

Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt  
für Land- und Forstwirtschaft  
Berlin-Dahlem

Heft 123

Juni 1967



# Mikroorganismen in der Wurzel- region von Weizen

Sammelreferat

von

**Dr. W. Gams**

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft  
Institut für Getreide-, Ölfrucht- und Futterpflanzenkrankheiten  
Kiel — Kitzberg

Berlin 1967

*Herausgegeben von der  
Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem*

Kommissionsverlag Paul Parey, Berlin und Hamburg  
1 Berlin 61, Lindenstr. 44—47 (Westberlin)



## Inhalt

I. Einleitung .....	5
II. Struktur des Wurzelbereichs .....	6
III. Physiologische Komponenten des Wurzelbereichs .....	8
A. Lösliche Substanzen (Exsudate) .....	8
B. Unlösliche Substanzen .....	14
C. Verwertung der Exsudate durch Mikroorganismen .....	14
IV. Methodik der Rhizosphärenforschung .....	15
V. Kolonisation der Wurzeln .....	19
A. Gruppierung der Mikroben .....	19
B. Herkunft der erstbesiedelnden Organismen .....	21
C. Einflüsse von Außenfaktoren .....	22
VI. Einfluß des Weizens auf die Mikrobenpopulation in der Wurzelregion .....	23
A. Bakterien .....	23
B. Actinomyceten .....	30
C. Pilze .....	31
D. Algen .....	37
E. Protozoen .....	38
F. Nematoden .....	38
G. Wechselwirkungen zwischen Mikroorganismen der Wurzelregion .....	39
VII. Leistungen der Mikrobenpopulation in der Wurzelregion .....	40
A. Einflüsse auf Pflanzennährstoffe .....	40
1. Mineralisation von Kohlenstoffverbindungen .....	40
2. Stickstoffkreislauf .....	41
3. Phosphorkreislauf .....	45
B. Wirkstoffproduktion .....	47
1. Wuchsstoffproduktion .....	47
2. Antibioticum- und Toxin-Bildung .....	49
VIII. Einflüsse der Rhizosphärenorganismen auf den Weizen .....	50
IX. Künstliche Beeinflussung der Mikrobenpopulation im Wurzelbereich .....	55
A. ungezielt .....	55
B. gezielt .....	57
X. Diskussion und Ausblick .....	58
XI. Summary .....	60
XII. Literatur .....	61



## I. Einleitung

Wurzeloberfläche und Rhizosphäre sind der Bereich, in dem sich Wechselbeziehungen zwischen höheren Pflanzen und der Bodenumwelt abspielen. Für das Gedeihen der Pflanze ist er von ausschlaggebender Bedeutung. Die Rhizosphärenliteratur hat deshalb unter den gesamten bodenmikrobiologischen Veröffentlichungen einen sehr großen Anteil.

Es besteht eine Reihe zusammenfassender Berichte über die Rhizosphärenliteratur insgesamt (27, 41, 95, 135, 136, 140, 152, 185, 201, 203, 208, 218, 239, 327, 384, 385, 389, 417, 438), unter den modernsten und ausführlichsten seien besonders R o v i r a (329 und 330) und K a t z n e l s o n (137) hervorgehoben. Ein von der tschechischen Akademie der Wissenschaften veranstaltetes Symposium über Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Mikroben (220) vereinigt eine Reihe von kurzen einschlägigen Beiträgen, besonders aus östlichen Ländern, deren Inhalt meist schon vorher an anderen Stellen publiziert, aber schwer zugänglich ist. Diese Aufsätze werden deshalb hier nicht im einzelnen zitiert.

Es ist trotzdem kaum mehr möglich, das ganze Gebiet wirklich zu überblicken. Es lohnt sich bereits, die Ergebnisse, die für eine einzige Pflanze, den Weizen, gewonnen wurden, kritisch zu sichten und die als gültig anerkannten Tatsachen zusammenzustellen. Außerdem sollen in diesem Bericht die Lücken der Kenntnisse aufgezeigt werden.

Die Organismen der Weizenrhizosphäre wurden besonders häufig untersucht. Dabei wurden viele allgemein gültigen Tatsachen der Rhizosphärenbiologie festgestellt. Folgende Gründe für diese Bevorzugung des Weizens können angeführt werden: 1. Weizenbau ist von größter wirtschaftlicher Bedeutung und sehr weit verbreitet. 2. Weizenwurzeln sind gegen mehrere wichtige Schadpilze anfällig und deshalb mikrobiologisch intensiv untersucht. 3. Es ist außerordentlich schwierig, Einblick zu gewinnen in die komplexen Verhältnisse eines natürlichen Bodens mit gemischter Vegetation. Die besten Ergebnisse wurden bisher an geeigneten, einigermaßen homogenen Modellfällen gewonnen: Entweder an natürlichen Standorten von großer Einförmigkeit und Organismenarmut oder an künstlich durchmischten landwirtschaftlich genutzten Böden (16).

Weizen wird an seinen Wurzeln und an der Halmbasis durch eine Reihe von Krankheitserregern bedroht, unter denen *Cercospora herpotrichoides*, *Ophiobolus graminis*, *Fusarium spp.*, *Helminthosporium sativum*, *Pythium spp.* und *Rhizoctonia solani* an der Spitze stehen. Die phytopathologischen Aspekte wurden von B u t l e r (38) umfassend dargestellt, in einem weiteren Rahmen auch von G a r r e t t (84). Sie sollen hier nur in den Fällen berührt werden, wo das saprophytische Gedeihen der Schadpilze in der Rhizosphäre und deren Beziehungen zur übrigen saprophytischen Bodenflora diskutiert werden.

Eine spezielle Zusammenfassung über die Mikroflora der Weizenrhizosphäre liegt auf tschechisch von K o z o v á (175) vor, außerdem enthält die A n n o t a t e d B i b l i o g r a p h y No. 857 des Commonwealth Bureau of Soils, Harpenden, 49 Referate. Sehr viel Literatur ist bei R i v i è r e (306) zusammengestellt.

In diesem Literaturbericht soll besondere Aufmerksamkeit auf die Spezifität der Wirkung von Weizenwurzeln auf ihre Umgebung gerichtet werden. Deshalb wurden zum Vergleich manche Ergebnisse mit anderen Getreidearten berück-

sichtigt, die sich häufig von den für Weizen gültigen wenig unterscheiden. Solche Untersuchungen werden auch dann zitiert, wenn mit ihnen Ergebnisse gewonnen wurden, die für Weizen noch nicht bekannt waren und gefahrlos verallgemeinert werden dürfen.

### Historische Bemerkungen

Der Ausdruck „Rhizosphäre“ wurde 1904 von Hiltner geprägt, als er im Rahmen mikrobiologischer Untersuchungen an Gersten- und Haferwurzeln erhöhte Mikrobenzahlen feststellte (119). Die anschließenden frühen Rhizosphärenuntersuchungen wurden besonders von Starkey (378), Timonin (412) und Krasil'nikov (185) umfassend zusammengestellt. Diese alten Arbeiten sind heute durch die Fortschritte in der mikrobiologischen Systematik einerseits und durch die Verwendung steril aufgezogener Pflanzen in Syntheseversuchen andererseits weitgehend überholt und sollen nicht noch einmal im einzelnen aufgeführt werden. Die Arbeiten von Starkey (ab 1929) bildeten im wesentlichen den Anstoß zu einem großen nachfolgenden Aufschwung von Rhizosphärenuntersuchungen.

Heute ist ein rasches Anwachsen von mikrobiologischen Publikationen über Untersuchungen an Weizenwurzeln festzustellen in allen Ländern mit Weizenbau, insbesondere England, Frankreich, der Sowjetunion, Kanada, U.S.A., Deutschland, der Tschechoslowakei, Indien und Australien.

## II. Struktur des Wurzelbereichs

### A. Aufbau des Wurzelsystems

Die Hauptmasse des Wurzelsystems von Getreide besteht aus langen, feinen Seitenwurzeln, die in ihrer ganzen Länge von lebenden Wurzelhaaren bedeckt sind (349). Diese sind für die Ausbildung von Rhizosphäreneffekten maßgeblich.

Durch die Bodenbearbeitung ergibt sich eine Gliederung des Bodens in die reich durchwurzelte Ackerkrume (im allgemeinen 0 bis 22,5 cm) und dem schwächer durchwurzelten Unterboden. Nach Köhlein und Vetter (171) verteilt sich die Wurzelmasse (Gewicht) innerhalb der obersten 45 cm zur Zeit der Reife in einem holsteinischen Lehmboden folgendermaßen:

	0—22,5 cm	22,5—30 cm	30—45 cm
Winterweizen	91,2 ‰	3,7 ‰	5,1 ‰
Sommerweizen	79,4 ‰	8,2 ‰	12,6 ‰

Bei diesen Angaben sind starke Streuungen zu berücksichtigen, so daß die Unterschiede zwischen Sommer- und Winterweizen kaum signifikant sind. Im tieferen Unterboden ist die Wurzelmasse sehr gering und der Abstand zwischen den einzelnen Wurzeln groß. Die Durchwurzelung erreicht jedoch die ansehnliche Tiefe von 115—160 cm bei Sommerweizen und 190 cm bei Winterweizen (272, 437). Nach Knoch et al. (170) werden sogar Tiefen bis zu 4 m in sandigem Lehm erreicht.

Vetter und Scharafat (437) definieren den Einzugsbereich einer Wurzel als den Radius des Bodenzylinders, der jeder einzelnen Wurzel zur Verfügung steht und aus dem sie Nährstoffe aufnehmen kann, oder als den halben

durchschnittlichen Abstand zwischen den Wurzeln. Nach unveröffentlichten Daten von Vetter ist in der Krume die maximale Wurzeldichte in ca. 5 cm Tiefe zu finden, sie nimmt dann in den ersten 20 cm nur ganz gering ab. In dieser ersten Zone beträgt der Einzugsbereich ca. 2,5 mm, während in 30 cm Tiefe mit einem Bereich von 1 cm gerechnet wird. Dem entspricht die Feststellung von Wiersum (463), daß die Wurzeln einen Bodenmantel von 2–3 mm Dicke als Nährstoffquelle auszunützen vermögen. Aus unveröffentlichten Untersuchungen von Vetter wurden für einen horizontalen Querschnitt von 38,5 cm<sup>2</sup> (Kreis mit einem Durchmesser von 7 cm) folgende Durchschnittswerte für die Wurzelzahlen errechnet (Winterweizen):

	Juni	September
0–20 cm	21,4	24,8
20–40 cm	6,9	7,5

Daraus ließen sich für die Wurzellängen pro dm<sup>2</sup> in den beiden Bodenschichten näherungsweise folgende Werte berechnen:

	Juni	September
0–20 cm	11,12 m	12,88 m
20–40 cm	3,58 m	3,90 m

Wesentlich höhere Werte erhielt Pavlychenko (272) nach sorgfältigem Auswaschen des Bodens unter Berücksichtigung der allerfeinsten Wurzeln. Das Wurzelsystem einer einzigen Weizenpflanze betrug demnach ca. 850 m; bei ca. 400 Pflanzen/m<sup>2</sup> ergeben sich daraus ca. 340 km/m<sup>2</sup>, also ca. 200 mal höhere Werte.

Als Wurzeloberfläche (ohne Wurzelhaare!) für die ganze Tiefe der Durchwurzelung werden für Sommerweizen 122 cm<sup>2</sup>, für Winterweizen 190 cm<sup>2</sup> für den Bohrzylinder von 7 cm Ø angegeben (438).

Für die mikrobiologische Probenahme ist auch die horizontale Verteilung der Wurzeln wegen der Unterschiede zwischen den Pflanzreihen und dem Gebiet zwischen den Reihen von großer Bedeutung. Nach unveröffentlichten Angaben von Schuurman ist unterhalb von 30 cm Tiefe dieser Unterschied völlig ausgeglichen. Innerhalb der Krume schätzt Vetter (unveröffentlicht) den Wurzelanteil zwischen den Reihen auf  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  dessen unter den Reihen.

## B. Struktur der Wurzeloberfläche (Epidermis und Wurzelhaare)

Die Wand der Weizenwurzelhaare ist aus sehr locker texturierten, flaumig ausstrahlenden Zellulose-Mikrofibrillen aufgebaut und nicht inkrustiert. Keinerlei Transpirationsschutz ist vorhanden (80). Der Mikrofibrillenflaum geht nach außen in eine Pektin- oder Schleimschicht über, die nach Jenny und Grossenbacher (130, 349) als Mucigel bezeichnet wird. Diese von den Wurzeln abgesonderte Schicht tritt in unmittelbaren Kontakt mit den Mineralpartikeln des Bodens und kann selbst von Bakterien besiedelt werden. In der Zellwand von Weizenwurzeln wurden außerdem Poren und Tüpfel elektronenmikroskopisch nachgewiesen (349, 350). Die Bedeutung von Zellwandstrukturen für die Infektionsabwehr wird im einzelnen von Burström (37) diskutiert.

### III. Physiologische Komponenten des Wurzelbereichs

Grundsätzlich gibt es zwei Möglichkeiten des Einwirkens höherer Pflanzen auf die Bodenmikroflora: Flüssige Wurzelausscheidungen (Exsudate) und feste Rückstände (Wurzelhaare, Epidermiszellen und absterbende Wurzelteile). Es wird angenommen, daß für den Rhizosphäreneffekt, die starke augenblickliche Vermehrung vieler Mikroorganismen, vor allem Wurzelexsudate verantwortlich sind. Feste Rückstände rufen weniger auffallende, dafür jedoch länger anhaltende Wirkungen hervor. Die genauen quantitativen Verhältnisse dieser beiden Wirkungen sind noch zu wenig untersucht.

Scheffer et al. (343) verwerfen den Ausdruck Wurzelexsudat, weil nicht alle im Wurzelbereich gefundenen Substanzen nachweislich exsudiert sind, und sprechen statt dessen von Rhizosphärenprodukten, auch wenn unter sterilen Bedingungen gearbeitet wurde. Dieser Ausdruck erscheint zweideutig, weil man darunter eher die gesamten in der Rhizosphäre vorhandenen, also auch die von Mikroorganismen gebildeten, Stoffe verstehen würde. Aus diesem Grund wird hier der Ausdruck Wurzelexsudat beibehalten, dem man leicht den oben gemachten Vorbehalt begeben kann. Eine sorgfältige Filtration zur Abtrennung fester Wurzelfragmente ist ohnedies eine wesentliche Bedingung für Exsudatanalysen (286, 306).

#### A. Lösliche Substanzen (Exsudate)

##### a) Bedingungen für die Exsudation

Börner (28) postulierte für die Untersuchung der Wurzelausscheidungen natürliche Bedingungen, insteriles und ungestörtes Wachstum. In entsprechenden Versuchen erhielt er aber fast keine Exsudate. Katznelson et al. beobachteten verstärkte Ausscheidung von Aminosäuren aus den Wurzeln nach Austrocknung des Bodens und Wiederbefeuchtung (44, 145). Bei diesen kurzfristigen Versuchen konnte auf völlige Sterilität verzichtet werden. Im übrigen wird jedoch für die Gewinnung von Wurzelexsudaten grundsätzlich Sterilität verlangt, da sonst Mikroorganismen sehr starken Einfluß auf die Zusammensetzung und Menge der Exsudate nehmen können (114, 145, 306 u. a.).

Die meisten Analysen von Wurzelexsudaten wurden mit Hilfe anfangs steriler Sandkulturen von geringem Alter durchgeführt. Die Sterilität wurde dabei nicht ganz strikte erhalten (323, 433, ders. in 220).

Es ist schwierig, Getreidesaatgut oberflächlich einwandfrei zu sterilisieren, da Pilze und Bakterien häufig sehr tief in das Endosperm eindringen. Voraussetzung für erfolgreiche oberflächliche Sterilisation ist im allgemeinen nicht nur ein wirksames Desinfektionsmittel, sondern vor allem Sauberkeit und trockene Lagerung des Saatguts. Mindestens ebenso schwierig ist es, sterile Pflanzen lange Zeit zu kultivieren, ohne daß Fremdkeime eindringen. Nur wenigen Autoren ist es gelungen, das Wurzelsystem von Getreidepflanzen über eine ganze Vegetationsperiode steril zu erhalten (302, 306, 396).

Die Beobachtungen von Harmsen und Jager (114) sprechen allerdings dafür, daß die Exsudation unter insterilen Bedingungen womöglich intensiver verläuft als unter sterilen. Das gleiche lassen Versuche von Katznelson et al. (145) vermuten.



Reduzierte Rhizosphärenwirkungen bei verminderter Beleuchtung (134) werden einer verringerten Exsudation zugeschrieben. Nach Grineva (104) soll kurzfristige Anaerobiose die Exsudation steigern.

b) Der Mechanismus der Exsudation ist noch wenig geklärt (330). Es könnte sich um einfache Diffusion oder Exosmose oder um kompliziertere selektive Mechanismen handeln. Der Gehalt der Wurzeln an freien Aminosäuren wurde von Tesař und Kutáček (409) und für andere Pflanzen auch von Rovira (326) analysiert und mit der Zusammensetzung der Wurzelabscheidungen verglichen. Während die ersten Autoren eine weitgehende Übereinstimmung beobachteten, stellte Rovira deutliche Unterschiede fest und schloß daraus, daß es sich bei der Wurzelabscheidung nicht um eine reine Exosmose handle, bei der alle flüssigen Zellbestandteile je nach der verfügbaren Konzentration diffundieren können.

Sehr große Moleküle, wie Enzyme, können aus lebenden Wurzelzellen austreten und umgekehrt auch in sie eindringen, wofür die Voraussetzungen in der Struktur der Zellwand gegeben sind (215).

Burström (37) faßt die Mechanismen der Ausscheidung folgendermaßen zusammen: 1. Passive Exsudation, langsames Durchsickern durch den freien Raum („passive leakage“); verstärkte Abscheidung besonders von Mineralsalzen bei ungünstigen Bedingungen und im Alter. 2. Ökologisch von den eigentlichen Exsudaten kaum unterscheidbare Ausscheidungen entstehen dadurch, daß absterbende Zellen oder Wurzelteile ihren Inhalt an den Boden abgeben.

### c) Menge und Dynamik der Exsudation

Die meisten dikotylen Kulturpflanzen (besonders Leguminosen) zeigen wesentlich stärkere Rhizosphäreneffekte als Gramineen (153, 317). Die Exsudatmenge einer Erbsenpflanze entspricht der von beinahe 20 Haferpflanzen (323). Innerhalb der Getreidearten weisen Weizen und Gerste etwas stärkere Effekte auf als Hafer und Roggen (50, 143, 317). Wildgräser verhalten sich ähnlich wie Getreidearten (109, 110).

Die Menge der Exsudate kann nur unter sterilen, also unnatürlichen Bedingungen ermittelt werden. Es liegen sehr wenige genaue Angaben vor, da die Analysen meist chromatographisch durchgeführt wurden. Rivière (306, 307) stellte zur Zeit der Bestockung 20 mg organische Säuren und 2 mg Aminosäuren pro Pflanze in 1 l Kulturlösung fest. Vančura et al. (433, 434) fanden, daß eine Pflanze in 10 Tagen in Sand 0,4–0,5 mg Trockensubstanz exsudiert. Bei Gerste enthielt das Exsudat 19 % Asche, 9 % reduzierende Substanzen, 0,3 % flüchtige Säuren, 17,2 % nichtflüchtige Säuren, 1 % Stickstoff. Rovira (323, 324) erhielt zwischen Exsudat und abgestoßenem Zellmaterial bereits nach dreiwöchiger Kultur ein Verhältnis von 2 : 1.

Bestimmungen der Menge der ausgeschiedenen Exsudate sind für das Verständnis der Vorgänge in der Wurzelregion unbedingt erforderlich. Wenngleich noch große methodische Schwierigkeiten zu überwinden sind, scheint hier einer der wichtigsten Ansatzpunkte für weitere Untersuchungen zu liegen.

Über die Dynamik der Wurzelabscheidung liegen erst sehr wenige Untersuchungen vor. Durch die Verwendung von radioaktiven Isotopen werden der Forschung neue Wege geöffnet. Kheifets (160) stellte fest, daß  $^{32}\text{P}$ , als Phosphat auf die Blätter gebracht, einen Tag später in der Rhizosphäre erscheint. Nach

K u t á č e k et al. (193) vergehen ca. 20 Stunden zwischen der Aufnahme radioaktiven Phosphats durch einen Teil des Wurzelsystems und der Ausscheidung durch den anderen Teil. Bereits 4–5 Stunden nach Aufnahme von  $^{14}\text{CO}_2$  während einer Stunde konnten M c D o u g a l l und R o v i r a (213) Radioaktivität im Exsudat feststellen, die 24–48 Stunden anhielt; dabei wurde ca. 0,1 % des aufgenommenen markierten Kohlenstoffs exsudiert.

#### d) Spezifität von Weizensorten

Zwischen Sommer- und Winterweizen sind auf Grund verschieden langer Vegetationsperiode und unterschiedlicher klimatischer Voraussetzungen Unterschiede zu erwarten. Nach Vergleich verschiedener Untersuchungen scheint sich dieser Effekt vor allem in der Lage des Keimzahlenmaximums auszudrücken (s. S. 20). R i v i è r e (306) verglich Sorten von Sommerweizen mit schwacher (blé d'avril) und sehr starker Bestockung (Fylgia). Starke Bestockung bedeutet zugleich starke Durchwurzelung und führt zu einem verstärkten Rhizosphäreneffekt. S c h ä f f e r et al. (343) untersuchten sechs verschiedene Weizensorten und drei Wildarten und stellten große Unterschiede in der Zusammensetzung der Exsudate fest (cf. Tab. 2 und 3).

D a s t e (60) beobachtete bei 9 verschiedenen Sommer- und Winterweizensorten ein sehr unterschiedliches Verhalten gegenüber *Azotobacter*: Nur 2 Sommerweizensorten, Fylgia und Picardie, stimulierten das Wachstum von *Azotobacter* in nennenswerter Weise.

Bei verschiedenen Sorten von Lein und Tabak ist erhöhte Anfälligkeit gegenüber Krankheiten mit verstärkten Rhizosphäreneffekten gekoppelt (208), bei Weizen ist noch nichts Ähnliches bekannt.

Auf Unterschiede in der Exsudation und in der Mikroflora bei verschiedenen Weizensorten müßte in Zukunft noch mehr Aufmerksamkeit gerichtet werden, nachdem vor allem durch die Untersuchungen von S c h e f f e r et al. (343) deren große Reichweite deutlich gemacht worden ist.

Tab. 1. Ausscheidung organischer Säuren durch Weizenwurzeln

A u t o r e n	306, 307	433, ders. in 220
	(mg/L und Pflanze)	(Schätzwerte von 1–4)
Essigsäure	13	
Propionsäure	3,5	
Buttersäure	2	
Valeriansäure	1,5	
Apfelsäure	ca. 0,1	3
Oxalsäure	—	4
Milchsäure	+	2
Weinsäure	+	—
Bernsteinsäure	(+)	1
Fumarsäure	(+)	1
Glykolsäure	(+)	1
Zitronensäure	(+)	—

## 1. Organische Säuren (s. Tab. 1)

Außerdem Brenztraubensäure und Oxalessigsäure (433) und bei sehr jungen Pflanzen Zitronensäure (61).

## e) Qualitative und quantitative Analysen der Exsudate

Ausführliche tabellarische Zusammenstellungen der Analysen verschiedener Autoren finden sich bei R o v i r a (330). Für Weizen werden sie hier unter Hinzuziehung einiger weiterer Arbeiten noch einmal zusammengefaßt.

## 2. Zucker

Tab. 2. Ausscheidung von Zuckern durch Weizenwurzeln

Autoren	145	65	306, 307	433 <sup>o)</sup>	343*)
Arabinose	—	+	(+)	} 17,7	8 ×
Fructose	—	(+)	—		5 ×
Galactose	—	—	—	4,0	3 ×
Glucose	+	+	++	16,8	9 ×
Maltose	—	—	—	3,1	—
Mannose	—	—	—	—	2 ×
Raffinose	—	—	(+)	—	—
Rhamnose	—	(+)	—	14,9	2 ×
Ribose	—	—	—	0,9	4 ×
Saccharose	—	—	—	—	4 ×
Xylose	—	+	(+)	15,9	3 ×
Oligosaccharide	—	+	—	26,7	—

<sup>o)</sup> in % der gesamten Zucker.

\*) Zahl der positiven Befunde bei 6 Weizensorten und 3 Wildarten.

R o v i r a (330) stellte bei Hafer außerdem ein braunes Oligosaccharid fest, das sich nur in heißem Wasser löste.

## 3. Aminosäuren

Die Ausscheidung von Aminosäuren wurde von zahlreichen Autoren untersucht. In ihnen vermutet man einen wesentlichen Faktor der Spezifität von Rhizosphärenwirkungen. Die Unterschiede zwischen den Ergebnissen verschiedener Autoren sind groß, lediglich T e s a ř und K u t á č e k (409), und V a n č u r a (433), die mit derselben Weizensorte arbeiteten, fanden 76 % gemeinsame Aminosäuren, dagegen waren zwischen den Beobachtungen von R i v i è r e (306) und V a n č u r a nur 62,5 %, zwischen K a t z n e l s o n (145) und R i v i è r e oder K a t z n e l s o n und V a n č u r a nur 23—25 % gemeinsam. S c h e f f e r et al. (343) verglichen die Exsudate von 6 Sorten und 3 Wildarten von Weizen und erhielten sehr große Unterschiede. In den Tabellen 2 und 3 sind diese Ergebnisse auf die Zahl der Gesamtbeobachtungen (von insgesamt 9 Möglichkeiten) zusammengezogen. Im Gegensatz zu diesen großen Unterschieden zwischen verschiedenen Weizensorten stellte R o v i r a (330) tabellarisch für Weizen die gleichen Aminosäuren zusammen wie für *Trifolium subterraneum*. Neben den Sortenunterschieden spielt aber auch das Pflanzenalter eine große Rolle, ebenso wie die

Beleuchtung und Temperatur (326). Nach den Untersuchungen von Frenzel (79) an Sonnenblumen sind auch längs einer Wurzel Unterschiede im Aminosäurespektrum festzustellen.

Trotz der Bedeutung der Aminosäuren in den Wurzelausscheidungen betonen Paul und Schmidt (271), daß ein Großteil der freien Aminosäuren im Boden mikrobiellen Ursprungs ist. Durch Zusatz von Glucose und  $\text{KNO}_3$  läßt sich der Gehalt leicht steigern.

Tab. 3. Ausscheidung von Aminosäuren

Pflanze Autoren	Weizen		Gerste	Hafer			Weizen
	145	306 <sup>o)</sup> 409 433 <sup>o)</sup>	433 <sup>o)</sup>	145	266	323	343*)
Leucin/Isoleucin	+	— + 3/2	2/2	+	—	+	9 ×
Valin	—	5,2 + (3)	(3)	+	—	—	8 ×
$\gamma$ -Aminobuttersäure	—	5,9 + 3	0	+	—	—	4 ×
Glutamin	+	6,7 + 1	0	+	—	+	—
$\alpha$ -Alanin	+	5,8 + 2	3	+	+	+	9 ×
Asparagin	+	5,5 + 2	3	+	—	+	1 ×
Serin	—	3,5 + 3	2	+	—	+ +	—
Glutaminsäure	—	6,0 + 3	3	+	—	—	9 ×
Asparaginsäure	—	— + 3	3	+	+	+	5 ×
Cyst(e)in	—	— — 1	0	+	+	—	7 ×
Glycin	—	2,5 + 2	2	+	+	+	6 ×
Phenylalanin	—	— — 3	2	+	—	—	1 ×
Threonin	—	4,9 — 3	3	+	—	—	1 ×
Tyrosin	—	— + 2	3	+	—	—	—
Lysin	+	— — —	—	+	—	+	8 ×
Prolin	—	39,8 + 1	1	—	—	—	2 ×
Methionin	—	— + (3)	(3)	—	—	—	—
$\beta$ -Alanin	—	— — 1	0	—	—	—	—
Cysteinsäure	—	2,4 — 0	1	—	—	—	—
Hydroxy-pipecolin- säure	—	7,4 — —	—	—	—	—	—
Cystathionin	—	— — 2	0	—	—	—	—
$\alpha$ -Aminobuttersäure	—	— — —	—	—	—	—	4 ×
Arginin	—	— — —	—	—	—	—	5 ×
Histidin	—	— — —	—	—	—	—	1 ×

<sup>o)</sup> in % der gesamten Aminosäuren, <sup>o)</sup> Schätzwerte von 0–3, \*) Zahl der positiven Befunde bei 6 Weizensorten und 3 Wildarten.

Trypophan fehlt allgemein.

#### 4. Nukleotide

Rivière (306) fand Spuren, die jedoch für eine Bestimmung nicht ausreichen. Lundegårdh und Stenlid (211) fanden Adenin, das 8% des Exsudats ausmachte.

## 5. Phenolische Verbindungen

Dieselben Autoren (211) bestimmten 4 % des Exsudats als 3'-4'-dihydroxy-Flavanon, das unmittelbar hinter der Wurzelspitze von jungen wachsenden Wurzeln ausgeschieden wird und bei Erbsen fehlt. Vančura (433) wies in geringer Menge Vertreter der mono- oder meta-Hydroxyphenole, ferner Ferulasäure und o-Kumarinsäure nach.

## 6. Enzyme

Am bedeutendsten ist nach Krasil'nikov (182) die Anwesenheit von Amylase im Exsudat, gefolgt von Invertase (182 und 68) und Protease. Die Proteasen der Rhizosphäre sollen allerdings zum Großteil von Mikroorganismen stammen (Rempe und Kaltagova in 220). Phosphatase wird nur in sehr geringem Maße von Pflanzenwurzeln ausgeschieden (68 und 294), viel bedeutender ist ihre Bildung durch Mikroorganismen.

## 7. Wuchsstoffe

Allgemein wird das Fehlen von B-Vitaminen in den Weizenexsudaten festgestellt, dafür kommen aber  $\beta$ -Indolessigsäure und  $\beta$ -Indol-Carbonsäure vor (434).

## 8. Hemmstoffe

Virtanen et al. (440) konnten aus Weizen- und Maiswurzeln 6-Methoxy-Benzoxazolinon extrahieren, das gegen *Fusarium nivale* und andere Pilze wirksam ist. Spezifische Hemmstoffe sind im Weizenexsudat sonst nicht bekannt geworden, während bei Hafer Scopoletin und besonders ein Wurzelspitzen glykosid Hemmwirkungen bei Pilzen hervorrufen können (345). Einige Pauschalwirkungen der gesamten Ausscheidungen werden in manchen Fällen auf Hemmstoffe zurückgeführt: Wenn Weizenwurzeln in feuchter Luft wachsen, werden sie von Mikroorganismen kaum besiedelt (336). Krasil'nikov (176) stellte Hemmung von *Azotobacter* durch Wurzelexsudat fest; nach Daste (60) wurden auch zellulolytische Bakterien gehemmt; Rouatt und Katznelson (315) fanden Hemmwirkungen durch Haferwurzelextrakt an verschiedenen Boden- und Rhizosphärenbakterien. Hurlig (123) beobachtete Schädigungen verschiedener Unkräuter durch Wurzelablaufwasser, z. B. von *Sinapis alba* und *Cirsium arvense* durch Weizenwasser. Alle diese Erscheinungen können allerdings auch mit Rhizosphärenorganismen zusammenhängen, was besonders Rivière (306) für die Hemmwirkung auf zellulolytische Bakterien vermutet.

## 9. Azetaldehyd

Azetaldehyd wurde von Nance und Cunningham (243) bei steril kultivierten Wurzeln festgestellt, die mit Nitrat behandelt waren. Ebenso vermochten Indolessigsäure, Indolbuttersäure, Naphthensäure und 2-4-D die Ausscheidung von Azetaldehyd zu steigern.

## 10. Mineralsalze

Die Ausscheidung von Mineralsalzen ist erst seit der Verwendung radioaktiver Isotope einer genauen Analyse zugänglich. Obwohl auch früher schon viel darüber experimentiert wurde, seien hier nur die Versuche von Fedorovskii (77) genannt: Phosphat- und Calcium-Ionen, die durch die Wurzeln aufgenommen

worden waren, wurden bald wieder zu 4–25 % resp. 10–23 % im Exsudat nachgewiesen.

### 11. pH-Wirkungen

In einem sauren und in einem alkalischen Boden waren die pH-Werte rund um die Wurzel gegen den Neutralwert verschoben (411). Im neutralen Bereich fand dagegen Gerretsen (195) keine wesentlichen Unterschiede im pH-Wert zwischen Rhizosphäre und Kontrollboden.

### B. Unlösliche Substanzen

Bereits vom Zeitpunkt der Bestockung an sind absterbende Wurzelteile in ständig ansteigendem Verhältnis zur Wurzelmasse vorhanden (96, 190, 323, 368, 446). Wie auch andere Pflanzenrückstände, vor allem solche von der Vorfrucht, bedingen sie durch ihren Gehalt an Zellulose, Hemizellulose, Pektin und Lignin den Aufbau einer spezifischen Mikroflora (s. S. 26 f.).

### C. Verwertung der Exsudate durch Mikroorganismen

Obwohl die Komponenten der Wurzelexsudate grundsätzlich von sehr vielen Mikroorganismen verwertet werden können, sind doch unterschiedliche Wirkungen der vorliegenden Konzentrationen und Mischungsverhältnisse auf verschiedene Organismen festzustellen. Die Wurzelmikroflora stellt offensichtlich eine Selektion dar, die für den Exsudatabbau besonders befähigt ist. Eine Ausnahme bedeutet vielleicht nur die Tatsache, daß bei Bodenbakterien bessere Xyloseverwertung festgestellt wurde als bei Wurzelbakterien (431).

Verschiedene Substanzen werden verschieden leicht angegriffen. Bereits nach zwei Tagen sind Prolin, Tyrosin, Arginin, Glutamin, Asparagin und vor allem Glukose aus der untersuchten Lösung verschwunden. Bis zum Verschwinden aller zugefügten Aminosäuren aus einer Kulturlösung können jedoch 7 Tage vergehen (138, 147, Vágnerová in 220). Bei respirometrischer Bestimmung der Abbauintensität ergab sich folgende Reihung: Glukose > Alanin > Azetat > Succinat. Rhizosphärenisolate erwiesen sich den Kontrollbodenisolaten überlegen (135, 475).

Rovira (324) untersuchte das Gedeihen von Reinkulturen in Nährlösungen verschiedener Komplexität mit und ohne Zusatz von Wurzelexsudat. Sowohl Wurzel- wie Bodenisolate wurden durch Exsudat in hohen Konzentrationen stimuliert, wenngleich die Rhizosphärenisolate im allgemeinen üppiger gediehen. Dieser Effekt der Wurzelexsudate ließ sich am besten durch erhitzten Hefeextrakt imitieren.

Selektive Wirkungen von Wurzelexsudaten auf bestimmte Bakterienarten wurden mehrfach nachgewiesen (31, 185, 366). Die Beobachtungen von Smaliĭ (366), daß *Pseudomonas* spp. im Exsudat besonders gut und sporulierende Bakterien im allgemeinen schlecht gedeihen, entsprechen den später zu referierenden allgemein vorherrschenden Ansichten über die Rhizosphärenflora. Auch Kra-sil'nikov (185) beobachtete starke Stimulation von *Ps. fluorescens* und *Ps. denitrificans* im Exsudat. Maisexsudate stimulieren *Azotobacter chroococcum*, *Rhizobium leguminosarum*, *Bacillus megaterium*, *B. cereus* (224). Pántos (259)

untersuchte 8 verschiedene Rhizosphären-Arten, die im Exsudat alle gut gediehen. Nach Krasil'nikov (185) vermehrten sich *Mycobacterium album* und *Torulopsis sp.* gut, Knöllchenbakterien schlecht, viele sporulierenden Formen und *Saccharomyces cerevisiae* nicht im Weizenwurzelexsudat.

Für Pilze wurden unterschiedliche Fähigkeiten zur Exsudatverwertung beobachtet (50, dies. in 220). Wurzelpilze wie *Rhizopus*, *Mucor*, *Cylindrocarpon*, *Fusarium* zeigten im wurzelnahen Boden bessere Sporenkeimung als im wurzelfreien Boden. Dagegen fanden Tolle und Rippe-Baldes (416) bei den von ihnen untersuchten Arten allgemein gute Sporenkeimung in der Rhizosphäre. Jackson (126) stellte fest, daß die Wurzelexsudate die allgemein vorhandene Bodenfungistase zu kompensieren vermögen. Dieser Effekt ließ sich durch Zucker imitieren, nicht aber durch Aminosäuren. Die Fungistase gegenüber *Verticillium albo-atrum* wurde durch Tomatenexsudat wirksamer aufgehoben als durch Weizenexsudat (346). Vielleicht liegt in diesem Mechanismus ein Ansatzpunkt zum Verständnis der Wirtsbindung mancher pathogener Organismen.

## IV. Methodik der Rhizosphärenforschung

### A. Theoretische Voraussetzungen

Wenn von einem Rhizosphäreneffekt die Rede ist, so muß ein Vergleich zwischen durchwurzeltem und wurzelfreiem Boden durchgeführt werden. Der Rhizosphäreneffekt wird zweckmäßigerweise durch den Quotienten der Mikroorganismenzahlen ausgedrückt, für den sich seit Timonin (412) die Bezeichnung R/S („rhizosphere : soil“) am meisten eingebürgert hat. Wenn physiologische und morphologische Gruppen in Prozentwerten der gesamten Mikrobenpopulation ausgedrückt werden, so ist zumindest die zusätzliche Angabe des R/S-Wertes für die Gesamtflora und des Prozentwertes für den Kontrollboden erforderlich, damit man daraus das Verhältnis der absoluten Keimzahlen dieser Organismengruppen errechnen kann. Auch wenn der prozentuale Anteil einer Gruppe an der Wurzel niedriger ist als im Kontrollboden, so liegt trotzdem eine Zunahme des Keimgehaltes vor, solange das Verhältnis zwischen prozentualem Anteil im Boden und prozentualem Anteil an der Wurzel den R/S-Wert nicht überschreitet. Die Wiedergabe von absoluten Zahlen, bezogen auf Gewicht oder Volumen des Bodens, ist jedoch auch für einzelne Organismen bzw. -gruppen zu wünschen.

Die erfolgreichsten Arbeiten sind offensichtlich die, in denen eine gründliche Untersuchung der isolierten Organismen durchgeführt wird. Bei der Untersuchung von Bodenpilzen setzt sich das Postulat nach einer sauberen Artbestimmung immer mehr durch. Auch für Bodenbakterien steigen in den letzten Jahren die Hoffnungen, daß eine Artbestimmung oder zumindest eine saubere Einengung bestimmter Gruppen möglich ist. Durch solche minutiösen Grundlagenuntersuchungen lassen sich viel besser gesicherte ökologische Schlußfolgerungen erzielen.

Für den Vergleich von unbeeinflusstem Boden und Wurzelboden wurden sehr verschiedene Bereiche herangezogen, die einen Vergleich zwischen den Ergebnissen verschiedener Autoren außerordentlich erschweren: Kontrolle: Lange Brache im Feld; im Topf; Feldrand; Gebiet zwischen den Reihen. Bewurzelter Boden: Die gesamte Erde eines bewachsenen Topfes; die von den Wurzeln abgeschüttelte Erde; Waschwasser von Wurzeln; gewaschene Wurzeln; eingedrungene Organismen von oberflächlich sterilisierten oder fein zerkleinerten Wurzeln.

In der Kompilation muß man sich daher im allgemeinen darauf beschränken, die Tendenzen, die mit verschiedenen Verfahren festgestellt wurden, aufzuzeigen.

## B. Keimzählungen

### 1. Quantitative Isolierung:

Bei der Herstellung von Bodensuspensionen wird von einer bestimmten Bodenmenge ausgegangen. Nach der mikrobiologischen Bearbeitung kann die suspendierte Bodenmenge durch Eintrocknen der Suspension bestimmt werden. Die im Rückstand bestimmbare Bodenmenge ist wegen teilweiser rascher Sedimentation der suspendierten Partikel im allgemeinen geringer als die ursprünglich eingewogene, und zwar in einem konstanten, von der jeweiligen Bodenart abhängigen Verhältnis. Herr et al. (118) bestimmten diesen Fehler im Vorversuch, um aus dem gewonnenen Diagramm die Bezugsbasis für die Keimzahlen korrigieren zu können.

Die größte Schwierigkeit liegt darin, daß an der Wurzeloberfläche in minimalen, kaum wägbaren Bodenmengen sehr große Mikroorganismenzahlen vorhanden sind. Es wurde deshalb verschiedentlich versucht, die Wurzeloberfläche oder das Wurzelgewicht (53, 140, 317) als Bezugsbasis zu nehmen. Man muß sich dabei allerdings stets bewußt bleiben, daß ein direkter Vergleich der erhaltenen Werte mit denen des Rhizosphärenbodens nicht durchführbar ist (53).

Sehr viel hängt davon ab, wie intensiv die Dispersion der anhaftenden Mikroorganismen von der Wurzeloberfläche durchgeführt wird. Mit keinem Waschverfahren lassen sich Wurzelfragmente völlig von Mikroben befreien, da diese häufig ins Innere eindringen oder in der oberflächlichen Schleimschicht verankert sind. Russische Autoren schlugen ein Schütteln mit Quarzsand oder ein Verreiben im Mörser vor (239, 258), während kanadische und tschechische Autoren (42, 317, 427) eine Wurzelsuspension mit dem Mixer herstellten und daraus Verdünnungsplatten gossen. Für Bodenpilze läßt sich dieses Verfahren auch anwenden, einfacher ist es jedoch, kurze Wurzelfragmente auf Agar auszulegen, womit auch leicht Reinkulturen erzielt werden.

Aus dieser Situation erklärt sich die große Vielfalt der verwendeten Methoden, die den Vergleich der Arbeiten verschiedener Autoren erschwert. Worauf es ankommt, ist die unter bestimmten Bedingungen beobachtete Tendenz im Verhalten der Mikroorganismen, und nicht so sehr die Absolutwerte. Außerdem wird das Verhältnis zwischen bestimmten Organismengruppen von der verwendeten Technik weniger beeinflusst.

### 2. „Most-probable-number“-Technik

Das Verdünnungsverfahren mit Flüssigkeitskulturen zur Bestimmung physiologischer Bakteriengruppen, die „most probable number“-Methode, läßt sich auf Bakteriengruppen im Wurzelbereich genauso anwenden wie auf Mikroorganismen im wurzelfreien Boden (306 u. a.). Bei einer Verdünnungsfolge in Zehnerpotenzen steht die Genauigkeit dieser Methode allerdings hinter der der Isolierungsverfahren zurück. Rivière (306) verlangt einen Unterschied von mindestens einer Zehnerpotenz zwischen Keimzahlen, die einen signifikanten Effekt zeigen sollen. Ein starker Rhizosphäreneffekt kann jedoch Unterschiede von zwei bis drei Zehnerpotenzen für manche physiologischen Gruppen bedeuten.



Die Bodenkrümeltechnik von Winogradsky, die noch von Daste (60) verwendet wurde, ist für quantitative bakteriologische Untersuchungen der Rhizosphäre wohl zu ungenau und wird im allgemeinen heute fallen gelassen.

Sowohl der Rhizosphäreneffekt wie die Wirkung bestimmter Mikroorganismen auf Wachstum und Ertrag von Weizen sind einer statistischen Analyse zugänglich. Die statistische Absicherung des Rhizosphäreneffekts wurde erstmals von Starkey (381) durchgeführt. Ein statistischer Test erscheint besonders bei geringen Zunahmen von großer Bedeutung, wie etwa in der Untersuchung von Sundararao und Venkataraman (407), die den Boden zwischen den Reihen mit der äußeren Rhizosphäre verglichen und dabei R/S-Werte von ca. 2 erhielten.

Als Test eignet sich bei einfacher Versuchsanstellung der t-Test (319), bei komplizierteren Anordnungen ist eine Varianzanalyse erforderlich, die eine Transformation der nicht normal verteilten Keimzahlen und Prozentwerte notwendig macht (arc-sin Wurzel %, 165, 455). Eine einfachere Absicherung läßt sich auch durch Festlegen bestimmter Grenzwerte durchführen. Rivière (306) forderte für negative Rhizosphärenwirkungen Quotienten von höchstens 0,33, für positive Effekte von mindestens 3,3.

### C. Direktbeobachtung

Die mikroskopische Untersuchung gewaschenen Wurzelmaterials ist vor allem in Mykorrhiza-Arbeiten von großer Bedeutung. Während meistens die übliche Dünnschnitttechnik verwendet wird, hat sich für die Durchmusterung eines großen Materials die Laugen-Mazerationstechnik von Shterenberg (354) sehr bewährt (1–3 Stunden Behandlung in 20–25 % KOH).

Die Interpretation direkter Beobachtungen ist außerordentlich schwierig. Gomyak (98) versuchte eine Zuordnung der beobachteten Myzelien zu bestimmten Pilzarten, indem er gewaschene Wurzeln vor der Untersuchung in einer feuchten Kammer inkubierte. Parkinson (268) beobachtete das Verhalten von Pilzen an der Grenzschicht zwischen sterilem und insterilem Boden am gefärbten Präparat.

Die Direktbeobachtung von Bakterien ist problematischer. Durch Fluoreszenzmikroskopie werden jedoch die Möglichkeiten erweitert. Trollenier (418) publizierte aufschlußreiche Bilder, die im Durchlicht an dünnen Schabepreparaten aufgenommen wurden; Zvyagintsev (481) arbeitete dagegen mit Auflicht. Damit lassen sich zwar Bakterienansammlungen gut sichtbar machen. Das Erkennen bestimmter Organismen ist aber meist unmöglich. Lediglich in Monobakterienkultur (419) läßt sich das Verhalten einzelner Arten im Wurzelbereich erkennen. Das Verfahren der Immunfluoreszenz, das für Rhizosphärenarbeiten noch nicht angewendet wurde, scheint hier aussichtsreich zu sein.

Die Rossi-Cholodny-Technik der eingegrabenen Objektträger läßt sich für Rhizosphärenuntersuchungen leicht adaptieren, indem man die Glasplatte in einem schiefen Winkel zum Wurzelwachstum anbringt, so daß die Wurzeln gezwungen werden, daran entlang zu wachsen (96, 383, 411).

Schmale durchsichtige Kammern zur Beobachtung des Wurzelwachstums wurden mehrfach verwendet und gehen im Prinzip im allgemeinen auf Linford (198) zurück (249). Čatská (42) untersuchte damit die Keimung von Pilzsporen an der Wurzeloberfläche.

Die mikroskopische Untersuchung von Bodensuspensionen und Bodendünnschliffen bietet begrenzte Möglichkeiten (420). J a g n o w (128) untersuchte einen dünnen Film einer Rhizosphärensuspension in Agar (nach J o n e s und M o l l i s o n) im Phasenkontrast und erhielt damit unwahrscheinlich hohe Organismenzahlen.

## D. Modellversuche

### 1. Flüssigkeitskultur

In Flüssigkeitskulturen ist das Verhalten einer Mikrobenpopulation an Wurzeloberflächen viel leichter direkt zu beobachten. R e m p e (299) konnte damit deutliche Analogien zu den Beobachtungen im Boden aufweisen: Zonenbildung um die Wurzeln mit starker Mikrobenanreicherung und zeitliche Unterschiede je nach Pflanzenalter. Solche Versuche sind allerdings mit großer Vorsicht zu bewerten und nie ohne Vergleiche mit Bodenversuchen zu akzeptieren. In Flüssigkeitskulturen herrschen ganz andere Diffusionsbedingungen für Wurzelausscheidungen und auch für die Ausscheidungen von Mikroorganismen, die sich dadurch gegenseitig viel intensiver beeinflussen können. Für manche phytopathologischen Zwecke erwiesen sich Kulturen mit Flüssigkeitswechsel als geeignet (248).

### 2. Künstliche Rhizosphären

Um das Verhalten bestimmter Arten oder auch der ganzen Mikroflora unter dem Einfluß von Wurzel- und Wurzelexsudaten zu studieren, gaben verschiedene Autoren die Wurzelexsudate, die sie in mühsamer Vorkultur gewonnen hatten, in verschiedener Dosis dem Boden bei und führten anschließend mikrobiologische Analysen durch. Nach den neuesten Untersuchungen (433) sind die Exsudate nun so gut bekannt, daß man auch die Substanzen synthetisch mischen kann, um sie im Perfusionsversuch für bodenphysiologische Untersuchungen zu verwenden (M a c u r a und V á g n e r o v á in 220).

D a s t e (60) konnte eine konzentrationsabhängige Exsudatwirkung auf den *Azotobacter*-Gehalt des Bodens feststellen, anfangs Steigerung, dann mit zunehmender Konzentration starke Abnahme. R i v i è r e (305, 306) mußte die Kulturlösung steriler Weizenpflanzen 40 mal konzentrieren, um deutliche Effekte auf die Bodenmikroflora zu erzielen, die denen der natürlichen Rhizosphäre entsprachen. Mit Erbsen gelang dies R o v i r a (324, 326) viel leichter. M a c u r a (in 220) konnte im Perfusionsversuch in der obersten Schicht der Bodensäule starke Mikrobenanreicherungen beobachten, analog denen der Rhizosphäre, die aber in tieferen Schichten rasch abnahmen.

Die Interpretation der Wirkungen in der künstlichen Rhizosphäre ist außerordentlich schwierig. Es handelt sich um die Einwirkung komplexer Substrate auf eine sehr mannigfaltige Mikroflora. Es wäre dringend erforderlich, in Modellversuchen diese Verhältnisse zu entwirren, wobei die Komponenten getrennt zu untersuchen wären. Es ist anzunehmen, daß schon verschiedene Konzentrationen einer einzigen Substanz im Boden ganz verschiedene Effekte auslösen können, weil dadurch die Ausscheidung einer Vielzahl mikrobieller Produkte bedingt wird, die ihrerseits Populationsveränderungen bewirken. Umgekehrt ist es lehrreich, das Verhalten einzelner oder weniger Mikroorganismenarten in Wurzelexsudaten zu untersuchen: C h a n und K a t z n e l s o n (44) konnten im Weizenexsudat eine Stimulation von *Arthrobacter citreus* und *Pseudomonas sp.* beobachten, bei Bakterienmischungen gewann jedoch *Pseudomonas* deutlich die Ober-

hand, genau so wie in der Rhizosphäre. Dagegen blieb *Agrobacterium radiobacter* beinahe unbeeinflusst, und *Azotobacter chroococcum* und *Bacillus cereus* erwiesen sich als schwache Partner im Konkurrenzstreit. Durch solche Analysen könnte man vielleicht einmal zu einem Verständnis der Faktoren gelangen, die dafür verantwortlich sind, daß sich manche Organismen leicht an Weizenwurzeln ansiedeln, während es andere nicht können. Wie R o v i r a und B r i s b a n e (331) zeigten, ist diese Fähigkeit zur Wurzelbesiedelung so konstant und auf gut umgrenzte Organismengruppen beschränkt, daß sie sich als taxonomisches Kriterium gebrauchen läßt.

## V. Kolonisation der Wurzeln

### A. Gruppierung der Mikroben

#### a) längs der Wurzel:

Bereits drei Tage nach der Keimung vermag die junge Weizenpflanze durch Wurzel- und vielleicht auch Samen-Ausscheidungen eine Anreicherung von typischen Rhizosphärenorganismen an ihren Wurzeln zu verursachen (314, 322). Die Wurzelausscheidung ist in der Zone der Wurzelhaare am intensivsten. In dieser Zone erfolgt auch die stärkste Kolonisation, während die Wurzelspitze selbst keimfrei bleibt (37, 46, 198, 322).

#### b) quer zur Wurzel:

Der Begriff Rhizosphäre wird allgemein als der Bereich des Einflusses der Wurzelwirkungen definiert. Für verschiedene Pflanzen ist die Reichweite offensichtlich verschieden. Man kann das Gebiet genauer abgrenzen und gliedern in Wurzeloberfläche, [„Rhizoplane“ nach C l a r k (50)], „*kornevaya zona*“ der russischen Literatur; die engere Rhizosphäre, d. h. den Bodenanteil, der sich nur durch Waschen von den bereits abgeschüttelten Wurzeln entfernen läßt („*prikornevaya zona*“); und die weitere Rhizosphäre, d. h. den Bodenanteil, der sich von den Wurzeln abschütteln läßt („*rizosfernaya zona*“). Alle diese Bereiche werden nach H a r l e y (112) als Wurzelregion („*root region*“) zusammengefaßt.

Der terminologischen Diskussion müßten Untersuchungen über die Reichweite der wurzelbedingten Einflüsse auf die Zahl der Mikroorganismen vorausgehen. Die gründlichsten diesbezüglichen Experimente von R i v i è r e (306) zeigten, daß nur in der engeren Rhizosphäre zu allen Zeiten der Pflanzenentwicklung ein sehr starker quantitativer Effekt festzustellen ist, während er sich in der weiteren Rhizosphäre nur zur Zeit maximaler Wurzelausscheidung, bei der Bestockung, bemerkbar macht.

Wegen der außerordentlich dichten Durchwurzelung betrachtet W o l d e n d o r p (472) den Boden von Dauergrünland als eine einzige Rhizosphäre. Für Weizen kann nach den obigen Darstellungen angenommen werden, daß die Ackerkrume wenigstens in fortgeschrittenen Vegetationsstadien im wesentlichen einer einzigen weiteren Rhizosphäre entspricht.

Aus allen Untersuchungen geht eindeutig hervor, daß die Mikrobenkeimzahlen in Richtung auf die Wurzel stark ansteigen. Der Artenbestand im Wurzelbereich erweist sich im wesentlichen als eine Selektion aus den im Boden vorhandenen Arten, der Artenreichtum nimmt daher gegen die Wurzel hin ab. Nach ihrem Verhalten lassen sich folgende Organismengruppen gegeneinander abgrenzen:

- a) typische Wurzelmikroorganismen: Stetige Zunahme bis zur Wurzeloberfläche.
- b) typische Rhizosphären- und Bodenarten: Zunahme in der äußeren Rhizosphäre, dann Abnahme (bis zum völligen Verschwinden an der Wurzeloberfläche) infolge Verdrängung durch die angereicherten Wurzelorganismen.
- c) Bodenorganismen, die auch in der äußeren Rhizosphäre kaum stimuliert werden und deshalb im Wurzelbereich gegenüber den geförderten Arten relativ ganz zurücktreten.

Wenn sich die Ergebnisse verschiedener Autoren auch schwer miteinander vergleichen lassen, so kann man doch mit Hilfe dieses gedanklichen Modells die meisten untersuchten Mikroorganismen einer dieser Gruppen zuordnen. Gruppe c) wird in der hier behandelten Literatur kaum berücksichtigt.

#### e) Einflüsse des Pflanzenalters :

Eine gewisse Anreicherung von Mikroorganismen findet sich bereits rund um den keimenden Samen im Boden. *Stille* (392) stellte gefördertes Wachstum von *Aspergillus niger* unter quellenden Weizensamen fest. *Müller* (240) wies die Ausscheidung von 8 Aminosäuren aus keimenden Samen chromatographisch nach; etliche Organismen wurden dadurch im Wachstum stimuliert. *Slykhuis* (362) prägte für diesen Bereich den Begriff der Spermatoosphäre. Es gibt aber wenig Gründe, eine grundsätzliche Verschiedenheit von der Rhizosphäre anzunehmen.

In den ersten Wochen des Wachstums wird im allgemeinen ein stetiger Anstieg des Mikrobengehalts an den Wurzeln beobachtet (42, 428 u. a.), der bei Winterweizen ein Maximum während des Schossens und Ährenschiebens (73, 74, 258, 337, 368, 446) und bei Sommerweizen zur Zeit der Bestockung erreicht (78, 105, 306, 368). *Rivière* (306) konnte für die Sorte Fylgia das Maximum noch genauer mit dem Ende der Bestockung lokalisieren. *Starky* (379, 380) beobachtete bei Hafer nach 86 Tagen ein Maximum der Mikrobenzahl und -aktivität, gefolgt von einer starken Abnahme. Unter den etwas divergierenden Angaben verschiedener Autoren läßt sich bei Berücksichtigung des Wachstumsstadiums eher Klarheit schaffen als bei Bezug auf den Kalendermonat oder das absolute Pflanzenalter.

Im Zusammenhang mit den Schwankungen der Rhizosphärenwirkung, die offenbar durch unterschiedlich starke Wurzelausscheidungen verursacht werden, stehen Variationen der Reichweite der Rhizosphäre. Während *Rivière* (306) die größte Reichweite quantitativer Effekte zur Zeit der Bestockung beobachtete, stellte *Gyllenberg* (111) bei Hafer im Laufe der ganzen Vegetationsperiode eine fortschreitende mikrobiologische Angleichung des umgebenden Bodens an die Rhizosphäre fest. *Rivière* arbeitete mit der besonders reich bestockten und bewurzelten und stark exsudierenden Sorte Fylgia, die daher allgemein stärkere Effekte zeigt als manche andere.

Das Entwicklungsmaximum zur Zeit der Bestockung gilt nicht für alle Rhizosphärenorganismen in gleicher Weise. Nach *Gräf* (103) zeigte *Radio-bacter* ein Maximum zwei Monate nach den übrigen Mikroorganismen. Bei der Reife erreichten auch Denitrifikanten, *Clostridium pasteurianum* und andere sporulierenden Arten ihr Maximum (446).

Die Anreicherung abgestorbenen Wurzelmaterials mit zunehmendem Pflanzenalter bedingt vor allem einen Anstieg der zellulolytischen Mikroflora. Tote Wurzeln werden von anderen Arten besiedelt als lebende (270). Unter den Bodenpilzen steigt mit der Zeit die Artenzahl an, vor allem zugunsten zellulolytischer Formen (42, 46). Diese Saprophytenflora entwickelt sich allerdings nicht so drastisch wie die auf lösliche Nährstoffe spezialisierte. Werden Pflanzen künstlich frühzeitig abgetötet, so sind die stimulierenden Wirkungen durch die absterbenden Wurzeln geringer als durch lebende Wurzeln (320).

#### B. Herkunft der erstbesiedelnden Organismen

Viele Untersuchungen sind der Frage gewidmet, ob junge Wurzeln zuerst von samenbürtigen Organismen oder direkt vom Boden her besiedelt werden. Die Entscheidung ist schwierig, wenn entweder dieselben oder ähnliche Organismen an beiden Stellen vorkommen. Die Bakterien der Samenoberfläche werden als vorwiegend gram-negative Stäbchen (und Kokken) charakterisiert, die aminosäurebedürftig sind (258, 427, 428). Das gilt im wesentlichen auch für die Rhizosphärenorganismen. Im Boden sind aminosäurebedürftige Organismen weniger reich vertreten, ebenso wie die ganz anspruchslosen Arten, die mit mineralischen Stickstoffquellen gedeihen können. Wuchsstoffbedürftige Organismen des Bodens werden hingegen erst bei älteren Pflanzen auch in der Rhizosphäre stärker angereichert. Aus diesen Beobachtungen könnte nun geschlossen werden, daß zumindest in den ersten Tagen des Wachstums die Samenmikroflora eine beträchtliche Rolle bei der Wurzelkolonisation spielt (216, 288, 408). Zum selben Schluß kommt P á n t o s (258) durch eine genauere Analyse des Artenspektrums. Dagegen betont R o u a t t (314) die Rolle der Bodenorganismen schon bei der Erstbesiedelung, da bereits zu Beginn Methylenblau-reduzenten, Ammonifikanten, Denitrifikanten, Gelatine-verflüssigende Organismen und Amylolyten an der Wurzel angereichert sind. Durch diese Beobachtungen ist der Entwicklungszyklus für die samenbürtigen Organismen noch nicht abgeklärt. Es könnte angenommen werden, daß die Besiedlung der Samen auch kontinuierlich von den Wurzeln her über die ganze Pflanze oder direkt vom Boden erfolgt, wodurch sich der Kreis schließt.

K h u d y a k o v und V o z n y a k o v s k a y a (164) fanden bei Weizen über 55 % der Bakterienarten sowohl an Wurzeln wie an oberirdischen Pflanzenteilen.

Die Analyse der Pilzbesiedlung junger Wurzeln gelingt eher. Als typische Arten der Samenoberfläche gelten *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus*, *Alternaria*, *Cladosporium* (42, 129), die in der Rhizosphäre offensichtlich keine große Rolle spielen. Bei solchen Analysen ist offenbar übersehen worden, daß die in der Rhizosphäre sehr wichtige Gattung *Fusarium* auch an Samen oft sehr reich vertreten ist und besonders in tiefere Schichten des Samens einzudringen vermag (129). P e t e r s o n (276) kam durch eine Analyse der Pilzflora zum Schluß, daß schon junge Weizenwurzeln vor allem von Bodenformen besiedelt werden. P a r k i n s o n (268) widmete der Kolonisation durch *Fusarium* eine ausführliche Diskussion und stellte fest, daß auch im Bereich der Wurzeln selbst eine ständige Neukolonisation vom Boden her erfolgen muß, da nur eine sehr geringe Ausbreitung des Myzels längs der Wurzeln auftritt.

Diese Fragestellung ist von phytopathologischem Interesse. C s u t i et al. (58) zeigten, daß *Alternaria tenuissima* und *Epicoccum nigrum* von der Samenoberfläche nur

in geringem Maße an die Wurzeln vordringen und sich im allgemeinen höchstens zwei Wochen behaupten können. *Helminthosporium sativum* hielt sich noch schlechter. Trotzdem messen Macháček et al. (214) der Sauberkeit des Saatguts eine große Bedeutung bei, weil damit die Wurzelfäule durch *Fusarium culmorum* und *Helminthosporium sativum* viel wirksamer zu unterdrücken ist als durch Saatgutbeizung mit Quecksilberpräparaten.

### C. Einflüsse von Außenfaktoren

Während viele der beobachteten Rhizosphärenwirkungen mehr oder weniger bodenunabhängig sein sollen, hebt Voynova (444) die Bedeutung verschiedener äußerer Faktoren hervor: Die „Weizenrhizosphäre schlechthin“ gibt es gar nicht!

#### a) Faktoren des Bodens

Für die Zusammensetzung der spezifischen Rhizosphärenflora sind die Wirkungen der Pflanze viel maßgebender als die des Bodens (258, 261). Nicht einmal vorherige Bodensterilisation verursachte wesentliche Reduktionen der Rhizosphärenflora bei Tomaten (142). Allgemein soll ein fruchtbarer Boden mehr Mikroben enthalten als ein unfruchtbarer. Wenn in beiden etwa gleiche Zahlen für die Rhizosphärenbakterien ermittelt werden, so erscheint im unfruchtbaren ein stärkerer Rhizosphäreneffekt.

Adati (2) reihte die Rhizosphäreneffekte für verschiedene Böden folgendermaßen: Lehm > Sand > Ton > Humus. In einem Sandboden zeigte sich ein größerer Effekt als in einem sandigen Lehm, der viel organische Substanz enthielt (398). In einem tonigen Mergel war der Effekt stärker als in einer tonig-kalkigen Rendsina (306). Mit der Bodentiefe nimmt der R/S-Wert stark zu, da bei mehr oder weniger gleichbleibender Rhizosphärenflora die Zahlen der Bodenorganismen abnehmen (185).

Für die wichtigsten Bakterienarten der Rhizosphäre konnte Pántos (261) keine bodenbedingten Unterschiede feststellen. Dagegen sind Bodenfaktoren für *Azotobacter* von ausschlaggebender Bedeutung (s. S. 41). Auch für Pilze scheinen sie eine beachtliche Rolle zu spielen (s. S. 32 f.).

Der pH-Wert des Bodens hat nach Welte und Trollenier (461) großen Einfluß: Der Pilzgehalt war in der Weizenrhizosphäre bei pH 4,5 größer als bei pH 7,7, umgekehrt der Bakteriengehalt bei pH 4,5 wesentlich kleiner.

#### b) Licht

Nach Verminderung der Beleuchtung von ca. 10 000 auf ca. 3000 lx wurden Reduktionen und Veränderungen in der Zusammensetzung der Wurzelausscheidungen und dementsprechende Reduktionen des Rhizosphäreneffekts festgestellt (134, 277, 316, 318). Weizenpflanzen, die in künstlichem Kurztag gehalten wurden, zeigten gewisse Abweichungen in den Rhizosphärenkeimzahlen gegenüber normal beleuchteten Pflanzen (105), besonders denitrifizierende Bakterien waren reduziert.

#### c) Temperatur

In Gewächshausversuchen bei 15, 20 und 33° C (321) nahmen die Bakterienzahlen an Weizenwurzeln mit steigender Temperatur ab, im Kontrollboden und

an Sojabohnenwurzeln nahmen sie zu. Dieser Effekt wurde durch die entsprechende Beeinflussung der Exsudation erklärt. Ebenso verhielten sich die wichtigsten physiologischen Bakteriengruppen, sowie gram-positive und pleomorphe Bakterien, gram-negative Stäbchen hingegen umgekehrt. *Pseudomonas* erreichte ein Maximum bei niedrigen Temperaturen, *Achromobacter* und *Arthrobacter* bei mittleren Temperaturen, *Flavobacterium* verhielt sich indifferent. *Fusarium* und *Cylindrocarpum* gediehen am besten bei niedrigeren Temperaturen, dunkle sterile Mycelien erreichten bei Weizen ihr Maximum bei höheren, hyaline sterile Mycelien dagegen bei niedrigen Temperaturen. Eine verfeinerte Untersuchung über den Einfluß von Temperaturen in Zwischenbereichen und vor allem über die Wirkung noch niedrigerer Temperaturen steht noch aus.

#### d) Bodenfeuchtigkeit

Im allgemeinen hat die Bodenfeuchtigkeit einen viel größeren Einfluß auf Bodenmikroorganismen als die Temperatur. Das gilt besonders für den Bereich der Rhizosphäre. Einerseits werden Bewurzelungsdichte und -tiefe durch erhöhte Feuchtigkeit begünstigt. Das Feuchtigkeitsminimum für das Wachstum von Sommerweizen beträgt 16 % relative Wasserkapazität (106). Andererseits werden in trockenerem Boden mehr Wurzelhaare gebildet und die löslichen Nährstoffe des Bodens sind stärker konzentriert.

Deshalb werden ganz allgemein im Falle der Rhizosphäre für trockene Verhältnisse höhere Keimzahlen angegeben (50, 52, 190), während sonst in mikrobiologischen Bodenanalysen das Verhältnis umgekehrt ist.

In der Rhizosphäre hydrophytischer Sorten wurden mehr Bakterien, bei xerophytischen und Sommersorten mehr Actinomyceten festgestellt (6).

Im einzelnen wurden unter trockenen Bedingungen mehr *Pseudomonas* (279), ammonifizierende und zellulolytische Bakterien festgestellt (190), bei höherer Feuchtigkeit mehr *Arthrobacter*, *Cytophaga* und *Bacillus* (279). Unter den Pilzen fehlten *Mortierella*, *Rhizopus*, *Chaetomium*, *Curvularia*, *Helminthosporium* bei zu hoher Feuchtigkeit. *Fusarium* und *Phoma* waren reduziert (279). *Aspergillus nidulans* und *Penicillium spp.* wurden bei Trockenheit häufiger isoliert (6); in feuchten Böden gediehen dagegen mehr dunkle sterile Mycelien und *Rhizoctonia* (6, 279).

## VI. Einfluß des Weizens auf die Mikrobenpopulation in der Wurzelregion

### A. Bakterien

#### 1. Gruppierung nach Morphologie und Systematik

Allgemein hat sich die Feststellung bestätigt, daß gram-negative bewegliche Kurz- oder Langstäbchen in der Rhizosphäre stark vorherrschen (50, 96, 165, 200, 427, 428, 429 u. a.), während im Kontrollboden gram-variable und gram-positive, z. T. auch kokkoide Formen häufiger sind. Die gram-negativen Stäbchen der Rhizosphäre sind häufig fluoreszierend, manchmal farbstofftolerant (50, 140). Reduzierte Beleuchtung der Weizenpflanze steigert den Anteil gram-positiver Formen, d. h. sie reduziert den Rhizosphäreneffekt (134).

Die systematische Charakterisierung der isolierten Bakterien bereitet große Schwierigkeiten. Unter der Vielfalt der in der Literatur verwendeten Namen ist es nicht leicht, Klarheit zu finden. Vor allem beruht das auf der Verwendung teilweise nicht vergleichbarer Merkmale für die Aufschlüsselung in Bergey's

Manual (30) und S k e r m a n's Schlüssel (361) einerseits und bei K r a s i l' n i k o v (184) andererseits. Manche Autoren stellten Bestimmungsergebnisse mit den beiden Methoden einander gegenüber (154, 261, ders. in 220, 357) und zeigten, daß nach K r a s i l' n i k o v mehr Isolate mit einem Artnamen belegt werden konnten. Bei allen Formen gelang es aber nie. Es konnte deshalb auch in der folgenden Zusammenstellung der wichtigsten Arten keine völlige Vereinheitlichung der Nomenklatur durchgeführt werden.

P á n t o s (264 und in 220) stellte mit serologischen Methoden spezifische und unspezifische Formen von *Pseudomonas* bei Weizen und Mais fest.

Besondere Mühe um die korrekte Erfassung und Gruppierung von Rhizosphärenbakterien gaben sich B r i s b a n e und R o v i r a (31, 331), die verschiedene Aufschlüsselungssysteme und eigene Untersuchungen mit Hilfe numerischer Kalkulationen der Ähnlichkeitskoeffizienten („Affinity index“) verglichen. Die Verwendung von Lochkarten oder Computern hat den Vorteil, daß sie eine gründlichere Erfassung und Verwertung einer großen Zahl (mindestens 40) von untersuchten Merkmalen gestattet. So ein großer Aufwand ist erforderlich, solange eine objektive Wertung einzelner Merkmale kaum möglich ist. Von diesen Untersuchungen ist vor allem zu erhoffen, daß sich damit die Kennzeichen herauschälen, die tatsächlich taxonomischen Wert besitzen und die später vielleicht einmal einfachere Untersuchungen und Bestimmungsmethoden gestatten werden (331).

#### Die wichtigsten Bakteriengattungen der Weizenrhizosphäre Gram-negativ

*Pseudomonas*: Allgemein stark stimuliert im Wurzelbereich (164, 308, 317, 421, P\*) etc.) In der Rhizosphäre ist der relative Anteil 2—3 mal höher als im Boden. *Ps. aurantiaca* (448), *Ps. chlorophaena* (390), *Ps. chrysea*, nur bei Weizen, selten isoliert (P.), *Ps. dacunhae*, auch bei Mais isoliert (P.), *Ps. denitrificans* (70, 176), *Ps. desmolytica*, nur bei Weizen (P.) oder auch bei Mais (164, 448), *Ps. fluorescens*, die am häufigsten zitierte Art, kommt in der Rhizosphäre der verschiedensten Pflanzen vor (70, 78, 164, 176, 448, P.), *Ps. herbicola* und *Ps. liquida* (164), *Ps. nonliquefaciens* (164, 448), *Ps. pictorum*, nur bei Weizen (P.), *Ps. putida* (164), *Ps. putrefaciens* spezifisch bei Weizen (154), *Ps. rathonis*, nur bei Weizen (P.), *Ps. rubricum*, vor allem eine Samenart (P.), *Ps. sinuosa*, nur von Wurzeln (164), seltener auch von Samen isoliert (P.).

*Xanthomonas*: Die Gattung ist allgemein häufig in der Rhizosphäre (308). Artbestimmungen wurden kaum durchgeführt. *X. vesicatoria*, pathogen an Tomaten, vermag sich auch an Weizenwurzeln zu vermehren und dort zu überwintern (63).

*Mycoplana*: Besonders *M. dimorpha* erscheint zahlreich in der Weizenrhizosphäre (428, dies. in 220).

*Rhizobium*: *Rh. leguminosarum*, *Rh. meliloti*, *Rh. trifolii* wurden an Weizenwurzeln gefunden. Ein Maximum des Auftretens wurde im August beobachtet (185). Obwohl sich diese Leguminosensymbionten an Weizenwurzeln entwickeln können (173), wurde doch bei mehrjährigem Weizenbau eine starke Abnahme im Boden festgestellt (180). In einem Weizenfeld war 50 mal weniger *Rh. meliloti* enthalten als in Luzerneboden (109).

*Agrobacterium (Pseudomonas) radiobacter*: Vermehrtes Auftreten an Wurzeln, z. T. spezifisch bei Weizen, wurde mehrfach festgestellt (70, 78, 133, 140, 154, 164, 381, 422, P.). Die Art tritt von der Zeit der Bestockung bis zur Reife auf (P.). C h e r n i k

\* P. steht für die Arbeiten von P á n t o s : 72, 258, 259, 261, 262, 263, 264 und in 220.



(45) unterschied in der Rhizosphäre von Lein und Weizen 4 Typen, von denen Typ I besonders bei Weizen auftrat.

*Chromobacterium*: *Ch. rheni*, *Ch. sulfureum*, *Ch. violaceum*, *Ch. denitrificans*, *Ch. chlorinum* (164, 448).

*Alcaligenes* und *Erwinia*, ohne Artbestimmung (308).

*Achromobacter*: (308, P.). *A. geminum* und *A. (Arthrobacter) globiformis* wurden auch von Samen isoliert (P.).

*Flavobacterium* gilt als sehr häufig in der Rhizosphäre (308, 428). *F. solare* trat von der Bestockung bis zur Reife auf, ferner *F. aurantiacum* (422, P.). *F. aquatile* erwies sich in der künstlichen Rhizosphäre als aktiver Exsudatverwerter (V á g n e r ó v á in 220).

*Proteus vulgaris* (164, 223).

*Micrococcus* wurde teils sehr häufig (422, 428), teils seltener isoliert (308).

*Bacterium*: *B. candidans* (P.), *B. agile* (P., 164), *B. aceris* (448), *B. album* (164), *B. nitrificans* (164), *B. nitrovorum*, fast ausschließlich bei Weizen isoliert (P.), *B. (Achromobacter) parvulum* (P.), *B. remigerum* (164). Die beiden erstgenannten Arten erscheinen bei Bergey (30) unter *Micrococcus*.

*Pseudobacterium rubricum*, eine Samenart (P.).

*Azotomonas insolita* (164, 448).

#### Gram-positiv oder -variabel

*Sarcina*, relativ selten (308). *S. lutea* und *S. radiata* (164).

*Microbacterium flavum*, spezifisch bei Weizen (155).

*Arthrobacter*, eine der wichtigsten Gattungen der Bodenbakterien, erscheint in der Rhizosphäre relativ reduziert (317, 428). *A. citreus* (70). Die Artbestimmung bereitet noch große Schwierigkeiten. Manche Arten erscheinen nach der russischen Systematik unter *Mycobacterium*.

*Mycobacterium* gilt nach manchen Autoren als besonders häufig in der Rhizosphäre (164, 185, 428) und soll nach *Pseudomonas* sogar an zweiter Stelle der Häufigkeit stehen. Nach R o u a t t et al. (317) war die Keimzahl an der Wurzeloberfläche reduziert. *M. phlei* wurde häufig isoliert (70, 164). An Weizenwurzeln und oberirdischen Teilen bestimmte man ferner *M. flavum*, *M. globiforme*, *M. lacticola*\*) , *M. brevicola*, *M. citreum*, *M. filamentosum*, *M. oligonitrophilum*\*) und *M. mucosum*; nur an den Wurzeln *M. album*, *M. luteum*\*) und *M. nigrum* (164, 448). Gewisse Diskrepanzen in den Beobachtungen über die relative Häufigkeit der Mycobacterien liegen in der Schwierigkeit der Beobachtung von verzweigten Formen begründet (329).

*Mycococcus* tritt in der Rhizosphäre auf, verschwindet aber an der Wurzeloberfläche (317). *M. luteus* (164).

*Azotobacter* s. Seite 41 ff.

#### Sporulierende Bakterien

*Bacillus*-Arten wurden von den Wurzeln allgemein seltener isoliert als aus Kontrollboden (308, 310). Wegen der relativ einfachen Isolierung wurden die Arten jedoch häufig bestimmt und in einigen Untersuchungen gesondert behandelt (20, 426). Ein relativer Anstieg von *Bacillus* gegen Ende der Vegetationsperiode wurde beobachtet (190). Eine Ausnahme bildet die Beobachtung von M i c e v (225), daß *B. mycoides* und *B. megaterium* in Mazedonien in der Weizenrhizosphäre häufiger auftraten. V á g n e r (426) unterschied 30 *Bacillus*-Typen, die sie 3 Arten: *B. subtilis*, *B. megaterium* und *B. polymyxa*

\*)Während die meisten Arten auch in der Rhizosphäre anderer Kulturpflanzen auftraten, erschienen die markierten Arten nur bei Weizen (448).

zuordnete, während Bernhard (20) neben dem dominierenden *B. megaterium* auch *B. glutinosus*, *B. circulans*, *B. mycoides* und *B. adhaerens* feststellte. Als typische Bodenarten, die in der Rhizosphäre relativ reduziert sind, werden *B. cereus*, *B. firmus*, *B. licheniformis*, *B. megaterium*, und *B. subtilis* bezeichnet (427), während *B. brevis*, *B. circulans*, *B. glutinosus*, *B. laterosporus*, *B. polymyxa* (426), *B. pumilus*, *B. sphaericus*, seltener *B. mycoides* (427, 428), ferner auch *B. mesentericus*, *B. flavidus* (*Corynebacterium striatum*) und *B. serositidus* (164) auch in der Rhizosphäre deutlich vertreten waren.

*Clostridium*-Arten wurden mit Ausnahme von *Cl. pasteurianum* (s. Seite 43) sehr selten untersucht, wurden aber auch in der Rhizosphäre angereichert gefunden (133).

### Zellulolytische Bakterien

An Weizenwurzeln wurde schon 1930 *Spirochaeta cytophaga* festgestellt (421), in einer genaueren Untersuchung wurden *Cytophaga rubra* und *Cellvibrio ochracea* (306) bestimmt. Mit einer eigenen Nährlösung isolierte Bernhard (21) auch sporulierende Formen.

Aus dieser sehr heterogenen Artenliste lassen sich somit folgende häufigen Arten mit einiger Sicherheit als charakteristische Wurzelbewohner von Weizen, oder wahrscheinlich allgemein von Getreide, ansprechen: *Pseudomonas fluorescens*, *desmolytica*, *sinuosa* und andere Arten, *Agrobacterium radiobacter*, *Flavobacterium solare*, *Bacterium candicans*, *B. agile* u. a., *Mycobacterium phlei* u. a. Daneben kommen aber auch weniger häufige Arten als spezifische Besiedler der Weizenrhizosphäre in Frage.

### 2. Gruppierung nach Leistungen

Glukoseverwertung unter Säure- oder Gasbildung, Gelatineverflüssigung, Milchpeptonisierung, Methylenblaureduktion und andere Merkmale wurden verschiedentlich zur Charakterisierung von Rhizosphärenbakterien verwendet. Die Anteile der betreffenden Bakteriengruppen sind in der Rhizosphäre im allgemeinen erhöht.

Von größerer ökologischer Bedeutung sind Abbauleistungen an festen pflanzlichen Rückständen.

1. **Stärkeabbau** wird durch Wurzelenzyme und Mikroorganismen rasch durchgeführt. Ein positiver Rhizosphäreneffekt wurde besonders zur Zeit der Bestockung festgestellt (306), er hielt aber über die Zeit der Ährenbildung bis zur Reife an. Andere Autoren fanden nur eine schwache Anreicherung von Amylolyten bei Weizen (428), keinen Effekt bei Gerste und relative Reduktion bei Hafer (165). Bei Mais waren 27 % der isolierten Bakterien aktive Stärkeabbauer (448).

2. **Pektinabbau** wurde selten untersucht. Balicka (11) fand bei Roggen eine mäßige Anreicherung von Pektinolyten, bei Leguminosen eine viel stärkere.

3. **Hemizelluloseabbauende Organismen** erfahren auch eine gewisse Anreicherung in der Rhizosphäre, besonders bei jungen Pflanzen (11) im Gegensatz zu zellulolytischen Bakterien.

4. **Zelluloseabbau**: Im allgemeinen scheint der Gehalt an zellulolytischen Bakterien in der Rhizosphäre gegenüber dem Kontrollboden reduziert (60, 304, 306, 425). Diese Depression erreicht ihren Höhepunkt zur Zeit der Be-

stockung. Anschließend wird mit zunehmendem Alter der Weizenpflanze allgemein eine Anreicherung beobachtet infolge des fortschreitenden Absterbens von Wurzelteilen (146, 190, 191, 308, 446). Aerobe und anaerobe Formen werden vermehrt gefunden. Man kann diesen Effekt künstlich hervorrufen, indem man die oberirdischen Pflanzenteile abschneidet. — K a t z n e l s o n (135, 146) fand für aerobe ( $R/S = 6$ ) und für anaerobe Zellulolyten ( $R/S = 4$ ) positive Effekte, wovon sich die ersten auch statistisch absichern ließen (319). Noch stärkere Zunahmen an Weizenwurzeln beobachteten S t r z e l c z y k (192) mit  $R/S$ -Werten von 1–60 und B e r n h a r d (21).

5. P h e n o l i s c h e S u b s t a n z e n in Pflanzenrückständen: Zum Abbau von Benzoesäure und mehr noch von p-Hydroxy-Benzoesäure waren 10–40 % der isolierten Stämme befähigt, etwas weniger aus der Weizenrhizosphäre als aus dem Kontrollboden (450), bei Sommergerste mehr als bei Winterweizen. Kumarin, das in der Weizenpflanze nicht vorkommt, wohl aber in manchen anderen Gramineen, wird von Organismen des Weizenbodens kaum abgebaut, wohl aber in Wiesenboden (313).

6. L i g n i n des Weizenstrohs widersteht der Zersetzung am längsten und soll nur durch Pilze angegriffen werden. Man weiß jedoch kaum, welche Arten im Ackerboden dafür verantwortlich sind.

7. H u m i n s ä u r e - A b b a u wurde für die Rhizosphärenart *Flavobacterium solare* beobachtet (259, 261). Bei 37 anderen Rhizosphärenorganismen wurde kein Humatabbau festgestellt (448).

8. C h i t i n a b b a u wird durch wenige Bakterienarten und mehr Actinomyceten und Pilze durchgeführt. Chitinaseproduktion ist ein wesentliches Merkmal mycolytischer Organismen, die zur Zersetzung toter Mycelreste und auch zum Angriff lebender Hyphen und Dauerzellen von Pilzen befähigt sind. Es handelt sich vor allem um Vertreter der Gattungen *Pseudomonas* und *Achromobacter* (163, 254) sowie *Bacillus* und vielleicht auch Actinomyceten (235). Ihr relativer Anteil steigt nach dem Absterben der Pflanzen an.

Diese Beobachtungen kann man zusammenfassen mit der Feststellung, daß in der Rhizosphäre eine Selektion raschwüchsiger, beweglicher, und besonders stoffwechsel-aktiver Mikroorganismen erfolgt (143). Die rasche Zersetzung von Exsudaten lebender Wurzeln und der langsamere Abbau toter Pflanzenrückstände sind völlig verschiedene Vorgänge, an denen verschiedene Organismen beteiligt sind. In dem fein verzweigten Wurzelsystem von Gramineen sind lebende und abgestorbene Teile eng miteinander verflochten, so daß eine Beschleunigung des Abbaus durch Wurzelexsudate angenommen werden kann.

### 3. G r u p p i e r u n g n a c h E r n ä h r u n g s a n s p r ü c h e n — „nutritional grouping“

Dieser Ausdruck wird am besten unübersetzt gebraucht, weil man darunter seit den Arbeiten der Schule von L o c h h e a d (206, 207, 462 u. a.) ein ganz bestimmtes Einteilungsschema für Bodenbakterien versteht. Die von Erdextraktagar nicht selektiv isolierten Stämme werden auf verschiedene Nährböden steigender Komplexität geimpft, und das Wachstum darauf wird für die Gruppenbildung verwendet:

Gruppe	B	A	G	AG	Y	S	YS
Wachstum auf	Basalmedium	B + Aminosäuren	B + Wuchsstoffe (growth factors)	A + G	B + Hefeextr. (yeast extract)	B + Erdextr. (soil extract)	Y + S

Mit geringen Modifikationen (meist Vereinfachungen) wurde dieses Schema dann von zahlreichen Autoren angewandt.

Das allgemein vorherrschende Ergebnis ist für die verschiedensten Rhizosphären (einschließlich Weizen) ein vermehrtes Auftreten der Gruppe A (56, 135, 206, 207, 209, 317, 398, 404, 407, 429) und eine gewisse Reduktion der wuchsstoffbedürftigen Gruppen. In der Ernährung der Gruppe A spielen die schwefelhaltigen Aminosäuren Methionin, Cystein, Taurin, eine besondere Rolle (457). Der Anteil dieser Gruppe kann durch Reduktion des Lichtes künstlich erniedrigt werden (134). Wie durch Trocknung und Wiederbefeuchtung die Ausscheidung von Aminosäuren verstärkt wird, so läßt sich dadurch auch der Anteil der Gruppe A erhöhen (146). Im einzelnen konnte R i v i è r e (308) keine wesentlichen Verschiebungen im Verhältnis A : B : YS zwischen Kontrollboden und Rhizosphäre feststellen, dagegen beobachteten W a l l a c e und L o c h h e a d (456) in der Weizenrhizosphäre folgende Verteilung der 7 Bakteriengruppen:

	Jugendstadium	Fortgeschrittenes Stadium
Stimulation:	B, G, AG	B, A, G, Y
Reduktion:	Y, S, YS	S, YS

V á g n e r o v á et al. (427, 428) stellten in den ersten drei Wochen des Weizenwachstums in der Rhizosphäre ein Verhältnis B : A : YS von ca. 1 : 1 : 1 fest, später stieg der Anteil der Gruppen A und YS an, während im Boden Gruppe B stärker vertreten war. Einen besonders hohen Anteil auxoautotropher Bakterien fanden G e b h a r d t und D a t s y u k (88) in der Weizenrhizosphäre auf einem Podsolboden mit 60–87 %<sub>o</sub>, vom Rest waren 30 %<sub>o</sub> aminosäurebedürftig, die übrigen brauchten 1–4 B-Vitamine. Nach K r a s i l ' n i k o v (185) waren in der Weizenrhizosphäre von *Pseudomonas* 40 %<sub>o</sub> der Isolate auxoautotroph (im Kontrollboden 30 %<sub>o</sub>), von *Bacterium* 34 %<sub>o</sub> (40), von *Mycobacterium* 25 %<sub>o</sub> (18), von *Bacillus* 0,3 %<sub>o</sub> (6). Allerdings verwendete er für die Bestimmung der Gesamtbakterienzahl Fleisch-Pepton-Agar, der stark selektiv ist.

Die Gruppe B ist im allgemeinen zur Synthese von Aminosäuren befähigt: Nach P a y n e et al. (273) waren 22 von 30 Stämmen dazu in der Lage. Bakterien der Gruppe A gedeihen gut im Kulturfiltrat von Stämmen der Gruppe B (202, 430). Vertreter von Gruppe B und besonders von Gruppe A synthetisieren auch Wuchsstoffe. Anspruchslose Bakterien, die Aminosäuren produzieren (z. B. *Mycoplasma dimorpha*) und aminosäurebedürftige Formen (z. B. *Flavobacterium aquatile*) können miteinander in Konkurrenz treten um verschiedene Zucker, aber auch um manche Aminosäuren (V á g n e r o v á in 220).

Damit scheinen also durch die Aminosäuren der Wurzelexsudate in der Rhizosphäre die Bakterien mit ausgeprägten Fähigkeiten zur Vitaminsynthese angereichert zu werden. Die Schlußfolgerungen aus solchen Untersuchungen wurden noch weiter getrieben durch W e s t und L o c h h e a d (462), die einen „Bacterial

balance index“ kalkulierten (BBI = Differenz der Prozentsätze für die Gruppen A + G - B). In der Erdbeerrhizosphäre war der BBI im Vergleich zum Kontrollboden etwas erhöht.

Die Ergebnisse für die „nutritional groups“ werden meist in Prozentwerten der Gesamtisolate ausgedrückt. Es fehlt noch weitgehend an einer Korrelation der mit dieser Methode erhaltenen Befunde mit denen der morphologisch-systematischen Bakteriologie. Entsprechende Versuche lassen noch keine klaren Zusammenhänge zwischen bestimmten Gruppen erkennen (427, 428). Bei Wildgräsern umfaßt Gruppe A besonders *Pseudomonas* und *Achromobacter* (110).

Das „nutritional grouping“ ist unbefriedigend, wo es eine sorgfältige systematische Bearbeitung der isolierten Bakterien ersetzen soll, es hat jedoch zum Verständnis der Aminosäure- und Wuchsstoffverhältnisse beigetragen.

Zu einer anderen, auch nicht einfacheren Charakterisierung der Nährstoffansprüche von Rhizosphärenorganismen gelangten *Berezova* und *Remppe* (18), indem sie Keimzählungen auf verschiedenen Nährböden steigender Komplexität durchführten. Organismen der Gramineenrhizosphäre vermochten im allgemeinen Ammoniumsalze, Pepton und Stärke gut, Tyrosin dagegen schlecht zu verwerten (auch 105).

Die Gliederung der Nähr- und Wuchsstoffbedürfnisse läßt sich leicht verfeinern. *Vágnér* (426) fand bei *Bacillus*-Arten einen Zusammenhang zwischen der Verwertbarkeit verschiedener N-Quellen und der verfügbaren C-Quelle. Am günstigsten erwies sich Glukose. Wuchsstoffbedürftige Rhizosphärenbakterien benötigten in erster Linie Thiamin und andere B-Vitamine sowie Biotin (57, 207); nur wenige brauchten Vitamin B<sub>12</sub> und den Terregens-Faktor (*Arthrobacter terregens* als Test-Organismus) (204); der relative Anteil dieser Organismen war in der Weizenrhizosphäre etwas reduziert.

Es erscheint unwahrscheinlich, daß die Vermehrung wuchsstoffbedürftiger Organismen wirklich durch den Wuchsstoffgehalt des Bodens begrenzt wird. *Smaali* (372, 373) fand zur Zeit der Bestockung (1. Maximum) 581  $\gamma$  Nikotinsäure/kg Rhizosphärenboden (im Kontrollboden 536  $\gamma$ ), 200  $\gamma$  Pantothensäure (166), 33,4  $\gamma$  Thiamin (26,5), 3,5  $\gamma$  Biotin (2,8). Während der Thiamingehalt anschließend stetig abnahm, erfuhren die übrigen 3 Vitamine zur Zeit der Wachstumsreife abermals einen Anstieg. Durch Bakterisierung mit wuchsstoffbildenden Stämmen wurde der Vitamingehalt noch zusätzlich schwach gesteigert. *Schmidt* und *Starkey* (344) stellten ausreichenden Gehalt an Riboflavin und Pantothensäure im Boden fest, die jedoch auch in wenigen Tagen abgebaut werden können.

*Kaunat* (149, 150, 151) beschäftigte sich besonders mit wuchsstoffbedürftigen Bakterien in der Rhizosphäre verschiedener Pflanzen, die er als Mikrokolonien von Casein-Pepton-Glucose-Agar isolierte, und anschließend auf Lauberdextrakt- oder Weizenkeimextrakt-Agar weiter züchtete. Die Wuchsstoffbedürfnisse dieser schwer kultivierbaren Formen sind offenbar viel komplexer als die der oben genannten. *Kaunat* fand unter diesen Formen deutliche Spezifität für bestimmte Wirtspflanzen (z. B. bei Hafer *Chromobacterium* sp., und *Sarcina* cf. *albida* ss. *Krasil'nikov*, nach *Bergey* war keine Bestimmung möglich). Solche Formen könnten einen Wert als Indikatoren für die biologischen Verhältnisse in einem Boden besitzen, auch wenn sie in den allgemeinen Umsetzungen sehr geringe Aktivität zeigen.

#### 4. Quantitative Verteilung der Bakterien in der Wurzelregion

Für die Erhöhung der Keimzahlen in Wurzelnähe werden in den meisten Untersuchungen R/S-Werte erhalten, deren Signifikanz leicht statistisch abzusichern ist (153, 319 u. a.). Nur für anaerobe Zellulosezerersetzer, sporulierende Bakterien und *Azotobacter* ließen sich keine signifikanten Steigerungen nachweisen (319). Der Gesamtgehalt an aeroben Bakterien ergab je nach Versuchsanstellung R/S-Werte von 2 (379, bei Hafer) für den Vergleich zwischen der gesamten Erde eines bewachsenen Topfes mit einer wurzelfreien Erde, — bis ca. 20 (135, 153, 306) bis 50 (412) für den Vergleich zwischen engerer Rhizosphäre und wurzelfreiem Kontrollboden zum günstigsten Zeitpunkt. Nach K r a s i l' n i k o v s Daten (185) lassen sich jedoch noch wesentlich höhere Werte (bis zu 500) errechnen, insbesondere für Podsolböden.

Die Bakterienmasse wurde von K r a s i l' n i k o v (179) in groben Überschlagsrechnungen für einen Moskauer Podsol mit Weizen auf 8 kg/ha geschätzt, im Rhizosphärenbereich allein (1–3 mm um die Wurzeln) sollen 6 kg/ha Bakterien vorhanden sein. Diese Daten beruhen auf der Annahme, daß  $10^9$  Bakterienzellen ca. 1 mg wiegen (gilt für *Pseudomonas*) und ca. 7000 km Wurzeln oder 120 m<sup>2</sup> Wurzeloberfläche in einem m<sup>3</sup> Boden vorhanden sind, die in dieser Dichte 25 cm Tiefe erreichen.

Nach den Zahlen von V e t t e r (s. Seite 7) ließen sich jedoch nur ca. 1400 bis 1700 m Wurzellänge pro m<sup>2</sup> bis in eine Tiefe von 40 cm berechnen, bzw. eine Gesamtwurzeloberfläche von 3,2 bis 5,0 m<sup>2</sup> unter 1 m<sup>2</sup> Boden. Legt man diese Zahlen und nach R i v i è r e (306) ca. 250 000 Bakterien/mm<sup>3</sup> für die Berechnung zugrunde, so ergibt sich für eine Schicht von 1 mm der inneren Rhizosphäre für einen m<sup>2</sup> Boden ca. 0,8–1,25 g Bakterienmasse. Wenn man die obersten 20 cm Boden als eine einzige weitere Rhizosphäre betrachtet und dafür  $50 \cdot 10^6$  Bakterien pro Gramm oder cm<sup>3</sup> annimmt, so ergeben sich 10 g Bakterienmasse pro m<sup>2</sup> oder 100 kg/ha. Nach den Daten von P a v l y c h e n k o (272, s. Seite 7) scheint auch diese Schätzung zu niedrig liegen.

Bedauerlicherweise fehlt jegliche Information über die Beziehung zwischen der Menge von zugeführten Nährstoffen und dem Anstieg und Verschiebungen innerhalb der Mikroflora, die man im Modellversuch erkunden müßte.

#### B. Actinomyceten

Die Beobachtungen über die Rhizosphäreneffekte an Actinomyceten sind sehr widersprüchlich. Das liegt teilweise an Standortsunterschieden, zum andern wurden mit verschiedenen Methoden verschiedene Ausschnitte des Actinomycetenspektrums erfaßt; manche Autoren zählten die Actinomyceten auf dem gleichen Nährboden wie Bakterien, andere verwendeten selektive Substrate, wieder andere gingen von vornherein auf antibiotisch aktive Stämme aus. Vergleiche zwischen den Untersuchungen scheitern außerdem an der noch völlig uneinheitlichen Systematik der Actinomyceten.

S t a r k e y (379, 381) stellte bei Hafer und Mais fast keinen Rhizosphären-effekt fest, R o u a t t et al. (319) konnten für Weizen eine Anreicherung statistisch absichern, und R i v i è r e (306) stellte einen sehr starken Effekt mit

R/S-Werten bis über 30 fest. Nach polnischen und ukrainischen Autoren (7, 400) war der relative Anteil von Actinomyceten an der Mikroflora in der Rhizosphäre gegenüber dem Kontrollboden kaum verändert, wohl aber die absoluten Keimzahlen; nur für *Actinomyces olivaceus* ließ sich in der Rhizosphäre eine relative Reduktion feststellen.

Bei der Untersuchung der jahreszeitlichen Verteilung ergab sich auch für die Actinomyceten ein Maximum zur Zeit der Bestockung bei Sommerweizen (295, 306). S m a l i ĩ (369) beobachtete dagegen in der Ukraine einen Anstieg gegen Ende der Vegetationsperiode. S t r z e l c z y k o v a und S t r z e l c z y k (400) fanden eine relative Zunahme antibiotischer Stämme zur Zeit der Blüte und Reife. In der Artenzusammensetzung scheint wenig Spezifität für bestimmte Pflanzen zu herrschen. Nach G l a t h e et al. (96) waren in der Rhizosphäre von Hafer und Erbsen die gleichen Formen stimuliert.

K u z n e t s o v (194) verzeichnet für die Weizenrhizosphäre besonders *Actinomyces lavandulae*, ferner *A. flavus*, *globisporus*, *griseolus*, *griseus variabilis*, *lipmanii*, und *ochroleucus*. A n d r e y u k (7) bestimmte für die Weizenrhizosphäre auf drei verschiedenen Bodentypen 39 Arten, unter denen *A. coelicolor*, *olivaceus*, *globisporus* und *sterilis ruber* dominierten. Ein ganz anderes Spektrum gibt R e h m (294) für Gerste an. Als Spezialisten der engeren Rhizosphäre erscheinen *Streptomyces diastaticus*, *chromogenes*, *olivochromogenus*, *antibioticus*, *cretaceus*, und in der weiteren Rhizosphäre *Str. ruber*, *albus* und *roseochromogenus*.

## C. Pilze

### 1. Saprophyten

#### a) Pauschale Bodenpilzuntersuchungen in Weizenfeldern

Bei einigermaßen gründlichen Untersuchungen ergeben sich rasch umfangreiche Artenlisten (107, 212, 459). Die Arbeit von W a r c u p (459) sei besonders hervorgehoben als Modell einer gründlichen Analyse, in der mit verschiedenen Techniken über 210 Arten aus einem Boden isoliert wurden. Weniger eingehende Untersuchungen wurden mit dem Ziel durchgeführt, den Einfluß von Fruchtfolgemaßnahmen auf die Bodenmikroflora zu erklären (117, 223, 257, 464).

#### b) Pilzisolierungen von Weizenwurzeln

Einige Bemerkungen über die Methodik seien vorangestellt. Grundsätzliche Unterschiede bestehen zwischen Pilzisolierungen von der Wurzeloberfläche und vom Rhizosphärenboden. Beim Rhizosphärenboden tritt die ganze Problematik der Bodenpilzisolierung in Erscheinung; bei Verwendung von Verdünnungsplatten werden stark sporulierende Arten überbewertet, langsamwüchsige, nicht oder schwach sporulierende Arten werden zu wenig erfaßt. Man kann jedoch annehmen, daß besonders die Arten, die als Mycel im Boden vorhanden sind, an den Umsetzungs Vorgängen beteiligt sind und deshalb besonderes Interesse verdienen. P a r k i n s o n (267) schlug als Verbesserung für die allgemein gebräuchlichen Bodenverdünnungsverfahren eine Modifikation der „Warcup Soil Plates“ vor: Rhizosphären-Bodenkrümel werden erst in einer Petrischale dispergiert und dann

mit Agar übergossen. Die in den letzten Jahren verfeinerten Bodenwaschverfahren sind für Untersuchungen der Getreiderhizosphäre noch nicht verwendet worden.

Mit der Pilzisolierung von gewaschenen Wurzelfragmenten beim Studium der Wurzeloberfläche ist das Prinzip der Mycelisolierung am ehesten zu verwirklichen. Obwohl die ersten Wurzelwaschungen schon um die Jahrhundertwende durchgeführt wurden, hat sich das Verfahren erst seit der Arbeit von *Simmonds* und *Ledingham*, 1937, (360) mit Weizenwurzeln durchgesetzt. *Glynn* (97) wendete zusätzlich oberflächliche Sterilisierung an und erhielt damit zu 50 % sterile Myzelien.

Die Frage nach der Aktivität und dem mycelialen Stadium spielt wohl in der mehr oder weniger ephemeren Rhizosphäre eine besonders große Rolle, wie *Agnihotrudu* (3) nachgewiesen hat. Wenngleich die von ihm verwendete Bilanztechnik nach *McLennan* (Bodentrocknung zur Abtötung von lebendem Mycel mit Keimzahlbestimmung vor- und nachher) als unzuverlässig gelten muß, ist doch die aufgezeigte Tendenz bedeutsam, daß in der Rhizosphäre ein viel größerer Anteil der Pilze in aktivem Zustand vorhanden ist als im Kontrollboden. Angesichts dieser Tatsachen erscheinen Gesamtpilzkeimzahlen weitgehend wertlos und ebenso die damit errechneten R/S-Werte, da es sich in Rhizosphäre und Kontrollboden offensichtlich um verschiedene Arten handelt, die in verschiedenem Zustand vorhanden sind. Es sei hier auf die sehr widersprüchlichen Werte bei verschiedenen Autoren hingewiesen: Es werden R/S-Werte von beinahe 1 bis 10 (146) bis  $> 250$  (306) zur Zeit der Bestockung angegeben. Quantitative Angaben über die Dominanz von *Penicillium* spp. und anderen reich sporulierenden Pilzen erscheinen auch sehr zweifelhaft.

Der Merkmalsreichtum der Bodenpilze gestattet in den allermeisten Fällen eine Artbestimmung. Diese muß insbesondere dann gefordert werden, wenn eine spezifische Wirkung von bestimmten Pflanzen bestimmt werden soll. Ansonsten überrascht es nicht, daß manche Autoren keine spezifische Weizenpilzflora feststellen (245, 416), da selbst bei sorgfältiger Artbestimmung der Nachweis spezifischer Wirkungen Schwierigkeiten bereitet (412). Insbesondere bei den Gattungen *Fusarium* und *Cylindrocarpon*, die in der Rhizosphäre sehr vieler Pflanzen ange-reichert gefunden werden, ist eine Artunterscheidung unerläßlich.

Die spezifischsten Wirkungen des Weizens finden sich offensichtlich an der Wurzeloberfläche selbst, während bereits im Boden der engsten Rhizosphäre die Artenmannigfaltigkeit stark zunimmt. Jedoch muß hier besonders darauf hingewiesen werden, daß die Dauer dieser Wirkung sehr begrenzt ist.

In den Jugendstadien herrschen besonders Mucorineen und an zweiter Stelle *Trichoderma* vor, die bald von *Fusarium* und *Cylindrocarpon* spp. abgelöst werden; diese Gattungen sind z. T. bis zur Reife des Weizens zu finden (269). Später kommen *Phoma* spp., sterile und sporulierende dunkle Mycelien und Ascomyceten dazu, die als Zellulolyten wohl besonders an absterbenden Wurzeln eine Rolle spielen (42, 46, 98, 267, 275, 427). In der Besiedlung lebender und abgestorbener Wurzeln wurden große Unterschiede gefunden (270). Daraus erklärt sich wohl, daß mit zunehmendem Alter im allgemeinen eine erhöhte Artenzahl an der Wurzeloberfläche festgestellt wurde.

Hohe Bodenfeuchtigkeit bedingt verstärktes Auftreten von Mucorineen, während bei Trockenheit *Penicillium*-Arten häufiger isoliert wurden (156). In sauren



und neutralen Böden wurden vor allem *Trichoderma*, *Penicillium* und *Fusarium oxysporum* von Wurzeln isoliert, in alkalischen Böden besonders *Gliocladium*, *Gliomastix* und *Cylindrocarpon* (275). *Mortierella* spp. wurden häufig im sauren und alkalischen Bereich isoliert, im neutralen am wenigsten; vermutlich sind dabei verschiedene Arten vertreten. Neben einer gewissen Spezifität der Getreidearten scheinen auch Unterschiede zwischen Sommer- und Wintergetreide zu bestehen, die allerdings noch sehr wenig untersucht sind. *Penicillium simplicissimum* soll nur bei Winterfrüchten, *Aspergillus terreus* dagegen nur bei Sommerfrüchten vorkommen (166). Reduktion der Beleuchtung hatte geringen Einfluß auf die Zusammensetzung der Wurzelpilzflora: Die Anteile von *Cylindrocarpon*, *Phoma* und *Penicillium* waren nur schwach erhöht (134).

### c) Die wichtigsten von Weizenwurzeln isolierten Arten

1. *Mucorineen*: Besonders die Gattung *Mucor*, außerdem *Zygorrhynchus*, *Actinomorcor* und *Rhizopus* (42, 46, 66, 157, 275, 412, 416, 427). Arten der Gattung *Mortierella* scheinen kaum weniger bedeutend zu sein, sind jedoch in ihrem Verhalten zu Pflanzenwurzeln noch zu wenig untersucht. Lediglich K h a l a b u d a (158, 159) gibt Hinweise für das Auftreten und die Variabilität von *Mortierella alpina* und *M. marburgensis* (?) in Weizenfeldern der Ukraine.

2. *Trichoderma*: wird an 2. Stelle genannt für junge Weizenpflanzen (157, 275, 411, 427). Die ökologischen Unterschiede für die einzelnen Arten sind noch kaum bekannt, da es bisher noch an der systematischen Durcharbeitung fehlte. Es scheint sich im allgemeinen um die Formenkreise von *T. viride* (= *lignorum*) und *T. hamatum* (= *konigii*) zu handeln.

3. *Tuberculariaceen*: Arten der Gattungen *Fusarium* und *Cylindrocarpon* werden am allhäufigsten als Wurzelpilze von Getreide in verschiedenen Böden zitiert. (42, 66, 121, 157, 275, 360, 412, 427). *Fusarium*-Arten können bei Winterweizen im Frühjahr über 50% der isolierten Pilze ausmachen. Besonders häufig sind die Sektionen *Discolor*, *Gibbosum*, *Martiella*, und etwas weniger *Elegans* (24). *F. acuminatum* und *F. equiseti* wurden besonders im Herbst, *F. redolens* vornehmlich zur Zeit der Reife isoliert (120, 121). Mit ähnlicher Häufigkeit wurde *Cylindrocarpon* festgestellt. Meist handelt es sich um *C. radicolica* Wr. [= *C. destructans* (Zins.)Scholten], dessen perfekte Form jetzt als *Nectria radicolica* Gerlach et Nilsson bekannt ist (42, 134, 275, 360). Die unterschiedliche Häufigkeit dieser Gattung in verschiedenen Böden läßt sich nicht durch pH-Unterschiede erklären.

4. *Cephalosporium* und *Gliomastix* wurden zwar mehrfach und sehr zu Recht als typische Wurzelbewohner zitiert (120, 121, 275). Da es aber immer an der Artbestimmung fehlt, kann über die Ökologie dieser völlig uneinheitlichen Formen nichts Verlässliches ausgesagt werden. Das oberflächlich ähnliche *Aureobasidium bolleyi* (Sprague) von Arx ist auch ein sehr charakteristischer Bewohner der Weizenwurzeln (120, 121 und eigene Erfahrungen).

5. *Gliocladium roseum* wird allgemein als Wurzelpilz, auch bei Weizen, zitiert (157, 275, 360, 412).

6. *Sphaeropsidalen*, die in den späteren Entwicklungsphasen des Weizens eine große Rolle spielen, werden meist nur pauschal als *Phoma* oder *Coniothyrium species* behandelt, da die Systematik der Bodenisolate von Sphaeropsidalen bis vor kurzem eine Artbestimmung nicht zuließ (46, 134, 412).

7. Für *sterile dunkle Mycelien* gilt ähnliches (46, 275). Bei manchen von ihnen könnte man vermutlich mit speziellen Kulturverfahren Pyknidenbildung oder *Phialophora*-Konidien erzielen. Sterile helle Mycelien werden dagegen seltener zitiert (46, für Hafer).

8. *Humicola grisea*, ein bekannter Zellulolyt (427).
9. *Ascomyceten* wurden von Weizenwurzeln selten isoliert und bestimmt. Da sie als späte Besiedler auftreten, scheinen sie eine untergeordnete Rolle zu spielen.
10. Das gleiche gilt für *Dematiaceen* (42, 46, 360), von denen vor allem die Gattung *Cladosporium* häufiger zitiert wird (66, 412, 427); sie soll mit zunehmendem Pflanzenalter vermehrt auftreten. *Alternaria*, ein typischer Samenpilz, wurde in späten Stadien (427), seltener auch bei jungem Weizen (412) angereichert gefunden. Aus der Maisrhizosphäre wurden in der Ukraine aus verschiedenen Böden 33 Dematiaceenarten bestimmt (477).
11. Arten der Gattung *Penicillium* wurden aus dem Kontrollboden relativ häufiger isoliert als von Pflanzenwurzeln (275, 427). Trotzdem sind auch aus dem Wurzelbereich zahlreiche Arten bekannt. Vertreter der *Luteum*-Serie wurden besonders in alkalischen Böden an Weizenwurzeln gefunden (411). Für Gramineen sollen vor allem die Sektionen *Fasciculata*, *Velutina*, *Lanata* und in geringerem Maße *Divaricata* charakteristisch sein, welche dagegen von Leguminosen relativ weniger gefördert werden (199). *Ordin* (256) gibt für Sommerweizen nach Luzerne und Quecke an: *P. corymbiferum*, *P. purpurogenum* und *P. sulfureum*, nach Winterweizen ebenfalls *P. corymbiferum*, sowie *P. canescens*, *P. funiculosum* und *P. rivoilii*. Die Unterschiede im Artenspektrum werden in diesem Falle vermutlich weitgehend vom Standort diktiert. Bei Mais wurden 40 Arten isoliert (282), besonders Formen der *Monoverticillata*. Leider fehlt es bei diesen umfangreichen ukrainischen Artenlisten an Details über den Standort und oft auch an Vergleichen mit Kontrollböden.
12. Für Vertreter der Gattung *Aspergillus* gilt ähnliches; von der vornehmlich in wärmeren Regionen verbreiteten Gattung konnte *Agnihotri* (4) in Indien 16 Arten von Weizenwurzeln isolieren und ein vermehrtes Auftreten nach Harnstoffspritzungen feststellen. In der Ukraine wurden von Maiswurzeln 15 Arten isoliert, besonders aus dem Schwarzerdegebiet der Krim (283).
13. Unter den nematodenfangenden Pilzen wurde aus der Weizenrhizosphäre lediglich *Arthrobotrys oligospora*, eine der häufigsten Arten, isoliert (278), nicht aber von Wurzelsegmenten. Sojabohne zeigte einen stärkeren Rhizosphärenereffekt und hatte zugleich weniger antagonistische Bakterien gegen diesen Pilz an den Wurzeln. Der Nematoden-Endoparasit *Harposporium* wurde auch manchmal bei Weizenwurzeln beobachtet.
14. Über das Verhalten von *Hefen* in der Rhizosphäre existiert eine einzige gründliche Arbeit (10). In Rasenpodzol war der Rhizosphärenereffekt bei Weizen gering, verglichen mit Kohl, Zuckerrübe, Lupine, Möhre, Hafer und Mais; bei Winterweizen war er wesentlich schwächer als bei Sommerweizen (R/S ca. 2,5). An Weizenwurzeln wurden gefunden: *Torulopsis aerea* (auch im Kontrollboden häufig), *T. albida* (bei allen Getreidearten angereichert), *T. uvae* (bei Winterweizen), und *Rhodotorula glutinis* (in allen Rhizosphären angereichert). Allgemein handelte es sich um Formen mit geringen Vitaminbedürfnissen und der Fähigkeit zur Aminosäurebildung.
- Niedere Phycomyceten wurden nur einmal in verschiedenen Rhizosphären untersucht (298), nicht bei Weizen. Die einzige von Weizenwurzeln bekannte Art ist *Rhizophidium graminis* (196).
- Über Basidiomyceten an Weizenwurzeln ist außer der selten isolierten *Rhizoctonia solani* (279) nichts bekannt. Diese bedauerliche Lücke der Kenntnisse ist durch Schwierigkeiten der Isolierung und anschließenden Bestimmung bedingt.
- Mit dieser bewußt unvollständigen Zusammenstellung sind vermutlich die wichtigsten Formen der Wurzelpilze genannt; in einer vollständigen Aufzählung würden etliche Boden-Arten aufscheinen, die nur gelegentlich bis zur Weizenwurzel vordringen. Auch manche anderen Getreidearten sind auf ihre Wurzelpilze gründlich untersucht worden, besonders Mais (226, 237, 281), Gerste (270) und

Hafer. Die langen Artenlisten für *Fusarium* (167, 268, 284) und Mucorineen (168) umfassen die wesentlichsten Arten, die man überhaupt im Boden finden kann, ohne daß damit über die Ökologie viel gesagt wird. Damit zeigen sich also für verschiedene Getreidearten sehr geringe Unterschiede in der Wurzelpilzflora. Allgemein handelt es sich bei den charakteristischen Wurzelpilzen um raschwüchsige Formen, die leicht zu isolieren sind. Man darf annehmen, daß sich unter diesen Arten spezifische Wirkungen des Weizens höchstens in schwachen quantitativen Verschiebungen ausdrücken. Welche Arten neben den bekanntesten Schadpilzen (auch *Fusarium* spp.) noch als spezifische Indikatoren anzusehen sind, ist noch nicht bekannt. Diese Frage läßt sich nur durch umfangreiche Untersuchungen unter Berücksichtigung der seltenen Formen und durch Vergleiche verschiedener Böden klären.

## 2. Mykorrhiza

Verpilzung des Wurzelinneren wird bei Weizen wie bei allen Gramineen häufig festgestellt (29, 238, 415, 468). Die vesiculär-arbuskuläre phycomycetoide Mykorrhiza ist charakterisiert durch ein unseptiertes intrazelluläres Mycel mit vielfach geschlängelten und aufgewickelten Hyphen und manchmal sehr starker, feiner Verzweigung, den Arbuskeln, die anschließend vom Wirt resorbiert werden (Thamniskophagie). Seltener werden Vesikeln gebildet (333, 466, 468). Bei Weizen, Roggen und Gerste dringt der Pilz durch Epidermiszellen und nur ausnahmsweise durch Wurzelhaare ein; das Mycel ist immer unseptiert, 3–5  $\mu$  dick, hyalin bis leicht gelblich. Nur bei Hafer und Mais ist häufiger eine Infektion durch Wurzelhaare zu beobachten, außerdem ist der Haferpilz manchmal septiert (415, 465). Anschließend durchsetzt der Pilz die ganze Rindenschicht. Eine Verbindung zu den Mycelien der Wurzeloberfläche ist meist nicht mehr zu erkennen (468), außer in einigen Fällen, wo Vesikelbildung an der Wurzeloberfläche eintritt.

Die Erreger dieser endotropen Mykorrhiza im engsten Sinn werden der Gattung *Endogone* (synonym *Rhizophagus* bei 69) zugeordnet (94, 238). Die meist einzelligen Sporocarprien der wenig differenzierten und meist unspezifischen Endophyten lassen sich aus dem Boden auswaschen und für Impfversuche verwenden. Die Systematik dieser Formen und die verwandtschaftlichen Zusammenhänge mit den komplizierter gebauten fruchtkörperbildenden *Endogone*-Arten sind nicht geklärt.

Neben *Endogone* beobachtete Shterenberg (354) das Eindringen von septierten, meist pigmentierten Mycelien imperfekter Pilze, die sich besonders interzellulär entwickelten; sie hingen möglicherweise mit Konidienstadien von *Alternaria* und *Helminthosporium* zusammen, die an der Wurzeloberfläche beobachtet wurden. Dieser Mycel-Typ trat besonders stark in Zusammenhang mit Wurzelfäule auf.

Die Bedeutung der Gattung *Fusarium* als mutmaßlichen Symbionten wurde von einigen russischen Autorinnen besonders untersucht. Khrushcheva (161, 162) konnte *Fusarium oxysporum* von Mykorrhizawurzeln isolieren und vermutete in dieser Art einen Endophyten, der für das Wachstum günstige Wirkungen haben soll. Bilai unterschied wohl zwischen der echten Mykorrhiza und dem Bewuchs mit *Fusarium* (24, 25), welcher nur die äußersten Zellschichten der Wurzelrinde befällt. Nach Impfversuchen kam sie aber zu dem Schluß, daß Fusarien eine symbiotrophe Wirkung ausüben. Bei Weichweizen soll die Verpilzung

der Rindenzellen durch *Fusarium culmorum* viel bedeutender sein als die *Endogone*-Mykorrhiza (13).

Da sich die phycomycetoiden Endophyten kaum kultivieren lassen, mußten für ihre Untersuchung andere Wege gegangen werden. Über die Spezifität der Pilze bei verschiedenen Getreidearten stellte Tolle (415) Versuche an durch Übertragung mit Hilfe verpilzter Wurzeln. Dabei fand sie einen gemeinsamen Pilz bei Weizen und Roggen, einen anderen mit feineren Hyphen bei Gerste, und einen dritten manchmal septierten bei Hafer (auch 222). Die Infektion der Weizenwurzeln kann jedoch auch von anderen Gramineen ausgehen, z. B. von *Agropyron* (423, 465). Außerdem sind die Wurzeln aller untersuchten Getreidearten in hohem Maße mit Endophyten besetzt (333). Sechs Weizenarten wurden untersucht, unter denen besonders *Triticum dicoccum* und *T. vulgare* fast immer verpilzt waren (401).

Die Verpilzung soll von der Bodenart völlig unabhängig sein (401, 466, 468). Jedoch ergaben sich quantitative Unterschiede zwischen verschiedenen Proben. Winter zeigte eine Korrelation auf zwischen starker Verpilzung und allgemein schlechtem Gedeihen des Weizens (465, 466, 468), die er dadurch erklärte, daß der Endophyt unter für die Pflanze ungünstigen Bedingungen zu üppig wird. Dagegen waren nach Shterenberg (354) besonders gut gedeihende Pflanzen am stärksten verpilzt; auch Tolle (415) fand bei guter Beleuchtung und gutem Wachstum die beste Mykorrhizausbildung.

Frühe Wachstumsstadien des Weizens sollen besonders starke Mykorrhiza besitzen (222, 360). Strzemska (401) beobachtete dagegen eine Zunahme des Befalles mit dem Alter des Weizens. Der Endophyt besiedelt vor allem die feinsten Seitenwurzeln in allen Bodentiefen, besonders aber in den oberen Schichten.

Wichtig für die Mykorrhizabildung ist ausreichende Feuchtigkeit (415); als Optimum wurden für den Weizenendophyten 80–100 % rel. Wasserkapazität gefunden. Nach einer dreiwöchigen Trockenperiode war in den Wurzeln kein Endophyt mehr festzustellen. Durch Düngung mit Mist und Superphosphat wurde die Mykorrhizaentwicklung gefördert (354). Auch unter natürlichen Bedingungen soll sie wuchsstoffabhängig sein (88).

Die Isolierung von *Endogone*-Endophyten ist Mousse (238) aus oberflächlich sterilisierten Sporocarprien nach Überwindung zahlreicher Schwierigkeiten gelungen; jedoch degeneriert der Pilz in Reinkultur offenbar so rasch, daß damit keine Infektion mehr möglich ist. Diese gelingt dagegen mit ungekeimten Sporocarprien. Gerdemann (94) führte damit bei Mais einwandfreie Mykorrhiza-Synthesen durch, während andere Autoren (415, 469) für Übertragungsversuche auf verpilzte Wurzeln angewiesen waren.

Auf einem anderen Wege scheint Gel'tser die Reinkultur des Endophyten gelungen zu sein (90, in 220). Unter Verwendung von verschiedenen Pflanzenextrakten als Wuchsstoffquelle isolierte er den Pilz direkt aus den Wurzeln. Dieser Autor behauptet außerdem, daß Getreidepflanzen systemisch verpilzt seien und die Neuinfektion der Wurzeln nicht aus dem Boden, sondern über die Samen erfolge. Dagegen fanden Ulbricht et al., daß der Pilz auch in getrocknetem Boden überdauern und Pflanzen infizieren kann.

Die Wirkung der Verpilzung auf den Weizen wird uneinheitlich beurteilt, teils ungünstig (423), teils indifferent, teils förderlich (90, 94, 469). Wegen der

Schwierigkeit sauberer Infektionsversuche ist jedoch nicht viel Genaueres bekannt. Unverpilzte Wurzeln kollabieren viel rascher als verpilzte (401). Der beste Nachweis von Förderwirkungen ist der von G e r d e m a n n (94), daß bei Mais, besonders in phosphorarmen Böden, die P-Versorgung bei Verpilzung verbessert ist. Das Eindringen von Fusarien soll durch den Mykorrhizapilz verhindert werden (69), gegenüber *Ophiobolus graminis* waren aber keine Wirkungen festzustellen (466). Bei Gerste wurde außerdem ein gesteigerter Heteroauxingehalt in verpilzten Wurzeln festgestellt, bei Weizen aber nicht (69).

G e l ' t s e r (90 und in 220) behauptet, daß der Endophyt eine große Bedeutung besitze durch N-Fixierung. Er schließt außerdem auf günstige Wirkungen aus der Tatsache, daß hochproduktive Sorten von Winter- und Sommerweizen stärkeren Mykorrhizabesatz aufweisen als weniger produktive (90). Seine Feststellungen fordern eine kritische Nachprüfung heraus.

Gründliche Untersuchungen über die Wirkungsmechanismen der endotrophen Mykorrhiza bei Getreide sind wohl eine der vordringlichsten Aufgaben für künftige Untersuchungen.

### 3. Pathogene Pilze

Zusammenfassungen über die Wirkung von Wurzeln auf pathogene Pilze geben die Arbeiten von S a n f o r d (339), G a r r e t t (84, 85), S c h r o t h und H i l d e b r a n d (348) und V i e n n o t - B o u r g i n (438). Beziehungen zwischen Saprophyten und Parasiten werden besonders bei G a r r a r d und L o c h h e a d (83), und L o c h h e a d, T i m o n i n und W e s t (208) dargestellt. Die für Weizen genannten Schadpilze (Seite 5) wurden teilweise auch aus dem Rhizosphärenboden isoliert, sollen aber hier nicht weiter besprochen werden (47, 242, 359).

### D. Algen

Das Verhalten von Algen in der Rhizosphäre ist wenig untersucht. Das liegt zum Teil an technischen Schwierigkeiten; eine nicht selektive Isolierung verschiedener Gruppen ist in einem Arbeitsgang nicht möglich. Deshalb sind die Ergebnisse verschiedener Autoren recht widersprüchlich. Nach S h t i n a sind im wesentlichen die gleichen Arten von Diatomeen, Grün- und Blaualgen in der Rhizosphäre vorhanden wie im Kontrollboden (355, 357). Für den Algengehalt wurden deutliche Hemmung:  $R/S = 0,17$  (146), indifferente Wirkungen (135) oder Förderung (355, 356, 357) beobachtet. Während für Hafer und Gerste keine nennenswerten Rhizosphäreneffekte in Erscheinung traten, waren bei Roggen nach S h t i n a (355) Diatomeen ( $R/S = 2,5$ ) und Grünalgen ( $R/S = 1,3$ ) schwach stimuliert. Verschiedene Wurzelexsudate förderten das Wachstum von *Chlorella vulgaris*.

In Indien wurden bei Sorghum, Winterweizen und Baumwolle in qualitativen Analysen eine Erhöhung der Artenzahl in der Rhizosphäre festgestellt (101). Kurz vor der Blüte wurden an Weizenwurzeln 12 Arten beobachtet, verglichen mit 7 im Kontrollboden. Nach Düngung mit Stallmist und Ammoniumsals war die Zahl auf 18 Arten gestiegen. In der Weizenrhizosphäre waren besonders Blaualgenarten wie *Anabaena fertilissima*, *Oscillatoria sancta*, *Calothrix marchica* und *Cylindrospermum alatosporum*, angereichert, die sich mit geringen Unterschieden

auch bei den anderen Pflanzenarten fanden. In der lichtfreien Schicht des Bodens finden diese Algen offenbar in der Rhizosphäre die günstigsten Bedingungen zu heterotropher Lebensweise.

Lange bekannt und noch wenig untersucht ist die Fähigkeit mancher Blaualgen, atmosphärischen Stickstoff zu binden. Von 370 Bodenarten wurden in der Sowjetunion 17 aktive N-Fixanten festgestellt (356). Diese stimulierten zugleich auch das Wachstum N-fixierender Bakterien (*Azotobacter*, *Clostridium*, *Oligonitrophile*) und gaben 50 % des gebundenen Stickstoffs wieder nach außen ab. Besonders aktiv war *Amorphanostoc paludosum* in der Rhizosphäre. Durch Impfung ließ sich der Ertrag von Gerste steigern (357). Kombinationen von Algen mit Azotobakterin (358) erwiesen sich bei Hafer und Mais manchmal wirksamer als Organo-Mineral-Düngung. Für die Impfung eignen sich Grünalgen (*Chlorella terricola*) und Blaualgen.

#### E. Protozoen

Das Verhalten von Protozoen in der Rhizosphäre ist besonders wenig untersucht. In den wenigen einschlägigen Arbeiten wurden geringe Anreicherungen in der Rhizosphäre festgestellt (135, 146, 198). Nach der umfangreichsten Bearbeitung durch Biczók (22, 23) tritt in der Rhizosphäre eine gewisse Artenselektion ein; insgesamt wurden 116 Arten (etliche neue) beobachtet. Den weitaus größten Teil bildeten Ciliaten (45 spp.); von Flagellaten wurden 28 spp., von Rhizopoden 43 spp. angegeben. Die Protozoen waren sehr eng an die Wurzeloberfläche konzentriert; im Waschwasser wurden nur ganz wenige Individuen gefunden. Nach Untersuchungen von Gel'tser (92, 93) konzentrierten sich folgende Rhizopoden an der Oberfläche der Weizenwurzeln: *Hartmannella* > *Amoeba* > *Naegleria* > *Mayorella*, nachdem er sie in Reinkultur an die Wurzeln herangebracht hatte. Bei anderen Pflanzen zeigten sich geringere Effekte als bei Weizen. Die Wirkung soll nicht direkt von den Exsudaten ausgehen, sondern von den lebenden Rhizosphärenbakterien. Besonders stark war die Anreicherung bei alten, in Zersetzung begriffenen Wurzeln. Ähnliches Verhalten wurde auch für Ciliaten der Gattung *Colpoda* festgestellt.

Biczók (23) unterschied an den Wurzeln in Stoppelfeldern nach der Ernte drei Entwicklungsphasen. Anfangs (im August) maximale Entwicklung von Flagellaten, wenigen Arten von Ciliaten und Amöben, die rasch wieder verschwanden. In der 2. Phase (Mitte September) wurden weniger Individuen, aber mehr Arten beobachtet, besonders räuberische Formen. Die 3. Phase (im November) war durch bacteriophage Ciliaten und Thecamöben charakterisiert.

#### F. Nematoden

Die Untersuchung von Nematoden in der Weizen-Rhizosphäre ergab allgemein einen positiven selektiven Rhizosphäreneffekt (115, 134, 139, 302). Bei Hafer wurde ein R/S-Wert von 15, bei Weizen von 60–150 festgestellt.

Allgemein waren bei Getreide *Pratylenchus*, bei Leguminosen *Paratylenchus* angereichert. *Aphelenchus avenae* wurde durch Erbsen in ähnlichem Maße stimuliert wie durch Hafer, nicht aber durch Weizen. Es scheint sich dabei um spezi-

fische Wirkungen bestimmter Aminosäuren zu handeln. *Tylenchorhynchus* wurde durch die Wurzelnahe nicht beeinflusst.

Durch Reduktion der Beleuchtung wurde der Anteil von *Pratylenchus* reduziert, der von *Aphelenchus avenae* an Weizenwurzeln gesteigert. Erhöhung der Temperatur bewirkte eine Abnahme des Nematodengehalts in der Rhizosphäre, mit Ausnahme von *Helicotylenchus*, *Beleodorus*, *Aphelenchoides* (321).

#### G. Wechselwirkungen zwischen Mikroorganismen der Wurzelregion

Förderwirkungen können auf 1. Nährstoff- oder 2. Wuchsstoffbasis zustande kommen:

1. Mikrobielle Stoffwechselprodukte sind nur Glieder in einer langen Abbaukette der organischen Substanz. V á g n e r o v á et al. (430) zeigten z. B., daß Bakterien der Gruppe A auf dem Kulturfiltrat von Vertretern der Gruppe B meist gut gedeihen können. Die stimulierenden Wirkungen von Zellulosezeretzern auf *Azotobacter* wurden besonders von D a s t e (60) hervorgehoben. Offenbar wird durch den Zelluloseangriff der hohe Kohlenstoffbedarf von *Azotobacter* in geeigneter Weise befriedigt. Worauf im einzelnen die Stimulationswirkungen von verschiedenen Algen auf *Azotobacter* beruhen (356), ist noch unbekannt.

2. Auf Wuchsstoffwechselwirkungen wird aus den Untersuchungen über die Wuchsstoffbedürfnisse einzelner Organismen (Seite 27 f.) und über die Wuchsstoffbildung (Seite 47 f.) geschlossen. Wuchsstoffmangel scheint in der Rhizosphäre kaum aufzutreten. Zusätzliche Förderungen durch Gibberellinsäure wurden für *Azotobacter*, *Actinomyces coelicolor* und 4 Algenstämme festgestellt (342).

3. Für antibiotische Wirkungen sind vor allem Actinomyceten verantwortlich. Neben Hemmeffekten wurden bei ihnen aber auch einige auffallende Förderwirkungen, besonders von *Actinomyces olivaceus* und *A. coelicolor* gegen *Bacillus mesentericus*, *B. megaterium*, *B. mycoides*, *Pseudomonas sinuosa* und *Ps. fluorescens* festgestellt (8, 9). Dagegen erwiesen sich *Mycobacterium* sp. und *Bacillus oligonitrophilus* besonders antibioticum-empfindlich, während *Azotobacter* meist unbeeinflusst blieb. Unter den selektiv isolierten Antibionten gegen *Bacillus subtilis* und *Escherichia coli* (400) wirkten 33 % auf *Azotobacter* hemmend. *Cellvibrio* erwies sich empfindlicher als *Cytophaga*. Nitrifizierende Bakterien und *Clostridium pasteurianum* wurden häufig gefördert. Innerhalb der Actinomyceten wurden auch gegenseitige Hemmwirkungen festgestellt (274).

Antibiotisch aktive Stämme gegen pathogene Pilze wurden mehrfach erfolgreich als Impfgut zum Schutz der Getreidepflanzen verwendet, jedoch noch nicht in größerem Maßstab (s. Seite 54). H o r s t und H e r r (122) vermochten durch Blattspritzung mit Harnstoff den Gehalt der Rhizosphäre an Antagonisten gegen *Fusarium „roseum“* zu steigern. Der Effekt hielt aber nicht lange an.

Detaillierte Untersuchungen über das Zusammenspiel bestimmter Organismen könnten Aufschluß geben über die Selektionsmechanismen in der Wurzelregion. Die Untersuchungen von C h a n und K a t z n e l s o n (43, 44) mit Bakterienkombinationen zielen in diese Richtung. Bei Kultur in Erdextrakt und Wurzelextrakten erwiesen sich *Agrobacterium radiobacter*, *Arthrobacter citreus* und besonders *Pseudomonas* sp. als erfolgreiche Konkurrenten, während sich *Bacillus*

*cereus* und *Azotobacter* nicht durchzusetzen vermochten. Rhizosphärenbakterien der Gattung *Pseudomonas* unterdrückten außerdem die Bodenart *Arthrobacter globiformis*. Eine deutliche Hemmwirkung von *Bacillus mesentericus* und *B. mycoides* gegenüber *Azotobacter* kann durch *Pseudomonas* sp. abgeschirmt werden (155).

Resistenz gegen die verschiedenen durch Actinomyceten, Pilze und Bakterien gebildeten Antibiotica könnte für Rhizosphärenorganismen einen ökologischen Vorteil bedeuten. Brown (33) stellte bei Leguminosen eine Anreicherung streptomycin- und bengalrosaresistenter Formen fest, die sie als *Flavobacterium* sp. bestimmte. Bei Weizen waren die Formen jedoch kaum vermehrt.

4. Einen spezifischen Anlockungseffekt einiger Actinomyceten auf bacteriophage Nematoden (*Rhabditis oxycerca*) stellten Katznelson und Henderson (139) fest; gleiche Wirkung hatten die entsprechenden Kulturfiltrate. 38 % der Rhizosphärenisolate und 32 % aus dem Kontrollboden waren aktiv. Auch viele Pilzarten bildeten ein attraktives Nematodenfutter, nur *Mortierella* und *Thielaviopsis* wurden gemieden.

## VII. Leistungen der Mikrobenpopulation in der Wurzelregion

### A. Einflüsse auf Pflanzennährstoffe

#### 1. Mineralisation von Kohlenstoffverbindungen

Abbauleistungen wurden vielfach zur Charakterisierung von Rhizosphärenorganismen verwendet und deshalb bereits in diesem Zusammenhang (Seite 26 f.) besprochen.

Eine allgemeine Intensivierung der Mineralisationsprozesse in der Rhizosphäre läßt sich auch durch Bodenatmungsversuche bestätigen (140, 144, 404). Mit Warburgtechnik wurde in Rhizosphärenproben von Roggen, Gerste, Soja, Mais eine höhere Atmung festgestellt als bei Weizen (R/S ca. 3), bei Hafer eine schwächere. Zugaben einer Aminosäuremischung, von Zucker und organischen Säuren stimulierten die Atmung des Rhizosphärenbodens mehr als die des Kontrollbodens. In der Rhizosphäre warten offensichtlich bereits die leistungsfähigsten Organismen auf die Zufuhr neuer Substrate, um sie anzugreifen.

An der O<sub>2</sub>-Aufnahme aus dem Boden sind Wurzeln wesentlich beteiligt. Woldendorp (472) schätzte, daß 65 % des aufgenommenen O<sub>2</sub> durch die Erbsenwurzeln, 35 % durch Mikroorganismen aufgenommen werden. Hier liegen jedoch sehr große methodische Schwierigkeiten. Umgekehrt stellte Burström (37) fest, daß die Wurzeln zur O<sub>2</sub>-Versorgung tieferer Bodenschichten beitragen, indem sie den durch den Sproß aufgenommenen Sauerstoff durch die Interzellularen nach unten leiten.

Der Enzymgehalt des Bodens wurde in den letzten Jahren verschiedentlich für die Charakterisierung der allgemeinen mikrobiellen Aktivität verwendet. Für die Rhizosphäre liegen darüber nur wenige Untersuchungen vor. Nilsson (249) bestimmte Urease und Phosphatasegehalt im Rhizosphärenboden. Vlasyuk et al. (441, 442) fanden in der Weizen- und Haferrhizosphäre relativ geringe Aktivitäten, verglichen mit der von Leguminosen. Protease, Invertase, Katalase waren angereichert, Phosphatase unbeeinflusst. Nach Voets und Dedeken (443) war der Gehalt an Sacccharase, Phosphatase,  $\beta$ -Glucosidase und Urease in den ersten 4 Wochen des Weizenwachstums erhöht.



## 2. Bakterien des Stickstoffkreislaufs

### a) Stickstofffixierung:

#### α) *Azotobacter*

Unter den nicht symbiontischen N-fixierenden Bakterien spielt *Azotobacter* in der Rhizosphärenliteratur eine überragende Rolle. In einigen zusammenfassenden Referaten wird auch die umfangreiche russische Literatur über die Verwendung von *Azotobacter* zur Saatgutbakterisierung erfaßt (5, 131, 132, 230, 414). Cooper (57) gibt aus eigener Anschauung einen Bericht über die praktische Verwendung von *Azotobacter* in Rußland. Mishustin (231 und 233) und Samtsevich (335) äußern sich in neueren Arbeiten kritisch über die Probleme der Bakterisierung. Die umfangreiche Literatur darüber würde den Rahmen dieses Berichts sprengen.

Das Auftreten von *Azotobacter* hängt stark von Bodenfaktoren ab. Er kommt nur bei pH-Werten von mindestens 6,5 vor (34). In mageren Sandböden zeigen sich eher positive Rhizosphäreneffekte als in anderen fruchtbaren Böden (134, 148, 394). Für *Azotobacter* günstige Böden sind Tschernosem, kastanienbraune Böden, Serozem, im Gegensatz zu Rasenpodsol (57, 180, 368). Die R/S-Werte sind allgemein niedrig.

Bei verschiedenen Pflanzen wurden geringe Rhizosphäreneffekte beobachtet; bei Weizen Hemmwirkungen (50, 93, 176), Indifferenz (125, 146, 249) oder geringe Stimulation (394). Zwiebel reduzierte den *Azotobacter*gehalt stärker, bei Rettich u. a. war er vermehrt (134, 148, 397, 399). Auch durch Einschalten von Brache in einem Dauerweizenfeld erhöhte sich der *Azotobacter*gehalt etwas (221). Daste (60) untersuchte 9 verschiedene Weizensorten, von denen nur Fylgia und Picardie stimulierende Wirkung zeigten. Durch Düngung mit  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  wurde die Hemmwirkung des Winterweizens während der Bestockung verstärkt (337).

Der *Azotobacter*gehalt ist stark abhängig von der Jahreszeit, wie schon Poschenrieder (290) in qualitativen Versuchen feststellte. Nach einem anfänglichen Anstieg wird allgemein ein Absinken des *Azotobacter*gehaltes in der Rhizosphäre beobachtet (60, 148, 397, 425). Auch bei mehrjährigem Klee-Gras-Anbau zeigte sich beim ersten Nachwachsen im Frühjahr ein höherer Gehalt als bei Knospenbildung und Blüte und eine Abnahme im Laufe der Jahre. Die N-bindende Aktivität isolierter Stämme variierte im gleichen Sinne (71). Nach den gründlichen Untersuchungen von Rivière (306) ergaben sich R/S-Werte von wenig über 1, mit Ausnahme der Zeit der Bestockung, wo die Werte in der engeren Rhizosphäre des Sommerweizens Fylgia bis über 40 anstiegen.

Unter sterilen Bedingungen konnte Starc (377) bei Mais keine Besiedlung der Wurzelhaare selbst beobachten, dagegen reichert sich *Azotobacter* vor allem in der äußeren Rhizosphäre an (59, 60, 407).

Auch bei künstlicher Bakterisierung ergaben sich immer sehr niedrige Keimzahlen (76, u. a.), weshalb der Nutzen der Bakterisierung sehr ungünstig beurteilt wurde (414). Bei Weizen und Tomaten hielt sich *Azotobacter* in viel geringerer Zahl als *Clostridium pasteurianum* oder *Bacillus polymyxa* (328). Trotzdem war ein signifikanter Zuwachs im Keimgehalt und längeres Überdauern bis zur Zeit der Reife bei geimpften Pflanzen festzustellen (34, 36). Von einem bakteriisierten Saatkorn aus entwickelte sich eine ziemlich gleichmäßig verteilte *Azoto-*

*bacter*-Population über das ganze Wurzelsystem, teilweise in sehr engem Kontakt mit der Wurzeloberfläche (127).

Die Wirkung von Wurzelexsudat, das dem Boden beigegeben wurde, war konzentrationsabhängig; meist fördernd (59, 60, 478, Macura in 220), in höheren Konzentrationen jedoch hemmend (59, 60, 176). Bei Zufügung von 10fach konzentriertem Maiswurzelexsudat wurde *Azotobacter* völlig gehemmt und lysiert (287). Verschiedene Fraktionen des Exsudats von Gerste und Weizen wurden durch *Azotobacter* ungleich verwertet (436): Aminosäuren hemmten das Wachstum unter stationären Bedingungen, nicht aber in Schüttelkultur, weshalb *Azotobacter* auf dem gesamten Wurzelexsudat auch nur in Schüttelkultur wuchs.

Unspezifische Hemmwirkungen von Rhizosphärenorganismen auf *Azotobacter* wurden häufig beobachtet (44, 71, 75, 377, 394). Als Ausnahme wurden bei *Chromobacterium flavum* und *Pseudomonas liquefaciens* schwache Förderwirkungen beobachtet. Nach Zufügung des sterilen Kulturfiltrats traten jedoch regelmäßig Förderwirkungen ein, besonders durch *Ps. fluorescens*. Spezifische Hemmwirkungen durch antibiotische Organismen wurden weniger untersucht. Der Gehalt antibiotischer Bakterien nahm im Laufe der Vegetationsperiode zu, während sich der Gehalt an *Azotobacter*-hemmenden Actinomyceten reduzierte (399). In der Weizenrhizosphäre waren weniger *Azotobacter*-Antagonisten vertreten als bei Zwiebel und Rettich, bei Tabak noch weniger als bei Weizen (V o j n o v a in 220). In einem fruchtbaren sandigen Lehm spielten Antagonisten eine größere Rolle als in einem unfruchtbaren Sandboden (399). Von zahlreichen untersuchten Actinomycetenkulturen erwiesen sich 55 % gegenüber *Azotobacter* indifferent, 21 % stimulierend, 16 % hemmend (8). Von den Bakterien der Kleerrhizosphäre zeigten 48 % Stimulation, 20 % schwache Hemmung (334). Von Pilzen wurde nur bei *Aspergillus* und *Penicillium* spp. ein Hemmeffekt gegen *Azotobacter* beobachtet (334). G e b h a r d t (86) macht allgemein die Hemmwirkung durch andere Bodenmikroorganismen für das schlechte Gedeihen von *Azotobacter* an Weizenwurzeln verantwortlich, da er in sterilisiertem Boden viel bessere Vermehrung beobachtete. Durch Zusatz von Suspensionen der Rhizosphärenorganismen zu sterilem Boden ließen sich die Hemmwirkungen teilweise wiederherstellen.

Die ökologischen Beobachtungen für *Azotobacter* lassen sich etwa folgendermaßen zusammenfassen: Er ist ein Bodenorganismus von geringer „*competitive saprophytic ability*“. Eine gewisse Anreicherung in der Rhizosphäre tritt nur bei künstlicher Bakterisierung ein, wodurch das „*inoculum potential*“ erhöht wird. Diese Ausdrücke der pilzlichen Phytopathologie (84) lassen sich auf diesen Organismus sehr gut anwenden. Gegen den Druck der Konkurrenz vermag sich *Azotobacter* an der Wurzeloberfläche schlechter durchzusetzen als in der weiteren Rhizosphäre. Er stellt also ein typisches Beispiel dar für einen Organismus, der in der Rhizosphäre ein Maximum erreicht, dann aber zur Wurzel hin stark abnimmt. Die Abnahme mit der Jahreszeit könnte dadurch erklärt werden, daß die Wurzelexsudate in hoher Konzentration direkt eine Hemmwirkung ausüben oder daß andere Rhizosphärenorganismen durch sie gefördert werden und die Oberhand gewinnen.

Voraussetzungen für die wenigen statistisch gesicherten positiven Wirkungen der Bakterisierung auf den Ertrag (36, 231, 233, 328) sind ein geeigneter, nicht zu saurer Boden (34, 36, 57, 280), evtl. mit zusätzlicher Bewässerung (57, 192, 280), frische, an den betreffenden Boden und an Weizen adaptierte *Azoto-*

*bacterkulturen* (17, 57, 192, 280, 328, 447, 478). Rhizosphärenisolate sollen aktiver sein als andere Bodenisolat (192). Wenn man den in jedem Einzelfall erforderlichen Aufwand an Grundlagenuntersuchungen in Betracht zieht, erscheint es zweifelhaft, ob der geringe zu erwartende Ertragszuwachs die Mühe rechtfertigt. Die pauschale Bakterisierung ist ein Spiel mit dem Zufall. Auch in Rußland scheint heute der Höhepunkt der *Azotobacter*impfung überschritten zu sein.

#### β) Andere aerobe stickstofffixierende Bakterien

Nach P á n t o s (259) vermag *Bacterium parvulum* aus der Weizenrhizosphäre geringe N-Mengen zu fixieren. R o v i r a (328 und in 220) isolierte einen aktiven Stamm von *Bacillus polymyxa*, den er erfolgreich in Bakterisierungsversuchen erprobte. Nach K h u d y a k o v und V o z n y a k o v s k a y a (164, 447) sollen manche Stämme von 10 oligonitrophilen Arten von *Azotomonas*, *Mycobacterium*, *Agrobacterium radiobacter*, *Pseudomonas sinuosa*, *Ps. desmolytica*, *Ps. fluorescens*, *Ps. liquefaciens*, *Ps. zelinskii*, *Chromobacterium* und Hefearten zur Fixierung geringer N-Mengen befähigt sein.

Oligonitrophile Bakterien, die auf einem beinahe N-freien Nährboden zu wachsen vermögen, wurden allgemein häufig aus der Rhizosphäre isoliert. Schon S t a r k e y (379) stellte bei Hafer eine deutliche Anreicherung von oligonitrophilen *Radiobacter*formen fest. Unter den Isolaten aus der Weizenrhizosphäre waren 35 % (164) oder noch mehr (153) oligonitrophil.

γ) Anaerobe Stickstofffixierung durch *Clostridium pasteurianum* hat in Weizenböden möglicherweise eine viel größere Bedeutung als die durch *Azotobacter* (221), wengleich sie noch viel weniger gründlich untersucht wurde. Die Anwesenheit von *Clostridium* bei Weizen wurde bereits 1930 nachgewiesen (421). Mehr oder weniger deutliche Rhizosphäreneffekte wurden beobachtet (11, 306, 448), auch in Böden, wo *Azotobacter* kaum gefunden wurde. S t r z e l c z y k (397) bestimmte das Verhältnis der Keimzahlen von *Azotobacter* und *Clostridium* auf verschiedenen Böden in der Rhizosphäre von Weizen und Mais. Die Werte schwankten zwischen 1 : 50 und 1 : 700. Zwischen den Reihen lagen sie etwas niedriger als in der Rhizosphäre selbst. Schwankungen während der Vegetationsperiode traten dadurch auf, daß *Azotobacter* mit der Zeit abnahm, während die Zahlen von *Clostridium* im wesentlichen konstant blieben. *Clostridium* zeigte im allgemeinen wesentlich stärkere Rhizosphäreneffekte als *Azotobacter*. R o v i r a (328, in 220) führte erfolgreiche Bakterisierungsversuche durch. Die Wachstums- und Ertragssteigerungen durch die beiden Organismen an Weizen waren ungefähr gleichwertig.

#### b) Nitrifikation

Die Nitrifikation in der Wurzelregion ist wenig untersucht. *Nitrosomonas* wurde zwar regelmäßig aus Weizenrhizosphären isoliert, allerdings ohne Vergleiche mit dem Kontrollboden (421). G r ä f (103) stellte einen negativen Rhizosphäreneffekt fest, andere Autoren erhielten R/S-Werte um 1 (11, 60, 135, 146, 368). N o v o g r u d s k a y a (252) beobachtete bei Bohne, Weizen, Lein keine Stimulation, wohl aber bei Rüben u. a. Analoge Wirkungen ergaben die sterilen Wurzelpreßsäfte. M o l i n a und R o v i r a (236) beobachteten nur bei sehr jungen Mais- und Luzernepflanzen eine Stimulation der nitrifizierenden Bakterien. *Nitrosomonas* war in Flüssigkeitskulturen empfindlich gegen Wurzelexsudate,

*Nitrobacter* blieb unbeeinflusst. Mit Perkolationsversuchen stellte Úlehlová (424) in Böden mit Weizenpflanzen ungefähr viermal stärkere Nitrifikation fest als unter Gerste (keine Kontrolle!). Wenn statt mit Wasser mit  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ -Lösung perkoliert wurde, verhielten sich die damit gemessenen Werte der potentiellen Nitrifikation umgekehrt. Deutliche Stimulationseffekte für die Nitrifikation in der Weizenrhizosphäre wurden nur durch Rivière (304, 306) für die Sorte Fylgia nachgewiesen: Für die Nitritbildung nur zur Zeit der Bestockung, für die Nitratbildung von der Bestockung bis zur Ährenbildung.

#### c) Nitratreduktion und Denitrifikation

Die Prozesse der Nitratreduktion und Denitrifikation sind in der Rhizosphäre allgemein verstärkt. Deutliche Anreicherungen von nitratreduzierenden Organismen wurden auch bei Weizen festgestellt (146, 185, 368, 398) mit R/S-Werten von ca. 90 (135) bis 132 (143). Bei Hafer war die Zunahme etwas geringer: R/S ca. 5 (143, 165). Im Laufe des Jahres erhielt Rivière (306) geringere Werte bei der Keimung und bei der Ährenbildung und einen besonders starken Effekt zur Zeit der Bestockung.

Für die Nitratreduktion sind im allgemeinen kleine stäbchenförmige Bakterien verantwortlich (176, 190), die als *Pseudomonas denitrificans* und *Bacterium agile* bestimmt wurden (72, 259). Zur eigentlichen Denitrifikation (Bildung von  $\text{N}_2$ -Gas) sind *Pseudomonas fluorescens*, *Ps. denitrificans* (besonders bei Lein), und *Ps. chlorophaenae* (bes. bei Weizen) befähigt (390). Außerdem soll diese letzte Art im Bakterisierungsversuch den Ertrag von Weizen steigern, nicht den von Lein. Bei 24–27 % der Isolate aus der Maisrhizosphäre wurde Bildung von  $\text{NO}_2^-$  und bei 15 % Bildung von  $\text{N}_2$  beobachtet (448). Die umfassendste Untersuchung der Denitrifikation durch Woldendorp (472) ergab, daß in Grasland *Pseudomonas aeruginosa* u. a. spp., *Micrococcus denitrificans*, *Achromobacter* sp., *Bacillus macerans*, (in Reinkultur auch *Bacillus cereus*) aktiv an der Denitrifikation beteiligt sind. Die Stimulation durch die Wurzelexsudate erklärt Woldendorp dadurch, daß die Aminosäuren den Nitrifikanten als H-Donor dienen, und zwar unter aeroben wie anaeroben Bedingungen. Daraus wird verständlich, daß in der Erbsenrhizosphäre eine viel stärkere Denitrifikation festzustellen war als bei *Lolium*.

#### d) Ammonifikation

Allgemein wurden bei Weizen sehr starke Rhizosphäreneffekte für die Ammonifikation beobachtet (135, 143, 146, 317, 398), mit R/S-Werten von ca. 50–70. Bei Hafer dagegen waren sie geringer (R/S = 3,9). Die Leguminosen-(Peluschken-) Mikroflora verwertete Pepton viel rascher als die Hafermikroflora (12). Durch Reduktion des Lichtes wurde der Effekt stark vermindert (134). Alle 37 untersuchten Bakterienarten der Maisrhizosphäre waren zur Ammonifikation von Peptonwasser in der Lage (448). Bei Verwendung von Tyrosin-Abbau als Maß für die Ammonifikation erhielt Rivière (306) in allen Wachstumsphasen des Weizens positive Rhizosphäreneffekte; zur Zeit der Bestockung waren sie am größten (auch 284). Für die Ammonifikation aus Erbsenmehl erhielt Nilsson (249) R/S-Werte von 8–25 für Hafer und Gerste, aus Harnstoff von 7–23. Im ersten Fall waren vor allem *Flavobacterium solare* und *Arthrobacter globiformis*, im zweiten Fall *Bacterium candicans* und *Agrobacterium radiobacter* beteiligt

(72). Die Unterschiede sind wohl durch die sehr verschiedenen Substrate zu erklären.

#### e) Stickstoff-Immobilisation

Der Nitratgehalt in der Rhizosphäre ist sehr gering oder null (185, 382). Starkey (382) führte diese Erscheinung in erster Linie auf die N-Aufnahme durch Pflanzenwurzeln zurück. Nach Bartholomew und Clark (14) läßt sich die allgemein negative N-Bilanz im Rhizosphärenbereich dadurch erklären, daß die N-Immobilisation mehr als die N-Mineralisation gesteigert wird. Nach Goring und Clark (102) betrug die Bilanz des mineralisierten Stickstoffs unter Weizen  $\frac{2}{3}$  von der unter Brache. Der Immobilisationseffekt war mit dem Wurzelgewicht und dem Bakteriengehalt des Bodens korreliert. Die mikrobielle N-Immobilisation wirkt sich besonders in einem stickstoffarmen Boden aus, wo Pflanzenreste und Wurzelexsudate zur Zehrung beitragen, während in einem N-reichen Boden für die Versorgung der Pflanze ebenso wie für die Mikroorganismen genügend Stickstoff zur Verfügung steht, und auch mehr stickstoffhaltige Substanzen exsudiert werden. Damit wurde auch die Tatsache erklärt, daß bei steigender Zugabe von radioaktiv markiertem Ammoniumsalz zu Sudangras die Aufnahme von nicht markiertem N aus dem Boden anstieg (197).

### 3. Phosphorkreislauf,

#### Lösung schwerlöslicher Phosphorverbindungen

Unter sterilen Bedingungen kann eine Pflanze grundsätzlich anorganische Phosphate lösen und aufnehmen, während sie zur Aufschließung organischer Phosphorverbindungen auf die Mitwirkung von Mikroorganismen angewiesen ist, da die Wurzeln nur sehr geringe Mengen von Phosphatase absondern (294). Beide Prozesse können durch Mikroorganismen ausgeführt werden, sie sind jedoch in ihrer Natur weitgehend verschieden und werden zum Teil auch von verschiedenen Organismen übernommen. Sarić (in 220) fand für beide Prozesse positive Rhizosphäreneffekte bei Weizen, viel höhere aber für die Auflösung organischer Phosphate. Diese Beobachtung entspricht weitgehend auch der anderer Autoren. Im Laufe der Vegetationsperiode war ein Ansteigen der Keimzahlen der aktiven Organismen erkennbar.

a) Die Lösung mineralischer Phosphate ist stark abhängig von dem untersuchten Substrat. Die Unterschiede zwischen verschiedenen Mineralien wurden besonders von Louw und Webley (209) betont; namentlich verhalten sich künstliche Präzipitate anders als natürliche schwerlösliche Mineralien, die auch als Dünger verwendet werden und daher vor allem von Interesse sind. Deshalb wurde eine eigene Technik mit feiner Dispersion gemahlener Phosphate in Agar entwickelt.

Am häufigsten wurde  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  untersucht, das relativ leicht gelöst wird. 19 % der von Maiswurzeln isolierten Arten konnten dieses Phosphat angreifen (448). In verschiedenen Rhizosphären sind phosphatlösende Organismen angereichert vom Typ des *Pseudomonas calcis* (289) oder *Agrobacterium radiobacter*, *Micrococcus radiatus* und *Flavobacterium aurantiacum* (422). Ferner kann Calcium-Phosphat durch *Bacillus megaterium*, *Escherichia freundii*, *E. intermedia* und *Bacillus circulans* angegriffen werden (406). Nach Katznelson et al. (134, 138) waren unter den Isolaten aus der Rhizosphäre und Rhizoplane ca.

35 % aktiv (im Kontrollboden ca. 40 %). Das indifferente R/S-Verhältnis bedeutet trotzdem eine absolute Steigerung des Keimgehalts. Ein positiver Rhizosphäreneffekt für die Prozentwerte wurde bei Gerste, ein negativer bei Hafer (auch 255) festgestellt. Außerdem erwiesen sich nach K a t z n e l s o n et al. (134, 138) 16 % der Wurzelpilze aktiv (besonders *Penicillium* und *Rhizopus*). K ö n i g (172) beobachtete chemotropes Verhalten von Pilzen gegenüber verschiedenen Rohphosphaten, in der Rhizosphäre aber weniger ausgeprägt als im Boden.

Die Aufschließung verschiedener phosphorhaltiger Substrate wurde durch G e r r e t s e n (95) untersucht. Der Zusatz von Bodenmikroorganismen ergab eine starke Stimulation des Haferwachstums (gegenüber der sterilen Kontrolle) bei Verwendung von Knochenmehl und in geringerem Maße bei  $\text{CaH}_2\text{PO}_4$ . In Sterilkultur vermochten jedoch auch die Wurzeln diese Substrate schwach anzugreifen. Marokkanische und algerische Rohphosphate wurden durch Mikroorganismen nicht gelöst und waren deshalb unwirksam. Phosphatlösung ist weitgehend von einer Reduktion des pH-Wertes in der Rhizosphäre abhängig. Es wurde aber nur bei der Gabe von Knochenmehl in der Rhizosphäre eine Abnahme um 0,5 pH-Einheiten beobachtet. Apatit wurde nach Untersuchungen von S p e r b e r (376, 377) und U a r o v a (422) ziemlich leicht angegriffen; bei Weizen wurden für die aktiven Organismen R/S-Werte von ca. 44 gefunden. 26 % der Wurzelisolate waren aktiv, aber nicht alle isolierten Säurebildner (Bildung von Milch-, Glykol-, Zitronen- und Bernsteinsäure). Säurebildung läßt sich leicht an Aufhellungszonen von fein gemahlenem  $\text{CaCO}_3$  im Agar erkennen (209).

L o u w und W e b l e y (209, 210) erweiterten die Reihe der untersuchten Mineralien: Superphosphat und Dicalciumphosphat waren gut verwertbar, Gafsa-Phosphat sehr schwach, Variszit, Strengit und Taranakit nicht. Bei den aktiven Bakterien in der Haferrhizosphäre handelte es sich vor allem um pleomorphe Formen vom Typ *Corynebacterium* und *Mycobacterium*. Die aktiven Stämme bildeten allgemein Milchsäure, und einzelne auch  $\beta$ -Ketoglukonsäure, durch deren chelierende Wirkung auf die Kationen auch schwerer lösliche Phosphor-Verbindungen aufgeschlossen werden.

Die Rhizosphärenwirkung der Phosphordüngung ist oft eine indirekte: Stimulation des Pflanzenwachstums (Hafer) bewirkt vermehrte Wurzelabscheidungen und Stimulation der Rhizosphärenflora (209).

#### b) Lösung organischer Phosphate :

Nukleinsäure wurde von 13 von 41 untersuchten Bakterienarten der Weizenrhizosphäre verwertet, namentlich den wichtigsten Arten von *Pseudomonas*, *Agrobacterium* und *Chromobacterium* (164). Glycerophosphat wurde leichter angegriffen als Nukleinsäure (249). Bei Hafer wurde eine Anreicherung aktiver Organismen festgestellt (255). N a u m o v a (246) untersuchte auch den Aufschluß dieser beiden Substanzen und von Phytin, Lecithin und Huminsäure. Besondere Aktivität zeigten *Pseudomonas fluorescens*, *Ps. herbicola* u. a. und *Bacillus megaterium* var. *phosphaticum*, die in der Rhizosphäre angereichert waren. Bei 1 Monat altem Weizen waren 17 % der Isolate aktiv, der R/S-Wert betrug 15. Diese Bakterien bildeten außerdem Wuchsstoffe. In Schwarzerde waren die Phosphatasebildner nur etwas weniger zahlreich als die Ammonifikanten (48); in der Rhizosphäre von Weizen und anderen Pflanzen, besonders Mais, waren sie stark angereichert. Zusätzliche NPK-Düngung hatte geringen Einfluß.

Seit 1940 wurden in Rußland intensive Versuche zur Bakterisierung mit Phosphatbakterien, namentlich *Bacillus megaterium* var. *phosphaticum* („Phosphobakterin“) durchgeführt (57). *Pseudomonas* oder *Achromobacter* spp. sind möglicherweise noch günstiger (57, 241), ferner *Micrococcus*, *Chromobacterium* oder *Agrobacterium radiobacter* (422). Durch Phosphobakterin wurden maximale Ertragssteigerungen von 17 % aus dem Schwarzerdegebiet gemeldet (246), wo besonders viel organisch gebundene Phosphate im Boden vorhanden sind. Durch wiederholte Passagen über Wirtspflanzen wurden bestimmte Bakterienstämme an Weizen, Mais, Luzerne und Klee adaptiert. Versuche mit einem russischen Stamm von Phosphobakterin und radioaktiv markierten P-Verbindungen ergaben mit gleichzeitiger Stallmistdüngung eine deutliche und signifikante Verbesserung der P-Versorgung des Weizens (403), wenn der Phosphor in Form von Knochenmehl zugegeben wurde. Trotzdem wird die Phosphobakterinbehandlung sehr skeptisch beurteilt, sobald Versuche in größerem Rahmen und mit statistischer Auswertung durchgeführt werden (233, 374). Nur in  $\frac{1}{3}$  aller Fälle ergaben sich positive Wirkungen.

Noch ungünstiger wird die Bakterisierung mit silikat-auflösenden Bakterien beurteilt, deren Wirkung auf der Freisetzung von K aus schwerlöslichen Verbindungen beruhen soll (57). Durch Bakterisierung mit „AMB“ (Autochthone Mikroflora B), einem Mischpräparat, das die Mineralisation organischer Dünger beschleunigen soll (230), wurden in Rußland beträchtliche Ertragssteigerungen erzielt.

## B. Wirkstoffproduktion

### 1. Wuchsstoffproduktion

Die Bildung bestimmter Wuchsstoffe durch Rhizosphärenbakterien *in vitro* wurde mehrfach untersucht. Die hier darzustellenden Leistungen von Rhizosphärenbakterien stellen nur einen kleinen Bruchteil der Kenntnisse dar, die insgesamt für Bakterien verfügbar sind.

Nach K r a s i l' n i k o v (177, 181, 189) sind steril kultivierte Weizenwurzeln auxoheterotroph, sobald sie vom Sproß getrennt sind, werden aber durch Filtrate von *Azotobacter vinelandii* und *Pseudomonas aurantiaca* im Wachstum stimuliert. Nach R e m p e und K a l t a g o v a (303) hatten die Organismen mit der besten Wuchsstoffproduktion (Pantothensäure, Thiamin, Pyridoxin, Biotin, Nikotinsäure) auch die günstigste Wirkung auf steril aufgezoogene Haferpflanzen, indem sie Chlorophyllgehalt, N-Gehalt, Aminosäuregehalt und Ertrag steigerten. Der Anteil von Wuchsstoffproduzenten in der Weizenrhizosphäre wurde von C o o k und L o c h h e a d (56) mit 79,9 % bestimmt, 88 % an der Wurzeloberfläche, 37,4 % im Kontrollboden. Für die Ausscheidung von B-Vitaminen waren im allgemeinen aminosäurebedürftige Bakterien verantwortlich. Neben Vertretern von *Pseudomonas* (*Ps. sinuosa*, *fluorescens*, *desmolytica*) waren vor allem auch sporulierende Arten, besonders *Bacillus megaterium*, an der Wuchsstoffbildung beteiligt (108, 164). Wuchsstoffbildung durch *Azotobacter* wird unten (Seite 51 f.) besprochen.

Im einzelnen wurde die Bildung folgender Wuchsstoffe bei bestimmten Organismen der Weizenrhizosphäre festgestellt:

Thiamin wird am häufigsten gebildet, besonders durch *Pseudomonas*arten (*Ps. aurantiaca*, *Ps. sinuosa*) und *Agrobacterium radiobacter* (352, 365, 370, 372).

Riboflavin durch *Ps. fluorescens* und besonders *Agrobacterium radiobacter* (262).

Pantothensäure durch *Pseudomonas sinuosa*, *Ps. aurantiaca*, *Mycobacterium filiforme* u. a. (87, 365, 370).

Nicotinsäure besonders durch *Ps. fluorescens*, ferner *Ps. chrysea* und *Ps. pictorum* (87, 365, 370).

Pyridoxin durch *Ps. fluorescens*, *Ps. sinuosa* u. a., und besonders durch *Bacterium candidans* (87, 262, 370).

Vitamin B<sub>12</sub> durch *Ps. sinuosa*, *Ps. aurantiaca*, *Agrobacterium radiobacter* u. a. (365, 370, 404, 407).

Biotin besonders durch *Ps. fluorescens* und *Agrobacterium radiobacter* (87, 262, 365, 370, 372).

Indolessigsäure (IES) besonders durch 6 Arten von *Pseudomonas* (364, 370). Die Produktion wird durch Tryptophan ermöglicht oder gesteigert. Nach den Untersuchungen von Rivière (309, 310, 311) sind *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Alcaligenes*, *Flavobacterium*, *Bacillus megaterium* (auch 370), *B. brevis*, *Arthrobacter*, *Mycococcus*, *Nocardia* und in geringem Maße *Azotobacter* an der Heteroauxinbildung beteiligt, insgesamt ca. 20 % der isolierten Stämme, vor allem wachsstoffbedürftige Vertreter der Ernährungsgruppe YS. Zarnescu (476) fand auch bei *Ps. fluorescens*, *Actinomyces griseus* und *A. violaceus* IES-Bildung; die Fähigkeit ist mehr oder weniger stammspezifisch.

Gibberellinsäure wird nach Rivière (309, 310, 311) durch *Alcaligenes*, *Achromobacter*, *Flavobacterium*, *Bacillus brevis* und *Nocardia* sp. gebildet, nach Zarnescu (476) durch *Bacillus cereus* und *Ps. aeruginosa*.

Unter natürlichen Bedingungen werden Wachstoffsproduzenten in der Rhizosphäre durch die Wurzelexsudate stark angereichert, besonders zur Zeit des Schossens (372). Der Effekt läßt sich durch künstliche Bakterisierung noch weiter steigern. Für die Saatgutbehandlung werden besonders *Pseudomonas sinuosa* und andere Arten empfohlen (87, 370), die eine Ertragssteigerung von 6–18 % bewirken sollen. Nach Cooper (57) wurde durch Impfung mit *Pseudomonas fluorescens* der Weizenерtrag ebenso stark gesteigert wie durch *Azotobacter*, ähnliche Wirkung erzielte auch *Ps. sinuosa*. Dagegen erwies sich *Ps. fluorescens* bei Hafer unwirksam, während *Mycobacterium phlei* Wurzelwachstum und Ertrag von Hafer und Hirse steigerte (449). Auch mit *Bacillus mesentericus* sollen sich Ertragssteigerungen von 20–25 % erzielen lassen (108, 164).

Rivière (312) untersuchte außerdem den mikrobiellen Abbau von Indolessigsäure im Boden und fand, daß aminosäurebedürftige Organismen: *Agrobacterium radiobacter*, *Pseudomonas* spp., *Aerobacter* und sporulierende Formen: *Bacillus brevis*, *B. coagulans*, *B. subtilis*, sowie *Nocardia alba* und *Streptomyces* dazu befähigt waren. Gegenüber 18,5 % IES-produzierenden Stämmen stellte er bei 31,5 % IES-Abbau fest. Von diesen waren allerdings einige auch zu einer schwachen IES-Synthese befähigt. Trotz gegenteiligen Anscheins dürfte die Bilanz zwischen bakterieller IES-Synthese und -abbau etwas positiv ausfallen (312).



Nach allgemeiner Ansicht ist die Ausbildung einer wuchsstoffbildenden Mikrobenpopulation durch die Wurzelexsudate in der Rhizosphäre von primärer Bedeutung in der Vielfalt der stofflichen Wechselbeziehungen (Abb. 1 ausgezogene Pfeile). Durch Bakterisierung könnte eine gewisse Beschleunigung in dieser Entwicklung eintreten. In dem Schema der Abb. 1 kann sich nur IES in beiden Richtungen der ausgezogenen Pfeile bewegen.

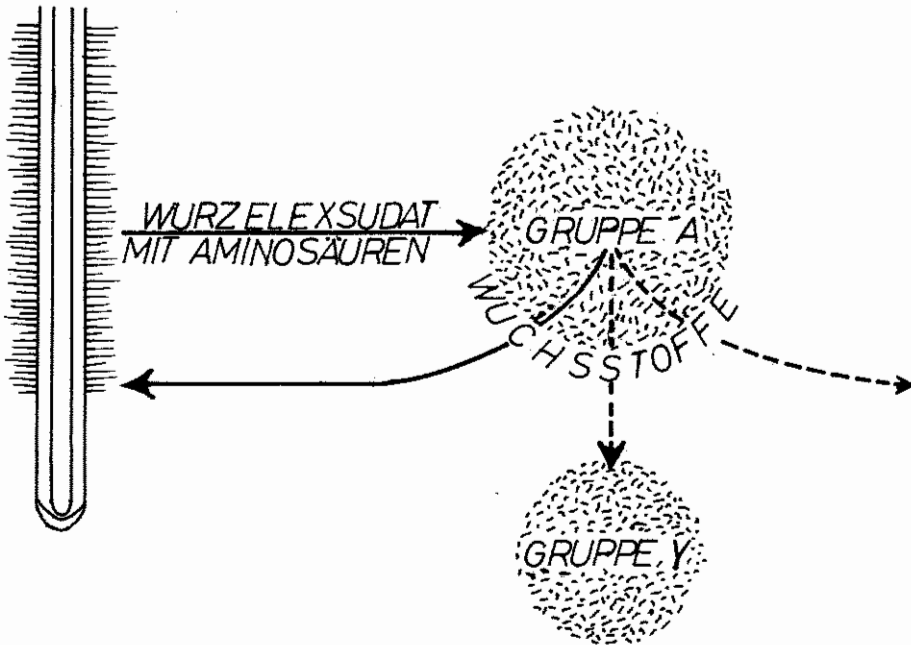


Abb. 1

## 2. Antibioticum- und Toxin-Bildung

Actinomyceten spielen als Antibioticum-Bildner die größte Rolle (s. Seite 39, 54), an zweiter Stelle stehen Pilze, vor allem Arten der Gattung *Penicillium*. Eine Zusammenfassung darüber gibt Krasil'nikov (183). Von den untersuchten Rhizosphärenstämmen von *Penicillium* waren 8,8 % gegen 9 Testbakterien aktiv (26). Aktive Rhizosphären- und Bodenisolat besaßen verschiedene Wirkungsspektren.

Samtsevich und Borisova (337) wiesen die Anreicherung gasförmiger Hemmstoffe im Boden nach, die das Auflaufen und Wachstum von Winterweizen und auch *Azotobacter* hemmten. Durch Zusatz von 1 % Saccharose wurde dieser Effekt zusätzlich gesteigert. Daraus ergibt sich auch eine mikrobiologische Begründung für die Notwendigkeit des Pflügens.

Die Bildung von Antibiotica im Boden kann durch Impfung mit aktiven Stämmen etwas gesteigert werden, in sterilisiertem Boden stärker als in insterilem (für Weizenwurzeln: 202).

## VIII. Einflüsse der Rhizosphärenorganismen auf den Weizen

Wurzeln können sehr große Moleküle aufnehmen. Als Extrem fanden McLaren et al. (215), daß radioaktiv markiertes Lysozym, Hämoglobin und Ribonuklease aufgenommen wurden, und zwar im sauren Bereich unterhalb des isoelektrischen Punktes, was als Ionenaustauschmechanismus interpretiert wird. Andere Moleküle können frei eindringen („free space“-Mechanismus). Burström (37) spricht von Pinocytose gegenüber Stoffen bis zu einem Molekulargewicht von 600. Die Pflanze kann also auf sehr verschiedene Weise durch mikrobielle Produkte beeinflußt werden. Zusammenfassungen finden sich bei Clark (54) und Trollenier (417).

A. Einflüsse von Mikroorganismen auf die mineralische Pflanzenernährung wurden von Norman (250), Wadleigh (454), Nicholas (245) und Krasil'nikov (186) diskutiert. Durch die Isotopentechnik öffnen sich neue Möglichkeiten für die Untersuchung. Besonders betont wird die Bedeutung chelierender Verbindungen mikrobiellen Ursprungs, die die Aufnahme von Spurenelementen u. a. ermöglichen. Mikroorganismen können insbesondere bei Mangelnährstoffen eine starke Konkurrenz für die Pflanze bedeuten, umgekehrt tragen sie durch Mineralisierung organischer Verbindungen und Aufschließung von Mineralien zur verbesserten Ernährung bei.

Die Aufnahme von N- und P-Verbindungen aus dem Nährsubstrat ist im allgemeinen bei Sterilkultur wesentlich geringer als bei Zusatz verschiedener Bakterien (186). Radioaktives Phosphat ( $K_2HPO_4$ ) wurde zuerst durch die Rhizosphärenorganismen aufgenommen und dann zu verschiedenen Zeitpunkten von der Pflanze übernommen (363). Bakterisierung mit *Bacillus megaterium*, *B. glutinosus* oder *Pseudomonas sinuosa* erhöhte den P-Gehalt in den vegetativen Teilen und im Korn und verhinderte die teilweise „Retrogradation“ der wasserlöslichen Phosphate in unlösliche Formen im Boden. Der Schwefelgehalt in den oberirdischen Pflanzenteilen wurde durch Bakterisierung mit *Pseudomonas aurantiaca* und markiertem  $Na_2SO_4$  gesteigert (351).

### B. Wuchsstoffwirkungen

Das allgemein geförderte Wachstum von Hafer oder Weizen nach Zusatz einer gemischten Mikroflora im Vergleich mit einer völlig sterilen Kultur (19, 124, 301, 302) kann sehr verschiedene Ursachen haben: Wuchsstoffwirkung, verbesserte Nährstoffaufnahme oder auch Entfernung überschüssiger von Wurzeln ausgeschiedener Indoleessigsäure. Die Analyse der Wirkung einzelner Organismen ist außerordentlich schwierig. Alle Testverfahren ergeben unter künstlichen Bedingungen unweigerlich ein einseitiges Bild. Die Ergebnisse hängen in sehr hohem Maße von der verwendeten Versuchsanordnung ab: Am genauesten reproduzierbar sind Infektionen einer sterilen Pflanze mit einer Reinkultur oder die Behandlung von Pflanzen mit Kulturfiltraten. In beiden Fällen spielen Pflanzenalter und Ernährung des Pilzes eine entscheidende Rolle. In Reinkulturen gedeihen Bakterien und Pilze im allgemeinen viel üppiger als im Boden und vermögen reichlich Stoffwechselprodukte zu bilden, die oft hemmende Wirkung haben. Unter

diesen künstlichen Bedingungen fallen die Konkurrenzeffekte weg, die normalerweise stabile, gegen übermäßige Entwicklung einzelner Arten abgepufferte Bedingungen schaffen. Für Versuche mit Kulturfiltraten gibt es keine verlässliche Kontrollanordnung, da unverbrauchte Nährlösung als Kontrolle ebenso wenig geeignet ist wie Wasser.

Schon nach kurzfristiger Einwirkung von Kulturfiltraten wies Stille (393) bei jungen Weizenpflanzen Schädigungen mit Tetrazoliumchlorid nach. Bei Verwendung von Kulturfiltraten zeigt sich häufig eine konzentrationsbedingte Wirkungsumkehr: Wenn man die Testlösung fortschreitend verdünnt, schlägt die anfängliche starke Hemmung bei etwa 1:400 – 1:1000 in eine Förderung um (302, 416, 476 u. a.). Die Impfung mit einer lebenden Kultur kann aber auch wirksamer sein als das bloße Filtrat (281).

Den natürlichen Verhältnissen kommt man durch Bakterisierung des Saatgutes oder Bodens oder durch die in der Phytopathologie gebräuchlichen Anreicherungskulturen eines zu untersuchenden Pilzes in insterilem Boden näher (360). Am einfachsten wird ein Agarscheibchen mit dem Testpilz unter einen keimenden Samen gelegt (467). Mit solchen Methoden werden allerdings sehr unregelmäßige Ergebnisse erzielt (64, ders. in 220).

Die vielfach beobachteten Förderwirkungen durch Bakterien, wie *Agrobacterium radiobacter*, *Flavobacterium solare*, *Bacterium parvulum*, *B. agile* (259, 260), *Pseudomonas* spp., *Bacterium album*, *Rhizobium* spp., manche Actinomyceten (185, 369) und Pilze wird meist auf die Bildung von Wuchsstoffen zurückgeführt (s. oben, Seite 47 f.)

Außer dem Wachstum wird auch der Gehalt an Aminosäuren, Chlorophyll, Vitaminen und Fermenten durch Wuchsstoffe gesteigert (302). Das genaue Verhältnis zwischen Wuchsstoffwirkung und der Wirkung über verbesserte Nährstoffversorgung durch Mikroorganismen ist unbekannt.

Durch Indoleessigsäure und Thiamin wurde auch bei Weizen (291) Stauchung der Primärwurzeln festgestellt. Manche Autoren beobachteten in geschlossenen Kultursystemen Erscheinungen der Selbstvergiftung von Pflanzen (347), besonders unter sterilen Bedingungen (67, 300). Es wäre denkbar, daß diese Erscheinungen auf IES-Ausscheidungen zurückzuführen sind, die normalerweise sofort durch Mikroorganismen abgebaut werden. Eliasson (67) beobachtete eine Compensation solcher Hemmwirkungen durch Holzkohle oder Antiauxine.

Es kann angenommen werden, daß der Wuchsstoffgehalt unter natürlichen Bedingungen durch mikrobielle Wechselwirkungen auf einem so niedrigen Niveau gehalten wird, daß starke morphogenetische Einflüsse nicht auftreten.

Als Wuchsstoffwirkung werden heute auch die Förderungen des Weizenwachstums durch *Azotobacter* angesehen. Selbst wenn die Keimzahlen der weitgehend unbekannteren Aktivität der N-Fixierung im Boden entsprechen, könnten die geringen beobachteten Populationen nie allein für den Ausgleich der N-Bilanz verantwortlich sein (17, 221). Stämme, die reichlich IES, Thiamin, Pantothenensäure und Vitamin B<sub>12</sub> produzieren, erwiesen sich bei der Saatgutimpfung auch besonders wirksam (17, 57, 86, 234, 287, 435). Durch IES ließe sich auch der Gegensatz zwischen Förderung des Sproßwachstums und gleichzeitiger Hemmung des Wurzelwachstums (177, 189) erklären. Eine Folge von Wuchsstoffen dürfte der beobachtete Entwicklungsvorsprung bei beimpftem Weizen von ca.

einer Woche sein (328). Es ist allerdings nicht einwandfrei bewiesen, daß die durch *Azotobacter* + Volldüngung erzielten starken Vitaminzunahmen im Boden (Biotin  $\rangle$  Pyridoxin  $\rangle$  Thiamin) und anschließend in jungen Haferpflanzen (Thiamin und Pyridoxin  $\rangle$  Biotin) (89) ausschließlich auf *Azotobacter* zurückzuführen sind.

Außerdem wurden immer wieder günstige Wirkungen festgestellt an Weizen, der durch Schadpilze besonders gefährdet ist (17, 35, 232). Dabei kommen direkte antagonistische Wirkungen auf diese Schadpilze kaum in Betracht.

Damit setzt sich heute allgemein die Erkenntnis durch, daß *Azotobacter* nicht eine andere Düngung ersetzen kann (234 u. a.). Im Gegenteil wird die Impfung bei zusätzlicher organischer und Mineraldüngung besonders wirksam (35, 71, 221, 232, 280). Auch Kombinationen mit anderen Bakterien, besonders *Clostridium pasteurianum* (57, 328, 445), Phosphobakterin (57, 233, 405, 447; meist nicht statistisch gesicherte Effekte!) und anderen Bakterien (432) werden in vermehrtem Maße versucht. Wenn die günstige Wirkung vor allem auf Wuchsstoffen beruht, müßte dieser Effekt durch andere Arten, die mehr Wuchsstoffe bilden und sich in der Rhizosphäre besser behaupten, leichter zu erzielen sein (57, 62, 369, 370). Deshalb wurde solchen Wuchsstoffbildnern in diesem Bericht auch besonders viel Platz eingeräumt.

### C. Antibiotische Wirkungen

Ein Großteil der untersuchten Antibiotica wird durch Pflanzen gut aufgenommen. Penicillin wird im Boden sehr schnell abgebaut und gelangt deshalb nur zu einem geringen Teil in die Wurzeln (185), auch Streptomycin kann nicht in vollem Maße aufgenommen werden. Außer diesen beiden bekanntesten Antibiotica werden Grisein, Aureomycin, Terramycin, Globisporin durch Weizenpflanzen aus dem Boden gut aufgenommen, dagegen Subtilin, Mycetin, Gramacidin mäßig, wovon die letzten beiden für Weizen toxisch sind (185). Eine Reihe von Polypeptidantibiotica wird ebenfalls gut aufgenommen (251). Antibioticumaufnahme läßt sich bei Flüssigkeitskulturen, bei Kultur auf festem Substrat mit Zugabe der reinen Wirkstoffe und auch mit Zugabe der entsprechenden antibiotischen Organismen beobachten. Wright (473) stellte bei Senf, Weizen und Erbsen, deren Samen sie mit *Trichoderma viride*, *Penicillium frequentans*, *P. gladioli* beimpft hatte, wenige Tage nach der Aussaat einen gewissen Gehalt der entsprechenden Antibiotica in den Blättern fest. Mit Actinomyceten gelang ihr kein entsprechender Nachweis. Bei reichlichem Vorkommen von *Trichoderma viride* im Boden konnte Gliotoxin auch ohne künstliche Anreicherung in Erbsenpflanzen nachgewiesen werden.

Die Wirksamkeit von Antibiotica bei Blattspritzung wurde von Vraný und Macura (452) untersucht. Streptomycin, Aureomycin und Chloramphenicol wurden leicht aufgenommen, da die Blätter weniger antibioticum-empfindlich sind als die Wurzeln. Besonders Aureomycin hemmte das Weizenwachstum. Die anschließend zu beobachtende Reduktion des Bakteriengehalts in der Rhizosphäre war nicht mit der des Pflanzenwachstums korreliert. Der Pilzgehalt wurde jedoch durch Aureomycin und besonders durch Chloramphenicol wesentlich gesteigert.

Die Mechanismen der toxischen Wirkung von Antibiotica auf die Pflanze sind noch wenig bekannt. Streptomycin erzeugt Chlorose, die ebenso auch durch manche *Streptomyces*stämme direkt erzeugt werden kann (183, 185); toxisch sind außerdem besonders Clavacin und Griseofulvin bei Konzentrationen über 5 µg/ml (395).

Einige Polypeptidantibiotica, die das Wurzelwachstum hemmen, bewirken eine Schädigung der Plasmagrenzschicht und damit eine Erhöhung der Permeabilität (251). Durch Beimpfung mit *Penicillium cyclopium*, *Bacillus subtilis*, *Actinomyces griseus* soll der Vitamingehalt des Weizens abnehmen (187). Starke Hemmwirkungen, besonders Keimhemmung, soll außerdem auch von *Pseudomonas fluorescens* und *Ps. aeruginosa* und manchen sporulierenden Bakterien, wie *B. mesentericus* und *B. subtilis* (A f r i k y a n, zitiert nach 185) ausgehen, deren chemische Grundlagen noch nicht genug bekannt sind.

Auf eine Anreicherung von Antibiotica in der Rhizosphäre wurden auch nachteilige Wirkungen allzu großer Saatedichte auf die Wurzelmikroflora zurückgeführt. Die Flüssigkeit einer insterilen Weizenkultur reduzierte das Weizenwachstum in Sandkultur (265).

Bei vielen Pilzen sind schädigende Wirkungen auf Weizen bekannt. Nach S i m m o n d s und L e d i n g h a m (360) waren außer einigen bekannten Schadpilzen folgende Arten wirksam: *Coniothyrium* sp., *Colletotrichum* sp., *Cylindrocarpon* sp., *Gliocladium roseum*, *Trichoderma hamatum* und *Stemphylium* sp. Nach D o m s c h (64, und in 220) wurden Weizenpflanzen durch *Trichothecium roseum* (kein eigentlicher Bodenpilz) > *Stachybotrys chartarum* > *Mortierella ramanniana* > *Penicillium expansum* gehemmt. Förderwirkungen wurden dagegen für *Aspergillus fumigatus*, *Coniothyrium fuckelii*, *Penicillium chrysogenum*, *Pyrenochaeta* und *Phoma* spp., *Mortierella* spp. und *Hormiactis candida* angegeben.

Größtes Interesse erregen immer die Gattungen *Fusarium* als mehr oder weniger pathogen und *Penicillium* als Produzenten von Antibiotica. Bei *Fusarium* wurden sehr unterschiedliche Wirkungen festgestellt: Im Bodenversuch Indifferenz oder Förderung (87), wobei die Wirkung stark von der Bodenfeuchtigkeit abhing; bei 45 % relativer Wasserkapazität war die Wirkung günstiger als bei 60 oder 80 %. Umfangreiche Versuche wurden von B i l a i (24, 25) durchgeführt. Kulturfiltrate erwiesen sich dabei allgemein schädlich, Saatgutimpfung hatte unterschiedliche Ergebnisse: Starke Förderwirkungen gingen von *Fusarium culmorum*, *F. avenaceum* und *F. sporotrichiella* aus, Ertragsdepressionen verursachte *F. moniliforme*. Diese letzte Art zeigte dagegen eine Stimulation des Sproßwachstums (353). Im Reinkulturversuch verursachten die untersuchten *Fusarium*arten ebenso wie *Cylindrocarpon* spp. starke Schäden an sterilen Weizenpflanzen (D o m s c h in 220). Besonders in diesen Fällen sind die äußeren Bedingungen von entscheidender Bedeutung. *Fusarium culmorum* ist teilweise ein eindeutiger Schadpilz von Weizen, andererseits kann es einen Schutz gegen das Eindringen anderer Pathogene bilden (470), woraus auch die von B i l a i zitierten Befunde verständlich werden.

Bei *Penicillium* verhalten sich verschiedene Arten offenbar sehr unterschiedlich. Förderwirkungen wurden u. a. festgestellt bei *Penicillium lanosum*, *P. frequentans*, *P. thomii*, *P. spinulosum* (285), starke Hemmwirkungen bei *P. cyclopium*, *P. janthinellum*, *P. nigricans*, *P. purpurogenum* (227–229). Diese letzten Arten sollen für die „Toxizität“ mancher Böden verantwortlich sein.

Förderwirkungen wurden ferner beobachtet bei *Cladosporium* spp. (98, 99, 100, 285), *Paecilomyces marquandii* (285) und *Chaetomium* sp. (467), während für *Mocur* sp. und *Alternaria tenuis* Schadwirkungen festgestellt wurden (98, 416).

Die Grenze zwischen pathogenen Arten und harmlosen Saprophyten ist nicht scharf zu ziehen (64); ebenso kann auch die Wirkung von Antibiotica nicht scharf von anderen Schädwirkungen abgegrenzt werden.

Es ist schwierig, die Wirkungen von Einzelarten auf natürliche Verhältnisse zu übertragen. D o m s c h (64) versuchte, die Bilanz von Hemm- und Förderwirkungen durch Addition der logarithmierten Einzelwirkungen zu errechnen und erhielt damit für eine Gesamtpopulation ziemlich indifferente Werte.

#### D. Schutz gegen Pathogene

Beim Testen der Wirkung von Pilzen wird durch künstliche Infektion das „*inoculum potential*“ des Pilzes erhöht oder durch Sterilisation des Bodens die Konkurrenz der saprophytischen Bodenflora ausgeschaltet. Aus dem gewaltigen Effekt dieser künstlichen Maßnahmen wird die unter natürlichen Verhältnissen herrschende Pufferwirkung der Mikrobenpopulation deutlich.

Viele Hemmwirkungen von antibiotisch aktiven Pilzen gegenüber pathogenen Pilzen sind bekannt: Nach den klassischen Untersuchungen von S a n f o r d und B r o a d f o o t (340) ließ sich der Befall von *Ophiobolus* unterdrücken durch Kulturen oder Filtrate verschiedener Bakterien, Actinomyceten und Pilze, die von Weizenwurzeln isoliert worden waren. Besonders aktiv waren u. a. *Fusarium culmorum*, *Helminthosporium sativum*, *Sclerotinia sp.*, *Bacillus megaterium* und viele andere Bakterien und Actinomyceten. Ähnliche Befunde erhielt L a l (195). Zur Hemmung dieses überaus empfindlichen Pilzes sind im allgemeinen keine spezifischen antibiotischen Fähigkeiten erforderlich (470). H e n r y (116) beobachtete außerdem eine strenge Temperaturabhängigkeit dieser Wechselbeziehungen: In insterilem Boden nahm die Schädwirkung von *Ophiobolus* mit steigender Temperatur stetig ab, in sterilem, also in *Ophiobolus*-Reinkultur, dagegen zu.

Nach S a n f o r d und C o r m a c k (341) reduzierte eine ganze Reihe von Pilzen (*Penicillium spp.*, *Trichoderma viride*, *Absidia glauca*, *Aspergillus nidulans*) und Actinomyceten die Pathogenität von *Helminthosporium sativum*; ferner *Phoma humicola*, *Trichoderma viride*, *Myrothecium verrucaria* (39), sowie *Epicoccum nigrum* und *Alternaria tenuissima* aus der Samenflora (58). Von den getesteten Actinomycetenstämmen waren ca. 50% gegen *Helminthosporium* antagonistisch, davon  $\frac{1}{3}$  sehr stark (274). S t e v e n s o n (391) isolierte 10 Actinomycetenstämmen, die gegen *Helminthosporium sativum* und *Fusarium culmorum* einen wirksamen Schutz ausübten. In chinesischen Untersuchungen (474) erwies sich ein antibiotischer *Streptomyces*-Stamm (Nr. 5406) als guter Kolonisator der Rhizosphäre, wo er sich entlang den Wurzeln ausbreitete und über 8 Monate nach der Impfung zu überdauern vermochte. Er wurde erfolgreich zur Saatgutimpfung verwendet. In Indien wurden für einen *Streptomyces sp.*, der gegen *Helminthosporium sativum* antagonistisch wirkte, bei Mais in sterilisiertem und insterilem Boden nach 30 und 60 Tagen R/S-Werte von ca. 3 beobachtet (293).

Gegen *Fusarium culmorum* erwiesen sich 3 Pilzarten unter 136 wirksam (362): *Acremonium sp.*, *Gliocladium fimbriatum* und *Phialophora sp.*, desgleichen auch die gesamte Pilzflora im Vergleich mit sterilem Boden. R e h m (297) verwendete erfolgreich antibiotische Kulturen der *Streptomyces-olivaceus*-Gruppe als Schutz gegen *Fusarium nivale* und weniger erfolgreich gegen *Fusarium culmorum* bei Roggen.

Bei verschiedenen Kombinationen von Erregern von Getreidefußkrankheiten beobachtete Z o g g (479) alle Möglichkeiten der Summation, Indifferenz und vor allem gegenseitiger Reduktion der Wirkung.

Mykolytische Bakterien können für die biologische Bekämpfung von Fusarien wertvoll werden, deren dauerhaften Chlamydosporen im Boden durch Fungizide und Antibiotica sonst kaum beizukommen ist. Bereits K h u d y a k o v (163) und N o v o g r u d s k i (253) berichten über Erfolge der Bakterisierung mit mykolytischen Bakterien zur Bekämpfung von *Fusarium graminearum*. K r a s i l ' n i k o v (188) empfiehlt als Impfgut einen bakterienpräparierten Torf. Der Gehalt des Bodens an mykolytischen Organismen läßt sich besonders durch den Anbau von Leguminosen steigern, während er unter Baumwolle und Weizen reduziert wird (185, 188).

## IX. Künstliche Beeinflussung der Mikrobenpopulation im Wurzelbereich des Weizens

### A. Ungezielte Beeinflussung

#### 1. D ü n g u n g

##### a) m i n e r a l i s c h e D ü n g u n g

Während durch NPK-Düngung im wurzelfreien Boden nur geringe Veränderungen der Mikroflora eintraten (117), wurden im Rhizosphärenbereich deutliche Zunahmen der Keimzahlen beobachtet (74, drei verschiedene Düngerkombinationen bei 225). Nach  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ -Düngung allein wurde eine Vermehrung der Nitrifikanten in der Rhizosphäre festgestellt. In einem sehr armen Boden mit Mais reagierten die gesamte Mikroflora und die nitrifizierenden Bakterien dagegen kaum auf eine Mineraldüngung mit Ausnahme von ammonifizierenden, denitrifizierenden und stärkeabbauenden Bakterien (287). Nach Superphosphatdüngung wurde ein erhöhter Gehalt an phosphatlösenden Bakterien beobachtet (422).

Sehr starke Beeinflussung der Rhizosphärenflora durch verschiedene Kombinationen von Mineraldüngern beobachteten S a m t s e v i c h und B o r i s o v a (337) mit folgender Verteilung: K < PK < NPK < Humus < NPK + Humus. NPK hatte für Pilze und Actinomyceten die stärkste Wirkung. Der Mikrobengehalt war durch die Düngung im Frühling und Sommer erhöht, jedoch im Herbst und Winter reduziert. In der Rhizosphäre von Winterweizen auf einem Rasenpodsol ergab sich durch Kalkung eine Zunahme des Gehalts an *Trichoderma* und *Penicillium*, durch volle Mineraldüngung waren *Penicillium*, *Dematiaceen* und *Fusarium* vermehrt und die Gesamtpilzzahl erhöht.

In Flüssigkeitskulturen von Weizen mit der gesamten Bodenmikroflora, in einem Falle ohne Stickstoff, im anderen Fall ohne Phosphor, stellte M a c u r a (217) stärkere Wirkungen auf die Bakterienflora der Wurzeloberfläche bei N-Mangel fest als bei P-Mangel; in beiden Fällen waren die Keimzahlen sehr stark reduziert gegenüber der Kontrolle. Zugleich waren Bakterien der Gruppe B vermindert, Gruppe A verhielt sich konstant, Gruppe YS vermehrt, und zwar bei N-Mangel stärker als bei P-Mangel.

Saatgutbehandlung mit den Spurenelementen Mo, B und Mn erwies sich als günstig für das Gedeihen der Pflanze und den Rhizosphäreneffekt (332). Bei Weizen und Kartoffeln zeigten sich aber geringere Wirkungen als bei anderen Pflanzen. Besonders Ammonifikation und Nitrifikation wurden gefördert.

Hafer ist gegen Mangan-Mangel besonders empfindlich („Grey speck“); verschiedene Sorten zeigen unterschiedliche Anfälligkeit. Mn-Mangel wird durch Mn-oxydierende Bakterien verstärkt. Bei empfindlichen Sorten fand Timonin (413) in der Rhizosphäre höheren Bakteriengehalt und weniger Pilze als bei unempfindlichen. Diese Tendenz betraf vor allem denitrifizierende, caseinhydrolysierende und Mn-oxydierende Bakterien; durch Bodendesinfektion ließ sich der Gehalt an Mn-Oxydanten stark reduzieren (413). Auch Bromfield (32) stellte einen negativen Einfluß von Mikroben auf die Mn-Versorgung der Pflanzen fest, während sterile Wurzeln allein sich durch saure Exsudate das notwendige Mn zugänglich machen konnten.

Die allgemeine Wirkung von Mineraldünger auf die Bodenmikroflora geht offensichtlich indirekt über die grüne Pflanze und deren Wurzelabscheidungen. Sie bedingt häufig auch eine Vermehrung der Wurzelmasse und damit eine Vergrößerung des Rhizosphärenbereiches (439). Im Kontrollboden sind die Effekte der Mineraldüngung im allgemeinen sehr gering. Der Einfluß der Düngung auf die Rhizosphäre wird in einem sehr fruchtbaren Boden am wenigsten deutlich.

Vitalitätssteigerung der Pflanze durch mineralische Düngung bewirkt zugleich eine Erhöhung der Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten. Gegen *Ophiobolus graminis* erwies sich nach Stumbo et al. (402) P-Düngung besonders wirksam, evt. mit zusätzlicher N-Düngung, ohne daß sich dadurch der Mikrobengehalt des Bodens wesentlich änderte.

## b) organische Düngung

Organische Düngung kann sich in ähnlicher Weise über die grüne Pflanze auf die Mikroorganismen auswirken, jedoch führt sie auch meist direkt zur Erhöhung des Mikroorganismengehaltes im Boden. Hühnermist und gehacktes Luzernestroh stimulierten die Bodenflora stärker als die Rhizosphärenflora (55). Mäßige Förderwirkung der Rhizosphärenflora durch Kompost wurde festgestellt (96).

Die Wirkung organischer Dünger wurde besonders im Zusammenhang mit *Ophiobolus*-Wurzelfäule untersucht. Strohdüngung allein erhöhte den Mikrobengehalt des Bodens, wodurch die verfügbaren P- und N-Quellen erschöpft wurden und der Befall wesentlich verstärkt war (402). Dagegen reduzierten Luzernehäcksel und Hühnermist, die genügend Mineralstoffe enthalten, den Befall beträchtlich (49, 51, 410).

Den größten Effekt haben allgemein Organo-Mineral-Mischdünger auf Pflanzenwachstum und auf die Boden- und Rhizosphärenorganismen. Besonders in armen Böden wurden dadurch alle untersuchten Organismengruppen der Rhizosphäre stark gefördert (81, 286). Durch Mist und Kompost wurden noch größere Steigerungen erzielt als durch Mist + P + Kalk (1).

Durch organische Düngung wurden Stimulationswirkungen gegenüber Bakteriengruppen beobachtet, die sonst für die Weizenrhizosphäre wenig charakteri-



stisch sind: gram-positive Corynebakterien (410) und sporulierende Bakterien (49); durch Organo-Mineraldüngung außerdem *Bacillus polymyxa*, *B. cereus*, *B. mycoides*, *Micrococcus spp.*, *Mycobacterium*, *Cellvibrio flavescens*, *Cellfalcicula* 3 spp. und seltener *Cytophaga hutchinsonii* (388), außerdem auch phosphatlösende, nitrifizierende, denitrifizierende Bakterien, Buttersäurebakterien und *Clostridium pasteurianum* (81). An Pilzen fand man *Trichoderma*, *Penicillium* und *Cephalosporium* durch Stallmist, *Alternaria*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Mucor*, *Penicillium* u. a. durch Organo-Mineraldüngung angereichert (81).

## 2. Chemische Behandlungen

Saatgutbeizung mit Hexachloran (Lindan) steigerte den Gehalt an Actinomyceten, sporulierenden Bakterien, ammonifizierenden Bakterien und Pilzen. Grano-san (Mischung von Äthylmercurchlorid und Hexachloran) hatte keinen solchen Effekt (169). TMTD erwies sich toxischer für *Azotobacter* als die beiden genannten Präparate, auch wenn es 10 Tage vor der Saatgutbakterisierung verwendet wurde. Die Herbizide Simazin und Atrazin wirkten auf die Rhizosphärenflora von Mais, Hafer und Lupine nicht toxisch; die meisten Bakteriengruppen des N-Kreislaufs waren vermehrt. Manche Organismen konnten den Wirkstoff (Simazin besser als Atrazin) als C- und N-Quelle verwerten (174).

### B. Gezielte Beeinflussung

1. Impfung mit erwünschten Organismen wurde im Zusammenhang mit Wuchsstoffbildung, *Azotobacter*, Phosphatlösung und Antibionten besprochen. Die Möglichkeiten einer dauerhaften Beeinflussung der Rhizosphärenpopulation sind gering. Sinn der Bakterisierung ist nicht das Einbringen einer Art in einen Boden, in dem sie vorher nicht vorhanden war (das kann höchstens mit zusätzlichen Maßnahmen, wie Kalkung und Düngung, gelingen), sondern die Anreicherung an einem Mikrostandort, wo sie zwar zusage Bedingungen vorfindet, unter natürlichen Verhältnissen sich aber nicht genügend rasch vermehrt. Durch Impfung kann auch die Konkurrenzkraft einer Art (besonders von *Azotobacter*) erhöht werden. Im allgemeinen handelt es sich nur um den Gewinn eines kurzen zeitlichen Vorsprungs für die erwünschten Mikroben.

2. Durch Blattspritzung („foliar application“) mit Nährstoffen oder stark verdünnten Wirkstoffen wird eine sehr wirksame, rasche und gezielte Beeinflussung der Rhizosphäre ermöglicht, deren Effekt jedoch nach 1–2 Wochen vorüber ist (219). Markiertes  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  erschien nach 2 Tagen in den Wurzeln und im Rhizosphärenboden, wo sich der Gehalt während der Vegetationsperiode noch erhöhte (160). Die Behandlung mit Harnstoff beeinflusste die Aminosäurezusammensetzung der Exsudate und damit in hohem Maße die Zusammensetzung der Wurzelflora. Rhizosphärenbakterien, besonders die Gruppen A und YS, waren vermehrt, der Pilzgehalt (mit Ausnahme der Gattung *Fusarium*) dagegen reduziert (451, 453). 6 *Aspergillus*-Arten von insgesamt 16 beobachteten wurden durch Harnstoffspritzung angereichert (4). Außerdem wurde der Gehalt an antagonistischen Actinomyceten gegen *Fusarium roseum* erhöht (122). Harnstoffblattspritzung stimulierte das Wurzelwachstum stärker als das Sproßwachstum (451).

Die Einflüsse der Antibiotica Streptomycin, Aureomycin, Chloramphenicol wurden schon (Seite 52) besprochen (452, 453, ders. in 220). Eine ähnliche Reduktion des Pilzgehaltes wie durch Harnstoff wurde sonst nur durch 2,4-D erzielt (453). Trijodobenzoesäure führte zu einer geringen Reduktion des Bakteriengehalts, während der Pilzgehalt gesteigert wurde. Durch 2-Methyl,4-Chlor-Phenoxyessigsäure wurde das Wurzelwachstum gehemmt, ebenso wie durch Trijodobenzoesäure und Chloramphenicol.

Durch Behandlung mit den Wuchsstoffen  $\alpha$ -Naphthylessigsäure und Gibberellinsäure zur Zeit des 3-Blattstadiums, der Ährenbildung und der Milchreife wurde die Rhizosphärenmikroflora stimuliert, namentlich *Azotobacter*, sporulierende Bakterien und Pilze (Ž á k in 220).

3. Substratzusätze zur Anreicherung bestimmter Organismen. Wenige Substrate haben eine so spezifische Wirkung, daß sie für diesen Zweck geeignet sind. Durch Einbringen von Chitin (220 kg/ha) ließ sich der Anteil mykolytischer Bakterien erhöhen. Diese Methode bewährte sich zur Bekämpfung von Wurzelfäule bei Bohnen und Rettich (235).

## X. Diskussion

Wie dieser Überblick zeigt, ist eine erstaunliche Fülle von Tatsachen bekannt. Insbesondere die Analysen der Wurzelexsudate, Bestandsaufnahmen vor allem der Bakterienpopulation und die Untersuchung der potentiellen mikrobiellen Leistungen in vitro sind beinahe so weit gediehen, wie es die noch unvollkommenen Grundlagenkenntnisse heute gestatten.

Eine Reihe grundlegender Fragen der Rhizosphärenbiologie bleibt aber noch offen: Wie verhalten sich die Keimzahlen zu den tatsächlichen Aktivitäten bestimmter Organismen im Boden? Wie wird die Leistung der Organismen durch die Wurzelnähe und Exsudatmenge beeinflusst? Welche mikrobiellen Stoffwechselprodukte sind unter den natürlichen Verhältnissen im Boden wirklich für den Weizen von Bedeutung? Erhalten die Wurzeln überhaupt ein nützliches Entgelt von den Mikroben, das in einem Verhältnis zu den ausgeschiedenen Stoffen steht? H a r m s e n (113) wies darauf hin, daß der Effekt der Rhizosphäre auf den Humusgehalt und die N-Bilanz im Boden noch viel zu wenig beachtet wird. Die Menge der von lebenden Wurzeln ausgeschiedenen Substanzen ist offenbar größer, als allgemein angenommen wird, und ihr „priming effect“ auf den Humusabbau wird vermutlich unterbewertet. Vor der Lösung dieser Probleme sind aber vor allem große methodische Schwierigkeiten zu überwinden.

Synökologische Populationsanalysen leiden häufig noch unter mangelnder Kenntnis der Systematik der untersuchten Organismen. Eine verfeinerte Untersuchung erscheint besonders für Pilze, Actinomyceten und Algen in der Rhizosphäre unerläßlich. Die Notwendigkeit von intensivierten Untersuchungen der Mykorrhiza wurde schon betont (s. Seite 35 ff.). Dagegen ist über die Rhizosphärenbakterien trotz größerer Schwierigkeiten relativ mehr bekannt (s. Seite 24 ff.).

Die Frage, ob der Weizen innerhalb der Getreide mit seiner Rhizosphärenpopulation eine Sonderstellung einnimmt, muß im wesentlichen verneint werden. Eher

könnte man dies für Hafer annehmen aufgrund der Ausscheidung von Scopoletin und Wurzelspitzenglykosid. Bei Weizen sind bis jetzt keine so spezifisch wirksamen Substanzen im Exsudat bekannt. Wie aus den zitierten Arbeiten hervorgeht (s. Seite 10 ff.), können zwischen verschiedenen Weizensorten offenbar größere Unterschiede in der Exsudatzusammensetzung auftreten als zwischen verschiedenen Getreidearten. Eine spezifische Wirkung kann wohl nur auf Grund bestimmter Mischungsverhältnisse vor allem von Aminosäuren im Exsudat angenommen werden, über deren Einzelwirkung aber viel zu wenig bekannt ist.

Angesichts der Tatsache, daß keiner der genannten Wurzelparasiten und Mykorrhizapartner völlig auf Weizen spezialisiert ist, erscheint es fraglich, ob unter anderen Organismengruppen überhaupt spezifische Weizenpartner zu finden sind. Bei den Bakterien, wo dies bisher angegeben wurde (s. Seite 24 ff.), müßten die Ergebnisse noch für ein weiteres Spektrum von Wirtspflanzen nachgeprüft werden. Bestimmte Tendenzen quantitativer Verschiebungen im Artenspektrum sind wohl allgemein für Getreidearten bekannt, spezifische Effekte von Weizenwurzeln sind jedoch noch kaum nachgewiesen. Quantitative Unterschiede in der Gesamtkeimzahl allein bei verschiedenen Pflanzen besagen wenig über spezifische Wirkungen, selbst wenn sie statistisch abgesichert sind.

Auch wenn sich durch züchterische Maßnahmen bisher keine Resistenz gegen Wurzelparasiten bei Weizen erzielen ließ, erscheinen die beträchtlichen Unterschiede der Exsudation bei verschiedenen Sorten doch bedeutsam genug, um auf dem Wege über mikrobiologische Rhizosphärenanalysen zu einem Verständnis der unterschiedlichen Anfälligkeit bestimmter Sorten unter bestimmten Bedingungen zu gelangen.

Der andere bereits weitgehend abgetastete Weg zur Krankheitsverhütung ist der der künstlichen Beeinflussung der Rhizosphäre mit dem Ziel, eine Mikroflora aufzubauen, die die Pflanze gegen bestimmte pathogene Organismen abzuschirmen vermag (85, 460, s. Seite 54 ff.). Die Erfolgsaussichten von Bakterisierungsmaßnahmen werden allerdings trotz ständig intensivierten Untersuchungen heute wie bisher skeptisch betrachtet. Da für jeden Boden, jede Pflanze und jeden Bakterienstamm immer wieder Vorversuche über die Wirksamkeit einer Impfung erforderlich sind, stehen die geringen Ertragssteigerungen meist in keinem Verhältnis zu diesem Aufwand.

Maßnahmen der Stroh-, Grün- und Stallmistdüngung werden heute noch allgemein im Rahmen der Düngerwirkung betrachtet und viel zu wenig in ihrer mikrobiologischen Bedeutung verstanden.

Um in dieser Situation wirklich voranzukommen, werden immer umfangreichere und schwierigere Untersuchungen erforderlich. Allein mikrobiologische ökologische Bestandsaufnahmen erfordern regelmäßige Analysen mit großen Zahlen von Isolierungen und mühsame, sorgfältige Bestimmungsarbeit. Erst damit wird es möglich sein, seltener und doch sehr aktive Formen zu erfassen, die sonst allzu leicht unbeachtet bleiben.

Diese Aufgaben übersteigen rasch die Kräfte eines einzelnen Wissenschaftlers. Konzentration auf wenige gut durchgeplante Projekte wäre dringend erforderlich

durch Zusammenarbeit von Systematikern, Landwirten, Pflanzenphysiologen und Biochemikern. Dies wäre der einzige Weg, die kaum überblickbare Vielfalt von schwer vergleichbaren Einzeluntersuchungen etwas einzudämmen.

Daß in der Mikrobiologie des Wurzelbereiches noch große Möglichkeiten liegen, bestätigt auch in sehr eindrucksvoller Weise S t a r k e y (387) nach 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahrzehnten eigener Rhizosphärenarbeiten in seinem Schlußwort zum Symposium über die Ökologie von Bodenbakterien, wo er die Rhizosphärenforschung den Bodenbakteriologen ganz besonders ans Herz legte. Wir sind von einer Lösung der wirtschaftlich höchst bedeutsamen Probleme noch weit entfernt.

Die Literaturzusammenstellung wurde von Dr. K. H. D o m s c h angeregt und mit seiner intensiven Unterstützung fertiggestellt. Prof. H. V e t t e r sei für die Informationen über seine unveröffentlichten Arbeiten gedankt. Für Verbesserungen zum Text danke ich den Herren Dr. K. H. D o m s c h , Prof. H. B ö r n e r und Dr. U. S c h l ö s s e r herzlich. Die Arbeiten wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

## XI. Summary

### Micro-organisms in the root region of wheat. Literature review.

1. Wheat is the crop plant, whose roots are most frequently microbiologically investigated. At the time of maturity the top soil layer can be considered as an outer rhizosphere, in which an increased bacterial mass of approximately 100 lb/acre can be estimated down to a depth of 40 cm.

2. Analyses of wheat root exudates by various authors show strong differences between different wheat varieties, especially in the amino acid composition. Results are tabulated.

3. The development of the root microflora during the growth stages of wheat is considered and the species involved are listed. Characteristic colonizers of cereal roots are e. g. the bacterial genera *Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Flavobacterium*, *Mycobacterium*; amongst the fungi some *Fusarium* species, *Cylindrocarpum radicolica*, *Aureobasidium bolleyi* and others. None of these is restricted to wheat roots only; even the root pathogens and mycorrhizal symbionts are not strictly specialized to this host.

4. Influences of isolated micro-organisms on soil constituents as well as on growth and yield of wheat are discussed. Their action in the natural soil environment is yet little understood.

5. It is a phytopathological aim to influence the rhizosphere, so that a population of stimulatory organisms is built up which exerts a protection against soil-borne root pathogens. Organic amendments, inoculation with various organisms, and foliar applications were partly successful.

6. Gaps of knowledge are pointed out and suggestions for further research are given.

## XII. Literatur

Wegen der unüberschätzbaren Bedeutung der englischen Referierorgane und „Annotated Bibliographies“ und wegen des allgemeinen Schwerpunkts im angelsächsischen Schrifttum wurden die kyrillischen Lettern slawischer Autoren durchgehend nach dem englischen System transliteriert, außerdem wurden im allgemeinen die Abkürzungen der Zeitschriften nach der World List of Scientific Periodicals (Rev. Appl. Mycol., April 1966, und Bibliography of Soil Science 1959–62) verwendet. Die Literaturzusammenstellung wurde abgeschlossen am 31. März 1966.

1. ABSALYAMOVA, R. A.: [Effect on plant growth of the complex of root microorganisms occurring as a result of application of organo-mineral mixtures]. — *Agrobiologiya* 1963, 77–81. — 2. ADATI, M.: Untersuchungen über die Rhizosphäre der Pflanzen. *J. Soc. Trop. Agr. (Taiwan)* 11. 1939, 57–65. Ref.: in 140. — 3. AGNIHOTHRUDU, V.: State in which fungi occur in the rhizosphere. *Naturwissenschaften* 18. 1955, 515–516. — 4. АГНИХОТРИ, V. P.: Studies on Aspergilli, XIV. Effect of foliar spray of urea on the Aspergilli of the rhizosphere of *Triticum vulgare* L. *Plant and Soil* 20. 1964, 364–370. — 5. ALLISON, F. E.: *Azotobacter* inoculation of crops. I. Historical. *Soil Sci.* 64. 1947, 413–429. — 6. AMBROZOVÁ, M., und BAÑOCH, ZD.: [Der Einfluß von Beregnung auf die Boden- und Rhizosphärenmikroflora]. *Rost. Výt.* 28. 1955, 587–596. — 7. ANDREYUK, E. I.: [Actinomyceten der Rhizosphäre des Winterweizens]. *Mikrobiol. Zh.*, Kiev, 22. 1960, Nr. 3, 27–34. — 8. Ders., und VLADIMIROVA, E. V.: [Effect of Actinomycetes on certain bacteria of the wheat rhizosphere]. *Mikrobiol. Zh.*, Kiev, 24. 1962, Nr. 2, 22–29. — 9. Ders., and KOZLOVA, I. A.: [Effect of Actinomycetes on certain bacteria of the wheat rhizosphere. Communication II.]. *Mikrobiol. Zh.*, Kiev, 24. 1962, Nr. 5, 8–15.

10. BAB'EVA, I. P., and SAVEL'EVA, N. D.: [Yeasts in the plant rhizosphere]. *Mikrobiologiya* 32. 1963, 86–93. — 11. BALICKA, N.: Activité biologique comparée des rhizosphères du Seigle et de la Vesce en culture pure ou mixte. *Ann. Inst. Pasteur* 95. 1958, 480–491. — 12. Ders., und KOSINKIEWICZ, B.: Die Ausnutzung einiger Stickstoffverbindungen durch Mikroorganismen der Rhizosphäre. *Zentralbl. Bakt.*, 2. Abt. 115. 1962, 737–747. — 13. BAROUX, J.: A propos des mycorrhizes du blé tendre. *Ann. Inst. Pasteur* 111. 1966, Suppl. au No. 3, 290–294. — 14. BARTHOLOMÉW, W. V., and CLARK, F. E.: Nitrogen transformation in soil in relation to the rhizosphere microflora. *Trans.* 4. int. Congr. Soil Sci., Amsterdam, 2. 1950, 112–113. — 15. BATEMAN, D. F.: Influence of host and nonhost plants upon population of *Thielaviopsis basicola* in soil. *Phytopathology* 53. 1963, 1174–1177. — 16. BAWDEN, F. C.: The rôle of plant hosts in microbial ecology. In: *Microbial Ecology*, Cambridge, 1957, 299–314. — 17. BEREZOVA, E. F., NAUMOVA, A. N., and RAZNITSINA, E. A.: [On the nature of „Azotogen“ action]. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 18. 1938, 357–361. — 18. Ders., and REMPE, E. KH.: [The microflora of the plant — root system and the methods of its study]. *Trudy vsesoyuzn. Inst. sel'skokhoz. Mikrobiol.* 12. 1951, 39–56. — 19. BERNARD, V. V., REMPE, E. KH., and VORONKOVA, E. A.: [The question of the rôle of the root microflora in plant nutrition]. *Agrobiologiya* 1956, Nr. 6, 16–21. — 20. BERNHARD, K.: Wirkung der engen Rhizosphäre von Kultur- und Wildpflanzen auf Zahl und Spektrum der *Bacillus*-Arten. *Zentralbl. Bakt.*, 2. Abt. 119. 1965, 537–554. — 21. Ders.: Die Abhängigkeit der mikrobiellen Cellulaseaktivität im Bereich der engen Rhizosphäre und Rhizoplane von der Kultur- und Wildpflanzenart. *Zentralbl. Bakt.*, 2. Abt. 119. 1965, 566–569. — 22. BRZÓK, F.: Einleitende Untersuchungen über Protozoen der Rhizosphäre von Weizen. *Agrokém. Talajt.* 2. 1953, 45–64. — 23. Ders.: Contributions to the Protozoa of the rhizosphere of wheat. *Acta Zool. Hung.*, Budapest, 2. 1956, 115–147. — 24. BILAL, V. I.: [Der Einfluß verschiedener *Fusarium*-Arten auf Getreidepflanzen]. *Mikrobiol. Zh.*, Kiev, 14. 1952, Nr. 4, 58–69. — 25. Ders.: [Symbiotrophe Wirkungen von *Fusarium*-Arten und anderen Bodenpilzen]. *Trudy Konf. Mikotrof. Rasten. Akad. Nauk SSSR*, Moskau, 1955, 128–139. — 26. Ders., PUDORLICHKO, N. M., and DYMOVICH, V. A.: [Antibacterial properties of *Penicillium* species from the rhizosphere of agricultural plants]. *Mikrobiol. Zh.*, Kiev, 26. 1964, Nr. 1, 31–37.

— **27.** BLAIR, I. D.: Micro-organisms and plant growth. Lincoln College, N. Z., Techn. Publ. 5. 1951, 42 p. — **28.** BÖRNER, H.: Die Abgabe organischer Verbindungen aus den Karyopsen, Wurzeln und Ernterückständen von Roggen, Weizen und Gerste und ihre Bedeutung bei der gegenseitigen Beeinflussung der höheren Pflanzen. Beitr. Biol. Pfl. 33. 1957, 33–88. — **29.** BOULLARD, B.: Mycorrhize des Graminées. J. Agric. trop. 10. 1963, 411–437. — **30.** BREED, R. S., MURRAY, E. G. D., and SMITH, N. R.: Bergey's Manual of determinative bacteriology. 7. Edit., Williams and Wilkins, Baltimore, 1957, 1094 p. — **31.** BRISBANE, P. G., and ROVIRA, A. D.: A comparison of methods for classifying rhizosphere bacteria. J. gen. Microbiol. 26. 1961, 379–392. — **32.** BROMFIELD, S. M.: The properties of a biologically formed manganese oxide; its availability to oats and its solution by root washings. Plant and Soil 9. 1958, 325–337. — **33.** BROWN, M. E.: Stimulation of streptomycin-resistant bacteria in the rhizosphere of leguminous plants. J. gen. Microbiol. 24. 1961, 369–377. — **34.** DERS., BURLINGHAM, S. K., and JACKSON, R. M.: Studies on *Azotobacter* species in soil. II. Populations of *Azotobacter* in the rhizosphere and effects of artificial inoculation. Plant and Soil 17. 1962, 320–332. — **35.** Dies.: dto III. Effects of artificial inoculation on crop yields. Plant and Soil 20. 1964, 194–214. — **36.** DERS., JACKSON, R. M., and BURLINGHAM, S. K.: The growth of bacteria in soil. — II. Growth and effects of bacteria introduced into soil. In: Ecology of Soil Bacteria, Liverpool, 1967, 531. — **37.** EURSTRÖM, H. G.: The physiology of plant roots. In: Ecology of soil-borne plant pathogens, Berkeley, Calif., 1965, 154–169. — **38.** BUTLER, F. C.: Root and foot rot diseases of wheat. Dept. Agric. N. S. W., Science Bull. No. 77. 1961, 98 p.

**39.** CAMPBELL, W. P.: The influence of associated micro-organisms on the pathogenicity of *Helminthosporium sativum*. Can. J. Bot. 34. 1956, 865–874. — **40.** CARÉ, M.: Les problèmes biologiques de la rhizosphère. Bull. Soc. Bot. N. Fr., Lille, 17. 1964, 149–164. — **41.** ČAŤSKÁ, V., and MACURA, J.: [The importance of root excretions for the colonization of wheat roots with fungi]. Rost. Výr. 36. 1963, 692–696. — **42.** Dies., and VÁGNEROVÁ, K.: Rhizosphere microflora of wheat. III. Fungal flora of wheat rhizosphere. Folia microbiol., Praha, 5. 1960, 320–330. — **43.** CHAN, E. C. S., and KATZNELSON, H.: Growth interactions of *Arthrobacter globiformis* and *Pseudomonas* sp. in relation to the rhizosphere effect. Can. J. Microbiol. 7. 1961, 759–768. — **44.** Dies., and ROUATT, J. W.: The influence of soil and root extracts on the associative growth of selected soil bacteria. Can. J. Microbiol. 9. 1963, 187–197. — **45.** CHERNIK, T. P.: [Die Eigenschaften von *Bacterium radiobacter*]. Trudy vsesoyuzn. nauchno-issled. Inst. sel'skokhoz. Mikrobiol. 13. 1953, 74–86. — **46.** CHESTERS, C. G. C., and PARKINSON, D.: On the distribution of fungi in the rhizosphere of oats. Plant and Soil 11. 1959, 145–156. — **47.** CHINN, S. H. F., SALLANS, B. J., and LEDINGHAM, R. J.: Spore populations of *Helminthosporium sativum* in soils in relation to the occurrence of common root rot of wheat. Can. J. Pl. Sci. 42. 1962, 720–727. — **48.** CHUNDEROVA, A. I.: [Phosphatase activity of the rhizosphere microflora of maize]. Mikrobiologiya 33. 1964, 102–105. — **49.** CLARK, F. E.: Effects of soil amendments upon the bacterial populations associated with roots of wheat. Trans. Kansas Acad. Sci. 42. 1939, 91–96. — **50.** DERS.: Notes on types of bacteria associated with plant roots. Trans. Kansas Acad. Sci. 43. 1940, 75–84. **51.** DERS.: Experiments toward the control of the take-all disease of wheat and *Phytophthora* root-rot of cotton. USDA techn. Bull. No. 835. 1942, 27 p. — **52.** DERS.: Rhizosphere microflora as affected by soil moisture changes. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 12. 1948, 239–242. — **53.** DERS.: Soil microorganisms and plant roots. Advanc. Agron. 1. 1949, 241–288. — **54.** DERS.: Influence of the microbial population of the rhizosphere upon plant development. In: Recent Advances in Botany, Montreal, 1. 1961, 614–618. — **55.** DERS., and THOM, C.: Effects of organic amendments upon the microflora of the rhizosphere of cotton and wheat. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc. 4. 1939, 230 (Abstr.). — **56.** COOK, F. D., and LOCHHEAD, A. G.: Growth factor relationships of soil microorganisms as affected by proximity to the plant root. Can. J. Microbiol. 5. 1959, 323–334. — **57.** COOPER, R.: Bacterial fertilizers in the Soviet Union. Soils Fertil., Har-

penden, 22. 1959, 327–333. — **58.** CSUTI, E., LEMAIRE, J. M., PONCHET, J., et RAPILLY, F.: Exemples d'interactions fongiques au niveau de plantules de blé contaminées par l'*Helminthosporium sativum*. Ann. Épiphyt. 16. 1965, 37–44.

**59.** DASTE, P.: L'effet rhizosphère chez le *Triticum sphaerococcum*. Rev. gén. Bot. 57. 1950, 685–689. — **60.** Ders.: Recherches sur l'écologie bactérienne dans la rhizosphère de quelques plantes supérieures. Rev. Cytol. Biol. Vég. 19. Suppl. 1. 1956, 251 p. — **61.** DEHAY, CH., et CARÉ, M.: Étude de la composition de quelques excréments radicellaires. Compt. rend. hebdomadaire Séanc. Acad. Sci., Paris, 244. 1951, 230–233. — **62.** DENARIÉ, J., et BLACHÈRE, H.: Inoculation de graines de végétaux cultivés à l'aide de souches bactériennes. Ann. Inst. Pasteur 111. Suppl. au No. 3, 1966, 57–74. — **63.** DIACHUN, S., and VALLEAU, W. D.: Growth and overwintering of *Xanthomonas vesicatoria* in association with wheat roots. Phytopathology 36. 1946, 277–279. — **64.** DOMSCH, K. H.: Der Einfluß saprophytischer Bodenpilze auf die Jugendentwicklung höherer Pflanzen. Ztschr. Pflkrankh. 70. 1963, 470–475. — **65.** DUCHOŇ, F., KUTÁČEK, M., and TESAŘ, S.: [Die Ausscheidung von Zuckern durch Weizenwurzeln in Wasserkultur]. Sb. Vys. Šk. zeměd. Praze, 1958, 109–115.

**66.** EDWARD, J. C., SRIVASTAVA, R. N., and NAIM, Z.: Microflora of soils and rhizospheres of various field crops of the Allahabad Agricultural Institute farm. Allahabad Fmr. 36. 1962, 1–14. — **67.** ELIASSON, L.: Inhibition of the growth of wheat roots in nutrient solutions by substances exuded from the roots. Kgl. Lantbr. högsk. Ann. 25. 1959, 285–293. — **68.** ESTERMANN, E. F., and McLAREN, A. D.: Contribution of rhizoplane organisms to the total capacity of plants to utilize organic nutrients. Plant and Soil 15. 1961, 243–260. — **69.** ESTEY, R. H. in: Recherches agronomiques. Min. Agric., Québec, 7. 1962, 24 p. Ref.: Rev. appl. Mycol. 43. 1964, 2.

**70.** FEDOROV, M. V., und NEPOMILUYEV, V. F.: [Die wichtigsten Formen der Rhizosphärenbakterien bei *Phleum pratense* und deren quantitative Variationen mit den Entwicklungsphasen und den Lebensjahren dieser Pflanze]. Mikrobiologiya 23. 1954, 166–171. — **71.** Dies.: [Vermehrung und stickstofffixierende Aktivität von *Azotobacter* in der Rhizosphäre mehrjähriger Pflanzen]. Mikrobiologiya 23. 1954, 275–282. — **72.** Ders., and PÁNTOS, G.: [Physiological characteristics of fundamental forms of spring-wheat rhizosphere bacteria]. Dokl. Akad. Nauk SSSR 116. 1957, 149–152. — **73.** Dies.: [The growth intensity of the plant and the number of rhizosphere bacteria developing on its root surface]. Izv. timiryazev. sel'skokhoz. Akad. 1958, No. 2. 127–136. Ref.: Annot. Bibliogr., Harpenden, No. 336. 1960, 30. — **74.** Dies.: [The relationship between the growth of the plant and the number of bacteria on the surface of its roots]. Mikrobiologiya 27. 1958, 714–719. — **75.** Ders., and SAVKINA, E. A.: [The interrelations between *Azotobacter* and typical corn rhizosphere bacteria]. Mikrobiologiya 29. 1960, 862–867. — **76.** Ders., und TEPPER, E. Z.: [Bedingungen des Überlebens von *Azotobacter* in der Rhizosphäre landwirtschaftlicher Nutzpflanzen und im Boden]. Mikrobiologiya 16. 1947, 498–507. — **77.** FEDOROVSKII, D. V.: [Excretion of labelled phosphorus and calcium from roots into soil during nutrition through the roots]. Pochvovedenie 1958, No. 3, 17–23. — **78.** FIRSANOVA, A. N.: [Microflora of the rhizosphere in the ontogenesis of agricultural plants]. Trudy Inst. Mikrobiol. Akad. Nauk SSSR 11. 1961, 63–70. — **79.** FRENZEL, B.: Zur Abgabe von Aminosäuren und Amidin an das Nährmedium durch die Wurzeln von *Helianthus annuus* L. Planta 49. 1957, 210–234. — **80.** FREY-WYSSLING, A., und MÜHLETHALER, K.: Über den Feinbau der Zellwand von Wurzelhaaren. Mikroskopie 4. 1949, 257–266.

**81.** GADZHIEVA, M. A.: [The importance of organo-mineral mixtures and their components for the development of the root microflora of winter wheat and grass mixtures]. Agrobiologiya 1959, 581–589. — **82.** Ders.: [Der Einfluß der Düngung auf die Pilzentwicklung und deren Zusammensetzung in der wurzelnahen Zone des Winterweizens]. Izv. Akad. Nauk azerb. SSR. 1959, No. 3, 111–117. Ref.: Annot. Bibliogr., Harpenden, No. 638. 1963, 17. — **83.** GARRARD, E., and LOCHHEAD, A. G.: Relationship between soil microorganisms and soil-borne pathogens, a

- review. *Scient. Agric.* 18. 1938, 719-737. — **84.** GARRETT, S. D.: Biology of root-infecting fungi. Cambridge 1956, 293 p. — **85.** DERS.: Toward biological control of soil-borne plant pathogens. In: *Ecology of soil-borne plant pathogens*, Berkeley, Calif. 1965, 4-17. — **86.** GEBHARDT, A. G.: [On the suppression of *Azotobacter* in wheat rhizosphere]. *Nauch. zap. L'vovsk. gos. Univ., ser. Biokh.* 20. 1952, No. 6, 48-58. — **87.** DERS.: [Die Rolle der Mikroorganismen bei der Vitaminanreicherung im Boden und deren Aufnahme durch die Pflanzen]. *Trudy Inst. Mikrobiol. Akad. Nauk SSSR* 11. 1961, 292-300. — **88.** DERS., and DATSYUK, N. M.: [Distribution of auxoautotrophic and auxoheterotrophic microorganisms in the wheat rhizosphere]. *Mikrobiologiya* 33. 1964, 97-101. — **89.** DERS., and KOVAL'CHUK, S. I.: [The effect of introduction of *Azotobacter* upon the vitamin content of the soil and oat seedlings]. *Mikrobiologiya* 27. 1958, 331-334. — **90.** GEL'TSER, F. Yu.: [Herkunft der endotrophen Mykorrhiza der Pflanzen]. *Mikrobiologiya* 31. 1962, 662-668. — **91.** DERS., and KOVAL', N. G.: [Mykotrophie hochproduktiver sowjetischer Weizensorten]. *Vestn. sel'skokhoz. Nauki, Moskva*, 10. 1965, 35-39. — **92.** GEL'TSER, Yu. G.: [On interrelations between soil protozoa and the rhizospheres of certain crops]. *Zool. Zh.* 11. 1961, 1304-1313. — **93.** DERS.: On the behaviour of soil amoebae in the rhizospheres of plants. *Pedobiologia* 2. 1963, 249-251. — **94.** GERDEMANN, J. W.: The effect of mycorrhiza on the growth of maize. *Mycologia* 56. 1964, 342-349. — **95.** GERRETSEN, F. C.: The influence of microorganisms on the phosphate intake by the plant. *Plant and Soil* 1. 1948, 51-81. — **96.** GLATHE, H., BERNSTORFF, C. V., and ARNOLD, A.: Lebensgemeinschaft von Mikroorganismen und höheren Pflanzen im Bereich der Rhizosphäre. *Zentralbl. Bakt., 2. Abt.*, 107. 1954, 481-488. — **97.** GLYNNE, M. D.: Fungal invasion of roots of healthy wheat plants. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 23. 1939, 210. — **98.** GOMOLYAKO, N. I.: [Fungi occurring on spring wheat roots]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 18. 1956, Nr. 3, 12-24. — **99.** DERS.: [Der Einfluß von Rhizosphärenpilzen auf das Wachstum von Sommerweizen]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 19. 1957, Nr. 4, 8-15. — **100.** DERS.: [dto, 2. Mitteilung]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 20. 1958, Nr. 3, 3-9. — **101.** GONZALVES, E. A., and YALAVIGI, V. S.: Algae in the rhizosphere of some crop plants. In: *Proc. Sympos. Algology, 1959. Indian Council agric. Res., New Delhi*, 1960, 335-342. — **102.** GORING, C. A. I., and CLARK, F. E.: Influence of crop growth on mineralization of nitrogen in the soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 13. 1949, 261-266. — **103.** GRÄF, G.: Über den Einfluß des Pflanzenwachstums auf die Bakterien im Wurzelbereich. *Zentralbl. Bakt., 2. Abt.* 82. 1930, 44-69. — **104.** GRINEVA, G. M.: [Root excretion by plants during brief periods of anaerobiosis]. *Fiziol. Rast.* 8. 1962, 686-691. — **105.** GRISHKEVICH, V. A.: [The dynamics of root and root-zone bacteria in the ontogeny of vernalized wheat]. *Zap. Leningrad. sel'skokhoz. Inst.* 11. 1956, 85-91. Ref.: *Annot. Bibliogr., Harpenden*, No. 857, 1964, 48. — **106.** GUBANOV, YA. V.: [Depth of root-system penetration of spring wheat under various soil-moisture conditions]. *Dokl. vsesoyuzn. Akad. sel'skokhoz. Nauk im. Lenina*. 1952, No. 7, 15-19. Ref.: *Annot. Bibliogr., Harpenden*, No. 355, 1960, 35. — **107.** GUILLEMAT, J., et MONTÉGUT, J.: Contribution à l'étude de la microflore fongique des sols cultivés. *Ann. Épiphyt.* 7. 1956, 471-540. — **108.** GVOZDYAK, R. I.: [Der Einfluß aerober sporulierender Bakterien aus der Weizen- und Gerstenrhizosphäre auf Samenkeimung und Wachstum dieser Pflanzen]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 19. 1957, Nr. 4, 40-44. — **109.** GYLLENBERG, H. G.: The rhizosphere effect of graminaceous plants in virgin soils. *Physiol. Plant.* 8. 1955, 644-652. — **110.** DERS.: dto. II. Nutritional characteristics of non-sporogenous bacteria associated with the roots. *Physiol. Plant.* 9. 1956, 119-129. — **111.** DERS.: Seasonal variation in the composition of the bacterial soil flora in relation to plant development. *Can. J. Microbiol.* 3. 1957, 131-134. — **112.** HARLEY, J. L.: Mycorrhiza and soil ecology. *Biol. Rev.* 23. 1948, 127-158. — **113.** HARMSSEN, G. W.: Some aspects of nitrogen metabolism in soil. *Trans. 8. Int. Congr. Soil Sci., Bukarest*, 1967, (im Druck, ref. n. Abstr.). — **114.** DERS., and JAGER, G.: Determination of the quantity of carbon and nitrogen in the rhizosphere of young plants. In: *Soil Organisms*, Amsterdam, 1963, 245-251. — **115.** HENDERSON, V. E., and KATZ-



NELSON, H.: The effect of plant roots on the nematode population of the soil. *Can. J. Microbiol.* 7. 1961, 163–167. — **116.** HENRY, A. W.: The influence of soil temperature and soil sterilization on the reaction of wheat seedlings to *Ophiobolus graminis*. *Can. J. Res., Sect. C*, 7. 1932, 198–203. — **117.** HERR, L. J.: Soil mycoflora associated with continuous cropping of corn, oats, and wheat. *Ohio J. Sci.* 57. 1957, 203–211. — **118.** DERS., WEAVER, C. R., and HORST, R. K.: A soil dilution procedure applicable to rhizosphere microorganisms assays. *Can. J. Microbiol.* 7. 1961, 277–280. — **119.** HILNER, L.: Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. *Arch. Dtsch. Landw. Ges.* 98. 1904, 59–78. — **120.** HOES, J. A.: Dynamics of the mycoflora of subterranean parts of winter wheat in the dryland area of Washington. *Phytopathology* 52. 1962, 736. — **121.** DERS.: *dto.* Diss. Abstr. 25. 1964, Nr. 3, 1478. Ref.: *Rev. appl. Mycol.* 44. 1965, 282. — **122.** HORST, R. K., and HERR, L. J.: Effects of foliar urea treatment on numbers of actinomycetes antagonistic to *Fusarium roseum f. cerealis* in the rhizosphere of corn seedlings. *Phytopathology* 52. 1962, 423–427. — **123.** HURTI, I.: Über die allelopathische Beeinflussung der Keimfähigkeit und Triebkraft von Samen verschiedener Kulturpflanzen und Unkräuter. *Wiss. Ztschr. Univ. Rostock, mathem. naturwiss. Reihe*, 2. 1953, 145–157.

**124.** ISAKOVA, A. A., und SMIRNOVA, A.: [Einfluß verschiedener Mikrobenkomplexe der Bakteriorrhiza auf das Wachstum höherer Pflanzen]. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 14. 1937, 397–398. — **125.** ISWARAN, V., and ABHISWAR SEN: *Azotobacter* species in the rhizosphere of some agricultural crops. *Proc. Indian Acad. Sci., Sect. B*. 53. 1961, 182–186.

**126.** JACKSON, R. M.: Soil fungistasis and the rhizosphere. In: *Ecology of soil fungi*, Liverpool 1960, 168–176. — **127.** DERS., and BROWN, M. E.: Behaviour of *Azotobacter chroococcum* introduced into the plant rhizosphere. *Ann. Inst. Pasteur* 111. Suppl. au No. 3. 1966, 103–112. — **128.** JAGNOW, G.: Bodenmikroskopische Untersuchungen der engeren Rhizosphäre einiger Grünlandpflanzen auf Wiesenstandorten. *Zentralbl. Bakt.*, 2. Abt. 114. 1961, 475–489. — **129.** JAMES, N., WILSON, J., and STARK, E.: The microflora of stored wheat. *Can. J. Res., Sect. C*, 24. 1946, 224–233. — **130.** JENNY, H., and GROSSENBACHER, K.: Root-soil boundary zones as seen in the electron microscope. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 27. 1963, 273–277. — **131.** JENSEN, H. L.: Bacterial treatment of non-leguminous seeds as an agricultural practice. *Aust. J. Sci.* 4. 1942, 117–120. — **132.** JOFFE, J. S.: A pedologist views the nitrogen problem. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 8. 1944, 23–36.

**133.** KATZNELSON, H.: The "rhizosphere effect" of mangels on certain groups of soil microorganisms. *Soil Sci.* 62. 1946, 343–354. — **134.** DERS.: Recent studies on the rhizosphere phenomenon. *Trans. 7. Int. Congr. Soil Sci., Madison*, 3. 1960, 537–544. — **135.** DERS.: Observations on the rhizosphere effect. In: *Ecology of soil fungi*, Liverpool, 1960, 192–201. — **136.** DERS.: Microorganisms in the rhizosphere. In: *Recent Advances in Botany*, Montreal, 1. 1961, 610–614. — **137.** DERS.: Nature and importance of the rhizosphere. In: *Ecology of soil-borne plant pathogens*, Berkeley, Calif., 1965, 187–209. — **138.** DERS., and BOSE, B.: Metabolic activity and phosphate-dissolving capability of bacterial isolates from wheat roots, rhizosphere and non-rhizosphere soil. *Can. J. Microbiol.* 5. 1959, 79–85. — **139.** DERS., and HENDERSON, V. E.: Studies on the relationships between nematodes and other soil microorganisms. I. The influence of actinomycetes and fungi on *Rhabditis (Cephaloboides) oxyerca* de Man. *Can. J. Microbiol.* 8. 1962, 875–882. — **140.** DERS., LOCHHEAD, A. G., and TIMONIN, M. I.: Soil microorganisms and the rhizosphere. *Bot. Rev.* 14. 1948, 543–587. — **141.** DERS., PETERSON, E. A., and ROUATT, J. W.: Phosphate-dissolving microorganisms on seed and in the root zone of plants. *Can. J. Bot.* 40. 1962, 1181–1186. — **142.** DERS., and RICHARDSON, L. T.: The microflora of the rhizosphere of tomato plants in relation to soil sterilization. *Can. J. Res., Sect. C*, 21. 1943, 249–255. — **143.** DERS., and ROUATT, J. W.: Studies on the incidence of certain physiological groups of bacteria in the rhizosphere. *Can. J. Microbiol.* 3.

- 1957, 265–269. — **144.** Dies.: Manometric studies with rhizosphere and non-rhizosphere soil. *Can. J. Microbiol.* 3. 1957, 673–678. — **145.** Dies., and PAYNE, T. M. B.: The liberation of amino acids and reducing compounds by plant roots. *Plant and Soil* 7. 1955, 35–48. — **146.** Dies.: Recent studies on the microflora of the rhizosphere. *Proc. 6. Int. Congr. Soil. Sci., Paris, 3. 1956*, 151–156. — **147.** Ders., ROUATR, J. W., and ZAGALLO, A. C.: Manometric studies with rhizosphere and non-rhizosphere soils and with bacterial isolates from them. *Bact. Proc., Baltimore, 57. 1957*, A 5. — **148.** Ders., and STRZELCZYK, E.: Studies on the interaction of plants and free-living nitrogen-fixing microorganisms. I. Occurrence of *Azotobacter* in the rhizosphere of crop plants. *Can. J. Microbiol.* 7. 1961, 437–446. — **149.** KAUNAT, H.: Wuchsstoffbedürftige Bakterien aus der engen Rhizosphäre von Kulturpflanzen. *Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 114.* 1961, 233–239. — **150.** Ders.: dto. II. Morphologie und biochemische Eigenschaften. *Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 115.* 1962, 1–10. — **151.** Ders.: dto. IV. Rückblick und ergänzende Betrachtungen zur Erfassung und Dauerkultivierung. *Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 116.* 1963, 252–258. — **152.** Ders.: Zum Problem der Spezifität der Rhizosphärenmikroflora von Kulturpflanzen. I. Mitteilung. *Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 116.* 1963, 694–709. — **153.** Ders.: dto. II. Mitteilung. Wirkung der engen Rhizosphäre auf die Zahl der nichtsporenbildenden, sporenbildenden, anaeroben und oligonitrophilen Bakterien sowie Actinomyceten und Pilze. *Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 117.* 1963, 1–12. — **154.** Ders.: dto. III. Mitteilung. Wirkung der engen Rhizosphäre auf das Artenspektrum der aeroben nicht-sporenbildenden Bakterien. *Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 117.* 1963, 283–305. — **155.** KÁŽ, V., und ŽÁK, J.: [Entwicklung und Aktivität von *Azotobacter* im Zusammenhang mit der Konkurrenz der Bodenmikroflora und in der Rhizosphäre verschiedener Kulturpflanzen]. *Rost. Výr.* 28. 1955, 33–44. — **156.** KHALABUDA, T. V.: [Einleitende Beiträge zur Untersuchung der Rhizosphärenmikroflora des Winterweizens im Süden der ukrainischen SSR]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 20.* 1958, Nr. 2, 11–25. — **157.** Ders.: [Die verbreitetsten Pilze in der Rhizosphäre des Winterweizens im Süden der ukrainischen SSR]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 20.* 1958, Nr. 3, 10–17. — **158.** Ders.: [Die Variabilität von *Mortierella alpina* Peyronel aus der Rhizosphäre des Winterweizens]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 21.* 1959, Nr. 2, 20–34. — **159.** Ders.: [Über *Mortierella marburgensis* Linnemann aus der Rhizosphäre von Winterweizen]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 21.* 1959, Nr. 3, 9–12. — **160.** KHEIFETS, D. M.: [Distribution of phosphorus and potassium in rhizosphere soil and non-rhizosphere soil]. *Trudy pochv. Inst. Dokuchaeva* 55. 1960, 165–191. — **161.** KHRUSHCHOVA, E. P.: [Mykorrhizen landwirtschaftlicher Kulturpflanzen]. *Trudy Konf. Mikotrofii rastenii Akad. Nauk SSSR, Moskau, 1955*, 141–148. — **162.** Ders.: [Wheat mycorrhiza and its importance for growth and development]. *Izv. Akad. Nauk, Ser. Biol.* 1960, Nr. 2, 230–239. — **163.** KHUDYAKOV, YA. P.: [Lytic effect of soil bacteria on parasitic fungi]. *Mikrobiologiya* 4. 1935, 193–204. — **164.** Ders., and VOZNYAKOVSKAYA, YU. M.: [The microflora of wheat roots and some of its properties]. *Mikrobiologiya* 25. 1956, 184–190. — **165.** KING, H. DEL., and WALLACE, R. H.: Morphological and physiological groups of soil bacteria from the roots of barley and oats. *Can. J. Microbiol.* 2. 1956, 473–481. — **166.** KINGSLAND, G. C.: Mycoflora of the rhizosphere of small grains and other crops in South Carolina. *Phytopathology* 53. 1963, 623–624. — **167.** KIRILENKO, T. S.: [Species of the genus *Fusarium* in barley and oat rhizosphere in districts of the Polesse of the ukrainian SSR]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 27.* 1965, Nr. 2, 23–29. — **168.** Ders.: [Fungi of the order *Mucorales* in the rhizosphere of barley and oats in the Polesse districts of the ukrainian SSR]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 27.* 1965, Nr. 5, 16–23. — **169.** KLINCÁRE, A. A.: [The effect of mercuran and TMTD preparation on the acclimatization, dynamics and activity of *Azotobacter* in the rhizosphere of spring wheat]. *Izv. Akad. Nauk latv. SSR. I.* 1961, 109–114. Ref.: *Soils Fertil., Harpenden*, 25. 1962, 42. — **170.** KMOCH, H. G., RAMIG, R. E., FOX, R., and KOEHLER, F. E.: Root development of winter wheat as influenced by soil moisture and nitrogen fertilization. *Agron. J.* 49. 1957, 20–25. — **171.** KÖHNLEIN, J., und VETTER, H.: Ernterückstände und Wurzelbild. P. Paray, Berlin, 1953, 138 p. — **172.** KÖNIG, E.: Über die

Aufschließung von Rohphosphaten in natürlichen Böden durch den direkten Angriff von Bodenpilzen. Landwirtsch. Forsch. 14. 1961, 216—225. — **173.** KORENYAKO, A. I.: [Development of nodule bacteria as influenced by root excretions of plants]. Mikrobiologiya 11. 1942, 105—108. — **174.** KOZLOVA, E. I., BELOUSOVA, A. A., and VANDAR'EVA, V. S.: [Effect of simazine and atrazine on development of soil microorganisms]. Agrobiologiya 1964, 272—277. — **175.** Kozová, J.: [Die Mikroflora der Rhizosphäre von Winter- und Sommerweizen]. Rost. Výr. 28. 1955, 202—205. — **176.** KRASIL'NIKOV, N. A.: [Influence of root secretion on the development of *Azotobacter* and other soil microbes]. Mikrobiologiya 3. 1934, 343—359. — **177.** Ders.: [The effect of soil bacteria on the growth of wheat]. Mikrobiologiya 8. 1939, 521—532. — **178.** Ders.: [The influence of microorganisms on the growth of plants]. Mikrobiologiya 9. 1940, 395—423. — **179.** Ders.: [The bacterial mass of the rhizosphere of plants]. Mikrobiologiya 13. 1944, 144—146. — **180.** Ders.: [Microflora of soils as influenced by plants]. Mikrobiologiya 13. 1944, 187—198. — **181.** Ders.: [Phytohormonal activity of soil bacteria]. Dokl. Akad. Nauk SSSR. 45. 1944, 80—83. — **182.** Ders.: [Enzyme release by plant roots]. Dokl. Akad. Nauk SSSR. 87. 1952, 309—312. — **183.** Ders.: [Microbe-antagonists and antibiotic substances as factors increasing the resistance of plants to infections]. Izv. Akad. Nauk SSSR, Ser. Biol. 1958, No. 2, 170—182. — **184.** Ders.: Diagnostik der Bakterien und Actinomyceten. G. Fischer, Jena, 1959, 813 p. — **185.** Ders.: Microorganisms and higher plants. Jerusalem 1960, 474 p. (Israel Program of Scientific Translations). **186.** Ders.: On the role of soil bacteria in plant nutrition. J. gen. appl. Microbiol. 7. 1961, 128—144. — **187.** Ders.: The role of microorganisms in plant life. In: Recent Progress in Microbiology, Toronto, 1963, 282—290. — **188.** Ders.: Sanitation of soil by microorganisms. In: Ecology of Soil Bacteria, Liverpool, 1967, 422. — **189.** Ders., and GARKINA, N. R.: Effect of bacteria on the growth of isolated plant roots. Mikrobiologiya 8. 1939, 952—957. — **190.** Ders., KRISS, A. E., and LIRVINOW, M. A.: [The effect of the root system on soil microflora]. Mikrobiologiya 5. 1936, 270—286. — **191.** Ders., and NIKITYNA, N. I.: [The microflora of decomposing roots and its specificity]. Pochvovedenie 1945, No. 2, 131—135. — **192.** KUDRINA, R. M.: [*Azotobacter* in the root system of agricultural plants]. Izv. Akad. Nauk kazakh. SSR., Ser. Biol. 1957, No. 12, 40—55. Ref.: Annot. Bibliogr., Harpenden, No. 366. 1960, 59. — **193.** KUTÁČEK, M., ULLMANN, J., and LIEBL, V.: [On root exudations. II. The movement of the radioactive  $P^{32}$  in wheat plants grown by means of the method of sectional nutrition]. Rost. Výr. 29. 1956, 525—536. — **194.** KUZNETSOV, V. D.: [Actinomyceten einiger Böden aus der Gegend von Kiew und deren antibiotische Eigenschaften]. Mikrobiol. Zh., Kiev, 22. 1960, Nr. 2, 47—53.

**195.** LAL, A.: Interaction of soil microorganisms with *Ophiobolus graminis* Sacc., the fungus causing the take-all disease of wheat. Ann. appl. Biol. 26. 1939, 247—261. — **196.** LEDINGHAM, G. A.: *Rhizophidium graminis* n. sp., a parasite of wheat roots. Can. J. Res., Sect. C., 14. 1936, 117—126. — **197.** LEGG, J. O., and ALLISON, F. E.: Role of rhizosphere microorganisms in the uptake of nitrogen by plants. Trans. 7. Int. Congr. Soil Sci., Madison, 3. 1960, 545—550. — **198.** LINFORD, N. B.: A miniature root-observation box. Phytopathology 30. 1940, 348—349. — **199.** LISINA, E. S., und BEKKER, Z. E.: [Die Rhizosphärenmykoflora symbiotropher Kulturpflanzen]. Bot. Zh. 49. 1964, 1048—1051. — **200.** LOCHHEAD, A. G.: Qualitative studies of soil microorganisms. III. Influence of plant growth on the character of the bacterial flora. Can. J. Res., Sect. C., 18. 1940, 42—53. — **201.** Ders.: Soil microbiology. Annu. Rev. Microbiol. 6. 1952, 185—206. — **202.** Ders.: Qualitative studies of soil microorganisms. XV. Capability of the predominant bacterial flora for synthesis of various growth factors. Soil Sci. 84. 1957, 395—403. — **203.** Ders.: Rhizosphere microorganisms in relation to root-disease fungi. In: Plant Pathology, Problems and Progress, Madison, 1959, 327—338. — **204.** Ders., and BURTON, M. O.: Incidence in soil of bacteria requiring vitamin  $B_{12}$  and the terregens factor. Soil Sci. 82. 1956, 237—245. — **205.** Ders.: Qualitative studies

of soil microorganisms. XIV. Specific vitamin requirements of the predominant bacterial flora. *Can. J. Microbiol.* 3. 1957, 35-42. — **206.** DERS., and ROUATT, J. W.: The "rhizosphere effect" on nutritional groups of soil bacteria. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.* 19. 1955, 48-49. — **207.** DERS., and THEXTON, R. H.: Qualitative studies of soil microorganisms. VII. The "rhizosphere effect" in relation to the amino-acid nutrition of bacteria. *Can. J. Res., Sect. C.*, 25. 1947, 20-26. — **208.** DERS., TIMONIN, M. I., and WEST, P. M.: The microflora of the rhizosphere in relation to resistance of plants to soil-borne pathogens. *Scient. Agric.* 20. 1940, 414-418. — **209.** LOUW, H. A., and WEBLEY, D. M.: The bacteriology of the root region of the oat plant grown under controlled pot culture conditions. *J. appl. Bact.* 22. 1959, 216-226. — **210.** DIES.: A study of soil bacteria dissolving certain mineral phosphate fertilizers and related compounds. *J. appl. Bact.* 22. 1959, 227-233. — **211.** LUNDEGÅRDH, H., and STENLID, G.: On the exudation of nucleotides and flavanone from living roots. *Ark. Bot.* 31A. 1944, Nr. 10, 1-27. — **212.** LUPPI-MOSCA, A. M.: Investigaciones sobre la micoflora de terrenos españoles. *An. Inst. bot. A. J. Cavanilles*, 18. 1960, 69-90.

**213.** McDOUGALL, B. M., and ROVIRA, A. D.: Carbon-14 labelled photosynthate in wheat root exudates. *Nature, London*, 207. 1965, 1104-1105. — **214.** MACHÁČEK, J. E., and GREANEY, F. J.: Further experiments on the control by seed desinfection of root-rotting fungi in wheat. *Phytopathology*. 31. 1941, 379-394. — **215.** McLAREN, A. D., JENSEN, W. A., and JACOBSEN, L.: Adsorption of enzymes and other proteins by barley roots. *Plant Physiol.* 35. 1950, 549-556. — **216.** MACURA, J.: Seed and soil bacteria in relation to the rhizosphere effect. *Folia biol., Praha*, 4. 1958, 274-280. — **217.** DERS.: Bacterial flora of the root surface of wheat grown in nutrient solutions deficient in nitrogen and phosphorus. *Folia microbiol., Praha*, 6. 1961, 279-281. — **218.** DERS.: Interactions nutritionnelles plantes - bactéries et bases expérimentales de la bactérisation des graines. Rapport général. *Ann. Inst. Pasteur III. Suppl. au No. 3*, 1966, 9-38. — **219.** DERS.: Physiologica studies of rhizosphere bacteria. In: *Ecology of Soil Bacteria*, Liverpool, 1967, 379. — **220.** DERS., and VANČURA, V. (Edit.): *Plant microbes relationships*. Prag, 1965, 333 p. — **221.** MEIKLEJOHN, J.: *Azotobacter* numbers on Broadbalk field, Rothamsted. *Plant and Soil* 23. 1965, 227-235. — **222.** MEISTRÍX, V.: [Determination of mycorrhiza in wheat, oats and rye]. *Rost. Výr.* 28. 1955, 941-950. — **223.** MENON, S. K., and WILLIAMS, L. E.: Effect of crop, crop residues, temperature, and moisture on soil fungi. *Phytopathology* 47. 1957, 559-564. — **224.** MESHKOV, N. V., and KHODAKOVA, R. N.: [Einfluß der Wurzelabscheidungen von Erbsen und Mais auf das Wachstum einiger Bodenmikroorganismen in Rhizosphärenlösung]. *Mikrobiologiya* 23. 1954, 544-550. — **225.** MICEV, N.: [Effect of fertilizers on microorganisms of the soil and rhizosphere]. *Annu. Fac. Agric. Skopje* 14. 1961, 263-275. — **226.** MILLER, R. E., and BOOTHROYD, C. W.: Seasonal population of rhizosphere fungi associated with corn roots. *Phytopathology* 52. 1962, 744. — **227.** MIRCHINK, T.: [On fungi causing toxicity of turf podzol soil in various stages of cultivation]. *Mikrobiologiya* 26. 1957, 78-86. — **228.** DERS., and ASEVA, I. V.: [Fungi as a toxicity factor of turf-podzol soil at different degrees of cultivation]. *Nauch. Dokl. v'yssh. Shk., biol. Nauki* 1959, No. 2, 206-211. Ref.: *Rev. appl. Mycol.* 39. 1960, 89-90. — **229.** DERS.: KOPYSKAYA, F. G., and GRESHNYKH, K. P.: [Der Einfluß von Toxinen aus Bodenpilzen auf den Gehalt an Stickstoff und Aminosäuren in Pflanzen]. *Mikrobiologiya* 31. 1962, 669-676. — **230.** MISHUSTIN, E. N.: *Mikroorganizmy i plodorodie pochvy* [Mikroorganismen und Bodenfruchtbarkeit]. Izd. Akad. Nauk, Moskau, 1956, 247 p. — **231.** DERS.: [Bacterial fertilizers and their effectiveness]. *Mikrobiologiya* 32. 1963, 911-917. — **232.** DERS.: Action d'*Azotobacter* sur les végétaux supérieurs. *Ann. Inst. Pasteur III. Suppl. au No. 3*. 1966, 121-135. — **233.** DERS., and NAUMOVA, A. N.: [Bakterielle Dünger, ihre Wirksamkeit und Wirkungsmechanismen]. *Mikrobiologiya* 31. 1962, 543-555. — **234.** DIES., and MAR'ENKO, V. G.: [Die Wirkung von *Azotobacter* auf Pflanzen]. *Izv. Timiryazev. sel'skokhoz. Akad.* 1964, No. 3, 174-188. Ref.: *Landw. Zentralbl.*, 2. Abt. 10. 1966, 1204. — **235.** MITCHELL, R., and ALEXANDER, M.: Chitin and the biological

control of *Fusarium* diseases. Plant. Dis. Repr. 45. 1961, 487—490. — **236.** MOLINA, J. A. E., and ROVIRA, A. D.: The influence of plant roots on autotrophic nitrifying bacteria. Can. J. Microbiol. 10. 1964, 249—257. — **237.** MOSKOVETS, V. W., and ZHDANOVA, N. N.: [Quantitative und qualitative Zusammensetzung der pilzlichen Rhizosphärenflora von Mais in einigen Steppen- und Waldsteppengebieten der ukrainischen SSR]. Mikrobiol. Zh., Kiev, 22. 1960, Nr. 3, 21—26. — **238.** MOSSE, B.: Vesicular-arbuscular mycorrhiza: An extreme form of fungal adaptation. In: Symbiotic Associations, 13. Symp. Soc. gen. Microbiol., Cambridge, 1963, 146—170. — **239.** MÜLLER, G.: Bodenbiologie. Fischer, Jena, 1965, 889 p. — **240.** MÜLLER, H.: Untersuchungen zur Frage wechselseitiger Beziehungen zwischen keimenden Samen und Mikroorganismen in Samen-nähe. Arch. Mikrobiol. 41. 1962, 351—382. — **241.** MYŚKÓW, W.: The influence of bacteria dissolving phosphates on the availability of phosphorus to plants. Acta microbiol. pol. 10. 1961, 395—402.

**242.** NAIR, N. G.: Behaviour of *Bipolaris sorokiniana* (*Helminthosporium sativum*) in the rhizosphere of wheat. Proc. Indian Acad. Sci., Sect. B., 55. 1962, 290—295. — **243.** NANCE, J., and CUNNINGHAM, L. W.: Evolution of acetaldehyde by excised wheat roots in solutions. Am. J. Bot. 39. 1951, 604—609. — **244.** NAUMANN, K.: Durch Klee-grasanbau hervorgerufene Veränderungen der Zusammensetzung der Bodenmikroflora. Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtsch.wiss. 41. 1961, 123—133. — **245.** Ders.: Mehr-jährige bodenmikrobiologische Untersuchungen im Klee-gras-Fruchtfolgeversuch Bären-rode. Zentralbl. Bakt. 2. Abt. 119. 1965, 673—713. — **246.** NAUMOVA, A. N.: [Minerali-zation of phosphoro-organic compounds by rhizospheric and soil bacterial]. Trudy Inst. Mikrobiol. Akad. Nauk SSSR 11. 1961, 222—232. — **247.** NICHOLAS, D. J. D.: Influence of the rhizosphere on the mineral nutrition of the plant. In: Ecology of soil-borne plant pathogens, Berkeley, Calif., 1965, 210—217. — **248.** NILSSON, H. E.: Preliminary report on a method for studies of root development and root diseases. Phytopath. Ztschr. 53. 1965, 190—194. — **249.** NILSSON, P. E.: Influence of crop on biological activities in soil. Kgl. Lantbr.högsk. Ann. 23. 1957, 175—218. — **250.** NORMAN, A. G.: Role of soil micro-organisms in nutrient availability. In: Mineral Nutrition of Plants, Univ. Wisconsin Pr., 1951, 167—183. — **251.** Ders.: Microbial products affecting root development. Trans. 7. Int. Congr. Soil Sci., Madison, 3. 1960, 531—536. — **252.** NOVOGRUDSKAYA, E. D.: [Effect of plants on development of nitrifying bacteria in their rooting zones]. Agrobiologiya 1963, 720—724. — **253.** NOVOGRUDSKII, D. M.: [Antagonistic inter-relationships in microbes and biological methods of combating fungal disease]. Uspekhi sovrem. Biol. 5 (3). 1936; Ref.: in 185. — **254.** Ders.: [Mycolytic bacteria of the genus *Pseudomonas*]. Izv. Akad. Nauk kazakh. SSR., Ser. Mikrobiol., 1949, No. 1, 18. Ref.: in 185. — **255.** NOWOTNY-MIECZYŃSKA, A., and GOŁĘBIEWSKA, J.: The influence of micro-bial population on the phosphorus uptake by some crop plants. Acta microbiol. pol. 5. 1956, 129—132.

**256.** ORDIN, A. P.: [Mycoflora of the rhizosphere and roots of cultivated plants]. Mikrobiologiya 30. 1961, 679—683.

**257.** PAHARIA, K. D.: The effect of cropping sequence on soil microflora in relation to development of root rots of cereals. Diss. Abstr. 16. 1956, 2273—2274. Ref.: Rev. appl. Mycol. 36. 1957, 685. — **258.** PÁNTOS, G.: Formes principales des bactéries de la rhizosphère du blé et effet de la plante sur la microflore. Trans. 6. Int. Congr. Soil Sci., Paris, 3. 1956, 225—229. — **259.** Ders.: Qualité physiologiques des espèces de bactéries dominant dans la rhizosphère du blé pendant les différentes périodes de developpement de la plante et leur effet sur la plante. Trans. 6. Int. Congr. Soil Sci., Paris, 3. 1956, 237—241. — **260.** Ders.: [The effect of rhizosphere bacteria on wheat under monobacterial conditions]. Agrokém. Talajt. 5. 1956, 351—358. — **261.** Ders.: The principal forms and physiological properties of the bacteria in the rhizosphere of wheat, and the interrelations between them and the plant. Acta agron. Sci. hung. 7. 1957, 37—63. — **262.** Ders.: [The vitamin-synthesising capacity of some dominant strains of bacteria in the rhizosphere of wheat and maize]. Agrokém. Talajt. 10. 1961,

- 511–522. — **263.** Ders.: [Die Artenzusammensetzung der in der Histosphäre des Weizens lebenden Bakterien]. *Agrokém. Talajt. 13. Suppl.*, 1964, 55–62. — **264.** Ders.: Das Artenspektrum der in der Rhizosphäre von Winterweizen lebenden Bakterienflora. *Trans. 8. Int. Congr. Soil Sci., Bukarest, 3. 1967*, zit. nach Abstr. — **265.** PAPADAKIS, J.: Plant population stress and antibiotics of the rhizosphere. *Soil Sci. 96.* 1963, 257–260. — **266.** PARKINSON, D.: Liberation of amino acids by oat seedlings. *Nature, London, 176.* 1955, 35–36. — **267.** Ders.: New methods for the qualitative and quantitative study of fungi in the rhizosphere. In: *Méthodes d'étude microbiologique du sol. Pédologie, No. spéc.* 1957, 146–154. — **268.** Ders.: Die Entwicklung von Fusarien in der Wurzelregion von Getreide und anderen Nutzpflanzen. *Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtsch.wiss. 41.* 1961, 7–14. — **269.** Ders., and CHESTERS, C. G. C.: Occurrence of *Fusarium culmorum* in the rhizosphere of oats. *Nature, London, 181.* 1958, 1746–1747. — **270.** Ders., and PEARSON, R.: Factors affecting the stimulation of fungal development in the root region. *Nature, London, 205.* 1965, 205–206. — **271.** PAUL, E. A., and SCHMIDT, E. L.: Formation of free amino acids in rhizosphere and non-rhizosphere soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 25.* 1961, 359–362. — **272.** PAVLYCHENKO, T.: Quantitative studies of the entire root systems of weed and crop plants under field conditions. *Ecology 18.* 1937, 62–79. — **273.** PAYNE, T. M. B., ROUATT, J. W., and LOCHHEAD, A. G.: The relationship between soil bacteria with simple nutritional requirements and those requiring amino acids. *Can. J. Microbiol. 3.* 1957, 73–80. — **274.** PETERSON, E. A.: A study of cross antagonisms among some actinomycetes active against *Streptomyces scabies* and *Helminthosporium sativum*. *Antibiot. Chemother. 4.* 1953, 134–149. — **275.** Ders.: Observations on fungi associated with plant roots. *Can. J. Microbiol. 4.* 1958, 257–265. — **276.** Ders.: Seed-borne fungi in relation to colonization of roots. *Can. J. Microbiol. 5.* 1959, 579–582. — **277.** Ders.: Observations on the influence of plant illumination on the fungal flora of roots. *Can. J. Microbiol. 7.* 1961, 1–6. — **278.** Ders., and KATZNELSON, H.: Studies on the relationships between nematodes and other soil microorganisms. IV. Incidence of nematode-trapping fungi in the vicinity of plant roots. *Can. J. Microbiol. 11.* 1965, 491–495. — **279.** Ders., ROUATT, J. W., and KATZNELSON, H.: Microorganisms in the root zone in relation to soil moisture. *Can. J. Microbiol. 11.* 1965, 483–489. — **280.** PETRENKO, G. YA.: [Faktoren, die die Ergebnisse der symbiotischen Wechselwirkungen zwischen *Azotobacter* und höheren Pflanzen beeinflussen]. *Trudy Inst. Mikrobiol. Akad. Nauk SSSR. 11.* 1961, 111–129. — **281.** PIDOPLICHKO, N. M., MOSKOVETS, V. S., and ZHDANOVA, N. M.: [Effect of certain fungi from the maize rhizosphere on its shoots]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 22.* 1960, Nr. 3, 15–20. — **282.** Dies.: [Occurrence of fungi from the genus *Penicillium* in the maize rhizosphere in ten steppe and forest-steppe regions of the ukrainian SSR]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 24.* 1962, Nr. 3, 42–49. — **283.** Dies.: [Occurrence of fungi of the genus *Aspergillus* in maize rhizosphere soil in ten steppe and forest-steppe regions of the ukrainian SSR]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 24.* 1962, Nr. 5, 3–8. — **284.** Dies.: [Occurrence of fungi of the genus *Fusarium* in maize rhizosphere in ten regions of the steppe and forest-steppe zones of the Ukraine]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 24.* 1962, Nr. 6, 19–26. — **285.** Dies.: [Effect of certain fungi from the maize rhizosphere on its shoots, Communication II]. *Mikrobiol. Zh., Kiev, 25.* 1963, Nr. 6, 38–43. — **286.** POCHON, J., et BARJAC, H. DE: Recherches sur la rhizosphère du maïs. Action des fumures minérales et organiques. *Trans. 6. Int. Congr. Soil. Sci., Paris, 3.* 1956, 287–291. — **287.** Dies.: Interactions entre la croissance des *Azotobacter* et celle du maïs. *Ann. Inst. Pasteur 94.* 1958, 419–427. — **288.** Ders., ROCHE, A., CHARPENTIER, M., et TARDIEUX, P.: Effet rhizosphérique du maïs en culture hydroponique aux premiers stades de croissance. I. Groupements bactériens physiologiques. *Trans. 7. Int. Congr. Soil Sci., Madison, 3.* 1960, 558–561. — **289.** POD'YAPOL'SKAYA, V. P.: [Die Verbreitung von Tricalciumphosphatlösenden Bakterien in kastanien-hellbraunen Böden]. *Agrobiologiya 1960*, 86–90. — **290.** POSCHENRIEDER, H.: Über die Verbreitung des *Azotobacter* im Wurzelbereiche der Pflanzen. *Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 80.* 1930, 369–378. — **291.** PSAREV, G. M., and VESELOVSKAYA, KH. A.: [Effect of some synthetic compounds

on the growth of embryonic roots of winter wheat]. Dokl. Akad. Nauk SSSR 56. 1947, 973-976.

**292.** RAICHEVA, L. B.: [Nodule bacteria of the species *Rhizobium meliloti* in the rhizosphere of wheat, oats, maize, and alfalfa]. Nauchn. Trudy Inst. pochv. Issled. Pushkarova, 1957, No. 3, 493-502. Ref.: Annot. Bibliogr., Harpenden, No. 857, 1964, 45. — **293.** RANGASWAMI, G., and VIDYASEKARAN, P.: Antibiotic production by *Streptomyces* sp. in corn rhizosphere. Phytopathology 53. 1963, 995-997. — **294.** RATNER, E. I., and SAMOILOVA, S. A.: [Plant assimilation of organic compounds of orthophosphoric acid in relation to the extracellular phosphatase activity of the root]. Fiziol. Rast. 2. 1955, 518-528. — **295.** RĚHÁČEK, Z.: [Distribution of actinomycetes in the rhizosphere of cereals during the vegetative period]. Českoslov. Mikrobiol. 1. 1956, 211-215. — **296.** REHM, H. J.: Beitrag zur Ökologie der Streptomyceten. 3. Mitteilung. Die Streptomycetenarten und ihre antibiotische Aktivität in der Rhizosphäre der Gerste. Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 114. 1961, 147-155. — **297.** Ders.: Versuche zur Bekämpfung von Roggenfußkrankheiten (Fusariosen) durch Saatgutimpfung mit antibiotisch wirkenden Streptomyceten. Ztschr. Pfl.krankh. 60. 1953, 549-560. — **298.** REINOLDT, B.: Über die Verteilung einiger niederer Phycomyceten im Erdboden. Arch. Mikrobiol. 16. 1951, 177-200. — **299.** REMPE, E. KH.: [The microflora of root systems when plants are grown in aqueous cultures]. Trudy vsesoyuz. nauchno-issled. Inst. sel'skokhoz. Mikrobiol. 12. 1951, 56-65. — **300.** Ders.: [Die Bedeutung der Wurzelmikroflora in der Pflanzenernährung auf sterilisierten Substraten]. Agrobiologiya 1959, 590-602. — **301.** Ders.: [Der Einfluß des spezifischen Komplexes der Wurzelmikroflora auf Wachstum und Entwicklung der Pflanze]. Agrobiologiya 1962, 604-609. — **302.** Ders., and KALTAGOVA, O. G.: [Effect of root microflora on activity of physiological processes in plants]. Agrobiologiya 1962, 866-878. — **303.** Ders.: [Effect of root microorganisms on development and soil nutrition of plants. 1. Role of bacterial stimulators in increasing yield of agricultural crops. 2. Effect of the root microflora on nutrient uptake by plants]. Agrobiologiya 1965, 706-721. — **304.** RIVIÈRE, J.: Étude microbiologique de la rhizosphère du blé. I. Groupes fonctionnels microbiens et stades de croissance. Ann. Inst. Pasteur 92. 1957, 279-283. — **305.** Ders.: dto. II. — Réalisation et analyse microbiologique d'une rhizosphère artificielle. Ann. Inst. Pasteur 95. 1958, 231-234. — **306.** Ders.: Contribution à l'étude de la rhizosphère du blé. Ann. agron. Paris, 45. 1959, 93-337; et thèse, Paris, 245 p. — **307.** Ders.: Étude microbiologique de la rhizosphère du blé. III. Nature des excretions radicellaires du blé à la fin du tallage. Ann. Inst. Pasteur 98. 1960, 313-316. — **308.** Ders.: Action des microorganismes de la rhizosphère sur la croissance du blé. I. — Répartition des genres et des groupes nutritionnels. Ann. Inst. Pasteur 101. 1961, 611-618. — **309.** Ders.: dto. II. — Isolement et caractérisation des bactéries produisant des phytohormones. Ann. Inst. Pasteur 105. 1963, 303-314. — **310.** Ders.: Rhizosphère et croissance du blé. Ann. agron. Paris, 14. 1963, 619-653. — **311.** Ders.: Action des microorganismes de la rhizosphère sur la croissance du blé. Ann. agron. Paris, 15. 1964, 74-107. — **312.** Ders.: dto. III. — Isolement et identification des bactéries dégradant l'acide indole-3-acétique. Ann. Inst. Pasteur 107. Suppl. au No. 3, 1964, 250-256. — **313.** Ders., et CHAUSSAT, R.: Destruction de la coumarine dans la rhizosphère. Ann. Inst. Pasteur 111. Suppl. au No. 3, 1966, 155-167. — **314.** ROUATT, J. W.: Initiation of the rhizosphere effect. Can. J. Microbiol. 5. 1959, 67-71. — **315.** Ders., and KATZNELSON, H.: The comparative growth of bacterial isolates from rhizosphere and non-rhizosphere soils. Can. J. Microbiol. 3. 1957, 271-275. — **316.** Ders.: Influence of light on bacterial flora of roots. Nature, London, 186. 1960, 659-660. — **317.** Ders.: A study of the bacteria on the root surface and in the rhizosphere soil of crop plants. J. appl. Bact. 24. 1961, 164-171. — **318.** Ders., and HENDERSON, V. E.: Influence of light on the bacterial flora and nematode population of roots. Bact. Proc. 1960. A9, 30. — **319.** Ders., KATZNELSON, H., and PAYNE, T. M. B.: Statistical evaluation of the rhizosphere effect. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc. 24. 1960, 271-273. — **320.** Ders., and LOCHHEAD, A. G.: Qualitative Studies of Soil Micro-

- organisms. XIII. Effect of decomposition of various crop plants on the nutritional groups of soil bacteria. *Soil Sci.* 80. 1955, 147-154. — **321.** Ders., PETERSON, E. A., KATZNELSON, H., and HENDERSON, V. E.: Microorganisms in the root zone in relation to temperature. *Can. J. Microbiol.* 9. 1963, 227-236. — **322.** ROVIRA, A. D.: A study of the development of the root-surface microflora during initial stages of plant growth. *J. appl. Bact.* 19. 1956, 72-79. — **323.** Ders.: Plant root excretions in relation to the rhizosphere effect. I. The nature of root exudate from oats and peas. *Plant and Soil* 7. 1956, 178-194. — **324.** Ders.: dto. II. A study of the properties of root exudate and its effects on the growth of microorganisms isolated from the rhizosphere and control soil. *Plant and Soil* 7. 1956, 195-208. — **325.** Ders.: dto. III. The effect of root exudates on the numbers and activity of microorganisms in soil. *Plant and Soil* 7. 1956, 209-217. — **326.** Ders.: dto. IV. Influence of plant species, age of plant, light, temperature, and calcium nutrition on exudation. *Plant and Soil* 11. 1959, 53-64. — **327.** Ders.: Plant-root exudates in relation to the rhizosphere microflora. *Soils Fertil.*, Harpenden, 25. 1962, 167-172. — **328.** Ders.: Microbial inoculation of plants. I. Establishment of freeliving nitrogen-fixing bacteria in the rhizosphere and their effects on maize, tomato, and wheat. *Plant and Soil* 19. 1963, 304-314. — **329.** Ders.: Interactions between plant roots and soil microorganisms. *Annu. Rev. Microbiol.* 19. 1965, 241-266. — **330.** Ders.: Plant-root exudates and their influence on soil microorganisms. In: *Ecology of soil-borne plant pathogens*, Berkeley, Calif., 1965, 170-186. — **331.** Ders., and BRISBANE, P. G.: Numerical taxonomy and soil bacteria. In: *Ecology of Soil Bacteria*, Liverpool, 1967, 327. — **332.** RUBENCHIK, L. I., and BERSHOVA, O. I.: [Effect of trace elements on microorganisms and microbiological processes in soil]. *Primen. Mikroëlem. sel'sk. Khoz. Medits. Baku.* 1958, 417-421. Ref.: *Annot. Bibliogr.*, Harpenden, No. 638. 1963, 23. — **333.** RUBTSOVA, I. D.: [Mycotrophy of grasses]. *Agrobiologiya* 1963, 932-934. — **334.** RUDULOVIC, V.: Interrelations of rhizosphere microorganisms and *Azotobacter chroococcum* Beijerinck. *Trans. 8. Int. Congr. Microbiol.*, Montreal, 3. 1962, 53. —
- 335.** SAMTSEVICH, S. A.: [Über die Herstellung, Anwendung und Wirksamkeit bakterieller Dünger in der ukrainischen SSR]. *Mikrobiologiya* 31. 1962, 923-933. — **336.** Ders.: [Colonisation of plant roots by epiphytic and soil microorganisms]. *Mikrobiologiya* 33. 1964, 278-283. — **337.** Ders., and BORISOVA, V. N.: [Effect of fertilizers on the root microflora of winter wheat]. *Mikrobiologiya* 30. 1961, 1033-1041. — **338.** Ders.: [Toxicity of volatile substances produced by microorganisms in the soil]. *Mikrobiologiya* 32. 1963, 474-491. — **339.** SANFORD, G. B.: Soil-borne diseases in relation to the microflora associated with various crops and soil amendments. *Soil. Sci.* 61. 1946, 9-21. — **340.** Ders., and BROADFOOT, W.: Studies of the effects of other soil inhabiting microorganisms on the virulence of *Ophiobolus graminis*. *Scient. Agric.* 11. 1931, 512-528. — **341.** Ders., and CORMACK, M. W.: Variability in association effects of other soil fungi on the virulence of *Helminthosporium sativum* on wheat seedlings. *Can. J. Res., Sect. C.*, 18. 1940, 562-565. — **342.** SAONO, S.: Effect of gibberellic acid on the growth and multiplication of some soil microorganisms and unicellular algae. *Nature, London*, 204. 1964, 1328-1329. **343.** SCHEFFER, F., KICKUTH, R., and STRICKER, G.: Organische Verbindungen aus dem Wurzelraum von *Triticum*-Arten und -sorten. *Ztschr. Pfl.ernähr.Düng.* 105. 1964, 13-22. **344.** SCHMIDT, E. L., and STARKEY, R. L.: Soil microorganisms and plant growth substances. II. Transformations of certain B-vitamins in soil. *Soil Sci.* 71. 1951, 221-231. **345.** SCHÖNBECK, F.: Untersuchungen über den Einfluß von Wurzelausscheidungen auf die Entwicklung von Bodenpilzen. *Naturwissenschaften* 45. 1958, 63-64. — **346.** SCHREIBER, L. R., and GREEN, R. J. jr.: Effect of root exudates on germination of conidia and microsclerotia of *Verticillium albo-atrum* by the soil fungistatic principle. *Phytopathology* 53. 1963, 260-264. — **347.** SCHREINER, O., and REED, H.: Some factors influencing soil fertility. *USDA Bur. Soil, Bull. No. 40.* 1907. — **348.** SCHROTH, M. N., and HILDEBRAND, D. C.: Influence of plant exudates on root-infecting fungi. *Ann. Rev. Phytopath.* 2. 1964, 101-132. — **349.** SCOTT, F. M.: The anatomy of plant roots. In: *Ecology of Soil-borne Plant Pathogens*, Berkeley, Calif., 1965, 145-153. — **350.** Ders., BYSTROM,



- B. G., and BOWLER, E.: Root hairs, cuticle and pits. *Science* 140. 1963, 63–64. — **351.** SHAVLOVSKII, G. M.: [The role of microorganisms of the rhizosphere in supplying plants with organic sulfur compounds]. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 91. 1953, 1213–1216. **352.** Ders.: [The participation of rhizosphere microorganisms in supplying of plants with vitamins]. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*. 95. 1954, 1101–1104. — **353.** SHKLYAR, M. S.: [Einfluß von Stoffwechselprodukten von *Fusarium moniliforme* auf die Samenkeimung und das Pflanzenwachstum]. *Trudy Inst. Mikrobiol. Akad. Nauk SSSR* 11. 1961, 318–326. — **354.** SHTERENBERG, P. M.: [Die Pilzflora in den Wurzeln der Feldfrüchte]. *Agrobiologiya* 1951, Nr. 4, 63–79. — **355.** SHTINA, E. A.: [Changes in the flora of soil algae due to crop rotation]. *Byull. mosk. Obshch. Ispyt. Prir. Otd. biol.* 59. 1954, Nr. 5, 59–69. — **356.** Ders.: [Über die Rolle der Algen bei der Akkumulation von Stickstoff im Boden]. *Agrokimiya, Moskva*, 1964, No. 4, 77–83. Ref.: *Landw. Zentralbl.*, 2. Abt. 10. 1965, 1208. — **357.** Ders., BAIRAMOVA, L. A., PERMINOVA, G. N., and TRET'YAKOVA, A. N.: [The interactions between soil algae and higher plants]. *Trans. 8. Int. Congr. Soil Sci.*, Bukarest, 3. 1967, zit. nach Abstr. — **358.** Ders., and YUNG, L. A.: [Experiment on use of soil algae for bacterial fertilizers]. *Agrobiologiya* 1963, 424–429. — **359.** SIMMONDS, P. M.: Effects of inoculating wheat seedlings with *Helminthosporium sativum* and spread of the fungus to an external substrate. *Can. J. Pl. Sci.* 41. 1961, 791–798. — **360.** Ders., and LEDINGHAM, R. J.: A study of the fungus flora of wheat roots. *Scient. Agric.* 18. 1937, 49–59. — **361.** SKERMAN, V. B. D.: A guide to the identification of the genera of bacteria. Williams and Wilkins, Baltimore, 1959, 217 p. — **362.** SLYKHUIS, J. R.: Studies on *Fusarium culmorum* blight of crested wheat and brome grass seedlings. *Can. J. Res., Sect. C*, 25. 1947, 155–180. — **363.** SMALIĬ V. T.: [Die Bedeutung von Rhizosphärenmikroorganismen für die Phosphorversorgung von Weizensämlingen]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 18. 1956, Nr. 3, 6–11. — **364.** Ders.: [Die Bildung von Heteroauxin in Bakterienkulturen aus der Weizenrhizosphäre]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 20. 1958, Nr. 4, 5–8. — **365.** Ders.: [The formation of vitamins by the bacteria in the wheat rhizosphere]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 21. 1959, Nr. 1, 25–31. — **366.** Ders.: [Der Einfluß von Weizenwurzelexsudaten auf die Vermehrung von Rhizosphärenbakterien]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 22. 1960, Nr. 2, 13–21. — **367.** Ders.: [Der Einfluß von Rhizosphärenbakterien auf den Gehalt an Biotin und Vitamin B<sub>1</sub> in den Weizenpflanzen]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 22. 1960, Nr. 3, 10–14. — **368.** Ders.: [Quantitative Dynamik der Rhizosphärenmikroflora des Weizens]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 22. 1960, Nr. 4, 7–14. — **369.** Ders.: [Der Einfluß von Rhizosphärenbakterien auf die Samenkeimung und das Wachstum der Sämlinge von Weizen]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 22. 1960, Nr. 5, 20–24. — **370.** Ders.: [The production of biologically active substances by bacteria of the wheat rhizosphere]. *Trudy Inst. Mikrobiol. Akad. Nauk SSSR* 11. 1961, 284–291. — **371.** Ders.: [Effect of rhizospheric bacteria on the nicotinic and pantothenic acid contents in wheat plants]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 24. 1962, Nr. 1, 15–19. — **372.** Ders.: [Accumulation of vitamins (biotine., thiamine) in the soil of winter wheat rhizosphere]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 25. 1963, Nr. 2, 6–10. — **373.** Ders.: [Accumulation of vitamins (nicotinic and pantothenic acids) in the soil of winter wheat rhizosphere]. *Mikrobiol. Zh., Kiev*, 26. 1964, Nr. 6, 9–13. — **374.** SMITH, J. H., ALLISON, F. E., and SOULIDES, D. A.: Evaluation of phosphobacterin as a soil inoculant. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 25. 1961, 109–111. — **375.** SPERBER, J. I.: The incidence of apatite-solubilizing organisms in the rhizosphere and soil. *Aust. J. agric. Res.* 9. 1958, 778–781. — **376.** Ders.: Solution of apatite by soil microorganisms producing organic acids. *Aust. J. agric. Res.* 9. 1958, 782–787. — **377.** STARC, A.: Zur Frage der Rhizosphäre und Bodenimpfung mit *Azotobacter*. *Arch. Mikrobiol.* 13. 1942/43, 164–181. — **378.** STARKEY, R. L.: Some influences of the development of higher plants upon the microorganisms in the soil. I. Historical and introductory. *Soil Sci.* 27. 1929, 319–334. — **379.** Ders.: dto. II. Influence of the stage of plant growth upon abundance of organisms. *Soil Sci.* 27. 1929, 355–378. — **380.** Ders.: dto. III. Influence of the stage of plant growth upon some activities of the organisms. *Soil Sci.* 27. 1929, 433–444. — **381.** Ders.: dto. IV. In-

fluence of proximity to roots on abundance and activity of microorganisms. *Soil Sci.* 32. 1931, 367-393. — **382.** Ders.: dto. V. Effects of plants upon distribution of nitrates. *Soil Sci.* 32. 1931, 395-404. — **383.** Ders.: dto. VI. Microscopic examination of the rhizosphere. *Soil Sci.* 45. 1938, 207-249. — **384.** Ders.: Microorganisms and plant life. In: *Perspectives and Horizons in Microbiology*. Rutgers Univ. Pr., New Brunsw., 1955, 179-195. — **385.** Ders.: Interrelations between microorganisms and plant roots in the rhizosphere. *Bact. Rev.* 22. 1958, 154-172. — **386.** Ders.: Microorganisms of the rhizosphere: Facts and speculations. In: *Recent Advances in Botany*, Montreal, 1. 1961, 601-604. — **387.** Ders.: The ecology of soil bacteria: Discussion and concluding remarks. In: *Ecology of Soil Bacteria*, Liverpool, 1967, 635. — **388.** STEFANIČ, G., and JARNEA, S.: The influence of fertilizers and liming on the rhizosphere microflora of wheat, maize and peas. *Trans. 8. Int. Congr. Soil Sci.*, Bukarest, 3. 1967, zit. nach Abstr. — **389.** STEPANOV, N. S.: [Effect of azotobacterin bacterial fertilizer] on the level and quantity of protein in kernels of spring wheat]. *Zemledelie 11.* 1962, 60-62. Ref.: *Biol. Abstr.* 44. 1963, 3675. — **390.** STEPANOVA, L. N.: [Denitrifizierende Bakterien des Wurzelsystems von Weizen und deren Einfluß auf die Pflanze]. *Trudy vsesoyuz. nauchno-issled. Inst. sel'skokhoz. Mikrobiol.* 14. 1958, 113-122. — **391.** STEVENSON, I. L.: Antibiotic activity of Actinomycetes in soils and their controlling effects on root-rot of wheat. *J. gen. Microbiol.* 14. 1956, 440-448. — **392.** STILLE, B.: Eine mikrobiologische Methode zum Nachweis von Samen- und Wurzelabscheidungen. *Arch. Mikrobiol.* 15. 1950, 149-151. — **393.** Ders.: Schädigungen an Pflanzenwurzeln durch Kulturfiltrate von Mikroorganismen. *Arch. Mikrobiol.* 26. 1957, 71-82. — **394.** Ders.: Beobachtungen über das Verhalten von *Azotobacter* im Wurzelbereich höherer Pflanzen. *Arch. Mikrobiol.* 31. 1958, 255-261. — **395.** STOKES, A.: Uptake and translocation of griseofulvin by wheat seedlings. *Plant and Soil* 5. 1954, 132-142. — **396.** STOTZKY, G., GULBRETH, W., and MISH, L. B.: Apparatus for growing plants with aseptic roots for collection of root exudates and CO<sub>2</sub>. *Plant Physiology* 37. 1962, 332-341. — **397.** STRZELCZYK, E.: Influence of various crop plants on the development of *Azotobacter* and *Clostridium* in their rhizosphere. *Acta microbiol. pol.* 7. 1958, 115-123. — **398.** Ders.: Studies on the incidence of certain nutritional and physiological groups of bacteria in rhizosphere and non-rhizosphere soil. *Acta microbiol. pol.* 10. 1961, 169-180. — **399.** Ders.: Studies on the interaction of plants and free-living nitrogen-fixing microorganisms. II. Development of antagonists of *Azotobacter* in the rhizosphere of plants at different stages of growth in two soils. *Can. J. Microbiol.* 7. 1961, 507-513. — **400.** STRZELCZYKOWA, A., and STRZELCZYK, E.: The influence of antagonistic actinomycetes on some soil bacteria. *Acta microbiol. pol.* 7. 1958, 283-297. — **401.** STRZEMSKA, J.: The mycorrhiza of cereal plants. III. Wheat. *Acta microbiol. pol.* 2. 1953, 297-306. — **402.** STUMBO, C. R., GAINNEY, P. L., and CLARK, F. E.: Microbiological and nutritional factors in the take-all disease of wheat. *J. agric. Res.* 64. 1942, 653-665. — **403.** SUNDARA RAO, W. V. B., BAJPAI, P. D., SHARMA, J. P., and SUBBIAH, B. V.: Solubilisation of phosphates by phosphorus solubilizing organisms using P<sup>32</sup> as tracer, and the influence of seed bacterisation on the uptake by the crop. *J. Indian Soc. Soil Sci.* 11. 1963, 209-219. — **404.** Ders., CHAYANLULU, M. V., SANKARAM, A., and VENKATARAMAN, K. V.: Rhizosphere effects on microorganisms. In: *Recent Progress in Microbiology* (Proc. 8. Int. Congr. Microbiol.), Montreal, 1963. Ref.: *Biol. Abstr.* 41. 1963, 580. — **405.** Ders., MANN, H. S., PAUL, N. B., and MATHUR, S. P.: Bacterial inoculation experiments with special reference to *Azotobacter*. *Indian J. agric. Sci.* 33. 1963, 279-290. — **406.** Ders., and SINHA, M. K.: Phosphate dissolving microorganisms in the soil and rhizosphere. *Indian J. agric. Sci.* 33. 1963, 272-278. — **407.** Ders., and VENKATARAMAN, K. V.: Studies on the rhizosphere microorganisms of wheat. *Indian J. agric. Sci.* 33. 1963, 163-173.

**408.** TARDIEUX, P., LAJUDIE, J., et CHALVIGNAC, M. A.: Effet rhizosphérique du maïs en culture hydroponique aux premiers stades de croissance. II. Morphologie des bactéries et types nutritionnels. *Trans. 7. Int. Congr. Soil Sci.*, Madison. 3. 1960, 562-567.

- **409.** TESAR, S., and KUTÁČEK, M.: [Root excretions of higher plants. I. Excretion of amino-acids by the roots of wheat in water culture]. Rost. Výr. 28. 1955, 927–940. — **410.** THOM, C., CLARK, F. E., FIERKE, M. L., and FELLOWES, H.: Variations in the microflora of wheat roots following soil amendments. J. Bact. 38. 1938, 322. — **411.** Ders., and HUMFELD, H.: Notes on associations of microorganisms and roots. Soil Sci. 34. 1932, 29–36. — **412.** TIMONIN, M. I.: The interaction of higher plants and soil microorganisms. I. Microbial population of rhizosphere of seedlings of certain cultivated plants. Can. J. Res., Sect. C. 18. 1940, 307–317. — **413.** Ders.: Microflora of rhizosphere in relation to manganese deficiency of oats. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 11. 1947, 284–292. — **414.** Ders.: *Azotobacter* preparation (Azotogen) as a fertilizer for cultivated plant. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 13. 1948, 246–250. — **415.** TOLLE, R.: Untersuchungen über die Pseudomycorrhiza von Gramineen. Arch. Mikrobiol. 30. 1958, 285–303. — **416.** Ders., and RIPPPEL-BALDES, A.: Untersuchungen über die Rhizosphäre von Gramineen. Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 111. 1958, 204–217. — **417.** TROLLENIER, G.: Die Bedeutung der Rhizosphärenorganismen für die Pflanze. Sammelreferat. Landw.Forsch., Sonderh. 15. 1961, 101–109. — **418.** Ders.: Fluoreszenzmikroskopische Untersuchung der Rhizosphäre. Landw.Forsch., Sonderh. 19. 1965, 110–115. — **419.** Ders.: Fluoreszenzmikroskopische Untersuchung von Mikroorganismenreinkulturen in der Rhizosphäre. Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 119. 1965, 156–158. — **420.** TRUFFAUT, G., et LEFOUIN, M.: De l'influence de la microflore du sol sur la végétation du blé. Compt. rend. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris, 197. 1933, 787–789. — **421.** Ders., et VLADYKOV, V. B.: La microflore de la rhizosphère du blé. Compt. rend. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris, 190. 1930, 824–826. — **422.** UAROVA, N. V.: [Bacteria which decompose three-calcium phosphate]. Dokl. vsesoyuz. Akad. sel'skokhoz. Nauk Lenina, 21. 1956, 22–26. — **423.** ULBRICHT, H., and SCHÖNBERGER, I.: Über Ökologie und Bedeutung der Mykorrhiza bei Weizen und Hafer. In: Mykorrhiza, Fischer, Jena. 1963, 377–381. — **424.** ULEHLOVÁ, B.: [A study of nitrification in soils of different physical condition under winter wheat and spring barley]. Rost. Výr. 37. 1964, 817–826.
- 425.** VÁGNER, M.: [The presence of main physiological groups of bacteria in the rhizosphere of spring wheat during growth]. Rost. Výr. 30. 1957, 1121–1140. — **426.** Ders.: [The occurrence of sporulants in the rhizosphere of spring wheat in relation to nitrogen-containing substances]. Sb. vys. Šk. zemed. Lesn. Brno, Řada A, 1959, 351–359. — **427.** VÁGNEROVÁ, K., ČATSKÁ, V., and MACURA, J.: Composition and properties of bacterial and fungal flora of wheat rhizosphere. Trans. 7. Int. Congr. Soil Sci., Madison, 3. 1960, 568–574. — **428.** Ders., MACURA, J., and ČATSKÁ, V.: Rhizosphere microflora of wheat. I. Composition and properties of bacterial flora during the first stages of wheat growth. Folia microbiol., Praha, 5. 1960, 298–310. — **429.** Ders.: dto. II. Composition and properties of bacterial flora during the vegetation period of wheat. Folia microbiol., Praha, 5. 1960, 311–319. — **430.** Ders., and VANČURA, V.: Production and utilization of amino acids by various species of rhizosphere bacteria. Folia microbiol., Praha, 7. 1962, 55–60. — **431.** Ders., VANČURA, V., and LASÍK, J.: [Microflora of the rhizosphere of wheat. IV. The development of microorganisms of the root surface, rhizosphere and distant soil in a medium containing root excretions]. Rost. Výr. 36. 1963, 687–692. — **432.** VAN TszY-FAN: [Interaction between *Azotobacter* and rhizosphere bacteria of wheat]. Dokl. sel'skokhoz. Akad. Timiryazeva 34. 1958, 94–100. — **433.** VANČURA, V.: Root exudates of plants. I. Analysis of root exudates of barley and wheat in their initial phases of growth. Plant and Soil 21. 1964, 231–248. — **434.** Ders., and HOVAĐÍK, A.: [The root excretions of plants]. Rost. Výr. 36. 1963, 683–686. — **435.** Ders., and MACURA, J.: Indole derivatives in *Azotobacter* cultures. Folia microbiol., Praha, 5. 1950, 293–297. — **436.** Ders.: The effect of root excretions on *Azotobacter*. Folia microbiol., Praha, 6. 1961, 250–257. — **437.** VETTER, H., and SCHARAFAT, S.: Die Wurzelverbreitung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen im Unterboden. Ztschr. Acker., Pfl.bau 120. 1964, 275–298. — **438.** VIENNOT-BOURGIN, G.: Interactions entre

- les champignons parasites telluriques et les autres organismes composants de la rhizosphère. Ann. Inst. Pasteur 106. Suppl. au No. 3, 1964, 21–62. — **439.** VIGOROV, L. I.: [The effect of an organo-mineral mixture on wheat in podzolic soil]. Agrobiologiya 1959, Nr. 1, 54–57. — **440.** VIRTANEN, A. I., HIETALA, P. K., and WAHLROOS, Ö.: Antimicrobial substances in cereals and fodder plants. Arch. Biochem. Biophys. 69. 1957, 486–500. — **441.** VLASYUK, P. A., DOBROTVORSKAYA, K. M., and GORDIENKO, S. A.: [Die Intensität der Fermentwirkung in der Rhizosphäre einzelner landwirtschaftlicher Kulturpflanzen]. Dokl. vsesoyuz. Akad. sel'skokhoz. Nauk Lenina 22. 1957, Nr. 3, 14–19. — Ref.: Zentralbl. Bakt., 2. Abt. 111. 1958, 731. — **442.** Dies.: [Enzyme activity in the rhizosphere of agricultural plants]. Nauch. Trudy ukrain. nauchno-issled. Inst. Fiziol. Rast. 20. 1959, 12–17. Ref.: Biol. Abstr. 38. 1962, Nr. 3155. — **443.** VOETS, J. P., et DEDEKEN, M.: Observations sur la microflore et les enzymes dans la rhizosphère. Ann. Inst. Pasteur 111. 1966, Suppl. au No. 3, 197–207. — **444.** VOYNOVA-RAIKOVA, G.: The rhizospheral microflora. Trans. 8. Int. Congr. Soil Sci., Bukarest 3. 1967, zit. nach Abstr. — **445.** VOZNYAKOVSKAYA, YU. M.: [Die Rolle von *Clostridium pasteurianum* in der Bakterisationswirksamkeit mit *Azotobacter*]. Mikrobiologiya 17. 1948, 389–394. — **446.** Ders.: [Einfluß des Wurzelsystems von Weizen auf die Bodenmikroflora]. Mikrobiologiya 17. 1948, 458–462. Ref. in 306. — **447.** Ders.: [Selection of microorganisms for utilization in bacterial fertilizers]. Mikrobiologiya 32. 1963, 168–174. — **448.** Ders., and ZHIL'TSOVA, G. K.: [Species composition of the root microflora of some plants]. Mikrobiologiya 27. 1958, 611–618. — **449.** Dies.: [Microorganisms as stimulators of root growth]. Agrobiologiya 1960, 205–209. — **450.** VRANÝ, J.: Occurrence of bacteria assimilating benzoic acid and p-hydroxybenzoic acid in cereal rhizosphere and in soil. Folia microbiol., Praha, 5. 1960, 116–119. — **451.** Ders.: Effect of foliar application of urea on root microflora. Folia microbiol., Praha, 8. 1963, 351–355. — **452.** Ders., and MACURA, J.: [The effect of antibiotics on the microflora of the surface of plant roots]. Rost. Výr. 36. 1963, 702–706. — **453.** Ders., VANČURA, V., and MACURA, J.: The effect of foliar application of some readily metabolized substances, growth regulators and antibiotics on rhizosphere microflora. Folia microbiol., Praha, 7. 1962, 61–70.
- 454.** WADLEIGH, C.: Mineral nutrition of plants as related to microbial activities in soils. Advanc. Agron. 7. 1955, 75–87. — **455.** WALLACE, R. H., and KING, H. DE L.: Nutritional groups of soil bacteria on the roots of barley and oats. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 18. 1954, 282–285. — **456.** Ders., and LOCHHEAD, A. G.: Qualitative studies of soil microorganisms. VIII. Influence of various crop plants on the nutritional groups of soil bacteria. Soil Sci. 67. 1949, 63–69. — **457.** Dies.: Qualitative studies of soil microorganisms. IX. Amino acid requirements of rhizosphere bacteria. Can. J. Res., Sect. C. 28. 1950, 1–6. — **458.** Dies.: Bacteria associated with seeds of various crop plants. Soil Sci. 71. 1951, 159–166. — **459.** WARCUP, J. H.: Studies on the occurrence and activity of fungi in a wheat field soil. Trans. Brit. mycol. Soc. 40. 1957, 237–259. **460.** WEINDLING, R., KATZNELSON, H., and BEALE, H.: Antibiosis in relation to plant diseases. Ann. Rev. Microbiol. 4. 1950, 247–260. — **461.** WELTE, E., und TROLLDENTNER, G.: Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration des Bodens auf den Rhizosphären-effekt. Naturwissenschaften 48. 1961, 509. — **462.** WEST, P. M., and LOCHHEAD, A. G.: The nutritional requirements of soil bacteria — a basis for determining the bacterial equilibrium of soils. Soil Sci. 50. 1940, 409–420. — **463.** WIERSUM, L. K.: Utilization of soil by the plant root system. Plant and Soil 15. 1961, 189–192. — **464.** WILLIAMS, L. E., and SCHMITTHENNER, A. F.: Effect of growing crops and crop residues on soil fungi and seedling blights. Phytopathology 50. 1960, 22–25. — **465.** WINTER, A. G.: Zur Verbreitung und Bedeutung der Mykorrhiza bei landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Naturwissenschaften 37. 1950, 542–543. — **466.** Ders.: Untersuchungen über die Verbreitung und Bedeutung der Mykorrhiza bei kultivierten Gramineen und einigen anderen landwirtschaftlichen Nutzpflanzen. Phytopath. Ztschr. 17. 1951, 421–432. — **467.** Ders.: Untersuchungen über die Förderung der Jugendentwicklung der Hauptgetreidearten durch bodenbewohnende Pilze. Phytopath. Ztschr. 18. 1952, 221–230. —

- 468.** Ders.: Zum Problem der Mykorrhiza bei landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. I. Die Mykorrhizen der Gramineen. Ztschr. Pflernähr., Düng. 60. 1953, 221–243. — **469.** Ders., und MELOH, K. A.: Untersuchungen über den Einfluß der endotrophen Mycorrhiza auf die Entwicklung von *Zea Mays* L. Naturwissenschaften 45. 1958, 319. — **470.** Ders., und RÜMKER, R. von: Mikroflora der Rhizosphäre als resistenzbestimmender Faktor. Arch. Mikrobiol. 15. 1950, 72–84. — **471.** Ders., und WILLEKE, L.: Über die Aufnahme von Antibiotica durch höhere Pflanzen und ihre Stabilität in natürlichen Böden. Naturwissenschaften 38. 1951, 457–458. — **472.** WOLDENDORF, J. W.: The influence of living plants on denitrification. Meded. Landb.hogesch. Wageningen 61. 1963, 1–100. — **473.** WRIGHT, J. M.: The production of antibiotics in soil. IV. The production of antibiotics in coats of seeds sown in soil. Ann. appl. Biol. 44. 1956, 561–566.
- 474.** YIN, S.-Y., XUN, P.-C., CHIU, K.-Y., LIN, S.-Y., and CHANG, J.-K.: Studies on the mechanisms of antagonistic fertilizer "5406". IV. The distribution of the antagonist in soil and its influence on the rhizosphere. Acta microbiol. sin. 11. 1965, 275–280. Ref.: Rev. appl. Mycol. 44. 1965, 597.
- 475.** ZAGALLO, A. C., and KATZNELSON, H.: Metabolic activity of bacterial isolates from wheat rhizosphere and control soil. J. Bact. 73. 1957, 760–764. — **476.** ZARNESCU, A., and NITA, L.: The action of the metabolic products of microorganisms on higher plants. Trans. 8. Int. Congr. Soil Sci., Bukarest, 3. 1967, zit. nach Abstr. — **477.** ZHDANOVA, N. N.: [Occurrence of dark hyphomycetes in maize rhizosphere in the region of the steppe and forest steppe of the ukrainian SSR]. Mikrobiol. Zh., Kiev, 25. 1963, Nr. 4, 28–34. — **478.** ZINOVEVA, KH. G.: [The effect of the root secretions and root extracts of some agricultural plants on *Azotobacter*]. Mikrobiologiya 27. 1958, 75–81. — **479.** ZOGG, H.: Studien über die Pathogenität von Erregergemischen bei Getreidefußkrankheiten. Phytopath. Ztschr. 18. 1952, 1–54. — **480.** Ders.: Studien über die biologische Bodenentseuchung. I. Einfluß der Bodenmikroflora auf *Ophiobolus graminis* Sacc. Phytopath. Ztschr. 30. 1957, 315–326. — **481.** ZVYAGINTSEV, D. G.: [Study of the rhizosphere microflora by means of fluorescence microscopy in reflected light]. Mikrobiologiya 31. 1962, 111–115.