

Die Mucorales-Flora in Streu- und Bodenhorizonten eines Berliner Kiefernwaldes

II. Einfluß von Umweltfaktoren auf die vertikale Verteilung dominanter *Mortierella*-Arten

M. PETERS, C. TRAUTMANN und G. KRAEPELIN

Technische Universität Berlin, Fachbereich 10, Fachgebiet Botanik / Mikrobiologie, OE 5/1,
Franklinstraße 29, 1000 Berlin 10

Eingegangen am 20.7.1991

Peters, M., Trautmann C. und Kraepelin, G.: The *Mucorales* flora in litter and soil layers of a pine forest in Berlin. II. Influences of environmental factors on the vertical distribution of dominant *Mortierella* species. Z. Mykol. 58(1): 15–25

Key words: *Mortierella* spp., nutrient supply, pH-value, temperature.

Summary: Four dominant *Mortierella* species showing a distinctive vertical distribution in a pine forest in Berlin were grown under varied nutrient supply, pH and temperatures. Spore germination and growth of *Mortierella ramanniana* var. *ramanniana* were strongly stimulated by increasing nutrient concentrations. *M. isabellina* did not require complex nutrients (yeast extract); germination and growth were improved by increased glucose supply, but less than in *M. ramanniana*. The characteristics of germination and growth of *M. vinacea* showed a similar tendency as the species mentioned above. Thus, its less frequent occurrence in the litter layer than in the soil horizon could be ascribed to some inhibitory substances in the litter. In contrast to the other species, radial growth and sporulation of *M. macrocystis* declined with increasing nutrient supply, whilst the production of the characteristic macrocysts increased.

Zusammenfassung: Die Keimungs-, Wachstums und Sporulationseigenschaften von vier dominanten *Mortierella*-Arten mit deutlicher Horizontpräferenz aus einem Berliner Kiefernwald wurden unter Variation von Nährstoffgehalt, pH-Wert und Inkubationstemperatur untersucht. *M. ramanniana* var. *ramanniana* zeigte die stärkste Förderung von Sporenkeimung und Wachstum durch erhöhte Substratkonzentration. *M. isabellina* war im Wachstum unabhängig von komplexen Substraten (Hefeextrakt), Keimung und Wachstum waren in geringerem Umfang durch erhöhte Glukoseverfügbarkeit zu steigern. Die Keimungs- und Wachstumscharakteristik von *M. vinacea* ist mit denen der beiden anderen Arten vergleichbar. Ihr geringeres Vorkommen in der Kiefernstreu als im Bodenhorizont kann daher am ehesten mit Hemmstoffwirkungen der Streu erklärt werden. Im Gegensatz zu den übrigen Arten reagierte *M. macrocystis* auf Erhöhung der Nährstoffkonzentration negativ, das radiale Wachstum und die Sporulation wurden vermindert bei gleichzeitig vermehrter Bildung der namensgebenden Riesengemmen.

1. Einleitung

In einer Reihe von Untersuchungen der Mikropilze in Waldböden konnten Unterschiede in der Zusammensetzung der Pilzflora in Abhängigkeit vom untersuchten Streu- und Bodenhorizont nachgewiesen werden (KENDRICK & BURGESS 1962, BISSETT & PARKINSON 1980, WATSON et al. 1974 u. a.) Bei der Untersuchung der Mucorales-Flora eines Berliner Kiefernstandortes wurden neben Einflüssen einer Kalkdüngung deutliche Veränderungen in der Artenzusammensetzung der Mucorales zwischen den untersuchten Horizonten festgestellt (TRAUTMANN et al. 1992).

So dominierten in der Streuauflage *Mortierella ramanniana* var. *ramanniana* und *Mortierella isabellina* die Mucorales-Flora, während beide Arten im untersuchten Bodenhorizont zwischen 10 und 15 cm (oberer B₅-Horizont) nur vereinzelt isoliert wurden. An deren Stelle wurden dort *M. vinacea* und *M. macrocystis* als häufigste Vertreter der Mucorales identifiziert. Diese mit der Suspensionsmethode ermittelten Ergebnisse stimmen recht gut mit den Befunden von BÄÄTH und SÖDERSTRÖM (1978) überein, die mit Hilfe der Partikelwaschmethode gewonnen wurden.

Die Erklärungsmöglichkeiten für horizontabhängige Verschiebungen in der Artenzusammensetzung sind zahlreich. Als wichtigste Einflußgröße ist die Veränderung in der Substratzusammensetzung zu vermuten. So treten in der Streuschicht höhere Konzentrationen leichtverwertbarer Substrate auf und die Verfügbarkeit vieler Nährstoffe (Kohlenhydrate, Proteine, Aminosäuren, Vitamine etc.) liegt insgesamt auf einem wesentlich höheren Niveau. Andererseits treten in der Streuauflage erheblich größere Schwankungen in Temperatur und Wasserverfügbarkeit auf. Auch Unterschiede im pH-Wert und in der mykophagen Fauna können für die festgestellten Veränderungen im Artenspektrum mit verantwortlich sein.

Im Laborversuch wurden Experimente zum Keimungs-, Wachstums- und Sporulationsverhalten der vier wichtigsten Arten aus der Gattung *Mortierella* durchgeführt, die alle vier eine eindeutige Horizontpräferenz zeigen. Auf diesem Wege sollte Aufschluß über Ursachen gewonnen werden, die zur horizontalen Verteilung der Sporen dieser Arten im Kiefernwaldboden beitragen.

2. Material und Methoden

2.1. Organismen und Medien

Als Testorganismen wurden Stämme der Arten

- *Mortierella ramanniana* var. *ramanniana* (im folgenden vereinfacht *M. ramanniana*)
- *Mortierella isabellina*
- *Mortierella vinacea*
- *Mortierella macrocystis*

verwendet, die im Rahmen der von TRAUTMANN et al. (1992) durchgeführten Untersuchung aus Berliner Kiefernstreu und Boden isoliert worden waren.

Die Rezeptur der verwendeten Medien Malzextrakt-Agar (MEA, 3 %) und Cornmeal-Agar (CMA, pH-Wert: 6,5) entspricht sonst der Beschreibung im CBS-Course of Mycology (1987).

Als flüssiges Grundmedium für die Untersuchung von Keimung und Wachstum wurde ein Glukosemedium folgender Zusammensetzung verwendet:

NH ₄ Cl	3,0 g
MgSO ₄ * 7 H ₂ O	3,0 g
KH ₂ PO ₄	3,0 g
Hefeextrakt	0,02 g
Glukose	1,0 g
Spurenelementlösung (SL8)	1,0 ml
dest. Wasser	1000 ml
pH-Wert	4,6

2.2 Gewinnung von Sporensuspensionen

Zur Sporengewinnung wurden die Arten *M. ramanniana*, *M. isabellina* und *M. vinacea* auf MEA bei 18°C 10 Tage angezogen. *M. macrocystis* wurde auf CMA bei 18°C 14 Tage angezogen. Die gewachsenen Kulturen wurden mit 15 ml steriler Aqua dest. überschichtet und die Sporen mit einem Glasspatel von den Agarkulturen abgewaschen. Anschließend wurde die Sporensuspension durch einen sterilen Wattefilter genutscht, um Hyphenstücke abzutrennen. Um Substrateffekte des Agarmediums auszuschließen, wurde die filtrierte Sporensuspension abzentrifugiert und zweimal mit Aqua dest. gewaschen. Die Konzentration der Sporensuspension wurde in einer Zählkammer nach Thoma bestimmt.

2.3. Sterile Extrakte, Streu- und Bodenproben

Die verwendeten Streu- und Bodenproben stammen von den Untersuchungsflächen im Berliner Grunewald, deren boden- und vegetationskundliche Charakteristik und *Mucorales*-Populationen von TRAUTMANN et al. (1992) beschrieben wurde. Streu- und Bodenextrakte wurden durch mehrstündiges Rühren bei Zimmertemperatur hergestellt. Nach dem Abfiltrieren wurden sie im Autoklaven sterilisiert.

Zur Herstellung steriler Streu- und Bodenproben wurden 5 g getrockneter und grob gemahlener Streu (O_L -, O_F -, O_H -Mischproben) und 20 g getrockneter Boden (B_s , 15–20 cm Bodentiefe) in Glaspetrischalen gegeben und mit je 10 ml Aqua dest. befeuchtet. Zur Sterilisation wurden die Proben dreimal im Abstand von je drei Tagen im Autoklaven bei 121°C 30 Min. sterilisiert. Die Proben wurden dann im Trockenschrank (105°C; vier Stunden) getrocknet und anschließend mit steriler Aqua dest. auf einen definierten Wassergehalt (Streu 150 % des TG, Boden 40 % des TG) angefeuchtet.

Jeweils zwei Streu- bzw. Bodenproben wurden mit ca. 300 Sporen einer der vier *Mortierella*-Arten angeimpft und bei 18°C im Dunklen inkubiert. Die Entwicklung (Wachstum und Sporulation) wurde mit einer Stereolupe verfolgt. Nach sechs Wochen wurde die Keimzahl (Koloniebildene Einheiten (KBE)/g TG) der Proben mit der Suspensionsmethode (vier MEA-Platten je Verdünnungsstufe) bestimmt.

2.4. Keimungs- und Wachstumsversuche in Flüssigkulturen

Die Sporenkeimung und das Wachstum (Bildung von Biomasse) der Testorganismen wurden in sterilem Streu- und Bodenextrakt sowie im Glukose-Grundmedium mit variierten Glukose- und Hefeextrakt-Konzentrationen untersucht. In einer Serie wurde bei konstanter Hefeextrakt-Konzentration (0,02g/l) die Glukose-Konzentration variiert (0,0; 0,1; 1,0 und 10 g/l), in einer zweiten Serie wurde bei einer Glukose-Konzentration von 1,0 g/l die Hefeextrakt-Konzentration variiert (0,0; 0,0002; 0,002 und 0,02 g/l). Die Glukose diente als Kohlenstoff- und Energiequelle, der Hefeextrakt als Maß für den Wuchsstoff- und organischen N-Anspruch der untersuchten Arten. 50 ml des Versuchsmediums wurden mit jeweils 1×10^7 Sporen jeder Art angeimpft und bei 24°C geschüttelt (Braun, Certomat, 120 Upm).

Die Keimungsrate wurde nach 10 Stunden als Prozentsatz gekeimter Sporen (Auszählung von 300 Sporen) ausgewertet. Als Keimung wurde das Quellen der Sporen bei gleichzeitigem Verlust der Lichtbrechung im Phasenkontrast bzw. das Auswachsen von Keimschläuchen definiert. Die Wachstumsrate wurde in den Ansätzen mit Glukose-Grundmedium nach 48 h bestimmt. Dazu wurden die in den Flüssigkulturen gewachsenen Mycelien mit Hilfe eines Sterilfilters (Porengröße 0,4 μm) abgenutscht, anschließend 12 Stunden gefriergetrocknet (Gefrierdockner: Christ, Beta) und ausgewogen.

2.5. Wachstum und Sporulation auf Malzextrakt-Agar unter variierten Bedingungen

Das radiale Wachstum und die Sporulation der Testorganismen wurde in verschiedenen Versuchsreihen auf Malzextraktagar (MEA) untersucht, wobei die Nährstoffkonzentration (Malzextrakt-Pulver (Merck) 3 g/l, 10 g/l und 30 g/l), der pH-Wert (pH 5 und pH 7) sowie die Inkubationstemperatur (8°C, 18°C und 26°C) variiert wurden. Der pH-Wert wurde vor dem Autoklavieren des Malzmediums mit HCl oder NaOH eingestellt.

Jeweils einer der drei Faktoren Nährstoff-Konzentration, pH-Wert und Temperatur wurde konstant gehalten und in allen Kombinationen mit den übrigen kombiniert (18 Kombinationen). Jede Art wurde im Doppelansatz unter allen 18 Wachstumsbedingungen untersucht. Die punktbeimpften Agarplatten wurden 12 Tage im Dunkeln inkubiert. Auf jeder Platte wurde der Koloniedurchmesser bestimmt und der Mittelwert (minimale Abweichungen der Parallelen ausgewertet).

Die Sporulationsintensität wurde durch visuellen Vergleich der Kulturen einer Art unter den verschiedenen Versuchsbedingungen abgeschätzt und bewertet. Damit ist ein direkter Vergleich zwischen den Arten nicht möglich.

3. Ergebnisse

3.1. Keimung, Wachstum und Sporulation in sterilen Substratextrakten, Streu- und Bodenproben

In einem ersten Ansatz wurde die Keimfähigkeit der Sporen der vier *Mortierella*-Arten in sterilem Streu- und Bodenextrakt untersucht. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengefaßt. Es wurden Keimungsraten zwischen 25 und 90 % ermittelt.

Übereinstimmend mit dem Verteilungsmuster im Freiland, lag die Keimungsrate der Sporen von *M. ramanniana* und *M. isabellina* im Streuextrakt höher, während die Keimungsrate von *M. vinacea* und *M. macrocystis* im Bodenextrakt höher war. So lag sie bei allen Arten im Extrakt des angestammten Horizontes über 50 %, im anderen aber unter diesem Wert.

Tabelle 1:
Sporenkeimung der untersuchten Pilze in sterilem Streu- und Bodenextrakt (% gekeimter Sporen nach 10 h bei 24°C)

Extrakt aus:	<i>M. ramanniana</i>	<i>M. isabellina</i>	<i>M. vinacea</i>	<i>M. macrocystis</i>
Kiefernstreu	90 %	60 %	40 %	25 %
Boden (B _S)	40 %	30 %	75 %	55 %

Die Sporen aller vier Arten können prinzipiell sowohl in den Streuproben als auch im Boden keimen. Nach Impfen auf sterile Streu- und Bodenproben zeigten *M. ramanniana* und *M. isabellina* Mycelwachstum und Sporangienbildung ausschließlich in den Streuproben. Beide Arten durchwuchsen die gesamte Probe innerhalb von 14 Tagen und bildeten auffallend zahlreiche Sporangien. In diesen Proben erreichten *M. isabellina* mit 6×10^5 KBE/g TG und *M. ramanniana* mit 4×10^5 KBE/g TG eine ca. zehnfach höhere Sporenkonzentration als in den Freilanduntersuchungen (TRAUTMANN et al. 1992). Dies ist aus dem Ausschluß von Substratkonkurrenten und Antagonisten erklärlich. Auch die Substratverfügbarkeit kann durch die Sterilisation und den optimierten Wassergehalt verbessert worden sein.

Das Wachstum von *M. vinacea* war dagegen in den Streuproben auf wenige Punkte begrenzt, an denen sich ein kompaktes Luftmycel mit nur wenigen Sporangien ausbildete. Die Sporenkonzentration erreichte dementsprechend nur 2×10^3 KBE/g TG. *M. vinacea* war andererseits die einzige der untersuchten Arten, die auch im B_s-Horizont ein erkennbares Mycelwachstum zeigte. Die gesamte Probe war von sehr dünnen Hyphen durchzogen, an denen nur wenige Sporangien auftraten. Die erreichte Sporendichte lag mit nur 10 KBE/g TG deutlich unter der im Freiland festgestellten Konzentration.

In den mit Sporen von *M. macrocystis* beimpften Streu- und Bodenproben wurden weder Hyphen noch Sporangien beobachtet. Die Plattierungen verliefen negativ (< 1 KBE/g TG).

3.2. Sporenceimung und Wachstum in Glukose-Flüssigkultur

Die Sporenceimung der Mucorales wird stärker von der Hefeextrakt-Konzentration als der Glukose-Konzentration beeinflusst. In Abbildung 1 ist die Keimungsrate der vier *Mortierella*-Arten in Abhängigkeit von der Hefeextrakt-Konzentration dargestellt. Die optimale Kombination lag für alle vier Arten bei 1 g/l Glukose und 0,2 g/l Hefeextrakt, wobei die Keimungsrate 85 bis 95 % erreichte. Ohne Hefezusatz lag sie zwischen 10 und 26 %.

Während sich bei *M. ramanniana*, *M. isabellina* und *M. vinacea* die Keimungsrate mit steigender Hefeextrakt-Konzentration kontinuierlich steigern ließ, zeigte sich bei *M. macrocystis* eine deutliche Verbesserung erst bei der höchsten Hefeextrakt-Konzentration (erreichter Höchstwert 92 %). Im niedrigeren Bereich blieben die Keimungsraten dieser Art mit 26–36 % relativ unbeeinflusst.

Die in 48 Stunden in Flüssigkultur gebildete Biomasse in beiden Versuchsserien ist in Abbildung 2 dargestellt. Erwartungsgemäß war vor allem die eingesetzte Glukosemenge ausschlaggebend für die Bildung von Biomasse, wenngleich sich auch die Hefeextrakt-Konzentration auf die Biomasseproduktion auswirkte.

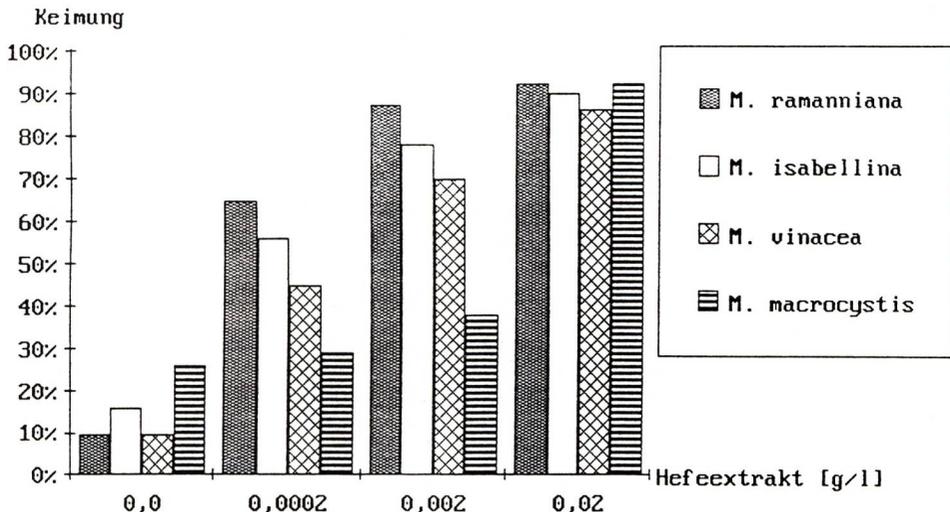


Abbildung 1:
Keimungsrate der vier *Mortierella*-Arten nach 10 h im Flüssigmedium mit variiertem Hefeextrakt-Gehalt (Glukosegehalt der Medien 1 g/l).

Die deutlichsten Unterschiede im Wachstum traten bei der höchsten Glukose-Konzentration (10 g/l) auf. *M. ramanniana* erwies sich in diesem Test als „wüchsigste“ Spezies. Sie bildete unter diesen Bedingungen deutlich mehr Biomasse (2,1 g/l), als alle übrigen Arten. Ihr Wachstum nahm bei reduziertem Substratangebot stärker als bei den anderen Arten ab. Bei 1 g/l Glukose verringerte sich die Biomasse (0,43 g/l) auf weniger als ein Viertel des Wertes bei 10 g/l.

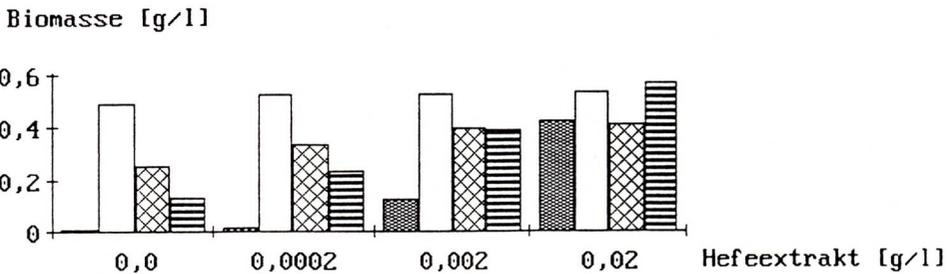
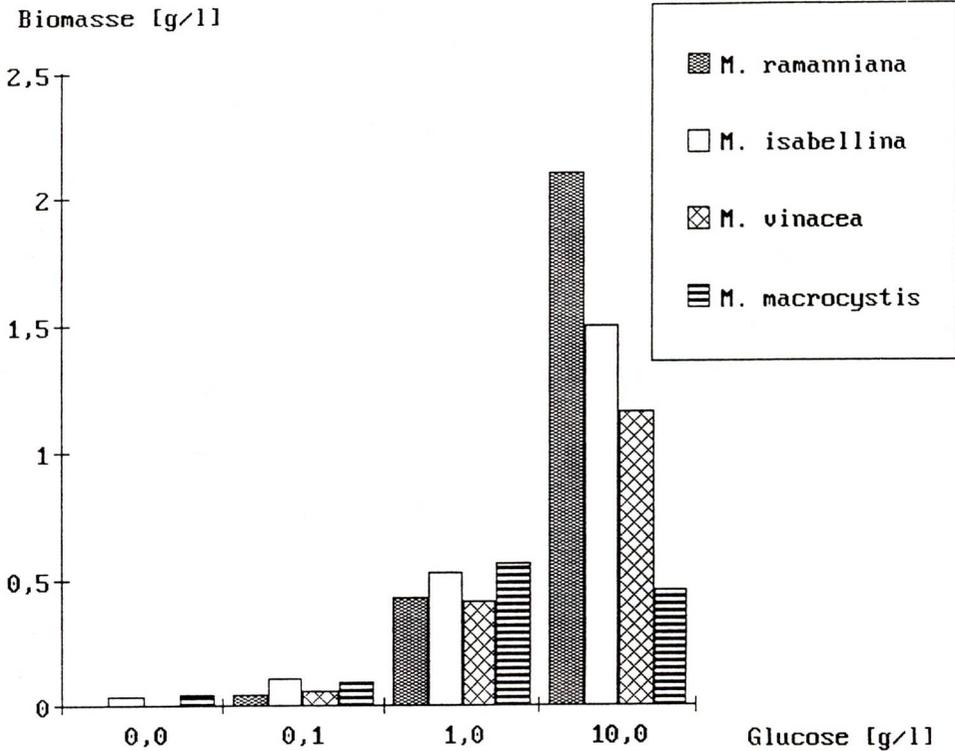


Abbildung 2:

Gebildete Trockensubstanz der vier *Mortierella*-Arten nach 48 h in Flüssigmedien mit variiertem Nährstoffgehalt.

Oben: Hefeextraktgehalt konstant 0,02 g/l; Glukosegehalt variiert.

Unten: Glukosegehalt konstant 1,0 g/l; Hefeextraktgehalt variiert.

In deutlich abgestufter Form, aber in der Tendenz ähnlich, nahm die Biomasse von *M. isabellina* und *M. vinacea* im untersuchten Bereich mit steigendem Glukosegehalt zu. Dagegen war bei *M. macrocystis* das Wachstum durch 10 g/l gegenüber 1 g/l Glukose leicht gehemmt. Diese Art bildete bei der höchsten Glukose-Konzentration die mit Abstand geringste Biomasse der untersuchten Arten. Bei 1,0 g/l verhielt sich *M. macrocystis* dagegen wie die übrigen Arten.

Auf die Variation der Hefeextrakt-Konzentration (Abb. 2 unten) reagierten die Arten sehr unterschiedlich. *M. ramanniana* war auch im Wachstum deutlich von der Hefeextrakt-Konzentration abhängig. Ohne Hefeextraktzusatz produzierte diese Art so gut wie keine Biomasse (0,02 g/l). Dagegen reagierte *M. isabellina* über den untersuchten Konzentrationsbereich überhaupt nicht auf den Zusatz von Hefeextrakt. Die beiden anderen Arten nehmen eine Mittelstellung ein, indem sie mit zunehmender Hefeextrakt-Konzentration mehr Biomasse bildeten.

3.3. Einfluß von pH-Wert und Temperatur auf radiales Wachstum und Sporulation

Tabelle 2 gibt einen Überblick über das Wachstums- und Sporulationsverhalten der vier *Mortierella*-Arten unter variierten Bedingungen nach zwölf tägiger Inkubation auf MEA-Platten. Bei pH 5 war das radiale Wachstum aller Arten stärker als bei neutralem pH-Wert. *M. ramanniana* erreichte dabei von allen die höchste Wachstumsgeschwindigkeit. Die auffallend starke pH-Empfindlichkeit dieser Art bei geringer Substratkonzentration war jedoch durch erhöhtes Nährstoffangebot weitgehend kompensierbar (siehe z. B. 18°C). Bei pH 5 führte die Erhöhung der Temperatur auf 26°C bei *M. ramanniana* und *M. vinacea* zu einer weiteren Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit. Bei dieser Temperatur war sie sogar unabhängig von der Substratkonzentration.

M. macrocystis nahm auch hier eine Sonderstellung ein. Diese Art wuchs bei 18°C wesentlich besser als bei 26°C, zeigte jedoch bezüglich des pH-Wertes die geringste Reaktion unter den vier getesteten Arten. Auffallend ist das relativ gute Wachstum bei pH 7 in den Ansätzen bei 8°C. Die Art reagierte empfindlich auf eine zu hohe Substratkonzentration bei pH 5 (z. B. kein Wachstum bei 26°C), die zum Teil bei pH 7 aufgehoben wurde.

Aus dem radialen Koloniewachstum kann nicht direkt auf die gebildete Biomasse geschlossen werden, da mit steigender Substratkonzentration allgemein die Koloniedichte zunimmt.

Die Sporulation von *M. isabellina*, *M. ramanniana* und *M. vinacea* nahm im untersuchten Bereich mit steigender Malzkonzentration zu. Auf eine Erhöhung des pH-Wertes von 5 auf 7 reagierten die drei Arten dagegen unterschiedlich. Während die Sporulation von *M. isabellina* unter sonst gleichen Bedingungen bei pH 7 stärker war als bei pH 5, reagierten *M. ramanniana* und *M. vinacea* auf die pH-Erhöhung mit einer verringerten Sporulation.

Die Sporulationsintensität ist in Tabelle 2 als artabhängige visuelle Bewertung angegeben (siehe 2.5.); Zum direkten Vergleich wurde die Sporenmasse von *M. ramanniana*, *M. isabellina* und *M. vinacea*, die auf 3%igem MEA bei pH 5 und einer Inkubationstemperatur von 18°C gewachsen waren, mit 10 ml H₂O abgewaschen und die Sporenkonzentration in der Zahlkammer bestimmt. Auf dem Agar bildeten *M. isabellina* ($2,3 \times 10^8$ Sporen/ml) und *M. ramanniana* (ca. $1,8 \times 10^8$ Sporen/ml) die größte Sporenmenge, während die Sporenproduktion von *M. vinacea*, wie für diese Art nicht anders zu erwarten, mit 1×10^7 Sporen/ml deutlich geringer war.

Die Sporulation von *M. macrocystis* war unter den getesteten Bedingungen um ein Vielfaches geringer als die der drei übrigen Arten und nahm im Gegensatz zu diesen mit der

Tabelle 2:

Radiales Mycelwachstum und Sporulation der untersuchten Pilze in Abhängigkeit von der Malzextrakt-Konzentration, dem pH-Wert des Mediums und der Inkubationstemperatur.

Temp.	Malzex. Konz.	pH-Wert	Koloniedurchmesser (cm) und Sporulationsintensität (*)			
			<i>M. ramanniana</i>	<i>M. isabellina</i>	<i>M. vinacea</i>	<i>M. macrocystis</i>
8 °C	0,3 % 1,0 % 3,0 %	pH 5	4,0 *	2,0 *	2,1 *	4,0 *
			3,9 *	2,7 *	2,8 **	4,0 **
			3,8 ***	3,2 **	2,9 ***	3,8 -
	0,3 % 1,0 % 3,0 %	pH 7	0,8 -	0,6 *	0,4 *	2,8 **
			3,2 -	1,7 **	0,7 *	3,3 **
			3,2 ***	2,2 **	1,6 ***	4,3 *
18 °C	0,3 % 1,0 % 3,0 %	pH 5	7,8 *	6,3 *	6,2 *	7,5 *
			8,4 **	7,0 **	6,8 **	7,3 -
			8,5 ***	7,7 ***	6,9 ***	7,3 -
	0,3 % 1,0 % 3,0 %	pH 7	2,2 -	2,2 *	2,0 *	5,4 **
			7,0 **	4,7 ***	4,6 *	6,8 *
			8,0 ***	6,7 ***	5,0 ***	7,5 *
26 °C	0,3 % 1,0 % 3,0 %	pH 5	>8,5 *	5,5 *	7,7 *	2,5 -
			>8,5 **	6,5 ***	7,7 **	3,3 -
			>8,5 ***	7,0 ***	7,7 **	--
	0,3 % 1,0 % 3,0 %	pH 7	2,9 -	1,5 *	2,9 -	1,4 *
			8,2 **	4,6 ***	4,7 -	2,4 -
			8,5 ***	5,7 ***	5,5 -	3,0 -

- - kein Wachstum

Visuelle Beurteilung der artspezifischen Sporulationsintensität

- keine Sporulation
- * geringe Sporulation
- ** mittlere Sporulation
- *** starke Sporulation

Erhöhung der Malzkonzentration von 1 % auf 3 % ab. Die für die Namensgebung dieser Art typischen Macrocysten traten in den Versuchsansätzen mit 8°C Inkubationstemperatur nicht auf, dagegen wurden sie verstärkt unter den für die Sporulation ungünstigen Versuchsbedingungen ausgebildet. Ihre Häufigkeit und Größe wurde sowohl bei höherer Inkubationstemperatur als auch durch die Erhöhung der Malzkonzentration gesteigert. Weiterhin war ihre Häufigkeit in den Versuchsansätzen mit pH 5 größer als in denen mit pH 7. Damit verhielten sich Sporangienbildung und Macrocystenbildung invers zueinander.

4. Diskussion

Auf der Suche nach den Ursachen für die im Freiland festgestellte vertikale Verteilung wichtiger *Mucorales*-Arten wurden ihre ökologischen Eigenschaften untersucht. Diese sollten einerseits den hohen Anteil der Sporen dieser Arten an der Mikropilzflora der Streu oder des B_s-Horizontes erklären und andererseits Begründungen für ihr bevorzugtes Vorkommen in nur einem der beiden Horizonte liefern.

Mortierella ramanniana, die häufigste Art aus der Nadelstreu, zeigt im Extrakt aus Material dieses Horizontes die mit Abstand höchste Sporenkeimungsrate von 90 %. Im definierten Nährmedien-Ansatz ist nachweisbar, daß neben einer leicht verwertbaren Kohlenstoffquelle vor allem im Hefeextrakt enthaltene Komponenten dazu notwendig sind. Bei hohem Substratangebot wächst diese Art nicht nur mit der höchsten radialen Geschwindigkeit (mehr als 3,3 mm/d bei 18 °C), sie produziert auch die größte Biomasse.

Nach SCHOPFER (1934) ist *M. ramanniana*, nach EVANS (1971) speziell die Varietät *M. ramanniana* var. *ramanniana* (im Gegensatz zur Varietät *autotrophica*), auf die Zuführung der Thiazol-Komponente zur Vitamin B₁-Synthese angewiesen. Dies erklärt das völlige Wachstumsversagen dieser Art ohne Hefeextrakt-Zugabe zum Glukosemedium (Abb. 2 b unten). Die hohe Keimungs- und Wachstumsrate sichert einerseits das Vorkommen dieser Art in der Streuauflage, andererseits können die komplexen Nährstoffansprüche die Beschränkung auf diesen Horizont erklären. *M. ramanniana* zeigt eine ausgeprägte pH- und Temperaturtoleranz und besitzt damit die günstigsten Voraussetzungen der untersuchten Arten für eine rasche und effiziente Besiedelung der Streuauflage.

Die Sporen der ebenfalls im Streuhorizont dominanten *Mortierella isabellina* keimen im Extrakt der Streuauflage besser als in dem des B_s-Horizontes aus. Die erreichte Keimungsrate von 60 % kann durch Zugabe von Hefeextrakt zum Glukosemedium auf etwa 90 % gesteigert werden. Das vegetative Wachstum läßt sich jedoch im Gegensatz zu den übrigen Arten nicht durch Zugabe von Hefeextrakt fördern. Allerdings liegen bei optimaler Nährstoffversorgung das radiale Wachstum und die Biomasseproduktion von *M. isabellina* unter denen von *M. ramanniana*, was für den geringeren Sporenanteil dieser Art in der Nadelstreu mitverantwortlich sein könnte.

Die Sporenkeimung von *Mortierella vinacea* ist im Extrakt aus der Streuauflage wesentlich schlechter als in dem des B_s-Horizontes, in dem drei Viertel aller Sporen auskeimen. Dieses Phänomen ist aus Substrateffekten nicht zu erklären, zumal im Labormedium Sporenkeimung und Wachstum durch erhöhte Nährstoffkonzentration gefördert werden. Vielmehr nehmen wir hier Hemmstoffeffekte der Nadelstreu an, die auch das punktuelle Wachstum in sterilen Streuproben erklären könnten. Unter diesem Aspekt lassen sich die Ergebnisse aus synthetischen Medien nur indirekt auf Freilandbedingungen übertragen. Eine andere Erklärungsmöglichkeit für die geringe Zahl von *M. vinacea*-Isolaten aus dem Streuhorizont ergibt sich aus der artspezifisch wesentlich geringeren Sporenproduktion dieser Spezies. Sie kann ein weiterer Grund dafür sein, daß *M. vinacea* vorzugsweise im B_s-Horizont gefunden wird, in dem die Sporenkonzentration der Pilze insgesamt um den Faktor zehn niedriger ist als in der Streuauflage (TRAUTMANN et al. 1992).

Die Optimalbedingungen für die Entwicklung von *M. macrocystis* unterscheiden sich deutlich von denen der drei anderen Arten. Die bessere Sporenkeimung im Extrakt des B_s-Horizontes läßt sich auf zu hohe Nährstoffkonzentrationen und Hemmstoffeffekte in der Streu zurückführen. Auch das vegetative Wachstum und vor allem die Sporulation werden durch hohe Substratkonzentrationen deutlich gehemmt oder sogar unterdrückt. Die maximal gebildete Sporendichte ist unter den getesteten Bedingungen insgesamt wesentlich geringer als bei den drei übrigen Arten.

M. macrocystis wurde von GAMS (1961) aus einem alpinen Rohhumus isoliert und erstmals beschrieben. Das Vorkommen dieser Art ist vor allem aus sauren Nadelwaldböden bekannt (SÖDERSTRÖM 1975, CHRISTENSEN 1969). Allgemein wird für diese Art eine Präferenz für niedrige pH-Werte angenommen, die sich in den durchgeführten Laborversuchen allerdings nicht bestätigen ließ.

Typisch für *M. macrocystis* sind die auffälligen Riesengemmen, die je nach Kultivierungsbedingungen einen Durchmesser von bis zu 100 µm erreichen können. Die Anzahl und Größe dieser Gemmen wird besonders durch hohe Nährstoffgehalte des Kulturmediums gefördert. Unsere Versuche, diese Gemmen zum Auswachsen zu bringen, blieben erfolglos. Vermutlich handelt es sich bei diesen Gebilden um Mycelanschwellungen, die eine Folge von sehr hohen Nährstoffkonzentrationen sind und eventuell eine Speicherfunktion für Reservestoffe haben. Trotz intensiver Suche waren solche Riesengemmen in Bodenproben mikroskopisch nicht nachweisbar. Die Präferenz für niedrige Substratkonzentrationen und die ausgeprägte Temperaturempfindlichkeit von Wachstum und Sporulation dieser Art liefern eine plausible Erklärung für das bevorzugte Vorkommen im B_s-Horizont.

Unter den vorgestellten Versuchsbedingungen zeigen die drei Arten *M. ramanniana*, *M. isabellina* und *M. vinacea* eine ganze Reihe von Übereinstimmungen, und sie unterscheiden sich deutlich von *M. macrocystis*. Das ist als Bestätigung der systematischen Verwandtschaft innerhalb der Dreiergruppe zu werten. Dementsprechend werden diese Arten von einigen Autoren von den übrigen *Mortierella*-Arten systematisch abgetrennt. So ordnet sie GAMS (1977) der Untergattung *Micromucor* zu, während er *M. macrocystis* zur Untergattung *Mortierella* zählt.

M. macrocystis kann als typischer Vertreter der Untergattung *Mortierella* gelten, deren Sporulation allgemein unter nährstoffarmen Bedingungen und niedrigen Temperaturen gefördert wird. So wird zur Artbestimmung in dieser Untergattung die Verwendung von nährstoffarmem Erdextrakt-Agar (SEA; CBS Course of Mycology 1987) empfohlen.

Gemessen am radialen Wachstum werden von allen Arten niedrige pH-Werte bevorzugt. Bei geringer Nährstoffkonzentration wirkt sich eine Erhöhung des pH-Wertes besonders auf das Wachstum der *Micromucor*-Arten negativ aus. Das deckt sich mit dem bevorzugten Vorkommen dieser Arten in sauren Waldböden (DOMSCH et al. 1980).

Übereinstimmend damit gibt SEWELL (1959) für Wachstum und Sporulation von *M. ramanniana* ein pH-Optimum zwischen 3 und 4 an. COWLEY (1963) ermittelte für *M. vinacea* optimales Wachstum bei pH 4,5. Der von TRAUTMANN et al. (1992) im Freiland festgestellte Rückgang der Sporenkonzentration von *M. ramanniana* und *M. isabellina* nach Kalkdüngung kann als eine direkte Folge von vermindertem Wachstum und Sporulation durch den von 3,3 auf 5,8 erhöhten pH-Wert betrachtet werden.

Mit Laborversuchen können physiologische Fähigkeiten und charakteristische Eigenschaften von Mikroorganismen eingegrenzt werden. Speziell die Sporenkeimung, das Hyphenwachstum und die Sporulation sind wichtige Eigenschaften einer Art, die ihr Vorkommen im Freiland bestimmen. Zu berücksichtigen bleibt jedoch, daß hohe Nährstoffkonzentrationen vergleichbar mit denen von Labormedien, wenn überhaupt, dann nur temporär und auf Mikrohabitate begrenzt auftreten. Die Mikropilze müssen sich deshalb im Freiland vor allem mit Substratgradienten auseinandersetzen.

Völlig unberücksichtigt mußte die Frage nach Antagonismen und Substratkonkurrenz, aber auch nach fördernden Wechselwirkungen zwischen den untersuchten Arten und zu anderen Organismen bleiben. Trotzdem nehmen wir an, daß Untersuchungen dieser Art wichtige zusätzliche Informationen liefern zur Klärung der scheinbar einfachen Frage, welche Be-

dingungen das Auftreten und Verschwinden von Mikroorganismen unter Freilandbedingungen bestimmen.

Danksagung

Herrn Dr. W. GAMS danken wir für die kritische Durchsicht beider Manuskripte.

Die dieser Veröffentlichung zugrunde liegende Arbeit ist Bestandteil des interdisziplinären Projektes ballungsraumnahe Waldökosysteme, das als gemeinsames FE-Vorhaben vom Umweltbundesamt und der Senatverwaltung für Stadtentwicklung und Umweltschutz Berlin finanziert und durchgeführt wurde (FE-Nr. 10803046/30).

Literatur

- BÅÅTH, E. & B. SÖDERSTRÖM (1978) – Microfungi in Swedish coniferous forest soils. *Svensk bot. Tidskr.* 72: 343–349.
- BISSETT, J. & D. PARKINSON (1980) – The distribution of fungi in some alpine soils. *Can. J. bot.* 57: 1609–1629.
- CBS Course of Mycology (1987) – GAMS, W. et al. (eds). Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn.
- CHRISTENSEN, M. (1969) – Soil microfungi of dry to mesic conifer-hardwood forests in Northern Wisconsin. *Ecology* 50: 9–27.
- COWLEY, G. T. (1963) – Contribution to a study of the physiological basis for distributional patterns of soil microfungi in Wisconsin. Diss. Univ. Wisconsin.
- DOMSCH, K. H., W. GAMS & T.-H. ANDERSON (1980) – Compendium of soil fungi. Academic Press, London.
- EVANS, E. H. (1971) – Studies on *Mortierella ramanniana*. 1. Relationship between morphology and cultural behaviour of certain isolates. *Trans. Br. mycol. Soc.* 56: 201–216.
- GAMS, W. (1961) – Eine neue *Mortierella* (*M. macrocystis*) aus dem zentralalpiner Rohhumus. *Nova Hedwigia* 3: 69–71.
- (1977) – A Key to the species of *Mortierella*. *Persoonia* 9: 381–391.
- KENDRICK, W. B. & A. BURGESS (1962) – Biological aspects of the decay of *Pinus sylvestris* leaf litter. *Nova Hedwigia* 4: 313–344.
- SCHOPFER, W. H. (1934) – Versuche über die Wirkung der Wachstumsfaktoren auf einige Mucorineen. *Ber. dt. bot. Ges.* 52: 560–563.
- SEWELL, G. W. F. (1959) – Ecology of *Mucor ramannianus* (Moeller). *Nature, Lond.* 183: 1344–1345.
- SÖDERSTRÖM, B. E. (1975) – Vertical distribution of microfungi in a spruce forest soil in the South of Sweden. *Trans. Br. mycol. Soc.* 65: 419–425.
- TRAUTMANN, C., M. PETERS & G. KRAEPELIN (1992) – Die Mucorales-Flora in Streu- und Bodenhorizonten eines Berliner Kiefernwaldes. – I. Einfluß einer Kalkdüngung auf die Mucorales-Population. *Z. Mykol.* 58(1): 3–14.
- WATSON, E. S., D. C. McCLURKIN & M. B. HUNEYCUTT (1974) – Fungal succession on Loblolly pine and upland hardwood foliage and litter in North Mississippi. *Ecology* 55: 1128–1134.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
(Name der Hefreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der [Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz](#) (CC BY-ND 4.0).



- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [58_1992](#)

Autor(en)/Author(s): Peters M., Trautmann C., Kraepelin Gunda

Artikel/Article: [Die Mucorales-Flora in Streu- und Bodenhorizonten eines Berliner Kiefernwaldes II. Einfluß von Umweltfaktoren auf die vertikale Verteilung dominanter Mortierella-Arten 15-25](#)