

# Dreiecksbeziehungen

## Epiparasitismus: Pilze bewirten Pflanzen

**DIETMAR WINTERSTEIN**  
Römer-Apotheke,  
53902 Bad Münstereifel  
s.winterstein@ehrlichweg.de  
info@apotheke-arloff.de

Vogel-Nestwurz  
*Neottia nidus-avis*  
im Haselgebüsch  
auf dem Kuttenberg  
Beide Fotos: DIETMAR WINTERSTEIN



Foto: DIRK WIESCHOLLEK



Terzett einer ▲ Nestwurz (*Neottia nidus-avis*) mit einem Pilz, der

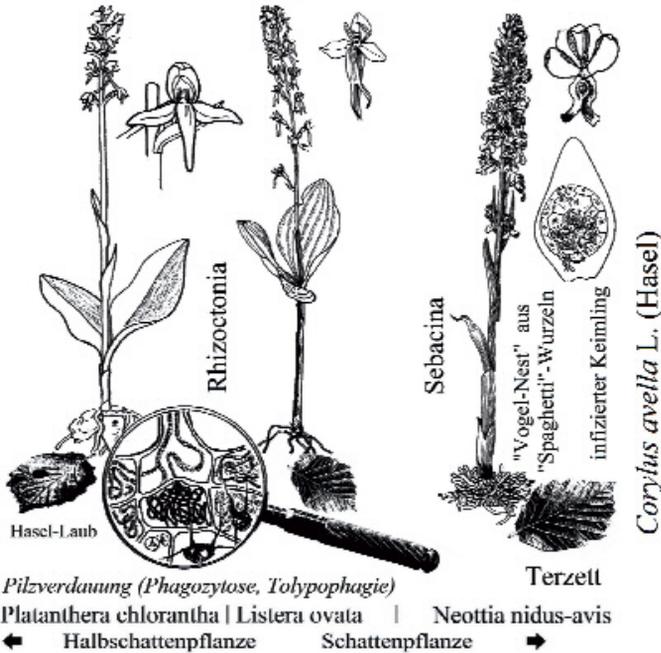
◀ Erd-Wachskruste (*Sebacina incrustans*) als Zwischenwirt und einer nährenden Gefäßpflanze (Hasel, *Corylus avellana*)

Symbiotische Beziehungen sind wichtig für die Phylogese (stammesgeschichtliche Entwicklung) und die Ontogenese (Entwicklung des Individuums) wahrscheinlich aller Organismen. Viele Pflanzen in natürlichen Ökosystemen stehen in symbiotischer Beziehung mit endophytischen Mykorrhiza-Pilzen. Die Mykorrhiza hat sich vermutlich parallel zu den Landpflanzen entwickelt. So wurden den Pflanzen Landnahme und Ausbreitung erst ermöglicht. Die meisten Pflanzen

Wussten Sie schon, dass es Pflanzen gibt, die nur deshalb leben können, weil ein unscheinbarer Wachskrustenpilz eine Mykorrhiza mit einem Strauch bildet? Aber der Reihe nach:

Die Mykorrhiza hat sich vermutlich parallel zu den Landpflanzen entwickelt. So wurden den Pflanzen Landnahme und Ausbreitung erst ermöglicht. Die meisten Pflanzen

## Orchideen-Endomykorrhiza & Ektomykorrhiza



Ein Terzett: Eine Chlorophyllfreie Orchidee wie die Nestwurz *Neottia nidus-avis* ist augenscheinlich ein Räuber, der seine Kohlenhydrate indirekt von einer autotrophen Pflanze eines beteiligten Mykorrhiza-Pilzes erhält. Analysen ribosomaler DNA-Sequenzen des Zellkerns entlarven den Pilz als Opfer der Nestwurz. Der Pilz gehört ausschließlich der Gattung *Sebacina* (Wachskrusten) an, ein Taxon der Heterobasidiomyceten innerhalb der polyphyletischen Formgruppe Rhizoctonia. *Neottia nidus-avis* (L.) Richard assoziiert sich mit Vertretern der Sebacinaceae, die eine Ektomykorrhiza (ECM) mit *Corylus avellana* L. (Hasel) eingehen.

Pilzverdauung (Phagozytose, Tolypophagie)  
 Platanthera chlorantha | Listera ovata | Neottia nidus-avis  
 ◀ Halbschattenpflanze Schattenpflanze ▶

reagieren darauf wohlwollend und erlauben dem Pilz den durch Photosynthese gespeicherten Kohlenstoff mit ihm zu teilen. Die Ektomykorrhiza der Bäume beteiligt sich an einem Pakt auf Gegenseitigkeit (Mutualismus) zwischen Pflanze und Pilz. Dieser erhält in der Regel Zucker von den Pflanzen; der Pflanze hingegen liefert der terricole Pilz Mineralien und Wasser. Viele von ihnen sind Imperfekte Pilze der Form-Gattung *Rhizoctonia*. Mitglieder der neu definierten Basidiomyceten-Ordnung Sebacinales bilden ein weites Spektrum an Mykorrhiza-Partnerschaften mit den Wurzeln verschiedener Pflanzen.

In der US-amerikanischen Literatur wird das Wort „mutualism“ (Mutualismus) synonym zur deutschen Bezeichnung Symbiose im engeren Sinne gebraucht, während das Wort „symbiosis“ – im Gegensatz zur deutschen Bezeichnung Symbiose - für jegliches Zusammenleben von Lebewesen verschiedener Arten verwendet wird, ohne ein Werturteil über die Beziehung der Partner abzugeben.

Die verschiedenen Formen dieser Symbiosen sind: Neutralismus, Mutualismus, Kommensa-

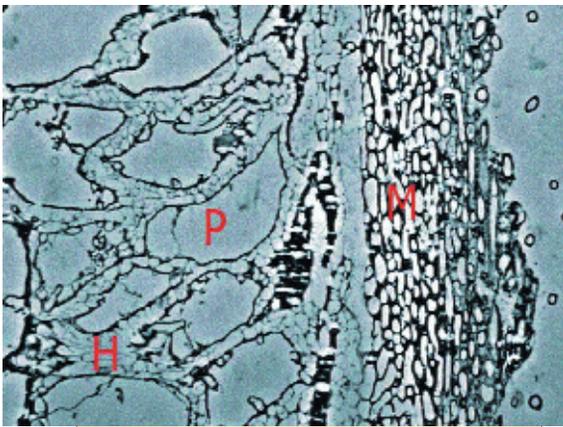
lismus (Tischgenosse) und Parasitismus. Mutualismus bezeichnet in der Ökologie eine Wechselbeziehung zwischen Lebewesen zweier Arten, aus der - im Gegensatz zur Konkurrenz oder Räuber-Beute-Beziehung - beide Partner Nutzen ziehen.

Bodenpilze beschreiten - vereinfacht - 3 Wege, um an verwertbare Nahrung zu kommen:

1. Saprobionten/Destruenten (Abfall-Recycling)
2. Parasiten (Diebstahl, Killer) und
3. Mykorrhiza = Naturalien-Handel: Zuckerüberschuss oder Wasser. „Gibst du mir, gib ich dir.“

Sofern es sich um Hyphen saprotropher Pilze handelt, wird von diesen organisch gebundener Kohlenstoff enzymatisch erschlossen. Rotfäule-Pilze verwerten nur Zellulose, Weißfäule-Pilze wie z.B. der Hallimasch „zerreißen“ dagegen auch die „Verpackung“, nämlich das resistente phenolische Biopolymer Lignin.

Die Mykorrhizen werden heute in mehrere Klassen eingeteilt, die zunächst nach ihrer Interaktion mit den Pflanzenwurzeln in die Ernährungstypen „endotroph“ „ektendotroph“ und „ektotroph“ unterschieden werden (AGERER



Der mikroskopische Längsschnitt durch eine Wurzelspitze der Kiefer Aufnahme von DR. JENS WÖLLECKE (2000) zeigt: H = Hartig-Netz, ein Hyphennetz welches sich zwischen die Wurzelzellen der Baumwurzel gequetscht hat; M = Mantel aus Pilzhyphen die die Wurzelspitze umhüllen; P = Parenchymzelle der Baumwurzel.

2012). PROF. R. AGERER bringt auf seiner Website eine detaillierte Auflistung von Mykorrhizen. ⓘ

**Die „ektotrophe Mykorrhiza“ (Ektomykorrhiza)**

Die Ektomykorrhiza ist die typische Mykorrhiza unserer Waldbäume. Baum und verschiedene Pilze ziehen gegenseitig großen Nutzen aus der Ektomykorrhiza und sind als Organismen-Komplex den Umweltbedingungen besser angepasst als jeder Partner für sich allein. Hyphen von Bodenpilzen vermögen in Interzellular-Räume der pflanzlichen Wurzeln (ektrophe Mykorrhiza) oder auch in das Wurzelinnere

Der Hallimasch (hier der Ringlose H. *Armillaria tabescens*) bildet eine Endomykorrhiza in diversen Orchideen, z.B. von *Galeola* and *Gastrodia*. Nutznießerin ist die Orchidee.

Foto: D. WINTERSTEIN

selbst einzudringen (endotrophe Mykorrhiza), um den Nährstoffaustausch zu intensivieren. Die Pilzhyphen sind in den oberen Bodenschichten konzentriert. Der Pilz kann durch sein weit verzweigtes, feines Myzel den Boden als Nährstoffquelle für Wasser und gelöste Substanzen erschließen und die Pflanze „düngen“. Der heterotrophe Pilz erhält von seinem Partner dagegen die lebensnotwendigen Kohlenhydrate für seinen Energie- und Stoffhaushalt. Vitalität, Widerstandskraft und Holzwuchs eines mykorrhizierten Baumes gegenüber einem solchen ohne Pilz-Symbiose sind wesentlich gesteigert.

**Orchidoide Mykorrhiza (Orchideen-Endo-Mykorrhiza)**

Die „endotrophen“ Mykorrhizen sind dadurch gekennzeichnet, dass die Pilzhyphen in die Wurzelrinde eindringen und das Zellinnere der Wirtszellen besiedeln. Der Phytobiont, die Partner-Pflanze, hat dadurch einen Vorteil gegenüber dem Pilz-Partner. Die orchidoide Mykorrhiza ist typisch für Orchideen, wobei in den jüngsten Entwicklungsstadien (Keimung) die Orchideen auf den Pilzen parasitieren, was Chlorophyll-lose Orchideen sich darauf zum Prinzip gemacht haben.



**Monotropoide Mykorrhiza  
(Monotropoide Ektendo-Mykorrhiza)**

Bei „ektendotrophen“ Mykorrhizen dringen zwar Hyphen in unterschiedlichem Maße in die Zellen ein, doch bleibt ein erheblicher Anteil außerhalb der Zellen, in den Zellwänden und umhüllen auch die Wurzeln mit einem Hyphenmantel.

Die monotropoide Mykorrhiza kommt in der Chlorophyll-losen Gattung *Monotropia* vor. Hier parasitiert die Pflanze auf dem Pilz, der seinerseits eine Ektomykorrhiza mit Bäumen bildet. Auf diese Weise werden über den Mykorrhizapilz Kohlenhydrate des Baumes in die Wurzeln von *Monotropia uniflora* transferiert. Die Partner sind Täublinge (*Russula*).

Die Übergänge zwischen den drei Klassen der Mykorrhizen sind fließend.

**Pleomorphie (Mannigfaltigkeit)**

Fungi Imperfecti, Mycelia sterilia, Deuteromyctes sind Synonyme für eines der mannigfachen Wege der Reproduktion mancher Pilze. Von deren Entwicklungszyklus ist die Phase der sexuellen Befruchtung (Teleomorphe) oft unbekannt. Die Vermehrung erfolgt asexuell (Anamorphe) durch vegetative Sporen (Konidien) oder rein vegetativ (BRANDENBURGER 1985, DOMSCH & GAMS 1993).

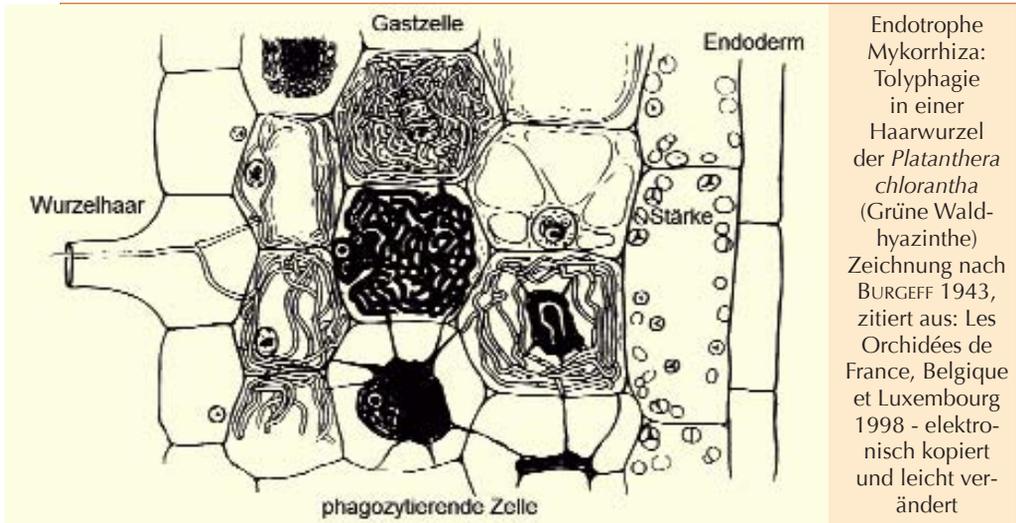
Mit molekularbiologischen und genetischen Methoden lassen sich inzwischen die zu Anamorphen gehörenden Teleomorphen oft bestimmen oder klassifizieren (WEISS 2007). Die ana-

morphen „Imperfekten Pilze“, könnten sich auf einem eigenen Evolutionsweg befinden, unabhängig von der erkannten Zugehörigkeit zu einer Teleomorphe (ARNOLD 1993).

„Wir orientieren unsere Begriffe und unser Verständnis vorwiegend an höheren Organismen und müssen uns nun auf die Betrachtung von „Quasi-Einzellern“ umstellen, um uns selbst die sonst kaum fassbare phylogenetische Differenzierung der Pilze glaubhaft machen zu können“. Wollen wir Pilze verstehen, müssen wir sie als "Quasi-Einzeller" sehen" (LOEFFLER 1974).

**Formgattung *Rhizoctonia De Candolle 1805***

Der Franzose NOËL BERNARD und der Deutsche HANS BURGEFF sind die Pioniere der Orchideen-Mykorrhiza-Forschung. BERNARD entdeckte 1899 als erster die wirkliche Bedeutung der Pilzsymbionten für die Samenkeimung der Orchideen. Er fand nämlich anhand von *Neottia*-Keimlingen heraus, dass Orchideensamen generell nur keimen, wenn sie von geeigneten Pilzen infiziert werden. Da Versuche, die Samen ohne den Pilz zur Keimung zu bringen, vorher stets misslungen waren, erhob BERNARD die Pilzinfektion der Orchideensamen als eine Art „conditio sine qua non“ für die Samenkeimung. Etwa gleichzeitig, aber unabhängig von BERNARD, beschäftigte sich auch BURGEFF mit derselben Thematik, um die Bedeutung der Pilzsymbiose der höheren Pflanzen noch weiter zu ergründen. Sein besonderes Interesse galt dem zytologischen Bau und der Funktion der Orchi-



Endotrophe Mykorrhiza: Tolyphagie in einer Haarwurzel der *Platanthera chlorantha* (Grüne Waldhyazinthe) Zeichnung nach BURGEFF 1943, zitiert aus: Les Orchidées de France, Belgique et Luxembourg 1998 - elektronisch kopiert und leicht verändert

deemykorrhiza. Er entwickelte das Konzept der Pilzverdauung (Tolypophagie), das heute noch gilt.

BERNARD isolierte 1903 Wurzelpilze aus Orchideen und versuchte im Keimungsversuch die Identität des isolierten Pilzes mit einem Orchideen-Symbionten zu beweisen. Aufgrund der Ähnlichkeit mit *Rhizoctonia solani* und der Unkenntnis der Pilzfruchtkörper stellte BERNARD 1909 die Orchideen-Mykorrhizapilze in die imperfekte Form-Gattung *Rhizoctonia*. Zahlreiche „Fungi imperfecti“, die eine effiziente Mykorrhiza ausbilden, können jedoch aufgrund fehlender sexueller Fruchtkörperbildung nicht identifiziert werden. Die meisten mit Erd-Orchideen vergesellschafteten Pilze werden der Formgattung *Rhizoctonia* zugeordnet. Diese sehr heterogene Gattung ist poly-phylogenetisch.

Systematische Probleme ergaben sich, da erste Forscher wie BERNARD und BURGEFF zu Beginn des 20. Jahrhunderts die isolierten Orchideen-Pilze, von denen noch kein perfektes (sexuelles) Stadium bekannt war, nur aufgrund vegetativer bzw. morphologischer Merkmale taxonomisch in diese Formgattung einordnen konnten.

### Teleomorphen der Formgattung *Rhizoctonia*

Zu den häufigsten Mykorrhizapilzen von Orchideen zählt vor allem die Formgattung *Rhizoctonia*.

Nachdem auch das geschlechtlich-reproduktive Stadium in Kulturen eingehend untersucht worden war, stellte sich heraus, dass die Pilze, die vegetativ alle der Formgattung *Rhizoctonia* zugeordnet waren, tatsächlich in sehr verschiedene taxonomische Grup-

pen verteilt werden mussten. So wurden die perfekten *Rhizoctonia*-Pilze (Basidiomyceten) zu verschiedenen Familien gerechnet und neu benannt, so dass viele Synonyme daraus resultierten. Auf nackter Erde, vermoderndem Holz, abgefallenem Laub, faulenden Pflanzenresten oder auch lebenden Pflanzen haben sich diese unscheinbaren, scheinbar banalen Krusten-Pilze ihren Lebensraum gefunden.

### *Sebacina* E. Tulasne & C. Tulasne

Die Sebacinaceae (Wachskrusten) sind eine Familie der Basidiomyceten, in der bisher nur wenige Arten beschrieben wurden. Die unscheinbaren Arten der Gattung *Sebacina* überziehen meist den Erdboden, liegendes Holz oder Laub mit krustig-gelatinösen Fruchtkörpern.

Durch Analysen ribosomaler DNA-Sequenzen aus Fruchtkörpern von Sebacinaceen konnte gezeigt werden, dass diese Boden-Pilze keineswegs wie vermutet zur

Ordnung der Auriculariales gehören, sondern eine eigenständige, polyphyletische Großgruppe sind. So wurde die Ordnung der Sebacinales eingerichtet. Aus Pflanzenwurzeln gewonnene pilzliche DNA-Sequenzen sind eindeutig den Sebacinales zuzuordnen..

Das Elektronenmikroskop ermöglicht eine genaue Analyse der Septen-Querwände mit dem Doliporus,

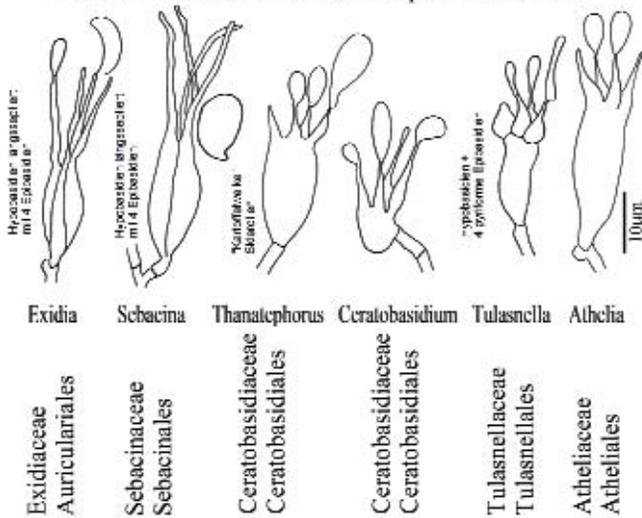


Pilzinfektion des Orchideensamens einer *Laelia-Cattleya*-Hybride durch Suspensorzellen mit Hyphenknäueln (Pelotone) und verdauten Hyphen



Orchideensamen sind ohne Pilzpartner nicht keimfähig. Purpur-Knabenkraut *Orchis purpurea*  
Foto: MARKUS WILHELM

**Form-Gattung *Rhizoctonia* De Candolle 1805**  
**Basidien von identifizierten Hauptfrucht-Formen**



◀ Zu den polyphyletischen Linien der Formgruppe *Rhizoctonia* gehören diese sexuellen Stadien: *Athelia*, *Ceratobasidium*, *Exidia*, *Sebacina*, *Thanatephorus* und *Tulasnella*

▼ Doliporus der Septen-Querwand: Die über dem Doliporus eingeschobenen (parenthetisch) gegenüber liegenden unperforierten Porenkappen sind taxonomisch typisch für *Sebacina*. Das Parenthesom bedeckt den Doliporus; er stammt aus dem Endoplasmatischen Retikulum. Das ER ist ein labiles Netzwerk. Poren und Kappe können, z.B. bei Kernwandungen, aufgelöst und schnell wieder aufgebaut werden.

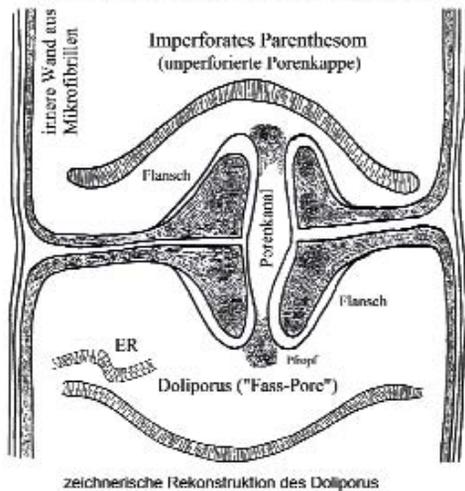
einem gallertartigen, dicken Ringwulst mit zentralem durchlässigen Kanal, und dem unperforierten Parenthesom. Durch den Doliporus ist ein Transport von Stoffwechselprodukten möglich.

**Phylogense terrestrischer Orchideen**

Der Ausgangspunkt für die Entwicklung des komplexen Wechselspiels in der Rhizosphäre war vermutlich ein einfaches Mitessertum (Kommensalismus). Pflanzenwurzeln gaben verschiedene Nährstoffe in den Boden ab. So lockten sie Organismen an, die von diesen Nährstoffen lebten. Bald entwickelten sich speziellere Beziehungen: Einigen Organismen gelang es, die Abwehrmechanismen der Wurzeln zu überwinden. Ihnen erschloss sich eine wesentlich größere Menge an Nährstoffen; sie wurden zu Parasiten. Andere Organismen förderten das Wachstum der Pflanzen, zum Beispiel durch Anlieferung von Mineralien aus dem Boden. Besser ernährte Pflanzen gaben im Gegenzug auch mehr Nährstoffe an den Boden ab. Von diesem Ausgangspunkt führte der gemeinsame Weg direkt in eine mutualistische Symbiose.

Die Ausbildung einer Mykorrhiza steigert demnach die Toleranzgrenze der Orchideen gegenüber Feuchtigkeit, Nährstoff- und Lichtmangel und kann daher als eine wesentliche Ursache

**Sebacinoides Doliporus-Parenthesom-Septe**



für die weltweite Verbreitung und Vielfalt der Orchideen mit 25000 Arten! angesehen werden.

**Endotrophe Orchideen-Mykorrhiza**

Der Mykorrhiza-Pilz als nährendes Amme: Die winzigen Samen der Orchidaceae enthalten in der Regel kein Nährgewebe und nur begrenzte Reservestoffe. Deshalb ist jede Orchidee wäh-



**Erd-Wachskruste *Sebacia incrustans***  
Foto: DIRK WIESCHOILLEK

rend der kritischen Phase der Samenkeimung obligat mykotroph und am natürlichen Standort wenigstens für eine kurze Zeit auf eine externe Ernährungshilfe durch Pilze angewiesen. Allgemein glaubt man, dass der Mykorrhiza-Pilz Makromoleküle hydrolysiert und dem keimenden Sämling löslichen Zucker als Nahrung zuführt. Bei der endotrophen Orchideenmykorrhiza wird der Pilz, der die höhere Pflanze wenigstens in der frühen Entwicklungsphase mit Energie in Form von Kohlenhydraten versorgt, letztendlich aufgelöst oder verdaut.

Aus diesem Grund wird die Pilzverdauung auch als primäre Methode des Nährstofftransfers vom Pilz zur Orchidee angesehen. Generell unterscheidet man zwischen der Pilzinfektion bei Keimlingen und adulten Orchideen. Während bei Keimlingen das Protokormgewebe infiziert wird, findet sich die Mykorrhiza älterer Orchideen in der Wurzelrinde oder in den Rhizomen heterotropher Orchideen. Die infolge der Infektion gebildeten Strukturen im Orchideen-Gewebe sind jedoch in Wurzeln und Protokormen sehr ähnlich.

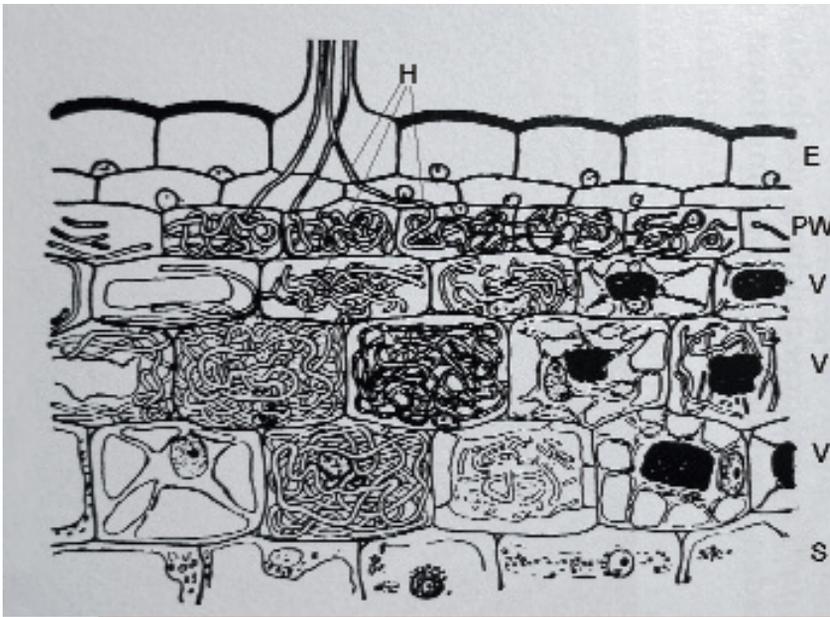
#### **Tolypophagie (Pilzverdauung)**

Alle unsere Erd-Orchideen sind, vor allem während ihrer heterotrophen, sensiblen Keimlings-

entwicklung, mit bodenbewohnenden Pilzen vergesellschaftet. Die Pilze besiedeln („infizieren“) je nach Entwicklungsstadium der Orchidee entweder das Keimlingsgewebe oder aber auch die Wurzelrindenzellen adulter Orchideen. Deren Ernährungsweise – „Tolypophagie“ - ist ein nekrotropher Parasitismus. Eindringende Pilzhypphen werden teilweise aufgelöst und von der Orchidee resorbiert bzw. verdaut.

Der Pilz wird angelockt, dringt durch Rhizoide ins Cortex-Gewebe (von Protokormen, Wurzeln oder Rhizomen) der Orchidee ein und bildet ein zweiteiliges Innenmyzel, bestehend aus Pilzwirt- und Verdauungszellen. In der subepidermalen Wirtsschicht bleiben die Pilzhypphen lebendig, verzweigen sich zu einem dichtmaschigen Netzwerk und bilden intrazelluläre Hyphenknäuel aus, die sogenannten „Pelotone“.

In den inneren Rindenschichten - eine Falle - werden diese Pelotone meist auf dem Weg der Tolypophagie abgetötet und verdaut und auf diese Weise ernährungsphysiologisch vorteilhaft genutzt. Nicht verwertbare Reste bleiben als Exkretklumpen in der ehemaligen Wirtszelle zurück. Andere Hypphen können die Orchideenzelle wieder reinfizieren. Von der infizierten Zelle aus wachsen aber auch Pilzhypphen durch



Halbschematischer Längsschnitt durch die Wurzelrinde der Grünlichen Kuckucksblume oder Waldhyazinthe *Platanthera chlorantha*, deren Gewebe von Pilzhypen (H) durchwachsen wird. E = Epidermis, P = Pilzwirtsschicht, V = verdaungsschicht, S = Speicherschicht.  
Bildquelle: Lehrbuch der Botanik 1945

die absorbierenden Wurzelhaare wieder nach außen („Ausstrahlung des Pilzes“) und bilden ein externes Hyphen-Myzel, das mit dem Substrat in Verbindung steht und zur Nährstoffaufnahme befähigt ist.

Die Pilzverdauung ist geprägt durch kurzlebige Peloton-Bildung, Auflösung (Lyse), Phagozytose und Reinfektion. Hierbei ist Rinde oder das Cortexgewebe, in dem die Phagozytose erfolgt, in eine weiter außen liegende Pilzwirtsschicht und in eine tiefer in der Wurzelrinde befindliche Verdauungsschicht gegliedert.

BURGEFF 1936: „Hier wird der Pilz in seiner Ausbreitung durch die Phagozytose eingeschränkt, gleichzeitig - und das ist wichtiger - gewinnt die Pflanze bei der Phagozytose Kohlenhydrate, Stickstoff und Salze, die dem verdauten Pilzmaterial entstammen“

#### Ausgeglichenes Kräfteverhältnis zwischen den Fronten

Das Funktionieren der Orchideen-Mykorrhiza setzt zwischen Pilz und Orchidee ein physiologisches Gleichgewicht voraus, welches entweder durch Tolyphagie (Phagozytose) oder aber die Bildung von pilzhemmenden Phytoalexinen wie Orchinol reguliert werden kann.

Sowohl zu hohe Phytoalexin-Konzentrationen im Orchideen-Gewebe als auch aggressive Pilzstämmen wie *Rhizoctonia solani*, die eine hohe Toleranz-Breite gegenüber Orchinol besitzen, können das ausbalancierte Gleichgewicht zwi-

schen Pilz und Orchidee stören und dadurch die symbiotischen Beziehungen stark gefährden.

Nach dem Übergang in den photosynthetisch aktiven Zustand werden die meisten grünen Orchideen autotroph und daher vom Pilzsymbionten unabhängig, viele mixotrophe Individuen behalten dennoch ihre Mykorrhiza im adulten Stadium bei und ergänzen ihren Bedarf an Kohlenhydraten durch den Pilz.

Das Helm-Knabenkraut *Orchis militaris* L. ist mit *Rhizoctonia repens* liiert (POWELL & ARDITTI 1975), reagiert aber auch bei einer Infektion auf die Knollen durch Ausschüttung von Phytoalexinen. Diese werden de novo bei Pilzbefall als fungistatische Substanzen wie das Orchinol oder Hircinol spontan gebildet und halten den Pilz in Schranken. Orchinol wird aber auch von anderen heimischen Erd-Orchideen als Schutzschild gegen *Rhizoctonia repens* eingesetzt, nämlich vom Ohnhorn *Aceras anthropophorum* (L.) Aiton, der Pyramiden-Hundswurz *Anacamptis pyramidalis* (L.) Richard, dem Kleinen Knabenkraut *Orchis morio* L. und anderen. *Rhizoctonia repens* ist die Anamorphe der Wachskruste *Tulasnella deliquescens*.

#### Obligat myko-heterotrophe Orchideen-Ektendo-Mykorrhiza

Grüne Orchideen ernähren sich nach ihrer heterotrophen Keimlingsentwicklung selbständig. Chlorophyll-lose Erd-Orchideen wie die Nest-

wurz *Neottia nidus-avis* bleiben aber zeitlebens von der Kohlenhydrat-Versorgung durch ihren Symbiosepilz abhängig (obligat mykotroph), da sie selbst zu keiner eigenen Photosynthese befähigt sind. Durch die Koexistenz mit Mykorrhiza-Pilzen wird den fälschlicherweise auch als Saprophyten bezeichneten Orchideen jedoch ein Überleben selbst an stark schattigen Standorten ermöglicht. Die Laubblätter sind meist zu



Kalkwiese in Südfrankreich mit kleinem Knabenkraut *Orchis morio*

Foto: MARKUS WILHELM

▶ Helm-Knabenkraut *Orchis militaris*  
Foto:

MARKUS WILHELM

▼ Vogel-Nestwurz *Neottia nidus-avis*  
Der Name rührt von der vogelnestartigen Form des Wurzelstocks.

◀ Pyramiden-Hundswurz (*Anacamptis pyramidalis*)

2 Fotos:

DIETMAR WINTERSTEIN



schuppenförmigen Gebilden verkümmert. Heterotrophe Arten weisen fleischige Rhizome und stark vermehrtes pilzführendes Gewebe auf: *Neottia nidus-avis* baut ein „Vogelnest“ und die Korallenwurz *Corallorhiza trifida* Châtelain hat „Korallen“, Rhizoide, vergleichbar dem Ingwer.



**Vogel-Nestwurz *Neottia nidus-avis* - die Andersartige**

Insbesondere grünen Pflanzen dient Licht als Energiequelle für die autotrophe Ernährungsweise. Den Betrachter faszinieren dagegen auch heute noch Pflanzen, denen Blattgrün fehlt; sie sind anders, unheimlich, suspekt, böse oder gar des Teufels: *Cuscuta epithymium* L. (Teufelszwirn, Klee-seide) oder *Orobanche teucrii* HOLLANDRE (Gamender-Würger).

Zwei Möglichkeiten stehen ihnen offen, den Chlorophyll-losen



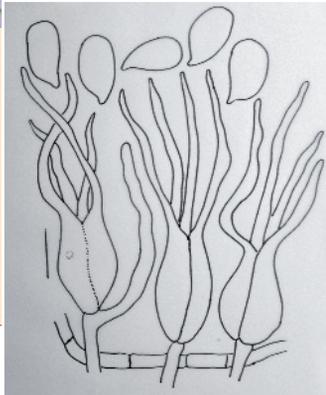
▲ Die Erd-Wachskruste *Sebacina incrustans* hilft der Vogel-Nestwurz beim Keimen und bleibt der Orchidee auch für den Rest des Lebens verbunden.

Foto: MARKUS WILHELM

► Basidien und Sporen.

Zeichnung:

DIETMAR WINTERSTEIN



Gefäß-Pflanzen, die sich heterotroph ernähren: Entweder parasitieren sie mittels Haustorien direkt auf autotrophen Pflanzen wie *Cuscuta* oder *Orobanche*; oder sie suchen sich als Lebenspartner Pilze, die Kohlenhydrate spenden, z.B. *Neottia nidus-avis* oder *Monotropa uniflora* (Folge 2).

Orchideen wie *Neottia nidus-avis* besitzen nur wenig oder gar kein Chlorophyll und sind daher zeitlebens auf die Unterstützung durch ihren Pilzpartner angewiesen. Die Nestwurz benötigt ganz spezielle Pilze an ihren Wurzeln, um überleben zu können. Es sind einige Arten der unscheinbaren und bisher so achtlos übersehenen Sebacinaceen. Die Orchidee ernährt sich praktisch vom Hasel-Strauch, über den Pilz, der eine Ekto-Mykorrhiza mit der Hasel eingeht! Sie ist als Parasit („fakultativer Epi-Parasitismus“) „völlig myko-heterotroph“.

**Fassen wir zusammen:** Die Nestwurz *Neottia nidus-avis* ernährt sich obligat myko-heterotrophisch. Sie assoziiert sich spezifisch mit nahe stehenden Sebacinaceen. Derselbe Pilz ist in die Samen-Keimung involviert. Der Pilz ist auch

präsent in der Ekto-Mykorrhiza, die um die Orchideen-Wurzeln wächst. Die Chlorophyll-lose Orchidee holt ihre Kohlenhydrate aus den sie umgebenden Haselbüschen. Die Nestwurz bildet ein Terzett mit Wachskrusten (*Sebacina*) und Hasel (*Corylus avellana*). Die Ekto-Mykorrhiza verfügt über einen Hyphenmantel und das Hartigsche Netz.

**Eine weitere Dreiecksverbindung** unterhält ein mit dem Fichtenspargel verwandtes, in Florida beheimatetes Heidekrautgewächs namens *Monotropa uniflora* L., dort als „Indian Pipe“ bezeichnet. Diese ebenfalls chlorophyllfreie Pflanze ist mit einem Täubling (*Russula silvicola* Shaffer) verbandelt, der seinerseits mit der Sumpfkiefer (*Pinus palustris* Miller) eine monotropoide, ekto-Mykorrhiza bildet.

Von diesem „Bleichgesicht“ beschreibt schon KAMIENSKI 1882 detailliert die Pilzschicht um die Wurzeln und vermutet, dass

Nährstoffe übers Myzel des Pilzes zum Gast transportiert werden, und dass der Mykorrhiza-Pilz über Hyphen-Brücken mit dem Baum verbunden ist.

Die monotropoide Mykorrhiza ähnelt der Ekto-Mykorrhiza der Angiospermen (Bedecktsamer) mit ihrem mehrschichtigen, dicken Hyphenmantel des Täublings an der Wurzelspitze und dem Hartig'schen Netz, das auf die Epidermis beschränkt ist. Aber: Bei der monotropoiden Ekto-Mykorrhiza dringen zusätzlich Haustorien, Hyphen-Pflöcke („pegs“), der Hypohensschicht in die epidermalen Zellen der *Monotropa* ein.

Der Täubling ist somit die Transportbahn für energiereiche Kohlenhydrate zwischen autotropher Kiefer und voll-mykotropher „Indian-Pipe“. Die Haustorien der *Russula* platzen, entleeren ihren Inhalt in das Wirtszytosplasma und sichern damit die Lebensgrundlage des Parasiten. Fraglich ist, welchen Nutzen *Russula* davon hat!

In der äußeren mehrlagigen Hypohensschicht sind zwei morphologisch verschiedene Zysti-

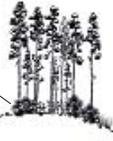


▲ Amerikanischer Sumpfkiefen-Täubling *Russula silvicola*, verbunden mit der epiparasitischen ▶ *Monotropa uniflora* („Indian Pipe“) und in Ektomykorrhiza mit der ▼ Sumpf-Kiefer („Long-Leaf Pine“) *Pinus palustris* Fotos: DIETMAR WINTERSTEIN



Lebensraum des Terzetts

Sägepalme *Serenoa repens*

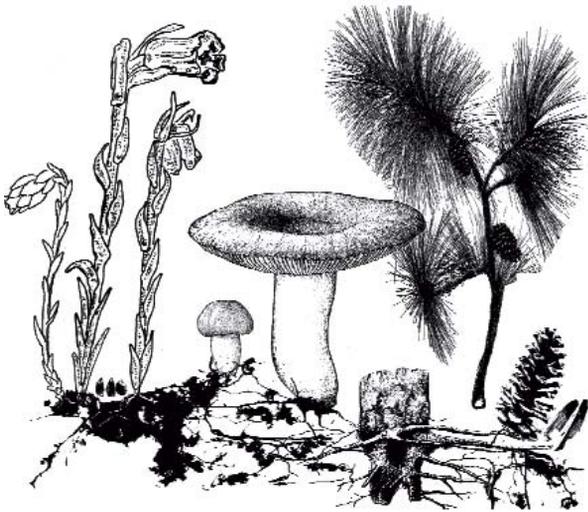


◀ *Pinus palustris*  
▼ Brackwasser



den zu erkennen: Lange mit Kristallen inkrustierte Schlangenförmige Zystiden und kurze Spindelförmige, köpfige Flacon-Zystiden und Calcium-Oxalat-Kristalle.

Die myko-heterotrophe *Monotropa uniflora* ist sehr wählerisch und sucht ihren einzigen Mykorrhiza-Partner nur bei den Täublingen. Trotz der Verfügbarkeit anderer Mykorrhiza-Pilze werden alle Wurzeln von *Monotropa uniflora*



Epiparasitismus: Monotropoide Ektendo-Mykorrhiza von *Monotropa uniflora*, *Russula silvicola* und *Pinus palustris*.

Symbiose-Terzett aus einer parasitären, Chlorophyll-freien, mykoheterotrophen Pflanze, einer vermittelnden Täublings-Mykorrhiza und einer Sumpf-Kiefer (Long Leaf Pine) als Baumpartner.

Der Täubling gehört zur Sektion *Piperinae*. Das sind scharf schmeckende, ziemlich dünnfleischige Arten mit weißem oder blass cremefarbenen Sporenpulver. Nah verwandt ist auch der Wechselfarbige Speitäubling *Russula fragilis*.

Sehr ähnlich, zumal ebenfalls bei Kiefern wachsend, kann auch der Blut-Täubling, („Bloody Brittlegill“) *Russula sanguinaria* aussehen. Der hat aber einen rosafarbenen oder rot überhauchten Stiel und blass-ockerfarbenes Sporenpulver.

Die Gattung *Monotropa* wird neuerdings als Unterfamilie Monotropoideae zu den Heidekrautgewächsen (*Ericaceae*) gestellt. Sie enthält zwei extrem wirtsspezifische myko-heterotrophe Fichtenspargel, die an Pilzhyphen parasitieren. Die Spezialisierung ermöglicht es den Beiden, effektiver Kohlenhydrate zu ergattern (Bidartondo 2005, Leake 2004).

**Cedar Key Scrub State Reserve - Dennis Creek** „Creek“ ist eine Flachwasser-Zone, wo das Meer Flachland überflutet.

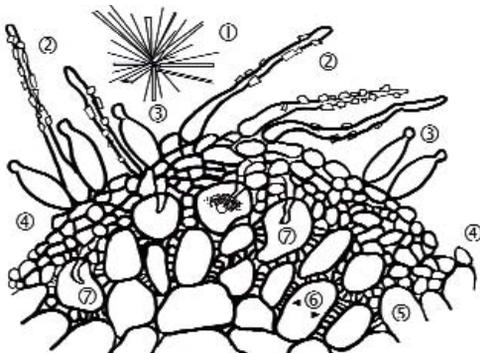
Der Nationalpark von 20 km<sup>2</sup> liegt an der Golfküste Floridas und ist ein Flickenteppich aus nassem Queller-Rasen (*Salicornia bigelovii* Torrey), der bei Tide-Hochwasser überflutet wird, mit Prielen, Seegras-Marschen, Seen, Erhebungen abgetragener Sanddünen, angespültem Sand, Mollusken und zerriebenem Kalk mit gut erhaltenen pliozänen Versteinerungen und

nur von einer einzigen und sogar nur von einem Phylotyp einer *Russula* kolonisiert.

**Ein geographisches Mosaik:** An der Pazifikküste im Nord-Westen der USA, in British Columbia, Oregon oder Kalifornien wählt *Monotropa uniflora* als Partner *Russula brevipes* Peck (Short-stemmed *Russula*), an der Ostküste der USA ist es ein Mosaik verschiedener, oft nicht näher beschriebener Täublinge. *Russula silvicola* ist im Südosten der USA verbreitet.

Sie ist nah verwandt mit dem in Mitteleuropa heimischen Speitäubling *Russula emetica*.

Anatomisch unterscheiden sich Kollektionen von *Russula silvicola* von der Ostküste der USA von *Russula emetica* durch nicht oder nur spärlich septierte Pileozystiden. Die Sporen sind hyalin, 6,7 - 10,5 x 5,7 - 8,6 µm, ellipsoid, mit amyloider Ornamentation von Warzen und Graten, die ein nahezu komplettes Retikulum (Fischernetz) formen.



Monotropoide Ektendo-Mykorrhiza von *Monotropa uniflora* L. mit *Russula silvicola* Shaffer. 1. Ca-Oxalat-Kristalle, 2. fädige, inkrustierte Zystiden, 3. Flacon-Zystiden, 4. Myzelschicht, 5. Epidermis, 6. Hartigsches Netz, 7. Hyphen-Pflocke - „pegs“ in der Epidermis  
Zeichnung nach FRANKE 1935

*Monotropa uniflora*,  
„Bleichgesicht im  
dunklen Keller-  
geschoss“ (amerika-  
nisch: understorey)

einem "Shell Mound".  
(Ähnlich wie die Inkas  
errichteten die frühen  
Indianer Floridas Tem-  
pelbauten auf künstlich  
aufgeschütteten Aus-  
tern-Hügeln, durchaus  
vergleichbar den Pyra-  
miden Ägyptens).

**„Long Leaf Pine“ und  
„Palmetto“**

Heutzutage kommen  
„scrubs“ (Gebüsch) als isolierte Relikte einer  
einst weiten Landschaft vor, wo Waldbrände  
herrschen. Der Erhalt der „scrubs“ erfordert  
kontrolliertes Feuer. Sumpfkiefer *Pinus palustris*  
Miller (Long Leaf Pine), und Sägepalme *Sere-  
noa repens* (W. Bertram) Smal (Saw Palmetto)  
sind extrem Feuer-resistent.

Die Schösslinge der Sumpfkiefer sehen wie  
dicke Grasbüschel aus. Die ersten Jahre bildet



- ▲ Kirschröter Spei-Täubling *Russula emetica* Foto: FELIX HAMPE
- ◀ Wechselfarbiger Speitäubling *Russula fragilis* Foto: FREDI KASPAREK
- ▼ Blut-Täubling *Russula sanguinaria* Foto: WILHEM SCHULZ

die Kiefer im trockenem, durchlässigen  
Sand ein dichtmaschiges Wurzelsystem  
aus. Während dieser Zeit sind die jungen  
Kiefern 5 Fuß hoch, also ca. 150 cm. Mit  
15 Jahren beginnt die Kiefer schnell in die  
Höhe zu wachsen, und nach 20 Jahren er-  
scheinen die ersten Kiefernzapfen.



Die Sägepalme ist ein Busch, der sich am Boden mit seinem niederliegenden Stamm ausbreitet. Die Palme wächst dann senkrecht bis 20 Fuß, also 6 Meter hoch. Einige „Palmetos“ erreichen ein Alter bis zu 700 Jahren. Saw Palmetto ist Lebensraum für viele Vögel, Insekten, Waschbären, den Florida-Panther und den „Black Bear“, den kleinsten amerikanischen Bär. Im Frühling erscheinen Blütenstände mit weißen Blüten. Im Herbst reifen die kugeligen Steinfrüchte. Man erntet sie für pharmazeutische Produkte gegen häufigen Harndrang.

### Hammocks

Der Begriff „Hammock“ - bekannt als Hängematte - wird im Südosten der USA gebraucht für ein ökologisches Eiland, das von Feuchtgebieten umgeben ist.

**Hydric Hammock:** Sandiges Flachland mit einem hohen Anteil an Austernschalen und anderen Mollusken-Schalen (shells); mesisch-hydrisch; gelegentlich Feuer. Die großwüchsige *Sabal palmetto* (Walter) Loddiges (Cabbage Palm, Swamp Palm, Palmetto, Kohl-Palme) und verschiedenes Hartholz, v.a. Eichen, bilden einen Baldachin („Canopy“).

**Mesic Hammock:** Immergrüner Laub- und Palmen-Wald, spärlich überflutet. Der Baldachin ist geschlossen; es dominieren *Quercus virginiana* Miller (Live Oak) mit *Sabal palmetto*, darunter die Immergrüne Magnolie *Magnolia grandiflora* L. und die Ferkelnuss oder Hickory *Carya glabra* Miller.

**Xeric Hammock:** Der Boden ist sandig mit einem hohen Anteil an zerbrochenen Austernschalen, gut drainiert und sehr trocken. Der immergrüne Baldachin ist geschlossen. Es dominieren: *Quercus laevis* Walter (Turkey oak) und die alles überragende Sumpfkiefer oder Longleaf Pine *Pinus palustris* Miller. Das Gebüsch ist typisch für „Sandhill- oder Scrub Communities“. „Understory“ ist der Begriff für Unterholz und Bodendecker.

Nachtrag:

**Die unheimliche, honigsüße *Armillaria mellea***  
Erlauben Sie mir, dass ich zum Schluss etwas abschweife: Der von jedem Förster gefürchtete Hallimasch geht, obwohl Perthophyt, zahlreiche Symbiosen sowohl mit Pflanzen als auch mit Pilzen ein. Hallimasch-Arten besiedeln und infizieren viele Hölzer. *Armillaria* kann aber auch japanische Orchideen wie *Galeola* und



Rhizomorphen des Hallimasch *Armillaria mellea* agg. Foto: DIETMAR WINTERSTEIN

*Gastrodia* besiedeln, ist aber in diesem Fall der Wirt und die Orchidee der Parasit.

Im Gegensatz zu den meisten anderen Pilzen bilden Hallimasche schnellwachsende braunschwarze Rhizomorphen. Mit Hilfe dieser Hyphenbündel befallen sie geschwächte und selbst gesunde Bäume in ihrer Reichweite.

Lebendes wie totes Holz wird durch Weißfäule aufgeschlossen. Hallimasche zählen zu den gefährlichsten Forstschädlingen. Zunächst entziehen die parasitisch ins Kambium vordringenden Pilze den Wirtsbäumen Nährstoffe, saugen sie wie eine Wanze aus, so dass sie schnell absterben. Danach können sich die Pilze noch viele Jahre lang saprotroph vom Totholz ernähren.

Die Rhizomorphen des Hallimaschs haben bemerkenswerte bandartige Strukturen und bilden einen Organismus mit einem apicalen Meristem, fast einer Wurzelspitze ähnelnd und ganz anders als eine individuelle Hyphe. Diese schnell wachsenden „Schuhriemen“ transportieren Nahrung über größere Entfernungen zu den Spitzen der Hyphenstränge. Dieses autarke Hyphensystem breitet sich vegetativ aus, kann aber auch sexuelle Myzel-Basidien bilden. Fruchtkörperbildung ist wohl Luxus.

*Galeola septentrionalis* G.G. Reichenbach, eine Blattgrünfreie asiatische Orchidee, gilt als Epiparasit an Hallimaschen, das heißt, sie lässt sich von ihnen Nährstoffe zuführen, die diese wiederum ihren Wirtspflanzen entzogen haben. Partnerwechsel: Der Sämling keimt mit Hilfe von *Rhizoctonia repens*. Dann bezirzt die Geisha *Galeola* z.B. *Armillaria mellea* s.l. „Anlocken, absahnen“: Der Pilz dringt in die Orchidee ein und wird von der „Spinne“ vertilgt. Einen Nutzen hat *Armillaria* davon wohl kaum.

**Umfangreiche Vollversion mit Literatur und allen Quellen online auf der Tintling-Homepage ①**