

In der pflanzenbaulichen Praxis erweist sich die AM-Symbiose indes nicht ausschließlich als mutualistische Beziehung zu gegenseitigem Vorteil, sondern befindet sich abhängig von Umweltbedingungen und Genotyp der Symbionten im ständigen Spannungsfeld zwischen Mutualismus und Kommensalismus (FELDMANN, 1998a), experimentell kann sogar Parasitismus hinzutreten (DOUGLAS, 2010). Sie stärkt in einer (Nutz-)Pflanzengesellschaft auch nicht die individuelle Fitness der Wirte in gleicher Weise. Vielmehr wirkt sie sich auf die Konkurrenz zwischen Nachbarn aus (JOHNSON *et al.*, 1997).

Verfügbarkeit von AMP und Zustandekommen der Symbiose

Wenngleich unter den AMP ubiquitäre Arten vorkommen, kann die Artzusammensetzung einer AMP-Gemeinschaft kleinräumig schwanken. Da die AMP als Bodenlebewesen einen nur begrenzten Verbreitungsradius haben, bilden sich, ebenfalls kleinräumig, Ökotypen durch Einnischung in unterschiedliche Umwelten (Wirtspflanzen, Bodenelementstatus, Störung der Bodenmatrix – aber auch klimatische Bedingungen, (LEKBERG *et al.*, 2007; DUMBRELL *et al.*, 2009). Während der zeitlichen und räumlichen Limitierung einer Ausbreitung von Organismen werden in der Ökologie auf Ebene einzelner Individuen, ihrer Entwicklungsstadien, Ausbreitungsmuster bis hin zur Entstehung neuer Arten betrachtet und bilden die Grundlage einer nischenunabhängigen ökologischen Modellierung (HUBBELL, 2001). Im kleineren Radius scheint die Nischenqualität in Form der vorhandenen Wirtspflanzen und ihrer funktionellen Eigenschaften, Nährstoffe und eventueller Störungseinflüsse allerdings die Zusammensetzung der AMP-Gemeinschaften weitgehend zu erklären (KÖNIG *et al.*, 2010).

Ein entscheidender Punkt für das Zustandekommen einer symbiontischen Lebensgemeinschaft wird durch die Frage beschrieben, wer den Symbiosepartner auswählt – Wirt oder symbiontischer Mikroorganismus. Nach unserer heutigen Auffassung wählt der Wirt seinen Symbiosepartner aus den Reihen der am Standort vorhandenen symbiontischen Mikroorganismen aus (HELGASON *et al.*, 2007; BENNETT und BEVER, 2009; BEVER *et al.*, 2009). Viele Pflanzen sind obligat mykotroph (JANOS, 2007). Sie besitzen auf die Auswahl ihrer Symbiosepartner geringen Einfluss (z. B. *Plantago lanceolata*). Schnell wachsende r-Strategen unter den AMP, welche zumeist Generalistenstatus besitzen, kommen in vielen Habitaten weltweit vor und besiedeln unspezifisch eine hohe Zahl von Wirtspflanzenarten. Sie verschaffen sich einen Konkurrenzvorteil gegenüber positiv wirksameren zumeist langsamer wachsenden und störungsanfälligen Symbionten (K-Strategen), dadurch, dass sie kaum zum symbiontischen Erfolg ihres Wirtes beitragen und damit kaum Energie für die symbiontische Interaktion aufwenden, jedoch überproportional von den C-Quellen ihres Wirtes profitieren (BENNETT und BEVER, 2009). Die positiv wirksamen Symbionten sind dadurch gezwungen, auf andere Wirtspflanzenarten auszuweichen, die weniger stark durch Generalisten besiedelt werden, andererseits werden aber auch die durch Generalisten besiedelten Wirtspflanzen in ihrer Konkurrenzfähigkeit geschwächt. Diesen Pilzen kann demzufolge nur eine hohe Pflanzenartendiversität ein Verbleiben an ihrem angestammten Standort sichern (BENNETT und BEVER, 2009). Die Zusammensetzung einer AMP-Gemeinschaft wird nicht einseitig durch die Pflanzengemeinschaft eines Standortes bedingt, sondern kann umgekehrt auch Einfluss auf die Artenzusammensetzung der Pflanzenbestände haben (VAN DER HEIJDEN *et al.*, 1998), wobei in erster Linie Anzahl und Deckung einzelner Pflanzenarten (Abundanz der Art) modifizierbar sind, indem AMP obligat mykotrophe Arten gegenüber nicht-mykotrophen Arten fördern (GRIME *et al.*, 1987; HARTNETT und WILSON, 1999).

Die Wurzeln einer Wirtspflanze werden zumeist von mehreren Pilzen (5-10) gleichzeitig besiedelt (VANDENKOORNHUYSE *et al.*, 2002; VANDENKOORNHUYSE *et al.*, 2003; HEMPEL *et al.*, 2007). VANDENKORNHUYSE *et al.* (2003) konnten allerdings zeigen, dass ein Wirt mit hoher Kontinuität von derselben AMP-Gemeinschaft, unabhängig von der Menge der im Boden vorhandenen Schlüsselnährstoffe P und N besiedelt wird. Gleiches konnten KÖNIG *et al.* (2010) in Untersuchungen experimenteller Pflanzengesellschaften für Pflanzen mit den gleichen funktionellen Eigenschaften (stickstofffixierende Leguminosen einerseits gegenüber Gräsern und übrigen Kräutern) belegen. Zwei

Arten können nicht zum gleichen Zeitpunkt dieselbe ökologische Nische besetzen (GAUSE, 1934), es sei denn, die Nischen eines Standortes sind mehrdimensional (HUTCHINSON, 1957) d.h. AMP-Gemeinschaften können verschiedene Wirte besiedeln, unterscheiden sich in der vorwiegend besiedelten Bodenschicht, wechseln sich über den Jahresverlauf sukzessive ab oder erfüllen verschiedene Funktionen in einem Wirt. Die Ansiedlung mehrerer Symbionten innerhalb einer Wirtspflanze wurde dabei durch die Übernahme verschiedener sich gegenseitig ergänzender (=komplementärer) symbiontischer Funktionen (Phosphataufnahme, Pathogenresistenz) durch verschiedene AMP-Klone bereits relativ früh in einer Studie von MOSSE und HAYMAN (1971) erforscht. MAHERALI und KLIRONOMOS (2007) fanden in diesem Zusammenhang sogar Übereinstimmungen zwischen funktionellen Eigenschaften von AMP-Klonen und deren taxonomisch-phylogenetischer Einordnung. Die funktionelle Komplementarität der Pilze ermöglicht deren Einnischung am selben Standort, sogar im selben Wirt und spricht für die Erhaltung einer hohen Diversität der AMP, die im Umkehrschluss auch mit hoher Diversität der Wirtspflanzenarten einhergeht. Viele Autoren (u. a. VAN DER HEIJDEN *et al.*, 1998; KÖNIG *et al.*, 2010) konnten belegen, dass eine gesteigerte Pflanzenartenzahl zu gesteigerter AMP-Zahl führt und dies zudem Rückzugsräume für konkurrenzschwächere AMP gewährleistet. Obwohl VOGELANG *et al.* (2006) hinsichtlich der Pflanzenproduktivität eine hohe Diversität der AMP-Gemeinschaften *per se* mit hoher Produktivität verbinden, konnte nachgewiesen werden, dass im Sinne der funktionellen Komplementarität, die Anwesenheit einzelner Klone in direkten Bezug zur Produktivitätserhöhung gesetzt werden konnten (FELDMANN, 1998a), was sich aus der statistischen Tatsache ableitet, dass mit zunehmender Größe eines Artenpools die Wahrscheinlichkeit steigt, produktivitätssteigernde AMP darin zu finden (sog. „Sampling effect“, VAN DER HEIJDEN *et al.*, 1999; WARDLE, 1999).

Einfluss abiotischer Bodenparameter auf Vorkommen und Wirksamkeit der AMP

Für eine mutualistische Ausrichtung der Lebensgemeinschaft von AMP und Pflanzen spielen zahlreiche Umweltfaktoren wie Temperatur oder Lichtverhältnisse eine Rolle (Übersicht s. FELDMANN, 1998b). Die abiotischen Bodenparameter sind aber wahrscheinlich die entscheidenden Faktoren.

Die Mengenverhältnisse der Bodennährstoffe, bedeutsam dabei vor allem P und N, spielen eine entscheidende Rolle. Die optimale Wirkung der AM ist nur unter gleichermaßen limitierten P und N Verhältnissen im Boden gegeben (HODGE und FITTER, 2010; JOHNSON, 2010). Bei erhöhtem P-Gehalt des Bodens welchem für die Symbiose höhere Bedeutung zukommt als dem N-Gehalt, wobei Phosphatverbindungen zudem noch wesentlich stärker an die Bodenmatrix gebunden sind als Nitrat oder Ammonium, wird die AM für den pflanzlichen Wirt zunehmend unbedeutend. Die Wirte haben die Fähigkeit, den Pilz unter diesen Bedingungen „abzustoßen“ (JOHNSON *et al.*, 1997; VAN DER HEIJDEN *et al.*, 2008), was auch Konsequenzen für die Zusammensetzung der AMP-Gemeinschaften hat. Diese verarmen auf stark mineralgedüngten Standorten spürbar an Artenzahl. Vor allem funktionell für die Nährstoffversorgung des Wirtes bedeutsame AMP stehen an diesen Standorten nur noch eingeschränkt zur Verfügung (BODDINGTON und DODD, 2000).

Einer Störung der Bodenstruktur zum Beispiel infolge von landwirtschaftlicher Bearbeitung scheint eine ebenso hohe Bedeutung für das Funktionieren der Symbiose und die auftretenden AMP-Symbionten zuzukommen, wie der Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften und dem Bodennährelementstatus (LEKBERG und KOIDE, 2005; OEHL *et al.*, 2010; SCHNOOR *et al.*, 2011). Eine Bodenbearbeitung unterbricht in jedem Fall die Außenmyzelverbindungen des Pilznetzes der oberen Bodenschichten. Da dem Außenmyzel der AMP essentielle Bedeutung für die Erschließung von Nährstoffressourcen im Boden zukommt, können vor allem die AMP-Klone, die mutualistisch bedeutsam für die Nährstoffversorgung des Wirtes sind und in ihrer Biomasse überproportional den Boden und weniger stark die Wurzel erschließen, einen Konkurrenznachteil gegenüber den Generalisten unter den AMP erleiden, die verstärkt die Wurzel und damit die C-Ressourcen der Pflanzen erschließen (HELGASON *et al.*, 2007). Zudem spielt das Außenmyzel für eine Reihe von Pilzen auch eine Rolle als Verbreitungs- und Überdauerungsstadium (MARTINEZ und JOHNSON, 2010). Eine Reihe von AMP, vor allem schnell wachsende r-Strategen der Gattungen *Glomus* und *Acaulospora*, können aber die beschädigten Hyphenverbindungen relativ schnell wieder herstellen (sog. „Hyphenregenerationsvermögen“), während AMP langsam wachsender K-Strategen (z. B. Vertreter

der Gigasporaceae) die zerstörten Hyphen nur langsam oder nie ersetzen können (DE LA PROVIDENCIA *et al.*, 2005). Eine Folge regelmäßiger Bodenstörungen sind hinsichtlich der AMP-Klondiversität verarmte Standorte (5-15 differenzierbare AMP-Klone im intensivierten Ackerbau, verglichen mit bis zu 50 im Magerrasen, ÖPIK *et al.*, 2006), die selektioniert nur noch störungstolerante r-Strategen und mutualistisch wenig wirksame wurzelbesiedelnde AMP aufweisen (JANSA *et al.*, 2002; MARTINEZ und JOHNSON, 2010; OEHL *et al.*, 2010). Dies hat natürlich auch direkte - negative - Konsequenzen auf die Funktion der arbuskulären Mykorrhizasymbiose, die durch das Verschwinden vieler AMP genetisch verarmen (OEHL *et al.*, 2010). Untersuchungen auf aus Ackerland regenerierten artenreichen Grünlandstandorten der Pflanzenassoziaton *Dauco-Arrhenatheretum* (ELLENBERG, 1996) nahe Jena konnten das lange Andauern der verarmten AMP-Gemeinschaften belegen, die auch sieben Jahre nach Nutzungsumwidmung aus lediglich 13 molekularbiologisch unterscheidbaren Vertretern bestand (KÖNIG *et al.*, 2010).

Nutzung der Mykorrhiza im Pflanzenbau

Die Nutzbarmachung der Mykorrhizasymbiosen in der Pflanzenproduktion hatte vor dem Hintergrund des Gesagten das Problem der Auswahl wirksamer Pilzpartner zu lösen und die Etablierung dieser selektierten Pilze im Pflanzenbausystem zu garantieren.

Inokulum arbuskulärer Mykorrhizapilze wurde lange Zeit als eine Einheit behandelt, der man spezielle Eigenschaften, wie z. B. „eine“ Wirksamkeit, als charakteristisch zuschrieb. Diese Einheit, früher als Isolat, später als Linie oder „strain“, hier als „Klon“ bezeichnet, war Gegenstand von Auswahlverfahren, die auf den „wirksamsten“ Klon arbuskulärer Mykorrhizapilze abzielte. Diese Einheit gibt es aber nicht (FELDMANN, 1998a). Ein Inokulum besteht, je nach eingesetzter Menge, aus hunderten, tausenden oder hunderttausenden einzelner Sporen, von denen jede einzelne speziell wirksam, hoch variabel und genetisch verschieden von den anderen sein kann (FELDMANN, 1998a, ROSENDAHL, 2008). Alle Glomeromycota sind coenocytisch, d.h. sie haben nicht wie die übrigen Gruppen der höheren Pilze (Asco-, Basidiomycota) regelmäßig septierte vegetative Hyphen, mit einem bis zwei Kernen pro Segment, sondern sind vielkernig und unseptiert. Ein „Individuum“ (Klon) eines arbuskulären Mykorrhizapilze erstreckt sich in der Regel über viele Quadratmeter und verbindet damit eine Vielzahl von Wirten mittels Außenmyzelhyphen. Es fehlen sexuelle Fortpflanzungsstadien in ihrem Entwicklungszyklus, so dass davon ausgegangen werden kann, dass diese Pilze seit ihrer Entstehung im Devon (420 M.y., PIROZYNSKI und MALLOCH, 1975) eingefrorene Sippen bilden (REDECKER, 2002; ROSENDAHL, 2008). Die Vielzahl der im Myzel vorhandenen Kerne können zudem Unterschiede in ihrer Erbinformation (des einzelnen Kerngenoms) enthalten. Ein Klon kann in seinem Genotyp (Gesamtheit aller Gene in allen Kernen eines Klons) demnach heterokaryotisch sein (umstrittene These, siehe PAWLOWSKA und TAYLOR, 2004; CROLL *et al.*, 2009). Einzelne Klone können unter noch nicht vollständig geklärten Bedingungen in ihren Hyphen über sogenannte Anastomosen (GIOVANNETTI *et al.*, 1999) miteinander verschmelzen, was einen wichtigen Bestandteil einer artähnlichen Klon-Abgrenzung darstellt, da sich nur sehr nahe verwandte Klone erkennen können.

Für die symbiontischen Fähigkeiten eines Klons spielen jedoch nur die genetischen Ressourcen eine Rolle, die zum Zeitpunkt der Symbiose vorhanden und zudem auch phänotypisch in Form transkribierter Proteinen abrufbar sind, wohingegen phänotypisch-morphologische Merkmale in einem gewissen Grad (Sporengroße, Sporenfarbe) variabel sind. Bei der Abtrennung von Sporen (Chlamydospore) an den Hyphenspitzen kommt es zudem wieder zur Aufspaltung (Segregation) auf die in den jeweiligen Hyphenbereichen vorhandenen Kerne (zumeist mehrere hundert Kerne pro Spore) und damit zu einer Verringerung der abrufbaren genetischen Information des Sporenklons verglichen mit der des Ursprungklons, was wiederum einer Limitierung auch in den phänotypischen Fähigkeiten des aus der Spore entstehenden neuen Klons mit sich bringt. Im Endeffekt ist jeder Klon in seinen funktionellen Eigenschaften (Phänotyp) einzigartig (EGERTON-WARBURTON *et al.*, 2007).

Unsere Daten belegen, dass durch die Wirtspflanzen eine gerichtete Auswahl von Genotypen aus der Population der AMP, zusammengefasst in einem Inokulum, erfolgt. In welche Richtung selektioniert wird, sogar, ob überhaupt selektioniert wird, hängt von der genetischen Konstitution der Pflanze ab. Die unüberschaubaren Wechselwirkungen zwischen Wirt, Umwelt und Mykorrhizapilz erforderten deshalb ein radikales Umdenken in der Praxis: die Selektion von AMP-Isolaten wurde ersetzt durch

die Nutzung der phänotypischen Plastizität des Genoms der Pilzpartner in Verbindung mit der Nutzung des o. g. „Sampling Effektes“. So wurde durch die gezielte Änderung der AMP-Mengenverhältnisse im Wurzelsystem eine Etablierung extern vermehrter Pilze anvisiert.

Bei der technologischen Produktion von AMP-Inokulum wurde ein Generalist zunächst auf relative-K-Strategie selektioniert und sodann unter Einfluss von gesteuerten Umweltfaktoren die Zusammensetzung der funktionellen Genotypen im Inokulum beeinflusst (Directed Inoculum Production Process, DIPP; FELDMANN und GROTKASS, 2002; FELDMANN *et al.*, 2009a). Wird dieses Inokulum zur rechten Zeit im richtigen Mengenverhältnis zur vorhandenen Pilzgesellschaft eingesetzt, so prägen sich die Eigenschaften in der Wirksamkeit der Symbiosen aus. Auf diese Weise konnten eine Reihe biotischer und abiotischer Funktionen, wie Probleme des Bodenelementstatus oder Störungsbedingungen des jeweiligen Standortes, überwunden werden. Als größter Einflussfaktor für die Vorhersage der Wirksamkeit erweist sich noch heute die Sortenzugehörigkeit der Wirtspflanze, da sie von fakultativ bis obligat mykotroph unterschiedlich sein kann (vergl. FELDMANN *et al.*, 2009b).

Fazit

Für die Praxis bedeutet dies zusammengefasst, dass vor der Mykorrhizanutzung in einer Pflanzenkultur zunächst die Frage zu klären ist, ob der zur Verfügung stehende AMP in der Lage ist, die Pflanze unter den gegebenen Kultur- oder Umweltverhältnissen überhaupt zu besiedeln. Das Wissen um die prinzipielle Mykorrhizierfähigkeit der Zielpflanze lässt sich oft aus der vorhandenen Literatur (z. B. HARLEY und HARLEY, 1987) recherchieren. Ist noch unbekannt, ob die kultivierte Pflanzenart arbuskuläre Mykorrhizen bilden kann, bedarf es hierzu eines Testes mit verschiedenen AMP. Da bei den AMP von einem breiten Wirkkreis ausgegangen werden kann, ist bei Ausbleiben einer Besiedelung durch mehrere AMP entweder die generelle, genetisch fixierte Empfänglichkeit der Pflanzenart sehr gering oder aber die kulturtechnischen Rahmenbedingungen führen zu einem Ausbleiben der Besiedelung, obwohl eine prinzipielle Fähigkeit zur Ausbildung einer arbuskulären Mykorrhizasymbiose vorliegt.

Ob nach erfolgreicher Besiedelung ein Mykorrhizapilz die erhofften Wirkungen haben kann oder nicht, kann sich mit der nötigen Sicherheit nur durch einen Test erweisen, d.h. man muss die vorliegende AMP/Pflanze-Kombination „ausprobieren“. Die Vorhersagbarkeit einer Wirkung wird umso wahrscheinlicher, je mehr über den Grad der Abhängigkeit von der Mykorrhizaausprägung der Zielpflanze bekannt ist.

Die Übertragbarkeit der an einer Pflanzenart oder -sorte ermittelten Symbiose-Wirksamkeit auf eine andere Sorte oder gar Art erscheint nur in gewissem Umfang möglich. Potentielle Wirtspflanzen sind durch ihre genetisch fixierte Veranlagung und die herrschenden Umweltbedingungen in der Lage, einen Phänotyp auszubilden, der bestimmte, oft nicht-wirksame, aber auch wirksame AMP-Genotypen bei der Zusammensetzung der nächsten Sporenpopulation bevorzugt (FELDMANN, 1998b). Von obligat mykotrophen Pflanzen wissen wir, dass positive Wirksamkeit auch dann zustande kommt, wenn die Wirksamkeit auf der Ursprungspflanze sehr gering war. Möglicherweise prägt ein AMP-Genotyp verschiedene Phänotypen in großer Plastizität aus; oder die Pflanze „entscheidet“ auch in positiver Richtung darüber, „was gut für sie ist“.

In Pflanzenbaubetrieben können nahezu alle Variablen durch eine angepasste Verfahrenstechnologie und Regelung der Einsatzbedingungen in engen Grenzen kontrolliert werden. Dazu gehört z. B. die Gewährleistung der Koinzidenz beider Symbiosepartner, d. h. die korrekte Applikation zum rechten Zeitpunkt mit dem besiedelungsfähigen Pilzmaterial und die Einstellung des Inokulumspotentials. Das Pflanzenmaterial ist natürlich durch die Marktorientierung vorgegeben. Wird Inokulum im gartenbaulichen Hobbybereich eingesetzt, gelangt es unter eine Vielfalt von Umweltbedingungen, die eine große Rolle für die Wirksamkeit spielen können. Weiterhin sollte es - wie es bei der Durchführung der Qualitätskontrolle kommerziellen Inokulums geplant ist - immerhin möglich sein, die augenblickliche Wirksamkeit eines Inokulums auf einer Standardpflanze zu charakterisieren. Wenn diese und die spätere Zielpflanze obligat mykotrophe Arten oder Sorten sind, kann mit großer Wahrscheinlichkeit die Art der Wirkung vorhergesagt werden. Der quantitative Aspekt, die Wirksamkeit, wird wegen noch zusätzlich einwirkender Umweltfaktoren nicht exakt, sondern

allenfalls in gewissem Umfang und für einen mehr oder weniger großen Bereich vorhergesagt werden können.

Am einfachsten stellt sich die Vorhersagbarkeit der Symbiose-Wirksamkeit dar, wenn eine Charge eines Inokulums unter konkreten Einsatzbedingungen charakterisiert wird und dann unter identischen oder nur wenig veränderten Bedingungen eingesetzt wird. Selbst wenn dann mit gealtertem Inokulum gearbeitet wird, kann von einer relativ sicheren Reproduktion zuvor ermittelter Wirkungen - nicht exakter Wirksamkeit- gerechnet werden.

Die praktische Konsequenz für den Ackerbau ist, dass bei der Inokulumsproduktion oder bei der Standortvorbereitung darauf geachtet werden muss, ein genetisch möglichst heterogenes AMP Inokulum sicher zu stellen. Das kann bedeuten, durch geeignete Vorfrüchte das Inokulumspotential aufzubauen oder durch die Art der Feldvorbereitung nicht zu zerstören. Sogar die Belassung von Unkräutern kann hilfreich sein (FELDMANN und BOYLE, 1998). Handlungsanleitungen und Kenntnisse zum schonenden Umgang mit Mykorrhizapilzen im Acker gibt es bereits umfangreiche.

Für die gezielte Nutzung im Pflanzenbausystem ist indes nicht die Artenvielfalt der AMP-Gemeinschaften, sondern die funktionelle Diversität des Genpools entscheidend. Dies kann bedeuten, dass wenige Arten im Nutzungssystem ausreichen. Sie machen es sogar leichter, extern produzierte Pilze zu etablieren.

Literatur

- BENNETT, A. E. und J. D. BEVER, 2009: Trade-offs between arbuscular mycorrhizal fungal competitive ability and host growth promotion in *Plantago lanceolata*. *Oecologia* **160** (4), 807-816.
- BEVER, J. D., S. C. RICHARDSON, B. M. LAWRENCE, J. HOLMES und M. WATSON, 2009: Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. *Ecol. Lett.* **12** (1), 13-21.
- BLANKE, V., C. RENKER, M. WAGNER, K. FÜLLNER, M. HELD, A. J. KUHN und F. BUSCOT, 2005: Nitrogen supply affects arbuscular mycorrhizal colonization of *Artemisia vulgaris* in a phosphate-polluted field site. *New Phytol* **166** (3), 981-992.
- BODDINGTON, C. L. und J. C. DODD, 2000: The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. II. Studies in experimental microcosms. *Plant Soil* **218** (1-2), 145-157.
- ROLL, D., M. GIOVANNETTI, A. M. KOCH, C. SBRANA, M. EHINGER, P. J. LAMMERS und I. R. SANDERS, 2009: Nonself vegetative fusion and genetic exchange in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytol.* **181** (4), 924-937.
- DE LA PROVIDENCIA, I. E., F. A. DE SOUZA, F. FERNANDEZ, N. S. DELMAS und S. DECLERCK, 2005: Arbuscular mycorrhizal fungi reveal distinct patterns of anastomosis formation and hyphal healing mechanisms between different phylogenetic groups. *New Phytol* **165** (1), 261-271.
- DOUGLAS, A. E., 2010: *The Symbiotic Habit*. Princeton and Oxford, Princeton University Press.
- DUMBRELL, A. J., M. NELSON, T. HELGASON, C. DYTAM und A. H. FITTER, 2009: Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *ISME Journal*.
- EGERTON-WARBURTON, L. M., N. C. JOHNSON und E. B. ALLEN, 2007: Mycorrhizal community dynamics following nitrogen fertilization: A cross-site test in five grasslands. *Ecol. Monogr.* **77** (4), 527-544.
- ELLENBERG, H., 1996: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: In ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. 5th. Auflage Stuttgart, Ulmer Verlag.
- FELDMANN F., I. HUTTER, C. SCHNEIDER, 2009: Best Production Practice of Arbuscular Mycorrhizal Inoculum. In: Varma, A., A. C. Kharkwal (eds.): *Symbiotic Fungi - Principles and Practice*, Springer, Berlin, 319-336.
- FELDMANN F., M. GILLESSEN, I. HUTTER und C. SCHNEIDER, 2009: Should we breed for effective mycorrhiza symbioses? In: Feldmann, F., D. V. Alford, C. Furk, 2009 (eds.): *Crop Plant Resistance to Biotic and Abiotic Factors: Current Potential and Future Demands*. DPG-Verlag, Braunschweig, ISBN 978-3-941261-05-1, 507-522.
- FELDMANN, F. und C. GROTKASS, 2002: Directed inoculum production - shall we be able to design AMF populations to achieve predictable symbiotic effectiveness? In: Gianinazzi, H., Schuepp, H., Barea, J.M., Haselwandter, K.: *"Mycorrhiza Technology in Agriculture: from Genes to Bioproducts"*, Birkhäuser, Switzerland, 261-279.
- FELDMANN, F. und C. BOYLE, 1998: Concurrent development of arbuscular mycorrhizal colonization and powdery mildew infection on three *Begonia hiemalis* cultivars. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* **105** (2), 121-129.
- FELDMANN, F., 1998a: The Strain - Inherent Variability of Arbuscular Mycorrhizal Effectiveness: II. Effectiveness of single spores. *Symbiosis*, **25**, 131-143.
- FELDMANN, F., 1998b: *Symbiontentechnologie in der Praxis: Arbuskuläre Mykorrhiza im Gartenbau*. Thalacker-Medien, Braunschweig, ISBN 3-87815-109-8.
- FITTER, A. H., 2005: Darkness visible: reflections on underground ecology. *Journal of Ecology* **93** (2), 231-243.
- FITTER, A. H., J. D. GRAVES, N. K. WATKINS, D. ROBINSON und C. SCRIMGEOUR, 1998: Carbon transfer between plants and its control in networks of arbuscular mycorrhizas. *Funct. Ecol.* **12** (3), 406-412.
- GAUSE, I., 1934: *The Struggle for Existence*. Baltimore, USA, Williams & Wilkins.
- GIOVANNETTI, M., D. AZZOLINI und A. S. CITERNESI, 1999: Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology* **65** (12), 5571-5575.
- GOVINDARAJULU, M., P. E. PFEFFER, H. R. JIN, J. ABUBAKER, D. D. DOUDS, J. W. ALLEN, ... Y. SHACHAR-HILL, 2005: Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature* **435** (7043), 819-823.
- GRIME, J. P., J. M. L. MACKAY, S. H. HILLIER und D. J. READ, 1987: Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* **328** (6129), 420-422.
- HARLEY, J. L. und E. L. HARLEY, 1987: A check-list of mycorrhiza in the British Flora. *The New Phytologist* **105** (2), 1-102.

- HARTNETT, D. C. und G. W. T. WILSON, 1999: Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* **80** (4), 1187-1195.
- HELGASON, T., J. W. MERRYWEATHER, J. P. W. YOUNG und A. H. FITTER, 2007: Specificity and resilience in the arbuscular mycorrhizal fungi of a natural woodland community. *J. Ecol.* **95** (4), 623-630.
- HEMPEL, S., C. RENKER und F. BUSCOT, 2007: Differences in the species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in spore, root and soil communities in a grassland ecosystem. *Environmental Microbiology* **9** (8), 1930-1938.
- HILDEBRANDT, U., M. KALDORF und H. BOTHE, 1999: The zinc violet and its colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal Of Plant Physiology* **154** (5-6), 709-717.
- HODGE, A. und A. H. FITTER, 2010: Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **107** (31), 13754-13759.
- HUBBELL, S. P., 2001: *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton, USA, Princeton University Press.
- HUTCHINSON, G. E., 1957: Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **22**, 415-427.
- JAKOBSEN, I. und L. ROSENDAHL, 1990: Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants *New Phytol.* **115** (1), 77-83.
- JANOS, D. P., 2007: Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza* **17** (2), 75-91.
- JANSA, J., A. MOZAFAR, T. ANKEN, R. RUH, I. R. SANDERS und E. FROSSARD, 2002: Diversity and structure of AMF communities as affected by tillage in a temperate soil. *Mycorrhiza* **12** (5), 225-234.
- JOHNSON, N. C., 2010: Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytol.* **185** (3), 631-647.
- JOHNSON, N. C., J. H. GRAHAM und F. A. SMITH, 1997: Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytol.* **135** (4), 575-586.
- KÖNIG, S., T. WUBET, C. F. DORMANN, S. HEMPEL, C. RENKER und F. BUSCOT, 2010: TaqMan Real-Time PCR Assays To Assess Arbuscular Mycorrhizal Responses to Field Manipulation of Grassland Biodiversity: Effects of Soil Characteristics, Plant Species Richness, and Functional Traits. *Applied and Environmental Microbiology* **76**, 3765-3775.
- LEKBERG, Y., E. C. HAMMER und P. A. OLSSON, 2010: Plants as resource islands and storage units - adopting the mycocentric view of arbuscular mycorrhizal networks. *FEMS Microbiol. Ecol.* **74** (2), 336-345.
- LEKBERG, Y. und R. T. KOIDE, 2005: Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. *New Phytol.* **168** (1), 189-204.
- LEKBERG, Y., R. T. KOIDE, J. R. ROHR, L. ALDRICH-WOLFE und J. B. MORTON, 2007: Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *J. Ecol.* **95** (1), 95-105.
- MAHERALI, H. und J. N. KLIRONOMOS, 2007: Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science* **316** (5832), 1746-1748.
- MARTINEZ, T. N. und N. C. JOHNSON, 2010: Agricultural management influences propagule densities and functioning of arbuscular mycorrhizas in low- and high-input agroecosystems in arid environments. *Applied Soil Ecology* **46** (2), 300-306.
- MILLER, R. M. und J. D. JASTROW, 2000: Mycorrhizal fungi influence soil structure. In: *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. Eds.: KAPULNIK, Y. und D.D.J. DOUDS, Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, 3-18.
- MOSSE, B. und D.S. HAYMAN, 1971: Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. 2. In unsterilized field soils. *New Phytol* **70** (1), 29
- NEWSHAM, K. K., A. H. FITTER und A. R. WATKINSON, 1995: Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *J. Ecol.* **83** (6), 991-1000.
- OEHL, F., E. LACZKO, A. BOGENRIEDER, K. STAHR, R. BOSCH, M. VAN DER HEIJDEN und E. SIEVERDING, 2010: Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biol. Biochem.* **42** (5), 724-738.
- ÖPIK, M., M. MOORA, J. LIIRA und M. ZOBEL, 2006: Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *J. Ecol.* **94** (4), 778-790.
- PAWLOWSKA, T. E. und J. W. TAYLOR, 2004: Organization of genetic variation in individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* **427** (6976), 733-737.
- PIROZYNSKI, K. A. und D. W. MALLOCH, 1975: The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *BioSystems* **6**, 153-164.
- QUEREJETA, J. I., L. M. EGERTON-WARBURTON und M. F. ALLEN, 2009: Topographic position modulates the mycorrhizal response of oak trees to interannual rainfall variability. *Ecology* **90** (3), 649-662.
- REDECKER, D., 2002: Molecular identification and phylogeny of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* **244** (1-2), 67-73.
- RILLIG, M. C. und D. L. MUMMEY, 2006: Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol* **171** (1), 41-53.
- ROSENDAHL, S., 2008: Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* **178** (2), 253-266.
- SCHNOOR, T. K., Y. LEKBERG, S. ROSENDAHL und P. A. OLSSON, 2011: Mechanical soil disturbance as a determinant of arbuscular mycorrhizal fungal communities in semi-natural grassland. *Mycorrhiza* **21** (3), 211-220.
- SMITH, S. E. und D. J. READ, 2008: *Mycorrhizal symbiosis*. Cambridge, UK, Academic Press.
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A., R. D. BARDGETT und N. M. VAN STRAALLEN, 2008: The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* **11** (3), 296-310.
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A., T. BOLLER, A. WIEMKEN und I. R. SANDERS, 1998: Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* **79** (6), 2082-2091.
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A., J. N. KLIRONOMOS, M. URSIC, P. MOUTOGLIS, R. STREITWOLF-ENGEL, T. BOLLER, I. R. SANDERS, 1999: "Sampling effect", a problem in biodiversity manipulation? A reply to David A. Wardle. *Oikos* **87** (2), 408-410.
- VANDENKOORNHUYSE, P., R. HUSBAND, T. J. DANIELL, I. J. WATSON, J. M. DUCK, A. H. FITTER und J. P. W. YOUNG, 2002: Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Mol. Ecol.* **11** (8), 1555-1564.
- VANDENKOORNHUYSE, P., K. P. RIDGWAY, I. J. WATSON, A. H. FITTER und J. P. W. YOUNG, 2003: Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. *Mol. Ecol.* **12** (11), 3085-3095.
- VOGELSANG, K. M., H. L. REYNOLDS und J. D. BEVER, 2006: Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New Phytol.* **172** (3), 554-562.
- WARDLE, D. A., 1999: Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos* **87** (2), 403-407.
- ZAREI, M., S. KÖNIG, S. HEMPEL, M. KHAYAM NEKOUËI, G. SAVAGHEBI und F. BUSCOT, 2008: Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi associated to *Veronica rechingeri* at the Anguran zinc and lead mining region. *Environmental Pollution* **in press**.