

Berichte und Mitteilungen

Rolle symbiontischer Pilze im Wald- und Kulturpflanzenbau: Arbuskuläre (AM) (endotrophe) und ektotrophe (EM) Mykorrhizen

A. Krapfenbauer, Ch. Holtermann und K. Wriessnig

The role of mycorrhizal fungi in forestry and agriculture

1. Einführung

Neben stickstoffbindenden Bakterien u.a. in den Wurzeln von Leguminosen und den stickstoffbindenden Aktinomyzeten in den Wurzeln der Erlen sind nicht den Luftstickstoff bindende Pilze über ihre Verbindungen mit den Wurzeln wichtige Symbionten der Pflanzen.

Von den 7 Mykorrhizatypen: ektotrophe (EM), endotrophe (AM), erikoide, orchide, arbutoide, monotropide und ektendotrophe, bilden die endotrophen und ektotrophen die für den Wald- und Kulturpflanzenbau bedeutendsten Typen.

2. Entwicklungsgeschichte – Diversitäten

Entwicklungsgeschichtlich ist der AM-Typus der älteste. Er trat bereits mit den ersten Landpflanzen vor etwa 400 Mill. Jahren (Devon) auf. Der EM-Typus entwickelte sich wahrscheinlich erst mit dem Auftreten der nackt- und bedecktsamigen Pflanzen vor etwa 220 bis 180 Mill. Jahren (Trias bis Jura). Die Pilzpartner des AM-Typs vermehren sich ausschließlich vegetativ über relativ große Chlamydosporen (Abbildung 1) mit mehreren Hunderten bis Tausenden von Zellkernen. Die Ausschüttung der Sporen erfolgt im Boden. Es besteht die Vermutung (ALLEN et al., 1995), falls

Summary

Ectotrophic (EM) and arbuscular (AM) mycorrhizal fungi together with N-binding bacteria and actinomycetes are the most important symbionts of plants. EM are mainly restricted to Fagaceae and coniferous trees. AM are very important for most agricultural plants (cereals, legumes, Alliaceae, strawberries), fruit-trees and forest trees like maple, ash-tree, elm and poplar. Mycorrhiza improve the uptake of water and nutrients as well as the soil structure. They also suppress soil pathogens. Reduced tillage, moderate application of mineral fertilizers and the use of well adapted crop species increase the effectivity of mycorrhiza, but they are very susceptible to pesticides. For annual plants and vegetative propagules inoculation with mycorrhizal fungi has proved to be useful.

Key-words: ectotrophic and endotrophic mycorrhiza, crop plants, trees.

Zusammenfassung

Ektotrophe (EM) und arbuskulare (AM) Mykorrhizen zählen neben den stickstoffbindenden Bakterien und Aktinomyzeten zu den wichtigsten Symbionten der Pflanzen. EM treten fast nur bei Koniferen und Fagaceen auf. AM spielen bei den meisten landwirtschaftlichen Kulturpflanzen wie Getreide, Leguminosen, Lauch- und Nachtschatengewächsen und Erdbeeren, Obstbäumen und den Waldbäumen Ahorn, Esche, Ulme und Pappel eine wichtige Rolle. Mykorrhizen verbessern die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen und die Bodenstruktur. Sie unterdrücken auch bodenbürtige pathogene Organismen. Reduzierte Bodenbearbeitung, Auswahl geeigneter Varianten, Verzicht auf übermäßige Mineraldüngung und Pestizideinsatz erhöhen ihre Effektivität. Bei einjährigen Kulturpflanzen und vegetativer Vermehrung hat sich bereits bisher eine Inokulation mit AM-Pilzen als günstig erwiesen.

Schlagworte: AM-, EM-Mykorrhizen, Nutzpflanzen, Bäume.

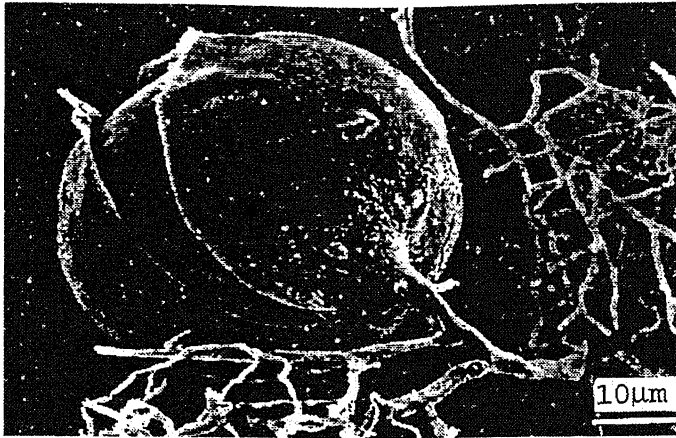


Abbildung 1: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme einer Chlamydospore einer *Glomus* sp. (Isolat A 6 [Pisa 27-90]) AM-Typus (nach GIOVANETTI und GIANINAZZI-PEARSON, 1994)
 Figure 1: Electron microscope photograph of a chlamydospore of *Glomus* sp. (Isola A6 [Pisa 27-90]) AM-type (according to GIOVANETTI und GIANINAZZI-PEARSON, 1994)

die große Zahl an Zellkernen in den Sporen genetisch verschieden sein sollte, daß darüber eine selektive Keimung von standort-angemessenen Myzelien erfolgen könnte, also dadurch eine breite Diversität über eine geringe Zahl von Arten gegeben sein könnte. Bisher sind etwa 150 Arten vom AM-Typus bekannt. Die Pilzpartner des EM-Typus produzieren über in der Regel oberirdische Fruchtkörper „verschieden-geschlechtliche“ Sporen, deren gekeimte Myzelien konjugieren und bilden so aus den haploiden diploide Myzelien. Die Anzahl, die Diversität, ist beim EM-Typus mit bereits über 5400 bekannten Arten um ein Vielfaches höher als beim AM-Typus. Damit ist auch eine Basis für evolutionäre Anpassungen vorgegeben.

3. Infektion und Anatomie

„Es erscheint eigentlich ironisch, daß die vorherrschendsten und wahrscheinlich bedeutendsten Symbiosen im Reich der Pflanzen, die Mykorrhizen, hinsichtlich ihrer Wechselbeziehungen insbesondere auch betreffend den Abschnitt der Besiedlung der Wurzeln noch weitgehend unbekannt sind“ (PETERSON und FARQUHAR, 1994).

Die Wechselbeziehungen zwischen den Mykorrhizapilzen und den Pflanzenwurzeln schließen eine Reihe von zum Teil noch der näheren Aufklärung harrenden Vorgänge ein, die letztlich zur Symbiose, dem Zusammenleben, zum gegenseitigen Nutzen, führen (KOSKE und GEMMA, 1992; PETERSON und FARQUHAR, 1994), Schema: Tabelle 1.

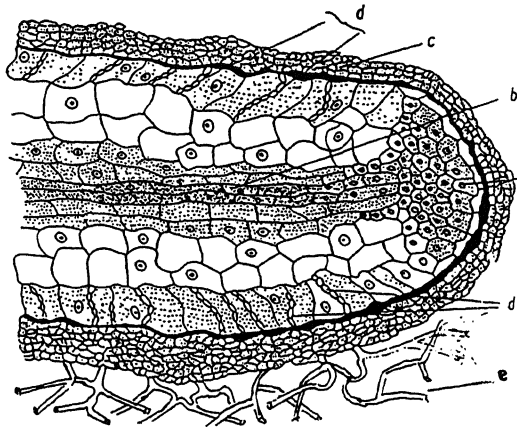
Tabelle 1: Schema zur Entwicklung der Pilzwurzeln, Mykorrhizen (nach PETERSON und FARQUHAR, 1994, in einigen Abschnitten textlich verändert)

Table 1: Scheme of development of mycorrhiza (according to PETERSON and FARQUHAR, 1994)

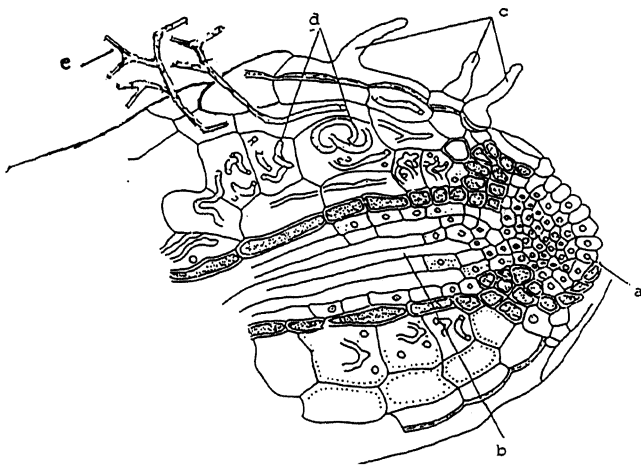
Entwicklungsabschnitte	Aktionen und Reaktionen
Sporen bzw. Pilzhypfen und Pflanzenwurzeln befinden sich getrennt im Boden	Gegenseitige Annäherung über chemische Reize
Kontakte zwischen Hyphen und primären Wurzeln	Erkennung über Signalstoffe
Anheftung der Hyphen	Verträglichkeitsentscheidung über Reizstoffe
Veränderung der Hyphen, z. B. Bildung von Anpressungspolstern (Appressorien) auf der Rinde der primären Wurzeln beim AM-Typus, rege Verzweigung beim EM-Typus	Veränderung der Hyphenstrukturen
Eindringen der Hyphen in die Zellen (AM-Typus) bzw. zwischen die Zellen der Rinde und des Schwammgewebes (Parenchyms) beim EM-Typus	Ausschüttung von Enzymen und Reizstoffen
Weitere Veränderungen der Hyphenstrukturen, Bildung von Arbuskeln beim AM-Typus bzw. des Hartig'schen Netzes und des Pilzmantels beim EM-Typus	Entwicklung der entscheidenden Kontaktbereiche zwischen den Hyphen und den Wurzelzellen
Fertige Funktionsstrukturen der Pilzwurzeln (Mykorrhizen), also der Kontakt- und Transferbereiche	Laufende Enzym- und Hormonausschüttungen sowie laufender Stofftransfer

Die anatomischen Strukturen des AM- und EM-Typs sind in der Abbildung 2A und B schematisch dargestellt. Nach der Etablierung der Pilzhypfen, der Wurzelzellen-Myzelkontaktflächen, bestehen zwei Myzelbereiche: interne in den Wurzeln und externe in den Böden. Das sind die Hyphen in den Zellen (Arbuskeln) beim AM-Typ und die Hyphen zwischen den äußeren Rindenzellen und zwischen den Zellen des Palisadenparenchyms beim EM-Typ einerseits und die vielfach verzweigten Hyphen in den Böden andererseits.

Darüber erfolgt der gegenseitige „Stoffaustausch“. Das ist der Transport von Wasser und Nährstoffen über die Myzelien in die Pflanzen und der Transport von Kohlenstoffverbindungen und diversen Synthetaten von den Pflanzen in die externen Myzelien u.a. auch in die Fruchtkörper bzw. die Reproduktionsbereiche der Pilze (KOSKE und GEMMA, 1992; TINKER et al., 1994).



A: Ektotrophe Mykorrhiza
 a) Meristem
 b) Zentralzylinder
 c) Äußerer Mantel
 d) Hartig'sches Netz
 e) Hyphen im Substrat



B: Endotrophe Mykorrhiza
 a) Meristem
 b) Zentralzylinder
 c) Wurzelhaare
 d) Arbuskeln
 e) Hyphen im Substrat

Abbildung 2: Schematische Darstellung ektotropher und endotropher Mykorrhizen (nach LOBANOW, 1960)

Figure 2: Figure of ectotrophic and endotrophic mycorrhiza (according to LOBANOW, 1960).

4. Effizienzunterschiede zwischen primären Wurzeln (Wurzelhaaren) und Pilzhypen

Die Symbiosen sind für die Pilze unabdingbare (obligate) Voraussetzungen für ihre Existenz und Fortpflanzung. Für viele Pflanzen, z. B. Orchideen, Fichtenspargel etc. sind sie ebenfalls obligat. Manche Pflanzen sind zwar nur wahlweise (fakultativ) mykotroph, die Umweltvorgaben machen sie aber häufig völlig abhängig von ihren Pilzpartnern.

Im Gegensatz zu den Myzelien der EM-Typen, die ohne Wirt über mehr oder minder lange Zeiträume in den Böden überleben können, sind die Myzelien der AM-Typen für ihre Existenz im Boden immer an die lebenden Wurzeln der Wirtspflanzen gebunden.

Die externen Myzelien der AM-Typen sind daher auch immer im Nahbereich der Wirtswurzeln, in weniger als einem Meter, ausgebreitet, während die Myzelien der EM-Typen weite Bodenräume bis zu mehreren 10-Meterbereichen erschließen.

Die im Vergleich zu den Wurzelhaaren wesentlich dünneren und intensiver verzweigten Hyphen erschließen feinste Porenbereiche für die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen (insbesondere: Phosphor, Stickstoff, andere Makronährstoffe und bestimmte Spurenelemente) aus den Böden (GEORGE et al., 1994; GEORGE et al., 1995; KHALIL et al., 1994; MARSCHNER und DELL, 1994). Dabei kommt ihnen noch besonders der Umstand zugute, daß sie wesentlich höhere Saugspannungen entwickeln können als die aktiven Wurzeloberflächen (v. REICHENBACH und SCHÖNBECK, 1995). Besonders bei Trockenheit wird die Nährstoffaufnahme durch Mykorrhiza verbessert (TOBAR et al., 1994). Die Mykorrhizen kontrollieren u.a. auch wirksam pflanzenpathogene Organismen in den Böden (DHILLION, 1994; GALLI et al., 1994; LEYVAL et al., 1995; LOTH und HÖFNER, 1995). Mykorrhiza hemmen auch die Aufnahme von Schwermetallen bzw. deren Verlagerung in oberirdische Pflanzenteile. Alles zusammengenommen erklärt auch den Umstand, daß viele Pflanzen in ihrer Umwelt, man denke z.B. an den Klimastreß, „obligate“ Symbionten von Pilzen sind.

5. Symbionten der AM- und EM-Typen

Der EM-Typus ist fast ausschließlich an gewisse Familien von Waldbäumen, u.a. Fagaceen (Buchen, Eichen etc.) und Koniferen (Fichten, Kiefern, Tannen, Douglasien etc.) gebunden. 80 % der Landpflanzen entwickeln AM-Mykorrhizen (BONFANTE und PEROTTO, 1995; GEORGE et al., 1994). Dazu zählen Ahorn, Eschen, Ulmen, Pappeln etc. und die Eibe (GRIFFITHS et al., 1995), ebenso der größte Teil der Nutzpflanzen der Landwirtschaft, des Obst- und Gartenbaus. Die Getreidearten (Weizen, Gerste, Hafer, Roggen, Hirse, Reis und Mais), die Lauchgewächse (Zwiebel, Porree etc.), die Nachtschattengewächse (Kartoffel, Tabak, Paradeiser etc.), die Leguminosen (Erbsen, Bohnen, Luzerne, Klee etc.), die Gurkengewächse (Zucchini, Kür-

bisse, Gurken etc.), Erdbeeren und Obstgehölze (Äpfel, Birnen, Kirschen etc.) entwickeln den AM-Typus. Eine besondere Dimension des Zusammenwirkens im Bereich der Wurzelzonen der Böden bieten auch die neueren Erkenntnisse, daß gewisse Bodenbakterien als Helferorganismen bei der Ausbildung von Pilzwurzeln eine entscheidende Rolle spielen (BIRÓ et al., 1993; GARBAYE 1994 a und b).

6. AM-Typen als Voraussetzung der Nachhaltigkeit der Boden-Pflanzensysteme bei der Landwirtschaft

Der wachsende Druck zur vermehrten Lebensmittelproduktion der letzten Jahrzehnte hat zu intensiven meist einseitigen Landnutzungssystemen geführt. Die „high input“-Landwirtschaft trägt entscheidend zur Umweltbelastung, deren Sanierung mit gewaltigen Aufwänden verbunden ist, bei. Dies hat zwangsläufig auch die weltweite Herausforderung zur Folge, die Landnutzungssysteme weitgehend zu modifizieren, insbesondere sie wieder naturnäher, über angemessenen Fruchtwechsel und angepaßte Tierproduktion mit bestmöglichen Stoffkreisläufen („low input“-Methoden) nachhaltiger, also umweltbelastungsärmer, zu gestalten.

Der AM-Typus der Mykorrhizen könnte/sollte dabei künftig wieder eine ausschlaggebendere Position in einer naturnäheren und damit nachhaltigeren Landwirtschaft einnehmen (HOOKER et al., 1994; HOOKER und BLACK, 1995). Der AM-Typus der Mykorrhizen ist bzw. war in den naturnahen Agrarökosystemen über eine Reihe von Funktionen bei der Produktion schon immer mitentscheidend. Dazu zählen die Begünstigung des Pflanzenwachstums über die Erschließung der natürlichen Phosphat- und Stickstoffquellen (SMITH et al., 1992), die Förderung der Aufnahme von bestimmten Spurenelementen (DHILLION und AMPORNAN, 1992; THOMPSON, 1990 und 1994 a), der Aufbau und die Sicherung günstiger Bodenstrukturen (SCHREINER und BETHLENFALVAY, 1995) sowie die Kontrolle bodenbürtiger pathogener Organismen (DHILLION, 1994; VESTBERG, 1992; VESTBERG et al., 1994). Diese Funktionen werden für die Sicherung einer nachhaltigen, belastungsarmen Landwirtschaft künftig entscheidend sein. Es ist wahrscheinlich, daß die durch die „high input“-Bewirtschaftung weitgehend verloren gegangenen nutzbaaren Funktionen des AM-Typs wieder revitalisiert werden, wenn der Aufwand an Intensivierungsmitteln entsprechend

reduziert wird. Um die günstigen Funktionen des AM-Typus zu maximieren, wird man dafür einige grundsätzliche Vorgaben zu erfüllen haben. Dazu gehören u.a. wegen der nahen Bindung des AM-Typus an seine Wirtspflanzen reduzierte Bodenbearbeitung (minimum tillage practices) (MILLER et al., 1995) und Verminderung der Anwendung großer Mengen an mineralischen Stickstoff- und Phosphordüngemitteln (JOHNSON, 1993; MANSKE et al., 1995; RYAN et al., 1994). Auch die hohen Depositionen von Stickstoffverbindungen aus der Luft wirken sich sowohl auf die EM- als auch auf die AM-Typen negativ aus (ARNEBRANT, 1994; HAMEL et al., 1994). Eine Reihe von Intensivierungsmitteln, insbesondere Pestizide, erweisen sich ebenfalls als nachteilig. Entscheidend sind geregelte Fruchtfolgen und eine weitgehende Hintanhaltung von Schwarzbrachen (THOMPSON, 1994 b). Beim Anbau von nichtmykorrhizalen Kulturpflanzen aus den Familien der Kreuzblütler (Raps) oder der Gänsefußgewächse (Zuckerrüben) könnte durch Einsatz von Kleearten z.B. bei Raps ein optimaler Besatz an AM-Symbionten in der Fruchtfolge gesichert werden.

Günstig wirkt sich auch die künstliche Inokulation einjähriger Pflanzen wie Tabak, Hirse, Baumwolle (LIU und LUO, 1994), Kartoffeln etc. mit Mykorrhizapilzen aus.

7. Erforderliche Schritte zur vollen Integration des AM-Typus der Mykorrhizie in die Landwirtschaft

In den letzten Jahren sind zu dieser Zielsetzung bereits beachtliche wissenschaftliche Erkenntnisse erarbeitet worden. So setzt man u.a. AM-Typen bereits erfolgreich bei der Stecklingsvermehrung von Obstgehölzen (LOVATO et al., 1994), Reissetzlingen und Erdbeerablegern ein. Es ist auch zu unterstellen, daß innerhalb des Artenspektrums des AM-Typus Linien verschieden ausgeprägter positiver Funktionen vorhanden sind. Erfassung und Sicherung der Diversität in mehr oder weniger noch naturbelassenen Räumen sollten eine wichtige Vorgabe sein. Das wäre eine entscheidende Voraussetzung für eine künftige naturnahe und damit nachhaltig umweltbelastungsarme Pflanzenproduktion. Multidisziplinäres Vorgehen wäre allerdings erforderlich, um die Identifizierung der Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen im Hinblick auf bestimmte Kulturpflanzen herauszuarbeiten, um sie in einer nachhaltigen „low input“-Landwirtschaft mit möglichst geschlossenen Stoffkreisläufen sinnvoll nutzen zu können.

Literatur

- ALLEN, E. B., M. F. ALLEN, D. J. HELM, J. M. TRAPPE, R. MOLINA, E. RINCON (1995): Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. In: COLLINS, H. P. et al. (Eds.): *The Significance and Regulation of Soil Biodiversity*. Kluwer Academic Publishers, 47–62.
- ARNEBRANT, K. (1994): Nitrogen amendments reduce the growth of extramatrical ectomycorrhizal mycelium. *Mycorrhiza* 5, 7–15.
- BONFANTE, P. and S. PEROTTO (1995): Transley Review No. 82. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. *New Phytol.* 130, 3–21.
- BIRÓ, B., I. VÖRÖS, K. KÖVES-PÉCHY and J. SZEGI (1994): Symbiont effect of Rhizobium bacteria and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi on *Pisum sativum* in recultivated mine spoils. *Geomicrobiology Journal* 11, 275–284.
- DHILLON, S. S. and L. AMPORN PAN (1992): The influence of inorganic nutrient fertilization on the growth, nutrient composition and vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of pretansplant rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Biol. Fertil. Soils* 13, 85–91.
- DHILLION, S. S. (1993): Effect of *Trichoderma harzianum*, *Beijerinckia mobilis* and *Aspergillus niger* on arbuscular mycorrhizal infection and sporulation in maize, wheat, millet, sorghum, barley and oats. *Journal of Plant Diseases and Protection* 101 (3), 272–277.
- GALLI, U., H. SCHÜEPP and C. BRUNOLD (1994): Heavy metal binding by mycorrhizal fungi. *Physiologia Plantarum* 92, 364–360.
- GARBAYE, J. (1994): Les bactéries auxiliaires de la mycorrhization: une nouvelle dimension de la symbiose mycorrhizienne. *Acta bot. Gallica* 141 (4), 517–521.
- GARBAYE, J. (1994): Transley Review No. 76. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 128, 197–210.
- GEORGE, E., V. RÖMHELD and H. MARSCHNER (1994): Contribution of mycorrhizal fungi to micronutrient uptake by plants. In: *Biochemistry of Metal Micronutrients in the Rhizosphere*. Lewis Publishers, 93–110.
- GEORGE, E., S. K. KOTHARI, X. L. LI, E. WEBER and H. MARSCHNER (1994): VA mycorrhiza: benefits to crop plant growth and costs. In: F. J. MUEHLBAUER and W. J. KAISER (Eds.): *Expanding the Production and Use of Cool Season Food Legumes*. Kluwer Academic Publishers, 832–846.
- GEORGE, E., H. MARSCHNER and I. JAKOBSEN (1995): Role of arbuscular mycorrhizal fungi in uptake of phosphorus and nitrogen from soil. *Critical Reviews in Biotechnology* 15 (3/4), 257–270.
- GIOVANNETTI, M. and V. GIANINAZZI-PEARSON (1994): Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycol. Res.* 98 (7), 705–715.
- GRIFFITHS, R. P., A. C. CHADWICK, M. ROBATZEK, K. SCHAUER and K. A. SCHAFFROTH (1995): Association of ectomycorrhizal mats with pacific yew and other understory trees in coniferous forests. *Plant and Soil* 173, 343–347.
- HAMEL, C., F. MORIN, A. FORTIN, R. L. GRANGER and D. L. SMITH (1994): Mycorrhizal colonization increases herbicide toxicity in apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 119 (6), 1255–1260.
- HOOKE, J. E. and K. E. BLACK (1995): Arbuscular mycorrhizal fungi as components of sustainable soil-plant systems. *Critical Reviews in Biotechnology*, 15 (3/4), 201–212.
- HOOKE, J. E., S. GIANINAZZI, M. VESTBERG, J. M. BAREA and D. ATKINSON (1993): The application of arbuscular mycorrhizal fungi to micropropagation systems: an opportunity to reduce chemical inputs. *Agricultural Science in Finland* 3, 227–232.
- JOHNSON, N. C. (1993): Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae? *Ecological Applications* 3 (4), 749–757.
- KHALIL, S., T. E. LOYNACHAN and M. A. TABATABAI (1994): Mycorrhizal dependency and nutrient uptake by improved and unimproved corn and soybean cultivars. *Agronomy Journal* 86 (6), 949–958.
- KOSKE, R. E. and J. N. GEMMA (1992): Fungal reactions to plants prior to mycorrhizal formation. In: ALLEN M. Y. (Ed.): *Mykorrhizal Functioning – An Integrative Plant-Fungal Process*. Chapman & Hall, New York-London, 3–26.
- LEYVAL, C., B. R. SINGH and E. J. JONER (1995): Occurrence and infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi in some Norwegian soils influenced by heavy metals and soil properties. *Water, Air and Soil Pollution* 84, 203–216.
- LIU, R. J. and X. S. LUO (1994): A new method to quantify the inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 128, 889–92.
- LOBANOV, N. W. (1960): *Mykotrophie der Holzpflanzen*. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften.
- LOVATO, P. E., N. HAMMATT, V. GIANINAZZI-PEARSON and S. GIANINAZZI (1994): Mycorrhization of micropropagated mature wild cherry (*Prunus avium* L.) and com-

- mon ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Agricultural Science in Finland* 3, 297–302.
- LOTH, F. G. und W. HÖFNER (1994): Einfluß der VA-Mykorrhiza auf die Schwermetallaufnahme von Hafer (*Avena sativa* L.) in Abhängigkeit vom Kontaminationsgrad der Böden. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 158, 339–345.
- MANSKE, G. G. B., A. B. LÜTTGER, R. K. BEHL and P. L. G. VLEK (1995): Nutrient efficiency based on VA mycorrhizae (VAM) and total rootlength of wheat cultivars grown in India. *Angew. Bot.* 69, 108–110.
- MARSCHNER, H. and B. DELL (1994): Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 159, 89–102.
- MILLER, M. H., T. P. MCGONIGLE and H. D. ADDY (1995): Functional ecology of vesicular arbuscular mycorrhizas as influenced by phosphate fertilization and tillage in an agricultural ecosystem. *Critical Reviews in Biotechnology* 15 (3/4), 241–255.
- PETERSON, R. L. and M. L. FARQUHAR (1994): Mycorrhizas – Integrated development between roots and fungi. *Mycologia* 86 (3), 311–326.
- REICHENBACH, H. GRAF VON and F. SCHÖNBECK (1995): Influence of VA-mycorrhiza on drought tolerance of flax (*Linum usitatissimum* L.). I. Influence of VAM on growth and morphology of flax and on physical parameters of the soil. *Angew. Bot.* 69, 49–54.
- RYAN, M. H., G. A. CHILVERS and D. C. DUMARESQ (1994): Colonisation of wheat by VA-mycorrhizal fungi was found to be higher on a farm managed in an organic manner than on a conventional neighbour. *Plant and Soil* 160, 33–40.
- SCHREINER, R. P. and G. J. BETHLENFALVAY (1995): Mycorrhizal interactions in sustainable agriculture. *Critical Reviews in Biotechnology* 15 (3/4), 271–258.
- SMITH, S. E., A. D. ROBSON and L. K. ABBOTT (1992): The involvement of mycorrhizas in assessment of genetically dependent efficiency of nutrient uptake and use. *Plant and Soil* 146, 169–179.
- THOMPSON, J. P. (1990): Soil sterilization methods to show VA-mycorrhizae aid P and Zn nutrition of wheat in vertisols. *Soil Biol. Biochem.* 22 (2), 229–240.
- THOMPSON, J. P. (1994): Inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi from cropped soil overcomes long-fallow disorder of linseed (*Linum usitatissimum* L.) by improving P and Zn uptake. *Soil Biol. Biochem.* 26 (9), 1133–1143.
- THOMPSON, J. P. (1994): What is the potential for management of mycorrhizas in agriculture? In: A. D. ROBSON, L. K. ABBOTT and MALAJCZUK (Eds.): *Management of Mycorrhizas in Agriculture, Horticulture and Forestry*. Kluwer Academic Publishers, 191–200.
- TINKER, P. B., D. M. DURALL and M. D. JONES (1994): Carbon use efficiency in mycorrhizas: theory and sample calculations. *New Phytol.* 128, 115–122.
- TOBAR, R., R. AZCON and J. M. BAREA (1994): Improved nitrogen uptake and transport from ¹⁵N-labelled nitrate by external hyphae of arbuscular mycorrhiza under water-stressed conditions. *New Phytol.* 126, 119–122.
- VESTBERG, M., H. PALMUJOKI, P. PARIKKA and M. UOSUKAINEN (1994): Effect of arbuscular mycorrhizas on crown rot (*Phytophthora cactorum*) in micropropagated strawberry plants. *Agricultural Science in Finland* 3, 289–296.
- VESTBERG, M. (1992): The effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculation on the growth and root colonization of ten strawberry cultivars. *Agricultural Science in Finland* 1, 527–535.

Anschrift der Verfasser

Em. O. Univ.-Prof. Dipl.-Ing. Dr. nat. techn. Anton Krapfenbauer, Dipl.-Ing. Dr. nat. techn. Christian Holtermann, Dipl.-Ing. Karin Wriessnig; Universität f. Bodenkultur, Peter Jordan-Straße 82, A-1190 Wien.

Eingelangt: 21. Juni 1996