

Attraktivität für Bestäuber zugunsten der Kolibris verschoben. 2. Die Nektarmenge wird erhöht und bietet somit eine bessere Belohnung für die Vögel. 3. Der Griffel wird verlängert und bewirkt so eine bessere Effektivität der Bestäubung.

Großer Vorteil der Methode ist, daß die grundsätzliche Möglichkeit besteht, experimentell zu testen, inwieweit die mutmaßlichen Stadien der Mikroevolution von den fraglichen Bestäubern angenommen werden und entsprechend überlebensfähig sind.

Man darf wohl davon ausgehen, daß diese unauffällig erscheinenden, aber in ihrer Aussagekraft für die Evolutionsforschung bedeutungsvollen Untersuchungen weitere nach sich ziehen werden. Die Anwendung der neuen genetischen Kartierungsmethode macht dies möglich, und die partielle Testbarkeit vermuteter Abläufe ist ein gewaltiger Vorteil. Vogelbestäubung gibt es übrigens in der nordamerikanischen Flora bei 18 Familien und 39 Gattungen, und man nimmt jeweils an, daß dieser Bestäubungstyp von Bienen/Hummel-Bestäubung abzuleiten ist.

Für die Grundtypenbiologie sind die Untersuchungen an *Mimulus* und die hoffentlich bald folgenden Arbeiten mit ähnlicher Methodik ebenfalls von größter Bedeutung. Aus Sicht des Grundtypmodells sind die vorgelegten Ergebnisse und ihre Interpretationen durch BRADSHAW et al. geradezu zu erwarten. Denn im Rahmen dieses Modells wird davon ausgegangen, daß die ursprünglichen Populationen genetisch polyvalent waren, das heißt über ein Potential von Allelen mit deutlich unterschiedlichen Wirkungen verfügten. Diese könnten dann durch entsprechende Auswahl und Umkombination

innerhalb weniger Generationen völlig verschiedene Phänotypen liefern. Genauso kann man die *Mimulus*-Ergebnisse sehen, wobei als Quelle für die unterschiedlichen Phänotypen nicht an neu entstehende Mutationen, sondern an bereits vorhandene Allele zu denken wäre. Tatsächlich können ja im geschilderten Beispiel der beiden *Mimulus*-Arten alle Unterschiede im Blütenbau durch allele Zustände von Genen erklärt werden. Allerdings muß auch im Rahmen des Grundtypmodells die Frage vorerst offenbleiben, ob bei 8 verschiedenen Merkmalspaaren und eventuell teilweise niedrigen Allelfrequenzen eine schnelle Umkombination möglich ist. Andernfalls müßte man Zwischenformen postulieren, die überlebensfähig waren, obwohl sie nicht optimal an einen der beiden möglichen Bestäuber angepaßt waren. Auch aus dieser Sicht ist mit Spannung zu erwarten, welche Überlebensfähigkeit die von BRADSHAW und Mitarbeitern im Rahmen ihres Modells angenommenen Zwischenstufen haben werden.

Herfried Kutzelnigg

Literatur

- BRADSHAW Jr HD, WILBERT SM, OTTO KG & SCHEMSKE DW (1995) Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). *Nature* 376, 762-765.
- COYNE JA (1995) Speciation in monkeyflowers. *Nature* 376, 726-727.
- GAJEWSKI W (1957) A cytogenetic study in the genus *Geum* L. *Monogr. Bot.* 4, 1-416.

Komplexe Symbiose zwischen Pilz und Landpflanze im Unterdevon

Die meisten heutigen Bedecktsamer (Angiospermen), einige Nacktsamer (Gymnospermen) sowie einige Farne, Moose und Schachtelhalme leben in einer hochspezialisierten Symbiose mit Pilzen aus der Ordnung der Endogonales (Zygomyceten). Sie wird als „vesikulär-arbuskuläre Mycorrhiza“ (kurz: VAM) bezeichnet (Übersicht in WERNER 1987). Es handelt sich um eine intrazelluläre Symbiose (Abb. 1). Dabei dringen Hyphen (Zellfäden) des Pilzes (Mikrosymbiont) durch die Zellwand der Wurzelzellen der Wirtspflanze (Makrosymbiont) hindurch und bilden innerhalb der Wirtszelle Vesikel (geschwollene Pilzhypen) und Arbuskeln (bäumchenartige, feine Verzweigungen von Hyphen) aus. Dabei wird aber die Zellmembran der

Wirtszelle nicht zerstört. Durch solche Bildungen wird die Fläche der Wirtszellmembran um etwa das Dreifache erhöht.

Symbiosen sind durch Vorteile für beide Partner gekennzeichnet. Der auf eine organische Kohlenstoffquelle angewiesene („heterotrophe“) Mikrosymbiont nimmt bei der VAM-Symbiose photosynthetisch gebildete Kohlenhydrate aus der Pflanze auf. Für die Pflanze ist das in aller Regel unproblematisch, weil Lichtenergie und CO₂ im Überschuß vorhanden sind. Pflanzen sind eher durch die Aufnahme von Mineralstoffen (Phosphate, Stickstoff, Spurenelemente) im Wachstum limitiert. Durch die außerordentlich große Fläche der Zellmembran der Mikrosymbionten-Zellfäden, welche außerhalb

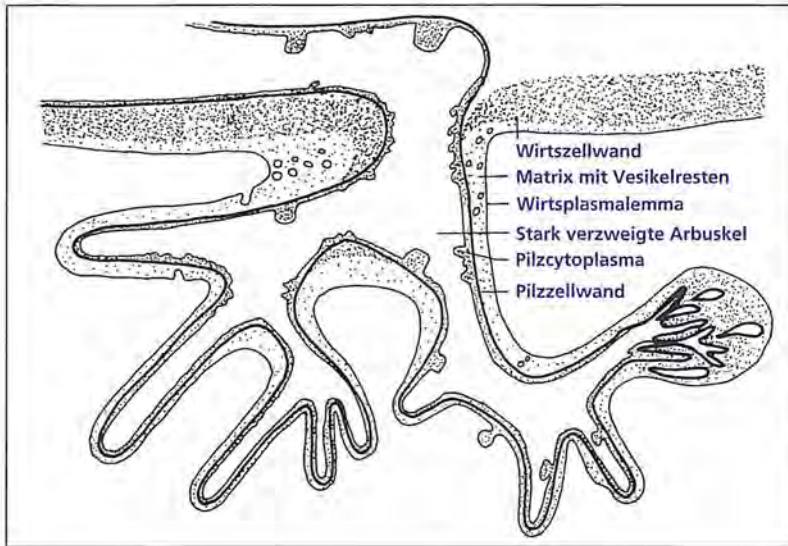


Abb. 1:

Rekonstruktion
einer Arbuskel
(Nach WERNER 1987)

der Wirtszelle wachsen, verfügt der Pilz über einen Überschuss an solchen Mineralstoffen und kann diese im Gegenzug an seinen Wirt abgeben. Die VAM-Symbiose ist also für die Pflanze und den Pilz von Vorteil: Tausch von „Überschussnahrung“ gegen „Mangelnahrung“. Außerdem wird berichtet, daß der Pilz gebundene Nährstoffe aus dem Boden verfügbar machen kann, Pflanzenhormone bildet und die verstärkte Besiedlung des Wurzelbereiches (Rhizosphäre) der Pflanze durch positiv wirkende Bakterien begünstigt.

Es ist einsichtig, daß eine solche Symbiose komplexe Anpassungen von Mikro- und Makrosymbiont erfordert: Die einwandernde Pilzhyphe darf die Wirtszelle nicht zerstören (begrenztes Wachstum), die Wirtszelle hingegen darf die eingewanderte Hyphe nicht sofort als „Feind“ bekämpfen, wie das bei parasitischen Pilzen geschieht. Die Differenzierung des Pilzes innerhalb der Wirtszelle in Vesikeln und Arbuskeln muß gesteuert und beschränkt werden. Der gegenseitige Nährstoffaustausch muß ebenfalls reguliert werden, wenn das System auf Dauer stabil bleiben soll. Die hierfür notwendigen genetischen Grundlagen der VAM-Symbiose sind allerdings weitgehend unbekannt.

Bis vor kurzem war die älteste VAM-Mycorrhiza an Cycadeen aus der Trias beschrieben (STUBBLEFIELD et al. 1987). Winfried REMY von der Forschungsstelle für Paläobotanik der Universität Münster hat mit seinen Mitarbeitern den Nachweis erbracht, daß diese Symbiose schon am Anfang des Fossilberichtes der Landpflanzen im Unterdevon auftaucht. In den bekannten Rhynie-Schichten des Unterdevons in Schottland wurden u.a. die frühen Landpflanzengattungen *Rhynia* und *Aglaophyton* gefunden. Die Autoren untersuchten *Aglaophyton major*-Exemplare (Abb. 2), deren zelluläre Strukturen

durch Permineralisation (Einlagerung von Silikaten) erhalten geblieben sind. *Aglaophyton major* wurde unter seinem früheren Namen *Rhynia major* als Prototyp einfachster Landgefäßpflanzen bekannt. Die blattlose und gabelig verzweigte, bis ca. 20 cm große Pflanze weist eine Reihe typischer Gefäßpflanzenmerkmale auf: Spaltöffnungen, Cuticula, Festigungs- und Leitgewebe, Sporangien (Sporenbehälter) mit widerstandsfähigen Sporen. Vermutlich besaß sie einen farnartigen Generationswechsel (REMY et al. 1993). Es fehlen ihr allerdings echte Tracheiden, was zur Umbenennung führte (EDWARDS 1986); das Leitgewebe ist moosartig ausgebildet.

An 0,05 - 0,15 mm dicken Dünnschliffen konnten REMY und Mitarbeiter die typischen Strukturen von Arbuskeln im Zytoplasma von Achsenzellen nachweisen. Diese Arbuskeln sind morphologisch identisch mit denen heutiger arbuskulärer Symbionten (Basalteile und buschartige Verzweigungen). Verdickungen der Wirtszellwände in den Fossilien sind identisch zu solchen Bildungen bei heutigen VAM-Symbiosen und belegen die Wirtszellantwort auf die Besiedlung. Sie zeigen, daß es sich nicht um tote *Aglaophyton*-Zellen handelt, welche saprophytisch besiedelt wurden. Aus unterdevonischen Schichten sind aber andere saprophytische und parasitische Pilze bekannt, was auf ein vollständiges ökologisches Gefüge im terrestrischen Lebensraum des Unterdevons hinweist.

Die Autoren schließen aus ihren Befunden, daß eine „moderne“ VAM-Symbiose bereits bei den ersten fossil bekannten und vergleichsweise gut charakterisierten Landpflanzen etabliert war. Man muß jedenfalls schließen, daß VAM-Symbiosen irgendwann davor (Ordovizium/Silur) entstanden sein müssen. Wie diese komplexen Symbiosen evolvieren konnten, bleibt jedoch nach Aussagen der Autoren noch spekulativ.

Siegfried Scherer & Reinhard Junker

Literatur

- EDWARDS DS (1986) *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. Bot. J. Linn. Soc. 93, 173-204.
- REMY W, GENSEL P & HASS H (1993) The gametophyte generation of some early Devonian land plants. Int. J. Plant Sci. 154, 35-58.
- REMY W, TAYLOR TN, HASS H & KERF H (1994) Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91, 11841-11843.
- STUBBLEFIELD SP, TAYLOR TN & TRAPPE JN (1987) Vesicular-arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica. Am. J. Bot. 74, 1904-1911.
- WERNER D (1987) Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen. Thieme, Stuttgart.

Abb. 2: Die unterdevonische frühe Landpflanze *Aglaophyton major*, in deren Cytoplasma Arbuskeln nachgewiesen wurden. Länge des Strichs: 1 cm (Nach EDWARDS 1986).

