



universität
wien

DIPLOMARBEIT

EKTOMYKORRHIZA

ETHYLENPRODUKTION AUSGEWÄHLTER HEIMISCHER PILZE

VON FICHTE, LÄRCHE UND ZIRBE

MIT EXKURS ZUR BIOLOGIE UND PHYTOHORMONPRODUKTION

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Verfasserin: Claudia Rausch

Matrikel-Nummer: 9000543

Studienrichtung: Ökologie

Betreuerin: Dr. Phil. Sophie Zechmeister-Boltenstern

Wien, Oktober 2008

DANKSAGUNG

Diese Arbeit hat eine lange Zeit mein Leben begleitet und so sind es sehr viele Menschen, die mich unterstützt haben.

Dem verstorbenen Dr. Gerwin Keller, Leiter der Abteilung Bodenbiologie in Imst der damaligen Forstlichen Bundesversuchsanstalt, bin ich zu besonderem Dank verpflichtet. Ihm verdanke ich die Pilzisolat für die Versuchsanordnung und viele wertvolle schriftliche und telefonische Tipps. Gern hätte ich meinen Dank persönlich ausgesprochen. Aber diese Möglichkeit habe ich verpasst. Manches geht unwiderrufliche verloren und das schmerzt.

Dem Leiter des Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft Dipl.-Ing. Dr. Harald Mauser und dem Leiter des Institutes für Waldökologie und Boden Dr. Ernst Leitgeb möchte ich für die Möglichkeit danken, die Diplomarbeit an dem BWF zu machen.

Dr. Sophie Zechmeister-Boltenstern, meine Diplomarbeitbetreuerin, kann ich an dieser Stelle nicht genug danken für ihre Offenheit und Unterstützung über einen so langen Zeitraum.

Dr. Peter Schweiger hat mir fachlichen Rat gegeben und hat damit eine bessere Diplomarbeit möglich gemacht.

Nun zu meinen Freunden: Ohne euch hätte ich es nicht geschafft. Fühlt euch alle angesprochen! Besonders erwähnen möchte ich Robert Gruber, Claudia Holarek Martina Lanz, Otmar Rausch, Birgit Ruckenbauer und Rainer Tschernitschek. Danke für eure Hilfestellung in Form von Kritik, Korrekturlesen, aufbauenden Worten, tröstenden Telefonaten, Computerreparaturen, Datenrettungsaktionen.....

Dank an meine Eltern! Sie haben mir durch ihre Unterstützung so viele Wege geöffnet und ich bin nun diesen gegangen - nicht immer verstanden aber immer unterstützt von meinen Eltern Maria und Franz Rausch. Danke!

INHALTSVERZEICHNIS

I. ABSTRACT	9
II. ZUSAMMENFASSUNG	10
III. EINLEITUNG	11
1. Zielsetzung der Arbeit	11
2. Erläuterungen zum gewählten Thema.....	11
IV. LITERATURÜBERSICHT	14
DIE MYKORRHIZA.....	14
1. Namensgebung.....	14
2. Der Pilz als Symbiosepartner.....	14
2.1 Übersicht über die Systematik.....	14
2.2 Morphologie.....	16
2.3 Vermehrung und Fortpflanzung	16
2.3.1 Geschlechtliche Fortpflanzung, Hauptfruchtform.....	17
2.3.2 Vegetative Vermehrung, Nebenfruchtform.....	17
2.4 Lebensformen.....	18
2.5 Ökologie.....	18
3. Charakterisierung der Mykorrhiza	19
3.1 Warum schließen sich Pflanze und Pilz zusammen?.....	19
3.2 Physiologische Veränderungen, Nährstoffaufnahme.....	21
3.3 Einflüsse auf die Ausbildung und Funktion einer Mykorrhiza.....	23
3.3.1 Die feste Zellwand.....	23
3.3.2 Tierische, pflanzliche und mikrobielle Aktivität.....	23
3.3.3 Bodenfaktoren.....	25
3.3.4 Verbreitung und Etablierung.....	25
3.3.5 Genetische Kompatibilität von Wirt und Pilz	26
3.3.6 Inokulumdichte	26
4. Ausbildungsformen der Mykorrhiza.....	26
4.1 Arbuskuläre Mykorrhiza	26
4.2 Ektomykorrhiza.....	27
4.3 Ektendomykorrhiza	27
4.4 Endomykorrhiza	28
4.5 Symbionten von Mykorrhizapilzen	28
EKTOMYKORRHIZA	29
1. Die Pflanze.....	29
2. Der Pilz	29
3. Der Aufbau.....	29
4. Die Entwicklung.....	31
5. Die Ökologie	32
5.1 Die Myzelstruktur.....	32
5.2 Das Alter des Wirtes.....	33
5.3 Die Vorteile einer Mykorrhizierung.....	37
5.3.1 Schutz vor Pathogenen.....	37
5.3.2 Ernährung.....	37
6. Die Verteilung der Nährstoffe.....	38
6.1 Der Kohlenstoff.....	39
6.1.1 Kohlenstoffquelle.....	39
6.1.2 Kohlenstoffspeicher	40
6.1.2.1 Trehalose	40
6.1.2.2 Mannit.....	40
6.1.3 Der Einfluss der Mykorrhizierung auf den Kohlenhydratpool des Wirtes.....	41
6.1.3.1 Der Transfer von Kohlenhydraten	42
6.2 Der Stickstoff	43
6.2.1 Die Nutzung von organischem Stickstoff.....	44

6.2.2 Die Aufnahme und Assimilierung von anorganischem Stickstoff	44
6.2.2.1 Prozesse der Aufnahme	45
6.2.3 Stickstoffmetabolismus	46
6.2.3.1 Stickstoffkatabolismus.....	46
6.2.3.1.1 Reduktion von Nitrat zu Nitrit.....	46
6.2.3.1.2 Reduktion von Nitrit zu Ammonium.....	47
6.2.3.2 Stickstoffanabolismus.....	47
6.2.3.2.1 Wege der Ammonium-Assimilation.....	47
6.2.3.2.2 Neuverteilung von Stickstoff aus Glutamat und Glutamin.....	49
6.2.3.2.3 Synthese von Aminosäuren.....	50
6.2.3.2.4 Der Transfer von Aminosäuren zwischen den Symbionten	50
6.2.3.2.5 Die Regulation der Proteinsynthese	50
6.3 Phosphor.....	52
DER MYKORRHIZAPILZ UND DIE PHYTOHORMONE	54
1 Die <i>Phytohormone</i>	55
1.1 Auxine.....	55
1.1.1 Auxine in höheren Pflanzen.....	56
1.1.1.1 Wirkung.....	56
1.1.1.2 Vorkommen	56
1.1.1.3 Transport	56
1.1.2 Die Produktion durch den Pilz	57
1.1.3 Auxine und Ektomykorrhizen	59
1.2 Gibberelline.....	62
1.2.1 Gibberelline in höheren Pflanzen.....	63
1.2.1.1 Wirkung.....	63
1.2.1.2 Vorkommen.....	63
1.2.1.3 Transport	63
1.2.2 Die Produktion durch den Pilz	63
1.2.3 Gibberelline und Ektomykorrhizen.....	63
1.3 Cytokinine.....	64
1.3.1 Cytokinine in höheren Pflanzen.....	64
1.3.1.1 Wirkung.....	64
1.3.1.2 Vorkommen.....	65
1.3.1.3 Transport	65
1.3.2 Die Produktion durch den Pilz	65
1.3.3 Die Wirkung auf Ektomykorrhizen.....	67
1.4 Abscisine.....	67
1.4.1 Abscisine in höheren Pflanzen.....	67
1.4.1.1 Wirkung.....	67
1.4.1.2 Vorkommen.....	68
1.4.1.3 Transport	68
1.4.2 Die Wirkung auf Ektomykorrhizen.....	68
1.5 Ethylen.....	68
1.5.1 Ethylen in höheren Pflanzen.....	69
1.5.1.1 Wirkung.....	69
1.5.1.2 Vorkommen.....	69
1.5.1.3 Transport	70
1.5.1.4 Bildung in der Pflanze	70
1.5.2 Die Bildung im Boden	70
1.5.2.1 Faktoren, die die Ethylenkonzentration im Boden beeinflussen.....	72
1.5.2.1.1 Organisches Substrat	72
1.5.2.1.2 Stickstoff.....	72
1.5.2.1.3 pH-Wert	73
1.5.2.1.4 Aerobe und anaerobe Bedingungen.....	73
1.5.2.1.5 Wassersättigung	73
1.5.2.2 Bildung durch Mikroorganismen.....	74
1.5.2.3 Bildung durch Pilze	75
1.5.2.4 Faktoren, die die mikrobielle Ethylenproduktion beeinflussen	76
1.5.2.4.1 Substrate und Kohlenstoffquellen	76
1.5.2.4.2 Stickstoff.....	77
1.5.2.4.3 Phosphor.....	77
1.5.2.4.4 pH-Wert	77
1.5.2.4.5 Belüftung.....	78

1.5.2.4.6 Temperatur	78
1.5.2.4.7 Spurenelemente	78
1.5.2.4.8 Licht	78
1.5.3 Wirkung auf die Ektomykorrhiza	79
1.6 Andere Hormone	81
1.6.1 Brassinolide	81
1.6.2 Oxylipine	81
1.6.2.1 Jasmonsäure	81
2. Pilzliche Phytohormone in pathogenen Assoziationen	82
3. Kairomone	82
3.1 Die Ausbildung des Interface zwischen Pflanze und Pilz	84
3.2 Transfer über das Interface	84
V. MATERIAL	87
1. KULTUREN AUF AGAR	87
2. KULTUREN AUF TORF	88
3. DIE PILZE	89
3.1 Generelle Charakteristika der ausgewählten Pilze	89
<i>Amanita muscaria</i> (L.: Fr.) Hook, Roter Fliegenpilz	89
<i>Amanita rubescens</i> (Pers. Ex Fr.) S.F. Gray, Perlpilz	90
<i>Boletinus cavipes</i> (Opat.) Kalchbr., Hohlfuß-Röhrling	90
<i>Boletus edulis</i> Bull. Ex Fr., Echter Steinpilz, Herrenpilz	90
<i>Cortinarius varicolor</i> Fr., Erdriechender Schleimkopf, Erdriechender Schleierling	91
<i>Lactarius deterrimus</i> Gröger (<i>Lactarius delicicosus</i> var. <i>piceus</i> Vass.), Fichten-Blut-Reizker	91
<i>Lactarius porninsis</i> Roll., Lärchen-Reizker, Lärchen-Milchling	91
<i>Lactarius rufus</i> (Scop.: Fr.) Fr., Rotbrauner Reizker, Braunroter Milchling	92
<i>Paxillus involutus</i> (Batsch) Fr., Kahler oder Empfindlicher Krempling	92
<i>Rhizopogon</i> spp., Wurzeltrüffel	92
<i>Suillus aeruginascens</i> (Secr.) Snell auch <i>Suillus viscidus</i> (Fr.&Hök.), Grauer Lärchen-Röhrling	92
<i>Suillus grevillei</i> (Klotzsch) Sing., Goldröhrling	92
<i>Suillus placidus</i> (Bon.) Sing., Elfenbein-Röhrling	93
<i>Suillus plorans</i> (Roll.) Sing., Zirben-Röhrling	93
<i>Suillus tridentinus</i> (Bres.) Sing., Rostroter Lärchenröhrling	94
VI. METHODE	96
1. ETHYLENMESSUNG	96
1.1 Problem und Lösung	96
2. METHODE ZUR KOHLENDIOXIDMESSUNG	97
3. GRUNDFLÄCHE	98
4. WASSERGEHALT	98
5. STATISTISCHE AUSWERTUNG	98
VII. ERGEBNISSE	99
1. Die Plattenkulturen	99
1.1 Der Wassergehalt	99
1.2 Das relative Flächenwachstum der Pilze	99
1.3 Kohlendioxidproduktion	100
1.4 Ethylenproduktion	101
1.5 Die Werte im Vergleich	103
1.5.1 Kohlendioxidproduktion und Wachstum	103
1.5.2 Ethylenproduktion und Wachstumsrate	104
1.5.3 Ethylen und Kohlendioxid	104
2. Die Torfkulturen	105
2.1 Der Wassergehalt	105
2.2 Wachstum	106
2.3 Kohlendioxidproduktion	106
2.4 Ethylenproduktion	107
2.5 Die Werte im Vergleich	109
2.5.1 Kohlendioxidproduktion und Wassergehalt	109
2.5.2 Ethylenproduktion und Wassergehalt	109
2.5.3 Ethylen und Kohlendioxid	110

3. Vergleich zwischen Platten- und Torfkulturen	111
3.1 Kohlendioxid	111
3.2 Ethylen	111
3.3 Vergleiche der Einzelwerte ausgewählter Pilze	111
3.3.1 <i>Amanita muscaria</i>	111
3.3.2 <i>Boletus edulis</i>	112
3.3.3 <i>Rhizopogon sp. 1</i>	112
3.3.4 <i>Rhizopogon sp. 2</i>	113
VIII. DISKUSSION	114
IX. LITERATUR	121
ANHANG	144

I. ABSTRACT

In the present study the rate of ethylene production and carbon dioxide production of several ectomycorrhizal fungi growing on solid medium or peat was measured. All strains of *Amanita muscaria* (Am 3-18), *Amanita rubescens* (Am 1-8), *Boletinus cavipes* (Bs 1-8), *Boletus edulis* (Bo 2-16), *Cortinarius variegatus* (Co 6-1), *Lactarius deterrimus* (La 1-1), *Lactarius porninsis* (La 2-1), *Lactarius rufus* (La 5-3), *Paxillus involutus* (Pa 1-4-1), *Rhizopogon* sp. (Rh 1-3, named *Rhizopogon* sp. 1), *Rhizopogon* sp. (Rh 2-2, named *Rhizopogon* sp. 2), *Suillus grevillei* (Su 8-7), *Suillus placidus* (Su 1-28), *Suillus plorans* (Su 2-19), *Suillus tridentinus* (Su 6-6), *Suillus viscidus* (Su 7-1) were able to produce ethylene without adding methionine. Considerable variations of production rates were found. In some plant tissues ethylene concentrations as low as 10ppb ($0.01\mu\text{L}^{-1}$) are effective in eliciting a physiological response. All fungi evaluated during this study built up this concentration within six hours.

II. ZUSAMMENFASSUNG

Es wurde die Ethylen- und Kohlendioxidproduktion von ausgewählten Ektomykorrhizapilzen auf Nährmedium und auf Torf untersucht. Alle Stämme von *Amanita muscaria* (Am 3-18), *Amanita rubescens* (Am 1-8), *Boletinus cavipes* (Bs 1-8), *Boletus edulis* (Bo 2-16), *Cortinarius variegatus* (Co 6-1), *Lactarius deterrimus* (La 1-1), *Lactarius porninsis* (La 2-1), *Lactarius rufus* (La 5-3), *Paxillus involutus* (Pa 1-4-1), *Rhizopogon* sp. (Rh 1-3, genannt *Rhizopogon* sp. 1), *Rhizopogon* sp. (Rh 2-2, genannt *Rhizopogon* sp. 2), *Suillus grevillei* (Su 8-7), *Suillus placidus* (Su 1-28), *Suillus plorans* (Su 2-19), *Suillus tridentinus* (Su 6-6), *Suillus viscidus* (Su 7-1) produzierten Ethylen ohne Methionin. Die Produktionsraten variierten stark. Bereits eine Ethylenkonzentration niedriger als 10ppb ($0.01\mu\text{L}^{-1}$) beeinflusst pflanzliches Gewebe. Diese Konzentration konnten alle untersuchten Pilze innerhalb von sechs Stunden aufbauen.

III. EINLEITUNG

1. ZIELSETZUNG DER ARBEIT

Ziel dieser Arbeit war es, die Ethylenproduktion von ausgewählten Ektomykorrhizapilzen der Baumarten Fichte, Lärche und Zirbe zu ermitteln. Diese Arten spielen in Schutzwäldern der Alpen eine besondere Rolle. Zusätzlich wurden die Veränderungen der Kohlendioxidkonzentrationen als Maß für die Atmungsaktivität der Pilze erfasst.

2. ERLÄUTERUNGEN ZUM GEWÄHLTEN THEMA

Ethylen (C_2H_4) nimmt als einziger gasförmiger Wachstumsregulator eine Sonderstellung unter den Phytohormonen ein. Es gibt, im Gegensatz zu anderen Hormonen, keine Entgiftungsmechanismen innerhalb der Pflanze für erhöhte Konzentrationen, da Ethylen in Abhängigkeit vom Konzentrationsgradienten nach außen, aber auch nach innen diffundieren kann (Nikodim 1996). Daher ist die Akkumulation von Ethylen im Boden von großer ökologischer Bedeutung. Denn auch das exogene Ethylen hat bereits in geringen Mengen (im ppb-Bereich) in der Nähe von Wurzeln einen enormen Einfluss sowohl auf das Wachstum und die Entwicklung wie auch auf die physiologischen Prozesse der Pflanzen (Smith und Russell 1969; Smith 1976; Primrose 1979; Arshad und Frankenberger 1991a, b). Im Boden kann Ethylen in einer Konzentration von mehr als $0,1\mu l L^{-1}$ (100ppb) das Wurzelwachstum von Pflanzen hemmen (Rigler 1997).

Es stellt sich die Frage, ob Mykorrhizapilze, die in sehr engem Kontakt mit den Wurzeln stehen, eine Ethylenkonzentration aufbauen können, die die Bäume über die Wurzeln beeinflussen.

Der Boden fungiert für Ethylen sowohl als Quelle wie auch als Senke, wie durch Feld- und Laborstudien gezeigt wurde (Frankenberger und Arshad 1995). Die Nettomenge von C_2H_4 , die im Boden angereichert wird, ergibt sich aus der Produktion abzüglich des Ethylenkatabolismus durch die Bodenmikroorganismen. Auch verliert der Boden Ethylen durch die Diffusion in die Atmosphäre. Dort wirkt es indirekt als Treibhausgas,

da es mit Methan um die für seinen Abbau notwendigen OH-Radikale konkurriert (Rigler 1997).

Sowohl biologische wie auch chemische Prozesse tragen zur Ethylenkonzentration in der Bodenluft bei. Die mikrobielle Aktivität ist die primäre Quelle der Ethylenproduktion. Die Sterilisierung von Böden konnte die Ethylenbildung aber nicht absolut unterbinden, was zeigte, dass auch durch chemische Reaktionen Ethylen freigesetzt werden kann (Babiker und Pepper 1984; Frankenberger und Phelan 1985a; Harvey und Linscott 1978; Arshad und Frankenberger 1990a, b).

Auch Pflanzenwurzeln können zum Ethylenpool beitragen. Sowohl Bakterien, Pilze und Aktinomyzeten (Fukuda et al. 1984) sind an der Ethylenbildung beteiligt. Welcher Ethylenbildungsweg die größere Rolle spielt, hängt möglicherweise von den vorherrschenden Bodenbedingungen und der Art des verfügbaren Substrates ab. Die in dieser Studie verwendeten Pilze wurden daher auf unterschiedlichen Substraten (Nährboden und Torf) aber unter gleichen Inkubationsbedingungen herangezogen. So sollten mögliche Unterschiede der Hormonproduktion aufgrund des Substrates erfasst werden.

Im Winter und Frühling beeinflussen vor allem die Feuchtigkeit und die Temperatur die Ethylenbildung. Geht im Frühjahr die steigende Temperatur mit einem Wasserstau einher, so verstärkt sich die Ethylenbildung im Boden. Im Sommer dürfte die Substratverfügbarkeit einer der Haupteinflussfaktoren für die Ethylenbildung sein (Smith und Dowdell 1974). Bei überfluteten Böden stellt das Wasser eine Barriere für den Ethylenaustritt dar (Schneider und Musgrave 1992).

Im Literaturteil dieser Arbeit soll eine Zusammenfassung über den Wissensstand über Ektomykorrhizapilze im Allgemeinen und über den Einfluss von Phytohormonen im Speziellen das Erkennen von Zusammenhängen erleichtern. Der Überblick soll es ermöglichen, die Bedeutung dieses Versuches für ein natürliches Ökosystem abzuschätzen und interpretieren zu können. Man muss sich allerdings immer vergegenwärtigen, dass Laborbedingungen nicht die natürliche Situation widerspiegeln. Oft findet man die dramatischen Veränderungen, die bei Glashausstudien durch eine Mykorrhizierung auftreten, bei Feldstudien nicht (Fitter 1985).

Die Rolle der Mykorrhiza für die Fitness des Pilzes und der Pflanze ist aufgrund der hohen Komplexität schwer zu beschreiben.

Der Mykorrhizapilz ist abhängig von einer Wirtspflanze, um seinen Energiebedarf und wohl auch den Bedarf an anderen Ressourcen abzudecken. Viele "höhere" Pilze können in Reinkulturen mit entsprechenden Nährstoff- und Kohlenstoffquellen wachsen (Schenck 1982). Einige Ektomykorrhizapilze bilden auch die Enzyme, die notwendig sind, um komplexe Kohlenhydrate zu nutzen (Trojanowski et al. 1984).

Trotz dieser Daten ist es generell so, dass die meiste Energie für das pilzliche Wachstum von einer Pflanze stammt. Es gibt einige Arbeiten die deutlich demonstrieren, dass Kohlenstoff in Form von einfachen Zuckern von der Pflanze in den Pilz transportiert wird. Dort wandelt der Pilz diese Zucker in Trehalose und andere komplexe organische Moleküle um, die eine Reabsorption durch den Wirt verhindern (Harley 1969; Harley und Smith 1983).

IV. LITERATURÜBERSICHT

DIE MYKORRHIZA

Hierbei handelt es sich um eine Symbiose zwischen Wurzeln vieler Landpflanzen und speziellen Pilzen.

1. NAMENSGEBUNG

1881 wurde der Privatdozent Bernhard Frank zum Professor an der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin berufen, wo ihm der Auftrag erteilt wurde, “die Zucht der Trüffel im Königreiche Preussen nach Möglichkeit zu fördern” (Schmid und Helfer, 1995). Die erhoffte Methode zur Massenproduktion der begehrten Pilzknolle fand er zwar nicht, aber er erkannte, dass das Wurzelsystem von Bäume in Symbiose mit Pilzmyzel lebt. Er ging schon damals davon aus, dass der Pilz den Baum mit Nährstoffen versorgt.

Frank hat den Begriff “Mykorrhiza” zum ersten Mal 1885 in seiner Arbeit “Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze” für das symbiotische Zusammenleben von Pilzen mit den Wurzeln sehr vieler Landpflanzen, verwendet (Frank 1885).

Dieses neue Wort “Mykorrhiza” leitet sich aus den zwei griechischen Worten “mykes” für Pilz und “rhiza” für Wurzel ab.

2. DER PILZ ALS SYMBIOSEPARTNER

2.1 ÜBERSICHT ÜBER DIE SYSTEMATIK

Fast ausschließlich Pilze aus der Gruppe der Ascomycota und Basidiomycota bilden Ektomykorrhizen aus (Tab. 1). Viele diese Pilze formen ein Netzmyzel, das fähig ist relativ häufig Anastomosen zu bilden und das Substrat kontinuierlich zu kolonisieren. Jene Mykorrhizapilze, die ein Netzmyzel ausbilden, haben wichtige Merkmale für die Dynamik in einem Ökosystem (Allen 1991).

Die Pilze der arbuskulären Mykorrhiza gehören zum Stamm der Glomeromycota. Diese Pilze haben ein fächerförmig ausgebreitetes Myzel aus dichotom verzweigten Hyphen. Sie bilden nur spärlich Anastomosen aus (Allen 1991).

Tab. 1: Die Systematik der Pilze unter Berücksichtigung der verwendeten Ektomykorrhizapilze. ? unsichere Angabe (www.tolweb.org 2008).

<u>Eukaryota</u>			
<u>Eumycota</u>			
<u>Basidiomycota</u>			
Agaricomycotina			
Agaricomycetes			
Agaricomycetidae			
Agaricales	Amanitaceae	<i>Amanita</i>	
	Cortinariaceae	<i>Cortinarius</i>	
Boletales	Boletaceae	<i>Boletinus</i>	
		<i>Boletus</i>	
	Paxillaceae	<i>Paxillus</i>	
	Rhizopogonaceae	<i>Rhizopogon</i>	
	Suillaceae	<i>Suillus</i>	
Atheliales			
Russulales		<i>Lactarius</i>	
Dacrymycetes			
Tremellomycetes			
Ustilaginomycotina			
Pucciniomycotina			
? Entorrhizomycetes			
? Wallemiomycetes			
Ascomycota			
Glomeromycota			
Zygomycota			
<i>Olpidium brassicae</i>			
Blastocladiomycota			
Chytridiomycota			
Neocallimastigomycota			
? Microsporidia			
<i>Rozella spp.</i>			

Die untersuchten Ektomykorrhizapilze gehören zu den Eumycota (Tab. 1). Eumycota haben einen Thallus (nicht frei beweglicher Körper), der aus apikal gestreckten von

einer Zellwand umgebenen Filamenten (Hyphen) besteht. Ihre Zellwände enthalten fast immer Chitin oder Glucan als Baustoff, Zellulose fehlt.

Innerhalb der Eumycota gehören sie zu den Basidiomycota. Deren charakteristisches Meiosporangium ist die Basidie. Hier bilden sich die sexuellen Sporen aus.

Die untersuchten Pilze gehören zu der Untergruppe der Agaricomycotina. Sie alle haben dolipore Septen. Das sind Poren in den Zellwänden benachbarter Zellen, die durch einen Ring aus Zellwandmaterial begrenzt sind.

2.2 MORPHOLOGIE

Die Ektomykorrhizapilze bilden einen Thallus. Die Zellwände bestehen aus Chitin, Zellulose, Glucanen und ähnlichen strukturbildenden Polymermolekülen. Der Pilz besteht aus fein verzweigten Fäden, den Hyphen, die ein sogenanntes Myzel aufbauen.

Im Fruchtkörper sind die Hyphen zu Flechtthalli verflochten.

Sklerotien sind Dauerzustände in Form fester, knolliger Hyphenverbände.

2.3 VERMEHRUNG UND FORTPFLANZUNG

Der generelle Lebenszyklus von Ektomykorrhizapilzen ist zumeist unkompliziert. Auf den Einfluss seiner Umgebung zeigt er sehr plastische Reaktionen (Abb. 1). Eine Spore (sexuell oder asexuell), die entweder eine Stresssituation überlebt oder in ein neues Habitat verstreut wird, beginnt zu keimen. Die Hyphen werden sich ausdehnen, so lange es die Bedingungen zulassen. Dieses Myzel ist analog zum Individuum einer Pflanze. Dieses "Individuum" kann entweder haploid oder diploid sein. Jede Zelle kann einen oder mehrere Kerne beinhalten. Das Hyphennetzwerk, oder Myzel, dehnt sich so lange aus bis es ein ungünstiges Habitat erreicht oder ein anderes, kompatibles Individuum berührt. Hier kann eine Anastomose auftreten, gefolgt von dem Austausch genetischen Materials. Entweder bleibt das genetische Material in Form eines intakten Kernes oder es fusioniert zu einem diploiden Kern. Selten wächst der Pilz mit einem 2N (diploiden) Kern. Zumeist findet eine sexuelle Rekombination statt und es werden sexuelle Sporen gebildet, oder es findet eine parasexuelle Rekombination statt um neue rekombinierte haploide Kerne zu bilden. Alle drei Möglichkeiten treten bei Mykorrhizapilzen auf, abhängig von ihrer Klassifikation und den genetischen Möglichkeit ihrer Art (Allen 1991).

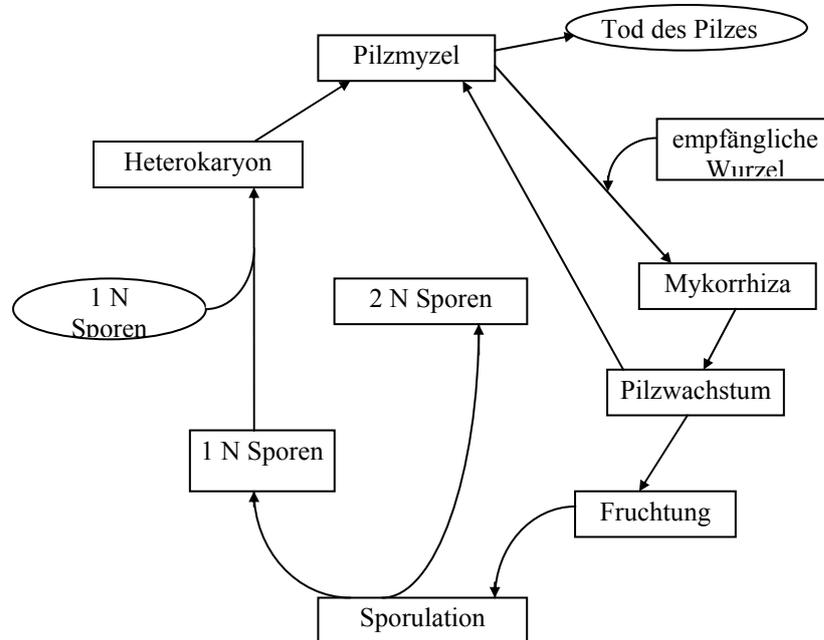


Abb. 1: Ein generalisierter Lebenszyklus eines Mykorrhizapilzes (nach Allen 1991).

2.3.1 GESCHLECHTLICHE FORTPFLANZUNG, HAUPTFRUCHTFORM

Sie ist in der Regel mit einem Kernphasenwechsel verbunden (Schwantes 1996). Sie beginnt zumeist mit der Ausbildung von haploiden Gameten, welche miteinander zu einer diploiden Zygote verschmelzen, und findet ihren Abschluss in der Reduktionsteilung. Die bei der Meiose entstandenen Gonenkerne wandern dann meist in die haploiden Meiosporen ein.

2.3.2 VEGETATIVE VERMEHRUNG, NEBENFRUCHTFORM

Die vegetativen Verbreitungseinheiten können in der Haplo-, Diplo- oder Dikaryophase abgegeben werden (Schwantes 1996).

Im einfachsten Fall kann es bei Einzellern zu einer Zweiteilung kommen.

Manche Pilze können sich auch durch Zerfall des Myzels in einzelne Zellen vermehren. Die häufigste Form bei den Pilzen ist jedoch die Ausbildung einzelliger, mitunter mehrzelliger Sporen. Entstehen die Sporen endogen in besonderen Behältern (Sporangien), so heißen sie Endosporen. Werden die Sporen aber von der Mutterzelle exogen, also nach außen abgeschnürt, so sind sie Exosporen. Die Exosporen der Pilze

werden Konidien genannt. Eine Verbreitung der stets unbeweglichen Konidien erfolgt über den Wind oder durch Tiere.

Die vegetative Vermehrung tritt häufiger als die geschlechtliche Fortpflanzung auf.

2.4 LEBENSFORMEN

Mit ihren Hyphen durchdringen die Pilze das Substrat und erschließen es dabei sehr intensiv. Sie geben über diese Fäden extrazelluläre Enzyme ab und verdauen ihre Nahrung außerhalb der Zelle. Manche Pilze wachsen auf lebendem Gewebe. Neben diesen saprophytischen und parasitischen Lebensformen gibt es auch noch symbiotisch lebende Pilze wie z.B. die Mykorrhizapilze. Sie sind nur beschränkt fähig, Zellulose, Lignin und dergleichen als Nahrungsquelle zu nutzen. Sie erhalten die einfachen Kohlenhydrate (Zucker) von jenen Pflanzen, mit denen sie in Symbiose leben.

2.5 ÖKOLOGIE

Pilze zählen weder zu den Tieren noch zu den Pflanzen. Sie bilden eine eigenständige Gruppe von Organismen, die zwar mit den Pflanzen einiges gemeinsam haben, sich aber in vielerlei Hinsicht von diesen unterscheiden.

Sie besitzen keine Plastiden und kein Chlorophyll. Sie sind also heterotrophe Organismen. Kohlenstoff, bei manchen Pilzen auch Stickstoff und bestimmte Wirkstoffe müssen erst durch den Abbau organischer Substanzen wie Holz, Laub und Nadelstreu, Früchte, Insekten und Exkremeinte gewonnen werden. Als Destruenten spielen sie eine wichtige Rolle im Stoffkreislauf, indem sie komplexe organische Verbindungen (Zellulose, Lignin, Keratin, Kohlenwasserstoffe) zu Kohlendioxid und Ammoniak zerlegen und so dem Stoffkreislauf wieder zuführen.

Sie können fast alle natürlich vorkommenden, aber auch manche sonst schwer angreifbaren Kohlenstoffverbindungen, selbst wenn sie in komplexer, schwer- oder unlöslicher Form vorliegen, durch die Ausscheidung von Exoenzymen (extrazelluläre Enzyme) in das Substrat aufzuschließen und dann in Flüssigkeit gelöst durch die Zellwand und die Biomembran aufzunehmen (Schwantes 1996).

Als Speicherstoffe treten häufig Glykogen und Fett, seltener Mannit und andere Stoffe, aber nie Stärke auf.

Pilze bilden wichtige mutualistische Assoziationen mit Pflanzen, bekannt von mykorrhizierten Wurzeln, von Endophyten in Blättern einiger Gräser und von Mykobionten in Flechten (Carroll 1997). In vielen Fällen sind diese Assoziationen obligat.

3. CHARAKTERISIERUNG DER MYKORRHIZA

Auf einer funktional-morphologischen Basis sind Mykorrhizen eine pilzinduzierte, nicht pathogene morphologische Modifikation von Pflanzenwurzeln oder kolonisierten Wurzelrindenzellen, die zu einer verbesserten Nährstoffaufnahme führen. Alle Mykorrhizen bestehen aus einer externen Hyphenmatrix und einer Oberfläche an der ein Austausch zwischen Pflanze und Pilz stattfindet (Allen 1991). Die Bildung dieses Interface zwischen Pflanze und Pilz ist dafür Voraussetzung. Es ist die Region des engsten Kontaktes zwischen den Symbionten, an der Metaboliten ausgetauscht werden. Die Prozesse der Interfacebildung sind dynamisch. Während Mykorrhizen über einen langen Zeitraum generell stabil sind, ist das individuelle Interface oft kurzlebig und zahlreichen und schnellen Veränderungen unterworfen. Die Mykorrhizainteraktion ist stark von der Umwelt beeinflusst.

Drei Stadien von Beziehungen können in einer Mykorrhiza unterschieden werden: (1) der Prozess der Kolonisierung, (2) die Bildung eines Pflanzen-Wurzelinterface und (3) der Transport von Metaboliten über dieses Interface.

3.1 WARUM SCHLIEßEN SICH PFLANZE UND PILZ ZUSAMMEN?

Sowohl fossile als auch molekulare Beweise zeigen, dass solche Interaktionen sehr alt sind. Sie traten wahrscheinlich bereits ab dem Zeitpunkt auf, als Pflanzen das Land zu besiedeln begannen (Carroll 1997). Möglicherweise waren primitive Pflanzen sogar auf eine Assoziation mit einem Pilz angewiesen, um die Kolonisation von terrestrischen Gebieten erfolgreich durchführen zu können (Pirozynski und Dalpé 1989). Pflanzen und Pilze koexistieren bereits seit ca. 400-500 Millionen Jahren (Carroll 1997). In diesem Zeitraum setzte auch die Entwicklung gemeinsamer Symbiosen ein.

In Böden mit unzureichender Mineralisierung können Sprosspflanzen schwer zugängliche Mineralstoffquellen mit Hilfe der größeren biochemischen Leistungsfähigkeit von Pilzen, mit denen sie in Symbiose leben, erschließen. Fast alle

Pflanzenarten sind mit symbiotischen Wurzelpilzen vergesellschaftet. Die meisten Moose, Farne, Bärlappe, Gymnospermen und Angiospermen bilden eine Mykorrhiza aus. Nur wenige Pflanzenfamilien bilden keine Mykorrhiza aus, wie zum Beispiel die Brassicaceae.

Der größte Mangel im Verständnis der Ökologie einer Mykorrhiza liegt in der Schwierigkeit, das Ausmaß der Interaktion der beiden Symbionten miteinander und mit ihrer Umwelt zu erkennen (Allen 1991). Das hat vorerst unter Ökologen zu der Meinung geführt, dass Mykorrhizen im Feld keine wichtige Rolle spielen und daher vernachlässigbar sind. Es kann natürlich auch sein, dass ihre Vorteile vor allem in Zeiten von erhöhtem Stress zum Tragen kommen (Allen und Allen 1986). In der Studie von Allen und Allen 1986 zeigte sich der Effekt einer Mykorrhiza auf die Stomataresistenz nur während der Trockenheit. Gerade in diesem für das Überleben so wichtigen Zeitraum kann hier die Ausbildung einer Mykorrhiza entscheidend sein. Read et al. (1985) meinten, dass Sämlinge ein existierendes Netz aus Mykorrhizamyzel anzapfen, um Nährstoffe und Kohlenstoff für ihre Etablierung zu erlangen.

Obwohl eine Mykorrhizabildung zumeist von Vorteil für die Pflanze ist, kann sie unter gewissen Umweltbedingungen von positiver zu negativer Wirkung wechseln. Die Pilze stellen eine Kohlenstoffsinke für die Pflanze dar. Buwalda und Goh (1982), Bethlenfalvay et al. (1982) und andere zeigten einen Einbruch im Sämlingswachstum, der ihrer Meinung nach den Kohlenstoffverlust an den Pilz repräsentiert.

Viele der beobachteten Reaktionen könnten Artefakte unter Kulturbedingungen sein. Read et al. (1985) meinten, dass in vielen natürlichen Ökosystemen Mykorrhizapilze als Teil einer Myzelmatrix, die viele Pflanzen miteinander verbindet, existieren. Ein Sämling, der diese Matrix anzapft um Kohlenstoff und andere Nährstoffe zu bekommen, erhält so eine stärkere Unterstützung als es in einer Topfstudie mit nur einer Pflanze und Pilzen möglich ist.

Viele Ergebnisse stammen aus Topfuntersuchungen mit einer Pflanze und einer Art von Pilz, bzw. einigen wenigen Arten. In der Natur dürfte es aber so sein, dass bis zu 2000 Pilzarten mit einem einzelnen Baum assoziiert sein können (Trappe 1977). Sie können der Pflanze verschiedene Ressourcen zur Verfügung stellen. Außerdem interagieren sie auch untereinander.

Trotzdem bleibt die zentrale Frage bei solchen mikrobiellen Mutualismen wer von wem wie viel profitiert. Es hat wohl jeder Partner in einer mutualistischen Assoziation seinen Preis zu zahlen. Molekulare Studien bestärken, dass Mutualismus ein spezieller Fall von Pathogenese ist, in der die Zerstörung durch den Parasiten und die Antwort des Wirtes darauf zwar unterdrückt wird, aber immer anwesend ist (Carroll 1997). Das frühe Auftreten der Chitinaseproduktion durch die Wurzeln und die nachfolgende Abnahme während der frühen Stadien der Ektomykorrhizaentwicklung kann als ein Beweis dafür gesehen werden.

3.2 PHYSIOLOGISCHE VERÄNDERUNGEN, NÄHRSTOFFAUFNAHME

Physiologische Veränderungen im Wirt als Ergebnis einer Mykorrhizainfektion sind schon lange bekannt. Die biochemische und genetische Basis solcher Veränderungen ist allerdings schwierig zu untersuchen und führt zu Fragen über Ursache und Wirkung. Sind die höheren Konzentrationen von Auxin, die in mykorrhizierten Wurzeln auftreten, auf die pilzliche Synthese dieses Hormons zurückzuführen oder kolonisieren Pilze bevorzugt Wurzeln mit bereits erhöhtem Auxinlevel (Carroll 1997)? Wenn die Symbionten gleiche chemische Verbindungen produzieren, ist es unklar, ob die Substanzen von der Pflanze, dem Mykobionten oder von beiden in einem synergistischen biochemischen Weg produziert werden (Carroll 1997). Tatsächlich scheinen die für die Morphogenese und Funktion der Mykorrhiza wichtigen Auxine vom Pilz zu stammen (Carroll 1997).

Viele Untersuchungen zeigten, dass die Reaktionen, ausgelöst durch die Ausbildung einer Mykorrhiza, die Fitness der Pflanze beeinflussen. Es kommt zu einer Veränderung der realen oder operationalen Nische, zu Veränderungen in der aktuellen Nische und zur Veränderungen der Reproduktivität der Pflanze (Allen 1991). Die Mykorrhiza kann die operationale Nische auf zwei Arten beeinflussen und zwar indem sie zuvor unzugängliche Ressourcen für die Pflanze erreichbar macht und/oder durch die Erhöhung des potentiellen Nutzens der verfügbaren Ressourcen (Allen 1991).

Für die erste Hypothese gibt es zahlreiche Beweise. Mehr Kontroversen hingegen ruft die zweite Hypothese in Verbindung mit Ektomykorrhizen hervor.

Die Hyphen von Ektomykorrhizen wachsen noch bis zu vielen Zentimetern über die Wurzeln hinaus und vergrößern die resorbierende Oberfläche gegenüber einer

unverpilzten Wurzel auf das Hundert- bis Tausendfache. Über das ausgedehnte Myzelnetz im Boden schafft der Pilz Natrium, Kalzium, Zink, Schwefel, Phosphor, Kalium, etc. herbei (Harley und Smith 1983) und leitet sie an die Wirtspflanze weiter. Waldbäume können die Hauptmenge des benötigten Stickstoffs und Phosphors über verpilzte Wurzeln zugeführt bekommen, wobei die Effektivität von Ektomykorrhizen weit unter der von ericoiden Mykorrhizen liegt (Read 1983).

Schon 1937 konnte Hatch (1937) mit Hilfe von Nadelanalysen nachweisen, dass Pflanzen mit starker Verpilzung in den Nadeln 234% mehr Phosphor, 86% mehr Stickstoff und 75% mehr Kalium enthielten. Es gibt allerdings auch Beweise durch Tracer-Studien, dass Kohlenstoffverbindungen ebenso wie Stickstoff und Phosphor von der Pflanze zum Pilz fließen (Read 1984, 1991; Read et al. 1985; Haystead et al. 1988; Newman 1988).

Studien, die den Transport von radioaktiv markierten Material zwischen Pilz und Pflanze untersuchten, zeigten einen Transport von Nährstoffen über die Hyphen von einem Wirt zum Pilz eines anderen Wirtes, und den Transport von organischem Material direkt vom Pilz in den Wirt (Read 1984; Read et al. 1985).

Es gibt auch Studien, die zeigen, dass Wasser aus dem Boden über die Hyphen in die Wirtspflanze transportiert wird (Duddridge et al. 1980). Hyphen haben auch aufgrund ihres geringen Durchmessers ($<10\mu\text{m}$, Wurzelhaar $>20\mu\text{m}$) Zugang zu kleinen Bodenporen, vor allem in Ton und organischen Böden (Allen 1991).

Wenn der Pilzmantel und das wurzellosoziierte Myzel, die wichtigsten absorbierende Oberflächen für die Wurzeln sind, dann kommt der Anstieg der Nährstoffkonzentrationen in infizierten Wurzeln entweder durch eine erhöhte Effektivität der absorbierenden Fläche oder durch einen schnelleren Flux an Nährstoffen ($\text{Mol}^1\text{cm}^{-2}\text{s}^{-1}$) zustande. Im ersten Fall muss das Trägermolekül in einer ähnlichen Weise wie das in höheren Pflanzen funktionieren. Im zweiten Fall sind entweder mehr Trägermoleküle pro Flächeneinheit der pilzlichen Plasmamembran vorhanden, oder die Trägermoleküle in der Membran sind effektiver als die entsprechenden Moleküle in der Membran höherer Pflanzen (Jennings 1995).

3.3 EINFLÜSSE AUF DIE AUSBILDUNG UND FUNKTION EINER MYKORRHIZA

3.3.1 DIE FESTE ZELLWAND

Sowohl Pilze wie auch Pflanzen haben feste Zellwände, die aus einer Mischung von eingelagerten Polysacchariden und in Pilzzellen mit Proteinen und in Pflanzenzellen mit Lignin ergänzt sind (Carroll 1997). Für beide Organismengruppen stellt die Zellwand die erste Verteidigungslinie dar, die von pathogenen Organismen und/oder Herbivoren durchdrungen oder zerstört werden muss (Carroll 1997). Dem Pilz ermöglichen polysaccharidabbauende Enzyme einen Zugang zu der lebenden Pflanzenzelle. Er kann damit aber auch deren Auflösung und Tod verursachen. In der Pflanze wiederum können Enzyme wie die Chitinase die Lysis der eindringenden Pilzzelle bewirken (Carroll 1997).

3.3.2 TIERISCHE, PFLANZLICHE UND MIKROBIELLE AKTIVITÄT

Die Gemeinschaft der Bodenlebewesen besteht aus Tieren, Pflanzen, Pilzen und Bakterien. Der Kohlenstoffbedarf sowohl des Tieres als auch des Pilzes wird von der Pflanze gedeckt. Jede Beweidung durch Tiere reduziert die Kohlenstoffverfügbarkeit für den Pilz. Außerdem ernähren sich einige Tiere direkt von Pilzen und beeinflussen den Pilz durch die Verringerung der Biomasse negativ und durch die Verbreitung der Diasporen positiv. Aufgrund dieses Beziehungsgeflechtes ist es leicht zu erkennen, dass die Rolle der Tiere für die Ausbildung und Etablierung einer Mykorrhiza eine schwer durchschaubare ist.

Tierische Aktivität scheint einer der Hauptregulatoren der horizontalen Verteilung der Mykorrhizen zu sein (Allen 1991).

Der Pilz versucht alle erreichbaren Wurzeln zu besiedeln. Hier ist die Pflanze diejenige, die eine Kolonisierung je nach Verfügbarkeit der Nährstoffe zulässt.

Die Aktivität von benachbarten Pflanzen kann die Mykorrhizausbildung beeinflussen. Der Wettkampf zwischen Pflanzen determiniert die Ressourcenverfügbarkeit. Wenn eine hohe Pflanzendichte vorhanden ist, sinkt die Ressourcenverfügbarkeit und das wiederum kann die Infektionsrate durch einen Pilz erhöhen (Allen 1991).

Als Rhizosphäre bezeichnet man den unmittelbaren Bereich um die Wurzeln, der von diesen beeinflusst wird. Hier ist eine eigene Mikroflora zu finden, die sich durch eine hohe Arten- und Individuenzahl auszeichnet.

Die Mikroflora in der Rhizosphäre beeinflusst das Pflanzenwachstum durch die Ausscheidung von Hormonen, Allelochemikalien und Chelaten, durch die Fixierung von Stickstoff und durch Mineralisation. Diese Faktoren können auf Pflanzen sowohl positiv als auch negativ wirken.

Die Pflanze beeinflusst die Mikroflora der Rhizosphäre durch die Ausscheidung der selben Substanzgruppen, welche auf die Mikroflora ebenfalls sowohl positiv als auch negativ wirken können. Durch die Aufnahme von CO₂ aus dem Boden, welches zum Teil in die Photosynthese investiert wird, und mechanisch durch das Wurzelwachstum (Leitgeb, 1990) kommt es ebenfalls zur Veränderung der Rhizosphäre.

Für den einzelnen Baum sind die Stickstofffixierung, der Nährstoffkreislauf, die Chelatproduktion sowie die Ethylenbildung durch Mikroorganismen von besonderer Bedeutung (Leitgeb, 1990).

Bakterien und Pilze teilen sich diesen Lebensraum.

Inwieweit eine Mykorrhizabildung durch Konkurrenz verhindert oder eingeschränkt werden kann ist wegen der zahlreichen Interaktionen schwer zu sagen. Es zeigte sich bei gleichzeitiger Inokulation von *Acacia holosericea* mit *Pisolithus tinctorius* und *Bradyrhizobium*, dass beide Inokuli eine erfolgreiche Entwicklung durchführen konnten (Bâ et al. 1994a). Allerdings waren die Knöllchen vor allem an der Basis lateraler Wurzeln zu sehen, während die Ektomykorrhizen in lateralen Wurzelsegmenten, den Knöllchen benachbart, zu beobachten waren. Hier scheint es zu keiner Konkurrenz bezüglich des Raumes für eine Infektion zu kommen. Unter bestimmten Bedingungen kann es allerdings zur Konkurrenz kommen, z.B. wenn die Verfügbarkeit von Kohlenstoff für die Wurzel gering ist. In diesem Versuchsansatz zeigte sich, dass die Pilzhyphen die Wurzeln schneller kolonialisieren als Knöllchenbakterien.

Wenn zuerst mit *Bradyrhizobium sp.* inokuliert wurde und erst nach dessen Etablierung der Pilz zugefügt wurde, konnte dieser die Wurzeln ohne Schwierigkeiten besiedeln. Wenn allerdings eine etablierte Ektomykorrhiza mit dem Bakterium inokuliert wurde, fand keine Initiation des Meristems zur Knöllchenbildung statt und es entwickelte sich kein Infektionsschlauch. Es könnte sein, dass die Pilzhyphen direkt oder indirekt die

Produktion von Erkennungsfaktoren, welche zu einer Nodulation führen, verändern (Bâ et al. 1994a).

3.3.3 BODENFAKTOREN

Die meisten Pilze bevorzugen schwach bis stark saure Böden.

Ein hoher Stickstoffgehalt des Bodens kann die Ausbildung der Symbiose unterdrücken. Besonders stark tritt dies auf, wenn gleichzeitig reichlich Phosphor zur Verfügung steht. Phosphor alleine scheint keinen solchen Einfluss zu haben. Organisches Material fördert die Mykorrhizabildung, wenn es nicht zuviel an leicht freisetzbarem Stickstoff enthält (Moser 1963). Auch der Säuregrad und die Durchlüftung des Bodens beeinflussen die Wirkung der Mykorrhiza auf den Baumpartner.

3.3.4 VERBREITUNG UND ETABLIERUNG

Die Fitness eines Pilzes wird meist durch das Überleben einer Population im Laufe der Zeit, ohne das Zählen von Nachkommen, definiert. Dieses Überleben kann auf drei Arten erfolgen: Die Fähigkeit einen Bereich des Bodens über eine Zeitspanne hinweg für sich in Anspruch zu nehmen. Die Möglichkeit Stress zu tolerieren und sich danach wieder zu etablieren. Und die Möglichkeit zu migrieren und neue Kolonien in neuen Habitaten zu etablieren.

Durch Störungen (Tiere, Bodenrutsch, Feuer, Mensch) werden für den Pilz neue Habitate verfügbar. Obwohl einige Pilzorgane fähig sind sich zu verbreiten, liegt das Augenmerk auf der Sporenmigration oder der Verbreitung durch Organismen.

Da der Pilz energetisch von einer Wirtspflanze abhängig ist, muss er einen Wirt zum Überleben und Etablieren finden (Allen 1991).

Einige Ektomykorrhizapilze fruchten oberirdisch. Diese Pilze können sich weit verbreiten, wenn ihre Sporen den oberen Luftstrom über dem Blätterdach erreichen. Die Wahrscheinlichkeit ist dafür im Waldinneren gering, an dessen Rand allerdings höher. Viele Pilze des Waldbodens bilden schön gefärbte Fruchtkörper aus, die für Eichhörnchen und andere kleine Säugetiere sehr attraktiv sind.

Viele andere Ektomykorrhizapilze fruchten im Boden. Diese Pilze verbreiten sich durch das Wurzelwachstum, durch Tiere oder Erosion.

3.3.5 GENETISCHE KOMPATIBILITÄT VON WIRT UND PILZ

Die genetische Kompatibilität zwischen Wirt und Pilz ist eine Voraussetzung für die Ausbildung einer Mykorrhiza.

3.3.6 INOKULUMDICHTEN

Umso höher die Inokulumdichte ist, umso wahrscheinlicher ist die Ausbildung einer Mykorrhiza.

4. AUSBILDUNGSFORMEN DER MYKORRHIZA

Entsprechend ihrer Ausbildungsform unterscheidet man verschiedene Mykorrhizatypen.

4.1 ARBUSKULÄRE MYKORRHIZA

Am verbreitetsten ist die arbuskuläre Mykorrhiza. Ihren Namen erhielt sie aufgrund der Form der intrazellulären Pilzhyphen in der Wurzelrinde. Die arbuskulären Mykorrhizen sind jene Assoziationen bei denen die Hyphen Arbuskeln (bäumchenartige Verzweigung) ausbilden.

Der Pilz einer arbuskulären Mykorrhiza dringt nicht in die Endodermis, das Spitzenmeristem und die Wurzelhaube ein. Sie verursacht auch keine morphogenetischen Effekte.

Die Pilzsymbionten gehören hier alle zum Stamm der Glomeromycota (*Glomus*). Sie sind obligat symbiotisch. Sie produzieren wenige große Sporen und unterscheiden sich darin von den Ektomykorrhizen.

Die Wurzeln werden entweder durch die im Boden anwesenden Pilzmyzelien oder durch Keimungsschläuche, die von den großen Sporen entwickelt werden, infiziert. Zuerst wächst der Pilz zwischen den Wirtszellen, aber schließlich dringt er in sie ein und bildet abschließend Arbuskeln.

Als Partner kommen fast alle Familien der Angiospermen in Frage. Keine oder nur spärlich entwickelte arbuskuläre Mykorrhiza zeigen z.B. Cyperaceae, Chenopodiaceae und Brassicaceae. Bei Bäumen in gemäßigten Zonen ist überwiegend eine Ektomykorrhiza ausgebildet. Bei Bäumen der Tropen, soweit sie untersucht sind, findet man vor allem arbuskuläre Mykorrhiza. Bei Gymnospermen ist unter anderem bei

Taxus baccata, *Sequoia sempervirens*, *S. gigantea* und *Gingko biloba* eine arbuskuläre Mykorrhiza nachgewiesen.

Bei dieser Form der Mykorrhiza liefert der Pilz mineralische Nährstoffe, vor allem Phosphate und Spurenelemente. Experimente, bei denen ^{32}P als Marker benutzt wurde, zeigten, dass der Pilz Phosphate über eine Distanz von mehr als 10cm transportieren kann. Wenn Phosphat im Boden Mangelware ist, kann eine Infektion mit arbuskuläre Mykorrhiza die Wachstumsrate und den Phosphorgehalt der Pflanze steigern. Bei Kulturpflanzen steigert die arbuskuläre Mykorrhiza das Wachstum, wobei außer der besseren Nährstoffversorgung auch die erhöhte Resistenz gegen pathogene Pilze und gegen Nematoden dafür verantwortlich sein dürfte.

Der pflanzliche Partner gibt an den Pilz vor allem Kohlenhydrate ab. Welchen Aufwand das für die Wirtspflanze bedeutet ist schwer abzuschätzen. In Zwiebelwurzeln beträgt das Volumen des Pilzes 1-2 % des Gesamtwurzelvolumens.

Es gibt Berichte, nach denen es bei Anwesenheit von arbuskuläre Mykorrhiza zu einer Verringerung des Wachstums der Wirtspflanze gekommen sein soll, wenn reichlich Phosphat im Boden zu finden war. Es ist möglich, dass arbuskuläre Mykorrhiza eigentlich eine parasitische Lebensgemeinschaft darstellt, bei der die Infektion der Wurzel durch den Pilz von der Pflanze nur bis zu einem gewissen Grad zugelassen wird.

4.2 EKTOMYKORRHIZA

Da sie im Zentrum der durchgeführten Untersuchungen steht, wird sie im Kapitel ‚Ektomykorrhiza‘ ab Seite 27 ausführlich behandelt.

4.3 EKTENDOMYKORRHIZA

Die Ektendomykorrhiza hat neben den normalen Ausbildungsformen der Ektomykorrhiza intrazelluläre Einwüchse. Sie tritt bei den Vertretern der Gattungen *Picea* und *Pinus* auf. Zahlreiche Übergänge finden sich bei verschiedenen Vertretern der Ordnung Ericales. Diese zum Teil hochentwickelte Mykotrophie ermöglicht den Arten das Wachsen auf phosphor- und stickstoffarmen Böden wie z.B. in Heidegebieten, Hochmooren und Nadelwälder.

4.4 ENDOMYKORRHIZA

Neben der arbuskulären Mykorrhiza gibt es noch weitere Typen von Endomykorrhizen. Bei der Endomykorrhiza dringt das Pilzmyzel in das Innere der Parenchymzellen der Wurzeln ein. Die Wurzel ist von einem lockeren Hyphennetz umgeben. Da ein Hyphenmantel fehlt ist auch die Wurzelhaarbildung nicht unterdrückt.

Endomykorrhizen findet man bei fast allen Orchideen. Deren winzige Samen haben nur wenige Reservestoffe und brauchen zur Keimung und Entwicklung symbiotische Pilze (Basidiomycota). Sie stellen ihnen neben Wasser und Nährsalzen auch organisches Material und zum Teil auch Wuchs- und Wirkstoffe zur Verfügung. Auch in den erwachsenen Pflanzen findet man in den äußeren Zellen der Wurzelrinde Pilzhypen. In den tieferen Gewebsschichten werden die Pilze aber verdaut oder zum Platzen gebracht. Welchen Vorteil der Pilz von der Endomykorrhiza hat, ist noch weitgehend unklar.

Manche Orchideen (z.B. *Neottia*) und Arten anderer Familien (z.B. *Monotropa*, Ericaceae) haben überhaupt kein Chlorophyll. Sie sind stark verpilzt. Der Mykorrhizapilz transportiert Material von einer anderen photosynthetisch aktiven in die chlorophyllose Pflanze. Es scheint eher reiner Parasitismus der Pflanze auf dem Pilz zu sein. Die gametophytische Generation im Lebenszyklus mancher Farne und Lycopodiaceae haben ebenfalls kein Chlorophyll. Sie leben unterirdisch und sind ebenfalls stark von Pilzen infiziert. Auch sie dürften den Pilz parasitieren.

Die Endomykorrhiza lässt sich nach ihren Wirtspflanzen weiter unterteilen.

- a) Orchideoide Mykorrhiza. Sie kommt bei Orchidaceae vor.
- b) Ericoide Mykorrhiza. Sie kommt in unseren Breitengraden in den Familien der Ericaceae und Empetraceae vor.

4.5 SYMBIONTEN VON MYKORRHIZAPILZEN

In lockeren Symbiosen, Assoziationssymbiosen, stehen zuweilen auch frei lebende stickstoffbindende Bakterien, die sich in der Mykorrhiza von Bäumen ansiedeln.

EKTOMYKORRHIZA

1. DIE PFLANZE

Etwa 3% aller Spermatophyten bilden Ektomykorrhizen aus. Von unseren Waldbäumen leben viele Arten in solch einer Symbiose, wie z.B. Kiefer, Fichte, Lärche und Eiche, um nur einige zu nennen.

2. DER PILZ

Vor allem Basidiomycota und Ascomycota, die ober- oder unterirdische Fruchtkörper ausbilden, aber auch viele sterile unbenannte Basidiomycota und Ascomycota stellen die Vertreter der Ektomykorrhiza.

Bei mehreren 1000 Pilzarten wurde die Fähigkeit zur Bildung einer Ektomykorrhiza nachgewiesen. Manche Gattungen, z.B. *Russula* (Täubling), *Amanita* (Wulstlinge), Gattungen der Familie Boletacea, *Lactarius* (Milchlinge) leben fast ausschließlich symbiotisch und bilden nur in Verbindung mit einer Baumwurzel Fruchtkörper aus. Manche Pilze bevorzugen bestimmte Wirte, während auf einem Wirt durchaus verschiedene Pilzarten zu finden sind.

Bei Ektomykorrhizapilzen findet man von hochspezialisierten bis zu sehr weit verbreiteten unspezifischen Pilzen (*Amanita muscaria*, *Boletus edulis*) alle Übergänge.

3. DER AUFBAU

Bei der Ektomykorrhiza umschließt ein Mantel aus Pilzhyphen die jungen, unverkorkten Wurzelenden von Seitenwurzeln der zweiten und dritten Ordnung, die daraufhin keulig anschwellen. Während die Morphologie der mykorrhizierten Wurzel weitgehend unter der Kontrolle der Pflanze liegt wird die Form des Mantels vom Pilz bestimmt. Man kann zwei Hauptgruppen unterscheiden. In der ersten Gruppe können die Hyphen als individuelle Strukturen unterschieden werden und bilden eine lose plektenchymatische oder prosenchymatische Struktur. In der zweiten Gruppe sind die Hyphen miteinander verschmolzen und die einzelnen Strukturen nicht mehr erkennbar (pseudoparenchymatische Struktur) (Smith und Read 1997). Dieser Mantel kann in Anatomie und Dicke schwanken. Er kann aus nur einer Schicht zusammenhängender

Hyphen bestehen oder kann aus zwei Schichten aufgebaut sein, wobei die äußere Schicht dichter ist und die Hyphen frei sind. Die äußersten Zellen können alt oder abgestorben sein. Dann sind sie von Bakterien besiedelt (Foster und Marks 1967). Die Hyphen der inneren Schicht sind durch eine interhyphiale Matrix (Kohlenhydratpolymere) aneinandergeliebt (Strullu 1978). Die Protoplasten der inneren Schicht sind oft deutlicher gefärbt und haben weniger Vakuolen.

Es kann zu einer Elongation der Epidermiszellen des Wirtes kommen, wie zum Beispiel bei der Inokulation von *Eucalyptus camaldulensis* mit *Pisolithus tinctorius*. Allerdings ruft dieser Pilz keine Elongation bei den Epidermiszellen von *Acacia holosericea* hervor (Bâ et al. 1994a). Dies legt den Schluss nahe, dass die Zellenvergrößerung zum Teil vom Wirt kontrolliert werden kann.

Die Hyphen dringen bis in die Interzellularen der Wurzelrinde ein, wobei die Endodermis die Grenze darstellt, und bilden so das Hartigsche Netz. Spezialisierte Hyphen mit ausgedehnter und eingestülpter Plasmamembran bilden komplizierte fächerförmige oder labyrinthartige Verzweigungen, sodass eine möglichst große Oberfläche zwischen den Symbionten ausgebildet ist. Ihre Zellwände sind im Vergleich zu frei lebenden Hyphen in Zusammensetzung und Struktur verändert (Bonfante 2001). Die Zellen bilden mehrere Zellkerne, haben viele Mitochondrien und sind reich an endoplasmatischen Retikulum. Nylund (1980) erkannte, dass das Hartigsche Netz die Plasmodesmen zwischen den Rindenzellen der Wirtspflanze nicht unterbricht, sodass die symplastische Verbindung bestehen bleibt. Das Netz entwickelt sich nur in einer spezifischen Zone nahe der Wurzelspitze. Das legt den Schluss nahe, dass die interzellulare Penetration nur in einem bestimmten Differenzierungsstadium der epidermalen Zellen stattfinden kann (Smith und Read 1997).

Der Pilzmantel verhindert die Bildung sowohl einer Wurzelhaube wie auch der Wurzelhaare und ersetzt letztere funktionell. Die Pilzhyphen dringen in den Boden vor und erschließen ihn wesentlich besser als es durch die Wurzelhaare möglich gewesen wäre. Infizierte Wurzeln wachsen langsamer als nicht infizierte, dafür aber stetig, während die Wachstumsgeschwindigkeit nicht infizierter Wurzeln im zeitlichen Verlauf variieren kann.

Bereits 1885 beschrieb Frank den Einschluss der Kurzwurzeln durch den Pilz. Kurzwurzeln sind Verzweigungen, die von einer Hauptwurzel ausgehen und an die Ausbildung einer Mykorrhiza angepasst sind.

Die kolonisierten Wurzeln befinden sich zum überwiegenden Teil in der Streuschicht des Bodens. Das Myzel wächst durch die Streuschicht durch und bildet Fruchtkörper an der Oberfläche, welche eine große Anzahl von windverbreiteten Sporen entlassen. Jene Wurzeln, die in tiefe Bodenschichten vordringen, zeigen weniger starke Kolonisation.

Die interspezifische Variabilität der Struktur und Funktion von Ektomykorrhizapilzen kann sehr groß sein. Einige Studien konnten zeigen, dass das Ausmaß der intraspezifischen Variabilität so groß sein kann wie die zwischen Arten (Smith und Read 1997).

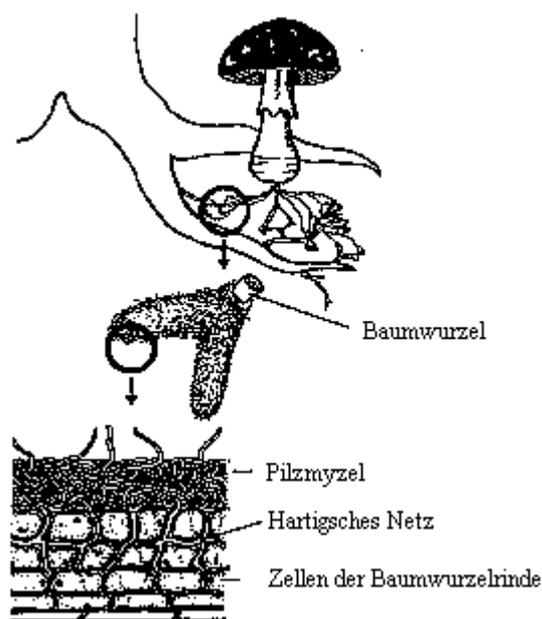


Abb. 2: Ektomykorrhiza (Otto 1994)

4. DIE ENTWICKLUNG

Die Entwicklung der Ektomykorrhiza stellt eine komplexe Abfolge von Entwicklungsstadien dar.

Die Wirtspflanze und ein kompatibler Pilz erkennen einander als potenzielle Partner für eine Symbiose. Der Austausch von Signalen zwischen ihnen führt schließlich zu einem

Kontakt an der Wirtsoberfläche und zur Entwicklung pilzlicher Strukturen im Wirtsgewebe. Diese Signale koordinieren und organisieren die Reaktion von benachbarten Zellen und kontrollieren so bis zu einem gewissen Ausmaß deren Entwicklung. Die Kontrolle dieses Informationsflusses zwischen dem Pilz und der Pflanze ist von besonderer Bedeutung. Die Pilzsporenkeimung, die Chemoattraktion des Myzels durch die Wurzeln, die Anhaftung an den Wirt, das Eindringen in die Wurzeln und die Entwicklung pilzlicher multizellulärer Strukturen in der Wurzel sind von der präzise abgestimmten Signalübermittlung der Wirtspflanze abhängig. Es wird durch eine veränderte Gen- und Proteinexpression gesteuert.

5. DIE ÖKOLOGIE

5.1 DIE MYZELSTRUKTUR

Die Hyphen verschiedener Pilzindividuen können ein anastomoses Netzwerk ausbilden, sodass sie oft von verschiedenen Wirten ausgehend, zu einem Komplex von "Individuen" mit unterschiedlichen Graden der Kooperation verschmelzen (Allen 1991).

Ogawa (1985) unterscheidet auf einem höheren räumlichen Maßstab für Ektomykorrhizapilze drei Myzelformen: den Hexenring, die Matte und den verstreuten Typ. Ein Hexenringmyzel ist ein sich kontinuierlich vergrößernder Hyphenring, der oft einige Bäume umschließt. Diese Ringe können ziemlich alt sein. Der Grad des Austausches an Nährstoffen und an genetischem Material ist spekulativ. Beim Mattentyp tritt das Ektomykorrhizamyzel als eine dominante Schicht einer einzelnen Art auf und bedeckt den Boden auf einer entsprechenden Fläche (z.B. *Suillus*). Der Nährstoffkreislauf einer bestimmten Bodenstelle wird durch den Ausschluss anderer Pilzarten dominiert (Cromack et al. 1979). Der Typ des verstreuten Myzels ist ein Netzwerk, das sich in unregelmäßigen Mustern ausdehnt (*Amanita*, *Boletus*).

Bei den Ektomykorrhizapilzen regeln zwei Hyphentypen die Nährstoffbewegung: die absorbierenden Hyphen und die Rhizomorphen (Allen 1991). Der erste Typ leistet durch Absorption seinen Beitrag. Er besteht aus feinen, stark verzweigten Hyphen, die das Substrat erschließen. Sie absorbieren Nährstoffe, welche aus dem angrenzenden Boden oder der organischen Auflage freigelassen werden. Außerdem scheiden sie

externe Enzyme aus, um das organische Material aufzubrechen (Hadley 1985; Bajwa und Read 1986; Haselwandter et al. 1987) oder um auf andere Weise die Nährstoffverfügbarkeit zu beeinflussen (Graustein et al. 1977). Rhizomorphe sind ein stressresistentes Organ des Pilzes.

5.2 DAS ALTER DES WIRTES

Man kann zwei Lebensstrategien bei Mykorrhizapilzen unterscheiden: r- und K-Strategen. Es zeigte sich, dass Pilze die sowohl früh als auch spät in der natürlichen Sukzession auftreten, unter sterilen Laborbedingungen Mykorrhizen an Setzlingen ausbilden können. Aber nur die Gruppe der "early-stage fungi" konnte unter unsterilen Bedingungen von Basidiosporen ausgehend eine Mykorrhiza mit Setzlingen ausbilden (Deacon et al. 1983, Mason et al. 1984). Pilze, die zu jener Kategorie zählen, findet man auf Flächen früher Sukzessionsstadien, z.B. nach einem Kahlschlag. Sie gehören zu den r-Strategen mit geringer Kohlenstoffanforderung, einem schnellen Myzelwachstum, der Produktion kleiner Sporocarpe und dem Vorkommen auf Böden, deren Nährstoffe vorwiegend im anorganischen Pool liegen (Dighton and Mason 1985). Nur wenige Gattungen zählen zu diesen Pilzen *Laccaria*, *Hebeloma*, *Inocybe* und *Thelephora*.

Die "late-stage fungi" werden für K-Strategen gehalten. Sie brauchen mehr Kohlenstoff, zeigen ein geringeres Myzelwachstum, bilden Hyphenstränge, haben durchschnittlich größere Sporocarpe und wachsen in einer Umgebung, in der die Nährstoffe überwiegend im organischen Pool zu finden sind (Dighton and Mason 1985). Diese können unter unsterilen Bedingungen im Labor von Basidiosporen ausgehend keine Mykorrhiza ausbilden. Aber manche können über mykorrhizierte Wurzeln eines reifen Nachbarn junge Bäume vegetativ besiedeln (Fleming 1984). Die Mehrheit der Pilze zählt zu diesen Strategen z.B. *Paxillus involutus*, alle Arten von *Boletus*, *Russula*, *Lactarius*, *Cortinarius* und *Amanita*.

Um eine Antwort auf die Frage zu bekommen, ob es r- und K-Strategen unter den Pilzen gibt, beobachteten Keizer und Arnolds (1994) in Drenthe, in den Niederlanden die Sukzession von Ektomykorrhizapilzen an Straßenrändern die mit *Quercus robur* bepflanzt wurden. Ein Vorteil dieser Standorte ist, dass alle Bäume gleich alt sind. Die untersuchten Flächen gehörten zu *Hypochaeris radicata*-*Quercus* Gesellschaft, die in einer offenen, trockenen Landschaft mit sandigem, nährstoffarmen Boden zu finden ist.

Die untersuchten Parzellen konnten in drei Alterskategorien eingeteilt werden: junge Bäume (10-20 Jahre), Bäume mittleren Alters (20-50 Jahre) und alte Bäume (50-140 Jahre). Weiters wurden noch zwei weitere Pflanzengesellschaften zum Vergleich herangezogen. Es wurde in einem Zeitraum von drei Jahren die durchschnittliche Anzahl an Sporocarpn pro Zählung und die Dichte einer Art ermittelt. Mit Dichte ist jener Prozentsatz einer Art gemeint, der auf einer Parzelle einer bestimmten Altersklasse gefunden wurde. Das Ergebnis war ein signifikanter Anstieg der Artenzahl mit dem Alter der Wirtspflanze. Es gibt auch Untersuchungen, die zeigen, dass es nach einer Zunahme der Arten in der Initialphase wieder zu einem deutlichen Rückgang an Arten in alten Beständen kommt. Zuerst dehnt sich das Wurzelsystem aus und die Zahl der Arten steigt. Nach 30-40 Jahren ist der Boden völlig mit Feinwurzeln durchzogen. Ab diesem Zeitpunkt kann die weitere Artenzunahme, die bei dieser Untersuchung beobachtet wurde, nur mehr teilweise durch das Wurzelwachstum erklärt werden. Ein weiterer Ansatz für eine Erklärung ist die Einteilung der Pilze in "early-" und "late-stage fungi".

Quercus hat eine Wachstumsphase bis 1000 Jahre, während z.B. *Betula* 100 Jahre Wachstum zeigt. Daher zeigen sich "early-stage fungi" auch häufig bei *Quercus*-Beständen die älter als 20 Jahre sind und bei *Betula* vor allem bis zu einem Alter von jünger als 6 Jahren (Last et al. 1987). Die Dominanz von "early-stage fungi" auf *Quercus*-Bäumen die älter als 10 Jahre sind, könnte auch daran liegen, dass diese Pilze seit der Zeit der Baumschule erhalten blieben (Keizer and Arnolds 1994).

Sie unterteilten die gefundenen Arten nach ihrer Präferenz auf den Parzellen der verschiedenen Alterskategorien. Ich erwähne hier nur jene Arten und Gattungen, die auch in der nachfolgenden Untersuchung der Ethylenproduktion durch Pilze vorkommen: Auf den Standorten mit den Bäumen mittleren Alters waren *Amanita muscaria*, *Boletus edulis* und zwei *Cortinarius*-Arten zu finden. Auf Standorten mit Bäumen mittleren Alters und alten Bäumen wurden *Cortinarius* und *Lactarius* gefunden. Bei den alten Bäumen fand man drei weitere *Amanita*-Arten unter anderem auch *Amanita rubescens*, zahlreiche *Cortinarius*-Arten, *Lactarius* spp. und *Paxillus involutus*. Zu den Arten ohne bestimmter Präferenz gehören *Amanita* sp., vier *Cortinarius*-Arten und *Lactarius* sp.

Keizer und Arnolds (1994) haben Daten von Hintikka (1988) so angeordnet, dass diese bezüglich einer Sukzession in *Pinus sylvestris*-Beständen auf sandigen nährstoffarmen Böden in das selbe Schema passen wie bei ihrer Untersuchung. Eine Art, die vor allem in der Nähe von jungen Kiefern (20-30 Jahre) vorkommt, ist *Suillus luteus*. Bei Kiefern mittleren Alters (30-50 Jahre) findet man *Amanita muscaria* und *Paxillus involutus*. In der Nähe von Bäumen der Altersgruppe von 20-50 Jahren waren auch *Boletus edulis* und *Cortinarius*-Arten zu finden. Bei Bäumen, die älter als 70 Jahre waren, fand man *Suillus variegatus* und eine *Cortinarius*-Art. Pilzarten, die keiner Altersklasse zugeteilt werden konnten waren *Lactarius rufus* und *Suillus bovinus*.

Dies ergibt ein etwas anderes Bild als bei der Untersuchung der *Quercus*-Gesellschaft. Die beiden untersuchten Standorte zeigen nur wenige gemeinsame Arten und diese wiederum zeigen teilweise ähnliche Präferenz wie z.B. *Boletus edulis*, der für ziemlich junge Standorte bis Standorte mittleren Alters typisch ist. Allerdings existieren auch deutliche Unterschiede. *Amanita muscaria* und *Paxillus involutus* sind in vielen jungen Kieferwäldern zu finden, aber unter den Eichen vor allem in mittleren bis alten Beständen. Bei dieser Art der Einteilung zeigt sich, dass sie nicht allgemein gültig ist. Auch die Aussage, dass auf jüngeren Standorten die Sporocarpe kleiner sind, ist nach Meinung der Autoren nicht allgemein gültig. Sie verweisen auf Termorshuizen (1991) der die Sporocarpe mit dem höchsten Gewicht in jungen *Pinus sylvestris*-Beständen (4-14 Jahre) fand. Bei der Untersuchung von Keizer und Arnolds (1994) war die Anzahl der Sporocarpe auf den Standorten mit den Bäumen mittleren Alters höher als auf jenen mit den alten Bäumen, und dort wieder höher als auf jenen mit den jungen Bäumen.

Das Alter des Wirtes allein ist wohl nicht ausschlaggebend für die Entwicklung einer Mykorrhiza. Auch die Bodenfaktoren spielen eine bedeutende Rolle (Mason et al. 1987), sowie die Streuschicht, Deposition von Stickstoff und saurem Regen und Luftverschmutzung. Der hohe Artenreichtum in den alten *Quercus*-Beständen könnte unter anderem auch darauf zurückzuführen sein, dass der Wind durch die offene Lage die Streuschicht abtransportiert hat, außerdem wurde durch das Entfernen der Mahd dem System ein Teil der Nährstoffe entnommen.

Keizer und Arnolds (1994) halten das Konzept der "early" und "late-stage fungi", welches auf physiologischen Charakteristika der Arten aufgebaut ist, für sinnvoll, um die frühen Stadien der Sukzession zu erklären. Allerdings halten sie es nicht für

möglich, damit über einen längeren Zeitraum Aussagen über die Entwicklung unter Feldbedingungen zu treffen. Einige "early-stage fungi" sind zwar auf junge Bäume beschränkt, einige können sich aber auch auf alten Bäumen halten. Manche "late-stage fungi" findet man auch schon auf jungen Bäumen, da manche Keimlinge durch nahe gelegene ältere Bäume von deren "late-stage fungi" kolonisiert werden. Außerdem kann man die Gruppe der "late-stage fungi", die auf einem alten Baum dominant sind, in Gruppen teilen, die wiederum auf verschiedenen alten Wurzeln leben.

Die Autoren Keizer and Arnolds (1994) schlagen folgendes Schema vor:

1. Ektomykorrhizapilze der Innovationsphase. Der Pilz kolonisiert das Wurzelsystem sehr junger Bäume in Abwesenheit von alten Bäumen. Nur ein geringer Grad an Wirtsspezifität.
2. Ektomykorrhizapilze in der Schließungsphase des Baumdaches. Die Pilze wachsen überwiegend auf Standorten mit jungen Bäumen ohne Baumkronenschluss. Mittlere Wirtsspezifität. Z.B. *Suillus luteus*, *Lactarius pubescens*.
3. Ektomykorrhizapilze der Aggradationsphase. Pilze wachsen überwiegend an Standorten um das geschlossene Baumdach. Hoher Grad an Wirtsspezifität. *Cortinarius semisanguineus*, *Boletus edulis*.
4. Ektomykorrhizapilze der späten biostatischen Phase. Pilze, die überwiegend in reifen Ökosystemen wachsen. Hohe Wirtsspezifität. *Amanita rubescens*.
5. Ektomykorrhizapilze der Degradationsphase. Pilze, die an Standorten mit alten Bäumen wachsen.
6. Persistente Ektomykorrhizapilze. Pilze, die von der Innovationsphase bis zur Phase 3 oder 4 vorkommen. Geringe Wirtsspezifität.

Bâ et al. (1994b) fanden heraus, dass die Empfänglichkeit eines Wurzelsystems für eine *Pisolithus* sp.-Infektion wahrscheinlich vom Alter des potentiellen Wirtes abhängt. In ihrem Versuch zeigte erst eine sechs Monate alte Glashauskultur von *Azelia africana* Setzlingen (Caesalpinioideae, ein Baum aus Westafrika) eine reife Physiologie, welche von diesem Pilz erkannt werden konnte. Sie kamen nach Untersuchungen der Mykorrhizabildung des Ektomykorrhizapilzes *Pisolithus* sp. mit *Azelia africana* unter verschiedenen Kultivierungsbedingungen zu diesem Schluss. Hier führte der Pilz zumeist zu einer Reaktion, die der eines pathogenen Befalls der Wirtspflanze gleicht

(Wandverdickung und -einwachsung, Papillenformation). Nur unter einer bestimmten Kultivierungsbedingung kam es zu einer Mykorrhizabildung.

5.3 DIE VORTEILE EINER MYKORRHIZIERUNG

5.3.1 SCHUTZ VOR PATHOGENEN

Der Schutz gegen das Eindringen von Pathogenen dürfte bei einer Symbiose mit Ektomykorrhizapilzen noch wirksamer als bei der arbuskuläre Mykorrhiza sein. Marx (1969a, b) fand heraus, dass Ektomykorrhizen die Etablierung von parasitischen Pilzen auf Bäumen reduzierten. Der Mechanismus scheint klar zu sein. Der Pilz umschließt das Wurzelgewebe und verhindert so physisch das Eindringen schädlicher Organismen.

5.3.2 ERNÄHRUNG

Die Symbiose führt zu einer verbesserten Mineralstoffernährung, unter anderem indem der Pilz durch Abgabe von Protonen die Mineralstoffe in Lösung bringt und so für die Pflanze verfügbar macht und indem seine Enzyme aktiv werden. Auch wird der überwiegende Teil der Wasserversorgung und die verstärkte Stickstoff- und Phosphatanlieferung durch den Humusaufschluss der Pilze bewerkstelligt.

Die verbesserte Mineralstoffernährung von mykorrhizierten Pflanzen könnte indirekt die Photosynthese beeinflussen. Die Photosynthese erhöht sich durch die Kolonisation des Wurzelsystems (Nylund und Wallander 1989). Es ist auch bekannt, dass die Aufnahme von Photosyntheseprodukten durch den Mykorrhizapilz direkt die Kohlenstoffassimilation der Pflanze beeinflusst.

Das Pilzwachstum ist durch reichliche Kohlenhydratzufuhr begünstigt. Die Pilze erhalten vom Wirt zweifellos noch andere organische Verbindungen, die für das Wachstum nötig sind. Da für die Fruchtkörperbildung große Stoffmengen benötigt werden, setzt deren Ausbildung meist erst nach Abschluss des Sprosswachstums in der Speicherphase der Bäume (August bis Oktober) ein.

Tam und Griffiths (1994) haben Keimlinge von *Castanopsis fissa* (Rehd. & Wils.) (Fagaceae) mit sieben verschiedenen Pilzen, von denen man weiß, dass sie Ektomykorrhiza ausbilden können, über ein Myzel inokuliert. *Castanopsis fissa* ist ein immergrüner, schnell wachsender und gegenüber der Bodenart und starkem Regen sehr toleranter Baum. Er kommt von den Tropen bis zu den kühleren Regionen von China

und Japan vor. Die Pilz-Arten waren *Pisolithus tinctorius*, *Cenococcum geophilum*, *Thelephora terrestris*, *Rhizopogon roseolus*, *Hymenogaster* sp., *Scleroderma* sp. und *Pisolithus* sp.. Die ofengetrockneten Keimlinge wurden im Alter von 20 Wochen auf ihren Nährstoffgehalt hin analysiert. Im Vergleich zu den pilzfrei aufgezogenen Kontrollen war der Stickstoffgehalt ebenso wie der Kalziumgehalt niedriger, der Phosphatgehalt war höher. Der Kaliumgehalt zeigte keinen signifikanten Unterschied im Vergleich zu den Kontrollen. Die deutlich erhöhte Phosphataufnahme kann durch die Phosphatase der Ektomykorrhizapilze erklärt werden (Theodoru 1968, 1971, Ho and Zak 1979).

6. DIE VERTEILUNG DER NÄHRSTOFFE

Read et al. (1985) stellten die Vermutung an, dass der Transfer von Nährstoffen einer etablierten Pflanze zu Keimlingen ausschlaggebend für deren Überleben in einer nährstofflimitierten Situation sei. Die Keimlinge könnten mineralische Nährstoffe von einem Mykorrhizapilz, dessen organischer Kohlenstoffkreislauf durch eine andere Pflanze unterstützt wird, erhalten. Der Keimling könnte auch organischen Kohlenstoff durch die Verbindung zu anderen Pflanzen über die Mykorrhiza aufnehmen und so seinen eigenen photosynthetischen Kohlenstoffpool unterstützen. Andersson und Söderström (1996) versuchten dieser Frage nachzugehen. Sie ließen Fichten- und Birkenkeimlinge gemeinsam in einem unsterilen Torf wachsen. Beide Keimlinge waren mit dem Ektomykorrhizapilz *Scleroderma citrinum* kolonisiert und über dessen externes Myzel verbunden. ¹⁵N-markiertes Ammonium wurde ausschließlich dem Pilz als Nahrung angeboten, während entweder die Birke oder die Fichte kontinuierlich mit ¹³C-markiertem CO₂ für 72 Stunden begast wurden. Es stellte sich heraus, dass im Durchschnitt 93% des ¹³C im externen Myzel von der Birke stammte. Außerdem war der ¹⁵N-Transfer durch die Ektomykorrhiza vor allem in Richtung der Birke sehr ausgeprägt. Harley und Smith (1983) argumentierten, dass Pflanzen, die durch ein gemeinsames Mykorrhizanetzwerk verbunden sind, um die von dem Pilz aufgeschlossenen Nährstoffe konkurrieren. Jene Pflanze, die am meisten aus dem Pilz herausholt und am wenigsten in ihn investiert, hat den größten Vorteil. In der Studie von Andersson und Söderström (1996) war es allerdings so, dass jene Pflanze, die dem Pilz am meisten an organischen Kohlenstoff lieferte, den meisten Stickstoff vom Pilz

erhielt. Eine Erklärung könnte sein, dass sich die Birken in einem aktiveren Wachstumsstadium befanden und daher größere Mengen an Stickstoff benötigten. Es ist außerdem möglich, dass die relativ geringe Lichtintensität in diesem Versuch einen Einfluss auf die Allokation des Kohlenstoffs im System hatte.

6.1 DER KOHLENSTOFF

6.1.1 KOHLENSTOFFQUELLE

Mykorrhizabildende Pilze verwenden bevorzugt lösliche Kohlenhydrate als ihre Kohlenstoffquelle. Sie sind aber auch in der Lage komplexe organische Stoffe wie Lignin abzubauen oder CO₂ via Carboxylase zu assimilieren.

Die Abhängigkeit der Mykorrhizapilze von bestimmten Kohlenhydraten wurde getestet, indem man ihre Fähigkeit, auf Nährmedien mit bestimmten Kohlenstoffquellen zu wachsen, untersuchte.

Die häufigsten Kohlenstoffquellen für Mykorrhizapilze sind Glucose und Fructose. Es gibt aber auch Berichte denen zu Folge Mannit, Saccharose und Raffinose beträchtlich die Entwicklung des Myzels von *Tuber melanosporum* (Mamoun und Olivier 1991), *Cenococcum geophilum*, *Rhizopogon roseolus* und *Suillus bovinus* (Giltrap und Lewis 1981) unterstützen können. In dem Experiment von Giltrap und Lewis (1981) war das saccharosehaltige Medium nur schwach gepuffert und der pH lag unter 3. Aufgrund des niedrigen pH-Wertes ist es möglich, dass Saccharose nicht auf enzymatischen Weg hydrolysiert wurde, denn chemische Saccharosehydrolyse findet bereits in großem Ausmaß bei einem pH unter 4 statt (Hampp und Schaeffer 1995). Diese Annahme wird durch Berichte bestätigt nach denen Ektomykorrhizapilze wie *Rhizopogon roseolus* Saccharose nur bei der Zugabe von Glucose nutzen können (Palmer und HacsKaylo 1970; Lamb 1974). Denn durch die Aufnahme von Glucose kommt es zu einer Versauerung des nur leicht gepufferten Nährmediums. Dies führt dann bevorzugt zu einer Hydrolyse von Saccharose. *Amanita muscaria* oder *Hebeloma crustuliniforme* können offensichtlich keinen direkten Gebrauch von Saccharose machen, während sie Glucose und Fructose aufnehmen können (Salzer und Hager 1991). Man fand erst einen Pilz für den es möglich scheint Saccharose direkt zu nutzen: *Laccaria bicolor* (Tagu et al. 2000).

Apoplastische Invertase in den Wirtszellwänden scheint der einzige physiologische Weg zu sein, um Saccharose für die Pilze während der Symbiose verfügbar zu machen. Allerdings ist die Aktivität der sauren Invertase nicht verbunden mit dem Grad der Pilzinfektion.

6.1.2 KOHLENSTOFFSPEICHER

Als Speicher wurden neben Trehalose und Glykogen noch Polyole wie Glycerol, Mannit und Arabit in Mykorrhizen entdeckt (Bevege et al. 1975).

6.1.2.1 Trehalose

Trehalose ist ein nicht reduzierendes Disaccharid aus Glucosebausteinen, ein Kohlehydrat, das vorzugsweise von Pilzen synthetisiert wird.

Die Anwesenheit von Trehalose bei mikrobiellen Interaktionen könnte als Inhibitor des pflanzlichen Metabolismus wirken (Hampp und Schaeffer 1995).

Trehalose war der Hauptanteil an Zucker in herauspräparierten Mykorrhizen von Fichtenbäumen (Niederer et al. 1989). Ihr Gehalt nahm gleichzeitig mit dem Grad der Pilzinfektion zu. Mit anorganischer Phosphordüngung und Lichtentzug, Faktoren die bekannt dafür sind, die Mykorrhizierung zu verringern, nahm er ab. So könnte man Trehalose als Maß für den Grad der Mykorrhizierung der Feinwurzeln heranziehen ähnlich wie Ergosterol und Chitin (Hampp und Schaeffer 1995).

Setzt man Mykorrhizen einer zu niedrigen Temperatur oder Trockenheit aus, erhöht sich die Menge an Trehalose signifikant. Trehalose gilt als ein effektiver Schutz gegen Trockenstress (Crowe et al. 1984).

6.1.2.2 Mannit

D-Mannit ist der wichtigste Zuckeralkohol in Pilzen (Lewis und Smith 1967). Es stellt einen Sammelpool für Kohlenhydrate, Schutz gegen Hitze und Trockenstress dar. Vom Pilz aufgenommene Glucose, die schnell von der Pflanze verwertet werden kann, wird in Trehalose und Mannit transformiert. Diese Formen kann der Pilz transportieren und schnell nutzen, während Pflanzen sie generell nicht verarbeiten können (Lewis und Harley 1965c). So kann der Pilz einen Kohlenhydratgradienten aufbauen.

Ektomykorrhizapilze können aufgrund ihrer bevorzugten Akkumulation von entweder Trehalose oder Mannit differenziert werden (Hampp und Schaeffer 1995). Ascomycota akkumulieren vorzugsweise Mannit, während Basidiomycota

gespeichert wird. In Mykorrhizen wird die Synthese von Trehalose und Glykogen mit Glucosebausteinen durchgeführt, während Fructose hauptsächlich in Mannit umgewandelt wird (Lewis und Harley 1965a,b). Dies hat Konsequenzen für die bevorzugte Kohlenhydratquelle. *Amanita muscaria* und *Hebeloma crustuliniforme* wachsen besser auf Glucose als auf Fructose (Salzer und Hager 1991). Die Glucoseaufnahme ist nur sehr wenig von Fructose beeinflusst, während die Fructoseaufnahme durch die Anwesenheit von Glucose stark konkurriert wird. Die Kohlenhydratunterstützung durch das Wirtsgewebe sollte sich daher in Bezug auf die Art des Pilzpartners ändern.

6.1.3 DER EINFLUSS DER MYKORRHIZIERUNG AUF DEN KOHLENHYDRATPOOL DES WIRTES

In mykorrhizierten Wurzeln von Fichtensämlingen führte die Infektion mit *Amanita muscaria* zu einer Abnahme der reduzierenden Zucker und des Gesamtzuckergehaltes, korrelierend mit dem Grad der Infektion (Rieger et al. 1992). Die Absolutmenge von Saccharose, Glucose und Fructose war in Wurzeln ohne Mykorrhiza um ca. 30% höher. Hierbei war Saccharose sowohl in mykorrhizierten als auch in nicht mykorrhizierten Wurzeln der dominante Zucker. Die Daten, die derzeit existieren, zeigen, dass die Ausbildung einer Ektomykorrhiza mit einer Abnahme löslicher Kohlenhydrate zusammentrifft (Hampp und Schaeffer 1995), während bei der arbuskulären Mykorrhiza das Gegenteil zutrifft.

Unter vergleichbaren Wasserlimitierungen zeigen mykorrhizierte Pflanzen eine höhere Transpirationsrate und einen höheren Blattturgor als Pflanzen, die nicht inokuliert wurden. Die erhöhte Konzentration von löslichen Zuckern in Wurzeln oder Blättern von mykorrhizierten Pflanzen verändert das osmotische Potential dahingehend, dass sie die verringerte Wasserverfügbarkeit des Bodens kompensieren könnten (Hampp und Schaeffer 1995).

In einer etablierten Mykorrhiza ist die Regulation des Pilzwachstums wichtig. Wird die Assimilatextraktion durch den Pilz zu stark, verringert sich die Leistung und die Fitness der Pflanze.

6.1.3.1 Der Transfer von Kohlenhydraten

Dass die Verteilung der Photoassimilate mit der Initiierung und dem Beibehalten einer Mykorrhiza zusammenhängt, ist bekannt. Z.B. Björkmans (1949) Kohlenhydrat-Theorie: Die Zuckerkonzentration in den Wurzeln muss einen bestimmten Schwellenwert überschreiten, bevor eine Mykorrhizierung stattfinden kann.

Die Kohlenstoffallokation in einer Pflanze wird entsprechend der Senke konkurrierender Organe reguliert. Mykorrhizierte Wurzeln stellen durch die Nutzung von Kohlenhydraten für die Speicherung, die Bildung von Biomasse und als Quelle für metabolische Energie des Pilzes eine starke Kohlenstoffsinke dar (Dosskey et al. 1990, 1991).

Die Haupttransportform für Photoassimilate in höheren Pflanzen ist Saccharose (Ziegler 1975; Giaquinta 1983). So weit man bisher weiß, ist das Wachstum von Pilzen auf Saccharose, im Gegensatz zu Fructose und Glucose, sehr gering. Das gibt Grund zu der Annahme, dass pilzliche Zellen entweder kein Transportsystem für Saccharose haben oder keine saccharosehydrolysierenden Enzyme besitzen. Das Wachstum von *Amanita muscaria* und *Hebeloma crustuliniforme* auf Saccharose war erst nach der Zugabe von Invertase möglich (Salzer und Hager 1991). Die Wurzelzellwände enthalten saure Invertase. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass Saccharose im Wurzelapoplasten durch die Wirtsenzyme zu Glucose und Fructose hydrolysiert wird.

Die Aufnahme von Hexosen durch den Pilz ist nicht notwendigerweise energieabhängig. Sie kann entlang eines Konzentrationsgradienten stattfinden. Es gibt Beweise für einen aktiven Transport. Die Aufnahme von Glucose und Fructose in den Protoplasten von *Amanita* hing stark vom intrazellulären ATP/ADP Verhältnis ab. Verluste von ATP durch die Inhibierung von respiratorischer ATP-Bildung führten zu einer signifikanten Abnahme der Aufnahmerate (Chen und Hampp 1993).

6.2 DER STICKSTOFF

Der Stickstoffhaushalt ist bei Pflanzen eng mit dem Kohlenstoffhaushalt verknüpft. Es besteht ein deutlicher Zusammenhang zwischen der Stickstoffversorgung und der Stoffproduktion. Die Energie und das Molekülgerüst für den Stickstoffeinbau stammen aus dem Kohlenstoffmetabolismus, andererseits wird die Syntheseleistung der Pflanze und damit die Stoffproduktion von der Stickstoffaufnahme geregelt. Das Pflanzenwachstum ist daher am häufigsten durch das Stickstoffangebot limitiert (Larcher 1984).

Stickstoff ist eine wichtige Komponente von Proteinen, die enzymatische und strukturelle (Zellwandpolysaccharide) Aufgaben haben, außerdem von Aminosäuren, Nukleinsäuren, Kofaktoren und von vielen sekundären Metaboliten, die verschiedene Funktionen erfüllen, wie z.B. Pflanzenwachstumsregulation (Botton und Chalot 1995).

Die meisten Baumarten wachsen in stickstoffarmen Böden. Es gibt zahlreiche Studien, die zeigen, dass Wirtspflanzen von Ektomykorrhizen einen signifikant höheren Stickstoffgehalt aufweisen als nicht mykorrhizierte Pflanzen (Chalot et al. 1989).

Ektomykorrhizapilze tragen zur Stickstoffernährung ihres Wirtes auf folgende Art und Weise bei: (1) durch die Absorption und die Translokation von Stickstoffkomponenten des Bodens in die Wurzeln und (2) durch die Umwandlung von organischem Stickstoff in eine Form, die schneller von den Wurzeln genutzt werden kann, da Ektomykorrhizapilze sowohl organischen als auch mineralischen Stickstoff nutzen können (Abuzinadah und Read 1986b).

Pilze können Nitrat, Nitrit und Ammonium sowie eine große Anzahl an organisch gebundenem Stickstoff nutzen, sind aber von sich aus nicht in der Lage, atmosphärischen Stickstoff aufzunehmen (Jennings 1995). Jene Pilze, die Nitrat-Stickstoff nutzen, nehmen diese oxidierte Form auf, um sie dann zu reduzieren. Diese Organismen können auch Ammoniumionen nutzen, während nicht alle Ammonium-Nutzer Nitrat verarbeiten können (Jennings 1995).

In einer Studie von Keller (1996) wuchsen alle untersuchten Pilze gut auf Ammonium. Das Wachstum auf Nitrat war eher gering.

6.2.1 DIE NUTZUNG VON ORGANISCHEM STICKSTOFF

Ektomykorrhizen wachsen oft in Bodenschichten, in denen organische Stickstoffverbindungen in großen Mengen vorliegen (Botton und Chalot 1995). Der Erfolg des Wirtes hängt vorwiegend von der Leistung seines pilzlichen Partners ab. Dieser hat eine höhere Fähigkeit Proteine zu assimilieren und Stickstoff in die Pflanze zu transferieren (Abuzinadah und Read 1986a,b). Durch mehrere proteolytische Enzyme sind viele Pilze zur exogenen Proteinspaltung befähigt. Vor allem durch extrazelluläre Proteasen, die von zahlreichen Pilzarten bekannt sind, findet eine enzymatische Degradation der Proteine zu Peptiden und Aminosäuren statt, bevor sie in die Zelle aufgenommen werden können.

El-Badaoui und Botton (1989) haben bei *Cenococcum geophilum* und *Hebeloma crustuliniforme* die extrazellulären Proteasen untersucht. Sie fanden alkalische und saure Proteasen. Folgende Proteine wurden angeboten: das Rinderserum Albumin, Casein, Gelatine und Cytochrom c. Bei diesen zwei Pilzen haben die Autoren die Entdeckung gemacht, dass Gelatine ein besserer Induzierer der Proteasen ist als Casein oder BSA. Beide Arten zeigten eine deutlich höhere Induzierbarkeit bei Proteinen, die aus der Streu extrahiert wurden. Dies lässt darauf schließen, dass die Pilze an die Degradation natürlich vorkommender Proteine des Bodens besser angepasst sind als an kommerzielle Proteine, die in der Rhizosphäre üblicherweise nicht anzutreffen sind. Es zeigte sich sogar, dass *Amanita rubescens* und *Lactarius subdulcis*, die normalerweise mit den organischen Horizonten assoziiert sind, eine größere Fähigkeit besitzen Proteasen zu produzieren als *C. geophilum* und *H. crustuliniforme*, welche vor allem in mineralischen Horizonten leben (El-Badaoui und Botton 1989).

Im Allgemeinen führt ein Gemisch von Aminosäuren zu einem schnelleren und größeren Wachstum als jede Aminosäure für sich alleine (Griffin 1994).

6.2.2 DIE AUFNAHME UND ASSIMILIERUNG VON ANORGANISCHEM STICKSTOFF

In Böden mit hohem organischen Gehalt herrschen teilweise Carboxylgruppen vor. Dies führt zu einem sauren pH. Unter diesen Umständen ist die Nitrifikation gehemmt und Ammonium ist die Hauptform des mineralischen Stickstoffes (Botton und Chalot 1995). Aber auch in Böden in denen Nitrifikation stattfindet, liegt das NH_4/NO_3 -Verhältnis

ungefähr bei 10:1 (Carlyle 1986). Daher ist es nicht weiters verwunderlich, dass viele Waldbäume und Ektomykorrhizapilze Ammonium als ihre Stickstoffquelle nutzen (Botton und Chalot 1995). Berichte, dass einige Pilze Ammonium nicht aufnehmen können, dürfte in manchen Fällen auf die Versauerung des Mediums zurückzuführen sein. Wird Ammonium als Ammoniak in den Pilz transportiert, während das H^+ -Ion zurückgelassen wird, sinkt der pH-Wert des Mediums möglicherweise unter die Toleranzgrenze des Pilzes (Griffin 1994).

In einer vergleichenden Studie von vier Ektomykorrhizapilzen konnten France und Reid (1984) ein höheres Trockengewicht von *Cenococcum geophilum* und *Thelephora terrestris* auf Ammonium als auf Nitrat ernten. Die umgekehrte Version fanden sie bei *Pisolithus tinctorius* während *Suillus granulatus* auf beiden Ionen gleich gut wuchs. Dies reflektiert deren Vorkommen im Waldökosystem. *Cenococcum geophilum* und *Thelephora terrestris* werden vor allem auf Böden mit hohem organischem Gehalt gefunden, *Pisolithus tinctorius* wächst charakteristischerweise in wärmeren Ökosystemen, wo Nitrifikation vorherrscht und *Suillus granulatus* kommt entlang eines breiten Gradienten vor (Read et al. 1989).

6.2.2.1 Prozesse der Aufnahme

Der Transport von NH_4^+ ist in seiner initialen Phase ein passiver Prozess entlang einer elektrischen Potentialdifferenz quer durch die Membran. Durch die Funktion der Protonenpumpe wird das Potential erzeugt, das zu einem davon abhängigen Uniport führt (Kleiner 1981). ATP-Moleküle werden durch ATPase in ADP und anorganisches Phosphat gespalten und hierdurch Protonen auf die andere Seite der Membran gepumpt. Dadurch wird ein Protonengradient errichtet. Die Kinetik aktiver, konzentrationsabhängiger NH_4^+ -Aufnahme wurde an einigen krautigen Pflanzenarten untersucht. Es scheint so zu sein, dass es eine zweite Phase der Aufnahme gibt, welche auf niedrige Temperatur und metabolische Inhibitoren sensitiv reagiert. Diese repräsentiert die aktive Aufnahme von NH_4^+ (Sasakawa und Yamamoto 1978). In Pilzen ist es wahrscheinlich, dass der NH_4^+ -Transport durch einen spezifischen Carrier stattfindet, da es zu Sättigungserscheinungen kommen kann.

Die NO_3^- -Aufnahme durch Pflanzen ist ein energieverbrauchender Prozess und wird durch die Inhibitoren der RNA- und Proteinsynthese (Tomkins et al. 1978), so wie von Inhibitoren der Respiration, der oxidativen Phosphorylierung (Rao und Rains 1976)

eingeschränkt. Dieser aktive Transport scheint ebenfalls durch eingebaute Membran-Carrier stattzufinden.

Die Raten der Ammonium-Aufnahme in mykorrhizierten und nicht-mykorrhizierten Waldbäumen sind höher als die der Nitrat-Aufnahme. Holzpflanzen absorbieren im Vergleich zu Mykorrhizapilzen NH_4^+ und NO_3^- in geringeren Raten. Aber alle Versuche wurden mit Stickstoffkonzentrationen durchgeführt, die weit über den natürlich vorkommenden Mengen liegen (Botton und Chalot 1995).

6.2.3 STICKSTOFFMETABOLISMUS

Aufgrund der Vielfältigkeit an Verbindungen, die genutzt werden, ist ein kompliziertes metabolisches Netzwerk zur Optimierung der Aktivität des Pilzes notwendig (Griffin 1994).

Ammonium muss als eines der zentralen Bestandteile im Stickstoffmetabolismus durch assimilatorische Reaktionen aus den aufgenommenen Nährstoffen gewonnen werden. Dies ist eine katabolische Reaktion. Jenen Vorgang, der von Ammonium zum primären Metaboliten für Wachstum und Entwicklung führt, kann man als anabolisch betrachten (Griffin 1994).

6.2.3.1 Stickstoffkatabolismus

Der Stickstoffkatabolismus beinhaltet die Zerlegung von organischen Stickstoffverbindungen und die Nitratreduktion zu Ammoniak.

6.2.3.1.1 Reduktion von Nitrat zu Nitrit

Der erste Schritt in der assimilatorischen Reduktion von NO_3^- wird durch den Enzymkomplex der Nitratreduktase, einem Molybdoflavoprotein, katalysiert (Abb. 3). Das Enzym katalysiert die Reduktion von NO_3^- zu NO_2^- durch die Reduzierung von Pyridinnukleotiden.

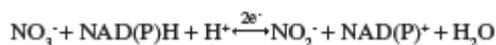


Abb. 3: Reaktionsschema der Umwandlung von Nitrat zu Nitrit (nach Botton und Chalot 1995).

Die Nitratreduktasen von Pilzen sind NADPH-spezifisch und substratinduziert.

Es wird generell angenommen, dass die Nitratreduktion der limitierende Schritt in der Stickstoffassimilation ist (Botton und Chalot 1995).

Normalerweise erfährt die Nitratreduktase durch Ammonium eine Repression, es wird also bei einem gemeinsamen Angebot von Ammoniumnitrat (NH_4NO_3) Ammonium bevorzugt aufgenommen (Griffin 1994).

6.2.3.1.2 Reduktion von Nitrit zu Ammonium

Das Enzym, welches für die Reduktion von Nitrit zu Ammonium verantwortlich ist, ist die Nitritreduktase (Abb. 4). Sie katalysiert die gesamte Reaktion.

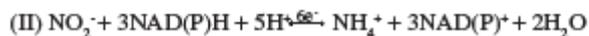
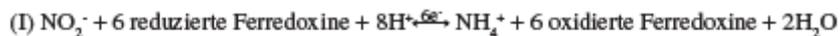


Abb. 4: Die zwei möglichen Reaktionsschemata der Umwandlung von Nitrit zu Ammonium (nach Botton und Chalot 1995).

Einer der Hauptunterschiede zwischen pflanzlicher und pilzlicher Nitritreduktase liegt in ihrer Spezifität für den Elektronendonator. Das Pflanzenenzym in der photosynthetischen Zelle akzeptiert Elektronen von reduziertem Ferredoxin, während in nicht photosynthetisch aktiven Organismen, also solchen wie Pilzen, das Enzym Pyridinnukleotid als Elektronendonator nutzt und generell eine Präferenz für NADPH zeigt (Botton und Chalot 1995).

6.2.3.2 Stickstoffanabolismus

Stickstoffanabolismus bedeutet Nukleinsäurebiosynthese so wie die Bildung von essenziellen Monomeren für Proteine. Ammonium kann direkt durch die Wurzeln absorbiert werden oder durch den Katabolismus von Nitrat, der Harnstoffassimilation von Proteinen, Nukleinsäuren oder anderen stickstoffhaltigen Verbindungen, die für den Pilz verwertbar sind, bereitgestellt werden (Griffin 1994). Aminosäuren und Purin oder Pyrimidin können vielleicht direkt genutzt werden, aber auch sie müssen für die Bereitstellung von Ammonium für die Entwicklung von anderen Metaboliten abgebaut werden (Griffin 1994).

6.2.3.2.1 Wege der Ammonium-Assimilation

Die Ammonium-Assimilation nimmt eine zentrale Rolle im Stickstoffkreislauf der Pflanze ein.

Die Inkorporation von Ammonium in organische Verbindungen (Stickstoffassimilation) wird in Pilzen und höheren Pflanzen durch zwei Systeme bewerkstelligt:

(1) Durch die Glutamat-Dehydrogenase (GDH), die das primäre NH_4^+ -assimilierende Enzym in den meisten Pilzen ist (Pateman und Kinghorn 1976). Sie spielt eine

Schlüsselrolle im Stickstoffmetabolismus und ist ein Kreuzungspunkt für die Nutzung von Kohlenstoff und Stickstoff (Abb. 5). Sie katalysieren gegenläufige Reaktionen.

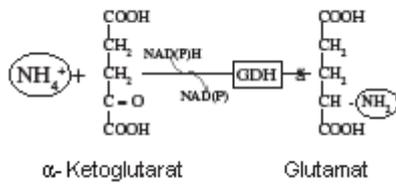


Abb. 5: Die reversible Umwandlung von α -Ketoglutarat in Glutamat katalysiert durch NAD- und die NADP-Glutamatdehydrogenase (GDH) (nach Botton und Chalot 1995).

(2) Durch die kombinierte Reaktion von Glutamin-Synthetase (GS) und Glutamat-Synthase (GOGAT), die auch der primäre Weg der NH_4^+ -Assimilation in Wurzeln und photosynthetischen Geweben von höheren Pflanzen ist (Oaks und Hirel 1985). Der GS-GOGAT-Zyklus beinhaltet zwei Reaktionen (Abb. 6). Ammonium wird in Glutamin inkorporiert und die Amidgruppe von Glutamin wird zu α -Ketoglutarat transferiert. Diese zwei Reaktionen bilden zwei Moleküle Glutamat und benötigen sowohl ATP als auch NADPH. Durch den ATP-Verbrauch ist dieser Weg energetisch aufwendiger. Glutamin-Synthetase (GS) katalysiert die Inkorporation von Ammonium in die Position von Glutamin (Abb. 6).

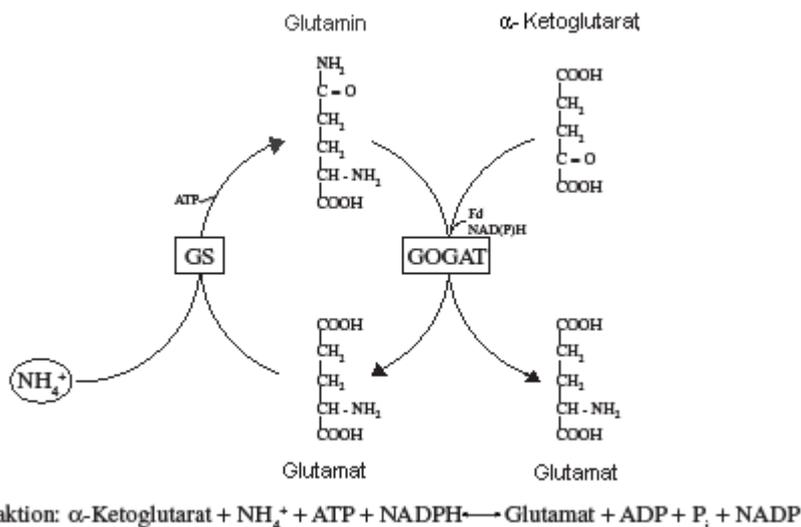


Abb. 6: Die durch Glutamin-Synthetase (GS) und Glutamat-Synthase (GOGAT) katalysierte Ammoniumassimilation (nach Botton und Chalot 1995).

Das Nettoresultat einer kombinierten Reaktion von GS und GOGAT ist die Synthese von Glutamat aus Ammonium und α -Ketoglutarat. Diese kombinierte Aktion wird als GS-GOGAT-Zyklus oder einfach als Glutamat-Synthese-Weg bezeichnet.

6.2.3.2.2 Neuverteilung von Stickstoff aus Glutamat und Glutamin

Die Inkorporation von NH_4^+ in Aminosäuren erfolgt durch schrittweise Reaktionen (sehr oft Transaminierung), in denen die Aminogruppe $-\text{NH}_2$ in andere Metabolite transferiert wird und somit andere Aminosäuren oder Aminokomponenten geformt werden.

Die Transaminierung wird durch die Enzyme Aminotransferase oder Transaminase katalysiert, die den Transfer der Aminogruppe einer Aminosäure zur Ketogruppe einer Ketosäure katalysieren.

Alanin und γ -Aminobuttersäure (GABA) wird oft in Wurzeln höherer Pflanzen wie auch in Pilzen und in Ektomykorrhiza-Assoziationen, als eine Komponente des Stickstoffspeichers akkumuliert (Chalot et al. 1990). GABA wird durch die Decarboxylierung von Glutamat in einer durch Glutamat-Decarboxylase katalysierten Reaktion gebildet. Sie kann aber auch durch Transaminierung entstehen. Die Transaminasereaktion ist reversibel. In Ektomykorrhizapilzen ist der Metabolismus von GABA noch nicht genau untersucht.

Glutamin spielt eine Schlüsselrolle im Stickstoffkreislauf. Es stellt Stickstoff für die Biosynthese verschiedener metabolischer, stickstoffhaltiger Zwischenprodukte wie Glutamat und Asparagin bereit.

Der Alternativprozess für den Glutamin-Katabolismus führt über die ω -Amidase. Die Aktivität von ω -Amidase scheint unter den Pilzen weit verbreitet zu sein. Auf diesem Weg wird Glutamin durch die katalytische Aktivität von Glutamin-Aminotransferase transaminiert, um verschiedene Aminosäuren und α -Ketoglutaramate zu gewinnen. Anschließend wird das α -Ketoglutaramat durch ω -Amidase zu α -Ketoglutarat und Ammonium hydrolisiert. Das frei werdende Ammonium wird durch NADP-GDH und den GS-GOGAT-Zyklus reassimiliert. Als ein Ergebnis dieses Zykluses wird Glutamin kontinuierlich auf Kosten von Kohlenstoffgerüsten, Reduktionskraft und ATP resynthetisiert. So ein Zyklus ist notwendig, um den optimalen Kohlenstofffluss von Kohlenhydraten zu bewahren (Hernandez und Mora 1986).

6.2.3.2.3 Synthese von Aminosäuren

Zahlreiche Studien, basierend auf der Akkumulation von Aminosäuren und deren Maß an ^{15}N -Anreicherung, zeigten, dass die vorrangigen Senken für absorbierten Stickstoff Glutamin, Glutamat und Alanin sind (Martin et al. 1986; Finlay et al. 1988; Chalot et al. 1990). Einige Studien zeigten die Akkumulation von großen Mengen an Glutamatderivaten wie γ -Aminobuttersäure (GABA) und Aspartatderivaten, wie Asparagin, Citrullin und Arginin (Chalot et al. 1990).

6.2.3.2.4 Der Transfer von Aminosäuren zwischen den Symbionten

Es ist schwierig, Beweise von Aminosäuretransfer über das Mykorrhizainterface zu finden. Aufgrund der Ergebnisse, die zur Verfügung stehen, kann man den Stickstoffassimilationsweg auf der Basis, wie die Enzyme zwischen dem Pilz und der Wirtspflanze verteilt werden, in zwei Hauptgruppen unterteilen. In der ersten Gruppe, repräsentiert durch Buchen-Ektomykorrhizen und Assoziationen zwischen Eukalyptus und *Laccaria laccata*, wird das pilzliche NADP-GDH unterdrückt. In der zweiten Gruppe, vertreten durch Fichten-Ektomykorrhizen und Assoziationen zwischen Eukalyptus und *Hebeloma westraliense*, bleibt das pilzliche NADP-GDH wirksam. Das hat viele Einflüsse auf den Transportmechanismus am symbiontischen Interface (Botton und Chalot 1995).

Die Ausbildung einer Ektomykorrhiza modifiziert die Biosynthese und die Verteilung von N-assimilierenden Enzymen in der Pflanze und im Pilz. Alle Informationen weisen darauf hin, dass der Level der stickstoffassimilierenden Enzyme im Pilz durch die Art der Wirtspflanze beeinflusst wird.

6.2.3.2.5 Die Regulation der Proteinsynthese

Es stellt sich immer häufiger die Frage, wie sich die Genexpression während der Ektomykorrhizadifferenzierung verändert.

Einer der ersten Versuche war die Untersuchung von Proteinmustern während der Formation der Symbiose in *Eucalyptus globulus* (Hilbert und Martin 1988). Die Mykorrhizabildung wurde an lateralen Wurzeln induziert. Die mykorrhizierten Wurzelspitzen wurden über mehrere Wochen gesammelt. Ein Proteinprofil von frei lebenden Myzelien, nicht mykorrhizierten Wurzeln und Ektomykorrhizen wurde durch eine zweidimensionale Polyacrylamidgel-Elektrophorese (2-D PAGE) erstellt, ab dem Zeitpunkt, an dem sich ein dichter Pilzmantel entwickelt hatte. Man fand zwar große

quantitative Unterschiede in der Proteinsynthese, aber kaum qualitative. Die meisten Änderungen fanden durch eine Abnahme (down-regulated polypeptids) oder eine Zunahme (up-regulated polypeptides) in der Proteinkonzentration statt, im Vergleich zu den freilebenden Partnern. Zumeist handelte es sich um eine starke Abnahme der in frei lebenden Partnern angehäuften Polypeptide, da sie bei der Ektomykorrhiza wohl keine Funktion mehr hatten. Von 520 untersuchten Polypeptiden gab es nur zehn, die ausschließlich in der Symbiose gebildet wurden, sogenannte Ektomykorrhizine oder symbiosegebundene (symbiosis-related, SR) Proteine. Diese Ektomykorrhizine konnten auch bei anderen Untersuchungen nachgewiesen werden (Hilbert et al. 1991). Die Änderung der Proteinsynthese ist nicht nur auf späte Entwicklungsstadien der Mykorrhiza beschränkt, sondern schon lange, bevor es zu einer anatomisch erkennbaren Differenzierung kommt, beweisbar. Eine Untersuchung von markierten Proteinen durch in vivo Inkorporation von [³⁵S]Methionin durch inokulierte Wurzeln und Ektomykorrhiza zeigte, dass eine verringerte Akkumulation von down-regulated Polypeptiden durch eine fehlende Synthese auftritt. Es kam zu keiner Inkorporation der markierten Aminosäure. Andererseits war die Ektomykorrhizinmarkierung sehr stark, was ein deutlicher Hinweis darauf ist, dass die aktuelle Proteinbiosynthese vor allem für die SR herangezogen wird (Hilbert et al. 1991).

Die Entwicklung der Symbiose führt zu einer Veränderung schon während der frühen initialen Phase der Proteinbiosynthese. Ektomykorrhizinbiosynthese und Veränderungen in den Polypeptidmustern wurde nicht bei Eukalyptuswurzeln, welche mit einem inkompatiblen *Pisolithus tinctorius*-Isolat in Berührung kamen, beobachtet (Hilbert et al. 1991). Dies zeigt den selektiven Charakter dieser Veränderung in der Proteinsynthese (Martin und Tagu 1995).

Die weiteren Studien von Martin und Tagu (1995) bestätigten die vorausgegangenen Ergebnisse. Sie zeigten, dass Veränderungen der Wurzelmorphologie verbunden mit der Entwicklung einer Mykorrhiza von Veränderungen in der Proteinzusammensetzung begleitet werden (Hilbert und Martin 1988) und dass diese Veränderungen zum Zeitpunkt des Kontaktes zwischen den Partnern, lange bevor sich eine funktionelle Ektomykorrhiza formiert, beginnt (Hilbert et al. 1991). Folgende Schlussfolgerungen ziehen die Autoren aus dieser Studie: (1) Die Entwicklung in der Symbiose beinhaltet eine Verlagerung in der Synthese einiger bekannter Pflanzen- und Pilzproteine. (2)

Proteine, die nur in symbiontischem Gewebe anwesend sind, lassen darauf schließen, dass es ein spezifisches Programm für Genexpression in den Symbionten während der Mykorrhizaentwicklung gibt.

Die Rolle der up- und down-regulated Proteine und der Ektomykorrhizine für die Mykorrhizadifferenzierung muss noch festgestellt werden. Die Synthese einiger Ektomykorrhizine und up-regulated saurer Polypeptide ist direkt mit der initialen Kolonisation der Wurzeln verbunden. Dies lässt auf deren Rolle in der Morphogenese in der Symbiose schließen. Man kann davon ausgehen, dass viele der Polypeptide Strukturproteine sind (Martin und Tagu 1995).

Manche Ektomykorrhizine könnten von pilzlichen oder pflanzlichen Genen stammen, welche normalerweise Proteine verschlüsseln, die in nicht symbiontische Prozesse involviert sind, wie z.B. Fruchtkörperbildung des Pilzes oder der Pflanze. Das heißt, manche Ektomykorrhizine sind keine echten symbiosespezifischen Proteine.

6.3 PHOSPHOR

Ein großer Teil des Phosphors in jenen Bodenhorizonten, in denen die Ektomykorrhiza wächst, liegt in organischer Form vor (Harrison 1983). Er kann als Phosphomonoester oder Phosphodiester vorliegen, wobei hier besonders die Nukleinsäuren und die Phospholipide hervorzuheben sind. Der Pilz kann Phosphomonoesterase bilden. Weniger häufig liegt Phosphor in löslicher anorganischer Form (P_i , inorganic phosphorus) oder in unlöslicher Form vor. Die Produktion von Phosphatasen, die P aus organischen Quellen lösen können, ist wichtig. Der Pilz bildet umso mehr Phosphatase je weniger verfügbarer P_i vorliegt. Auch die Produktion von Protonen und organischen Anionen, die den chemischen Verwitterungsprozess vorantreiben, ist wichtig. Bei einigen Studien wurde durch das Ausscheiden von Säuren Phosphor in Lösung gebracht. Dies könnte aber durch andere Mikroorganismen, die an der mykorrhizierten Oberfläche leben, geschehen sein (Smith und Read 1997).

Garrec und Gay (1978) analysierten die Mykorrhizen von *Pinus halepensis* und fanden den meisten Phosphor im Pilzmantel und in der Region des Hartigschen Netzes, während die Konzentration im Pflanzengewebe niedriger war. Bei Untersuchungen von mykorrhizierten und nicht mykorrhizierten Wurzeln von Birken und Fichten in vivo durch Gerlitz und Werk (1994) zeigte sich bei elektronenmikroskopischen Aufnahmen,

dass Phosphatgranulate im Mantel der Ektomykorrhiza zu finden waren. Deren Konzentration nahm bei externer Phosphatzufuhr ebenfalls zu (Grellier et al. 1989). Smith und Read (1997) gehen davon aus, dass diese Granulate (Ca^{2+} und P) ein Artefakt sind. Sie nehmen an, dass Phosphor als lösliches Polyphosphat in relativ kurzen Ketten mit K^+ assoziiert vorliegt und so in die Hyphen und in das Hartigsche Netz transportiert wird. Bei Untersuchungen mit Röntgenstrahlen von Bücking und Heyser (1999) von mehreren Ektomykorrhizapilzen fanden sie auch in lebenden Hyphen Einschlüsse in der Vakuole, Polyphosphatgranulate in denen sie hohe Konzentrationen von K fanden. Es scheint wahrscheinlich, dass P_i als H_2PO_4^- aufgenommen wird. Es ist ein aktiver Transport. Der Pilz synthetisiert kurzkettiges Polyphosphat und speichert es in der Vakuole, sodass die Konzentration von P_i im Zytoplasma relativ gering bleibt.

DER MYKORRHIZAPILZ UND DIE PHYTOHORMONE

Am Anfang dieser Arbeit wurde die Frage gestellt, ob Ektomykorrhizapilze Ethylen in solch großen Mengen produzieren können, dass auch ihre Wirtspflanze dadurch beeinflusst wird.

Die folgenden Kapitel geben eine Übersicht über die verschiedenen Hormone und gehen der Frage nach, wer denn nun eigentlich wen mit welchen Hormonen beeinflusst. Gleich vorweg, eine eindeutige Antwort gibt es noch nicht. Da wir noch immer wenig darüber wissen sind Angaben über die Regulation und Biologie von Mykorrhizen spekulativ, vor allem auch im Falle von Phytohormonfunktion (Beyrle 1995).

Phytohormone sind natürlich auftretende Gruppen von organischen Substanzen, die in geringer Konzentration die verschiedenen Stadien des Pflanzenwachstums wie Zellelongation, Zellteilung, Gewebsdifferenzierung und apikale Dominanz steuern. Sie treten in allen blühenden Pflanzen und Gymnospermen auf. Die Phytohormone regulieren das Pflanzenwachstum und die Entwicklung und alle wurden auch in Mikroorganismen gefunden (Tudzynski 1997). Die wichtigsten Klassen sind: Auxine, Gibberelline, Cytokinine, Abscisine und Ethylen.

Bald nach der Entdeckung dieser chemischen Substanzen wurde deren Beteiligung an der Etablierung und Funktion von Mykorrhizen vermutet.

Ein generelles Problem, welches sich bei der Frage nach der Rolle von Phytohormonen für die Funktion und Biologie von Mykorrhizen stellt, ist ihr allgegenwärtiges Auftreten in den Pflanzen und in der Rhizosphäre. Welche der vorliegenden Hormone stammen vom Symbiont mit der Absicht den Partner zu beeinflussen, und welche sind als Antwort auf die Kolonisierung durch Mykorrhizapilze produziert worden (Beyrle 1995)? Unter natürlichen Bedingungen sind Pflanzenwurzeln einer Reihe von möglichen phytohormonproduzierenden Mikroorganismen ausgesetzt. Die meisten sind saprophytische Bodenorganismen, die ihren Lebenszyklus in Abhängigkeit von der Pflanzenwurzel vollenden. Sie können ihre Population in der Anwesenheit von Pflanzenwurzeln stark vergrößern, da sie von Wurzelexudaten und anderen Pflanzenabfällen, wie absterbende Zellen, profitieren (Beyrle 1995).

Auf der einen Seite beeinflussen Wachstumshormone in den Wurzeln und in deren Exudaten den Metabolismus und das Wachstum von Pilzen. Auf der anderen Seite

beeinflussen pilzliche Hormone die Wurzelmorphologie, metabolische Vorgänge und das Wachstum der Pflanze (Gogala 1991).

1 DIE PHYTOHORMONE

Die Regulation der Entwicklungsprozesse der höheren Pflanzen erfolgt durch die Phytohormone schon in geringer Konzentration. Sie werden in bestimmten Geweben der Pflanze gebildet und von dort zu ihren Wirkungsorten transportiert. Die Definition der Hormone erfordert, dass Produktion und Wirkungsort voneinander entfernt liegen, allerdings sind Hormone zum größten Teil wenig organ- und wirkungsspezifisch, und werden oft schon am Bildungsort aktiv oder werden nur über sehr kurze Strecken durch Diffusion transportiert, was streng genommen der Definition eines Hormons widerspricht.

Durch das komplexe Hormonsystem werden die verschiedenen Wachstums- und Entwicklungsvorgänge teils antagonistisch, teils synergistisch beeinflusst. Die Wirkung hängt allerdings nicht allein von der absoluten Hormonkonzentration in dem betreffenden Gewebe oder Organ ab, sondern auch vom Mengenverhältnis der verschiedenen Hormone zueinander. Auch können die betreffenden Zellen und Gewebe in ihrer Hormonempfindlichkeit, möglicherweise durch Änderungen der Anzahl und/oder der Bindungsaffinität spezifischer Hormonrezeptoren, variieren (Nultsch 1986).

1.1 AUXINE

Die wichtigste natürlich vorkommende Vertreterin ist die β -Indolylessigsäure (IES; engl. indole acetic acid, IAA) (Abb. 7). Zu dieser Gruppe gehören zahlreiche Verbindungen, die sich teils ebenfalls vom Indol, teils aber auch von anderen Grundkörpern ableiten. Darüber hinaus sind weitere Substanzen mit Auxincharakter gefunden worden, deren chemische Struktur noch nicht geklärt ist. Schließlich sind den Auxinen auch gewisse synthetische Wuchsstoffe zuzurechnen, die, wie etwa die 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure, in höheren Konzentrationen das Wachstum hemmen, weshalb sie zur Unterdrückung unerwünschten Pflanzenwachstums, z. B. als Unkrautbekämpfungsmittel (Herbicide), eingesetzt werden.

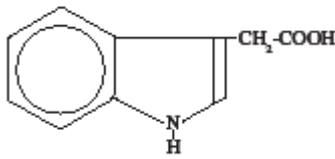


Abb. 7: Indolylessigsäure (IAA)

1.1.1 AUXINE IN HÖHEREN PFLANZEN

1.1.1.1 Wirkung

Auxine fördern in geringen Konzentrationen ($<10^{-6}\text{M}$) das Streckungswachstum von Sprossen und hemmen das Längenwachstum der Wurzeln. Darüber hinaus verursacht die IAA jedoch noch andere Effekte. Sie reguliert im Zusammenspiel mit anderen Phytohormonen die Zellteilungsaktivität, z.B. im Kambium und in Gewebekulturen, beeinflusst den Blatt- und Fruchtfall und ist die stoffliche Ursache der Apikaldominanz (Nultsch 1986).

Auxine sind primär nicht nach ihrer chemischen Struktur, sondern nach ihrer Wirkung definiert (Sitte et al. 1991)

Im Hinblick auf die Vielfalt der durch die IAA beeinflussten Prozesse ist von vornherein zu erwarten, dass sich ihre Effekte nicht auf einen einzigen Mechanismus zurückführen lassen.

1.1.1.2 Vorkommen

Die IAA wird hauptsächlich in embryonalen Geweben (Meristeme, Embryonen) sowie andererseits in photosynthetischen Organen (Laubblättern) synthetisiert. Aber auch in Speichergeweben (z.B. Endosperm, Keimblätter), in Koleoptilen und im Pollen kann IAA reichlich vorhanden sein (Sitte et al. 1991).

1.1.1.3 Transport

IAA wird vom Ort ihrer Entstehung zu ihren Wirkungsorten transportiert. Bei diesem Transport ist die IAA offenbar an niedermolekulare Trägermoleküle oder an Proteine gebunden. Solche Verbindungen werden vor allem bei IAA-Überschuss synthetisiert und dienen wahrscheinlich auch als IAA-Speicher, aus denen das Auxin bei Bedarf freigesetzt, und somit der aktive Hormonspiegel kontrolliert werden kann. Dies gilt z.B. für den IAA-Inositolester, möglicherweise trifft dies auch für andere Auxine zu.

Die IAA kann sowohl im Phloem, in verschiedene Richtungen, als auch im Parenchym, von Zelle zu Zelle transportiert werden. Im ersten Fall ist der Transport nicht polarisiert

und nur nach dem Bedarf gerichtet. Im zweiten Fall verläuft sie polar in den Sprossachsen, Blättern und Koleoptilen basipetal. Dieser polare basipetale Transport ist vom Stoffwechsel abhängig, während der viel geringere akropetale (zur Sprossspitze gerichtete) IAA-Transport eine reine Diffusion ist (Sitte et al. 1991).

An dem polaren, energiebedürftigen Transport sollen spezifische Carrier (Auxinpermeasen) im Plasmalemma beteiligt sein. Ob die Aufnahme in die benachbarte Zelle ebenfalls aktiv ist, ist noch unklar.

1.1.2 DIE PRODUKTION DURCH DEN PILZ

Auxine werden von einer großen Anzahl von pilzlichen Pathogenen und Endophyten produziert (Tudzynski 1997) (Tab. 2). Viele Schäden an Pflanzen, hervorgerufen durch Pilze, sind mit einer Erhöhung der Auxinkonzentration im infizierten Gewebe verbunden.

Es gelang aus der Kultur von *Acremonium roseum* ein neues pilzliches Auxinderivat zu isolieren und dessen Struktur zu identifizieren (Yoshida und Sassa 1990). Diese Verbindung ist das erste Beispiel eines Arabitol-gebundenen Auxinderivats eines Pilzes. Dieses Auxin zeigt eine starke Pflanzenwachstumshemmung (Tudzynski 1997).

Der Ektomykorrhizapilz *Laccaria laccata*, der häufig bei Koniferen des pazifischen Nordwestens vorkommt, produziert sowohl IAA als auch Cytokinine (Ho 1987b). Eine Verlagerung der Balance zwischen den zwei Phytohormonen könnte eine bemerkenswerte Veränderung der Antwort der Pflanzenmorphologie und der Reaktion auf Umweltstress herbeiführen. Isolate von *Laccaria laccata* unterscheiden sich signifikant sowohl in ihrer Produktion von IAA als auch von Cytokinin. Daher können verschiedene Isolate des Pilzes sehr verschiedene Wurzel/Spross-Verhältnisse im Wirt hervorrufen.

Tab. 2: Ektomykorrhizapilze, die freie Auxine und auxinähnliche Verbindungen produzieren können (nach Beyrle 1995, verändert).

Pilz	Phytohormone	Quelle
<i>Amanita caesaria</i>	IAA	Ulrich (1960)
<i>Amanita frostiana</i>	IAA	Ulrich (1960)
<i>Amanita muscaria</i>	IAA	Ek et al. (1983)
		Ulrich (1960)
	Auxin	Rudawska (1980,1982)
		Strzelczyk und Pokojaska-Burdziej (1984)
		Strzelczyk und Pokojaska (1989)
<i>Amanita rubescens</i>	IAA	Ulrich (1960)
<i>Boletus badius</i>	IAA	Ek et al. (1983)
		Ulrich (1960)
<i>Boletus bovinus</i>	IAA	Ulrich (1960)
<i>Boletus felleus</i>	IAA	Ulrich (1960)
<i>Boletus granulatus</i>	IAA	Ulrich (1960)
<i>Boletus variegatus</i>	IAA	Ulrich (1960)
<i>Lactarius rufus</i>	IAA	Ek et al. (1983)
<i>Paxillus involutus</i>	Auxin	Strzelczyk und Pokojaska-Burdziej (1984)
<i>Rhizopogon colossus</i>	IAA	Ho und Trappe (1987)
<i>Rhizopogon ellenae</i>	IAA	Ho und Trappe (1987)
<i>Rhizopogon luteolus</i>	Auxin	Rudawska (1980, 1982)
		Strzelczyk und Pokojaska-Burdziej (1984)
		Strzelczyk und Pokojaska (1989)
<i>Rhizopogon occidentalis</i>	IAA	Ho und Trappe (1987)
<i>Rhizopogon subcaerulescens</i>	IAA	Ho und Trappe (1987)
<i>Rhizopogon vinicolor</i>	IAA	Ho und Trappe (1987)
<i>Rhizopogon vulgaris</i>	IAA	Ho und Trappe (1987)
<i>Suillus bovinus</i>	IAA	Ek et al. (1983)
	Auxin	Rudawska (1980, 1982, 1983)
		Strzelczyk und Pokojaska-Burdziej (1984)
		Strzelczyk und Pokojaska (1989)
<i>Suillus granulatus</i>	IAA	Ek et al. (1983)
		Ulrich (1960)
<i>Suillus luteus</i>	IAA	Ulrich (1960)
		Ek et al. (1983)
		Rudawska (1980, 1982, 1983)
<i>Suillus variegatus</i>	IAA	Ulrich (1960)

Eine Freisetzung von Auxin auf tryptophanhältigem Nährboden wurde schon früh bei vielen Ektomykorrhizapilzen nachgewiesen (Moser 1959, Ulrich 1960, Tomaszewski

1974). Daraus sollte man nicht schließen, dass Tryptophan in situ eine wichtige Rolle spielt, da dieser Precursor in der Umgebung von Wurzeln nicht in so großen Mengen wie in den Studien vorkommt (Rudawska und Kieliszewska-Rokicka 1997). Es wurde auch gezeigt, dass einige Mykorrhizapilze IAA auch ohne exogene Tryptophanzufuhr produzieren können (Tomaszewski 1974, Rudawska 1980, 1982, 1983.)

Die Produktion von Phytohormonen durch Pilze ist abhängig von der Zusammensetzung des Mediums. Wichtige Faktoren sind das C/N-Verhältnis, der pH-Wert, die Ionenkonzentration (Rudawska 1983) und die An- oder Abwesenheit von Aminosäuren (Rudawska 1982; Kampert und Strzelczyk 1989), organischen Säuren (Pokojska und Strzelczyk 1988), Vitaminen (Strzelczyk und Kampert 1987; Strzelczyk und Pokojska 1989) und Polyphenolen (Lonsane und Kumar 1991). Die meisten, aber nicht alle Mykorrhizapilze brauchen eine Vorstufe um IAA zu produzieren. Inkubationsmedien für die Untersuchungen von IAA enthalten normalerweise Tryptophan. Aber auch Tyrosin, Phenylalanin und Shikimatsäure können durch einige Mykorrhizapilze zu IAA umgewandelt werden (Gay et al. 1989).

Eine Untersuchung von Strzelczyk et al. (1997) zeigt die erstaunlich hohe Variabilität innerhalb einer Art. Sie untersuchten zwei Stämme von *Cantharellus cibarius* in ihrer Fähigkeit Auxine und auxinähnliche Substanzen zu bilden. Der Stamm 5410 produzierte mehr auxinähnliche Substanzen als der Stamm 5400. Tryptophan unterdrückte die Synthese von Auxin im Stamm 5400, stimulierte sie jedoch im Stamm 5410. Der pH-Wert hatte einen stärkeren Einfluss auf die Auxinproduktion des Stammes 5410 als die Zusammensetzung des Nährmediums von Stamm 5400.

1.1.3 AUXINE UND EKTOMYKORRHIZEN

Es wird angenommen, dass die IAA eine herausragende Rolle in der Symbioseformation spielt. Es stellt sich die Frage, ob dieses Hormon ein sekundäres Signal für die Morphogenese ist, nach der Erkennung von Signalen des Myzeliums (Martin und Tagu 1995). Auxine sind in vielen Pflanzenarten sehr wichtig für die Unterstützung lateraler Wurzelformation. Die rhizomorphogenetischen Effekte von Ektomykorrhizapilzen wurde auf die Auxine und die auxinstimulierte Ethylenproduktion zurückgeführt (Gogala 1991). Zu diesem Thema finden sich weitere Angaben im Kapitel über Ethylen (S. 64).

In Kiefernwurzeln bewirkt eine Mykorrhizabildung eine dichotome Verzweigung und verhindert die Bildung von Wurzelhaaren. Diese spezielle Ausbildung von mykorrhizierten Kiefernwurzeln kann auch durch das exogene Aufbringen von IAA hervorgerufen werden. Nach Beendigung der IAA-Zugabe elongieren die Wurzeln und es findet eine neuerliche Wurzelhaarbildung statt, ähnlich wie bei der Zugabe von großen Mengen Stickstoff auf mykorrhizierte Wurzeln (Slankis 1967). Diese Beobachtung ist ein zentraler Punkt in der von Slankis (1971, 1973) postulierten Hormontheorie, in der er eine Beschreibung der Regulierung von Ektomykorrhizaassoziationen zu geben versucht. Die folgende Zusammenfassung stammt von Wallander (1992) (nach Beyrle, 1995):

1. Die IAA hat einen morphogenetischen Effekt auf Wurzeln, der die Kolonisation unterstützt.
2. Ein kontinuierlicher Fluss von IAA und anderen Phytohormonen vom Pilz zum Wirt ist notwendig, um die Symbiose zu erhalten.
3. Die IAA bildet eine Kohlenwasserstoffsенke, die das Pilzwachstum und den Metabolismus unterstützt.
4. Hohe Stickstofflevel reduzieren die IAA-Produktion des Pilzes, was zu einer Unterbrechung der Symbiose führt.

Slankis konnte keine Daten dafür vorweisen, dass IAA entweder von Wurzeln oder Mykorrhizapilzen produziert wird (Beyrle 1995). Die Gültigkeit der Theorie wurde einige Male in Frage gestellt (Hacskaylo 1971; Harley und Smith 1983; Nylund 1988). Allerdings wird diese Theorie durch die Möglichkeit von IAA, eine Kohlenwasserstoffsенke zu bilden, unterstützt (Weaver und Johnson 1985). Die Hormontheorie wird außerdem von Rupp und Mudge (1985) erhärtet, die eine mykorrhizaähnliche Veränderung in Wurzeln von *Pinus mugo* durch die Aufbringung von exogenem Auxin und Ethephon erreichten. Weiters steht in Einklang mit dieser Theorie, dass die exogene Applikation von IAA und IBA (Indole-3-Butyric-Acid, ein synthetischer Wachstumsregulator) die Kohlenwasserstoffkonzentration, die Translokation und Respiration in Kiefernssämlingen erhöht (Nylund und Wallander 1989), und dass freies IAA in Kiefernwurzeln nach der Mykorrhizasynthese ständig zunimmt im Vergleich zu nicht inokulierten Kontrollpflanzen (Liebmann und Hock 1989).

Hampp et al. (1996) konnten in vitro keinen Unterschied in der Mykorrhizabildung und Mykorrhizamorphologie zwischen *Amanita muscaria* und Wurzeln von wilden Zitterpappeln und transgenen Zitterpappeln, die mehr IAA produzieren, finden.

Niemi et al. (2002) kamen zu dem Schluss, dass ein Zusammenspiel mit anderen Faktoren der Grund für eine vermehrte Wurzelbildung durch IAA sein muss. Denn eine Inokulierung von *Pinus sylvestris* mit dem wenig IAA produzierende Pilz *Paxillus involutus* erhöhte die Wurzelbildung viel stärker als die Inokulierung mit dem stark IAA produzierenden Pilz *Pisolithus tinctorius*. Während *Pisolithus tinctorius* Mykorrhizen ausbildete, IBA die Frequenz der Mykorrhizabildung erhöhte und TIBA (2,3,5-triiodbenzoic acid; 2,3,5-Trijodbenzoesäure, ein Inhibitor des polaren Auxintransportes) die Frequenz senkt, formte *Paxillus involutus* keine Mykorrhiza aus. Dies führte die Autoren zu der Annahme, dass eine niedrige IAA-Konzentration zusammen mit anderen pilzlichen Komponenten die Bildung und das Wachstum von Wurzeln steigern kann, aber nicht die Ausbildung einer Mykorrhiza.

In einem Versuch konnten Ditengou und Lapeyrie (2000) zeigen, dass pilzliches Hypaphorin (Betain von Tryptophan) die Elongation von Eukalyptus-Pfahlwurzeln durch die Aktivität von IAA unterdrückt, aber keinen Einfluss auf die Aktivität der synthetischen Wachstoffsstoffe 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure (2,4-D) und 1-Naphthalenessigsäure (NAA) hat. Außerdem zeigten Setzlinge, die mit 1-Aminocyclopropan-1-Carbonsäure (ACC), einer Vorstufe von Ethylen, behandelt wurden, eine apikale Krümmung des Hypokotyls. Sowohl eine Hypaphorin-Applikation als auch eine Wurzelkolonisation durch *Pisolithus tinctorius*, einen hypaphorinakkumulierender Ektomykorrhizapilz, führten zu einer Auflösung der Krümmung. Die Autoren nehmen an, dass die Gegenwirkung von Hypaphorin auf ACC eine Konsequenz der Interaktion von Hypaphorin mit IAA ist. Es scheint so, als ob in der Interaktion zwischen *Pisolithus tinctorius* und Eukalyptus, der Mikroorganismus die Auxinaktivität in der Wirtspflanze hemmt. In vielen anderen Untersuchungen von Pflanzen-Mikroorganismen-Interaktionen führte sie immer zu einer Erhöhung der Auxinkonzentration im Pflanzengewebe. Die Autoren sehen Hypaphorin als ersten spezifischen IAA Antagonisten, der identifiziert wurde. Man weiß von Hypaphorin, dass es im Gegensatz zu anderen Molekülen die auch das auxinregulierte Wachsen inhibieren, keine direkte Kontrolle der Aktivität von sekundären Botenstoffen (Augur et

al. 1992) oder dass es die basalen Mechanismen der Zellelongation nicht beeinflusst (Hoson et al. 1992; Morré et al. 1995). Da Hypaphorin alleine keinen Einfluss auf die Wurzelelongation hat und auch die Wurzelelongation nach einer Behandlung mit 2,4-D oder NAA nicht beeinflussen kann.

Das IAA-reaktive *Gen Pp-C61* wurde in *Pinus pinaster* durch die Inokulierung eines IAA-überproduzierenden Mutanten von *Hebeloma cylindrosporum* stark angeregt, während die weniger stark IAA-produzierenden Stämme von *Hebeloma cylindrosporum* und *Rhizopogon roseolus* sich weniger stark auswirkten (Reddy et al. 2003).

1.2 GIBBERELLINE

Gibberelline sind eine Gruppe von Phytohormonen, die chemisch und physiologisch charakterisiert sind. Eine große Anzahl von natürlich vorkommenden Gibbanverbindungen sind bekannt, von denen etwa ein Drittel physiologisch aktiv ist, also Gibberelline im engeren Sinn sind (Sitte et al. 1991). Die Gibberellinsäure (GA₃, engl. gibberellic acid) ist besonders aktiv und wird in höheren Pflanzen häufig nachgewiesen (Abb. 8). Sie ist nach dem heute als *Fusarium heterosporum* bezeichneten Pilz *Gibberella fujikuroi* benannt, aus dem sie erstmals isoliert wurde. Er befällt Reispflanzen und ruft bei diesen ein abnormes Streckungswachstum hervor.

Nicht selten liegen sie gebunden vor, z.B. als Glykoside, die Speicher- und Transportfunktion haben könnten.

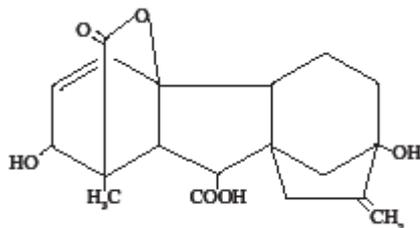


Abb. 8: Gibberellinsäure

1.2.1 GIBBERELLINE IN HÖHEREN PFLANZEN

1.2.1.1 Wirkung

Die Gibberelline haben vielfältige Wirkungen. Sie haben eine fördernde Wirkung auf die Zellstreckung. Im subapikalen Bereich der Sprossachse und im Kambium können sie Zellteilungen auslösen bzw. die Zellteilungsaktivität erhöhen (Nultsch 1986). Im Kambium steuern sie im Zusammenspiel mit der IAA auch die Differenzierungsvorgänge. Eine Verschiebung des Verhältnisses beider Phytohormone zugunsten der Gibberelline fördert die Bildung von Bast, die Verschiebung zugunsten der IAA hingegen die Bildung von Holz (Nultsch 1986). Der meist studierte spezifische Gibberellineffekt ist die Induktion der Synthese von Speicherstoff-mobilisierenden Enzymen in der Aleuronschicht von Getreidekörnern (Sitte et al. 1991). Sie fördern die Samenkeimung und die Blütenbildung.

1.2.1.2 Vorkommen

Die Gibberelline werden in höheren Pflanzen vor allem in wachsenden Geweben, z.B. in Meristemen, jungen Blättern, sowie in unreifen Samen und Früchten gebildet.

1.2.1.3 Transport

Sie werden in parenchymatischen Geweben meist unipolar, in manchen Wurzeln aber auch bipolar (von der Spitze zur Basis) transportiert.

1.2.2 DIE PRODUKTION DURCH DEN PILZ

Die Produktion von Gibberellin oder gibberellinähnlichen Substanzen kennt man von *Boletus edulis* var. *pinicolus* (Gogala 1967; 1971), *Pisolithus tinctorius* (Hanley und Greene 1987; Ho 1987a), *Rhizopogon luteolus* (Strzelczyk und Pokojaska-Burdziej 1984), *Suillus luteus* (Strzeleczyk und Pokojaska-Burdziej 1984), *Telephora terrestris* (Hanley und Greene 1987) und von Mykorrhizapilzen von *Pinus sylvestris* (Strzelczyk et al 1976).

1.2.3 GIBBERELLINE UND EKTOMYKORRHIZEN

Wachstumsinhibierung durch Gibberelline wurde für *Suillus variegatus* berichtet (Zupancic und Gogala 1980).

1.3 CYTOKININE

Die Cytokinine haben ihren Namen daher, dass sie die Zellteilung (Cytokinese) steuern. Sie enthalten Adenin (=6-Aminopurin) an dessen Aminogruppe in der Position 6 eine unpolare Seitenkette von relativ geringer Spezifität sitzt (Sitte et al. 1991). Ihr klassischer Vertreter ist das Kinetin (Abb. 9), ein 6-Furfurylamino-purin, das erstmals aus DNA-Hydrolysaten tierischen Materials (Heringssperma) isoliert wurde (Nultsch 1986). In den letzten Jahren sind mehrere Substanzen ähnlicher Wirkung in pflanzlichen Geweben nachgewiesen bzw. isoliert worden, z.B. das Zeatin (Abb. 10) aus unreifen Maiskörnern, unreifen Sonnenblumenfrüchten, Pappelblättern, Erbsenwurzelspitzen u.s.w. Die natürlichen Cytokinine treten auch als Ribonucleoside und Ribonucleotide auf.

Höhere Intensität von Licht und eine längere Photoperiode fördert die Exudation von Cytokinin in die Rhizosphäre (Gogala 1987a).

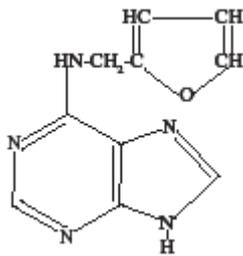


Abb. 9: Kinetin

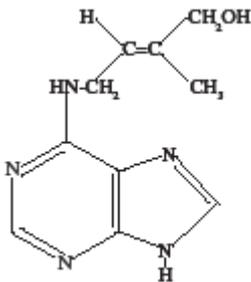


Abb. 10 : Zeatin

1.3.1 CYTOKININE IN HÖHEREN PFLANZEN

1.3.1.1 Wirkung

Über die Förderung der Zellteilung hinausgehend zeigen auch die Cytokinine vielfältige Wirkungen. So beeinflussen sie auch Differenzierungsvorgänge, hemmen die Alterung und brechen die Ruhezustände von Samen und Knospen. Sie bewirken eine Steigerung

der DNA-, RNA- und Proteinsynthese, induzieren die Synthese spezifischer Proteine (z. B. Nitratreduktase) und steuern gewisse Stoffwechselreaktionen.

Bei gleichzeitiger Anwendung mit Auxin löst es im pflanzlichen Gewebe, z. B. in isoliertem Markgewebe aus Tabakspossen, Zellteilungen aus.

Die Ursachen der durch Cytokinine verursachten Steigerung der DNA-, RNA- und Proteinsynthese sind immer noch unklar, da sich die Ergebnisse der in großer Zahl vorliegenden Untersuchungen häufig widersprechen (Nultsch 1986). Auch die Auslösung von Zellteilungen ist mit Sicherheit nicht einfach das Ergebnis einer allgemeinen Steigerung der Proteinsynthese.

Dass die Wirkung der Cytokinine nicht ausschließlich im Zusammenhang mit der Proteinbiosynthese gesehen werden darf, zeigen Experimente, wonach Kinetin und andere Cytokinine die Anlieferung von Substanzen, die in stoffwechselaktiven Zellen gebraucht werden, verstärken (Attraktion) bzw. den Abtransport aus bestimmten Gewebebezirken verhindern können (Retention). Als Ursache dieser Cytokininwirkung wird eine Beeinflussung des aktiven Transportes angenommen (Nultsch 1986). Danach wären als Wirkungsorte die Biomembranen, vor allem Plasmalemma und Tonoplast, anzusehen. Hierfür spricht unter anderem die Wirkung der Cytokinine auf den Transport von K^+ und Ca^{2+} -Ionen. Auch cytokininbindende Proteine wurden isoliert, doch ist völlig offen, ob diese mit dem molekularen Wirkungsmechanismus der Cytokinine etwas zu tun haben (Nultsch 1986).

1.3.1.2 Vorkommen

Bildungsorte der Cytokinine sind wachsende Gewebe mit lebhafter Proteinsynthese z.B. in keimenden, aber nicht in ruhenden Samen und in Wurzelspitzen.

1.3.1.3 Transport

Ihr Transport im Parenchym erfolgt vermutlich apolar. Die Verbindungen können aber auch im Phloem und vor allem in den Wasserleitungsbahnen zum Spross transloziert werden.

1.3.2 DIE PRODUKTION DURCH DEN PILZ

Tab. 3 listet jene Pilze auf, die Cytokinin und ähnliche Substanzen bilden können.

Liefert die mykorrhizierte Pflanze einen Precursor für die Bildung von Phytohormonen oder wird dieser durch Mikroorganismen der Rhizosphäre unterstützt? Diese Frage ist

nicht ohne weiteres beantwortbar. Doch in *Thelephora terrestris*, der in der Anwesenheit von Wirtswurzeln wuchs, war die Produktion von Isopentenyladenosin weitgehend unverändert, während die Produktion von Isopentenyladenin, Zeatin und Zeatinribosid erhöht war, relativ zu den Mengen in Pilzkulturen in denen keine Wirtswurzeln vorhanden waren (Kraigher et al. 1991).

Tab. 3: Ektomykorrhizapilze, die freie Cytokinine und cytokininähnliche Verbindungen bilden können (nach Beyrle 1995, verändert).

Pilz	Phytohormon	Quelle
<i>Amanita muscaria</i>	Cytokinin	Rudawska (1980)
<i>Amanita rubescens</i>	Cytokinin	Miller (1967)
<i>Boletus cothurnatus</i>	Cytokinin	Miller (1971)
<i>Boletus elegans</i>	Cytokinin	Ng et al. (1982)
<i>Boletus pinicola</i>	Cytokinin	Gogala (1970)
<i>Paxillus involutus</i>	Ribosid-6-purin	Strzelczyk et al. (1985)
	Zeatinribosid	Strzelczyk et al. (1985)
<i>Rhizopogon colossus</i>	Cytokinin	Ho und Trappe (1987)
<i>Rhizopogon ellenae</i>	Cytokinin	Ho und Trappe (1987)
<i>Rhizopogon luteolus</i>	Cytokinin	Edmunds et al. (1985)
		Ng et al. (1982)
		Rudawska (1980)
	Zeatinribosid	Strzelczyk et al. (1985)
<i>Rhizopogon occidentalis</i>	Cytokinin	Ho und Trappe (1987)
<i>Rhizopogon roseolus</i>	Ado-co-thr	Laloue und Hall (1973)
	Ribosylzeatin	Laloue und Hall (1974)
	Zeatin	Miller (1967)
	Zeatinribosid	Miller (1967)
	Trans-ribosyl Zeatin	Miura und Hall (1973)
<i>Rhizopogon subcaerulescens</i>	Cytokinin	Ho und Trappe (1987)
<i>Rhizopogon vinicolor</i>	Cytokinin	Ho und Trappe (1987)
<i>Rhizopogon vulgaris</i>	Cytokinin	Ho und Trappe (1987)
<i>Suillus bovinus</i>	Cytokinin	Rudawska (1980)
<i>Suillus luteus</i>	Cytokinin	Kampert und Strelczyk (1978)
		Ng et al. (1982)
		Rudawska (1980)
<i>Suillus punctipes</i>	Cytokinin	Craft und Miller (1974)
		Wullschleger und Reid (1990)

1.3.3 DIE WIRKUNG AUF EKTOMYKORRHIZEN

Cytokinine zeigten eine geringe Wachstumsstimulation einiger Mykorrhizapilze bei optimaler Konzentration, aber inhibierten das Wachstum bei anderen Konzentrationen (Gogala und Pohleven 1976). Kinetin erhöht die Aufnahme von Kadmium, Zink, Kalzium und Phosphor in einigen Mykorrhizapilzen (Stegnar et al. 1978).

Einige Cytokinine beeinflussen den Kalium-, Kalzium-, Phosphor- und Natrium-Transport in das Myzel von *Suillus variegatus* (Pohleven 1989).

1.4 ABSCISINE

Im Gegensatz zu den zuvor genannten Phytohormongruppen wirken die Abscisine überwiegend hemmend auf den Stoffwechsel und das Wachstum. Der einzige natürlich vorkommende Vertreter ist die Abscisinsäure (ABS; engl. Abscisic acid, ABA), ein Sesquiterpen (C₁₅) (Abb. 11).

Die ABA ist in höheren Pflanzen weit verbreitet.

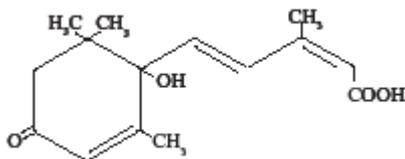


Abb. 11: Abscisinsäure

1.4.1 ABSCISINE IN HÖHEREN PFLANZEN

1.4.1.1 Wirkung

Abscisine verdanken ihren Namen der Eigenschaft, schon in geringen Konzentrationen bei höheren Pflanzen das Abwerfen der Blätter (Abscission) auszulösen. Sie beruht z.T. auf einer Erhöhung der Cellulaseaktivität, z.T. auf einer verstärkten Bildung von Ethylen, das ebenfalls den Blattfall fördert. Außerdem induzieren sie die Keimung und Ruheperioden.

Offenbar bestehen zahlreiche Wechselwirkungen zwischen der ABA und den anderen Phytohormonen, als deren Antagonist sie häufig wirkt. So wird die Synthese der α -Amylase der Gerste durch Gibberelline gefördert und durch ABA gehemmt (Nultsch 1986). Kinetin und ABA wirken antagonistisch auf die Nukleinsäure- und Proteinsynthese, doch sind Angriffsort und Wirkungsweise der ABA noch nicht geklärt. Bei den Schließzellen der Stomata wird durch ABA vermutlich die Protonenpumpe im

Plasmalemma blockiert (Sitte et al. 1991). Die Aufnahme von Ionen, insbesondere von Kalium, wenn auch in geringerem Umfang, von Chlorid-Ionen wird gehemmt. Das ist eine Eigenschaft, die für ihre regulatorische Funktion bei der Spaltöffnungsbewegung von Bedeutung ist (Nultsch 1986). Es häufen sich die Hinweise, dass Einflüsse auf die Zellmembranen zu den Wirkungen der ABA gehören (Sitte et al. 1991). Die keimhemmende Wirkung beruht offenbar auf einer Unterdrückung der Zellwandauflockerung sowie auf einer Verminderung des Turgors, der eine wichtige Voraussetzung für das Wachstum des Keimlings ist (Nultsch 1986).

1.4.1.2 Vorkommen

Hauptbildungsort der ABA sind die Blätter (Nultsch 1986). Sie kommt aber auch in Knospen, Pollen, Knollen, Samen und Früchten vor.

1.4.1.3 Transport

ABA wird sowohl im Xylem und Phloem als auch im Parenchym und von Zelle zu Zelle transportiert. In jungen Blattstielen oder Internodien ist der parenchymatische Transport der ABA ausschließlich basalwärts gerichtet, während er in älteren auch akropetal erfolgt (Sitte et al. 1991).

1.4.2 DIE WIRKUNG AUF EKTOMYKORRHIZEN

Ergebnisse weisen darauf hin, dass die ABA eine Schlüsselfunktion bei der Induktion von Proteinaseinhibitorgenese inne hat (Pena-Cortes et al. 1989). Von mykorrhizierten Wurzeln wird oft berichtet, dass sie eine größere Menge an Proteinen enthalten als nicht mykorrhizierte (Beyrle 1995). ABA könnte in die Proteinphysiologie von Mykorrhizen verwickelt sein (Beyrle 1995).

1.5 ETHYLEN

Die sehr einfache und gasförmige Verbindung Ethylen $H_2C=CH_2$ hat ebenfalls Phytohormoncharakter. Seine Löslichkeit im Wasser ist viel höher als die von Sauerstoff (Nikodim 1996), was für das Verbreitungsmuster von Ethylen eine entscheidende Rolle spielen dürfte.

Die ständige Bildung geringer Ethylenmengen scheint für die normale Entwicklung der höheren Pflanzen notwendig zu sein (Nultsch 1986). Es kann nicht nur in der Pflanze, in der es gebildet wurde, wirken, sondern auch in benachbarten Organismen und ist daher nicht nur als ein Hormon (Botenstoff innerhalb eines Individuums) sondern auch als ein

Pheromon (Botenstoff innerhalb verschiedener Exemplare einer Art) und darüber hinaus auch als Wirkstoff zwischen Exemplaren verschiedener Art aktiv (Sitte et al. 1991).

1.5.1 ETHYLEN IN HÖHEREN PFLANZEN

1.5.1.1 Wirkung

Ethylen zeigt eine ähnliche Wirkungsvielfalt wie die anderen Phytohormone. So fördert es den Blattfall und die epinastische Krümmung von Blattstielen. Geringe Mengen an eigenproduziertem Ethylen scheinen für den Gravitropismus notwendig zu sein (Sitte et al. 1991). Auch der polare IAA-Transport wird durch Ethylen gehemmt, weiters auch die IAA-Synthese (Sitte et al. 1991). Es fördert die Fruchtreifung, das Verblühen, und hemmt die Blattausdehnung und das Längenwachstum der Sprossachsen bei Landpflanzen und die Bildung von Endknospen. Ethylen induziert die Bildung von Cutinasen und β -1,3-Glucanasen in Bohnenblättern (Boller et al. 1983) und in Erbsenschalen (Mauch et al. 1984).

Gleich der ABA fördert Ethylen die Abscission, und gleich der IAA steuert es die Apikaldominanz, wobei enge Wechselwirkungen mit den anderen Phytohormonen bestehen.

Wegen der Lipophilie des Gases liegt es nahe, an die Beeinflussung von Membranen zu denken. Es scheint die Membranpermeabilität zu beeinflussen (Frankenberger und Arshad 1995).

Der Zusammenhang zwischen der Ethylendosierung und der daraus resultierenden Auswirkung auf über vierzig Reaktionen entspricht bei einer Konzentration von $0.01\mu\text{L}^{-1}$ dem Schwellenwert, bei $0.1\mu\text{L}^{-1}$ dem halben Maximum und bei $10\mu\text{L}^{-1}$ der gesättigten Dosis (Abeles 1973). In einigen Geweben können aber auch schon Konzentrationen, die niedriger als 10ppb ($0.01\mu\text{L}^{-1}$) sind eine physiologische Reaktion bewirken (Saltveit und Yang 1987).

1.5.1.2 Vorkommen

Ethylen wird in allen Pflanzengeweben, vor allem in reifen Früchten, gebildet.

1.5.1.3 Transport

Der Transport des Ethylens in der Pflanze kann durch die Interzellularen, eventuell auch im Xylem und Phloem in Form der Vorstufe 1-Aminocyclopropan-1-Carbonsäure (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC) erfolgen (Sitte et al. 1991). Außerdem diffundiert es schnell in den Geweben. Es wird ein rascher Ausgleich zwischen der Produktion und der Diffusionsrate erzielt.

1.5.1.4 Bildung in der Pflanze

Der Biosyntheseweg in der Pflanze geht von der Aminosäure Methionin aus, die nach Aktivierung durch ATP über S-Adenosylmethionin (SAM) über die ACC-Synthase in eine zyklische Verbindung, die ACC, umgelagert wird (McKeon et al. 1995). ACC wird von der ACC-Oxidase (früher Ethylen-Forming-Enzym, EFE genannt), die sauerstoffabhängig ist, zu Ethylen, CO₂, Ameisensäure und NH₃ zerlegt (Sitte et al. 1991), (Abb. 12).

Bei niederen Pflanzen kann die Bildung von Ethylen auch von Oxoglutarat oder Glutamat ausgehen.

Die Ethylenproduktion ist autokatalytisch. Das heißt, es kann seine eigene Bildung induzieren (Kende und Baumgartner 1974).

Die Synthese wird durch eine Reihe von Faktoren stimuliert, z.B. durch extreme Temperaturen, Trockenheit, hohen Druck, Infektionen, Verletzung. Seine erhöhte Bildung ist eine der ersten Reaktionen der Pflanze auf eine pathogene Infektion.

Kinetin und IAA haben einen synergistischen Effekt auf die Ethylenbildung. Auxin fördert die Produktion in vegetativen Geweben (Abeles 1966).

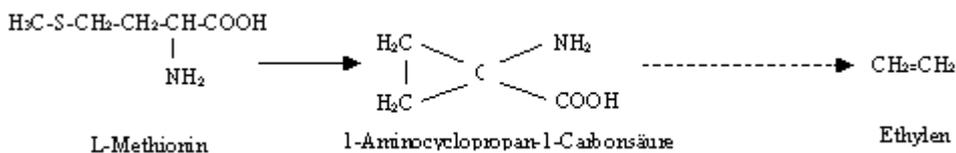


Abb. 12: Ethylenbildung ausgehend von Methionin über 1-Aminocyclopropan-1-Carbonsäure (ACC).

1.5.2 DIE BILDUNG IM BODEN

Im Boden wird Ethylen von verschiedenen Mikroorganismen zur gleichen Zeit gebildet und abgebaut (Zechmeister-Boltenstern und Nikodim 1999). In erster Linie entsteht Ethylen durch die Aktivität von Mikroorganismen wie Pilzen, Bakterien und

Actinomycota (Fukuda et al. 1984). Weiters entwickelt sich Ethylen beim chemischen Zusammenbruch von organischen Substanzen sowie aus extrazellulären Enzymen (Nikodim 1996).

Der Boden fungiert sowohl als Quelle wie auch als Senke für Ethylen. Die Nettomenge, die im Boden vorliegt, stellt eine Balance von C_2H_4 -Produktion abzüglich der Ethylenmenge, die durch Mikroorganismen katabolisiert wird, dar. Außerdem verliert der Boden Ethylen durch die Diffusion in die Atmosphäre.

Die Akkumulation im Boden ist von großer ökologischer Bedeutung, da schon sehr geringe Mengen (im ppb-Bereich) in der Nachbarschaft von Wurzeln einen großen Einfluss auf das Pflanzenwachstum und die Entwicklung der Pflanze haben (Smith und Russell 1969; Primrose 1979; Arshad und Frankenberger 1991a,b). Die Böden variieren sehr stark in ihrer Möglichkeit Ethylen zu synthetisieren und zu akkumulieren (Arshad und Frankenberger 1991b).

Sowohl biologische als auch chemische Prozesse tragen ihren Teil zur C_2H_4 -Akkumulation im Boden bei. Es gibt Studien, die zeigen, dass sterilisierte Böden die Ethylenproduktion nicht vollständig einstellen, was den Schluss nahe legt, dass chemische Prozesse hierfür verantwortlich sind (Babiker und Pepper 1984; Frankenberger und Phelan 1985a; Arshad und Frankenberger 1990 b). Allerdings entlässt ein nicht sterilisierter Boden eine vielfach größere Menge an Ethylen. Dies legt eine Hauptrolle der Mikroorganismen nahe (Babiker und Pepper 1984; Frankenberger und Phelan 1985a; Arshad und Frankenberger 1990 b, 1991b).

Verschiedene Gruppen der Mikroflora dürften an der Ethylenproduktion beteiligt sein. Einige Studien favorisieren die Meinung, dass Bakterien die Hauptproduzenten sind (Smith und Cook 1974; Cook und Smith 1977). Andere Studien meinen, dass Pilze die Hauptproduzenten darstellen (Lynch und Harper 1980).

Die Behandlung von Böden mit antibakteriellen und/oder antifungalen Mitteln scheint zu zeigen, dass sowohl Pilze wie auch Bakterien Ethylen produzieren. Wer die Hauptkomponente stellt hängt sowohl vom verfügbaren Substrat wie auch von den vorherrschenden Umweltbedingungen ab (Frankenberger und Phelan 1985a).

Ethylen wird im Boden auch abgebaut. De Bont (1976) beobachtete eine Phase von einigen Tagen, bevor das zugegebene Ethylen vom Boden aufgenommen wurde, was den Schluss einer biologischen Aktivität nahe legt. Autoklavierte Böden nehmen kein

C₂H₄ auf (Abeles et al. 1971; Smith et al. 1973), was die Annahme, dass Bodenmikroorganismen das Ethylen katabolisieren, bestärkt.

1.5.2.1 Faktoren, die die Ethylenkonzentration im Boden beeinflussen

1.5.2.1.1 Organisches Substrat

Einer der Hauptfaktoren, die die Ethylenkonzentration im Boden beeinflussen, ist die Verfügbarkeit von organischem Substrat. Verschiedene organische Stoffe wurden als Quelle von Ethylen im Boden angenommen. Sie könnten primär als Ausgangsprodukt für die Ethylenproduktion dienen oder auch indirekt wirken, indem sie eine hohe Aktivität der Bodenmikroflora ermöglichen (Frankenberger und Arshad 1995). Allerdings gibt es widersprüchliche Untersuchungsergebnisse. Es scheint nicht die Menge an organischem Substrat für die Ethylenbildung ausschlaggebend zu sein sondern die Qualität.

Im Allgemeinen sind hohe Ethylenmengen in Böden, die reich an organischem Material sind, vorhanden (Babiker und Pepper 1984).

Untersuchungen, bei denen keine Korrelation zwischen organischem Material im Boden und der Möglichkeit, Ethylen zu produzieren, gefunden wurde, sind von Arshad und Frankenberger (1991b) und Frankenberger und Phelan (1985b). Sie konnten in Böden, die mit ACC behandelt wurden keinen Zusammenhang zwischen Humusgehalt und Ethylenbildung feststellen.

Methionin ist sehr effektiv bei der Förderung der Ethylenentwicklung in Böden (Arshad und Frankenberger 1990a,b, 1991b; Babiker und Pepper 1984), besonders bei gleichzeitiger Zugabe von Glucose (Arshad und Frankenberger 1990a,b; 1991b, Babiker und Pepper 1984).

1.5.2.1.2 Stickstoff

Hunt et al. (1982) berichteten, dass Böden mit geringem organischen Gehalt und geringem pH mehr C₂H₄ akkumulieren, wenn der NO₃-Gehalt erhöht wird. In Böden mit hohem organischen Gehalt und hohem pH wird mehr Ethylen produziert, wenn der NO₃-Gehalt sinkt.

Wenn NO₃⁻ als ein alternativer Elektronenakzeptor für fakultativ anaerobe Bakterien in der Abwesenheit von Sauerstoff fungiert, glauben viele Wissenschaftler, dass NO₃⁻ die Ethylenproduktion durch die Erhöhung des Redoxpotentials des Bodens verringert

(Smith 1976; Hunt et al. 1980) Nach Smith und Cook (1974) wurde Ethylen erst nach vollständigem Abbau des zugegeben Nitrats gebildet.

1.5.2.1.3 pH-Wert

Der pH-Wert des Bodens beeinflusst direkt die Aktivität von Mikroorganismen und hat so auch einen starken Einfluss auf die Ethylenproduktion im Boden.

Arshad und Frankenberger (1991b) und Babiker und Pepper (1984) beobachteten, dass die Ethylenproduktion bei geringerem pH erhöht wird. Es gibt aber auch entgegengesetzte Ergebnisse. Bei Frankenberger und Phelan (1985a) stieg die Ethylenproduktion mit steigendem pH-Wert an. Die durch ACC stimulierte Ethylenbildung war zwischen pH 5,9 und 8,5 direkt proportional zum pH-Wert.

1.5.2.1.4 Aerobe und anaerobe Bedingungen

Es gibt Beweise, dass sowohl unter aeroben als auch unter anaeroben Bedingungen Ethylen produziert wird. Studien belegen, dass anaerobe Bedingungen die Ethylenproduktion fördern (Frankenberger und Arshad 1995). Es wird aber oft nicht zwischen Ethylenbildung und Ethylenakkumulation unterschieden. Ethylen wird unter aeroben Bedingungen im Boden schnell abgebaut und verbleibt daher unter anaeroben Bedingungen länger im Boden (Frankenberger und Arshad 1995).

1.5.2.1.5 Wassersättigung

Wie vorher bereits erwähnt scheinen anaerobe und wassergesättigte Böden aufgrund der erhöhten Stabilität und dem Einschluss im Wasser, die zu einer stärkeren Persistenz und einer geringeren Diffusion führen, Ethylen zu akkumulieren (Frankenberger und Arshad 1995). Diese erhöhte Stabilität unter reduzierenden Bedingungen könnte auf die schlechteren Umweltbedingungen für ethylenabbauende Mikroorganismen zurückzuführen sein. In wassergesättigten Böden wurde zu Beginn der Überflutung noch Ethylen von aeroben Mikroorganismen gebildet solange O₂ verfügbar war (Jackson 1985). Im Laufe der Zeit wurde das System zunehmend anoxisch und Ethylen wurde aufgrund des gehemmten Abbaus und der durch das Wasser aufgebauten Diffusionsbarriere akkumuliert. Jackson (1985) fand Ethylenkonzentrationen von 10µL⁻¹.

In einer Studie untersuchten Zechmeister-Boltenstern und Nikodim (1999) die Produktion und der Abbau von Ethylen in Böden von Tieflagen und Montanlagen

untersucht (0kPa Wasserspannung) erhöhte die Ethylenproduktion, während die Ethylen Degradation am höchsten in Böden mit 30kPa Wasserspannung war.

1.5.2.2 Bildung durch Mikroorganismen

Es gibt zahlreiche pathogene und nicht pathogene ethylenproduzierende Organismen. Sie sind fakultativ anaerob und werden bei niedriger Sauerstoffkonzentration, die aus dem hohen Respirationsniveau in der Rhizosphäre resultiert, bevorzugt aktiv. Durch diese mikrobielle Aktivität erreicht die Ethylenkonzentration in der Bodenatmosphäre leicht Konzentrationen, die biologisch aktiv sind (Frankenberger und Arshad 1995). Ilag und Curtis haben schon 1968 228 Pilzarten auf ihre Möglichkeit Ethylen zu produzieren untersucht und konnten dies in 22 Arten verifizieren. Nach Primrose (1979) wird C_2H_4 von vielen Arten von Bakterien und Pilzen synthetisiert, aber nur eine geringe Anzahl oxidiert es.

Da Isolate verschiedener Mikroorganismen auf verschiedenen Nährmedien aus vielen verschiedenen Verbindungen Ethylen produzieren konnten, scheint die Annahme gerechtfertigt, dass es mehrere Wege der Produktion gibt (Frankenberger und Arshad 1995). Und obwohl viele Mikroorganismen Ethylen aus Methionin bilden können, ist es nicht der selbe Syntheseweg wie in höheren Pflanzen. Denn man fand in mikrobiellen Kulturen keine der üblichen Zwischenprodukte (SAM, ACC) der höheren Pflanzen, außerdem konnte keine mikrobielle Nutzung von SAM und ACC als Ethylenvorstufe nachgewiesen werden (Frankenberger und Arshad 1995). Auch sind die Inhibitoren der Ethylenbiosynthese in höheren Pflanzen bei der Methionin-abhängigen Ethylenproduktion durch Mikroorganismen nicht wirksam.

Fukuda und Ogawa (1991) beschrieben zwei Reaktionswege bei der Ethylenbildung durch Mikroorganismen:

1. Methionin wird über die 2-Keto-4-Methylthiobuttersäure (engl. 2-keto-4-methylthiobutyricacid, KMBA) in Ethylen umgewandelt (Abb. 13). Ein Großteil der Mikroorganismen bildet Ethylen auf diesem Weg.

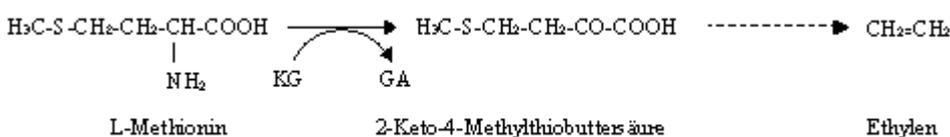


Abb. 13: Ethylenbildung ausgehend von Methionin. KG 2-Ketoglutarinsäure, GA Glutaminsäure.

2. Glutaminsäure wird über die 2-Ketoglutarsäure gebildet. Dieser Syntheseweg wurde bei *Pseudomonas syringae*, *Penicillium digitatum* und *Penicillium cyclopium* nachgewiesen. Die EFE dieser Organismen benötigt als Kofaktor andere Aminosäuren wie Arginin und Histidin um Ethylen zu bilden (Fukada et al. 1986, Hottiger und Boller 1991, Nagahama et al. 1991a).

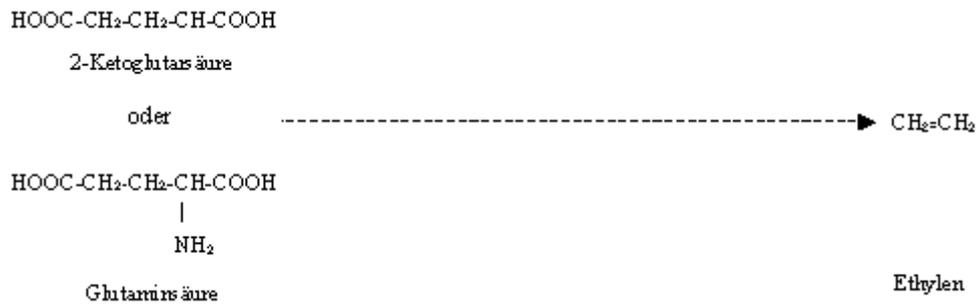


Abb. 14: Ethylenbildung ausgehend von Ketoglutarsäure über Glutamin.

1.5.2.3 Bildung durch Pilze

Viele Mykorrhizapilze zeigen die Fähigkeit Ethylen in Anwesenheit von Methionin zu produzieren (Graham und Linderman 1980; De Vries et al. 1987). Tab. 4 ist eine Liste von ethylenproduzierenden Mykorrhizapilzen.

Tab. 4: Ethylenproduzierende Mykorrhizapilze (nach Frankenberger und Arshad 1995, verändert).

Pilz	Quelle
<i>Amanita muscaria</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Amanita pantherina</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Calvatia fumosa</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Cenococcum geophilum</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Cortinarius elegantior</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	Graham und Linderman (1980); Rupp et al. (1989b)
<i>Laccaria bicolor</i>	Livingston (1991)
<i>Laccaria laccata</i>	Graham und Linderman (1980); De Vries et al. (1987); Rupp et al. (1989a, b); Livingston (1991)
<i>Lycoperdon pyriforme</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Pisolithus tinctorius</i>	Graham und Linderman (1980); Rupp et al. (1989a); De Vries et al. (1987)
<i>Rhizopogon abietis</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Rhizopogon ellena</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Rhizopogon sepebilis</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Rhizopogon subcaerulescens</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Rhizopogon verisporus</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Rhizopogon villosulus</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Rhizopogon vulgaris</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Suillus albidipes</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Suillus brevipes</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Suillus brunnescens</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Suillus lakei</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Suillus ponderosus</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Suillus subolivaceus</i>	Graham und Linderman (1980)
<i>Suillus tomentosus</i>	Graham und Linderman (1980)

1.5.2.4 Faktoren, die die mikrobielle Ethylenproduktion beeinflussen

1.5.2.4.1 Substrate und Kohlenstoffquellen

Verschiedene Substrate können als Precursor für die Produktion von Ethylen dienen. Methionin mit oder ohne Glucose ist ein durch Mikroorganismen bevorzugter Ausgangsstoff für die Biosynthese von Ethylen.

Bei *Agaricus bisporus* hatte die Zugabe von Zellulose oder Glucose zu einem Minimalmedium keinen stimulierenden Einfluss auf die Ethylenproduktion (Ward et al. 1978), aber die Zugabe von Glucose gemeinsam mit Methionin erhöhte die Ethylenproduktion.

1.5.2.4.2 Stickstoff

Es gibt noch nicht kaum Berichte über den Einfluss von Stickstoff auf die Ethylenbildung von Ektomykorrhizen.

Bakterienkulturen von *Escherichia coli*, die mit Methionin oder 2-Keto-4-Methylthiobuttersäure (engl. 2-keto-4-methylthiobutyricacid, KMBA) wuchsen, produzierten Ethylen (Shipston und Bunch 1989). Kulturen, die unter Ammoniumlimitierung wuchsen, produzierten aus Methionin Ethylen und KMBA. Wenn Glucose der limitierende Faktor war wurde keiner dieser Metaboliten produziert. Ince und Knowles (1985) untersuchten den Effekt von Ammoniumchlorid auf die methioninabhängige Ethylenproduktion von *Escherichia coli*. Sie berichteten, dass ein Übermaß an Ammonium (10mM NH₄Cl) zu einer frühen Wachstumsbeendung führte, verursacht durch Glucoseerschöpfung und eine NH₄Cl-Akkumulation in der stationären Phase, die die Ethylenproduktion unterdrückte. Arshad und Frankenberger (1989) fanden ebenfalls eine negative Relation zwischen der Stickstoffzugabe in Form von Ammoniumnitrat und der Ethylenproduktion ausgehend von Methionin bei *Acremonium falciforme*. Es ist sehr wahrscheinlich, dass der negative Effekt, den Stickstoff auf die Ethylenproduktion von mikrobiellen Isolaten hat, mit der Bevorzugung der Isolate, den Stickstoff aus der zugegebenen Quelle zu nutzen und nicht mit dem Stickstoff des Methioninprecursor, etwas zu tun hat (Frankenberger und Arshad 1995).

1.5.2.4.3 Phosphor

Im Allgemeinen erhöht eine geringe Phosphatkonzentration im Kulturmedium die Ethylenproduktion durch Mikroorganismen (Frankenberger und Arshad 1995). Eine Reduktion der Konzentration von Phosphat, aber nicht einer der anderen Komponenten des Mediums, stimulierte die Ethylenproduktion (Frankenberger und Arshad 1995).

1.5.2.4.4 pH-Wert

Eine große Spanne an pH-Werten wurde in verschiedenen Studien bei der Ethylenproduktion von mikrobiellen Isolaten gemessen. Aber der direkte Effekt auf die mikrobielle Biosynthese blieb zumeist unberücksichtigt.

Primrose (1977) berichtete, dass im Dunkeln die C₂H₄-Produktion durch *Escherichia coli* in der Anwesenheit von MET und KMBA ein pH-Optimum von 5.5 hat, während die photochemische Produktion ein Optimum bei 3 hat.

Goto et al. (1985) bemerkten, dass eine Glutamat-abhängige Ethylenproduktion durch *Pseudomonas syringae* pv *phaseolic* bei einem pH von 4 deutlich reduziert wurde, aber bei pH-Werten zwischen 5 und 8 keine signifikanten Unterschiede aufwies. Es ist sehr wahrscheinlich, dass das pH-Optimum für die C₂H₄-Produktion mit der Art des Substrates, den Inkubationsbedingungen und den Mikroorganismen variiert (Frankenberger und Arshad 1995).

1.5.2.4.5 Belüftung

Sie ist einer der kritischen Faktoren bei der Ethylenproduktion. Allgemein findet unter aeroben Bedingungen eine bessere Ethylenproduktion statt. Dies ist aber konträr zu der Produktion in Böden, in denen eine geringe O₂-Versorgung dem Prozess der Ethylenbildung förderlich ist.

1.5.2.4.6 Temperatur

Da die Temperatur einen Einfluss auf das Wachstum, die Respiration und die enzymatischen Reaktionen hat, ist anzunehmen, dass sie auch einen Einfluss auf die C₂H₄-Biosynthese hat. Primrose (1976) gab ein Temperaturoptimum von 30°C für die Ethylenbildung durch *Escherichia coli* an, während das maximale Wachstum bei 37°C lag. Swanson et al. (1979) maßen eine Abnahme bei der C₂H₄-Produktion von *Pseudomonas solanacearum* wenn die Temperatur über 20°C stieg, auch wenn das bakterielle Wachstumsoptimum bei 25°C lag.

1.5.2.4.7 Spurenelemente

Die Wirkung der Spurenelemente ist stark konzentrationsabhängig.

Man weiß, dass Spurenelemente das Wachstum und die Aktivität von Mikroorganismen beeinflussen. Ihre Auswirkungen auf die mikrobielle Ethylenproduktion sind allerdings nicht so leicht zusammenzufassen. Lynch (1974) fand, dass Cu²⁺ (20mgL⁻¹) und Mn²⁺ (200mgL⁻¹) einen negativen Effekt auf die methioninabhängige Ethylenproduktion haben. Bei *Mucor hiemalis* fand eine Stimulation der Ethylenproduktion bei der Zugabe von Fe³⁺ (200mgL⁻¹) und eine noch stärkere Stimulation bei der Zugabe von Fe²⁺ (200mgL⁻¹) statt.

1.5.2.4.8 Licht

Der pathogene Pilz *Botrytis cinerea* produzierte aus Methionin KMBA in den ersten 48 Stunden der Inkubation und gab es in das Medium ab (Chagué et al. 2002). Im Dunkeln wurde KMBA im Medium angereichert. Bei Licht wurde KMBA photooxidiert und es

wurde Ethylen freigesetzt. Die Photooxidation ist eine spontane Reaktion ohne weitere Enzymaktivität.

1.5.3 WIRKUNG AUF DIE EKTOMYKORRHIZA

Livingston (1991) untersuchte die Möglichkeit von zwei Ektomykorrhizapilzen, *Laccaria laccata* und *Laccaria bicolor*, methioninabhängiges C₂H₄ zu bilden, und den Zusammenhang mit der Entwicklung von Mykorrhizen. Alle *Laccaria*-Isolate produzierten Ethylen. Dies schien aber nicht mit ihrer Fähigkeit eine Mykorrhiza auszubilden verbunden zu sein. Livingston war der Meinung, dass die pilzliche Ethylenproduktion in der Anwesenheit von Wurzeln etwas anderes sei als jene in deren Abwesenheit.

Weitere Experimente wurden durchgeführt, bei denen versucht wurde, die Effekte der Mykorrhizierung auf die Morphologie und Physiologie des Wirtes durch das exogene Aufbringen von Ethylen und anderen Phytohormonen zu erzielen. Einige morphologische Veränderungen durch eine Mykorrhizierung seien nochmals hervorgehoben: dichotome Verzweigung von lateralen Wurzeln, die Inhibierung von Wurzelhaarbildung und die Vergrößerung von corticalen Zellen. Rupp und Mudge (1985) zeigten, dass laterale Wurzeln von nicht mykorrhizierten Wurzelorgankulturen, die in einem bestimmten Medium wuchsen, sich dichotom verzweigten in Antwort auf Ethylen, freigesetzt aus Ethephon (Pflanzenwachstumsregulator, 2-Chloroethylphosphorsäure C₂H₆ClO₃P), wohingegen die Wurzelhaarbildung gehemmt wurde. Auf die Größe corticaler Zellen gab es keinen Einfluss.

In anderen Studien untersuchte Rupp et al. (1989a) die Rolle von C₂H₄ für die Mykorrhizabildung und die Wurzelentwicklung von keimfrei gewachsenen *Pinus mugo*-Setzlingen. Sie fanden heraus, dass fünf Wochen nach der Inokulierung die Mykorrhizabildung in einem definierten Medium durch *Laccaria laccata* und *Pisolithus tinctorius* mit einer erhöhten Ethylenproduktion verbunden war, im Vergleich zu den Kontrollen (Medium und Pilz ohne Setzlinge). Ethephon (100 µM) stimulierte die dichotome Verzweigung der Wurzeln, die mit *Pisolithus tinctorius*, aber nicht jene, die mit *Laccaria laccata* beimpft waren. Es hatte auch keinen Einfluss auf Wurzeln, die nicht inokuliert waren. Silberthiosulfat, ein Inhibitor von Ethylen, verringerte die Mykorrhizabildung durch *Laccaria laccata*, hatte aber keine signifikante Einwirkung

auf die Formation durch *Pisolithus tinctorius*. Die Autoren spekulierten, dass das endogen aufgebrauchte C_2H_4 die Mykorrhizabildung und die damit verbundenen morphologischen Veränderungen der Wurzeln beeinflusst hat.

Es scheint, dass pilzliches IAA die Ethylenproduktion in den Pflanzenwurzeln stimuliert und damit einen Einfluss auf die Wurzelmorphogenese hat (Mudge 1987). IAA könnte also eine Rolle während des Kolonisationsprozesses haben, und zwar die, die Ethylenproduktion zu stimulieren (Rupp und Mudge 1984).

Kaska et al. (1999) nutzten sterile Wurzelkulturen von sechs verschiedenen *Pinus*-Arten, um die Rolle von Auxin, Cytokinin, Ethylen und Nährstoffen auf die Wurzelarchitektur zu untersuchen. In drei der sechs untersuchten Arten führte die Behandlung mit den Inhibitoren des Auxintransportes (ATIs), mit der Ethylenvorstufe ACC oder mit dem ethylenfreisetzenden Ethepon zu extensiver dichotomer Verzweigung und coralloiden Formationen, die typische Merkmale für Ektomykorrhizen sind. Die durch ATIs hervorgerufenen coralloiden Strukturen konnte durch die Behandlung mit Aminoethoxyvinylglycin (AVG), das die Ethylenbildung, hemmt, verhindert werden. Durch ACC und Ethepon kann dieser Effekt wieder rückgängig gemacht werden. Hierfür kann es verschiedene Gründe geben: Die durch ATIs induzierten dichotomen Verzweigungen finden durch eine Erhöhung des Cytokinin/Auxin-Verhältnisses statt, und die Aktivität von Ethylen wird durch seine Möglichkeit, den polaren Auxintransport zu modifizieren, erklärt (Suttle 1988). Oder Ethylen hat in *Pinus* eine direkte Rolle in der Organisation des lateralen Wurzelmeristemes und ATIs arbeiten durch Stimulierung der Ethylenproduktion.

Um festzustellen welche der beiden Annahmen zutrifft, haben Kaska et al. (1999) die Wurzeln von *Pinus sylvestris* mit synthetischem Cytokininbenzyladenin behandelt. Aber es fand weder eine dichotome Verzweigung noch eine laterale Wurzelinitiation statt. Also scheint die Erhöhung des Cytokinin/Auxin-Verhältnisses nicht für den Effekt, den ATIs und ACC auf die dichotome Verzweigung lateraler Wurzel haben, verantwortlich zu sein. Ob Ethylen direkter wirkt wurde überprüft, indem man AVG, ein spezifischer ACC-Synthase-Hemmer, benutzte. Wenn ATIs durch die Stimulierung der Ethylenproduktion wirken, müsste AVG den Effekt von TIBA dosisabhängig beeinflussen. Und tatsächlich wird die durch TIBA hervorgerufene dichotome und coralloide Verzweigung in *Pinus sylvestris* durch AVG unterdrückt. Das weist darauf

hin, dass die Wirkung von TIBA auf das laterale Wurzelmeristem von *Pinus* über die Ethylenbiosynthese gesteuert wird.

1.6 ANDERE HORMONE

Es wurden auch noch andere Verbindungen zu den potenziellen Phytohormonen hinzugefügt: Brassinolide und Oxylipine.

Es gibt noch weitere Vertreter, die zwar in ihrer Wirkung beschrieben wurden, aber deren chemische Struktur noch nicht aufgeklärt ist. Vielleicht gehören diese Substanzen zu einer der vorgenannten Hormonklassen, aber es kann nicht ausgeschlossen werden, dass in der Pflanze noch weitere Phytohormone wirksam sind.

1.6.1 BRASSINOLIDE

Es handelt sich um Triterpene, die aus Pollen von *Brassica*-Arten isoliert wurden. Sie können durch Zugabe bei Pflanzenmutanten, die Zwergwuchs aufweisen, das Wachstum normalisieren. Es könnte sich bei den Brassinoliden eher um lokal wirkende Wachstumsregulatoren als um Phytohormone im engeren Sinn handeln (Bresinsky et al. 2008).

1.6.2 OXYLIPINE

Pflanzen und Tiere verfügen über Signalstoffe, deren Biosynthese sich von oxidierten Fettsäuren ableitet und die zusammenfassend daher Oxylipine genannt werden. Bei Pflanzen handelt es sich um die von der α -Linolensäure abstammende Octadecanoide. Unter diesen stellen die Jasmonsäure und ihre Derivate, die Jasmonate, die bedeutsamste Gruppe dar (Bresinsky et al. 2008).

1.6.2.1 Jasmonsäure

Jasmonsäure (JA, jasmonic acid) hat in der Pflanze eine wichtige regulierende Funktion nach Verletzungen und Angriffen von Pathogenen. Sie ist ein Übermittler von Mykorrhizasignalen. Man findet sie in Wurzelspitzen, wo sie das Wachstum von Mykorrhizapilzen hemmt (Gogala 1987b; Gogala 1989). Es scheint als ob der hemmende Effekt von JA auf das Wachstum des Mykorrhizapilzes *Laccaria laccata* durch eine Herabsetzung der Permeabilität der pilzlichen Plasmamembran bewirkt wird (Tavzes et al. 1995).

Das Trockengewicht von Spross und Wurzeln von *Picea abies* Setzlingen stieg nach der Mykorrhizainfektion durch *Laccaria laccata* signifikant an, besonders bei der Zugabe von JA (Regvar et al. 1997). Die Bildung von lateralen Wurzeln und von Wurzelhaaren wurden in Anwesenheit des Pilzes herabgesetzt. Eine Abnahme der Länge lateraler Wurzeln wurde durch die Zugabe von JA noch verstärkt. Der erste Mykorrhizakontakt wurde durch eine Behandlung mit JA signifikant beschleunigt (Regvar et al. 1997).

2. PILZLICHE PHYTOHORMONE IN PATHOGENEN

ASSOZIATIONEN

Pilze beeinflussen das Wachstum und die Entwicklung von Pflanzen auf viele verschiedene Arten. Die Infektion durch pilzliche Pathogene führt zu verringertem Wachstum und kann im Tod enden. Viele pilzliche Pathogene verursachen charakteristische Symptome in ihren Wirtspflanzen wie Brand, Mehltau, Nekrosen, Fäule, Blattflecken, Krebs, Blattkräuseln, Gallen, Epinastie unter vielen anderen. Einige dieser Symptome werden durch erhöhte Konzentrationen von Wachstumsregulatoren in den Geweben verursacht. Da die Pflanzenwachstumsregulatoren das Wachstum und Differenzierung in gesunden Pflanzen kontrollieren, können alle Änderungen in der Konzentration einer oder mehrerer Hormone zu einer Inbalance zwischen verschiedenen Regulatoren und so zu abnormalem Wachstum führen.

Pflanzenwachstumsregulatoren werden in Pflanzen oft als Antwort auf Stress produziert. Phytopathogene Pilze können ebenfalls Pflanzenhormone produzieren und sekretieren. Daher ist die Quelle des erhöhten Levels von Pflanzenhormonen während einer Pathogenese oft unklar. Phytopathogene Pilze können Verbindungen aller Phytohormonklassen synthetisieren, oft über den selben oder einen ähnlichen Biosyntheseweg wie in Pflanzen. Die Konservierung von ähnlichen Biosynthesewegen zwischen Pflanze und Pilz lassen annehmen, dass diese Verbindungen schon früh in der Geschichte des Lebens auftraten (Tudzynski 1997).

3. KAIROMONE

Unter Kairomonen versteht man Botenstoffe, die zwischen Individuen verschiedener Art wirken. Um eine Symbiose zu etablieren müssen molekulare Signale auftreten, die zwischen den Individuen ausgetauscht werden und so zu den beobachteten

physiologischen und anatomischen Veränderungen in beiden Symbionten führen. Einer der Symbionten wird die Kommunikation starten. Das Signal muss vom anderen wahrgenommen werden und ein Antwortsignal wird initiiert. Eine Signalkette führt schließlich zur Bildung eines Pflanzen-Pilz-Interfaces. In eukaryotischen Zellen werden externe Signale durch Rezeptoren detektiert und in ein limitiertes Repertoire von interzellularen sekundären Botenstoffen übersetzt (Palme et al. 1989). Phytohormone spielen daher entweder eine Rolle als Signal oder als sekundäre Botenstoffe.

Unabhängig von ihrem Ursprung sind Phytohormone, die bis jetzt als Signal identifiziert wurden ABA und Ethylen (Dixon und Lamb 1990). Es gibt Hinweise darauf, dass ABA eine Schlüsselfunktion bei der Induktion von Proteinaseinhibitorgen inne hat (Pena-Cortes et al. 1989). Von mykorrhizierten Wurzeln wird oft berichtet, dass sie eine größere Menge an Proteinen enthalten als nicht mykorrhizierte. Eine Veränderung der Auxinbalance scheint eine Voraussetzung für die Entwicklung einer Mykorrhiza zu sein (Rupp et al. 1989a). Das von der Pflanze produzierte Tryptophan in der Rhizosphäre könnte ausreichend sein, um die Biosynthese von IAA im Pilz zu erhöhen (Rupp et al. 1989a).

Die Wirtspflanze entlässt in die Rhizosphäre Metabolite wie Flavanoide, Diterpene, Hormone und verschiedenen Nährstoffe, die Folgendes bewirken können: Auslösen der Basidiosporenkeimung (Fries et al. 1987), Wachstum der Hyphen Richtung Wurzel (Horan und Chilvers 1990) und die ersten Entwicklungsschritte einer Mykorrhizabildung (Ditengou und Lapeyrie 2000). Das Flavanol Rutin und das Cytokinin Zeatin modifizieren die Morphologie der Hyphen (Lagrange et al. 2001). Wurzelexudate und Zeatin führen zu einer Akkumulation von Hypaphorin im Pilz (Béguiristain und Lapeyrie 1997).

Im Laufe der Signalübertragung von Pflanze und Pilz finden noch folgende Veränderungen statt (Martin et al. 2001): Veränderungen des Phosphorylierungsstatus, Modifikationen des Ionenfluxes, eine Zunahme der Ca^{2+} -Konzentration im Zytoplasma, Depolarisation der Plasmamembran, Produktion von reaktiven Sauerstoffarten und die Veränderung der Genexpression (Yang et al 1997). Eine posttranslationale Modifikation der Proteine durch Phosphorylierung ist ein bekannter Mechanismus einer Signalkette.

3.1 DIE AUSBILDUNG DES INTERFACE ZWISCHEN PFLANZE UND PILZ

Die erfolgreiche Etablierung einer Mykorrhizakolonisation resultiert in der Bildung zahlreicher Interfaces zwischen Pflanze und Pilz (Beyrle 1995). Die Kolonisationsprozesse und die Interfacebildung sind eng miteinander korreliert. Wurzel und Wirtszelle werden bisweilen bevor sich die Kolonisation etablieren konnte modifiziert. Modifikationen findet man an beiden Symbionten. Es wurde von einer Reduktion des Zellwandmaterials, von einer Veränderung in der Mittellamelle, von einer Membranmodifikation und einer Änderung der ATPase-Aktivität berichtet. Die Modifikationen sind mit zwei wichtigen Funktionen des Interfaces verbunden. Erstens, um das Zytoplasma der Symbionten zu trennen und zweitens um den Austausch von Metaboliten zwischen den Symbionten vorzubereiten. Eine Rolle des Auxins könnte die Erhöhung der Aktivität von ATPasen am Interface sein (Gogala 1991; Smith und Smith 1990).

3.2 TRANSFER ÜBER DAS INTERFACE

Die Nährstoffaufnahme erfolgt über das Interface, das wurzellosoziierte Myzel und über die nicht mykorrhizierten Wurzeln. In Ektomykorrhizen bildet der Pilzmantel eine mehr oder weniger undurchlässige Schicht und verhindert so zum Teil eine apoplastische Bewegung von Nährstoffen zwischen dem Wurzelkortex und dem Boden. Sobald das Interface gebildet wird, wird die Nährstoffbewegung vom Boden in die mykorrhizierte Wurzel auf einem symplastischen Weg über Pilzhypen und hypodermale Durchlasszellen beschränkt (Smith und Smith 1990). Die Kontrolle über den symplastischen Weg ist am Interface (Beyrle 1995). Man weiß von Phytohormonen, dass sie auch quantitativ arbeiten. Hierbei stört die große Anzahl an potenziellen phytohormonproduzierenden oder abbauenden Mikroorganismen in der Rhizosphäre (Beyrle 1995). Damit Phytohormone eine Rolle im Nährstofftransfer spielen, müssen sie über den symplastischen Weg wirken, wo die Regulation auf dem zellulären und interzellulären Niveau in geringen Mengen erfolgt (Beyrle 1995). In Ektomykorrhizen und arbuskulären Mykorrhizen werden Ionen über das Pilzmyzel aufgenommen und Kohlenhydrate durch die photosynthetisierenden Pflanzen produziert.

Phytohormone könnten eine Rolle bei der Aufteilung spielen indem sie den Ionenflux (Pohleven und Gogala 1986; Pohleven 1989) und Photosynthate (Clifford et al. 1986) in Pflanzen und Pilzen beeinflussen.

Der Nährstofftransport über das Interface ist in den meisten Fällen bidirektional solange die Zellen auf beiden Seiten des Interface physiologisch aktiv sind. Es scheint unidirektional in chlorophylllosen Pflanzen und Orchideenmykorrhize zu sein (Harley und Smith 1983). Mögliche Konzepte sind die Reduktion des Zellwandmaterials, Modifizierung der Membranen von Wirt und Pilz und Mobilisierung von an Membranen gebundene Enzyme, die damit das System des aktiven Transportes bilden (Beyrle 1995). Eine veränderte interne Hormonbalance kann das Ergebnis einer Produktion, Destruktion, Aktivierung, Inaktivierung und Translokation von Phytohormonen sein. Ob die Regulation im Inneren der Pflanze oder durch die Hormonaufnahme pilzlichen Ursprungs stattfindet, ist schwer festzustellen. In einem Experiment von Wullschleger und Reid (1990) konnten *Cenococcum geophilum*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Pisolithus tinctorius*, *Suillus granulatus* und *Thelephora terrestris* keine cytokininähnlichen Substanzen in das Kulturmedium abgeben, aber sie erhöhten die Cytokininaktivität in Nadeln von *Pinus taeda* im Verlauf der Ektomykorrhizaetablierung.

Alle Arten von Phytohormonen/Kairomonen werden potentiell von den meisten Mykorrhizapilzen synthetisiert. Die pflanzeninterne Hormonbalance wird durch die Mykorrhizakolonisation verändert. Welche physiologischen Prozesse für die beobachteten Veränderungen verantwortlich sind und wo die Prozesse auf dem zellulären Niveau lokalisiert sind, ist schwer festzustellen (Beyrle 1995). Die Frage, ob es sich um ein Kairomon handelt ist zur Zeit nicht beantwortbar, aber sicher ist, dass es zu einem Signalaustausch zwischen dem Pilz und der Pflanze kommt.

Tab. 5 fasst die vermuteten Wirkungen von Phytohormonen bei der Regulation von Ektomykorrhizen zusammen.

Tab.5: Vermutete Wirkungen von Phytohormonen bei der Regulation von Ektomykorrhizen (nach Beyrle 1995; verändert).

Wirkung	Phytohormon	Quelle
fördert das Pilzwachstum	Cytokinin	Melin (1963), Gogala (1970, 1971, 1973)
	Auxin, Cytokinin	Gogala und Pohleven (1976)
	IAA	Fortin (1967, 1970)
	Cytokinin	Ng et al. (1982)
hemmt das Pilzwachstum	IAA	Fortin (1967, 1970)
	Auxin, Gibberellin	Zupancic und Gogala (1980)
reduziert die pilzliche Nährstoffaufnahme	Cytokinin	Pohleven und Gogala (1986)
	Kinetin	Stegnar et al. (1978)
reguliert den pilzlichen Nährstofftransport	Cytokinin	Pohleven (1989)
in Sporophorenvergrößerung verwickelt	Auxin	Last et al. (1979)
verändert die Wurzelmorphologie	IAA, IBA	Baser et al. (1987)
	Auxin	Simpson (1986)
	IAA	Slankis (1973)
modifiziert die Zellwandstruktur	IAA	Durand et al. (1992)
erhöht die Membranpermeabilität	Auxin	Craft und Miller (1974)
	Cytokinin	Gogala (1991); Ek et al. (1983)
beeinflusst die Membran-ATPase Aktivität	IAA	Durand et al. (1992)
verändert die Photosynthataufteilung	Nicht definiert	Slankis (1973)
kontrolliert die Expression von Wirtsgenen	IAA	Durand et al. (1992)

V. MATERIAL

In Zusammenarbeit mit Dr. Keller, Forstliche Bundesversuchsanstalt Imst, wurde die Ethylenproduktion von Mykorrhizapilzen gemessen. Die Pilze wurden sowohl auf Agar als auch auf Torf kultiviert.

Ziel dieser Arbeit war es, die Ethylenproduktion verschiedener Pilze zu quantifizieren, und abzuschätzen, ob die Baumwurzeln durch die erreichte Ethylenkonzentration beeinflusst werden können. Dies ist im Hinblick auf die Frage, ob durch die Pilze Ethylenkonzentrationen erreicht werden, die die Bäume über die Wurzeln beeinflussen können, interessant.

In den Versuchsansätzen wurden parallel zu den Ethylenkonzentrationen auch Veränderungen in der Kohlendioxidkonzentrationen erfasst.

Für die Messung der Ethylenkonzentration wurden Torfkulturen und Kulturen auf Agar in 125 ml Erlenmeyerkolben mit Schliff (NS 24/29) angesetzt und mit Gummistopfen verschlossen.

1. KULTUREN AUF AGAR

Es wurde ein von Dr. Keller empfohlener Nährboden verwendet. Er wurde in großen Bechergläsern hergestellt. Dazu wurde 20g Maltose, 10g Glucose, 2g Pepton, 0,5g KH_2PO_4 , 1g $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, ZnSO_4 0,5ml (Lsg. 1:500), FeCl_3 1.0ml (Lsg. 1% ig) Fe_2Cl_3 1.0ml (Lsg. 1%), CaCl_2 5.0ml (Lsg. 0.1m), MnSO_4 0,5ml (Lsg 1% ig), Hefeextrakt 0,2g, Aneurin und Biotin 1 Spatelspitze, Inosit (Cyclohexanhexol) 50mg, Aqua dest 1.000ml, Agar 15g (Moser 1963, abgeändert) durch einen Magnetrührer für mehrere Minuten vermischt und anschließend im Mikrowellenherd auf höchster Stufe gekocht bis die Lösung klar wurde (in der Regel ca. 20 Minuten).

Anschließend wurde die Lösung über einen Trichter in Eprouvetten bis zu einer 20ml Marke überführt. Diese 20ml wurden in die vorbereiteten Erlenmeyerkolben gegossen. Nach dem Abkühlen des Nährbodens wurden die Kolben mit einem Wattepfropfen und einer darüberschlagenen Alufolie verschlossen, um sie im Autoclaven bei 1bar 45min lang zu sterilisieren. Nach dem Ausgelieren des Nährbodens wurden die Erlenmeyerkolben in einem Brutschrank bei 20°C im Dunklen gelagert.

Auf diesem Nährboden wurden die Plattenkulturen, die auf dem Postweg geschickt wurden, überimpft. Auf der Sterilbank wurde mit einem in 96%igen Ethanol getauchten und anschließend ausgeglühten Skalpell vom Rand der Kulturen (junges Myzel) ein ca. $0,5\text{cm}^2$ großes Dreieck ausgeschnitten und auf den frischen Nährboden in den Erlenmeyerkolben angedrückt. Mehrere Parallelansätze wurden so von einer Kultur angelegt. Nach dem Verschließen mit Wattepfropfen und Alufolie wurde das Wachsen der Kulturen abgewartet.

Für die Messungen wurde in der Sterilbank der Wattepfropfen durch einen autoklavierten Gummistopfen ersetzt, der mit sterilisiertem Silikon abgedichtet wurde. Die Kulturen wurden frühestens bei Erreichen eines Durchmessers von 1cm für Messungen herangezogen. In Tab. 6 sind die Isolate mit ihren Fundstellen aufgelistet.



Abb. 15: Überimpfte Plattenkulturen in Erlenmeyerkolben.

2. KULTUREN AUF TORF

Torf entsteht durch Verwesung von Pflanzenteilen auf nährstoffarmen Standorten mit hohem Grundwasserstand. Er besteht aus mindestens 30% organischen Substanzen. Die Hauptbestandteile sind Huminsäuren, Gerbsäuren, Harze, Pektine, Zellulose, Hemizellulose, Lignin, Humine, östrogene Substanzen, organische und anorganische Salze und Bitumen.

3. DIE PILZE

Es wurden folgende Kulturen auf Torf vorbereitet: *Amanita muscaria* (Am 3-18), *Boletus edulis* (Bo 2-16), *Lactarius deterrimus* (La 1-1), *Rhizopogon* sp. (Rh 1-3, genannt *Rhizopogon* sp. 1), *Rhizopogon* sp. (Rh 2-2, genannt *Rhizopogon* sp. 2), *Suillus grevillei* (Su 8-7) *Suillus placidus* (Su 1-28), *Suillus plorans* (Su 2-19), *Suillus tridentinus* (Su 6-6), *Suillus viscidus* (Su 7-1).

Die untersuchten Agarkulturen sind: *Amanita muscaria* (Am 3-18), *Amanita rubescens* (Am 1-8), *Boletinus cavipes* (Bs 1-8), *Boletus edulis* (Bo 2-16), *Cortinarius variegatus* (Co 6-1), *Lactarius deterrimus* (La 1-1), *Lactarius porninsis* (La 2-1), *Lactarius rufus* (La 5-3), *Paxillus involutus* (Pa 1-4-1), *Rhizopogon* sp. (Rh 1-3, genannt *Rhizopogon* sp. 1), *Rhizopogon* sp. (Rh 2-2, genannt *Rhizopogon* sp. 2), *Suillus placidus* (Su 1-28), *Suillus plorans* (Su 2-19), *Suillus tridentinus* (Su 6-6), *Suillus viscidus* (Su 7-1).

Die Pilze bildeten unter den gegebenen Umständen keine Fruchtkörper aus, sondern nur ein durchaus vitales Myzel. Schon sehr früh ergab sich die Annahme, dass ektomykorrhizabildende Pilze für die Bildung eines Sporophors einen Wirt brauchen. Das Durchtrennen der Verbindung des Pilzes zur Wirtspflanze in einem Versuch von Romell (1938, 1939) verhinderte die Fruchtbildung jener Pilze, die auf der Seite der Trennlinie jenseits der Wirtspflanze wuchsen.

3.1 GENERELLE CHARAKTERISTIKA DER AUSGEWÄHLTEN PILZE

Eine Zusammenfassung finden sie in Tab. 6.

***Amanita muscaria* (L.: Fr.) Hook, Roter Fliegenpilz**

Der Hut ist 8 bis 15 cm breit, erst kugelig, zuletzt ganz flach ausgebreitet, mit gerieftem Rand, lebhaft scharlachrot, im Alter orangerot ausbleichend, meist mit regelmäßig verteilten weißen Flocken als Reste einer allgemeinen, den jungen Pilz einschließenden Hülle. Die Lamellen sind weiß. Der Stiel ist schlank mit weitem, hängendem Ring, unten mit zwiebelähnlicher Knolle mit Warzen.

Er ist von August bis Spätherbst häufig in Laub- und Nadelwaldgesellschaften besonders auf sauren Böden, vorzugsweise bei Fichten, Kiefern und Birken aufzufinden. Meist findet man ihn unter Altzirben (Keller 1997). Er ist eine holarktisch

verbreitete Art (Schmid-Heckel 1985). Er bildet eine Mykorrhiza mit *Picea abies*, montan bis subalpin (Schmid-Heckel 1988).

***Amanita rubescens* (Pers. Ex Fr.) S.F. Gray, Perlpilz**

Der Hut ist 5 bis 15 cm breit, erst halbkugelig, dann aufgeschirmt, braunrötlich bis fleischrötlich. Der Hut alter Exemplare hat weinrote Flecken. Die Huthaut ist glänzend und leicht schmierig. Die Lamellen sind weiß. Bei Berührung färben sie sich langsam rötlich. Der Stiel ist zylindrisch weiß-rosa und wird besonders am Stielgrund weinrot (Cetto 1976).

Er bildet eine Mykorrhiza mit *Picea abies*, montan bis hochmontan (Schmid-Heckel 1988).

***Boletinus cavipes* (Opat.) Kalchbr., Hohlfuß-Röhrling**

Der Hut ist halbkugelig bis sehr flach gewölbt, 2 bis 8 cm, stark filzig und fein schuppig, in Farbe sehr variabel, von lebhaft zitronengelb, goldgelb bis orange und bei uns besonders häufig satt zimtbraun. Wenn er noch jung ist, ist der Hutrand durch einen trockenen, filzigen blass ockerlichen oder gelblichen Schleier mit dem Stiel verbunden. Die Röhren sind im Vergleich zu anderen Röhrlingen sehr kurz und die Poren sehr weit, am Stiel herablaufend, gelblichgrünlich bis olivgrün. Der Stiel ist dem Hut mehr oder weniger gleichfarbig, etwas blasser, von den Schleierresten im oberen Teil beringt, und als wesentliches Artmerkmal von Jugend an hohl (Moser 1963).

Er ist überall auf Kalk- und Silikatböden verbreitet (Moser 1963). Er ist ein obligater Mykorrhizapilz der Lärche (*Larix europea*). Man findet ihn von der montanen bis subalpinen Region häufig (Schmid-Heckel, 1985).

***Boletus edulis* Bull. Ex Fr., Echter Steinpilz, Herrenpilz**

Der Hut ist fleischig, anfangs halbkugelig, dann gewölbt und zuletzt auch niedergedrückt. Er ist hellbraun. Die Randzone ist etwas blasser. Die Oberfläche ist feucht, etwas schmierig. Die Röhren sind lang, einfach, weiß dann gelblich und leicht vom Hut abtrennbar. Der Stiel ist blass und wird später hellbraun (Cetto 1976).

Man findet ihn bei Fichte (*Picea abies*) (Schmid-Heckel 1985).

***Cortinarius variecolor* Fr., Erdriechender Schleimkopf, Erdriechender Schleierling**

Der Hut ist 6 bis 10 cm groß, halbkugelig. Zu Beginn ist er violett später wird er rot bis dunkel kastanienbraun. Beim reifen Pilz ist der zarte Rand eingerollt. Der Stiel ist blass und wird später hellbraun (Cetto 1976).

Er hat einen starken Erdgeruch.

Er ist in Europa weit verbreitet. Er wurde regelmäßig in montanen und hochmontanen Fichtenwäldern nachgewiesen (Schmid-Heckel 1985). Er wächst gesellig in Ringen. Man findet ihn im Sommer bis in den Herbst (Cetto 1988).

***Lactarius deterrimus* Gröger (*Lactarius delicicosus* var. *picei* Vass.), Fichten-Blut-Reizker**

Er hat im Alter grünes Fleisch und einen bitteren fast scharfen Geschmack (Cetto 1988). Man findet ihn ausschließlich unter Fichten (Cetto 1988). *Lactarius deterrimus* scheint *Arctostaphylos alpina* als Mykorrhizapartner von *Picea abies* ersetzen zu können. Häufig und regelmäßig ist er in Fichtenwäldern der montanen und hochmontanen Stufe anzutreffen, gelegentlich findet man ihn auch im subalpinen Bereich bei *Picea abies*. Er tritt bereits im Juli auf. Die Hauptfruktifikationszeit ist jedoch der September und Oktober (Schmid-Heckel 1985).

***Lactarius porninsis* Roll., Lärchen-Reizker, Lärchen-Milchling**

Der Hut ist flach gewölbt, meist in der Mitte mehr oder weniger stark niedergedrückt. Der Rand bleibt längere Zeit eingerollt und wird, wenn er älter ist auch etwas verbogen. Der Hut ist 3 bis 8 cm, lebhaft orange, karottenrot, manchmal leicht dunkler konzentrisch gezont, fein gemasert, feucht etwas schmierig. Die Lamellen sind ocker bis orangegelb, entfernt stehend. Der Stiel ist zylindrisch, an der Basis oft etwas zusammengezogen, orange, aber blasser als der Hut, fast immer kürzer als der Hut breit. Das Fleisch ist blass orangegelblich bis weiß und scheidet bei Verletzung immer einen weißen, unveränderlichen Milchsaft aus. Der Geruch ist etwas apfelähnlich. Der ganze Pilz, wie alle Milchlinge, ist ziemlich brüchig (Moser 1963).

Man findet ihn bei Lärchen, vorzugsweise auf sauren Böden (Moser 1963). Innerhalb der Gattung *Lactarius* ist der Lärchen-Reizker der einzige obligate Mykorrhizapilz von *Larix decidua* (Schmid-Heckel 1985).

***Lactarius rufus* (Scop.: Fr.) Fr., Rotbrauner Reizker, Braunroter Milchling**

Er hat einen rotbraun gefärbten, spitz gebuckelten Hut. Der Stiel ist heller rotbraun. Die Milch ist weiß (Keller 1997).

Er fruktifiziert meist unter Altzirben, seltener unter mittleren Zirben. Er wird nicht im Bereich von Jungzirben beobachtet. Er wurde von Horak (1963, 1985) als Mykorrhizapilz bei *Picea*, *Pinus cembra* und *Pinus mugo* beschrieben (Keller 1997).

***Paxillus involutus* (Batsch) Fr., Kahler oder Empfindlicher Krempling**

Sein Hut ist feinfilzig bis kahl, olivlich braun, kaum schmierig. Der Hutrand ist lange eingerollt mit gelblichen Lamellen. Die Druckstellen werden rasch braunfleckig (Keller 1997).

Man findet ihn zwischen *Vaccinium myrtillus*, auf Humus (mit Nadelstreu) bzw. zwischen Moos. Horak (1963) wies ihn in der subalpinen Stufe der Rätischen Alpen unter verschiedenen Holzarten wie *Picea*, *Larix*, *Pinus mugo*, *Betula*, *Alnus*, jedoch nicht unter *Pinus cembra* nach (Keller 1997). Er bildet mit *Picea abies* eine Mykorrhiza aus (Schmid-Heckel 1988).

Rhizopogon* spp., Wurzeltrüffel**Suillus aeruginascens* (Secr.) Snell auch *Suillus viscidus* (Fr.&Hök.), Grauer****Lärchen-Röhrling**

Der Hut ist halbkugelig bis flach gewölbt, 3 bis 8 cm, hell grau, gelblichgrau, bräunlichgrau, des öfteren mit grünlichen oder violettlichen Tönen, fein gemasert-marmoriert oder eingewachsen faserig, feucht schleimig. Zu Beginn ist der Hutrand durch grau-schleimigen Schleier mit dem Stiel verbunden. Röhren und Poren sind von der Jugend an grau, ziemlich großporig, die Wände zwischen den Poren ziemlich dicklich. Der Stiel ist keulig, gleich dick oder an der Basis auch etwas verjüngt, schwach spindelrig, hell grau, ähnlich wie der Hut, an der Basis oft grünlich verfärbend (Moser 1963).

Er ist ein Lärchenbegleiter auf Kalk und Silikatböden (Moser 1963) bis in die subalpine Zone (Schmid-Heckel 1985).

***Suillus grevillei* (Klotzsch) Sing., Goldröhrling**

Der junge Hut ist halbkugelig, später dann flach gewölbt, 2 bis 10 cm breit, von lebhaft zitronengelb bis satt orangebraun, ziemlich einheitlich, feucht stark schmierig, trocken glänzend. In seiner Jugend ist der Hutrand durch eine fast schleimige, oft fast

durchsichtige Haut (mit gelblicher Tönung) mit dem Stiel verbunden. Röhren und Poren sind satt zitronengelb. Der Stiel ist gleichdick oder gegen die Basis schwach keulig, an der Spitze zitronengelb, darunter bildet der zusammenfallende Schleier einen Ring. Darunter ist der Stiel auf gelbem Grunde mehr oder weniger orangebräunlich marmoriert oder gefasert. Das Fleisch ist im ganzen Pilz lebhaft zitronengelb, in der Stielbasis manchmal etwas violettlich oder blaugrünlich verfärbend (Moser 1963).

Der Pilz ist wohl der häufigste Lärchenbegleiter, mit der breitesten ökologischen Valenz, der sowohl auf Kalk- als auch auf Silikatböden, vom Tal bis in die Kampfzone hinauf verbreitet ist (Moser 1963). Er ist häufig ab August bis Ende Oktober in montaner Stufe bis in die subalpine Region zu finden. Er hat sich schnell an die künstliche Arealerweiterung der Lärche angepasst und kommt aus diesem Grund heute fast überall in der nördlichen gemäßigten Zone vor (Schmid-Heckel 1988).

***Suillus placidus* (Bon.) Sing., Elfenbein-Röhrling**

Eine durch ihre weiße Farbe und den zuspitzenden Stiel bereits gut gekennzeichnete Art. Der Hut ist 3 bis 12 cm breit. In seiner Jugend ist der Hut rein weiß, dann mehr elfenbeinweiß, älter oft gelblich und selbst gelbbraun verfärbend. Der Stiel ist fast immer wurzelartig zuspitzend, oft etwas verbogen, weiß mit purpuroviolettlischen bis bräunlichen, älter schwärzlichen Drüsen. Die Stielbasis ist oft zitronengelblich (Moser 1963).

Dieser Pilz zeigt seine üppigste Entwicklung meist in jüngeren, moosreichen, feuchteren Zirbenbeständen, kommt aber auch an trockeneren Standorten (auch an Südhängen) vor. Fruktifikation findet bei Zirben aller Alterskategorien mit Schwerpunkt bei mittleren und Altzirben statt. Er ist außerdem auch mit der Weymuthskiefer (*Pinus strobus*) vergesellschaftet, einer weiteren fünfnadeligen Kiefernart (Moser 1963).

***Suillus plorans* (Roll.) Sing., Zirben-Röhrling**

Der Hut ist 2 bis 12 cm breit, jung halbkugelig, später flacher gewölbt, alt auch der Rand etwas verbogen und selbst nach oben aufgebogen, häufig und besonders jung dunkel schokoladebraun, später heller, häufig aber auch (und alt fast immer) gelbbraun, selbst strohgelblich. Der Stiel ist mehr oder weniger gleichdick, zylindrisch oder an der Basis leicht verdickt, orangebräunlich, an älteren Stücken gelbbraunlich, mit violettrotlichen bis purpurbräunlichen punktförmigen Drüsen, die ebenfalls besonders

an der Stielspitze oft milchige Tröpfchen absondern. Das Fleisch ist orange(-bräunlich), gelbbraun, seltener schmutzig weißlich. Der Geschmack ist mild (Moser 1963).

Er ist ein Mykorrhizapilz der Zirbe (*Pinus cembra*). Die Art ist bei Zirben in der subalpinen Stufe fast überall verbreitet und ist auch noch in der Kampfzone oft reichlich vorhanden. Es dürfte sich wohl um den wichtigsten Begleitpilz der Zirbe aller Alterskategorien handeln, mit einem vergleichsweise hohen Anteil an Jungzirben. Sie haben einen sehr weiten ökologischen Bereich, und sind daher vielseitig anwendbar. Er fruktifiziert gerne an grasigen oder moosigen Stellen, aber auch noch auf blankem Humus oder zwischen *Vaccinium* spp. Es findet selten stammnahe Fruktifikation statt (Keller 1997).

***Suillus tridentinus* (Bres.) Sing., Rostroter Lärchenröhrling**

Der Hut ist halbkugelig bis flach gewölbt, 3 bis 10 cm, eigenartig orange-zimtbräunlich, alt blasser und mehr gelbbraun mit zimtfarbigem Beiton, eingewachsen radial faserig, feucht schmierig, trocken glänzend. Die Röhren und Poren sind in der Jugend leuchtend orange, im Alter schmutziger, mehr gelborange, ausgewachsen ziemlich großporig. Der Stiel ist schwach keulig oder gleichdick, orange-zimtbräunlich, gegen die Basis heller, mit mehr gelblichen Tönen, im oberen Teil mit ringförmigen Resten des blassen Schleiers, der an jungen Exemplaren Stiel und Hutrand verbindet. Das Fleisch ist gelb, mit rötlichem Ton, besonders gegen die Stielbasis (Moser 1963).

Er ist im Bereich der Kalkalpen ein häufiger Lärchenbegleiter, außerhalb der Alpen seltener und nur auf kalkhaltigen Böden (Moser 1963). Er ist ein obligater Mykorrhizapilz der Lärche (Schmid-Heckel 1985).

Tab. 6: Liste der Isolate für die Untersuchung der Ethylenproduktion durch Ektomykorrhizapilze.

^a Isolatbezeichnung für die Kulturen der Abteilung Bodenbiologie, Institut Forstökologie, Forstliche Bundesversuchsanstalt, Imst, Austria.

^b A = Austria

^c Holzarten in unmittelbarer Nähe zur isolierten Pilzkollektion. Ld, *Larix decidua* Mill.; Pa, *Picea abies* (L.) Karst.; Pc, *Pinus cembra* L.

^d Vegetationsstufen in den Alpen: sm, Submontan; tm, tiefmontan; mm, mittelmontan; hm, hochmontan; ts, tiefsubalpin; hs, hochsubalpin.

n.e. = nicht erhoben

Species	Isolat ^a	Lokalität ^b	assoziierter Wirt ^c	Veg. stufe ^d	Seehöhe (m)	Jahr der Isolierung
<i>Amanita muscaria</i> (L.: Fr.) Hook.	Am 3-18	Ötztal, Tirol, A	Pc	hs	2070	1991
<i>Amanita rubescens</i> (Pers.: Fr.) S.F. Gray	Am 1-8	Pitztal, Tirol, A	Pa	mm	1400	1989
<i>Boletinus cavipes</i> (Klotzsch.: Fr.) Kalchbr.	Bs 1-8	Imst, Tirol, A	Ld	hm	1650	1989
<i>Boletus edulis</i> Bull.: Fr.	Bo 2-16	Sellrain, Tirol, A	Pa	ts	n.e. (>1600)	1974
<i>Cortinarius variegatus</i> Fr.	Co 6-1	Tarrenz, Tirol, A	Pa	hm	1490	1995
<i>Lactarius deterrimus</i> Grög.	La 1-1	Sellrain, Tirol, A	Pa	ts	n.e. (>1700)	1985
<i>Lactarius porninsis</i> Roll.	La 2-1	Sellrain, Tirol, A	Ld	ts	~1800	1980
<i>Lactarius rufus</i> (Scop.) Fr.	La 5-3	Kaunertal, Tirol, A	Pc	hs	2100	1993
<i>Paxillus involutus</i> (Bat.) Fr.	Pa 1-4-1	Kaunertal, Tirol, A	Pc	hs	2080	1992
<i>Rhizopogon sp.</i>	Rh 1-3	Bad Häring, Tirol, A	Pc, Pa	tm	~600	1985
<i>Rhizopogon sp.</i>	Rh 2-2	Ötztal, Tirol, A	Pc	hs	2150	1991
<i>Suillus grevillei</i> (Klotzsch: Fr.) Sing.	Su 8-7	Imst, Tirol, A	Ld	hm	1610	1989
<i>Suillus placidus</i> (Bon.) Sing.	Su 1-28	Sellrain, Tirol, A	Pc	hs	2060	1991
<i>Suillus plorans</i> (Roll.) Sing.	Su 2-19	Ötztal, Tirol, A	Pc	hs	2180	1991
<i>Suillus tridentinus</i> (Bres.) Sing.	Su 6-6	Leutasch, Tirol, A	Ld	mm	1200	1989
<i>Suillus viscidus</i> (Fr. & Hök.) Rauschert	S. Su 7-1	Imst, Tirol, A	Ld	sm	830	1995

VI. METHODE

1. ETHYLENMESSUNG

1.1 PROBLEM UND LÖSUNG

Zu Beginn stellten sich die Polystyrol-Petrischalen in denen die Kulturen von Dr. Keller geliefert wurden als undicht heraus. Hier dürfte der Gasverlust durch Diffusion durch die Kunststoffoberfläche erfolgt sein. Daher entschied ich mich für Glaspetrischalen mit einem Deckel, in den ein im Durchmesser ca. 1cm großes Loch gebrannt wurde. Indem ich Heißkleber mit einer Klebepistole in den Spalt zwischen Deckel und Schale füllte, versuchte ich sie abzudichten. Der Heißkleber war jedoch immer an einigen Stellen gasdurchlässig. Darum wurde zusätzlich ein Isolierband um den Heißkleber gewickelt. Es wurde auch versucht, die Petrischalen unter Wasser aufzubewahren, allerdings mit der Folge, dass Wasser eindrang und die Pilzkulturen beschädigte. Ich nahm an, dass aufgrund des großen Abstandes zwischen Schale und Deckel mechanische Beanspruchung zu einer Undichte des Heißklebers führte. So versuchte ich die Lage des Deckels bei der darauffolgenden Charge durch das Einlegen eines einige Millimeter dicken Gummischlauchs zu fixieren und erst anschließend nach gründlicher Reinigung der Glasoberfläche Heißkleber zu benutzen. Schließlich wickelte ich noch ein Isolierband um den Heißkleber. Auch der Gummistopfen wurde mit Heißkleber angeklebt. Aber selbst diese dreifache Abdichtung erwies sich als ungenügend. Schließlich versuchte ich noch eine Abdichtung mit einem Silikonkleber und eine mit Plastic fermit, ein dauerplastischer Installationskitt. Aber auch diese Verschlussarten waren gasdurchlässig.

Diese verschiedenen Versuche der Abdichtung scheiterten. Daher sind die Messergebnisse der Plattenkulturen nicht für weiterführende Aussagen zu verwenden.

Schließlich kam ich zu der Lösung, die Kulturen von Dr. Keller auf ein Nährmedium in Erlenmeyerkolben zu überimpfen und sie wie bei den Torfkulturen abzudichten.

Bei den anschließenden Messungen ergab sich ein neues Problem. Die 45min lang bei 2bar sterilisierten Gummistopfen gaben Ethylen ab. Daher reinigte ich sie in einer Seifenlösung, autoklavierte sie, ließ sie ca. 20min bei angelegtem Vakuum im

Exsikkator ausgasen und sterilisierte vor Gebrauch nochmals. Dadurch konnte die Ethylenausgasung geringfügig reduziert werden. Um diesen Faktor bei den Berechnungen miteinzubeziehen, wurde bei allen folgenden Messungen Kontrollen mit Gummistopfen (ohne Nährmedium und Pilz) angelegt. Auch Parallelen mit Nährboden, Gummistopfen (ohne Pilz) wurden vermessen, um ein etwaiges Ausgasen von Ethylen aus dem Nährboden zu determinieren.

Die Erlenmeyerkolben wurden inkubiert. Die erste Ethylenmessung auf Agar erfolgte mit Kulturen die 23, 34 oder 59 Tage alt waren. Die Kulturen wurden erst dann zu Messungen herangezogen, wenn ein deutliches Wachstum stattfand. Aus den Kulturgefäßen wurde nach vier bis sechs Tagen Inkubation 1ml Gasproben entnommen und am Gaschromatographen (Perkin Elmer) mit einem Flammenionisationsdetektor (FID) vermessen. Es wurde eine 2m Porapak Q-Säule benutzt. Die Messung erfolgte isotherm bei 50°C. Die Injektortemperatur lag bei 150°C. Das Trägergas war Helium (Durchflussgeschwindigkeit 20mlmin⁻¹). Anschließend wurde die Ausgangssituation durch Belüften in der Sterilbank wieder hergestellt. Eine zweite Messung wurde mit 30, 52 oder 73 Tagen alten Kulturen durchgeführt. Die Produktion von Ethylen wurde errechnet in dem die gemessene Konzentration durch die Stundenanzahl der Inkubation und die Grundfläche dividiert wurde.

Auf Torf wurde die erste Messung mit Kulturen, die 14, 35, 48, 65 98 und 117 Tage alt waren durchgeführt, die zweite Messung mit 49, 72, 90, 105 und 124 Tagen alten Kulturen. Die Produktion von Ethylen wurde errechnet in dem die gemessene Konzentration durch die Stundenanzahl der Inkubation dividiert wurde.

Die parallele Durchführung von Messungen an Leerproben ermöglichte es, auch eine andere Form von Gasproduktion bzw. -verlust als die der die Pilze zu erfassen. Diese ist durch physikalische Adsorptions- und Desorptionsvorgänge, sowie durch chemische Reaktionen erklärbar.

2. METHODE ZUR KOHLENDIOXIDMESSUNG

Je 1 ml Gasprobe wurde entnommen und am Gaschromatographen (Shimadzu GC-14B) mit einem Wärmeleitfähigkeitsdetektor (TCD) vermessen. Es wurde eine 3m Porapak Q-Säule benutzt. Es wurde isotherm bei 100°C gemessen. Das Trägergas war Helium (Durchflussgeschwindigkeit 20mlmin⁻¹). Die Injektortemperatur lag bei 120°C.

3. GRUNDFLÄCHE

Schließlich wurde die Grundfläche, die der Pilz bedeckte, zu verschiedenen Zeitpunkten mit AutoCAD (Release 14) ermittelt und so auf das Wachstum des Pilzes geschlossen. Außerdem wurde die Grundfläche als Bezugsgröße für die C₂H₄-Messung herangezogen.

4. WASSERGEHALT

Der Wassergehalt der Torfkulturen wurde gravimetrisch bestimmt. Es wurde das Frischgewicht ermittelt. Anschließend wurde der Boden auf 105°C bis zur Gewichtskonstanz erhitzt und erneut gewogen.

5. STATISTISCHE AUSWERTUNG

Die statistische Auswertung und die Erstellung der Grafiken erfolgte mit Plot-IT für Windows Version 3.1.

VII. ERGEBNISSE

1. DIE PLATTENKULTUREN

1.1 DER WASSERGEHALT

Der Wassergehalt des Nährbodens liegt bei ca. 96 Gewichtsprozent.

1.2 DAS RELATIVE FLÄCHENWACHSTUM DER PILZE

Vom Zeitpunkt der Überimpfung (0. Tag) bis zum Zeitpunkt der ersten Messung (23., 34. oder 59. Tag) zeigten die Pilzkulturen ein deutliches Flächenwachstum (Abb. 16). *Rhizopogon sp. 1* wuchs mit einer relativen Wachstumsrate von $0,89\text{cm}^2\text{d}^{-1}$ am schnellsten, gefolgt von *Paxillus involutus* mit $0,87\text{cm}^2\text{d}^{-1}$. *Boletinus cavipes* ($0,64\text{cm}^2\text{d}^{-1}$) und *Rhizopogon sp. 2* ($0,56\text{cm}^2\text{d}^{-1}$) zeigten unter den bestehenden Bedingungen ebenfalls ein sehr schnelles Wachstum. *Lactarius rufus* ($0,04\text{cm}^2\text{d}^{-1}$) und *Lactarius deterrimus* ($0,05\text{cm}^2\text{d}^{-1}$) waren die am langsamsten wachsenden Arten. Die *Suillus*-Arten zeigten eine sehr einheitliche Wachstumsrate zwischen $0,19$ und $0,23\text{cm}^2\text{d}^{-1}$. Bei den noch nicht erwähnten Spezies lag die Wachstumsrate zwischen $0,11$ bis $0,20\text{cm}^2\text{d}^{-1}$.

Ab dem Zeitpunkt der ersten Messung bis zum Tag der zweiten Messung (zwischen 7 und 18 Tage) ergab sich ein anderes Bild. Alle Pilze zeigten ein verringertes, zum Teil sogar ein leicht rückläufiges Flächenwachstum. Nur *Lactarius rufus* ($0,08\text{cm}^2\text{d}^{-1}$) zeigte im Vergleich zum ersten Versuchszeitraum eine erhöhte Wachstumsrate. Sie stellt zugleich auch den höchsten Wert innerhalb des zweiten Versuchszeitraums dar, obwohl er weit unter den erreichten Werten des ersten Versuchszeitraumes lag. *Rhizopogon sp. 2* ($0,03\text{cm}^2\text{d}^{-1}$), *Amanita rubescens* ($0,01\text{cm}^2\text{d}^{-1}$), *Lactarius deterrimus* ($0,01\text{cm}^2\text{d}^{-1}$) und *Cortinarius varicolor* ($0,003\text{cm}^2\text{d}^{-1}$) zeigten eine leicht positive Wachstumsrate. *Rhizopogon sp. 1* war schon nach der ersten Messung an die Grenzen seines Gefäßes und des Nährbodens gestoßen und zeigte daher kein Flächenwachstum mehr. Bei den *Suillus*-Arten lag das relative Wachstum zwischen $-0,08$ bis $-0,05\text{cm}^2\text{d}^{-1}$. Auch *Boletus edulis* ($-0,02\text{cm}^2\text{d}^{-1}$), *Amanita muscaria* ($-0,06\text{cm}^2\text{d}^{-1}$), *Boletinus cavipes* ($-0,06\text{cm}^2\text{d}^{-1}$), *Lactarius porninsis* ($-0,1\text{cm}^2\text{d}^{-1}$) und *Paxillus involutus* ($-0,1\text{cm}^2\text{d}^{-1}$) zeigten einen

leichten Rückgang der Myzelfläche, obwohl ihnen noch unbewachsener Nährboden zur Verfügung stand.

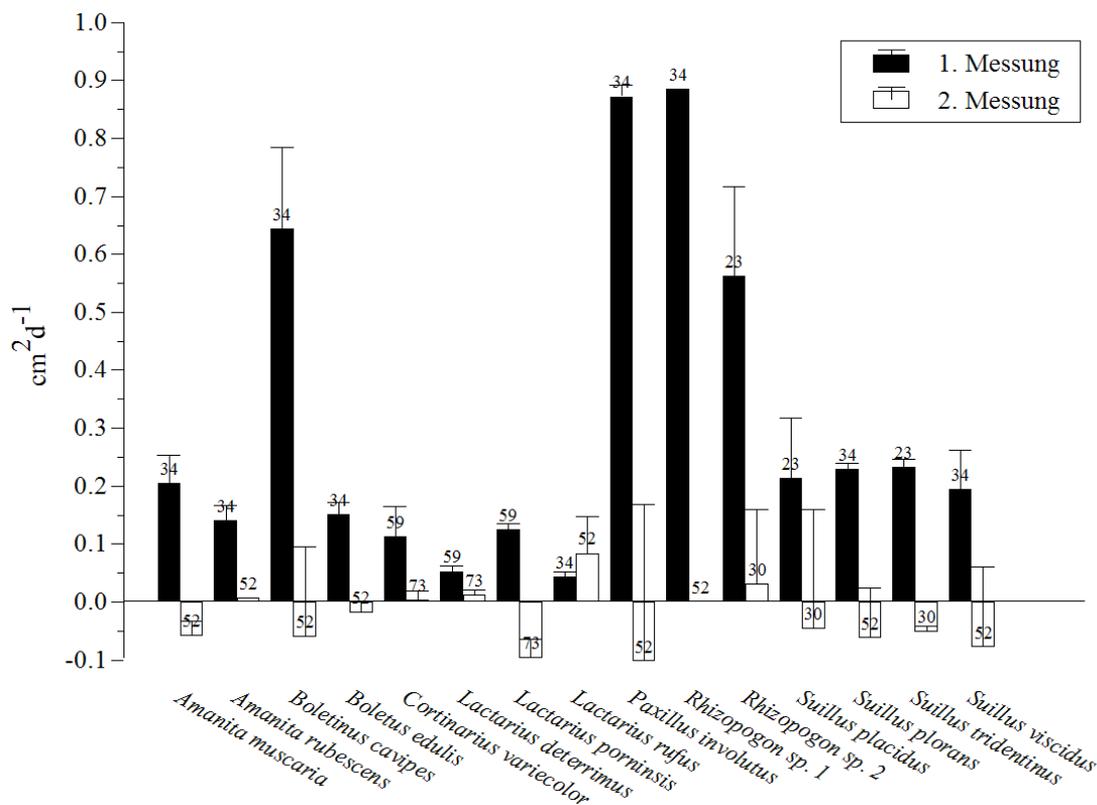


Abb. 16: Erste und zweite Messung der Wachstumsraten der untersuchten Pilzarten. Die Zahlen bei den Balken geben das Alter der Kulturen in Tagen zum Zeitpunkt der Messung an. Die Stichprobe n liegt zwischen 1 und 5. Fehlerbalken=Standardabweichung

1.3 KOHLENDIOXIDPRODUKTION

Die unbewachsenen Kontrollgefäße wiesen weder bei der ersten noch bei der zweiten Messung eine Zunahme des Kohlendioxidgehaltes in der Luft der Erlenmeyerkolben auf (Abb. 17).

Bei der ersten Messung zeigte die Kohlendioxidproduktion bei *Cortinarius variegator* ein Maximum von $6,61 \mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$. Keine der anderen Arten erreichte auch nur annähernd eine so hohe Atmungsaktivität. Die geringsten Werte wiesen *Rhizopogon sp. 1* ($0,6 \mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$), *Boletinus cavipes* ($0,66 \mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$), *Paxillus involutus* ($0,69 \mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$) und *Rhizopogon sp. 2* ($0,77 \mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$) auf. Die *Suillus*-Arten hatten Produktionen zwischen 2,5 und $1,5 \mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$. Die noch nicht erwähnten Arten hatten eine Kohlendioxidproduktion zwischen 1,63 und $0,97 \mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$.

Bei der zweiten Messreihe waren alle Produktionsraten niedriger als bei der ersten. Nur bei *Lactarius porninsis* ($1,34\mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$) waren die Werte der zweiten Messung höher und bei *Suillus plorans* ($1,45\mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$) und *Lactarius rufus* ($1,14\mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$) ungefähr gleich. Die niedrigste Kohlendioxidproduktion zeigten die *Amanita*-Arten ($0,15$ und $0,18\mu\text{molCO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$). Von *Boletinus cavipes*, *Boletus edulis*, *Paxillus involutus*, *Rhizopogon* spp. und *Suillus tridentinus* fehlen aufgrund eines technischen Gebrechens die Werte der Kohlendioxidproduktion zum Zeitpunkt der zweiten Serie.

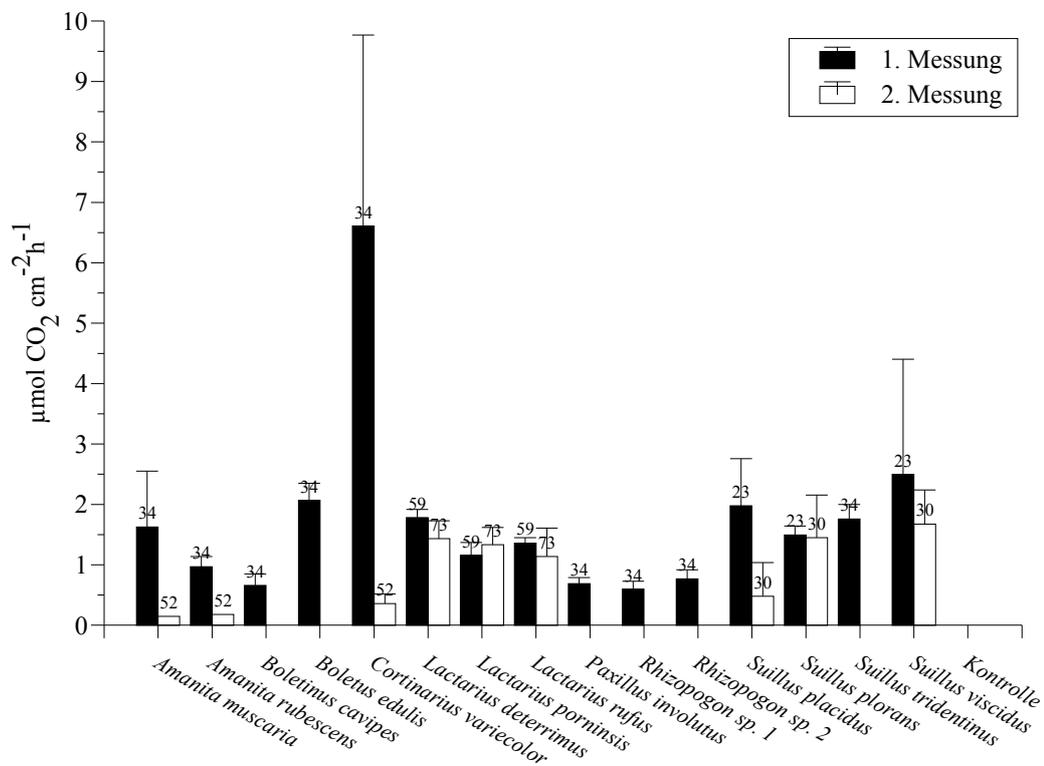


Abb. 17: Erste und zweite Messung der Kohlendioxidproduktion der untersuchten Pilzarten. Die Zahlen bei den Balken geben das Alter der Kulturen in Tagen zum Zeitpunkt der Messung an. Bei der ersten Messung liegt n zwischen 2 und 5. Bei der zweiten Messung wurde bei einigen Pilzarten nur eine Messung durchgeführt. Fehlerbalken=Standardabweichung

1.4 ETHYLENPRODUKTION

Die Kontrollen wiesen bei der ersten Messung eine Ethylenproduktion von $4,25\text{pmolC}_2\text{H}_4\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$ und bei der zweiten von $0,52\text{pmolC}_2\text{H}_4\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$ auf.

Aufgrund der hohen Ethylenproduktionswerte der Kontrollen bei der ersten Messung konnte bei den Pilzen *Amanita rubescens*, *Boletinus cavipes*, *Lactarius porninsis*,

Paxillus involutus, *Rhizopogon sp. 1*, *Suillus placidus* und *Suillus plorans* keine eindeutige C_2H_4 -Bildung nachgewiesen werden (Abb. 18). Die höchste Produktion zeigte mit $49,3 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ *Cortinarius variegatus* gefolgt von *Boletus edulis* mit $34,32 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Bei den *Suillus*-Arten zeigten *Suillus tridentinus* ($32,22 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) und *Suillus viscidus* ($12,59 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) eine Produktion. *Amanita muscaria* ($20,81 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$), *Lactarius deterrimus* ($18,34 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$), *Lactarius rufus* ($11,61 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) und *Rhizopogon sp. 2* ($9,49 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) zeigten noch eine geringe Produktion.

Bei der zweiten Messung konnte bei *Boletinus cavipes* und *Paxillus involutus* keine Ethylenproduktion nachgewiesen werden. Die Werte der zweiten Messung waren zumeist niedriger als die der ersten. Die Ausnahmen sind *Lactarius deterrimus* ($23,06 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$), der auch der stärkste Produzent in dieser Messreihe ist, und *Suillus plorans* ($5,38 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) und *Suillus placidus* ($6,24 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$).

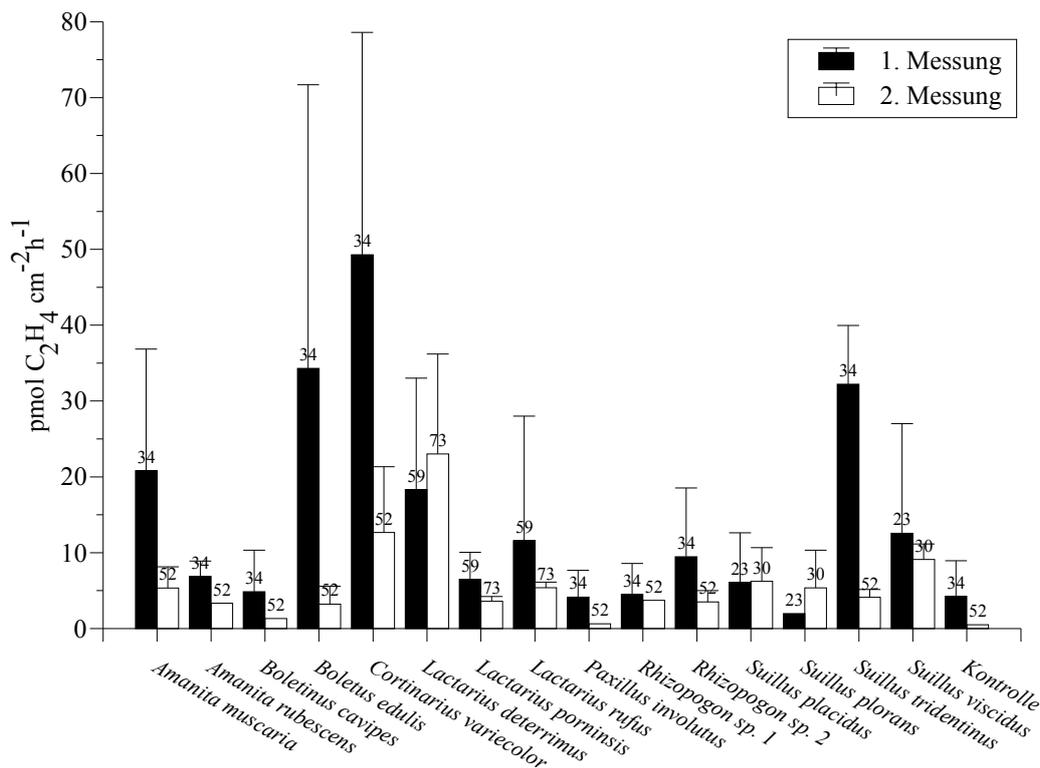


Abb. 18: Erste und zweite Messung der Ethylenproduktion der untersuchten Pilzarten. Die Zahlen bei den Balken geben das Alter der Kulturen in Tagen zum Zeitpunkt der Messung an. Bei der ersten Messung liegt n zwischen 2 und 5. Bei der zweiten Messung wurde bei einigen Pilzarten nur eine Messung durchgeführt. Fehlerbalken=Standardabweichung

1.5 DIE WERTE IM VERGLEICH

1.5.1 KOHLENDIOXIDPRODUKTION UND WACHSTUM

Die Pilze, die nach der Überimpfung das schnellste Flächenwachstum zeigten, waren *Boletinus cavipes*, *Paxillus involutus*, *Rhizopogon sp. 1* und *Rhizopogon sp. 2*. Diese vier Arten zeigten die geringste Kohlendioxidproduktion pro Flächeneinheit. *Cortinarius variegatus*, ein eher langsam wachsender Pilz zeigte hingegen die höchste CO₂-Bildung. Diese fünf Kombinationen fallen aus dem Rahmen. Die anderen Punkte zeigen in der Grafik ein einander ähnliches Verhalten (Abb. 16, 17, 19).

Die *Suillus*-Arten zeigten bei der ersten Messung ein ungefähr gleich schnelles Wachstum und auch ihre Kohlendioxidproduktion ist vergleichbar, die Werte liegen eng beieinander. Die *Lactarius*-Arten, die zwar unterschiedlich schnelles Wachstum zeigten, bildeten trotzdem ungefähr gleich viel CO₂ bei der ersten und zweiten Messung.

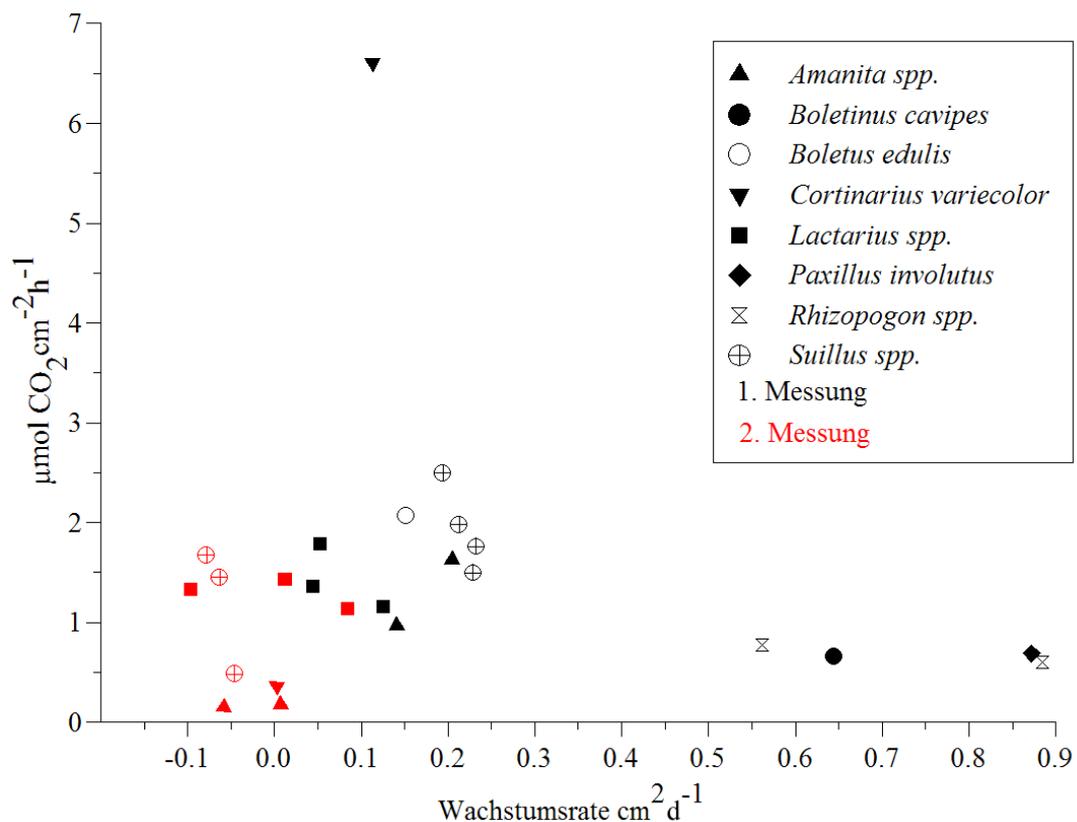


Abb. 19: Erste und zweite Messung der Kohlendioxidproduktion in Bezug zur Wachstumsrate.

1.5.2 ETHYLENPRODUKTION UND WACHSTUMSRATE

Die schnell wachsenden Pilze *Boletinus cavipes*, *Paxillus involutus* und *Rhizopogon* spp. wiesen eine eher niedrige Bildungsrate auf, während der langsam wachsende Pilz *Cortinarius variegatus* die höchste Produktion zeigte. Ungefähr bei der Schnelligkeit der Flächenausbreitung, die *Cortinarius variegatus* erreicht, werden allgemein die höchsten Ethylenbildungsraten erzielt (*Boletus edulis*, *Suillus* sp., *Lactarius* sp., *Amanita* sp.). Bei Verlangsamung des Flächenwachstums, bzw. bei rückläufigem Wachstum sinkt die Ethylenproduktion (Abb. 16, 18, 20).

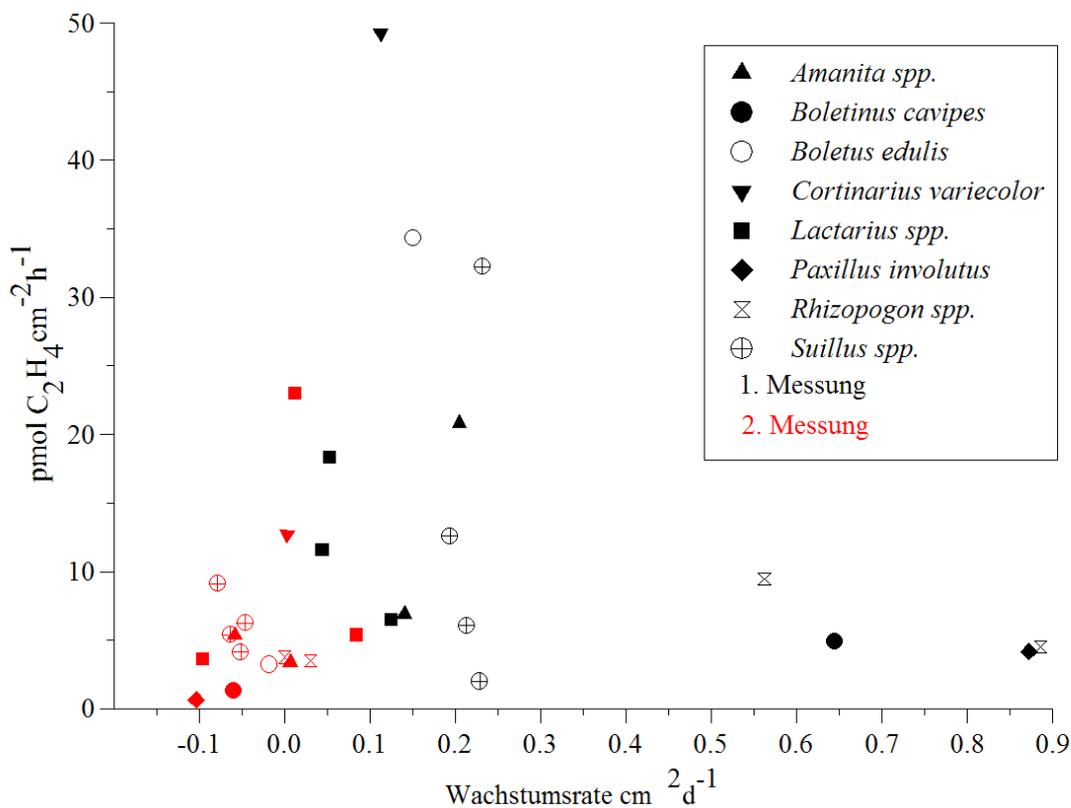


Abb. 20: Erste und zweite Messung der Ethylenproduktion in Bezug zur Wachstumsrate.

1.5.3 ETHYLEN UND KOHLENDIOXID

Zwischen der Kohlendioxid- und der Ethylenproduktion bestand eine positive Korrelation ($r = 0,77$) allerdings vor allem aufgrund von *Cortinarius variegatus* (Abb. 17, 18, 21).

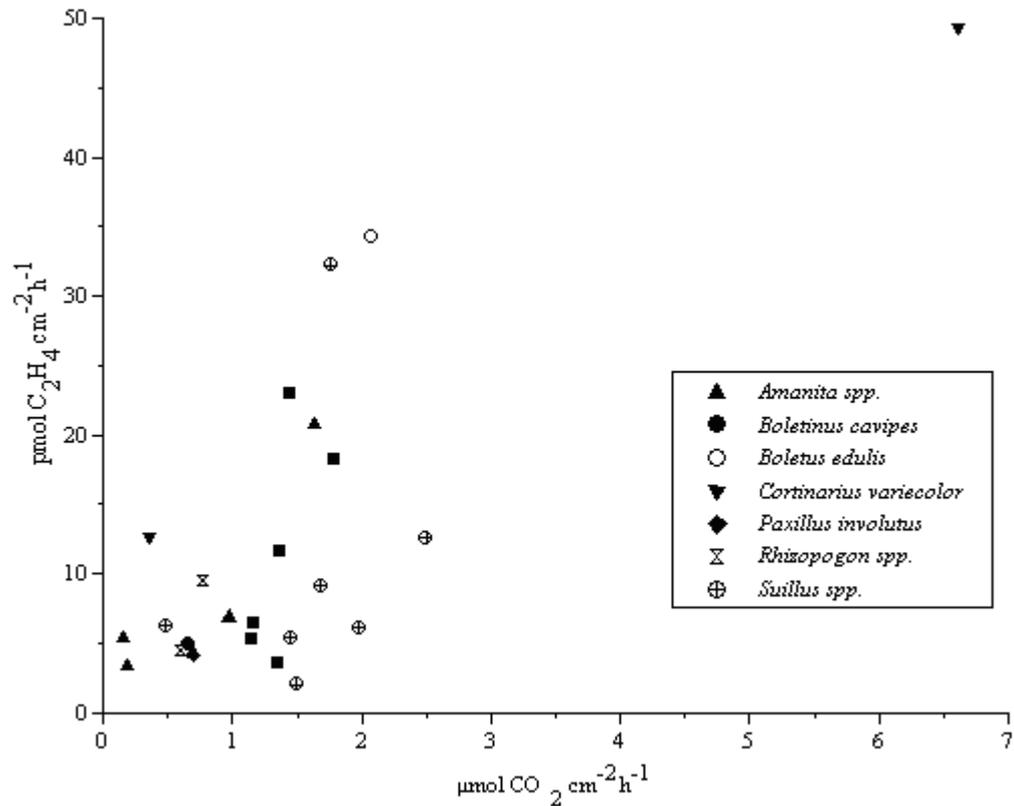


Abb. 21: Bei der ersten Messung bestand eine positive Korrelation ($r = 0,77$) zwischen der Ethylen- und der Kohlendioxidproduktion.

2. DIE TORFKULTUREN

2.1 DER WASSERGEHALT

Der Torf der Kontrollen weist bei der ersten Messung 91,8% und bei der zweiten Messung 83,7% Wassergehalt auf. Die Proben mit den Isolaten zeigen einen einheitlichen Wassergehalt zwischen 76,4 und 88% (Abb. 22).

Zu beachten ist, dass die Werte der ersten Messung nicht von den für den Versuch verwendeten Erlenmeyerkolben stammen, da sonst die Isolate zerstört worden wären und weitere Messungen nicht mehr möglich gewesen wären.

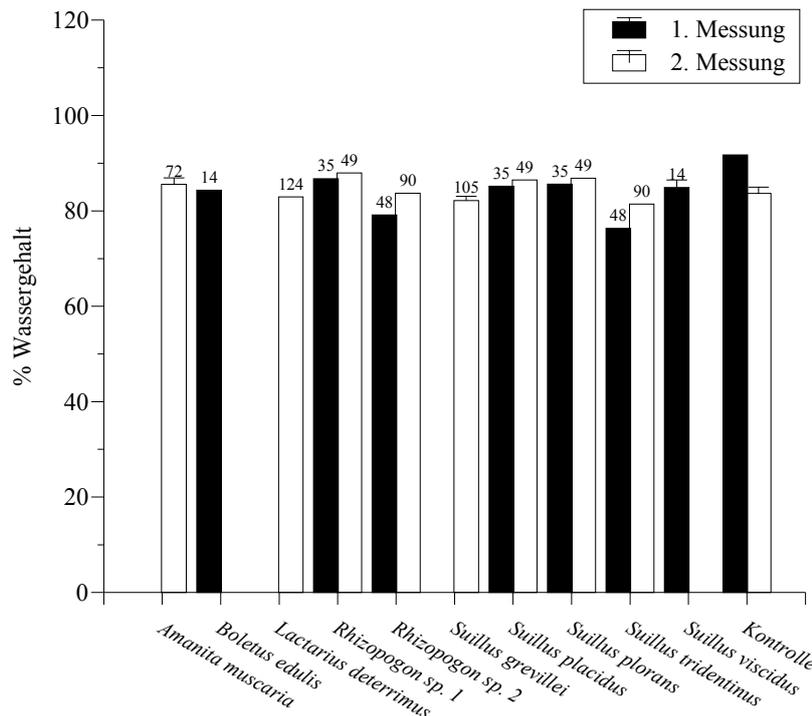


Abb. 22: Erste und zweite Messung des Wassergehaltes der Torfkulturen. Die Zahlen bei den Balken geben das Alter der Kulturen in Tagen zum Zeitpunkt der Messung an. Der Probenumfang n liegt zwischen 1 und 5. Fehlerbalken=Standardabweichung

2.2 WACHSTUM

Aufgrund von Beobachtungen kann gesagt werden, dass das Wachstum auf Torf wesentlich langsamer vor sich ging als auf den Nährböden.

2.3 KOHLENDIOXIDPRODUKTION

Die Kontrollen wiesen bei der ersten Messung $0,1 \mu\text{molCO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$, bei der zweiten $0,08 \mu\text{molCO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$ auf. Die Kohlendioxidbildung der Isolate lag allgemein um einiges höher als in den Kontrollen.

Bei der ersten Messung zeigte die Kohlendioxidproduktion bei *Suillus plorans* ein Maximum von $5,96 \mu\text{molCO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$. Allerdings erreichten *Suillus grevillei* ($5,1 \mu\text{molCO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$), *Rhizopogon sp. 1* ($5,08 \mu\text{molCO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$), *Rhizopogon sp. 2* ($4,96 \mu\text{molCO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$) und *Suillus placidus* ($4,83 \mu\text{molCO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$) annähernd gleich hohe Werte. Die geringste Kohlendioxidproduktion wies *Amanita muscaria* ($2,08 \mu\text{molCO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$) auf (Abb. 23).

Bei der zweiten Messreihe waren die Produktionsraten von *Rhizopogon sp. 2* ($2,98\mu\text{mol CO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$), *Suillus grevillei* ($2,52\mu\text{mol CO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$) und *Lactarius deterrimus* ($1,89\mu\text{mol CO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$) niedriger als bei der ersten. Von *Suillus tridentinus* ($6,45\mu\text{mol CO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$) und *Amanita muscaria* ($2,68\mu\text{mol CO}_2\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$) waren die Werte der zweiten Messung höher. Die höchste Produktion hatte *Suillus tridentinus*, die niedrigste *Lactarius deterrimus* (Abb. 23).

Von *Boletus edulis*, *Rhizopogon sp. 1*, *Suillus placidus*, *Suillus plorans* und *Suillus viscidus* fehlen aus technischen Gründen die Werte der Kohlendioxidproduktion zum Zeitpunkt der zweiten Serie.

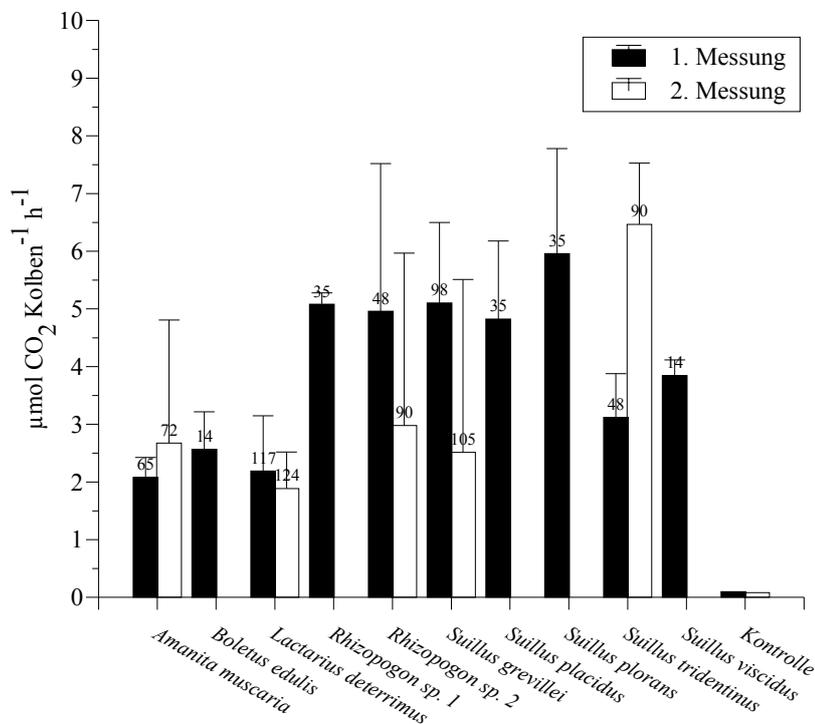


Abb. 23: Erste und zweite Messung der Kohlendioxidproduktion der untersuchten Pilzarten. Die Zahlen bei den Balken geben das Alter der Kulturen in Tagen zum Zeitpunkt der Messung an. Bei der ersten Messung liegt n zwischen 4 und 5. Bei der zweiten Messung liegt n zwischen 3 und 5. Fehlerbalken=Standardabweichung

2.4 ETHYLENPRODUKTION

Die Kontrollen wiesen bei der ersten Messung eine Produktion von $22,05\text{pmol C}_2\text{H}_4\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$ und bei der zweiten von $5,27\text{pmol C}_2\text{H}_4\text{Kolben}^{-1}\text{h}^{-1}$ auf.

Aufgrund der hohen Ethylenproduktionswerte der Kontrollen bei der ersten Messung konnte bei den Pilzen *Boletus edulis*, *Lactarius deterrimus*, *Rhizopogon sp. 2* und

Suillus tridentinus keine eindeutige C_2H_4 -Bildung nachgewiesen werden. Die höchste Produktion zeigte mit $214,85 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ Kolben}^{-1} \text{ h}^{-1}$ *Suillus plorans*. *Rhizopogon sp. 1* ($213,17 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ Kolben}^{-1} \text{ h}^{-1}$) und *Suillus placidus* ($210,52 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ Kolben}^{-1} \text{ h}^{-1}$) erreichten fast genauso hohe Raten. *Suillus viscidus* ($55,52 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ Kolben}^{-1} \text{ h}^{-1}$), *Amanita muscaria* ($41,72 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ Kolben}^{-1} \text{ h}^{-1}$) und *Suillus grevillei* ($41,61 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ Kolben}^{-1} \text{ h}^{-1}$) zeigten noch eine geringe Produktion (Abb. 24).

Bei der zweiten Messung konnte bei *Rhizopogon sp. 2* keine Ethylenproduktion nachgewiesen werden. Die Werte der zweiten Messung waren zumeist niedriger als die der ersten außer bei *Suillus grevillei* ($68,86 \text{ pmol } C_2H_4 \text{ Kolben}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Dieser Wert stellt zugleich den höchsten dieser Messreihe dar (Abb. 24).

Von *Boletus edulis* und *Suillus viscidus* ließen sich aufgrund von Verunreinigungen der Kulturen die Werte nicht ermitteln.

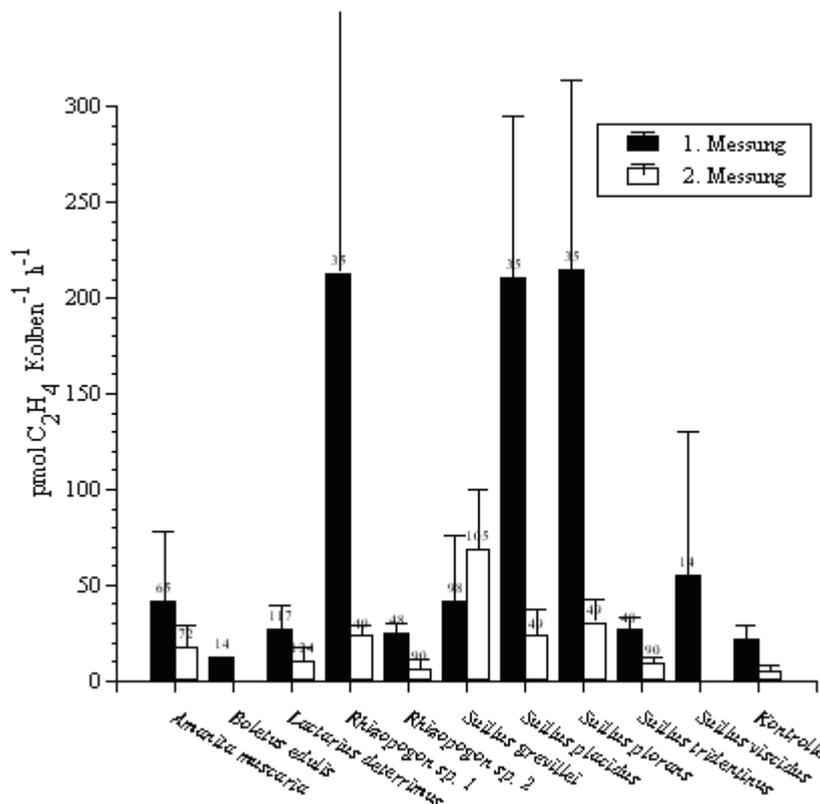


Abb. 24: 1. und 2. Messung der Ethylenproduktion der Torfkulturen. Die Zahlen bei den Balken geben das Alter der Kulturen in Tagen zum Zeitpunkt der Messung an. $n=4$, Fehlerbalken=Standardabweichung

2.5 DIE WERTE IM VERGLEICH

2.5.1 KOHLENDIOXIDPRODUKTION UND WASSERGEHALT

Die Kohlendioxidproduktion steigt tendenziell mit dem Wassergehalt (Abb. 22, 23, 25).

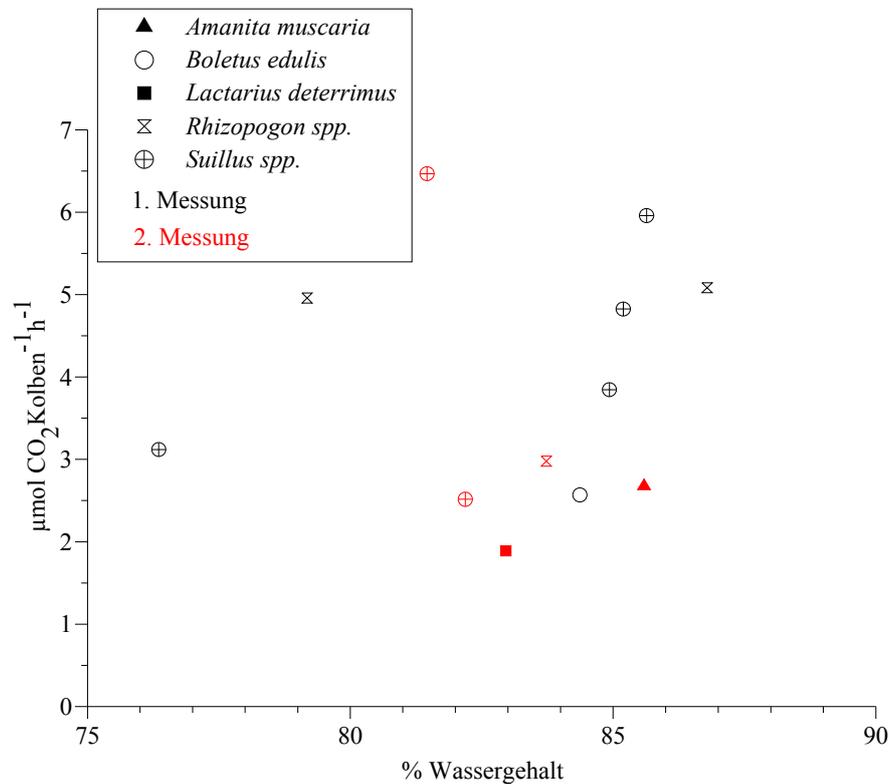


Abb. 25: Die Kohlendioxidproduktion steigt in den Torfkulturen mit dem Wassergehalt.

2.5.2 ETHYLENPRODUKTION UND WASSERGEHALT

Es scheint kein Zusammenhang zwischen Wassergehalt und Ethylenproduktion zu geben. Die höchsten Bildungsraten werden zwischen 85 und 88 % Wassergehalt erreicht (Abb. 22, 24, 26).

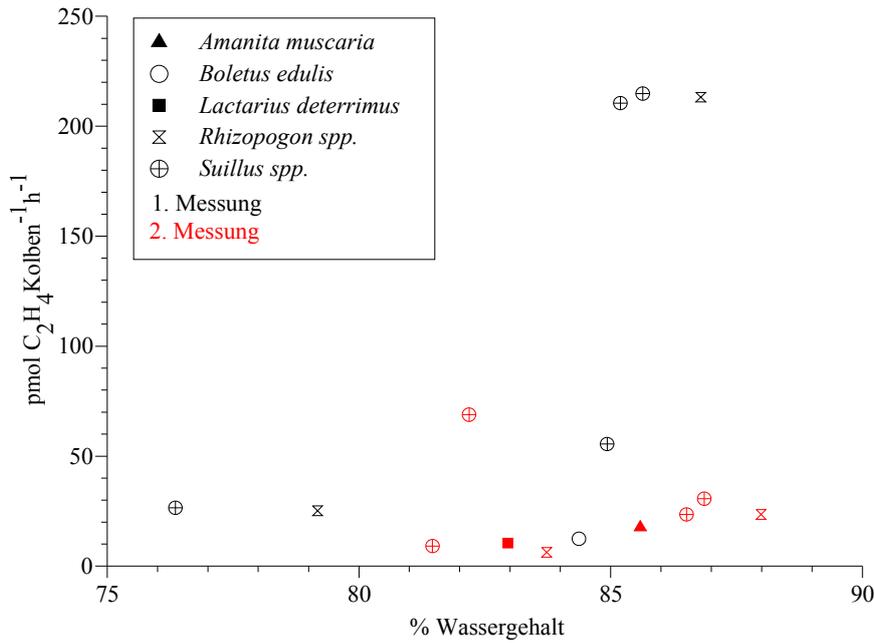


Abb. 26: Die Ethylenproduktion hängt in den Torfkulturen nicht mit dem Wassergehalt zusammen.

2.5.3 ETHYLEN UND KOHLENDIOXID

Zwischen der Kohlendioxid- und der Ethylenproduktion bestand eine positive Korrelation ($r=0,56$) (Abb. 23, 24, 27).

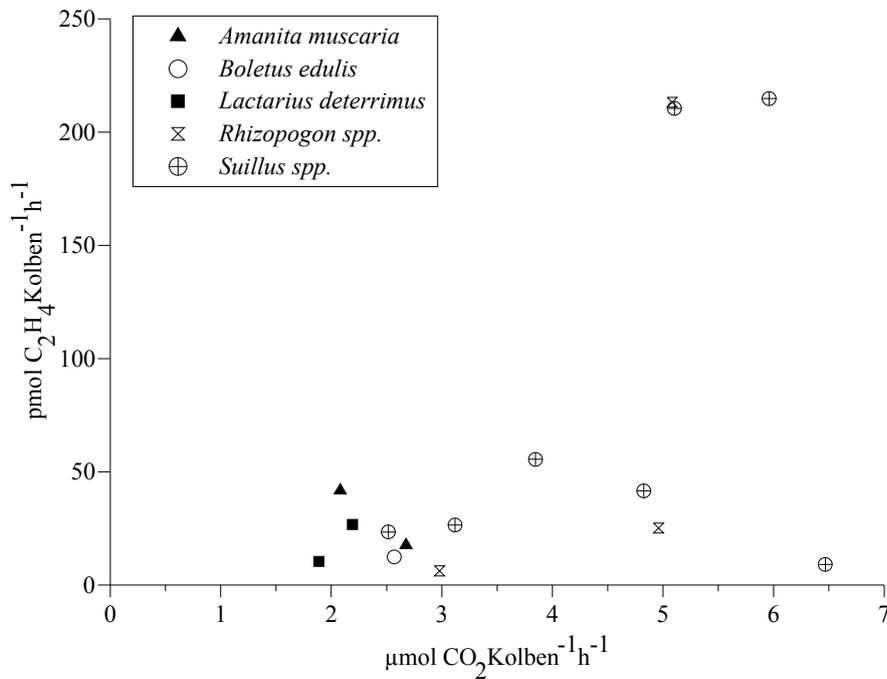


Abb. 27: Zwischen der Kohlendioxid- und der Ethylenproduktion bestand eine positive Korrelation ($r=0,56$).

3. VERGLEICH ZWISCHEN PLATTEN- UND TORFKULTUREN

3.1 KOHLENDIOXID

Die Kontrollen der Plattenkulturen zeigten keine messbare Kohlendioxidentwicklung, während die Torfkontrollen sehr wohl eine messbare Konzentration zeigen.

Obwohl aufgrund der unterschiedlichen Bezugssysteme nicht direkt vergleichbar, kann man sagen, dass die Kohlendioxidproduktion bei *Amanita muscaria*, *Boletus edulis*, *Lactarius deterrimus* auf den unterschiedlichen Substraten ähnliche Ergebnisse liefern. Während die *Rhizopogon*-Arten auf Torf zu den starken Kohlendioxidproduzenten gehören, zeigen sie auf dem Nährboden dieses Verhalten nicht. *Suillus placidus*, *Suillus plorans* und *Suillus tridentinus* zeigen auf Torf ebenfalls eine stärkere Atmung.

3.2 ETHYLEN

Die Kontrollen weisen auf Torf eine deutlich höhere Ethylenproduktion als auf dem Nährboden auf.

Die Ethylenbildung auf dem Nährboden erreicht keine Werte über $50\text{pmol C}_2\text{H}_4\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$, während auf Torf *Rhizopogon sp. 1*, *Suillus grevillei* (kein Vergleichswert auf Nährboden), *Suillus placidus*, *Suillus plorans* und *Suillus viscidus* diese Marke in den Kolben überschreiten. Allerdings ist ein direkter Vergleich der Versuchsansätze auf Agar und Torf aufgrund der unterschiedlichen Bezugsgrößen nicht möglich.

3.3 VERGLEICHE DER EINZELWERTE AUSGEWÄHLTER PILZE

Bei der Darstellung der Kohlendioxid- und Ethylenbildung wurde ein Achsenverhältnis von 25:1 gewählt.

3.3.1 AMANITA MUSCARIA

Bei den Torfkulturen überragen die höchsten Ethylenproduktionsraten die Kohlendioxidproduktion, während bei den Agarkulturen die Kohlendioxidproduktion die Ethylenproduktion überschreitet (Abb. 28). Bei den Plattenkulturen ist die Kohlendioxidproduktion bei jener Kultur am höchsten, bei der auch die Ethylenproduktion am stärksten ist. Dies trifft auch auf die Torfkulturen zu.

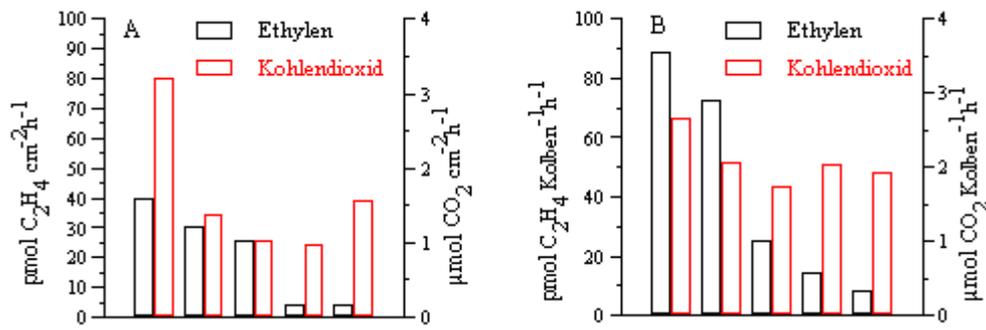


Abb. 28: Ethylen- und Kohlendioxidproduktion von *Amanita muscaria* auf A Agar und B Torf. Dargestellt sind die Einzelwerte aus den fünf parallel laufenden Versuchsansätzen.

3.3.2 BOLETUS EDULIS

Bei den Agarkultur liegen die höchsten Ethylenproduktionen bei circa $77 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Bei Torf liegt der höchste Wert ca. bei $15 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{ Kolben}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Die Kohlendioxidbildungsrate sind auf Torf um das Dreifache höher als die Ethylenbildungsrate (Abb. 29).

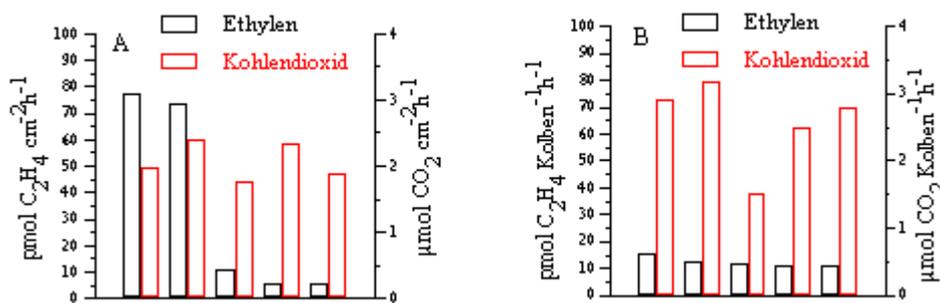


Abb. 29: Ethylen- und Kohlendioxidproduktion von *Boletus edulis* auf A Agar und B Torf. Darstellt sind die Einzelwerte aus den fünf parallel laufenden Versuchsansätzen.

3.3.3 RHIZOPOGON SP. 1

Hier liegen die Größenverhältnisse der Ethylen- und Kohlendioxidproduktion ebenfalls weit auseinander. Bei den Agarkulturen liegen die höchsten Ethylenproduktionen bei etwa $12 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, auf Torf bei $500 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{ Kolben}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Abb. 30). Die Kohlendioxidbildungsrate sind ca. um das Fünffache höher als bei den Plattenkulturen. Bei den gewählten Größenverhältnissen der Skalen liegt die Kohlendioxidproduktion immer über der Ethylenproduktion bei den Plattenkulturen, auf Torf ist zumeist die Ethylenproduktion höher.

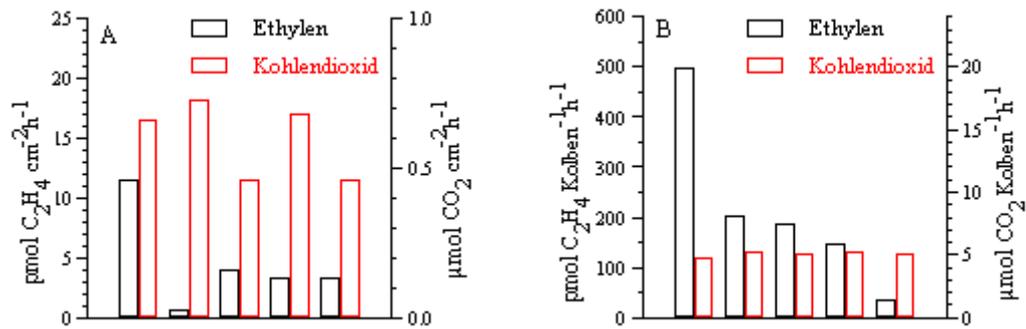


Abb. 30: Ethylen- und Kohlendioxidproduktion von *Rhizopogon sp. 1* auf A Agar und B Torf. Darstellt sind die Einzelwerte aus den fünf parallel laufenden Versuchsansätzen.

3.3.4 RHIZOPOGON SP. 2

Auch hier klaffen die Größenverhältnisse der Ethylen- und Kohlendioxidproduktion weit auseinander. Auf der Plattenkultur sind die höchsten Ethylenproduktionen bei um die $20 \text{ pmol C}_2\text{H}_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, auf Torf bei $180 \text{ pmol C}_2\text{H}_4 \text{ Kolben}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Abb. 31). Die Kohlendioxidbildungsraten sind ca. um das Sechsfache höher als bei den Plattenkulturen. Bei den gewählten Größenverhältnissen der Skalen liegt die Kohlendioxidproduktion immer über der Ethylenproduktion bei den Plattenkulturen. Die höchste Kohlendioxidproduktionsrate fällt mit der höchsten Ethylenproduktionsrate

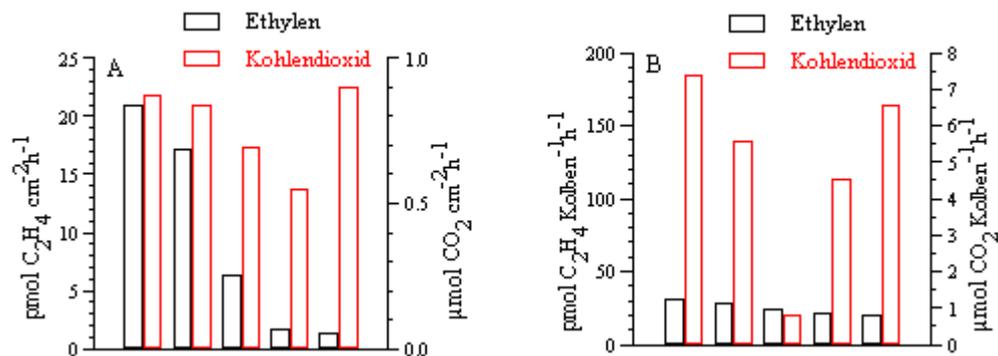


Abb. 30: Ethylen- und Kohlendioxidproduktion von *Rhizopogon sp. 2* auf A Agar und B Torf. Darstellt sind die Einzelwerte aus den fünf parallel laufenden Versuchsansätzen.

VIII. DISKUSSION

In dieser Arbeit wurde der Frage nachgegangen, ob Pilze eine Ethylenkonzentration aufbauen können, durch die sie Pflanzen mit denen sie in Symbiose leben beeinflussen. Obwohl die pilzliche Ethylenproduktion für die Entwicklung ektomykorrhizaartiger Strukturen nicht von Nöten ist, kann das Mitwirken von pilzlichem Ethylen nicht ausgeschlossen werden (Scigel und Lindermann 1998). Saltveit und Yang (1987) gaben an, dass bereits eine Ethylenkonzentration, die niedriger als 10ppb ($0.01\mu\text{L}^{-1}$) ist, pflanzliches Gewebe beeinflusst.

Das entspricht circa 48pmol Ethylen in einem Erlenmeyerkolben mit Nährboden. Das bedeutet, dass nur 1cm^2 des gesamten Myzels von *Cortinarius varicolor* auf Nährmedium bereits nach einer Stunde diese Konzentration aufbauen konnte. *Boletus edulis* hatte nach zwei Stunden 69pmol erreicht. Auch *Suillus tridentinus* hatte nach vier Stunden und *Rhizopogon sp. 2* nach sechs Stunden mehr als 48pmol Ethylen pro cm^2 Myzel produziert.

In den Torfkulturen müssten die Pilze 41pmol Ethylen produzieren, um eine physiologisch aktive Ethylenkonzentration aufzubauen. *Suillus plorans* hat diese Konzentration nach einer Stunde um das 52-fache überschritten. Sogar *Suillus grevillei*, der Pilz mit der geringsten Produktionsrate, überschritt diese Konzentration bereits nach einer Stunde.

Die untersuchten Pilze konnten unter den Bedingungen dieser Versuchsanordnung eine Ethylenkonzentration aufbauen, die die pflanzlichen Gewebe beeinflussen. Allerdings können unter diesen Laborbedingungen schwer Aussagen über die natürliche Situation gemacht werden, denn das komplexe Zusammenspiel von Pilz und Pflanze wird bei dieser einfachen Versuchsanordnung nicht widerspiegelt. Eine Frage, die sich hier stellt, ist wie viel von dem pilzlichen Ethylen in die Pflanze gelangt. Da Ethylen jedoch in Abhängigkeit vom Konzentrationsgradienten nach außen, aber auch nach innen diffundieren kann, und es für dieses gasförmige Hormon keine Entgiftungsmechanismen innerhalb der Pflanze gibt (Nikodim 1996), ist anzunehmen, dass ein Großteil des Ethylens in die Pflanze gelangt.

Die Pilze zeigten auf Nährboden im jüngeren Zustand, also bei der ersten Messung, eine höhere Ethylenproduktionsrate als bei der zweiten Messung. Weiters hatten die schnell

wachsenden Pilze eine geringere Ethylenbildungsrate als die langsam wachsenden Pilze. Nur *Lactarius deterrimus*, *Suillus plorans* und *Suillus placidus* überstiegen bei der zweiten Messung die Ethylenbildungsraten der ersten Messung. Es zeigt sich, dass bei Verlangsamung des Flächenwachstums, bzw. bei rückläufigem Flächenwachstum die Ethylenproduktion sinkt.

Die Pilze mit dem schnellsten Flächenwachstum waren *Boletinus cavipes*, *Paxillus involutus*, *Rhizopogon sp. 1* und *Rhizopogon sp. 2*. Sie zeigten die geringste Kohlendioxidproduktion pro Flächeneinheit. *Cortinarius variecolor*, ein eher langsam wachsender Pilz zeigte hingegen die höchste CO₂- und C₂H₄-Bildung. Bei der ersten Messung produzierten jene Pilze das meiste Ethylen, die auch das meiste Kohlendioxid abgaben.

Um die Bildungsrate der Kulturen auf Nährmedium miteinander vergleichen zu können, wurde die Grundfläche des Myzelnetzes ermittelt. Laut Griffin (1994) können Größemessungen der Länge und des Volumens herangezogen werden, um das Wachstum zu messen. Auch der Koloniedurchmesser von myzelaufbauenden Pilzen auf halbfestem Medium kann als Maß für die Wachstumsrate der Hyphenelongation benutzt werden (Griffin 1994). Der Koloniedurchmesser hat sich als besonders hilfreich erwiesen, um die Effekte von Temperatur auf das Wachstum zu messen. Das Normieren von physiologischen Vorgängen ist prinzipiell nicht immer zulässig. Trotzdem ist der Koloniedurchmesser und die Trockenmasse die meist gebrauchte Größe (Griffin 1994). Die meisten Studien benutzen die Trocken- oder Frischmasse des Pilzes für die Angabe der Produktionsraten.

Auf Torf blieb der Wassergehalt im Laufe der Messungen ziemlich konstant und scheint keinen Einfluss auf die Ethylenbildungsrate zu haben. Bei den Torkulturen war bei den jüngeren Kulturen die Ethylenbildungsrate höher als bei den älteren Kulturen. Allerdings gibt der frische Torf auch mehr Ethylen ab als bei der zweiten Messung. Nur die Ethylenbildungsrate von *Suillus grevillei* ist bei der zweiten Messung höher als bei der ersten. Trotz der geringen Unterschiede im Wassergehalt des Torfes zeigt sich eine Zunahme der Kohlendioxidproduktion mit leicht steigendem Wassergehalt. Auch in den Torkulturen besteht ein positiver Zusammenhang zwischen der Ethylenbildung und der Kohlendioxidbildung. *Suillus plorans* zeigte bei der ersten Messung die höchste Ethylen- und Kohlendioxidbildungsrate.

Ein weiterer Faktor ist das Inkubieren im Dunkeln. Licht oder die Abwesenheit von Licht hat ebenfalls einen Einfluss auf die Physiologie des Pilzes. Licht hat einen größeren Effekt auf die Reproduktion des Pilzes als auf das Wachstum (Griffin 1994) und beeinflusst die Ethylenbildung. Lichtmangel verminderte bei *Escherichia coli* die Ethylenproduktion (Primose 1976).

Es wäre in diesem Zusammenhang interessant gewesen, eine Reihe von Messungen an Pilzen, die bei Licht inkubiert wurden, durchzuführen. Allerdings wächst in natürlichen Habitaten das Myzel unterirdisch und Licht hat daher vorwiegend auf die oberirdisch wachsenden Fruchtkörper einen Einfluss.

Es wurde angenommen, dass Methionin und Glucose die Precursor für die Ethylenproduktion darstellen. Graham und Lindermann (1980) konnten nur bei Ektomykorrhizapilzen, in deren Flüssignährmedium Methionin enthalten war, eine Ethylenproduktion nachweisen. Das in dieser Studie verwendete Nährmedium enthielt zwar kein Methionin aber Glucose. Strzelczyk et al (1994) untersuchten die Ethylenproduktion von Ektomykorrhizapilzen bei verschiedenen pH-Werten und Temperaturen. Sie fanden die höchste Produktion bei 26°C und einem pH von 6,0, unanhängig von der Zugabe von Methionin. Die Pilze dieser Untersuchung wurden bei 20°C inkubiert und befanden sich somit etwas unter der Temperatur mit den höchsten Produktionsraten.

Ältere Kulturen, deren Wachstumszentrum bis zu 70 Tage alt war, zeigten zu diesem Zeitpunkt zumeist eine geringere Ethylenproduktion (Abb. 18), als bei einer früheren Messung. Graham und Linderman (1980) haben festgestellt, dass bei Entfernung der Metabolite aus dem Substrat durch Austausch des Flüssignährmediums die Ethylenproduktion wieder gesteigert werden konnte. Die Abnahme der Produktion in älteren Kulturen könnte daher auf die Anreicherung von Ausscheidungen im Nährboden zurückzuführen sein. Das Nährmedium bei *Boletus edulis* wurde deutlich dunkler im Laufe des Untersuchungszeitraumes und zeigte somit bereits optisch die Zunahme an Ausscheidungen an. Bei *Suillus placidus* und *Suillus plorans* stieg die Ethylenproduktion mit dem Alter an. Bei *L. deterrimus* zeigte sich auch noch im fortgeschrittenen Alter von 73 Tagen eine Steigerung der Ethylenbildung.

Das Alter der Kulturen (Strzelczyk et al. 1989) ist für die Ethylenproduktion von Bedeutung. Möglicherweise kommt es sogar zu einem Ethylenabbau in alten Kulturen (Strzelczyk 1994).

Glucose im Nährmedium scheint sich bei manchen Organismen positiv auf die Ethylenproduktion auszuwirken, vor allem in Kulturen mit limitierter Luftzufuhr (Frankenberger und Arshad 1995). Die Ethylenproduktion wurde bei *Pseudomonas syringae* pv *phaseolicola* Kulturen beobachtet, wenn Glucose als Kohlenstoffquelle fungierte (Hahm et al. 1992). Fukuda et al. (1988) schlugen vor, dass der biosynthetische Weg für die C₂H₄-Bildung bei *Penicillium digitatum* Glucose als Startpunkt hat und dass Ketoglutarat als unmittelbarer Precursor für C₂H₄ fungiert.

Chagué et al. (2002) untersuchten die Ethylenbildung des pathogenen Pilzes *Botrytis cinerea* auf Nährmedium. In den ersten 48 Stunden wurde Methionin benutzt um 2-Keto-4-Methylthiobuttersäure (KMBA) zu produzieren, das in das Medium abgegeben wurde. Im Dunklen wurde KMBA im Medium akkumuliert. Bei Licht wurde KMBA photooxidiert und Ethylen abgegeben. Die Photooxidation ist spontan und benötigt keinerlei enzymatische Aktivität. Niedrige Ethylenmengen wurden zwischen 48 und 96 Stunden auch in Abwesenheit von Licht produziert. Die Zugabe von Peroxidase zu den im Dunklen wachsenden Kulturen induzierte die Ethylenproduktion, die dann aber nach bereits einer Minute wieder deutlich abnahm. Bei Dunkelheit dürfte die Ethylenproduktion über eine durch Peroxidase hervorgerufene KMBA Oxidation stattfinden. Allerdings müsste dann auch H₂O₂ im Medium anwesend sein, da die benutzte Oxidase Superoxid für ihre Aktivität benötigt. Bei der Zugabe des ACC-Synthase Inhibitors AVG wurde die Ethylenproduktion nicht gehemmt. Ethylen wird daher eindeutig über KMBA und nicht über ACC produziert. Die Ethylenbildungsraten bei Licht waren ungefähr gleich, aber die Raten von im Dunklen gehaltenen Isolaten zeigten eine hohe Variabilität. Es könnte sein, dass zwei unterschiedliche Mechanismen für die Ethylenbildung bei Licht und im Dunkeln verantwortlich sind. Was mich wieder zu dem Punkt bringt, dass es interessant gewesen wäre, die Pilze auch bei Licht zu inkubieren. Während der Belüftung zwischen den einzelnen Messungen waren die Kulturen dem Tageslicht ausgesetzt, was nach Angaben von Chagué et al. (2002) auch ein wichtiger Einflussfaktor sein könnte. Jene Proben, die bei Chagué et al. (2002) im Dunklen wuchsen und anschließend für eine Stunde dem Licht ausgesetzt wurden,

verdoppelten die Ethylenbildung im Vergleich zu den Proben, die ständig unter Licht gezogen wurden. KMBA kann entweder enzymatisch oder photochemisch zu Ethylen oxidiert werden. Fukuda et al. (1989) isolierten NADH-Fe(III) EDTA Oxidoreductase von *Cryptococcus albidus*, das eine Rolle in der Umwandlung von KMBA zu Ethylen spielt. Diese Oxidoreductase führt zu einer Freisetzung von Hydroxylradikalen (OH), die mit KMBA reagieren und so Ethylen freisetzen.

Kohlendioxid kann in Pilzen ein Antagonist zu Ethylen sein (John 1997). Dies würde zu der Annahme führen, dass je höher die CO₂-Konzentration ist, umso niedriger die Ethylenbildung sein sollte. Dies trifft auf unsere Versuchsanordnung nicht zu. Burg und Burg (1967) vermuteten, dass bei der Inhibition der Ethylenbiosynthese durch reduziertes O₂ bzw. durch erhöhtes CO₂ die Rezeptoren eine wichtige Rolle spielen. Gorny und Kader (1996) unterstützen diese Hypothese in dem sie zeigten, dass reduziertes O₂ und/oder erhöhtes CO₂ durch die Verminderung der ACC Synthasetranskripten die Ethylenproduktionsrate einschränkten. Während Burg und Burg (1967) meinten, dass CO₂ durch Konkurrenz die Ethylenbindungen reduziert. Jedoch zeigten andere Experimente, dass die Inhibierung der Ethylenbindung indirekt durch sekundäre Effekte wie pH-Änderungen (Sisler und Wood 1988) hervorgerufen wird. In einer Untersuchung von De Wild et al. (1999) wurde das Modell einer nicht konkurrierenden Inhibierung durch CO₂ vorgeschlagen. Rothan und Nicolas (1994) zeigten, dass CO₂ auf die ACC Oxidase wirken könnte und so zu einer Reduzierung der Ethylenbildungsrate führen könnte. Obwohl erhöhtes CO₂ die Ethylenproduktion hemmen kann, ist es für die Aktivierung der ACC Oxidase unabkömmlich (Dong et al. 1992) und so kann CO₂ die Ethylenproduktion stimulieren. In Birnen wurde die Ethylenproduktion durch 1% CO₂ stimuliert und durch 5 bis 20% CO₂ inhibiert (Chavez-Franco und Kader 1993). Kao und Yang (1982) untersuchten Blätter der Reis- und der Tabakpflanze. Durch Licht fand eine Inhibierung der Ethylenproduktion statt. Bei der Zugabe von CO₂ nahm die Ethylenproduktion stark zu und war sogar wesentlich höher als in Blättern von Pflanzen die im Dunklen inkubiert wurden. CO₂ hatte aber keinen Einfluss auf Blätter, die bei Dunkelheit inkubiert wurden. Der endogene Level von ACC wurde allerdings weder durch Licht, noch durch Dunkelheit oder CO₂ verändert. Das heißt, dass durch CO₂ und Dunkelheit die Umwandlung von ACC zu Ethylen gefördert wird. Sowohl auf Torf als auch auf Nährboden bestand eine positive

Korrelation von Ethylen und Kohlendioxid. Möglicherweise spielt ACC bei der Ethylenbildung im Dunklen bei den untersuchten Pilzarten doch eine Rolle.

Es gibt einige Hinweise darauf, dass ACC die Bildung von Ethylen aus Methionin beeinflusst. Bodenmikroorganismen produzierten mehr Ethylen nach der Zugabe von ACC (Frankenberger und Phelan 1985a). Allerdings konnten Isolate von *Penicillium digitatum* (Achilea et al. 1985), *Laccaria laccata* und *Hebeloma crustuliniforme* (Rupp et al. 1989b) ACC nicht zu Ethylen umwandeln. Livingston (1991) zog *Laccaria bicolor* und *Laccaria laccata* in vivo in flüssigem Medium unter Zugabe von Methionin und/oder ACC. Alle *Laccaria* Isolate zeigten im Vergleich zu den Kontrollen bei der Zugabe von Methionin eine erhöhte Ethylenbildung. Die Isolate, zu denen ACC zugegeben wurden zeigten eine geringere Ethylenbildung als die Kontrollen, während Rupp et al. (1989b) keine Reduktion der Ethylenbildung nach der Zugabe von ACC zu den Kulturen feststellen konnten. Allerdings war die Ethylenbildung geringer in den Medien mit ACC nach der Zugabe von Methionin. ACC wird nicht von *L. laccata* und *L. bicolor* für die Ethylenbildung genutzt und kann sogar einen hemmenden Einfluss haben.

In diesem Zusammenhang wäre es interessant gewesen, den Proben Methionin und/oder ACC zuzugeben, um den Einfluss auf die Ethylenbildung zu untersuchen. Allerdings waren alle untersuchten Pilzarten in der Lage, Ethylen ohne Methionin zu bilden. Aus Tab. 4 war in dieser Untersuchung *Amanita muscaria* vertreten.

Die Stickstoffquellen des verwendeten Nährmediums sind Pepton (Gemisch aus Peptiden und Aminosäuren), Aneurin, (Vitamin B1), Biotin (Vitamin H), Hefeextrakt (Hauptbestandteile sind Peptide, Aminosäuren, Purine, Pyrimidine und Vitamine der B-Gruppe) und Agar. In einer Studie von Keller (1996) wurden unter anderem ein Teil der von mir benutzten Isolate auf ihre Möglichkeit, verschiedene Stickstoffquellen zu nutzen, untersucht. Es wurden 30 Isolate von acht verschiedenen Arten auf zehn verschiedenen anorganischen und organischen Stickstoffquellen gezogen. Das Wachstum wurde anhand des Trockengewichtes und der Koloniegröße bestimmt. Alle untersuchten Pilze wuchsen gut auf Ammonium. Das Wachstum auf Nitrat war eher gering außer bei *Paxillus involutus*, *Rhizopogon* spp. (unter anderem auch Rh 2-2) und einzelnen Stämmen von *Suillus placidus* (unter anderem auch Su 1-28). Keller (1996) nennt diese Pilze Nitratpilze. *Suillus plorans*, der in meiner Untersuchung auch zu den

gut wachsenden Pilzen zählt, wird bei dieser Untersuchung nicht als Nitratpilz bezeichnet. Er zeigte allerdings auf Pepton ein gutes Wachstum.

Die Möglichkeit von Pilzen einzelne Aminosäuren (Asparagin, Glycin) und Proteine (Rinderserum Albumin, Gliadin) zu nutzen, wurde ebenfalls untersucht. Die meisten Arten wuchsen gut auf Asparagin. Auf Glycin zeigten sie eine höhere Variabilität des Wachstums. Einige Isolate hatten nur eine beschränkte Möglichkeit auf Rinderserum Albumin und Gliadin zu wachsen. Allerdings wuchsen andere Isolate der selben Art gut auf diesen Proteinen. Es zeigte sich eine starke intraspezifische Varianz in der Möglichkeit, Proteine als Stickstoffquelle zu nutzen. Die meisten Pilze wuchsen ebenso gut auf Pepton wie auf Ammonium. Einige Pilze formten große Kolonien mit geringem Trockengewicht, wenn sie auf Nitrat und in gewissem Ausmaß auch auf Proteinen wuchsen. Keller (1996) sieht die Möglichkeit der Ektomykorrhizapilze, verschiedene Stickstoffquellen zu nutzen, als einen wichtigen ökophysiologischen Faktor. Folgende in dieser Untersuchung auf Nährmedium gezogene Stämme kamen auch in der Studie von Keller (1996) vor: *Amanita muscaria* (Am 3-18), *Lactarius rufus* (La 5-3), *Paxillus involutus* (Pa 1-4-1), *Rhizopogon* sp. (Rh 2-2, genannt *Rhizopogon* sp. 2), *Suillus placidus* (Su 1-28) und *Suillus plorans* (Su 2-19). Die untersuchten Stämme, welche schnell wuchsen, zeigten in der Studie von Keller (1996) einen hohen Trockengewichtsertrag auf Ammonium: *Amanita muscaria* (Am 3-18), *Suillus placidus* (Su 1-28) und *Suillus plorans* (Su 2-19). *Paxillus involutus* (Pa 1-4-1) lieferte außerdem noch einen hohen Ertrag auf Pepton. Rh 2-2 lieferte sogar ein höheres Trockengewicht auf Pepton als auf Ammonium. Das Wachstum aller Pilze auf Pepton als einzelne Stickstoffquelle war allgemein gut. Nur zwei Isolate von *Lactarius rufus* hatten schwaches Wachstum auf Pepton. Eines dieser Isolate (La 5-3) war Teil der vorliegenden Versuchsanordnung und war hier einer der am langsamsten wachsenden Pilze. Es scheint so, als ob das Wachstum der untersuchten Pilze vor allem auf die Stickstoffquelle zurückzuführen ist. Pepton ist schon lange als gute Stickstoffquelle für Kulturmedien von Ektomykorrhizen bekannt (Moser 1958).

Die Versuchsanordnung der vorliegenden Studie zeigte, dass - bedingt durch die großen Intervalle zwischen den Messungen - lediglich der Istzustand erhoben werden konnte. Durch Messungen nach einigen Stunden wäre es auch möglich, über die Dynamik der Ethylenproduktion Aussagen zu treffen.

IX. LITERATUR

- Abeles FB (1966) Auxin stimulation of ethylene evolution. *Plant Physiol* 41: 585-588
- Abeles FB (1973) Ethylene in plant biology. Academic Press, New York
- Abeles FB, Craker LE, Forrence LE, Leather GR (1971) Fate of air pollutants: Removal of ethylene, sulfur dioxide and nitrogen dioxide by soil. *Science* 173: 914-916
- Abuzinadah RA, Read DJ (1986a) The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilization of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi. *New Phytol* 103: 481-493
- Abuzinadah RA, Read DJ (1986b) The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. III. Protein utilization by *Betula*, *Picea* and *Pinus* in mycorrhizal association with *Hebeloma crustuliniforme*. *New Phytol* 103: 507-514
- Achilea O, Fuchs Y, Chalutz E, Rot I (1985) The contribution of host and pathogen to ethylene biosynthesis in *Penicillium digitatum*-infected citrus fruit. *Physiol Pl Pathol* 27: 55-63
- Allen EB, Allen MF (1986) Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizae and competition. *New Phytologist* 104: 559-571
- Allen MF (1991) The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press, Great Britain
- Andersson HE, Söderström B (1996) Carbon and nitrogen flow in silver birch and Norway spruce connected by a common mycorrhizal mycelium. *Mycorrhiza* 6: 465-467
- Arshad M, Frankenberger WT (1989) Biosynthesis of ethylene by *Acremonium falciforme*. *Soil Biol Biochem* 21: 633-638
- Arshad M, Frankenberger WT (1990a) Response of *Zea mays* L. and *Lycopersicon esculentum* to the ethylene precursor, L-methionine und L-ethionine, applied to soil. *Plant Soil* 122: 219-227
- Arshad M, Frankenberger WT (1990b) Ethylene accumulation in soil response to organic amendments. *Soil Sci Soc Am J* 54: 1026-1031
- Arshad M, Frankenberger WT (1991a) Microbial production of plant hormones. *Plant Soil* 133: 1-8

- Arshad M, Frankenberger WT (1991b) Effects of soil properties and trace elements on ethylene production in soils. *Soil Sci* 151: 377-386
- Augur C, Lu Y, Sakai K, Ogawa T, Sinaÿ P, Darvill AG, Albersheim P (1992) Further studies of the ability of xyloglucan oligosaccharides to inhibit auxin-stimulated growth. *Plant Physiol* 99: 180-185
- Bâ AM, Balaji B, Piché Y (1994a) Effect of time of inoculation on in vitro ectomycorrhizal colonization and nodule initiation in *Acacia holosericea* seedlings. *Mycorrhiza* 4: 109-119
- Bâ AM, Garbaye J, Dexheimer J (1994b) The influence of culture conditions on mycorrhiza formation between the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus* sp. and *Azelia africana* Sm. seedlings. *Mycorrhiza* 4: 121-129
- Babiker HM, Pepper IL (1984) Microbial production of ethylene in desert soils. *Soil Biol Biochem* 16: 559-564
- Bajwa R, Read DJ (1986) Utilization of mineral and amino N sources by the ericoid mycorrhizal endophyte *Hymenoscyphos ericae* and by mycorrhizal and non-mycorrhizal seedlings of *Vaccinium*. *Transactions of the British Mycological Society* 87: 269-277
- Baser CM, Garrett JE, Mitchell RJ, Cox GS (1987) Indolebutyric acid and ectomycorrhizal inoculation increase lateral root initiation and development on container-grown black oak seedlings. *Can J For Res* 17: 36-39
- Béguiristain T, Lapeyrie F (1997) Host Plant stimulates hypaphorine accumulation in *Pisolithis tinctorius* hyphae during ectomycorrhizal infection while excreted fungal hypaphorine controls root hair development. *New Phytologist* 136: 525-532
- Bethlenfalvay GJ, Brown JS, Pacovski RS (1982) Parasitic and mutualistic associations between a mycorrhizal fungus and soybean; development of the host plant. *Phytopathology* 72: 889-893
- Bevege DI, Bowen GD, Skinner MF (1975) Comparative carbohydrate physiology of ecto- and endomycorrhizas. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB (Eds) *Endomycorrhizas*. Academic Press, London, pp 149-174
- Beyrle H (1995) The role of phytohormones in the function and biology of mycorrhizas. In: Varma A, Hock B (Eds) *Mycorrhiza. Structure. function, molecular biology and biotechnology*. Springer-Verlag, pp 365-390

- Björkman E (1949) The ecological significance of the ectotrophic mycorrhizal association in forest trees. *Svensk Botanisk Tidskrift* 43: 223-262
- Boller T, Gehri A, Mauch F, Vögeli U (1983) Chitinase in bean leaves: induction by ethylene, purification, properties and possible function. *Planta* 157: 22-31
- Bonfante P (2001) At the interface between mycorrhizal fungi and plants: The structural organization of cell wall, plasma membrane and cytoskeleton. In: Hock B (Ed) *The mycota IX fungal associations*. Springer Verlag, Berlin, Germany, pp 45-61
- Botton B, Chalot M (1995) Nitrogen assimilation: Enzymology in ectomycorrhizas. In: Varma A und Hock B (Eds) *Mycorrhiza*. Springer Verlag Berlin Heidelberg, pp 325-364
- Botton B, Chalot M, Dell B (1989) Changing electrophoretic patterns of glutamate dehydrogenases and aspartate aminotransferase in a few tree species under the influence of ectomycorrhization. *Ann Sci For* 46: 718-720
- Bresinsky A, Körner C, Kadereit JW, Neuhaus G, Sonnewald U (2008) *Strasburger Lehrbuch der Botanik*. Vol 36. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, pp 460-461
- Bücking H, Heyser W (1999) Elemental composition and function of polyphosphates in ectomycorrhizal fungi - an X-ray microanalytical study. *Mycol Res* 103: 31-39
- Burg SP, Burg EA (1967) Molecular requirements for the biological activity of ethylen. *Plant Physiology* 42: 144-152
- Buwalda JG, Goh KM (1982) Host-fungus competition for carbon as a cause of growth depressions in vesicular-arbuscular mycorrhizal ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry* 14: 103-106
- Carlyle JC (1986) Nitrogen cycling in forested ecosystems. *For Abstr* 47: 308-336
- Carroll GC (1997) Introduction to part A and part B: Fungus/plant interactions - an overview. In: Esser K, Lemke PA (Eds) *The Mycota V. Plant Relationships Part A*. Springer-Verlag, pp 1-8
- Cetto B (1976) *Der große Pilzfürher*. Vol 2. BLV Verlagsgesellschaft München Wien Zürich
- Cetto B (1988) *Enzyklopädie der Pilze*. Band 1-4. BLV Verlagsgesellschaft München Wien Zürich

- Chagué V, Elad Y, Barakat R, Tudzynski P, Sharon A (2002) Ethylene biosynthesis in *Botrytis cinerea*. FEMS Microbiology Ecology 40: 143-149
- Chalot M, Botton B, Banvoy J (1989) Growth, mineral nutrient content and nitrogen metabolism in *Laccaria laccata*-inoculated and non-inoculated Douglas-fir seedlings during their growth period. Ann Sci For 46: 711-714
- Chalot M, Brun A, Khalid A, Dell B, Rohr R, Botton B (1990) Occurrence and distribution of aspartate aminotransferases in spruce and beech ectomycorrhizas. Can J Bot 68: 1756-1762
- Chavez-Franco SH, Kader AA (1993) Effects of CO₂ on ethylene biosynthesis in 'Bartlett' pears. Postharvest Biology and Technology 3: 183-190
- Chen X-Y, Hampp R (1993) Sugar uptake by protoplasts of the ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria*. New Phytol 125: 601-608
- Clifford PE, Offler CE, Patrick JW (1986) Growth regulators have rapid effects on photosynthate unloading from seed coats of *Phaseolus vulgaris* L. Plant Physiol 80: 635-637
- Cook RJ, Smith AM (1977) Influence of water potential on production of ethylene in soil. Can J Microbiol 23: 811-817
- Craft CB, Miller CO (1974) Detection and identification of cytokinins produced by mycorrhizal fungi. Plant Physiol 54: 586-588
- Cromack K Jr., Sollins KP, Graustein WC, Speidel K, Todd AW, Spycher G, Li CY, Todd RL (1979) Calcium oxalate accumulation and soil weathering in mats of the hypogeous fungus *Hysterangium crassum*. Soil Biology and Biochemistry 11: 463-468
- Crowe JH, Crowe LM, Chapman D (1984) Preservation of membranes in anhydrobiotic organisms: the role of trehalose. Science 223: 701-703
- Davies PJ (1995) The plant hormones. Their nature, occurrence and functions. In: Davies JD (Ed) The Plant Hormones. Kluwer Academic Publishers, pp 1-12
- Deacon JW, Donaldson SJ, Last FT (1983) Sequences and interactions of mycorrhizal fungi on birch. Plant Soil 71: 257-262
- DeBont JAM (1976) Oxidation of ethylene by soil bacteria. Antonie van Leeuwenhoek 42: 59-71

- De Vries HE, Mudge KW, Lardner JP (1987) Ethylene production by several ectomycorrhizal fungi and effects on host root morphology. In: Sylvia DM, Hung LL, Graham JH (Eds) Mycorrhizae in the next decade. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, FL.,p 245
- De Wild HPJ, Woltering EJ, Peppelenbos HW (1999) Carbon dioxide and 1-MCP inhibit ethylene production and respiration of pear fruit by different mechanisms. *Journal of Experimental Botany* 335: 837-844
- Dighton J, Mason PA (1985) Mycorrhizal dynamics during forest tree development. In: Moore D, Casselton LA, Woods DA, Frankland JC (Eds) Developmental biology of higher fungi. British Mycological Society Symposium 10. Cambridge University Press, Cambridge, pp 117-139
- Ditengou FA, Lapeyrie F (2000) Hypaphorine from the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* counteracts activities of indole-3-acetic acid and ethylene but not synthetic auxins in Eucalypt seedlings. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 13: 151-158
- Dixon RA, Lamb CJ (1990) Molecular communication in interactions between plants and microbial pathogens. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41: 339-367
- Dong JG, Fernández-Maculel JC, Yang SF (1992) Purification and characterization of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase from apple fruit. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 89: 9789-9793
- Dosskey MG, Linderman RG, Boersma L (1990) Carbon-sink stimulation of photosynthesis in Douglas-fir seedlings by some ectomycorrhizae. *New Phytol* 115: 269-274
- Dosskey MG, Boersma L, Linderman RG (1991) Role for the photosynthate demand of ectomycorrhizas in the response of Douglas fir seedlings to drying soil. *New Phytol* 117: 327-334
- Duddridge JA, Malibari A, Read DJ (1980) Structure and function of Mykorrhizal rhizomorphs with special references to their role in water transport. *Nature (London)* 287: 834-836
- Durand N, Debaud JC, Casselton LA, Gay G (1992) Isolation and preliminary characterization of 5-fluorindole-resistant and IAA-overproducer mutants of the

- ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* Romagnesi. *New Phytol* 121: 545-553
- Edmunds S, Kempest M, Michalski L (1985) Production of cytokinin like substances by mycorrhizal fungi of pine (*Pinus sylvestris*) in cultures with and without metabolites of actinomycetes. *Acta Microbiol Pol* 34: 177-186
- Ek M, Ljungquist PO, Stenstrom E (1983) Indole-3-acetic production by mycorrhizal fungi determined by gas chromatography-mass spectrometry. *New Phytol* 94: 401-407
- El-Badaoui K, Botton B (1989) Production and characterization of exocellular proteases in ectomycorrhizal fungi. *Ann Sci For* 46: 728-730
- Finlay RD, Ek H, Odham G, Söderström B (1988) Mycelial uptake, translocation and assimilation of nitrogen from ¹⁵N-labelled ammonium by *Pinus sylvestris* plants infected with four different ectomycorrhizal fungi. *New Phytol* 110: 59-66
- Fitter AH (1985) Ecological interactions in soil; plants, microbes and animals. British Ecological Society Special Publications, No. R. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto, CA
- Fleming LV (1984) Effects of trenching and coring on the formation of ectomycorrhiza on birch seedlings grown around mature trees. *New Phytol* 98: 143-153
- Fortin JA (1967) Action inhibitrice de l'acide 3-indolyl-acétique sur la croissance de quelques Basidiomycetes Mycorrhizateurs. *Physiol Plant* 20: 528-532
- Fortin JA (1970) Interaction entre Basidiomycetes Mycorrhizateurs et racines de pin en presence d'acide indol-3-yl acétique. *Physiol Plant* 23: 365-371
- Foster RC, Marks GC (1967) Observations on the mycorrhizas of forest trees. II: The rhizosphere of *Pinus radiata* D. Don. *Aust J Biol Sci* 20: 915-926
- France RC, Reid CPP (1979) Absorption of ammonium and nitrate by mycorrhizal and non mycorrhizal roots of pine. In: Riedacker A, Gagnaire-Michard H (Eds) *Root physiology and symbiosis*, Vol 6. INRA, Nancy, pp 336-345
- France RC, Reid CPP (1984) Pure culture growth of ectomycorrhizal fungi on inorganic nitrogen sources. *Microbiol Ecol* 10: 187-195
- Frank AB (1885) Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 3: 128-145

- Frankenberger WT, Arshad M (1995) Phytohormones in soils: microbial production and function. Marcel Dekker, New York
- Frankenberger WT, Phelan PJ (1985a) Ethylene biosynthesis in soil. I. Method of assay in conversion of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid to ethylene. *Soil Sci Soc Am J* 49: 1416-1422
- Frankenberger WT, Phelan PJ (1985b) Ethylene biosynthesis in soil. II. Kinetics and thermodynamics in the conversion of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid to ethylene. *Soil Sci Soc Am J* 49: 1422-1426
- Fries N, Serck-Hanssen K, Häll Dimberg L, Theander O (1987) Abietic acid, an activator of basidiospore germination in ectomycorrhizal species of the genus *Suillus* (Boletaceae). *Experimental Mycology* 11: 360-363
- Fukuda H, Ogawa T (1991) Microbial ethylene production. In: Mattoo AK, Suttle JC (Eds) *The plant hormone ethylene*. CRC Press, Boca Raton, FL., pp 279-292
- Fukuda H, Fujii T, Ogawa T (1984) Microbial production of C₂-hydrocarbons, ethane, ethylene and acetylene. *Agricultural and Biological Chemistry* 48: 1363-1365
- Fukuda H, Fujii T, Ogawa T (1986) Preparation of a cell-free ethylene forming system from *Penicillium digitatum*. *Agricultural and Biological Chemistry* 50: 977-981
- Fukuda H, Fujii T, Ogawa T (1988) Production of ethylene by a growth-suppressed mutant of *Penicillium digitatum*. *Biotechnol Bioeng* 31: 620-623
- Fukuda H, Takahashi M, Fujii T, Tazaki M, Ogawa T (1989) An NADH-Fe(III)EDTA oxidoreductase from *Cryptococcus albidus*: an enzyme involved in ethylene production in vivo? *FEMS Microbiol Lett* 60: 107-111
- Garrec JP; Gay G (1978) Influence des champignons mycorrhiziens sur l'accumulation des éléments minéraux dans les racines de pin d'alep. Analyse directe par sonde électronique. *Root Physiology and Symbiosis*. Reidacker A, Gagnaire-Michard MJ (Eds) *Proceedings of the IUFROP Symposium, Nancy, France*. 486-488
- Gay G, Rouillon R, Bernillon J, Favre-Bonvin J (1989) IAA biosynthesis by the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma hiemale* as affected by different precursors. *Can J Bot* 67: 2235-2239
- Gerlitz TGM, Werk WB (1994) Investigations of phosphat uptake and polyphosphate metabolism by mycorrhized and nonmycorrhized roots of beech and pine as investigated by in vivo ³¹P-NMR. *Mycorrhiza* 4: 207-214

- Giaquinta RT (1983) Phloem loading of sucrose. *Annu Rev Plant Physiol* 34: 347-387
- Giltrap NJ, Lewis DH (1981) Inhibition of growth of ectomycorrhizal fungi in culture by phosphate. *New Phytol* 87: 669-675
- Gogala N (1967) Die Wuchsstoffe des Pilzes *Boletus edulis* var. *pinicolus* Witt. und ihre Wirkung auf die Keimung der Samen der Kiefer *Pinus sylvestris* L. *Biol Vestn (Lj)* 15: 29-39
- Gogala N (1970) Einfluss der natürlichen Cytokinine von *Pinus sylvestris* L. und andere Wuchsstoffe auf das Myzelwachstum von *Boletus edulis* var. *pinicolus* Vitt. *Oesterr Bot Z* 118: 321-333
- Gogala N (1971) Growth substances in mycorrhiza of the fungus *Boletus pinicola* Vitt. and the pine tree *Pinus sylvestris* L. *Razprave* 14: 123-202
- Gogala N (1973) Einfluss der natürlichen Cytokinine von *Monotropa hypopitys* L. auf das Myzelwachstum von Mykorrhizapilzen. *Oesterr Bot Z* 121: 255-267
- Gogala N (1987a) Hormonal regulation of mycorrhiza. In: Kossuth SV, Pywell NA (Eds) *Proc. Current Topics in Forest Research: Emphasis on Contributions by Women Scientists*, Gainesville, 1986. Southeastern Forest Experiment Station Asheville, North Carolina, pp 163-167
- Gogala N (1987b) Jasmonic acid and methyl jasmonate-growth inhibitors for mycorrhizal fungi. In: Sylvia DM, Hung LL, Graham JH (Eds) *Mycorrhizae in the next decade*. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, FL., pp 198
- Gogala N (1989) Growth substances in root exudate of *Pinus sylvestris*-their influence on mycorrhizal fungi. *Agric. Ecosystems Environ.* 28: 151-154
- Gogala N (1991) Regulation of mycorrhizal infection by hormonal factors produced by hosts and fungi. *Experientia* 47: 331-340
- Gogala N, Pohleven F (1976) The effect of cytokinins and auxins on the growth of mycorrhizal fungus *Suillus variegatus*. *Acta Bot Croat* 35: 129-134
- Gorny JR, Kader AA (1996) Controlled-atmosphere suppression of ACC synthase and ACC Oxidase in 'Golden Delicious' apples during long-term cold storage. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 121: 751-755

- Goto M, Ishida Y, Takikawa Y, Hyodo H (1985) Ethylene production by the Kudzu strain *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* causing halo blight in *Pueraria lobata* (Wild) Ohwi. *Plant Cell Physiol* 26: 141-150
- Graham JH, Linderman RG (1980) Ethylene production by ectomycorrhizal fungi, *Fusarium oxysporum* f. sp. *pini*, and by aseptically synthesized ectomycorrhizae and *Fusarium*-infected Douglas fir roots. *Can J Microbiol* 26: 1340-1347
- Graustein VC, Cromack K Jr., Sollins P (1977) Calcium oxalate: Occurrence in soils and effect on nutrient geochemical cycles. *Science* 198: 1252-1254
- Grellier B, Strullu DG, Martin F, Renaudin S (1989) Synthesis in vitro, microanalysis and ³¹P-NMR study of metachromatic granules in birch mycorrhizas. *New Phytol* 112: 49-54
- Griffin DH (1994) Fungal physiology. Vol 2. Wiley-Liss, p 106, p 125, p 133, pp 195, pp 228-235, pp 288-297
- HacsKaylo E (1971) Carbohydrate physiology of ectomycorrhizae. In: HacsKaylo E (Ed) *Mycorrhizae*. US Dep Agric Misc Publ 1189. US Government Printing Office, Washington, pp 175-182
- Hadley G (1985) Mycorrhiza in tropical orchids. *Proceedings of the Fifth Asian Orchid Congress Seminar*, pp 154-159
- Hahm DH, Kwak MY, Bae M, Rhee JS (1992) Effect of dissolved oxygen tension on microbial ethylene production in continuous culture. *Biosci Biotechnol Biochem* 56: 1146-1147
- Hampp R, Schaeffer C (1995) Mycorrhiza – Carbohydrate and energy metabolism. In: Varma A, Hock B (Eds) *Mycorrhiza*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp 267-296
- Hampp R, Ecke M, Schaeffer C, Wallenda T, Wingler A, Kottke I, Sundberg B (1996) Axenic mycorrhization of wild type and transgenic hybrid aspen expressing T-DNA indoleacetic acid-biosynthetic genes. *Trees* 11: 59-64
- Hanley KM, Greene DW (1987) Gibberellin-like compounds from two ectomycorrhizal fungi and the GA₃ response on Scotch pine seedlings. *Hortic Sci* 22: 591-594
- Harley JL (1969) *The biology of mycorrhizae*. Leonard Hill, London
- Harley JL, Smith SE (1983) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, New York
London

- Harrison AF (1983) Soil organic phosphorus – a review of world literature. CAB International, Wallingford, UK, p 257
- Harvey EM, Linscott (1978) Ethylene production in soil containing quackgrass rhizomes and other plant materials. *Soil Sci Soc Am J* 42: 721-724
- Haselwandter K, Bonn G, Read DJ (1987) Degradation and utilization of lignin by mycorrhizal fungi. In: Sylvia DM, Hung LL, Graham JH (Eds) *Mycorrhizae in the next decade, practical applications and research priorities*, p 131
- Hatch A.B. (1937) The physical basis of mycotrophy in the genus *Pinus*. *Black Rock For Bull* 6: 1-168
- Haystead A, Malajczuk N, Grove TS (1988) Underground transfer of nitrogen between pasture plants infected with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 108: 417-423
- Hernandez G, Mora J (1986) Glutamine synthesis regulates sucrose catabolism in *Neurospora crassa*. *J Gen Microbiol* 132: 3315-3323
- Hilbert JL, Martin F (1988) Regulation of gene expression in ectomycorrhizas. I. Protein changes and the presence of ectomycorrhiza-specific polypeptides in the *Pisolithus-Eucalyptus* symbiosis. *New Phytol* 110: 339-346
- Hilbert JL, Costa G, Martin F (1991) Regulation of gene expression in ectomycorrhizas. Early ectomycorrhizins and polypeptide cleansing in eucalypt ectomycorrhizas. *Plant Physiol* 97: 977-984
- Hintikka V (1988) On the macromycete flora in oligotrophic pine forests of different ages in South Finland. *Acta Bot Fenn* 136: 89-94
- Ho I (1987a) Comparison of eight *Pisolithus tinctorius* isolates for growth rate, enzyme activity, and phytohormone production. *Can J For Res* 17: 31-35
- Ho I (1987b) Enzyme activity and phytohormone production of a mycorrhizal fungus *Laccaria laccata*. *Can J For Res* 17: 855-858
- Ho I, Zak B (1979) Acid phosphatase activity of six ectomycorrhizal fungi. *Can J Bot* 57: 1203-1205
- Ho I, Trappe JM (1987) Enzymes and growth substances of *Rhizopogon* sp. in relation to mycorrhizal host and infrageneric taxonomy. *Mycologia* 79: 553-558

- Horak E (1963) Pilzökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe (*Piceetum subalpinum* und *Rhodoreto-Vaccinietum*) der Rätischen Alpen (Dischmatal, Graubünden). Mitteil der Schweiz Anst für das Forstl Versuchswesen 39: 1-112
- Horak E (1985) Die Pilzflora (Macromyceten) und ihre Ökologie in fünf Pflanzengesellschaften der montan-subalpinen Stufe des Unterengadins (Schweiz). Ergebn wiss Unters Schweizer Nationapark 12: C337-C476
- Horan DP, Chilver GA (1990) Chemotropism; the key to ectomycorrhizal formation? New Phytologist 116: 297-301
- Hoson T, Masuda Y, Nevins DJ (1992) Comparison of the outer and inner epidermis inhibition of auxin-induced elongation of maize coleoptiles by glucan antibodies. Plant Physiol 98: 1298-1303
- Hottiger T, Boller T (1991) Ethylene biosynthesis in *Fusarium oxysporum* sp *tulipae* proceeds from glutamate-2-oxoglutarate and requires oxygen and ferrous ions in vivo. Arch Microbiol 157: 18-22
- Hunt PG, Campbell RB, Moreau RA (1980) Factors effecting ethylene accumulation in a Norfolk sandy loam soil. Soil Sci 129: 22-27
- Hunt PG, Matheny TA, Campbell RB, Parsons JE (1982) Ethylene accumulation in southeastern coastal plain soils. Soil characteristics and oxidative-reductive involvement. Commun Soil Sci Plant Anal 13: 267-278
- Ilag L, Curtis RW (1968) Production of ethylene by fungi. Science 159: 1357-1358
- Ince JE, Knowles CJ (1985) Ethylene formation by cultures of *Escherichia coli*. Arch Microbiol 141: 209-213
- Jackson MB (1985) Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. Ann Rev Plant Physiol 36: 145-174
- Jennings DH (1995) The physiology of fungal nutrition. Cambridge University Press, pp 195-250
- John P (1997) Ethylene biosynthesis: the role of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) oxidase, and its possible evolutionary origin. Physiol Plant 100: 583-592
- Kampert M, Strzelczyk E (1978) Production of cytokinins by mycorrhizal fungi of pine (*Pinus sylvestris* L.). Bull Acad Pol Sci 26: 499-503

- Kampert M, Strzelczyk E (1989) Effekt of amino acids on cytokinin-like substances production by mycorrhizal fungi of pine (*Pinus sylvestris* L.). *Agric Ecosyst Environ* 28: 219-228
- Kao CH, Yang SF (1982) Light inhibition of the conversion of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid to ethylene in leaves is mediated through carbon dioxide. *Planta* 155: 261-266
- Kaska DD, Myllylä R, Cooper JB (1999) Auxin transport inhibitors act through ethylene to regulate dichotomous branching of lateral root meristems in pine. *New Phytol* 142: 49-58
- Keizer PJ, Arnolds E (1994) Succession of ectomycorrhizal fungi in roadside verges planted with common oak (*Quercus robur* L.) in Drenthe, The Netherlands. *Mycorrhiza* 4:147-159
- Keller G (1996) Utilization of inorganic and organic nitrogen sources by high-subalpine ectomycorrhizal fungi of *Pinus cembra* in pure culture. *Mycol Res* 100: 989-998
- Keller G (1997) Mykosoziologische Studie über die Mykorrhizapilze der Zirbe. Bericht der FBVA Nr. 98
- Kende H, Baumgartner B (1974) Regulation of aging in flowers of *Ipomoea tricolor* by ethylene. *Planta* 116: 279-289
- Kleiner D (1981) The transport of NH_3 und NH_4 across biological membranes. *Biochem Biophys Acta* 639: 41-52
- Kraigher H, Grayling A, Wang TL, Hanke DE (1991) Cytokinin production by two ectomycorrhizal fungi in liquid culture. *Phytochemistry* 30: 2249-2254
- Lagrange H, Jay-Allemand C, Lapeyrie F (2001) Rutin, the phenolglycoside from *Eucalyptus* root exudates, stimulates *Pisolithus* hyphal growth at picomolar concentrations. *New Phytologist* 150: 349-355
- Laloue M, Hall RH (1973) Cytokinins in *Rhizopogon roseolus*. *Plant Physiol* 51: 559-562
- Lamb RJ (1974) Effect of D-glucose on utilization of single carbon sources by ectomycorrhizal fungi. *Trans Br Mycol Soc* 63: 295-306
- Larcher W (1984) Ökologie der Pflanze. Vol 4. UTB für Wissenschaft, pp 209-226

- Last FT, Pelham J, Mason PA, Ingleby K (1979) Influence of leaves on sporophore production by fungi forming sheathing mycorrhizas with *Betula* ssp. *Nature* 280: 168-169
- Last FT, Dighton J, Mason PA (1987) Succession of sheathing mycorrhizal fungi. *Tree* 2:157-161
- Leitgeb E (1990) Ökophysiologische Grundlagen der Mykorrhizasymbiose mit Untersuchungen zur Beeinflussung der Ektomykorrhizaausbildung bei Fichte durch Düngungs- und Recyclingvarianten. Diplomarbeit am Institut für Forstökologie, Universität für Bodenkultur Wien
- Lewis DH, Harley JL (1965a) Carbohydrate physiology of mycorrhizal roots of beech. I. Identity of endogenous sugars and utilization of exogenous sugars. *New Phytol* 64: 224-237
- Lewis DH, Harley JL (1965b) Carbohydrate physiology of mycorrhizal roots of beech. II. Utilization of exogenous sugars by uninfected and mycorrhizal roots. *New Phytol* 64: 238-255
- Lewis DH, Harley JL (1965c) Carbohydrate physiology of mycorrhizal roots of beech. III. Movement of sugars between host and fungus. *New Phytol* 64: 256-269
- Lewis DH, Smith DC (1967) Sugar alcohols (polyols) in fungi and green plants. *New Phytol* 66: 143-184
- Liebmann S, Hock B (1989) Auxin concentrations in roots of spruce during in vitro ectomycorrhizal synthesis. *Plant Physiol (Life Sci Adv)* 8: 99-104
- Livingston HW (1991) Effect of methionine and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid on ethylene production by *Laccaria bicolor* and *L. laccata*. *Mycologia* 83: 236-241
- Lonsane K, Kumar PKR (1991) Fungal plant growth regulators. In: Arora DK, Elander RP, Mukerji KG (Eds) *Handbook of applied mycology*, Vol 4. Marcel Dekker, INC, New York, pp 565-602
- Lynch JM (1974) Mode of ethylene formation by *Mucor hiemalis*. *J Gen Microbiol* 83: 407-411
- Lynch JM, Harper SHT (1980) Role of substrates and anoxia in the accumulation of soil ethylene. *Soil Biol Biochem* 12: 363-367

- Mamoun M, Olivier JM (1991) Effect of carbon and nitrogen sources on in vitro growth of *Tuber melanosporum* Vitt. Application to mycelial biomass production. *Agronomie* 11: 521-527
- Martin F, Tagu D (1995) Ectomycorrhiza development: a molecular perspective. In: Varma A, Hock B (Eds) *Mycorrhiza*. Springer Verlag, pp 29-58
- Martin F, Stewart GR, Genetet I, Le Tacon F (1986) Assimilation of $^{15}\text{NH}_4$ by beech (*Fagus sylvatica* L.) ectomycorrhizas. *New Phytol* 102: 85-94
- Martin F, Delaruelle C, Hilbert JL (1990) An improved ergosterol assay to estimate the fungal biomass in ectomycorrhizas. *Mycol Res* 94: 1059-1064
- Martin F, Duplessis S, Ditengou F, Lagrange H, Voiblet C, Lapeyrie F (2001) Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signals and communication genes. *New Phytologist* 151: 145-154
- Marx DH (1969a) Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathology* 56: 53-163
- Marx DH (1969b) Production, identification, and biological activity of antibiotics produced by *Leucopaxillus ceralis* var. *piceina*. *Phytopathology* 59: 411-417
- Mason PA, Wilson J, Last FT (1984) Mycorrhizal fungi of *Betula* spp.: factors effecting their occurrence. *Proc R Soc Edinb* 85B: 141-151
- Mason PA, Last FT, Wilson J, Deacon JW, Fleming LV, Fox FM (1987) Fruiting and succession of ectomycorrhizal fungi. In: Pegg GP, Ayers PG (Eds) *Fungal infection of plants*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 253-268
- Mauch F, Hadwiger LA, Boller T (1984) Ethylene: symptom, not signal for the induction of chitinase and 3-1,3glucanase in pea pods by pathogens and elicitors. *Plant Physiol* 76: 607-611
- McKeon TA, Fernández-Maculel, Yang SF (1995) Biosynthesis and metabolism of ethylene. In: Davies JD (Ed) *The Plant Hormones*. Kluwer Academic Publishers, pp 118-139
- Melin E (1963) Some effects of forest tree roots on mycorrhizal Basidiomycetes. In: Mosse B, Nutman PS (Eds) *Symbiotic associations*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 124-145
- Miller CO (1967) Zeatin and zeatin riboside from a mycorrhizal fungus. *Science* 157: 1055-1057

- Miller CO (1971) Cytokinin production by mycorrhizal fungi. USDA Misc Publ 1189: US Government Printing Office, Washington, pp 168-174
- Miura G, Hall RH (1973) Trans-ribosylzeatin, its biosynthesis in *Zea mays* endosperm and the mycorrhizal fungus, *Rhizopogon roseolus*. Plant Physiol 51: 563-569
- Morré DJ, Brightman AO, Hidalgo A, Navas P (1995) Selective inhibition of auxin-stimulated NADH oxidase activity and elongation growth of soybean hypocotyls by thiols reagents. Plant Physiol 107: 1285-1291
- Moser M (1958) Die künstliche Mykorrhizaimpfung an Forstpflanzen. Forstwissenschaftliches Centralblatt 77, 32-40
- Moser M (1959) Beiträge zur Kenntnis der Wuchstoffbeziehungen im Bereich ectotropher Mykorrhizen. I. Archiv für Mikrobiologie 34: 251-269
- Moser M (1963) C. Förderung der Mykorrhizabildung in der forstlichen Praxis. In: Forstliche Bundes-Versuchsanstalt Mariabrunn in Wien-Schönbrunn (Ed) Ökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe zum Zwecke der Hochlagenaufforstung. Teil II. Mitteilungen der Forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Mariabrunn 60: 691-720
- Mudge KW (1987) Hormonal involvement in ectomycorrhizal development. In: Sylvia DM, Hung LL, Graham JH (Eds) Mycorrhizae in the next decade. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, FL., 228-230
- Nagahama K, Ogawa T, Fujii T, Tazaki M, Tanase S, Morino Y, Fukuda H (1991a) Purification properties of an ethylene-forming enzyme from *Pseudomonas syringae* pv *phaseolicola* PK2. J Gen Microbiol 137: 2281-2286
- Nagahama K, Ogawa T, Fujii T, Tazaki M, Goto M, Fukuda H (1991b) L-Arginin is essential for the formation in vitro of ethylene by an extract of *Pseudomonas syringae*. J Gen Microbiol 137: 1641-1646
- Newman EI (1988) Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance. Adv Ecol Res 18: 243-270
- Ng PP, Cole ALJ, Jameson PE, McWha JA (1982) Cytokinin production by ectomycorrhizal fungi. New Phytol 91: 57-62
- Niederer M, Pankow W, Wiemken A (1989) Trehalose synthesis in mycorrhiza of Norway spruce. An indicator of vitality. Europ J For Pathol 19: 14-20

- Niemi K, Vuorinen T, Ernstsén A, Häggman H (2002) Ectomycorrhizal fungi and exogenous auxins influence root and mycorrhiza formation of Scots pine hypocotyl cuttings in vitro. *Tree Physiology* 22: 1231-1239
- Nikodim L (1996) Ethylen- und Methanmetabolismus im Boden in Abhängigkeit von Nutzungsart, Bodentextur und Wasserspannung. Diplomarbeit an der Formal- und Naturwissenschaftlichen Fakultät, Universität Wien, pp 4-18
- Nultsch W (1986) Allgemeine Botanik. Georg Thieme Verlag, pp 406-412
- Nylund JE (1988) The regulation of mycorrhiza formation - carbohydrate and hormone theories reviewed. *Scand J For Res* 3: 465-479
- Nylund JE, Wallander H (1989) Effects of ectomycorrhiza on host growth and carbon balance in a semi-hydroponic cultivation system. *New Phytol* 112: 389-398
- Oaks A, Hirel B (1985) Nitrogen metabolism in roots. *Annu Rev Plant Physiol* 36: 345-365
- Ogawa M (1985) Ecological characters of ectomycorrhizal fungi and their mycorrhizae: an introduction to the ecology of higher fungi. *JARQ* 18: 305-314
- Otto HJ (1994) Waldökologie. Eugen Ulmer Verlag Stuttgart
- Palme K, Diefenthal T, Hesse T, Nitschke K, Campos N, Feldwisch J, Garbers C, Hesse F, Schwonke S, Schell J (1989) Signalling elements in higher plants: identification and molecular analysis of an auxin binding protein, GTP-binding regulatory proteins and calcium sensitive proteins. In: Lugtenberg BJJ (Ed) *Signal molecules in plants and plant-microbe interactions*. NATO ASI Series, Vol. H 36. Springer Berlin, Heidelberg, New York, pp 71-83
- Palmer JG, Hacskeylo E (1970) Ectomycorrhizal fungi in pure culture. I. Growth on single carbon sources. *Physiol Plant* 23: 1187-1197
- Pateman JA, Kinghorn JR (1976) Nitrogen metabolism. In: Smith JE, Berry DR (Eds) *The filamentous fungi*, Vol 2. Edward Arnold, London, pp 159-237
- Pena-Cortes H, Prat S, Sanchez-Serrano JJ, Willmitzer L (1989) The wound-induced expression of the proteinase inhibitor II gene in potato and tomato plants is mediated by abscisic acid. *NATO Int Symp Signal perception and transduction in higher plants*, Toulouse, July 9-13, (Abstr)
- Pirozynski KA, Dalpé Y (1989) Geological history of the Glomaceae with particular reference to mycorrhizal symbiosis. *Symbiosis* 7: 1-36

- Pohleven F (1989) The influence of zeatin on the ion absorption and transport in mycorrhizal fungus *Suillus variegatus*. Biol Vestn 37: 67-78
- Pohleven F, Gogala N (1986) The influence of natural cytokinins on the content of K, P, Ca and Na in the mycelium of the mycorrhizal fungus *Suillus variegatus*. Biol Vestn 34: 79-88
- Pokojska A, Strzelczyk E (1988) Effect of organic acids on production of auxin-like substances by ectomycorrhizal fungi. Symbiosis 6: 211-224
- Primose A (1976) Formation of ethylene by *Escherichia coli*. J. Gen. Microbiol. 95: 159-165
- Primose SB (1977) Evaluation of the role of methional, 2-keto-4-methyl-thiobutyric acid and peroxidase in ethylene formation by *Escherichia coli*. J. Gen. Microbiol. 98: 519-528
- Primrose SB (1979) A review, ethylene and agriculture: The role of microbes. J Appl Bacteriol 46: 1-25
- Rao KP, Rains DW (1976) Nitrate absorption by barley. I. Kinetics. Plant Physiol 57: 55-58
- Read DJ (1983) The biology of mycorrhiza in Ericales. Can J Bot 61: 985-1004
- Read DJ (1984) The structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal roots. In: Jennings DH, Rayner ADM (Eds) The ecology and physiology of the fungal mycelium. Cambridge University Press, Cambridge, pp 215-240
- Read DJ (1991) Mycorrhizas in ecosystemes. Experientia 47: 376-391
- Read DJ, Francis R, Finlay RD (1985) Mycorrhizal mycelia and nutrient cycling in plant communities. In: Fitter AH, Atkinson D, Read DJ, Usher MB (Eds) Ecological interactions in soil. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 193-217
- Read DJ, Leake JR, Langdale AR (1989) The nitrogen nutrition of mycorrhizal fungi and their host plants. In: Boddy L, Marchant R, Read DJ (Eds) Nitrogen, phosphorus and sulphur utilization by fungi. Cambridge University Press, Cambridge, pp 181-204
- Reddy SM, Pandey AK, Melayah D, Marmeisse R, Gay G (2003) The auxin responsive gene *Pp-C61* is up-regulated in *Pinus pinaster* roots following inoculation with ectomycorrhizal fungi. Plant, Cell and Environment 26: 681-691

- Regvar M, Gogala N, Žnidaršič N (1997) Jasmonic acid affects mycorrhization of spruce seedlings with *Laccaria laccata*. *Trees* 11: 511-514
- Rieger A, Guttenberger M, Hampp R (1992) Soluble carbohydrates in mycorrhized and non-mycorrhized fine roots of spruce seedlings. *Z Naturforsch* 47c: 201-204
- Rigler E (1997) Ethylen- und Methanmetabolismus in Waldböden in Abhängigkeit von Stickstoff, CO₂ und pH. Diplomarbeit an der Formal- und Naturwissenschaftlichen Fakultät, Universität Wien, p 2
- Romell LG (1938) A tranching experiment in spruce forest and its bearing on problems of mycotrophy. *Sven Bot Tidskr* 32: 89-99
- Romell LG (1939) The ecological problem of mycotrophy. *Ecology* 20: 163-167
- Rothan C, Nicolas J (1994) High CO₂ levels reduce ethylene production in kiwifruit. *Physiologia Plantarum* 92: 1-8
- Rudawska M (1980) Effect of pine root extractives on growth regulators and IAA-oxidase activity in pure cultures of mycorrhizal fungi. *Acta Physiol Plant* 2: 133-144
- Rudawska M (1982) Effect of various organic sources of nitrogen on the growth of mycelium and content of auxin and cytokinin in cultures of some mycorrhizal fungi. *Acta Physiol Plant* 4: 11-20
- Rudawska M (1983) The effect of nitrogen and phosphorus on auxin and cytokinin production by mycorrhizal fungi. *Arbor Kórnickie* 28: 219-236
- Rudawska M, Kieliszewska-Rokicka (1997) Mycorrhizal formation by *Paxillus involutus* strains in relation to their IAA-synthesizing activity. *New Phytol* 137: 509-517
- Rupp LA, Mudge KW (1984) Is ethylene involved in ectomycorrhizae formation on mugo pine? In: Molina R (Ed) *Proc N Am Conf Mykorrhizae*. Oregon State Univ, Corvallis, p 355
- Rupp LA, Mudge KW (1985) Ethephon and auxin induce mycorrhiza-like changes in the morphology of root organ cultures of mugo pine. *Physiol Plant* 64: 316-322
- Rupp LA, Mudge KW, Negm FB (1989a) Involvement of ethylene in ectomycorrhiza formation and dichotomous branching of roots of mugo pine seedlings. *Can J Bot* 67: 477-482

- Rupp LA, De Vries II HE, Mudge KW (1989b) Effect of aminocyclopropane carboxylic acid and aminoethoxyvinylglycine on ethylene production by ectomycorrhizal fungi. *Can J Bot* 67: 483-485
- Saltveit ME, Yang SF (1987) Ethylene. In: Rivier L, Crozier A (Eds) Principles and practice of plant hormone analysis, Vol 2. Academic Press, London, pp 367-401
- Salzer P, Hager A (1991) Sucrose utilization of ectomycorrhizal fungi *Amanita muscaria* und *Hebeloma crustuliniforme* depends on the cell wall-bound invertase activity of their host *Picea abies*. *Bot Acta* 104: 439-445
- Sasakawa H, Yamamoto Y (1978) Comparison of the uptake of nitrate and ammonium by rice seedlings. Influence of light, temperature, oxygen concentration, exogenous sucrose and metabolic inhibitors. *Plant Physiol* 62: 665-669
- Scagel CF, Lindermann RG (1998) Relationships between differential in vitro indole-acetic acid or ethylene production capacity by ectomycorrhizal fungi and conifer seedling responses in symbiosis. *Symbiosis* 24: 13-34
- Schenck NC (1982) Methods and principles of mycorrhizal research. American Phytopathological Society, St. Paul, MN
- Schmid-Heckel H (1985) Zur Kenntnis der Pilze in den Nördlichen Kalkalpen. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 8
- Schmid-Heckel H (1988) Pilze in den Berchtesgadener Alpen. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 15
- Schmid H, Helfer W (1995) Pilze. Wissenswertes aus Ökologie, Geschichte und Mythos. IHW-Verlag, Eching bei München pp 107-109
- Schneider RW, Musgrave ME (1992) The soil atmosphere. In: Singleton LL, Mihail JD, Rush CM (Eds) Methods for research on soil borne phytopathogenic fungi. APS Press, St. Paul, MI., pp 215-224
- Schwantes HO (1996) Biologie der Pilze. Eine Einführung in die angewandte Mykologie. UTB für Wissenschaft
- Shipston N, Bunch AW (1989) The physiology of L-methionine catabolism to the secondary metabolite ethylene by *Escherichia coli*. *J Gen Microbil* 135: 1489-1497
- Simpson DG (1986) Auxin stimulates lateral root formation of container grown interior Douglas fir seedlings. *Can J For Res* 16: 1135-1139

- Sisler EC, Wood C (1988) Interaction of ethylene and CO₂. *Physiologia Plantarum* 73: 440-444
- Sitte P, Ziegler H, Ehrendorfer F, Bresinsky A (1991) Strasburger. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Gustav Fischer Verlag, pp 384-398
- Slankis V (1967) Renewed growth of ectotrophic mycorrhizae as an indicator of unstable symbiotic relationship. Proc 14th IUFRO congress, Vol 5, pp 84-99
- Slankis V (1971) Formation of ectomycorrhizae of forest trees in relation to light, carbohydrates and auxins. In: Hacskeylo E (Ed) Mykorrhizae. Proc 1st NACOM 1969. Misc Publ 1189, US Government Printing Office, Washington, DC
- Slankis V (1973) Hormonal relationships in mycorrhizal development. In: Marks GC (Ed) Ectomycorrhizae. Academic Press, New York, pp 232-298
- Smith AM (1976) Ethylene in soil biology. *Annu Rev Phytopathol* 14: 53-73
- Smith AM, Cook RJ (1974) Implications of ethylene production by bacteria for biological balance of soil. *Nature* 252: 703-705
- Smith KA, Dowdell RJ (1974) Field studies of the soil atmosphere. I. Relationship between ethylene, oxygen, soil moisture content and temperature. *J Soil Sci* 25: 217-230
- Smith KA, Russell RS (1969) Occurrence of ethylene and its significance in anaerobic soil. *Nature* 222: 769-771
- Smith KA, Bremner JM, Tabatabai MA (1973) Sorption of gaseous atmospheric pollutants by soils. *Soil Sci* 116: 313-319
- Smith SE, Read DJ (1997) Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, San Diego, London
- Smith SE, Smith FA (1990) Structure and function of the interfaces in biotrophic symbioses as they relate to nutrient transport. *New Phytol* 114: 1-38
- Smith SE, Long CM, Smith FA (1989) Infection of roots with a dimorphic hypodermis: possible effects on solute uptake. In: Mejsirik V (Ed) Ecological and applied aspects of ecto- and endomycorrhizal associations. Proc 2nd Eur Symp Mykorrhizae. Elsevier, Amsterdam, pp 403-407
- Stegnar P, Gogala N, Pohleven F (1978) The uptake of cadmium, zinc, phosphorus, and plant hormone kinetin by ectomycorrhizal fungi. *Acta Bot Croat* 37: 67-73
- Strullu DG (1978) Cytologie des endomycorrhizes. *Physiologie Végétale* 16: 657-669

- Strzelczyk E, Kampert M (1987) Effect of B-group vitamins on cytokinin-like substances production by ectomycorrhizal-fungi of pine (*Pinus sylvestris* L.). *Symbiosis* 3: 135-146
- Strzelczyk E, Pokojska A (1989) Effect of B-group vitamins on auxin-like substances production by ectomycorrhizal fungi of pine (*Pinus sylvestris* L.). *Agric ecosystems Environ* 28: 483-491
- Strzelczyk E, Sitek J, Kowalski S (1976) Production of gibberellin-like substances by fungi isolated from mycorrhizae of pine (*Pinus sylvestris* L.). *Acta Microbiol Pol* 27: 145-153
- Strzelczyk E, Pokojska-Burdziej A (1984) Production of auxins and gibberellin-like substances by mycorrhizal fungi, bacteria and actinomycetes isolated from soil and the mycorrhizosphere of pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Soil* 81: 185-194
- Strzelczyk E, Kampert M, Michalski L (1985) Production of cytokinin-like substances by mycorrhizal fungi of pine (*Pinus sylvestris* L.) in cultures with and without metabolites of actinomycetes. *Acta Microbiol Pol* 34: 177-186
- Strzelczyk E, Kampert M, Pachlewski R (1994) The influence of pH and temperature on ethylene production by mycorrhizal fungi of pine. *Mycorrhiza* 4: 193-196
- Strzelczyk E, Dahm H, Pachlewski R, Rózycki H (1997) Production of indole compounds by the ectomycorrhizal fungus *Cantharellus cibarius* Fr. *Pedobiologia* 41: 402-411
- Suttle JC (1988) Effect of ethylene treatment on polar IAA transport, net IAA uptake and specific binding of N-1-naphthylphthalamic acid in tissues and microsomes isolated from etiolated pea epicotyls. *Plant Physiology* 88: 795-799
- Swanson BT, Wilkins HF, Kennedy BW (1979) Factors effecting ethylene production by some plant pathogenic bacteria. *Plant Soil* 51: 19-26
- Tagu D, Lapeyrie F, Ditengou F, Lagrange H, Laurent P, Missoum N, Nehls U, Martin F (2000) Molecular aspects of ectomycorrhiza development. In: Podila GK, Douds Jr DD (Eds) *Current advances in mycorrhiza research*. American Phytopathological Society Press St. Paul, MN, USA, pp 69-89
- Tam PCF, Griffiths DA (1994) Mycorrhizal associations in Hong Kong Fagaceae. VI. Growth and nutrient uptake by *Castanopsis fissa* seedlings inoculated with ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 4: 169-172

- Tavzes Č, Brzin J, Svetek J, Regvar M, Gogala N, Schara M (1995) Membrane fluidity response of mycorrhizal fungus *Laccaria laccata* to jasmonic acid. *Acta Pharm* 45: 311-315
- Termorshuizen AJ (1991) Succession of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris* in The Netherlands. *J Veg Sci* 2: 555-564
- Theodoru C (1968) Inositol phosphates in needles of *Pinus radiata* D. Don and the phytase activity of mycorrhizal fungus. *Trans 9th Int Congr Soil Sci* 3: 89-90
- Theodoru C (1971) The phytase activity of the mycorrhizal fungus *Rhizopogon luteolus*. *Soil Biochem* 3: 89-90
- Tomaszewski M (1974) Production of growth regulators by mycorrhizal fungi in pure cultures. In: Pachlewska R, Pachlewska J (Eds) *Studies on symbiotic properties of mycorrhizal fungi of pine (Pinus sylvestris L.) with the aid of the method of mycorrhizal symbiosis in pure culture on agar*. Forest Research Institute, Warsaw, 73-78
- Tomkins GA, Jackson WA, Volk RJ (1978) Accelerated nitrate uptake in wheat seedlings: effects of ammonium and nitrite pretreatments and of 6-methylpurine and puromycin. *Physiol Plant* 43: 166-171
- Trappe JM (1977) Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. *Annual Review of Phytopathology* 15: 203-222
- Trojanowski J, Haider K, Huettermann A (1984) Decomposition of carbon-14-labeled lignin, holocellulose and lignocellulose by mycorrhizal fungi. *Archives of Microbiology* 139: 202-206
- Tudzynski B (1997) Fungal phytohormones in pathogenic and mutualistic associations. In: Carroll GC, Tudzynski P (Eds) *The Mycota. V. Part A. Plant relationship*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 167-184
- Ulrich JM (1960) Auxin production by mycorrhizal fungi. *Physiol Plant* 13: 429-444
- Wallander H (1992) Regulation of ectomycorrhizal symbiosis in *Pinus sylvestris* L. seedlings. Influence of mineral nutrition. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Forest Mycology and Pathology, Uppsala
- Ward T, Turner EM, Osborne DJ (1978) Evidence for the production of ethylene by the mycelium of *Agaricus bisporus* and its relationship to sporocarp development. *J Gen Microbiol* 104: 23-30

- Weaver RJ, Johnson JO (1985) Relation of hormones to nutrient mobilization and the internal environment of the plant: the supply of mineral nutrients and photosynthate. In Pharis RP, Reid DM (Eds) Encyclopedia of plant physiology, Vol 11 Hormonal regulation of development, III; role of environmental factors. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp3-36
- Wullschleger SD, Reid CPP (1990) Implication of ectomycorrhizal fungi in the cytokinin relations of loblolly pine *Pinus taeda* L. New Phytol 116: 681-688
- Yang YO, Shah J, Klessig DF (1997) Signal perception and transduction in defense responses. Genes and Development 11: 1621-1639
- Yoshida N, Sassa T (1990) Synthesis of Acremoauxin A, a new plant growth regulator produced by *Acremonium roseum* I 4267. Agric Biol Chem 54: 2681-2683
- Zechmeister-Boltenstern S, Nikodim L (1999) Effect of water tension on ethylene production and consumption in montane and lowland soils in Austria. European Journal of Soil Science 50: 425-432
- Ziegler H (1975) Phloem transport. Nature of transported substances. In: Zimmermann MH, Milburn JA (Eds) Encyclopedia of plant physiology, New Series, Vol 1. Transport in plants. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp 59-100
- Zupancic A, Gogala N (1980) The influence of root exudate auxins and gibberellins on the growth on *Suillus variegatus* mycelium. Acta Bot Croat 39: 85-93

Internet:

- Tree of Life web project hosted by the University of Arizona College of Agriculture and Life Sciences and the University of Arizona Library, <http://www.tolweb.org/tree/> (01.04.2008)

ANHANG

TABELLEN DER GEMESSENEN EINZELWERTE

n.e. nicht erhoben

Isolate auf Agar	1. Messung					
	nmol C ₂ H ₄	Inkubation [h]	nmol CO ₂	Inkubation [h]	Alter [d]	Fläche [cm ²]
<i>Amanita muscaria</i> 1	25,105	94,2	2023169,3	94,2	34	6,69
<i>Amanita muscaria</i> 2	17,696	94,2	798533,9	94,5	34	6,23
<i>Amanita muscaria</i> 3	15,715	94,3	624976,9	94,5	34	6,48
<i>Amanita muscaria</i> 4	4,063	94,4	897285,8	94,5	34	9,76
<i>Amanita muscaria</i> 5	2,082	94,5	837058,5	94,5	34	5,63
<i>Amanita rubescens</i> 1	3,140	94,0	410976,8	93,8	34	3,79
<i>Amanita rubescens</i> 2	3,485	94,0	401893,6	93,8	34	5,25
<i>Amanita rubescens</i> 3	2,391	94,1	470398,6	93,8	34	5,33
<i>Boletinus cavipes</i> 1	2,310	95,1	1240731,2	95,2	34	26,60
<i>Boletinus cavipes</i> 2	27,396	95,2	1155046,9	95,2	34	23,64
<i>Boletinus cavipes</i> 3	1,634	95,3	1233450,6	95,2	34	14,12
<i>Boletinus cavipes</i> 4	1,822	95,3	1300058,8	95,2	34	24,11
<i>Boletinus cavipes</i> 5	18,727	95,4	1597838,1	95,2	34	21,01
<i>Boletus edulis</i> 1	37,790	94,8	971474,5	94,8	34	5,18
<i>Boletus edulis</i> 2	2,444	94,9	1038632,5	94,8	34	4,72
<i>Boletus edulis</i> 3	30,467	94,9	998814,2	94,8	34	4,37
<i>Boletus edulis</i> 4	2,537	95,0	906124,1	94,8	34	5,07
<i>Boletus edulis</i> 5	6,246	95,1	1037224,7	94,8	34	6,25
<i>Boletus edulis</i> 6	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Cortinarius varicolor</i> 1	17,895	95,7	1983642,6	95,7	34	4,58
<i>Cortinarius varicolor</i> 2	28,495	95,9	2484853,4	95,7	34	2,95
<i>Cortinarius varicolor</i> 3	10,850	96,0	1722491,1	95,7	34	2,78
<i>Cortinarius varicolor</i> 4	5,793	96,1	2281846,7	95,7	34	2,26
<i>Cortinarius varicolor</i> 5	23,980	96,1	1712344,9	95,7	34	6,63
<i>Lactarius deterrimus</i> 1	8,632	95,1	507367,1	98,6	59	2,74
<i>Lactarius deterrimus</i> 2	1,709	95,1	381975,9	98,6	59	2,29
<i>Lactarius deterrimus</i> 3	11,577	95,2	n.e.	n.e.	59	3,44
<i>Lactarius deterrimus</i> 4	3,704	95,3	n.e.	n.e.	59	3,69
<i>Lactarius deterrimus</i> 5	1,588	95,4	n.e.	n.e.	59	3,47
<i>Lactarius porninsis</i> 1	4,366	95,8	757168,1	98,6	59	7,60
<i>Lactarius porninsis</i> 2	3,984	95,9	n.e.	n.e.	59	7,54
<i>Lactarius porninsis</i> 3	7,181	95,9	804943,3	98,6	59	6,24
<i>Lactarius porninsis</i> 4	1,615	96,0	n.e.	n.e.	59	7,82
<i>Lactarius porninsis</i> 5	5,062	96,1	n.e.	n.e.	59	7,60
<i>Lactarius rufus</i> 1	0,608	96,1	270202,6	98,3	59	2,12
<i>Lactarius rufus</i> 2	7,526	96,2	n.e.	n.e.	59	2,16
<i>Lactarius rufus</i> 3	1,094	96,2	419294,9	98,3	59	3,00
<i>Lactarius rufus</i> 4	1,038	96,3	n.e.	n.e.	59	3,13
<i>Paxillus involutus</i> 1	1,817	96,2	1498808,8	96,0	34	30,18
<i>Paxillus involutus</i> 2	15,295	96,3	2151737,5	96,0	34	29,91
<i>Paxillus involutus</i> 3	15,214	96,3	2021553,2	96,0	34	28,58
<i>Paxillus involutus</i> 4	25,419	96,4	2074225,0	96,0	34	30,16
<i>Paxillus involutus</i> 5	1,616	96,4	2096416,7	96,0	34	29,42
<i>Paxillus involutus</i> 6	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.

<i>Rhizopogon sp. 1 1</i>	2,039	96,5	2133577,6	96,5	34	30,10
<i>Rhizopogon sp. 1 2</i>	33,360	96,6	1922015,8	96,5	34	30,10
<i>Rhizopogon sp. 1 3</i>	9,529	96,7	1969089,7	96,5	34	30,10
<i>Rhizopogon sp. 1 4</i>	9,442	96,8	1331288,7	96,5	34	30,10
<i>Rhizopogon sp. 1 5</i>	11,542	97,0	1340002,1	96,5	34	30,10
<i>Rhizopogon sp. 1 6</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Rhizopogon sp. 2 1</i>	30,875	97,1	1281682,4	97,0	34	15,20
<i>Rhizopogon sp. 2 2</i>	15,472	97,2	1695284,7	97,0	34	25,29
<i>Rhizopogon sp. 2 3</i>	2,092	97,3	1372339,9	97,0	34	15,66
<i>Rhizopogon sp. 2 4</i>	25,116	97,3	1216740,3	97,0	34	14,98
<i>Rhizopogon sp. 2 5</i>	3,908	97,4	1304740,4	97,0	34	24,44
<i>Rhizopogon sp. 2 6</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus placidus 1</i>	5,899	118,0	998700,1	118,0	23	3,67
<i>Suillus placidus 2</i>	1,145	117,9	995213,8	117,9	23	3,32
<i>Suillus placidus 3</i>	1,528	118,1	988856,5	118,1	23	7,68
<i>Suillus plorans 1</i>	1,305	118,2	952751,4	118,2	23	5,37
<i>Suillus plorans 2</i>	0,952	118,2	866599,1	118,2	23	5,44
<i>Suillus plorans 3</i>	1,459	118,3	961159,4	118,3	23	4,96
<i>Suillus tridentinus 1</i>	16,730	97,5	1351297,8	97,5	34	7,54
<i>Suillus tridentinus 2</i>	33,591	97,5	1177913,3	97,5	34	8,44
<i>Suillus tridentinus 3</i>	21,678	97,6	1461889,4	97,5	34	7,45
<i>Suillus tridentinus 4</i>	28,071	97,8	1390874,6	97,5	34	8,08
<i>Suillus viscidus 1</i>	1,260	119,0	1015440,7	119,0	23	1,82
<i>Suillus viscidus 2</i>	11,549	118,8	627980,3	118,8	23	3,33
<i>Suillus viscidus 3</i>	1,830	119,0	810728,5	119,0	23	5,58

Isolate auf Agar	2. Messung					
	nmol C ₂ H ₄	Inkubation [h]	nmol CO ₂	Inkubation [h]	Alter [d]	Fläche [cm ²]
<i>Amanita muscaria 1</i>	2,829	95,4	53707,1	95,4	52	5,82
<i>Amanita muscaria 2</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Amanita muscaria 3</i>	3,880	95,4	101751,1	95,4	52	4,92
<i>Amanita muscaria 4</i>	2,349	95,5	108611,1	95,5	52	9,08
<i>Amanita muscaria 5</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Amanita rubescens 1</i>	1,253	95,3	67554,7	95,3	52	3,91
<i>Amanita rubescens 2</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Amanita rubescens 3</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Boletinus cavipes 1</i>	1,720	96,6	n.e.	n.e.	52	20,61
<i>Boletinus cavipes 2</i>	3,859	96,7	n.e.	n.e.	52	23,88
<i>Boletinus cavipes 3</i>	1,301	96,9	n.e.	n.e.	52	14,56
<i>Boletinus cavipes 4</i>	4,225	96,9	n.e.	n.e.	52	24,71
<i>Boletinus cavipes 5</i>	2,862	97,0	n.e.	n.e.	52	20,35
<i>Boletus edulis 1</i>	3,097	95,6	n.e.	n.e.	52	5,14
<i>Boletus edulis 2</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Boletus edulis 3</i>	1,978	95,8	n.e.	n.e.	52	4,11
<i>Boletus edulis 4</i>	1,044	95,9	n.e.	n.e.	52	4,28
<i>Boletus edulis 5</i>	0,562	96,0	n.e.	n.e.	52	6,06
<i>Boletus edulis 6</i>	0,593	96,5	n.e.	n.e.	52	4,92
<i>Cortinarius variegator 1</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Cortinarius variegator 2</i>	5,510	97,2	108079,1	97,2	52	2,75
<i>Cortinarius variegator 3</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Cortinarius variegator 4</i>	3,069	97,3	107915,3	97,3	52	2,25

<i>Cortinarius varicolor</i> 5	2,361	97,4	123840,0	97,4	52	6,98
<i>Lactarius deterrimus</i> 1	14,010	118,7	492228,4	118,8	73	2,77
<i>Lactarius deterrimus</i> 2	5,561	118,8	534427,3	118,8	73	2,46
<i>Lactarius deterrimus</i> 3	7,131	118,8	555893,6	118,8	73	3,78
<i>Lactarius deterrimus</i> 4	6,581	118,9	532810,1	118,8	73	3,80
<i>Lactarius deterrimus</i> 5	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Lactarius porninsis</i> 1	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Lactarius porninsis</i> 2	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Lactarius porninsis</i> 3	2,135	119,1	1063204,9	119,0	73	5,38
<i>Lactarius porninsis</i> 4	2,398	119,0	851891,6	119,0	73	6,33
<i>Lactarius porninsis</i> 5	3,051	119,2	855553,2	119,0	73	5,92
<i>Lactarius rufus</i> 1	1,882	119,3	468509,7	119,3	73	2,67
<i>Lactarius rufus</i> 2	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Lactarius rufus</i> 3	2,784	119,4	463900,8	119,3	73	4,80
<i>Lactarius rufus</i> 4	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Paxillus involutus</i> 1	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Paxillus involutus</i> 2	4,140	97,4	n.e.	n.e.	52	30,10
<i>Paxillus involutus</i> 3	1,271	97,5	n.e.	n.e.	52	30,10
<i>Paxillus involutus</i> 4	1,935	97,6	n.e.	n.e.	52	30,10
<i>Paxillus involutus</i> 5	0,413	97,7	n.e.	n.e.	52	20,32
<i>Paxillus involutus</i> 6	1,500	97,8	n.e.	n.e.	52	30,10
<i>Rhizopogon sp. 1 1</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Rhizopogon sp. 1 2</i>	11,662	97,8	n.e.	n.e.	52	30,10
<i>Rhizopogon sp. 1 3</i>	11,631	97,9	n.e.	n.e.	52	30,10
<i>Rhizopogon sp. 1 4</i>	10,710	97,9	n.e.	n.e.	52	30,10
<i>Rhizopogon sp. 1 5</i>	12,474	98,0	n.e.	n.e.	52	30,10
<i>Rhizopogon sp. 1 6</i>	8,757	98,1	n.e.	n.e.	52	30,10
<i>Rhizopogon sp. 2 1</i>	7,291	98,1	n.e.	n.e.	52	13,64
<i>Rhizopogon sp. 2 2</i>	5,100	98,2	n.e.	n.e.	52	25,46
<i>Rhizopogon sp. 2 3</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Rhizopogon sp. 2 4</i>	6,729	98,2	n.e.	n.e.	52	18,02
<i>Rhizopogon sp. 2 5</i>	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Rhizopogon sp. 2 6</i>	5,905	98,3	n.e.	n.e.	52	21,66
<i>Suillus placidus</i> 1	5,436	119,4	111843,4	119,4	30	4,03
<i>Suillus placidus</i> 2	2,121	119,5	45971,3	119,5	30	3,97
<i>Suillus placidus</i> 3	2,017	119,6	763472,9	119,6	30	5,71
<i>Suillus plorans</i> 1	1,238	119,6	1000286,7	119,6	30	4,25
<i>Suillus plorans</i> 2	7,336	119,7	429830,7	119,7	30	5,52
<i>Suillus plorans</i> 3	1,453	119,7	969322,3	119,7	30	4,67
<i>Suillus tridentinus</i> 1	2,266	98,4	n.e.	n.e.	52	6,75
<i>Suillus tridentinus</i> 2	3,538	98,4	n.e.	n.e.	52	7,40
<i>Suillus tridentinus</i> 3	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus tridentinus</i> 4	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus viscidus</i> 1	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus viscidus</i> 2	3,189	119,8	530999,4	119,8	30	3,47
<i>Suillus viscidus</i> 3	5,513	119,9	1080922,9	119,9	30	4,35

Isolate auf Torf	1. Messung				
	nmol C ₂ H ₄	Inkubation [h]	nmol CO ₂	Inkubation [h]	Alter [d]
<i>Amanita muscaria</i> 1	8,651	120,0	246693,5	120,0	65
<i>Amanita muscaria</i> 2	1,000	120,0	231371,7	120,0	65
<i>Amanita muscaria</i> 3	10,667	120,1	318559,2	120,1	65
<i>Amanita muscaria</i> 4	1,741	120,2	244034,2	120,2	65
<i>Amanita muscaria</i> 5	2,987	120,2	209084,0	120,2	65
<i>Boletus edulis</i> 1	1,486	97,5	278535,7	96,1	14
<i>Boletus edulis</i> 2	1,153	97,5	143955,5	96,1	14
<i>Boletus edulis</i> 3	1,070	97,6	267819,3	96,1	14
<i>Boletus edulis</i> 4	1,232	97,7	305935,4	96,1	14
<i>Boletus edulis</i> 5	1,102	97,7	238000,5	96,1	14
<i>Lactarius deterrimus</i> 1	2,595	119,7	307514,2	119,7	117
<i>Lactarius deterrimus</i> 2	3,078	119,7	193407,3	119,7	117
<i>Lactarius deterrimus</i> 3	5,845	119,8	444377,2	119,8	117
<i>Lactarius deterrimus</i> 4	1,623	119,8	182872,6	119,8	117
<i>Lactarius deterrimus</i> 5	2,875	119,9	184314,2	119,9	117
<i>Rhizopogon sp. 1</i> 1	17,805	96,0	478185,9	94,2	35
<i>Rhizopogon sp. 1</i> 2	19,418	96,0	496699,1	94,2	35
<i>Rhizopogon sp. 1</i> 3	3,248	96,1	475274,8	94,2	35
<i>Rhizopogon sp. 1</i> 4	47,919	96,1	450888,2	94,2	35
<i>Rhizopogon sp. 1</i> 5	14,011	96,2	492704,9	94,2	35
<i>Rhizopogon sp. 2</i> 1	2,112	98,9	446111,7	98,9	48
<i>Rhizopogon sp. 2</i> 2	2,427	98,9	79086,0	98,9	48
<i>Rhizopogon sp. 2</i> 3	2,795	99,0	553400,9	99,0	48
<i>Rhizopogon sp. 2</i> 4	3,086	99,4	731603,1	99,4	48
<i>Rhizopogon sp. 2</i> 5	2,055	99,4	651160,8	99,4	48
<i>Suillus grevillei</i> 1	1,257	119,3	463240,1	119,3	98
<i>Suillus grevillei</i> 2	7,305	119,3	737262,5	119,3	98
<i>Suillus grevillei</i> 3	11,111	119,4	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus grevillei</i> 4	2,987	119,5	467498,3	119,5	98
<i>Suillus grevillei</i> 5	2,180	119,5	769833,1	119,5	98
<i>Suillus placidus</i> 1	6,546	96,3	460084,9	94,4	35
<i>Suillus placidus</i> 2	26,988	96,8	493979,3	94,4	35
<i>Suillus placidus</i> 3	21,327	96,8	254157,6	94,4	35
<i>Suillus placidus</i> 4	25,843	97,2	462667,3	94,4	35
<i>Suillus placidus</i> 5	21,382	97,3	600963,3	93,4	35
<i>Suillus plorans</i> 1	34,313	97,4	423892,3	93,7	35
<i>Suillus plorans</i> 2	17,464	97,7	744386,5	93,7	35
<i>Suillus plorans</i> 3	14,211	97,7	739307,9	93,2	35
<i>Suillus plorans</i> 4	27,540	98,2	463491,7	93,2	35
<i>Suillus plorans</i> 5	11,535	98,3	411566,3	93,2	35
<i>Suillus tridentinus</i> 1	2,524	97,9	327262,9	97,9	48
<i>Suillus tridentinus</i> 2	2,355	98,0	408513,2	98,0	48
<i>Suillus tridentinus</i> 3	1,684	98,0	293265,3	98,0	48
<i>Suillus tridentinus</i> 4	3,037	98,6	298020,5	98,6	48
<i>Suillus tridentinus</i> 5	3,425	98,6	203448,9	98,6	48
<i>Suillus viscidus</i> 1	1,405	97,1	381450,7	95,3	14
<i>Suillus viscidus</i> 2	18,350	97,2	405053,7	95,6	14
<i>Suillus viscidus</i> 3	2,356	97,3	398358,2	111,5	14
<i>Suillus viscidus</i> 4	2,732	97,4	350486,6	95,6	14

<i>Suillus viscidus</i> 5	2,143	97,4	359156,2	95,6	14
2. Messung					
Isolate auf Torf	nmol C₂H₄	Inkubation [h]	nmol CO₂	Inkubation [h]	Alter [d]
<i>Amanita muscaria</i> 1	4,352	121,1	168937,7	121,1	72
<i>Amanita muscaria</i> 2	2,446	121,2	242268,7	121,2	72
<i>Amanita muscaria</i> 3	1,079	121,3	241128,6	121,3	72
<i>Amanita muscaria</i> 4	1,610	121,4	186345,8	121,4	72
<i>Amanita muscaria</i> 5	1,169	121,6	785402,1	121,6	72
<i>Boletus edulis</i> 1	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Boletus edulis</i> 2	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Boletus edulis</i> 3	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Boletus edulis</i> 4	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Boletus edulis</i> 5	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Lactarius deterrimus</i> 1	0,858	120,7	262506,6	120,7	124
<i>Lactarius deterrimus</i> 2	2,672	120,8	234764,8	120,8	124
<i>Lactarius deterrimus</i> 3	1,076	120,8	327168,9	120,8	124
<i>Lactarius deterrimus</i> 4	1,055	120,9	123185,7	120,9	124
<i>Lactarius deterrimus</i> 5	0,625	121,0	193816,9	121,0	124
<i>Rhizopogon</i> sp. 1 1	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Rhizopogon</i> sp. 1 2	1,912	94,8	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Rhizopogon</i> sp. 1 3	3,001	95,0	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Rhizopogon</i> sp. 1 4	2,208	95,0	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Rhizopogon</i> sp. 1 5	1,802	95,1	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Rhizopogon</i> sp. 2 1	0,572	97,5	35047,2	97,6	90
<i>Rhizopogon</i> sp. 2 2	0,413	97,5	165133,2	97,6	90
<i>Rhizopogon</i> sp. 2 3	1,018	97,6	740367,8	97,6	90
<i>Rhizopogon</i> sp. 2 4	1,059	97,8	420626,4	97,6	90
<i>Rhizopogon</i> sp. 2 5	0,000	96,0	92184,3	97,6	90
<i>Suillus grevillei</i> 1	8,697	120,1	715365,5	120,1	105
<i>Suillus grevillei</i> 2	4,560	120,3	97624,9	120,3	105
<i>Suillus grevillei</i> 3	7,934	120,3	11240,0	120,3	105
<i>Suillus grevillei</i> 4	5,835	120,4	674727,8	120,4	105
<i>Suillus grevillei</i> 5	14,424	120,6	13716,9	120,6	105
<i>Suillus placidus</i> 1	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus placidus</i> 2	1,776	94,8	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus placidus</i> 3	1,350	95,2	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus placidus</i> 4	4,206	95,3	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus placidus</i> 5	1,598	95,3	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus plorans</i> 1	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus plorans</i> 2	3,711	94,9	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus plorans</i> 3	3,963	96,0	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus plorans</i> 4	1,518	96,1	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus plorans</i> 5	2,535	96,2	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus tridentinus</i> 1	1,133	97,2	686885,3	97,2	90
<i>Suillus tridentinus</i> 2	1,225	97,2	551508,1	97,2	90
<i>Suillus tridentinus</i> 3	0,652	97,3	501884,5	97,2	90
<i>Suillus tridentinus</i> 4	0,752	97,4	758897,1	97,2	90
<i>Suillus tridentinus</i> 5	0,670	97,4	643011,7	97,2	90
<i>Suillus viscidus</i> 1	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus viscidus</i> 2	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus viscidus</i> 3	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.

<i>Suillus viscidus</i> 4	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
<i>Suillus viscidus</i> 5	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.

LEBENS LAUF

Personaldaten

Name: Claudia Rausch
 Geburtsdatum: 9. Februar 1972
 Geburtsort: Wien

Ausbildung

1978 - 1982	Volksschule Fischamend
1982 - 1990	Bundesrealgymnasium Schwechat
1990	Matura
1990 - 2008	Studium der Ökologie an der Universität Wien
1999 - 2008-09-27	Diplomarbeit ‚Ektomykorrhiza, Biologie und Phytohormonproduktion mit Exkurs zur Ethylenproduktion ausgewählter heimischer Pilze von Fichte, Lärche und Zirbe‘ an der Forstlichen Bundesversuchsanstalt (Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft), Wien
2006 - dzt.	Beginn Studium der Psychotherapiewissenschaften an der Sigmund Freud Privatuniversität Wien

Ferialarbeit

1990 - 1995	Brief- und Kassaschalterdienst in verschiedenen Postämtern, Fischamend, Schwechat, Wien
1996 August - September	Praktikantin an der Forstlichen Bundesversuchsanstalt (Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft)

Berufe

1996 September - 1997 Juni	private Kinderbetreuung
1997 August - 2000 September	Kassiererin bei Billa, Filiale Fischamend
1999 - 2000	freiberufliche Mitarbeiterin bei Lacon (technisches Büro für Landschaftsplanung), Wien
2000 Juli - dzt.	Sachbearbeiterin Qualitätskontrolle bei Octapharma (Pharmazeutischer Betrieb), Wien