**Zeitschrift:** FernFolio
**Herausgeber:** Farnfreunde der Schweiz
**Band:** 5 (2024)

**Artikel:** Farne und ihre unterirdischen Pilzpartner
**Autor:** Kessler, Michael
**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-1066285

**Nutzungsbedingungen**
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

**Conditions d'utilisation**
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

**Terms of use**
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 02.10.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch**

*Text: Michael Kessler*
*Abbildungen: Ramona Güdel (rg), Michael Kessler (mk), Laura Salazar (ls) und Stella M. Solis (ss)*

*Forschung*

# Farne und ihre unterirdischen Pilzpartner

Im letzten FernFolio berichtete uns Jakob Schneller von seinen Beobachtungen zu Pilzen, die er auf Farnen gefunden hat. In diesem Artikel möchte ich das Thema erweitern, indem ich die Symbiose zwischen Farnen und unterirdischen Pilzpartnern, den Mykorrhiza-Pilzen, beleuchte.

Alle Pflanzen benötigen Nährstoffe, die sie meist über ihre Wurzeln aus dem Boden aufnehmen. Wurzeln sind jedoch relativ dicke, vielzellige Gebilde, die viele Bodenbereiche nicht erreichen können. Daher ist die Aufnahme von im Bodenwasser gelösten Nährstoffen beschränkt. Insbesondere Phosphor ist aber oft in gebundener Form vorhanden und somit schwer zugänglich. Aus diesem Grund gehen viele Pflanzen Symbiosen mit Pilzen ein.

**Abb. 1:** *Querschnitt durch eine Wurzel der argentinischen Natternzungen-Art* Ophioglossum reticulatum. *Durch eine pilzspezifische Färbung lassen sich die violetten Knäuel der Pilzhyphen in den Zellen gut erkennen. Man sieht auch Stärkekugeln (helle Kügelchen) und das zentrale Leitbündel mit den dicken, rosa gefärbten Wasserleitgefässen (Xylem). Die äussere Schutzschicht der Wurzel (Kutikula) ist braun gefärbt. Dieses Bild sowie Abbildungen 3 und 8 stammen aus einer noch nicht veröffentlichten Studie zu Natternzungen in Argentinien, die wir in Zusammenarbeit mit Esteban Meza und Stella Solis durchführen. (ss)*

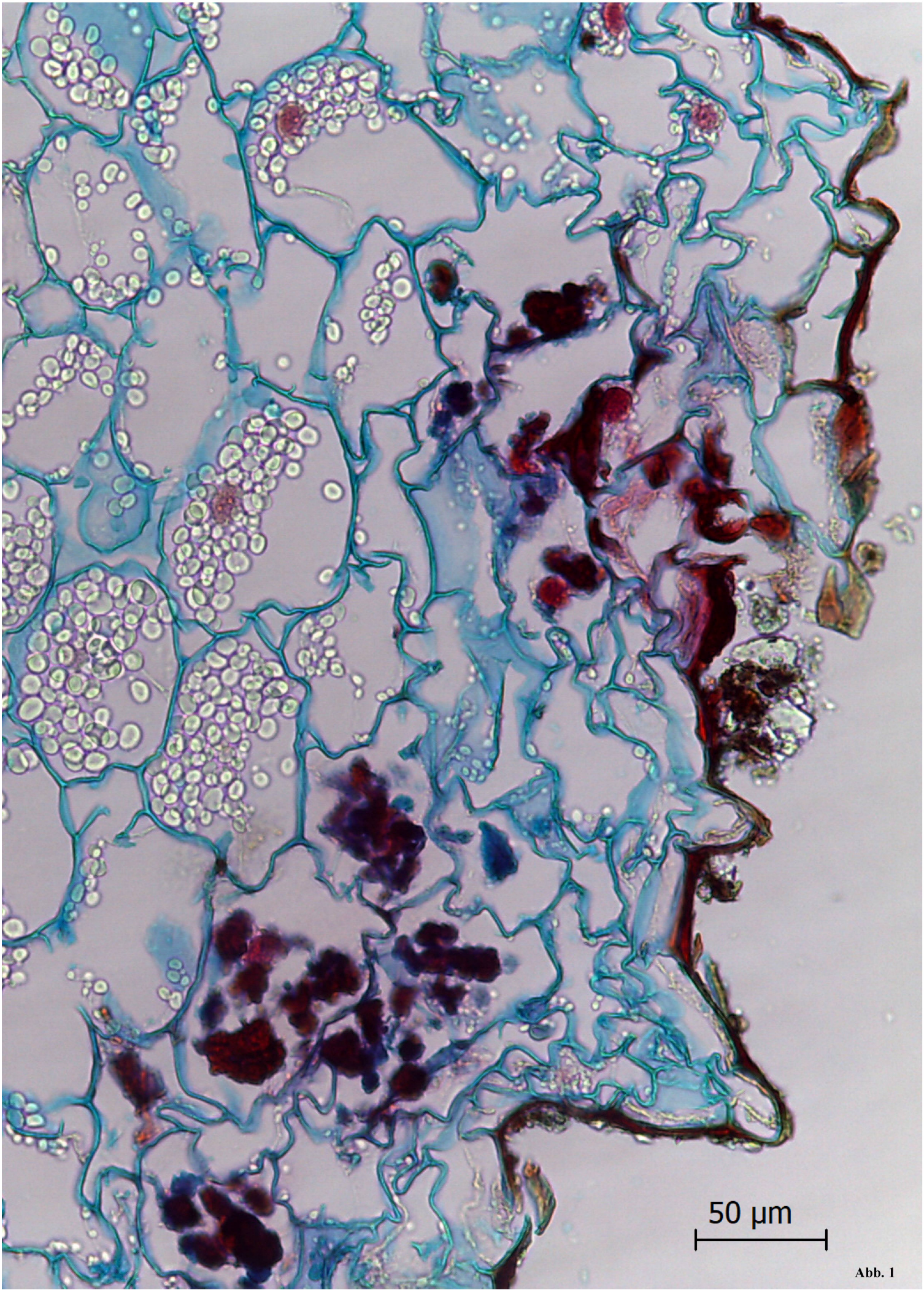



Abb. 1

Die fadenförmigen Zellreihen der Pilze, die Hyphen, sind mehrere hundertmal dünner als Wurzeln und können daher Nährstoffe viel besser erreichen und aufnehmen. Diese Nährstoffe, vor allem Phosphor und Stickstoff, geben die Pilze dann an die Pflanzen ab und erhalten im Gegenzug Zucker und Stärke, die die Pflanzen über die Photosynthese produziert haben. Zudem können Mykorrhiza-Pilze die Pflanzen mit Wasser versorgen und sie gegen schädliche Pilze schützen. Zahlreiche Studien, die vor allem bei Nutzpflanzen durchgeführt wurden, haben gezeigt, dass Pflanzen mit Mykorrhizen besser wachsen als solche ohne. Es ist daher nicht verwunderlich, dass alle Nadelgehölze und rund 87% aller Blütenpflanzen Mykorrhizen aufweisen (Wang & Qiu 2006).

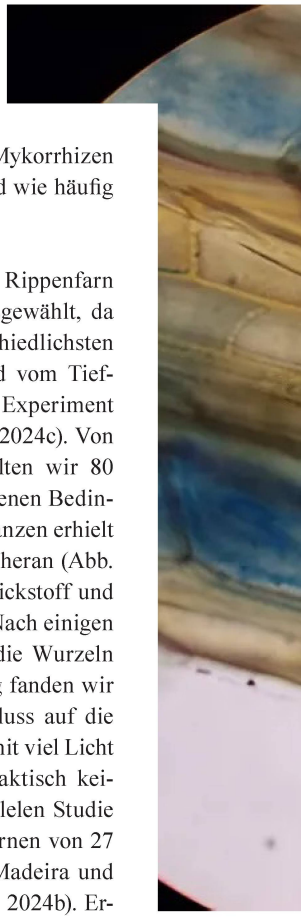
Wie sieht es aber bei Farnen aus? Diese sind in der botanischen Forschung oft vernachlässigt worden. Bis vor kurzem gab es nur wenige Studien, die vor allem mikroskopisch untersuchten, ob sich in den Farnwurzeln Mykorrhizen nachweisen lassen. Hierfür werden die Wurzeln zuerst gebleicht und dann die Pilze eingefärbt, sodass man sie unter dem Mikroskop erkennen kann (Abb. 2). Beim häufigsten Mykorrhiza-Typ, der sogenannten vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza (VAM), bilden die Pilze in den Pflanzenzellen knäuelige Gebilde, in welchen der Stoffaustausch stattfindet (Abb. 1 und 3). Solche Analysen zeigten bereits vor rund 15 Jahren, dass Farne seltener mykorrhiziert sind als Blütenpflanzen: nur etwa 66% aller untersuchten Farnarten wiesen Mykorrhizen auf (Lehnert *et al.* 2017). Aber warum ist das so? Farne benötigen doch auch Nährstoffe.

Ich habe mich seitdem intensiv mit dieser Frage beschäftigt. Diese Forschung begann in Zusammenarbeit mit Laura Salazar, die von 2009 bis 2011 für ihre Doktorarbeit in ihrem Heimatland Ecuador alle bodenbewohnenden Farne in 22 Untersuchungsflächen vom Amazonasregenwald auf 500 m ü. M. bis zur oberen Waldgrenze auf 4'000 m ü. M. erfasst hat. Alle 6'175 Farnindividuen von 86 Arten wurden markiert und das Wachstum von 13'945 Blättern über zwei Jahre gemessen (Abb. 4). Diese hervorragenden Bedingungen inspirierten mich dazu, Ramona Güdel, eine Masterstudentin an der Universität Zürich, nach Ecuador zu schicken, um Wurzeln der verschiedenen Farnarten zu sammeln und mikroskopisch zu untersuchen. Bei ihren Untersuchungen kam etwas Unerwartetes heraus: Farne ohne Mykorrhiza-Pilze waren zwar insgesamt seltener als solche mit Mykorrhizen, aber sie wiesen höhere Phosphorkonzentrationen in ihren Blättern auf (Kessler *et al.* 2014). Wie konnte das sein, da Mykorrhizen doch dazu da sind, um Nährstoffe aufzunehmen?

Diese Frage trieb mich umher, bis ich 2019 ein Forschungsprojekt bewilligt erhielt, in dem Thais Guillen-Otero als Doktorandin eine Reihe von Untersuchungen durchgeführt hat, die uns ganz neue Einblicke in die Welt der Farne und ihrer Pilzpartner geben. Zunächst hat Thais eine Methode weiterentwickelt, mit der man alle Pilze in Farnwurzeln genetisch erfassen kann (Guillen-Otero *et al.* 2023). Dies ermöglicht uns im Gegensatz zu den bisherigen visuellen Untersuchungen nicht nur zu wissen, ob es in den Wurzeln Mykorrhizen gibt, sondern auch welche Arten vorkommen und wie häufig diese sind.

Als Hauptuntersuchungsobjekt haben wir den Rippenfarn (*Struthiopteris spicant* = *Blechnum spicant*) ausgewählt, da dies eine weit verbreitete Art ist, die in unterschiedlichsten Habitaten, von Mooren bis auf Sandböden, und vom Tiefland bis an die Waldgrenze vorkommt. Das erste Experiment fand im Gewächshaus statt (Guillen-Otero *et al.* 2024c). Von Maria und Michael Scheider (Farnwerk) erhielten wir 80 gleich alte Jungpflanzen, die wir unter verschiedenen Bedingungen heranwachsen liessen: Die Hälfte der Pflanzen erhielt viel Licht, die andere Hälfte wuchs im Schatten heran (Abb. 5). Von diesen bekam jeweils eine Hälfte viel Stickstoff und Phosphor als Düngung, die andere Hälfte nicht. Nach einigen Monaten konnten wir die Pflanzen ernten und die Wurzeln genetisch untersuchen. Zu unserer Überraschung fanden wir heraus, dass Licht den ausschlaggebenden Einfluss auf die Mykorrhizierung der Farne hatte: Alle Pflanzen mit viel Licht hatten viele Mykorrhizen, jene im Schatten praktisch keine, unabhängig von der Düngung. In einer parallelen Studie untersuchten wir die Wurzeln von 105 Rippenfarnen von 27 Lokalitäten in ganz Europa (von Georgien bis Madeira und Norwegen) und Kalifornien (Guillen-Otero *et al.* 2024b). Erneut fanden wir, dass Licht den stärksten Einfluss auf die Intensität der Mykorrhizierung hatte.

Es scheint also so zu sein, dass Farne nur dann die Symbiose eingehen, wenn sie genug Licht haben, um viel Photosynthese zu machen. Von Bäumen weiss man, dass sie bis zu 20% ihrer Photosyntheseleistung an ihre Mykorrhiza-Pilze abtreten. Wenn also das Wachstum der Farne durch die Verfügbarkeit von Zucker und Stärke, die durch Photosynthese gebildet werden, beschränkt ist, dann lohnt es sich für den Farn nicht, diese an den Pilz abzugeben, um Nährstoffe zu erhalten, die er ohnehin nicht für verstärktes Wachstum verwenden kann. Dies erklärt auch, warum wir damals in Ecuador bei den nicht-mykorrhizierten Farnen mehr Nährstoffe



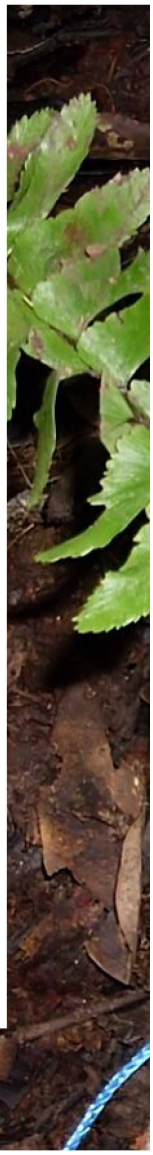


**Abb. 2:** *Unter dem Mikroskop lassen sich die blau eingefärbten Pilzhyphen in den Wurzelzellen der Farne gut erkennen. Bei dieser Art Untersuchung kann man feststellen, ob es Mykorrhizen gibt, eine genaue Bestimmung der Pilzart ist jedoch nicht möglich. Dies ist im Gegensatz zu Abb. 1 eine Längsansicht der Wurzel. (rg)*

**Abb. 3:** *Detail der Wurzel der argentinischen Natternzungen-Art* Ophioglossum crotalophoroides. *Man sieht gut die dichten, blau eingefärbten Knäuel von Pilzhyphen, über die der Nährstoffaustausch stattfindet. (ss)*

**Abb. 4:** *Einer von über 6'000 markierten Farnen, an denen wir in Ecuador den Zusammenhang von Wachstum und Mykorrhizierung untersucht haben. (ls)*

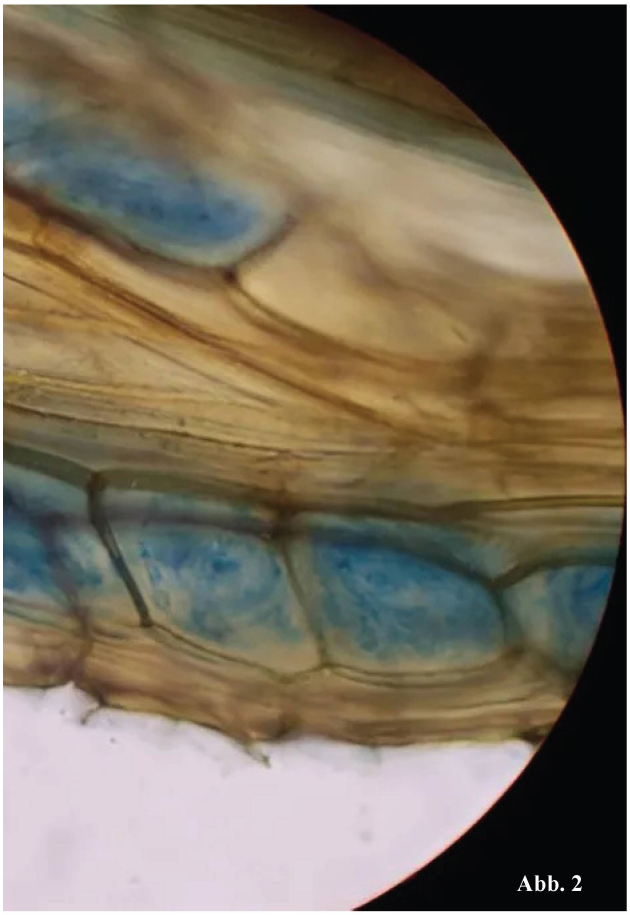


Abb. 2

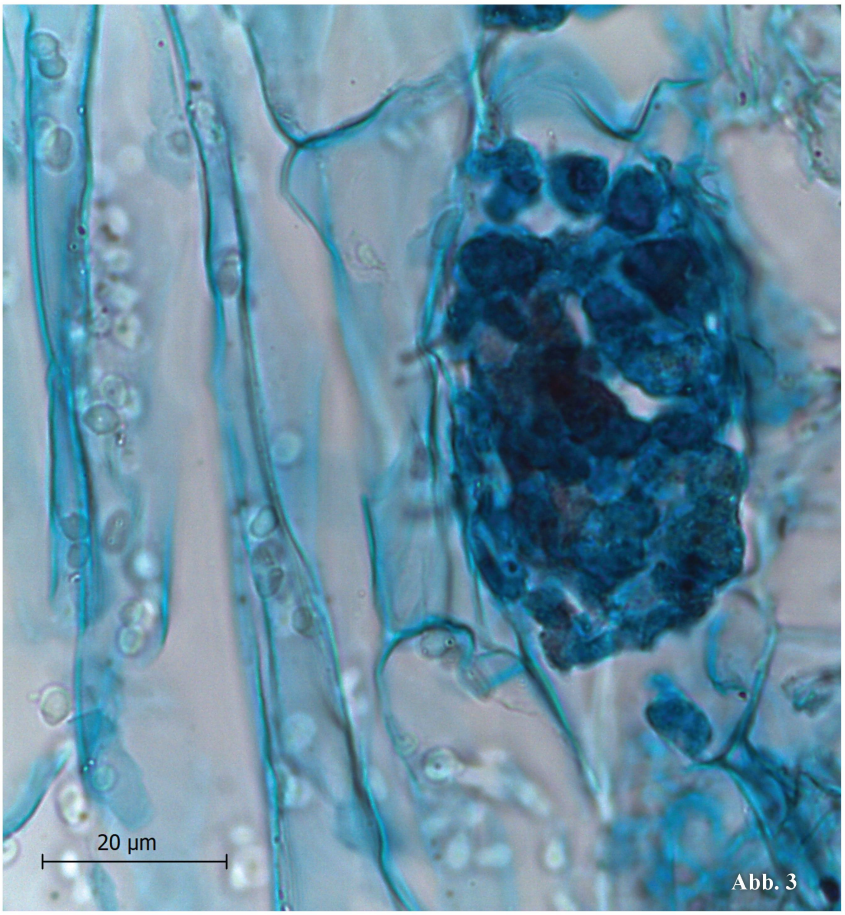



Abb. 3

Abb. 4

**Abb. 5:** *Eine der Anzuchtkammern bei unserem Experiment mit dem Rippenfarn (*Struthiopteris spicant = Blechnum spicant*). Das grüne Schattiernetz erlaubt es über verschiedene Schichtdicken die Lichtmenge zu kontrollieren. Auf den Schildchen jeder Pflanze steht, ob sie viel (H = high) oder wenig (L = low) Phosphor (P) oder Stickstoff (N) bekommt. Wir haben also jede Pflanze vorsichtig und individuell gegossen. (mk)*

**Abb. 6:** *In diesem Nebelwald in Ecuador finden die Dünge-Experimente statt. Die schlanken Baumfarne sind* Cyathea peladensis*, eine unserer vier untersuchten Arten. (mk)*

**Abb. 7:** *Thais Guillen-Otero beim Beproben der Farnwurzeln. In dem Gewirr von Pflanzen ist es bei Regen und im steilen Gelände oft nicht einfach, die richtigen Wurzeln zu erwischen. (mk)*

gefunden haben: dies sind Arten, deren Wachstum durch andere Faktoren als Nährstoffverfügbarkeit beschränkt ist, und in denen sich deshalb Nährstoffe, die gelöst mit dem Wasser aufgenommen werden, anreichern.

Aber warum sollte das Wachstum bei Farnen stärker als bei Blütenpflanzen durch Photosynthese als durch Nährstoffe begrenzt sein? Nun, zum einen scheinen Farne insgesamt eine schwächere Photosyntheseleistung zu haben. Zum anderen verbrauchen Farne viel mehr Wasser, da sie ihre Spaltöffnungen schlechter regulieren können. Somit nehmen Farne über das Wasser, das sie verdunsten, mehr gelöste Nährstoffe auf. Aber nicht nur deshalb haben Farne weniger Mykorrhizen. Farne weisen mit 25% mehr epiphytische Arten auf als Blütenpflanzen (9%). Auf Bäumen gibt es jedoch keine Mykorrhiza-Pilze, da diese nur in Böden leben. Letztlich fehlen Mykorrhizen auch bei Farnen, die im Wasser oder in sumpfigen Böden leben, da Mykorrhiza-Pilze zum Überleben Luft

brauchen. Als Ausgleich haben viele Sumpffarne grüne Sporen mit Chlorophyll, die ohne Pilzpartner keimen und wachsen können (Mellado-Mansilla *et al.* 2022).

Die geringe Beeinflussung der Mykorrhizen von Farnen durch Nährstoffe wurde auch in einem Feldexperiment in Ecuador deutlich. Dort werden seit 2008 von Jürgen Homeier von der Universität Göttingen in einem artenreichen Nebelwald Versuchsflächen gedüngt, um zu erforschen, welche Auswirkungen dies auf die Vegetation hat. Bei Bäumen stellten er und seine Kollegen deutliche Veränderungen in den Mykorrhiza-Gemeinschaften fest. Um ähnliche Effekte bei Farnen zu untersuchen, reisten wir Anfang 2023 nach Ecuador und entnahmen Wurzelproben von vier Farnarten aus gedüngten und ungedüngten Bereichen (Guillen-Otero *et al.* 2024a) (Abb. 6 und 7). Überraschenderweise zeigte sich, dass die Düngung keinen Einfluss auf die Mykorrhizen der Farne hatte. Stattdessen entdeckten wir eine erstaunliche Vielfalt an Pilzarten in den Wurzeln der untersuchten Farne: Insgesamt konnten wir genetisch 1'389 verschiedene Pilzarten identifizieren, darunter 75 typische Mykorrhiza-Pilze aus der Gruppe der Glomeromycota. Interessanterweise hat jedes Farnindividuum eine einzigartige Pilzflora; 1'223 der Pilzarten traten nur in einem einzigen Individuum auf, und selbst die häufigste Pilzart fanden wir lediglich in 35 Farnen. Es scheint also kaum eine Spezialisierung der Farne auf bestimmte Pilze zu geben. Die Farne nehmen vielmehr die Pilze auf, die in ihrer unmittelbaren Umgebung vorhanden sind. Bei der Untersuchung des Rippenfarns stellten wir fest, dass in den 105 analysierten Exemplaren aus Europa 902 Pilzarten vorhanden waren, von denen 464 zu den Glomeromykoten gehörten. Was aber ist mit den zahlreichen nicht-Mykorrhiza-Pilzen? Hierbei handelt es sich vor allem um Asco- und Basidiomyceten, die zu den häufigsten Pilzgruppen gehören. Ihre Funktionen in den Farnwurzeln sind noch unklar; viele sind jedoch zersetzende Pilze, die darauf warten, dass die Wurzeln absterben. Andere könnten Pathogene oder Parasiten sein, während wieder andere einfach an der Aussenseite der Wurzeln haften bleiben.

Unsere Untersuchungen konnten natürlich nicht alle Aspekte der Farn-Mykorrhiza-Pilz-Interaktionen abdecken; insbesondere haben wir keine Farngametophyten untersucht. Es ist allerdings bekannt, dass diese oft von Pilzen besiedelt sind, die essenziell für ihr frühes Wachstum sind. Dies trifft besonders auf unterirdische Gametophyten zu, wie sie bei Bärlappen, Schachtelhalmen und Mondrauten vorkommen. Diese erhalten alle Nährstoffe und Zucker von den Pilzen. Erst wenn sich die Sporophyten entwickeln, können diese die Pilze ernähren. Dabei werden die Mykorrhizen aber nicht direkt von den Gametophyten auf den Sporophyten übergeben, sondern es muss zu einer Neubesiedlung kommen.

Obwohl unsere Forschungsergebnisse zeigen, dass Farne generell weniger von Mykorrhizen abhängig sind als Blütenpflanzen, gibt es Ausnahmen. Der weltweit in den Tropen und Subtropen verbreitete Gabelfarn (*Psilotum nudum*), der keine Wurzeln besitzt, hängt vollständig von Pilzen ab, um Wasser und Nährstoffe aufzunehmen. Es scheint, dass evolutionär alte Farnfamilien, die vor mehr als 300 Millionen Jahren entstanden sind, stärker auf Mykorrhizen angewiesen sind, weil es damals noch keine gut entwickelten humosen Böden gab (Lehnert *et al.* 2017). Nachdem die Blütenpflanzen vor etwa 50 bis 100 Millionen Jahren die ökologische Dominanz erlangten und sich die Nährstoffkreisläufe sowie die Verfügbarkeit von Nährstoffen verbesserten, waren die später entstandenen Farnfamilien, wie die Wurmfarn- (Dryopteridaceae) und Streifenfarngewächses (Aspleniaceae), mit einem relativen Nährstoffüberfluss konfrontiert, in dem Mykorrhizen weniger bedeutend waren. Deshalb können sich viele moderne Farne sozusagen «aussuchen», wann sie die Symbiose eingehen und wann nicht (Abb. 8).

Abb. 7

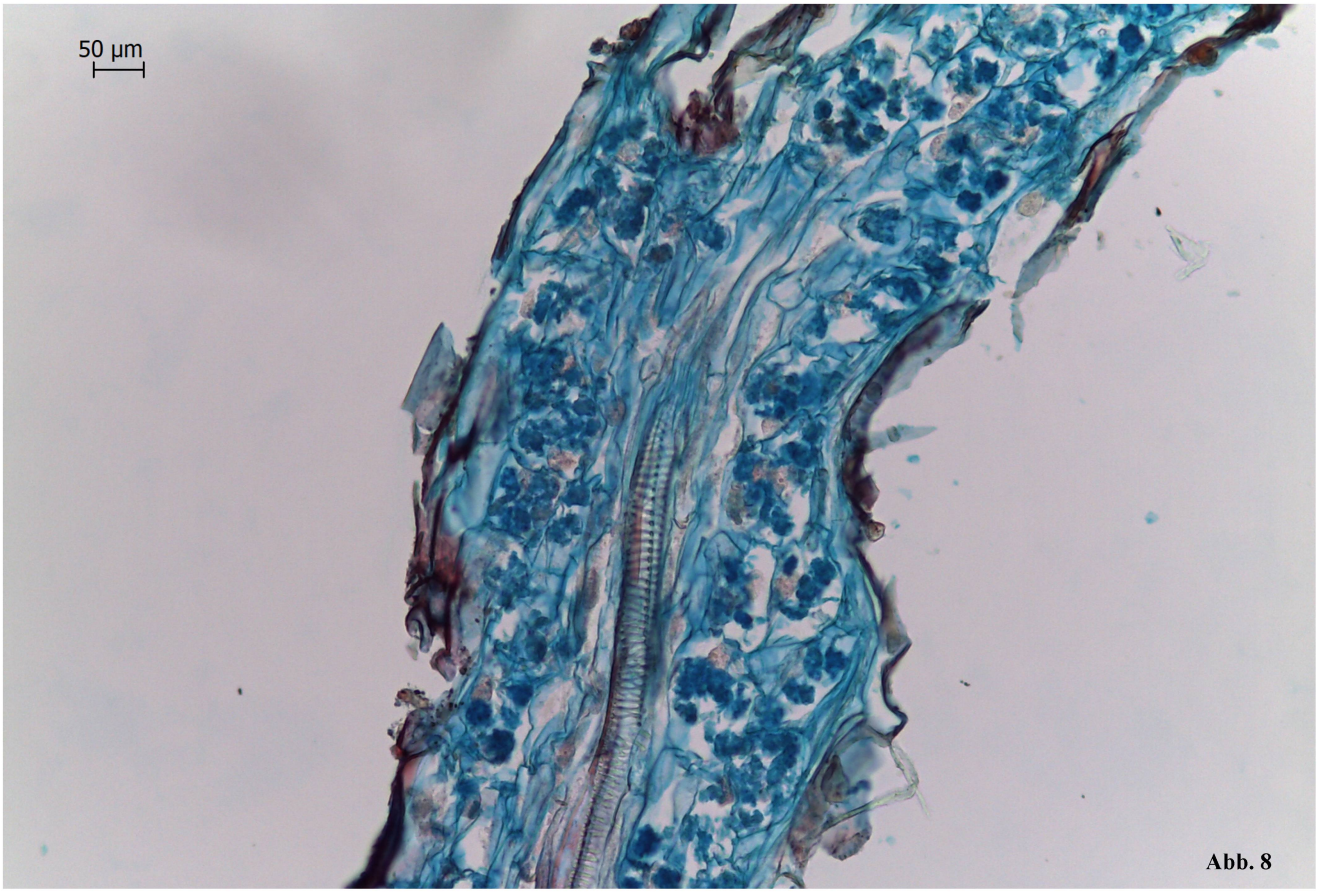



**Abb. 8:** *Dieser Längsschnitt durch die Wurzel der argentinischen Natternzungen-Art* Ophioglossum crotalophoroides *zeigt, wie dicht eine Wurzel mit Mykorrhiza-Pilzen (blaue Knäuel) gefüllt sein kann. Das schlauchartige Gebilde in der Mitte der Wurzel ist ein Wasserleitgefäss, das zur Verstärkung ringartig verdickte Zellwände hat. (ss)*

Guillen-Otero, T., Lee, S.-J., Chen, C.-W., Szövényi, P. & Kessler, M. (2023) A metabarcoding protocol targeting two DNA regions to analyze root-associated fungal communities in ferns and lycophytes. *Applications in Plant Sciences* e11523: 1–15.

Guillen-Otero, T., Homeier, J. & Kessler, M. (2024a) Fern mycorrhizae do not respond to fertilization in a tropical montane forest. *Plant-Environment Interactions* 5: e10139.

Guillen-Otero, T., Kessler, M., Hertel, D., Quintanilla, L., Lehnert, M., Schmid, M., Kharazishvili, D. & Fawcett, S. (2024b) Comparative analysis of mycorrhizal communities associated with *Struthiopteris spicant* (L.) Weiss across Europe and North America. *Frontiers in Plant Science* 15: 1402946.

Guillen-Otero, T., Lee, S.-J., Hertel, D. & Kessler, M. (2024c) Facultative mycorrhization in a fern (*Struthiopteris spicant* L. Weiss) is bound to light intensity. *BMC Plant Biology* 24: 103 (1–13).

Kessler, M., Güdel, R., Salazar, L., Homeier, J. & Kluge, J. (2014) Impact of mycorrhization on the abundance, growth and leaf nutrient status of ferns along a tropical elevational gradient. *Oecologia* 175: 887–900.

Lehnert, M., Krug, M. & Kessler, M. (2017) A review of symbiotic fungal endophytes in lycophytes and ferns – a global phylogenetic and ecological perspective. *Symbiosis* 71: 77–89.

Mellado-Mansilla, D., Testo, W., Sundue, M.A., Zotz, G., Kreft, H., Coiro, M. & Kessler, M. (2022) The relationship between chlorophyllous spores and mycorrhizal associations in ferns: Evidence from an evolutionary approach. *American Journal of Botany* 109: 2068–2081.

Wang, B. & Qiu, Y. L. (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299–363.

## EN Ferns and their subterranean fungal partners

Many plant species live in symbiosis with subterranean mycorrhizal fungi, where the fungus provides the plant with nutrients, and the plant in turn feeds the fungus with carbohydrates. This crucial relationship is well studied in flowering plants, but remains poorly explored in ferns. I here summarize the results of several studies on mycorrhizae in ferns that I have conducted over the last two decades. My interest started when I realized that ferns have a lower incidence of mycorrhization (66% of all studied species) compared to flowering plants (87%) and conifers (100%). Why would ferns have less mycorrhization, since they also need nutrients? In a series of studies, we found that in Ecuador, ferns without mycorrhizae are less common than mycorrhizal species, but have higher nutrient concentrations in their leaves. Also, by genetically analyzing the fungi in the roots of several fern species, we found that unlike trees, they do not respond to fertilization. In contrast, studies of the Hard Fern

(*Struthiopteris spicant* = *Blechnum spicant*) in the greenhouse and in the field showed that whether it has mycorrhizae or not depends on light availability: when the plants have plenty of light and can make a lot of photosynthesis, they have surplus carbohydrates to feed the fungi; when they are in the dark, their growth is limited by carbohydrates and they cannot profit from any extra nutrients. All this shows that for many ferns, the symbiosis is only beneficial when they can make a lot of photosynthesis and that the ferns can choose when to engage in the relationship. Our studies further found that we can identify thousands of fungal species in fern roots and that the ferns show very little specificity as to the fungi involved in the symbiosis. It appears that ferns have less mycorrhization than flowering plants because they evolved under a nutrient-poor environment early the Earth history, have lower photosynthetic ability, and have higher transpiration rates, taking up more nutrients through the roots. This hypothesis is untested, however, and many other fascinating aspects of the ecology of ferns and their mycorrhizal partners also remain to be explored, for instance the relevance of mycorrhizae to fern gametophytes.

## IT Le felci e i loro compagni fungini sotterranei

Svariate specie vegetali vivono in simbiosi con funghi micorrizici sotterranei, che forniscono sostanze nutritive alle piante in cambio di carboidrati. Questa relazione fondamentale è stata ampiamente studiata nelle piante da fiore, mentre nelle felci rimane ancora largamente inesplorata. Negli ultimi due decenni ho condotto diversi studi su questo soggetto e di seguito ne voglio riassumere i risultati. Ho iniziato ad interessarmi a questo tema rendendomi conto che le felci hanno una minore incidenza di micorrizazione (66% di tutte le specie studiate) rispetto alle piante da fiore (87%) e alle conifere (100%). Perché questa differenza se anche loro necessitano di sostanze nutritive? Attraverso una serie di studi abbiamo scoperto che, in Ecuador, le felci prive di micorrize sono meno comuni delle specie micorizzate, ma le loro foglie presentano concentrazioni di nutrienti più elevate. Inoltre, dall'analisi genetica dei funghi presenti nelle radici di diverse specie di felci, abbiamo scoperto che, a differenza degli alberi, non rispondono alla fertilizzazione. Per contro, da studi svolti sia in serra sia in campo su *Struthiopteris spicant* (=*Blechnum spicant*), abbiamo dimostrato che la presenza di micorrize dipende dalla disponibilità di luce: maggiore è la luce disponibile maggiore è l'attività fotosintetica, che permette un surplus di carboidrati utilizzabile per nutrire i funghi; ciò non si verifica quando la luminosità è bassa e la crescita limitata. Quanto detto dimostra che, per molte felci, la simbiosi è vantaggiosa solo quando l'attività fotosintetica non è limitata e che le felci possono scegliere quando impegnarsi in questa relazione. I nostri studi hanno inoltre evidenziato che le radici delle felci ospitano migliaia di specie fungine, ma vi è scarsissima specificità in merito alle specie coinvolte nelle relazioni simbiotiche. È probabile che le felci abbiano una micorrizazione minore rispetto alle piante da fiore in quanto si sono evolute in un ambiente povero di nutrienti all'inizio della storia della Terra, presentano una minore capacità fotosintetica e un tasso di traspirazione più elevato, con un maggior assorbimento di sostanze nutritive attraverso le radici. Tale ipotesi, tuttavia, non è ancora stata verificata e restano da esplorare molti altri aspetti affascinanti dell'ecologia delle felci e dei loro partner micorrizici, ad esempio l'importanza delle micorrize per i gametofiti delle felci.

## FR Les fougères et leurs compagnons fongiques souterrains

De nombreuses espèces de plantes vivent en symbiose avec des champignons mycorhiziens souterrains, qui leur fournissent des nutriments en échange d'hydrates de carbone. Cette relation fondamentale a été largement étudiée chez les plantes à fleurs, alors qu'elle reste peu explorée chez les fougères. Au cours des deux dernières décennies, j'ai mené plusieurs études sur ce sujet et j'aimerais en résumer les résultats ci-dessous. J'ai commencé à m'intéresser à ce thème lorsque j'ai réalisé que les fougères ont une incidence de mycorhization plus faible (66 % de toutes les espèces étudiées) que les plantes à fleurs (87 %) et les conifères (100 %). Pourquoi cette différence si elles ont également besoin de nutriments ? Grâce à une série d'études, nous avons découvert qu'en Écuador, les fougères sans mycorhizes sont moins fréquentes que les espèces mycorhizées, mais que leurs feuilles ont des concentrations en nutriments plus élevées. En outre, l'analyse génétique des champignons présents dans les racines de plusieurs espèces de fougères nous a permis de constater que, contrairement aux arbres, elles ne réagissent pas à la fertilisation. D'autre part, des études menées en serre et en plein champ sur *Struthiopteris spicant* (=*Blechnum spicant*) ont montré que la présence de mycorhizes dépend de la disponibilité en lumière : plus la lumière est disponible, plus l'activité photosynthétique est importante, ce qui permet un surplus d'hydrates de carbone pouvant être utilisés pour nourrir les champignons ; ce n'est pas le cas lorsque la lumière est faible et que la croissance est limitée. Cela montre que, pour de nombreuses fougères, la symbiose n'est bénéfique que lorsque l'activité photosynthétique n'est pas limitée et que les fougères peuvent choisir le moment où elles s'engagent dans cette relation. Nos études ont également montré que les racines des fougères hébergent des milliers d'espèces fongiques, mais il y a très peu de spécificité concernant les espèces impliquées dans les relations symbiotiques. Il est probable que les fougères soient moins mycorhizées que les plantes à fleurs parce qu'elles ont évolué dans un environnement pauvre en nutriments au début de l'histoire de la Terre, qu'elles ont une capacité de photosynthèse plus faible et un taux de transpiration plus élevé, avec une plus grande absorption de nutriments par les racines. Cette hypothèse n'a toutefois pas encore été vérifiée et de nombreux autres aspects fascinants de l'écologie des fougères et de leurs partenaires mycorhiziens restent à explorer, par exemple l'importance des mycorhizes pour les gamétophytes des fougères.