

## Versuche zur symbiotischen Samenkeimung europäischer Erdorchideen unter besonderer Berücksichtigung von *Listera ovata* (L.) R. Br.

**Summary:** From young roots of *Listera ovata* (L.) R. Br. a mycelium could be isolated that seems to be a compatible endophyte of this orchid. The isolate only stimulated seed germination of *Listera ovata* (L.) R. Br.; seeds of *Epipactis helleborine* (L.) Cr. and *Orchis militaris* L. from the same natural habitat were not infected. Fungal growth and mycorrhizal infection depended on the nitrogen and carbon nutrition. Nitrate and organic nitrogen compounds as, for example, amino acids supported good growth of the fungus and caused a high infection rate, whereas ammonium salts depressed fungal growth and inhibited mycorrhizal infection. Cellulose was found to be the best carbon source. Physical and chemical data of soil from the natural habitat indicate that a high level of Ca<sup>++</sup>-ions, but very low nitrate concentrations are required for the establishment of a well-balanced mycorrhiza. Degradation products of organic material in the soil seem to be the main nitrogen source for the fungus.

### Einleitung

In den letzten Jahren ist die Forschung auf dem Gebiet der symbiotischen Orchideenanzucht wieder etwas in den Vordergrund gerückt. Die Arbeiten von SEITZ (1980), BORRIS & VOIGT (1983) und CLEMENTS, MUIR & CRIBB (1985) beschreiben ebenso wie die Untersuchungen vieler anderer Autoren die Erfolge, aber auch die Probleme und Mißerfolge bei den Versuchen, auf Agarmedien oder natürlichen Substraten eine Symbiose zwischen Orchidee und Pilz zu etablieren. Eine praktische Perspektive symbiotischer Keimungsversuche ist die Möglichkeit, robuste Pflanzen heranzuziehen, die an natürlichen Standorten überleben können. Bereits die Versuche von BURGEFF (1936) haben gezeigt, daß dies prinzipiell möglich ist. Durch erfolgreiche Zucht der Erdorchideen im Gewächshaus böte sich ferner eine Chance, die leider immer noch häufigen „Ausgrabungen“ wenigstens etwas einzudämmen.

Die mikroskopisch kleinen Samen der Orchideen besitzen nur unzureichende Vorräte an Reservestoffen, so daß eine Keimung ohne externe Nährstoffzufuhr nicht möglich ist. In der Natur keimen die Samen daher mit Hilfe eines kompatiblen endophytischen Pilzes, der den Orchideenembryo und später die Wurzeln junger oder adulter Pflanzen infiziert. Die Infektion führt in der Regel zur Ausbildung einer Mykorrhiza, erkennbar an der Vergrößerung und Vermehrung der embryonalen Zellen bzw. an der Wachstumsstimulation des Orchideenprotokorms. Die Versorgung der Pflanze mit Kohlenhydraten und Mineralstoffen ist somit zunächst einmal sichergestellt.

Die Balance zwischen Symbiose und Parasitismus ist jedoch in hohem Maß von den am Standort vorherrschenden Nährstoffverhältnissen abhängig. In Laborversuchen förderten z. B. **Zellulose** (HADLEY 1969) oder niedrige Konzentrationen an **Glukose** (HARVAIS & HADLEY 1967) die Ausbildung eines symbiotischen Gleichgewichts, während hohe Zuckerkonzentrationen schnell zu parasitischem Verhalten des Endophyten führten.

Die Mykorrhizapilze grüner Orchideen werden der sehr komplexen Formgattung *Rhizoctonia* zugeordnet. Es handelt sich hierbei um Sterilmyzelien, unter denen auch z. T. ökonomisch bedeutsame Nutzpflanzenpathogene (z. B. *Rhizoctonia solani*) anzutreffen sind. Wenn es gelingt, bei den *Rhizoctonia* die Ausbildung ihrer Fruchtkornform zu induzieren, lassen sich die Myzelien meist als Vertreter der Basidiomyceten-Gattungen *Tulasnella*, *Sebacina*, *Tanatephorus* und *Ceratobasidium* identifizieren (WARCUP & TALBOT 1967 u. 1971).

### Isolierung eines Wurzelpilzes

Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen ist die rhizombildende Erdorchidee *Listera ovata* (L.) R. Br., über deren Keimungsmodus und Sämlingsentwicklung nur sehr wenig be-

kannt ist. Da die Pflanze offenbar lediglich im Jugendstadium in direkter Verbindung mit ihrem Endophyten steht, erweist sich die Pilzisolierung als problematisch. Sobald diese Orchidee ihren Kohlenhydratbedarf durch eigene Photosyntheseleistung decken kann, lassen sich im Wurzelgewebe kaum noch Pilzhyphen finden (BEYRLER, PENNINGSFELD, HOCK 1985).

Im Laufe meiner Untersuchungen hat sich ein Verfahren zur Pilzisolierung bewährt, bei dem unter sterilen Bedingungen ein Wurzelmazerat hergestellt und in 45 ° C-warmen Nähragar eingerührt wird. Auf diese Weise wird das gesamte Wurzelgewebe erfaßt, was bei Orchideen mit geringem Verpilzungsgrad vorteilhaft ist. Ferner kann die Pilzentwicklung gut mikroskopisch beobachtet und eine mögliche Kontamination durch Bakterien oder Fremdpilze rechtzeitig eliminiert werden. Mit diesem Verfahren konnte ich ein Myzel isolieren, das unter geeigneten Ernährungsbedingungen *Listera*-Samen infiziert, ohne den Embryo abzutöten (Abb. 1 u. 2).

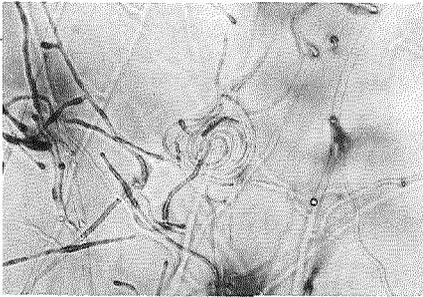


Abb. 1: Wurzelpilz aus *Listera ovata* (L.) R. Br. Spiralenförmig zusammengerollte Hyphen auf Regenwasseragar (Vergr. 400 x).

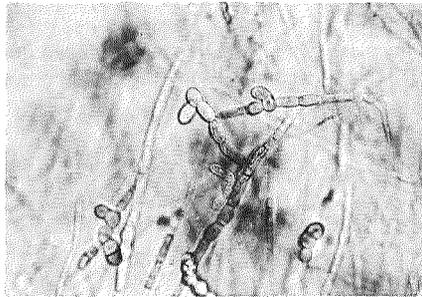


Abb. 2: Chlamydosporen des Wurzelpilzes bei *Listera ovata*. Die Chlamydosporen oder Monilien entstehen als Knospen oder Ausstülpungen bereits bestehender Hyphenzellen (Vergr. 400 x).

### Einfluß des Pilzwachstums auf die Infektionsrate

Für eine effektive Infektionsrate ist es zweckmäßig, daß ein Keimungspilz eine große Fläche besiedelt und somit eine beträchtliche Menge an Orchideensamen erreicht. Schon BURGEFF (1936) wies auf die hohe Wahrscheinlichkeit hin, daß die Erdorchidee in humösem, nährsalzarmen Substrat von einem weit ausgedehnten, aus fusionierenden Hyphen bestehenden Netzwerk umgeben ist. Dadurch werden dem Pilz ständig Nährstoffe geliefert, die der Orchidee bei der Pilzverdauung zugute kommen. Ein nährsalzreiches Medium mit hoher Stickstoffkonzentration wirkt auf Orchideensamen auch in asymbiotischen Anzuchtversuchen keimungshemmend (DIJK 1988).

Obwohl es nun beim Wurzelpilz von *Listera ovata* (L.) R. Br. hinsichtlich der Verwertung verschiedener Stickstoffquellen z. T. erhebliche Unterschiede gibt, führt eine Konzentrationserhöhung stets zu vermehrter Bildung von Luftmyzel. Der auf nährsalzreichen Medien wachsende Endophyt zeigte immer die Tendenz, die Samen zu überwuchern. In einigen Fällen wurden die Embryonen ausgehöhlt und gingen zugrunde. Sowohl hohe Stickstoff- als auch Kohlenhydratkonzentrationen hatten überdies keinen signifikanten Flächenzuwachs zur Folge; sie führten in manchen Fällen sogar zu Flächenreduktion.

Für die Untersuchungen zur Verwertbarkeit verschiedener Stickstoffquellen wurde ein Basismedium mit unterschiedlichen Stickstofflieferanten angereichert:

### Basismedium (nach BEYRLE 1988)

KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	80 mg
KCl	160 mg
MgSO <sub>4</sub> x 7 H <sub>2</sub> O	80 mg
Fe-EDTA	25 mg
lösliche Stärke	10 g
Agar-Agar	10 g
pH-Wert	5,8

### Stickstoffquellen

anorganisch:	Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> x 4H <sub>2</sub> O
	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub>
	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>
organisch:	Pepton
	Caseinhydrolysat
	Asparagin
	Na-Ribonukleinat

In allen Versuchen wurde die Pilzfläche regelmäßig mit einem Morphometriegerät (Kontron MOP AMO 2) gemessen, bis der Ansatz mit dem schnellsten Flächenwachstum den Pertischarand erreicht hatte (Abb. 4 u. 5). Das geringe Pilzwachstum auf Nährböden mit Ammoniumsulfat geht z. T. auf das Absinken des pH-Wertes im Kulturverlauf zurück, ist jedoch damit allein nicht zu erklären, denn auch eine Pufferung des Mediums mit 1% CaCO<sub>3</sub> (SHERWOOD 1970) brachte keine wesentliche Steigerung der Wachstumsleistung (Abb. 3 und 4).

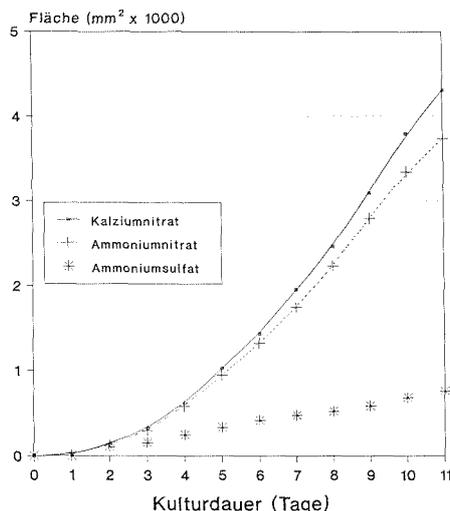


Abb. 3: Wachstumskinetik des *Listeria*-Pilzes. Die Wachstumskinetiken zeigen die unterschiedliche Verwertbarkeit verschiedener Stickstoffquellen bei gleicher Konzentration (Mittelwerte aus drei Parallelansätzen).

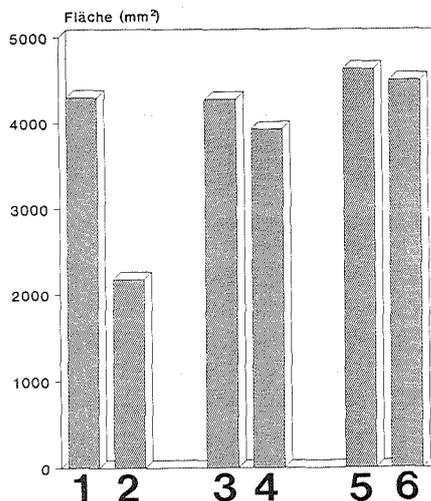


Abb. 4: Flächenwachstum des Wurzelpilzes in Abhängigkeit von der Stickstoffquelle. Der Stickstoffgehalt entspricht in allen Ansätzen 10 mg/l. Kulturdauer: 11 Tage; Mittelwerte aus drei Parallelansätzen. Nitrat wird wesentlich besser als Ammonium, Asparagin besser als Nucleinsäuren verwertet. Bei Mischung von anorganischen und organischen Stickstoffquellen zeigt sich eine leichte Wachstumssteigerung. Asparagin kann das Aminosäuregemisch Caseinhydrolysat ersetzen.

1. Kalziumnitrat
2. Ammoniumsulfat
3. Asparagin
4. Ribonukleinat
5. Kalziumnitrat + Asparagin
6. Kalziumnitrat + Caseinhydrolysat

Zur Ermittlung des kohlenhydratabhängigen Pilzwachstums wurden dem Basismedium verschiedene Kohlenstoffquellen in unterschiedlichen Konzentrationen zugegeben; als Stickstoffquelle diente in allen Fällen Kalziumnitrat. Erwartungsgemäß kann der *Listera*-Endophyt, welcher ja als Bodenpilz auch ohne Mykorrhizapartner existiert, alle angebotenen Kohlenhydrate sowie Lignin und den Zuckeralkohol Mannit gut verwerten; für großflächiges Wachstum sind jedoch niedrige Cellulose- oder Ligninkonzentrationen am günstigsten (Abb. 5).

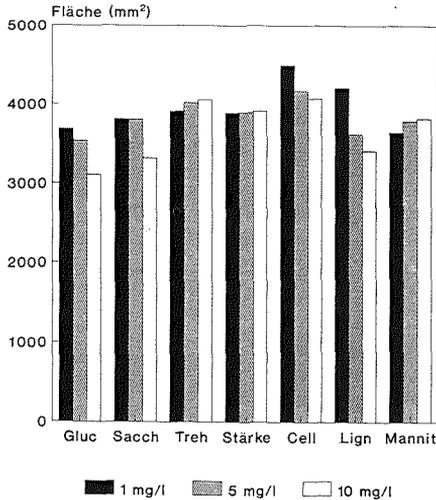


Abb. 5: Flächenwachstum des Wurzelpilzes aus *Listera ovata* in Abhängigkeit von der Kohlenhydratquelle. Kulturdauer: 11 Tage; Mittelwerte aus drei Parallelansätzen. Auf Celluloseböden ist die Wuchsleistung am besten. Die pilztypischen Stoffwechselmetaboliten Trehalose und Mannit können gut verwertet werden und bewirken bei Konzentrationserhöhung eine — wenn auch geringfügige — Wachstumssteigerung. Bei Verwendung von stärkehaltigen Nährmedien läßt sich keine konzentrationsbedingte Änderung der Wachstumsrate ermitteln, während Glukose, Saccharose und Lignin mit zunehmender Konzentration zu einer Wachstumsdepression führen.

### Mykorrhiza-Synthese in vitro

Keimfähige Samen und ein kompatibler Keimungspilz bieten natürlich noch keine Garantie für das Entstehen einer ausgewogenen Samen-Pilz-Beziehung. Die Mykorrhiza-Synthese ist, wie eingangs erwähnt, in hohem Maß von den Ernährungsbedingungen abhängig. Tabelle 1 gibt eine Übersicht der Infektionswerte nach 24 und 40 Tagen Dunkelkultur bei Raumtemperatur auf acht verschiedenen Medien:

Tabelle 1: Infektionsrate in Abhängigkeit von der Zusammensetzung des Nährmediums

Nährmedium	Infektionsrate, bezogen auf die keimfähigen Embryonen (%)*	
	nach 25 Tagen	nach 40 Tagen
S <sub>1</sub>	0	2
S <sub>2</sub>	25	39
S <sub>3</sub>	0	0
S <sub>4</sub>	0	0
S <sub>5</sub>	0	4
S <sub>6</sub>	50	60**
S <sub>7</sub>	15	21
S <sub>8</sub>	19	26**

\* Das Samenmaterial von *Listera ovata* wurde 5 Minuten in 1%iger NaOCl-Lösung mit 1% Tween 80 als Benetzungsmittel vorbehandelt. Die Keimfähigkeit der *Listera*-Samen unter diesen Bedingungen wurde mit dem modifizierten Tetrazolium-Test nach VAN WAES & DEBERGH (1986) ermittelt und betrug  $28 \pm 3\%$ .

\*\* einige Samen mit aufgeplatzter Testa

Die höchste Infektionsrate wurde bei Verwendung des Nährbodens S<sub>6</sub> nach WARCUP (1975) erzielt, der Kalziumnitrat als Stickstoff- und Cellulose als Kohlenhydratquelle enthält. Etwa 60% der keimfähigen Embryonen entfärbten sich, und nach vier Wochen war eine Keimlingsvergrößerung, die bis zum Aufplatzen der Testa führte, deutlich erkennbar (Abb. 6 u. 7; Tab. 2). Die Ansätze mit Ammoniumsulfat und Pepton, aber auch das Nährmedium S<sub>3</sub> ohne Stickstoffangebot erwiesen sich für die Mykorrhiza-Synthese als ungeeignet.

Tabelle 2: Zusammensetzung der Nährmedien für die symbiotische Samenkeimung

Zutaten	S <sub>1</sub>	S <sub>2</sub>	S <sub>3</sub>	S <sub>4</sub> *	S <sub>5</sub>	S <sub>6</sub>	S <sub>7</sub> **	S <sub>8</sub>
Stickstoffquelle (mg/l)								
(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	500	—	—	—	—	—	—	—
Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> x 4H <sub>2</sub> O	—	—	—	—	—	200	—	—
Pepton	—	—	—	2000	—	—	—	—
Caseinhydrolysat	—	—	—	—	—	—	—	2000
Na-Ribonukleinat	—	—	—	—	500	—	—	—
Kohlenstoffquelle (g/l)								
Stärke	10	10	10	—	10	—	0,5	—
Maltose	—	—	—	10	—	—	—	—
Glucose	—	—	—	—	—	—	—	4
Cellulose	—	—	—	—	—	10	—	4
undefinierte Zusätze (mg/l)								
Hefeextrakt	100	100	100	—	100	100	—	100
Haferflocken	—	—	—	—	—	—	—	2000

Basismedium

(mg/l)

MgSO <sub>4</sub> x 7H <sub>2</sub> O	100	100	100	—	100	100	—	100
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	200	200	200	—	200	200	—	200
KCl	100	100	100	—	100	100	—	100
Agar (g/l)	10	10	10	10	10	10	10	10
pH-Wert***	5,5	5,5	5,5	5,5	5,4	5,0	5,2	5,3

\* statt VE-Wasser wird Leitungswasser verwendet

\*\* statt VE-Wasser wird Regenwasser verwendet

\*\*\* eingestellt mit 0,1 M KOH oder 0,1 M HCl

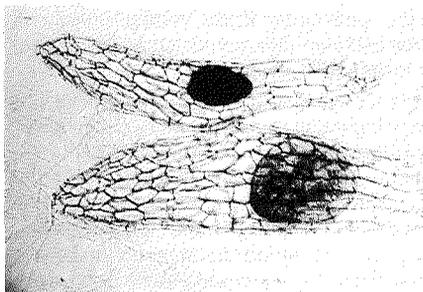


Abb. 6: Samen von *Listera ovata* (L.) R. Br. Infizierter und nicht infizierter Samen von *Listera ovata*. — Einzelne Pilzhypen sind in die embryonalen Zellen eingedrungen (Glycerinpräparat; Vergr. 100 x).

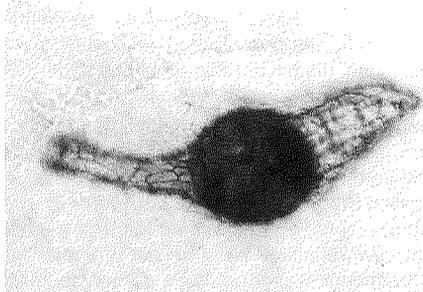


Abb. 7: Samen von *Listera ovata* (L.) R. Br. Infizierter *Listera*-Samen mit aufgeplatzter Testa auf S<sub>6</sub> (Vergr. 100 x).

### Analyse der Standorterde und die Konsequenzen für symbiotische Anzuchtversuche

Für die Ermittlung einiger physikalischer und chemischer Daten am Orchideenstandort entnommener Bodenproben wurden in drei Parallelansätzen jeweils 100 g Standorterde in 100 ml H<sub>2</sub>O<sub>dest</sub> aufgeschlemmt und der Überstand am folgenden Tag abfiltriert. In einem weiteren Versuch wurden die Ansätze täglich erneut aufgeschlemmt und erst nach sieben Tagen filtriert. Die so gewonnenen Bodenwasserproben wurden auf pH-Wert, Nitratgehalt, Gehalt an organischem Stickstoff, Gesamthärte und Leitfähigkeit untersucht:

Tabelle 3: Physikalische und chemische Daten von Bodenproben des *Listera*-Standortes

Parameter	Meßwerte* nach einem Tag	Meßwerte* nach sieben Tagen
pH-Wert	7,6	8,1
Nitratgehalt**	< 10 mg/l	< 10 mg/l
Gehalt an organischem Stickstoff		
a) sterilfiltriert	0,9 mg/l	3,3 mg/l
b) unfiltriert	2,2 mg/l	6,8 mg/l
Gehalt an Mg <sup>++</sup> - und Ca <sup>++</sup> -Ionen**	2,5—3,8 mmol/l	3,8 mmol/l
Leitfähigkeit 25 ° C)	481 μS x cm <sup>-1</sup>	795 μS x cm <sup>-1</sup>

Standort: Rheinisch-Westfälische Kalkwerke (RWK) in Wuppertal-Dornap

Probennahme: 7. Juli 1989

Zur Erfassung der jahreszeitlichen Schwankungen, denen die Bodendaten unterliegen, sind regelmäßige, über das ganze Jahr verteilte Messungen erforderlich. Diesbezügliche Ergebnisse liegen noch nicht vor.

\* Die Daten sind Mittelwerte aus Messungen der drei Parallelansätze

\*\* Bestimmung mit Teststäbchen

Tabelle 3 zeigt den beachtlich hohen Gehalt an Erdalkali-Ionen, der sich mit der Zeit noch steigert. Die Erhöhung der Leitfähigkeit nach sieben Tagen ist nicht auf zusätzlich herausgelöstes Nitrat zurückzuführen, da die Nitratmessung unverändert niedrig ausfällt. Der Gehalt an organischem Stickstoff wurde mit Hilfe der Ninhydrin-Reaktion photometrisch bestimmt. Die unterschiedlichen Stickstoffgehalte von sterilfiltrierter und unfiltrierter Probe verdeutlichen, daß über 50% des organischen Stickstoffs aus Makromolekülen (Mikroorganismen im Boden) stammen, die bei der Filtration im 0,2 µm-Sieb zurückgehalten werden.

Aus den Bodenuntersuchungen geht hervor, daß die für symbiotische Anzuchtversuche verwendeten Nährböden die natürlichen Ernährungsbedingungen nur sehr unzureichend ersetzen. Wenn *Listera ovata* auch einen relativ großen pH-Bereich toleriert (SUNDERMANN 1980), sollten die künftig verwendeten Nährmedien auf einen pH-Wert von etwa 6,5 eingestellt und dessen Stabilität im Kulturverlauf verbessert werden. Dies kann durch Pufferung mit 10 g/l Kalziumkarbonat geschehen, wodurch gleichzeitig eine dosierte Abgabe von Ca<sup>++</sup>-Ionen ins Medium gewährleistet ist. Für die Weiterentwicklung der infizierten Embryonen sollte die Nitratmenge weiter reduziert werden zugunsten einer Stickstoffversorgung durch organische Quellen wie z. B. einzelne Aminosäuren oder Caseinhydrolysat, zumal von vielen Pilzen bekannt ist, daß sie im Medium befindliche Proteine durch ausgeschiedene Enzyme (Proteasen) spalten und die dabei freigesetzten Aminosäuren direkt aufnehmen können (DIJK 1988, SLAUGHTER 1988). Wahrscheinlich findet dann via Pilzhyphe ein Aminosäure-Transport zur Orchidee statt, wie er von STRIBLEY & READ (1975) für die Ericaceen am Beispiel von *Vaccinium macrocarpon* Ait. dokumentiert wurde.

### Pilz-Wirt-Spezifität

Unter den aus Orchideen isolierten *Rhizoctonia*-Stämmen haben sich einige auch als Keimungsinhibitoren erwiesen (HARLEY 1969). Der Rest zeigte unterschiedliche Spezifitätsgrade hinsichtlich der Orchideengruppe, deren Keimung er stimuliert. Dieser „Grad an Spezifität“ könnte entweder eine ökologische oder eine taxonomische Grundlage haben. Im ersten Fall haben verschiedene Orchideenarten eines Standortes gleiche oder ähnliche Endophyten, die sich von den Wurzelpilzen derselben Arten an anderen Standorten unterscheiden (CURTIS 1937 u. 1939). Im zweiten Fall haben verwandte Orchideenarten standortunabhängig gleiche oder ähnliche Endophyten, d. h. der Spezifitätsgrad basiert auf taxonomischen Gruppierungen (WARCUP 1971). Zu dieser immer wieder diskutierten Problematik können im Fall von *Listera ovata* noch keine endgültigen Aussagen gemacht werden. Es scheint hier jedoch eine gewisse Spezifität auf taxonomischer Grundlage vorzuliegen, denn das Pilzisolat „ignorierte“ am gleichen Standort geerntetes Samenmaterial von *Epipactis helleborine* (L.) Cr. und *Orchis militaris*, L., d. h. die Samen dieser Arten wurden weder infiziert noch parasitiert.

## Literaturverzeichnis

- BEYRLE, H.: Mykorrhiza-Synthese bei Orchideen aus der Gattung *Dactylorhiza*; Dissertation München, 1988.
- BEYRLE, H., PENNINGSFELD, F. & HOCK, B.: Orchideenmykorrhiza: Symbiotische Anzucht einiger *Dactylorhiza*-Arten; Zeitschr. für Mykologie **51** (2): 185—198, 1985.
- BORRISS, H. & VOIGT, TH.: Symbiotische und asymbiotische Samenkeimung von *Orchis mascula* — Ein Beitrag zum Problem der Spezifität der Mykorrhizapilze; Die Orchidee **37** (5): 222—226, 1986.
- BURGEFF, H.: Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen; Gustav Fischer Verlag (Jena), 21—22, 1936.
- CLEMENTS, M. A., MUIR, H. & CRIBB, P. J.: A preliminary report on the symbiotic germination of European terrestrial orchids; Kew Bulletin **41** (2): 437—445, 1985.
- CURTIS, J. T.: Non-specificity of orchid mycorrhizal fungi; Proc. Soc. exp. Biol. Med. **36**, 43—44, 1937
- CURTIS, J. T.: The relation of specificity of orchid mycorrhizal fungi to the problem of symbiosis; Am. J. Bot. **26**, 390—399, 1938.
- DIJK, E.: Mykorrhizen der Orchideen (III): Physiologische Aspekte bezüglich Kohlenstoff und Stickstoff; Die Orchidee **39** (5): 196—200, 1988.
- HADLEY, G.: Cellulose as a carbon source for orchid mycorrhiza; New Phytol. **68**, 933—939, 1969.
- HARLEY, J. L.: The Biology of Mycorrhiza; Leonhard Hill Verlag (London), 1969.
- HARVAIS, G. & HADLEY, G.: The relation between host and endophyte in orchid mycorrhiza; New Phytol. **66**, 205—215, 1967.
- SEITZ, H. M.: Symbiotische Samenkeimung bei europäischen Orchideen; Proc. 8th WOC Frankfurt 1975, 343—350, 1976.
- SHERWOOD, R. T.: Physiology of *Rhizoctonia solani*; In: *Rhizoctonia solani* — Biology and Pathology; Ed. by J. R. Parmeter; University of California Press (Los Angeles/London), 69—92, 1970.
- SLAUGHTER, J. C.: In: Physiology of Industrial Fungi; Ed. by D. R. Berry; Blackwell Scientific Publications, 58—76, 1988.
- STRIBLEY, D. P. & READ, D. J.: In: Mycorrhizal Symbionts, by Harley, J. L. & Smith, S. E.; Academic Press (London/New York/Paris), 1983.
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen; Brücke Verlag, Kurt Schmersow (Hildesheim), 49—53, 1980.
- VAN WAES, J. M. & DEBERGH, P. C.: Adaption of the tetrazolium method for testing the seed viability, and scanning electron microscopy study of some Western European orchids; Physiol. Plant. **66**, 435—442, 1986.
- WARCUP, J. H.: Specificity of mycorrhizal association in some Australian terrestrial orchids; New Phytol. **70**, 41—46, 1971.
- WARCUP, J. H.: Factors affecting symbiotic germination of orchid seed; In: Endomycorrhizas, Ed. by Sanders, F. E., Mosse, B. & Tinker, P. B.; Academic Press (London/New York/San Francisco), 87—104, 1975.
- WARCUP, J. H. & TALBOT, P. H. B.: Perfect states of *Rhizoctonias* associated with orchids; New Phytol. **66**, 631—641, 1967.
- WARCUP, J. H. & TALBOT, P. H. B.: Perfect states of *Rhizoctonias* associated with orchids (II); New Phytol. **70**, 35—40, 1971.

E. Busch, Universität Wuppertal, Fachbereich Biologie, Gaußstr. 20, D-5600 Wuppertal 1

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [43](#)

Autor(en)/Author(s): Busch Ekkehard

Artikel/Article: [Versuche zur symbiotischen Samenkeimung europäischer Erdorchideen unter besonderer Berücksichtigung von \*Listera ovata\* \(L.\) R. Br. 166-173](#)