

**Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt
Pflanzengesundheit und Ökosystemfunktionen**

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Justus-Liebig-Universität Gießen

durchgeführt am Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie
Bereich Tierökologie

vorgelegt von Ilja Sonnemann

Gießen, Oktober 2003

Dekan: Prof. Dr. Jürgen Mayer, Universität Gießen
Gutachter: Prof. Dr. Volkmar Wolters, Universität Gießen
Prof. Dr. Dr. h. c. Hans-Jürgen Jäger, Universität Gießen

INHALT

1 Einleitung	1
1.1 Überblick	1
1.1.1 Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenorganismen	2
1.1.2 Bodennematoden: Eigenschaften, Verbreitung, Bedeutung	3
1.1.3 Induzierte Resistenz	5
1.1.4 CO ₂ -Anreicherung in der Atmosphäre.	7
1.2 Struktur und Fragestellung der Arbeit	9
1.2.1 Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste.	9
1.2.2 Auswirkungen atmosphärischer CO ₂ -Anreicherung im Grünland.	10
2 Material und Methoden	12
2.1 Versuche zur Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste	12
2.1.1 Feldversuch zur Auswirkung einer Bion [®] -Anwendung auf Bodenorganismen in Abhängigkeit vom behandelten Pflanzentyp.	12
2.1.1.1 Beschreibung des Versuchsfeldes.	12
2.1.1.2 Versuchsanordnung und Beprobung	13
2.1.2 Gewächshausversuche zum Einfluss wurzelassoziiierter Organismen auf die Wirksamkeit einer Bion [®] -Anwendung gegen Mehltaubefall in Gerste.	14
2.1.2.1 Anzuchtsubstrat des Mykorrhizaversuches	15
2.1.2.2 Anzuchtsubstrat des Nematodenversuches	15
2.1.2.3 Bedingungen und Durchführung für Mykorrhiza- und Nematoden- versuch	15
2.2 Freilandversuch zur Auswirkung atmosphärischer CO ₂ -Anreicherung im Grünland .	17
2.2.1 Beschreibung der Versuchsfläche.	17
2.2.2 Versuchsanordnung und Beprobung	17
2.3 Messungen, Analysen, Extraktion und Taxonomie.	18
2.3.1 Bestimmung der Pflanzenparameter	18
Höhe und Frischmasse der Pflanzentriebe	18
Wurzelmasse	19
Wurzelinfektionen.	19
Nachweis des Resistenz-Markerproteins BCI-4	21
Anfälligkeit für Gerstenmehltau (Blattsegmenttest)	21
2.3.2 Analysen der physiko-chemischen und mikrobiologischen Parameter.	21
Bodenwassergehalt	21
Boden-pH	22
Mikrobielle Biomasse sowie extrahierbares Boden-C und -N	22
Ergosterolgehalt sowie Berechnung pilzlicher und bakterieller Biomasse	22
Mikrobielle Aktivität und metabolischer Quotient	23
Bakterielle Aktivität und funktionelle Diversität	23
2.3.3 Extraktion und Determination freilebender Nematoden	23
Extraktion	24

Determination24
2.4 Datenanalyse und statistische Methoden24
2.4.1 Beschreibende Parameter für die Nematodengemeinschaft.24
2.4.2 Varianzanalysen und Mittelwertsvergleiche25
3 Ergebnisse27
3.1 Einfluss der Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt auf die Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste27
3.1.1 Auswirkung einer Bion [®] -Anwendung auf Bodenorganismen in Abhängigkeit vom behandelten Pflanzentyp (Ergebnisse des Feldversuches).27
3.1.2 Einfluss wurzellozozierter Organismen auf die Wirksamkeit einer Bion [®] -Anwen- dung gegen Mehlaufbefall in Gerste (Ergebnisse der Gewächshausversuche) . . .30	.30
3.2 Auswirkung atmosphärischer CO ₂ -Anreicherung im Grünland (Ergebnisse des Freilandversuches)35
4 Diskussion41
4.1 Einfluss der Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt auf die Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste41
4.1.1 Auswirkung einer Bion [®] -Anwendung auf Bodenorganismen in Abhängigkeit vom behandelten Pflanzentyp.41
4.1.2 Einfluss wurzellozozierter Organismen auf die Wirksamkeit einer Bion [®] - Anwendung gegen Mehlaufbefall in Gerste43
4.2 Auswirkung atmosphärischer CO ₂ -Anreicherung im Grünland46
5 Schlussfolgerungen50
6 Zusammenfassung51
7 Literaturverzeichnis.54
Anhang.	I
Listen der Nematodengattungen	I
Liste der Veröffentlichungen.	V
Lebenslauf.	VI

TABELLENVERZEICHNIS

Tab. 2.1:	Brachvegetation des IR-Feldversuches	13
Tab. 3.1:	Ergebnisse der 2-faktoriellen ANOVAs zu den Effekten des Pflanzentyps und der Bion [®] -Anwendung auf Wurzelbiomasse und Wurzelinfektionen . . .	28
Tab. 3.2:	Mittelwerte für mikrobielle Parameter und Nematodenabundanzen auf Gersten- und Brachparzellen	30
Tab. 3.3:	Ergebnisse der 1-faktoriellen ANOVAs für den Mykorrhiza- und den Nematodenversuch zum Effekt des Grades der Wurzelinfektion auf das Pflanzenwachstum	31
Tab. 3.4:	Ergebnisse der 2-faktoriellen ANOVAs zu den Effekten des Grades der Wurzelinfektion und der Bion [®] -Anwendung auf die Anfälligkeit der Pflanzen für Mehltau	33
Tab. 3.5:	Physiko-chemische und mikrobielle Parameter: Mittelwerte sowie Ergebnisse der 2-faktoriellen ANOVAs zu den Effekten des Beprobungs-termines und der CO ₂ -Konzentration auf diese Parameter	36
Tab. 3.6:	Nematodenabundanzen und Maturity-Index: Mittelwerte sowie Ergebnisse der 2-faktoriellen ANOVAs zu den Effekten des Beprobungs-termines und der CO ₂ -Konzentration auf diese Parameter	39
Tab. A1:	Nematodengattungen aus dem Ackerboden in Rauischholzhausen (IR-Feldversuch)	I
Tab. A2:	Nematodengattungen aus dem Grünlandboden in Linden (CO ₂ -Freilandversuch)	III

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abb. 1.1:	Körperübersicht eines Nematoden sowie Kopfregion unterschiedlicher Nematodenfraßtypen (aus Thorne 1961)	4
Abb. 2.1:	Versuchsfeld in Rauschholzhausen zum Zeitpunkt der Ernte; Aufnahme: Kerstin Finkhäuser	14
Abb. 2.2:	Druckluftpistole zum Applizieren der Bion [®] -Lösung; Aufnahme: Nele Streicher	16
Abb. 2.3:	FACE-Anlage auf der Forschungsstation Linden	18
Abb. 3.1:	Wurzelbiomasse auf den verschiedenen Parzellen	28
Abb. 3.2:	Wurzelinfektionen durch Nematoden (<i>Pratylenchus</i> spp.) und Mykorrhiza-Pilze auf den verschiedenen Parzellen	29
Abb. 3.3:	Pflanzenwachstum in Abhängigkeit vom Grad der Wurzelinfektion; a. <i>G. etunicatum</i> (Mykorrhizaversuch), b. <i>H. avenae</i> (Nematodenversuch)	32
Abb. 3.4:	Anzahl der Mehltaupusteln in Abhängigkeit vom Grad der Wurzelinfektion; a. <i>G. etunicatum</i> (Mykorrhizaversuch), b. <i>H. avenae</i> (Nematodenversuch)	34
Abb. 3.5:	Extrahierbares Boden-C und -N unter aktueller und erhöhter CO ₂ -Konzentration a. extrahierbares C, b. extrahierbares N.	37
Abb. 3.6:	Mikrobielle Parameter unter aktueller und erhöhter CO ₂ -Konzentration; a. mikrobielle Biomasse, b. bakterielle Biomasse, c. mikrobielle Aktivität, d. metabolischer Quotient.	38
Abb. 3.7:	Abundanzen CO ₂ -sensibler Nematoden unter aktueller und erhöhter CO ₂ -Konzentration; a. relative Abundanz der Wurzelhaarfresser, b. relative Abundanz der Prädatoren, c. Abundanz der Nematoden aus der Colonizer/Persister-Gruppe 2 des Maturity Index	40

1 EINLEITUNG

1.1 Überblick

Pflanzen und Bodenlebewelt bilden zwei Komponenten terrestrischer Ökosysteme, die sich gegenseitig stark beeinflussen (Brussaard 1998). Pflanzliches Material ist die Ressourcenbasis der Nahrungsnetze im Boden. Menge und Zusammensetzung dieses Materials haben daher Auswirkungen auf die Bodenlebewelt. Bodenorganismen wiederum nehmen als wurzellosoziierte Organismen starken Einfluss auf die Gesundheit der Pflanzen und steuern als Vertreter des Destruenten-Systems über die Regulierung der Stoffumsätze sowohl die Wachstumsbedingungen der Pflanzen als auch wichtige Funktionen des Ökosystems. Oberirdische Veränderungen der Umwelt, die sich auf die Artenzusammensetzung oder den physiologischen Zustand der Pflanzen auswirken, können somit zusätzlich feedback-Effekte über die Bodenlebewelt erzeugen, die die ursprünglichen Veränderungen erheblich verstärken oder vermindern und die Reaktion des gesamten Ökosystems maßgeblich beeinflussen. Im Rahmen dieser Studie werden Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt anhand solcher feedback-Effekte untersucht.

Feedback-Effekte der Bodenlebewelt, die die Pflanzengesundheit betreffen, sind vor allem in Agrarsystemen von Bedeutung, in denen der Einsatz chemischer Mittel den pflanzlichen Stoffwechsel verändert. Dieser Teil der Studie wird am Beispiel der induzierten Resistenz in Gerste behandelt. Dabei handelt es sich um ein neues Pflanzenschutzprinzip, dessen Wirksamkeit heute noch unbefriedigend ist, was möglicherweise auf Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenorganismen zurückgeführt werden kann. Auswirkungen auf Ökosystemfunktionen über unterirdische feedback-Effekte sind z.B. als Folge des Klimawandels zu erwarten, der das Pflanzenwachstum über eine Veränderung der chemischen und physikalischen Eigenschaften der Atmosphäre beeinflusst. Im zweiten Teil der Studie werden diese Auswirkungen daher am Beispiel der atmosphärischen CO₂-Anreicherung in einem Grünland untersucht. Im Zusammenhang mit der CO₂-Anreicherung der Atmosphäre ist es von besonderem Interesse, ob bzw. wie sich die Eigenschaften terrestrischer Ökosysteme in bezug auf die Speicherung von Kohlenstoff verändern. Die Reaktion der Bodennematoden erfährt in den Untersuchungen jeweils besondere Berücksichtigung, da diese Tiere wichtige Vertreter sowohl aus der Gruppe der wurzellosoziierten Organismen als auch aus dem Destruenten-System stellen.

Es folgt eine kurze Einführung in die hier behandelten Themen. Zu Beginn werden allgemeine Informationen zu den Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenorganismen gegeben. Daran schließen sich die Kapitel zu Eigenschaften, Verbreitung und Bedeutung

von Bodennematoden sowie zur induzierten Resistenz und zur CO₂-Anreicherung in der Atmosphäre an.

1.1.1 Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenorganismen

Pflanzen stellen als Primärproduzenten die Ressourcenbasis terrestrischer Ökosysteme dar. Ein Teil ihrer Biomasse, der bei Grünlandpflanzen bis zu 80% betragen kann, befindet sich in Form von Wurzeln im Boden (Gisi et al. 1997). Die Pflanzenwurzeln bilden die Nahrungsgrundlage einer Vielzahl von Bodenorganismen, die als Herbivore, Phytopathogene oder mutualistische Symbionten direkt mit der lebenden Pflanze assoziiert sind.

Diese Organismen sind in ihrer Abundanz und Aktivität abhängig von den Arten und dem physiologischen Zustand der im Ökosystem vorkommenden Pflanzen. Pflanzenparasitäre Cysten-Nematoden haben z.B. ein verhältnismäßig enges Wirtsspektrum, daher kann ihre Abundanz in Agrarsystemen durch Fruchtfolgeanbau kontrolliert werden (Oka et al. 2000). Wurzelassoziierte Bodenorganismen wiederum beeinträchtigen oder fördern das Wachstum und die Gesundheit der Pflanzen. Pflanzenparasitäre Nematoden verursachen der Landwirtschaft weltweit Ernteverluste von mehr als 100 Mrd. \$ jährlich (Bird & Koltai 2000). Für viele Gartenpflanzen ist bekannt, dass sie sich nur bei frühzeitiger Etablierung einer Mykorrhiza-Symbiose optimal entwickeln (Barea 2000).

Neben lebenden Wurzeln gelangt ein großer Teil der pflanzlichen Biomasse als tote organische Substanz (Detritus) in den Boden. Je nach Art, Alter und Beweidungsdruck des Ökosystems beträgt die jährlich anfallende tote organische Substanz 40-90% der im gleichen Zeitraum gebildeten pflanzlichen Biomasse (Swift et al. 1979). Sie liegt als oberirdisch gebildete Streu, Wurzelstreu und Wurzelexudat vor, wobei der von den Wurzeln gebildete Anteil wesentlich zur Gesamtmenge beiträgt (Schlesinger 1991). Tote organische Substanz bildet die Ressourcenbasis des Destruenten-Systems, das dieses Material zu anorganischen Stoffen mineralisiert. Das Destruenten-System umfasst die Mikroflora, die die eigentliche Mineralisation leistet und auf ihr aufbauend ein mehrstufiges Nahrungsnetz aus verschiedenen Einzellern und Invertebraten. Die Bodenorganismen der höheren Trophie-Ebenen beeinflussen die Abundanz und Aktivität der Mikroflora durch Beweidung, durch Transport und Verteilung von Mikroorganismen, indem sie organisches Material zerkleinern und damit dem mikrobiellen Abbau zugänglich machen sowie durch Belüftung und Durchmischung des Bodens.

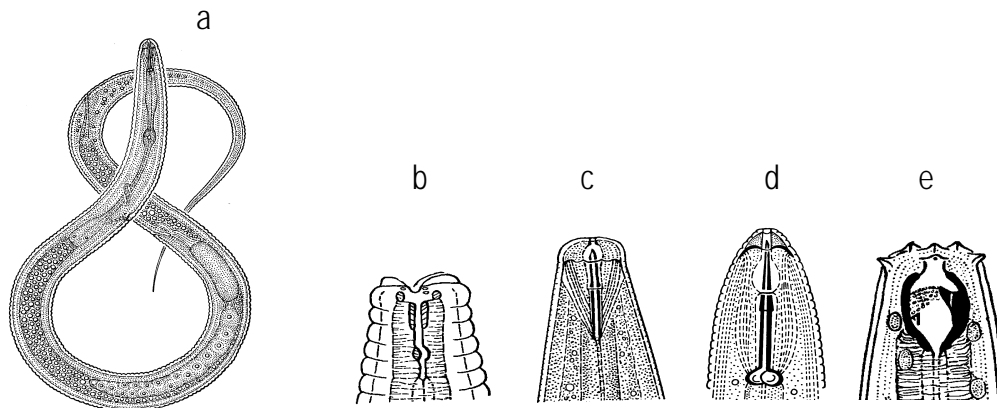
Qualität und Quantität des pflanzlichen Inputs bestimmen in hohem Maße die Struktur und Effizienz des Destruenten-Systems. Die chemischen Unterschiede zwischen Gras- und Kieferdetritus können z.B. dazu führen, dass unter ähnlichen Klima- und Bodenverhältnissen das Destruenten-System eines Grünlandes von Bakterien und deren Konsumenten dominiert wird, während im Wald Pilze und pilzfressende Invertebraten vorherrschen (Ingham et al. 1989). Entscheidend für die Abbaubarkeit von pflanzlichem

Material ist unter anderem dessen C/N-Verhältnis. Das optimale C/N-Verhältnis liegt bei 25, wobei in der Natur Werte zwischen 20 und 500 gemessen werden (Heal et al. 1997). Durch die Abbautätigkeit der Destruenten werden die im Detritus enthaltenen Nährstoffe, wie beispielsweise N, wieder in eine anorganische und damit für die Pflanzen verwertbare Form überführt. Diese Leistung der Destruenten ist daher eine Grundvoraussetzung für die Existenz und das Wachstum der pflanzlichen Primärproduzenten. Innerhalb des Destruenten-Systems werden die Nährstoffe sowohl mobilisiert als auch immobilisiert, und somit steuert das System die aktuelle Verfügbarkeit dieser Stoffe für die Pflanzen. Man geht davon aus, dass das Pflanzenwachstum in den meisten Regionen der Erde über die mikrobielle N-Freisetzung limitiert wird (Zak et al. 2000).

1.1.2 Bodennematoden: Eigenschaften, Verbreitung, Bedeutung

Nematoden bilden eine Klasse der Nemathelminthes. Sie gelten als die erfolgreichste Gruppe der Metazoa, da sie in allen Lebensräumen vorkommen und dort auch fast überall die höchste Individuendichte innerhalb der Mehrzeller erreichen. Den Artenreichtum betreffend folgen sie an dritter Stelle hinter Glieder- und Weichtieren, obwohl man davon ausgeht, dass die meisten Nematodenarten noch nicht beschrieben sind (Andrassy 1984).

Im Boden vorkommende Nematoden sind ca. 1 mm lang und von wurmförmiger Gestalt. Sie leben in den wassergefüllten Kapillarräumen und in dem wässrigen Adhäsionsfilm, der die Bodenpartikel umgibt. Die Ernährungsweise von Bodennematoden ist vielfältig. Sie ernähren sich entweder von Mikroorganismen (bakterivore und fungivore Nematoden), von Pflanzenwurzeln (herbivore Nematoden, z.B. Pflanzenparasiten oder Wurzelhaarfresser) oder von Bodentieren, wie anderen Nematoden, Protozoen und Enchytraeiden (Prädatoren; Yeates et al. 1993). Die Fraßgruppen unterscheiden sich durch charakteristische Strukturen der Mundhöhle (Abb. 1.1). Zudem werden omnivore Nematoden sowie Verbreitungsstadien von tierparasitischen Formen im Boden angetroffen. Bezüglich der Lebenszyklusstrategie treten innerhalb der Klasse der Nematoden sowohl ausgesprochene r-Strategen (Colonizer) als auch K-Strategen (Persister) auf (Wharton 1986, Bongers 1990). Die Lebensdauer der Boden-nematoden beträgt je nach Art einige Tage bis mehrere Jahre (Bongers 1994). Die Vermehrung erfolgt in den meisten Fällen über Eier, deren Zahl zwischen 40 und 400 je Weibchen liegt (Dunger 1983). Nematoden sind sehr widerstandsfähig gegenüber ungünstigen Umweltbedingungen. Ihre Kutikula ist nicht sklerotisiert, aber verhältnismäßig undurchlässig für Chemikalien. Adulte Tiere sind in der Lage, ungünstige Bedingungen wie z.B. Austrocknung oder extreme Temperaturen in einem inaktiven Anabiose-Stadium zu überdauern. Einige Arten bilden zudem widerstandsfähige Dauerlarven oder Cysten.

**Abbildung 1.1:**

Körperübersicht eines Nematoden sowie Kopfregeion unterschiedlicher Nematodenfraßtypen (aus Thorne 1961)

a. *Tylenchus filliformis*

b. *Acrobeloides minor*: bakterivorer Nematoden mit röhrenförmiger Mundhöhle,

c. *Aphelenchus eremitus*: fungivorer Nematode mit speerförmiger Struktur in der Mundhöhle

d. *Helicotylenchus digonicus*: herbivorer Nematode mit stachelförmiger Struktur in der Mundhöhle

e. *Mylonchulus parabrachyurus*: räuberischer Nematode mit Zahnstrukturen in der Mundhöhle

Die Nematoden stellen nach den Protozoen die individuenreichste Bodentiergruppe. Ihre Abundanz beträgt zwischen 2-20 Mio. m⁻². Bis heute sind ca. 2000 Arten beschrieben worden; in einer einzelnen Bodenprobe findet man 30-60 verschiedene Nematodenarten (Bongers 1994). Aufgrund ihrer ökologischen Vielfalt und ihrer Widerstandsfähigkeit sind Nematoden in jedem Boden anzutreffen. Selbst extreme Habitats wie Wüsten- oder Tundrenböden werden von ihnen besiedelt (Whitford 1982, Sohlenius & Bostrom 1999). Die reichsten Nematodengemeinschaften findet man in den oberen 10 cm gut durchwurzelter, lockerer, feuchter Substrate (Andrassy 1984). Da die Eigenschaften bezüglich Ernährung, Toleranz von Umweltfaktoren und Lebenszyklusstrategie zwischen einzelnen Arten sehr unterschiedlich sind, bildet sich in jedem Habitat eine charakteristische Nematodengemeinschaft. Die Artenzusammensetzung der Nematodengemeinschaft eines Standortes ist unter anderem abhängig von Bodenart, Klima, Pflanzendecke und Management-Faktoren (Yeates 1981).

Nematoden sind aufgrund ihrer Individuendichte und ihrer Positionen im Nahrungsnetz von großer Bedeutung für das System Boden. Herbivore Nematoden zählen zu den pflanzen-assoziierten Organismen. Sie bilden eine wichtige Gruppe der Primärkonsumenten, die dazu beiträgt, dass die in der Biomasse der pflanzlichen Primärproduzenten enthaltene Energie in das Bodennahrungsnetz einfließt. Die Menge an pflanzlicher Biomasse, die über die herbivoren Nematoden in den Boden gelangt, kann erheblich sein und in Präriegebieten das dreifache der Menge betragen, die oberirdisch von Rindern abgeweidet wird (Hooper et al. 2000). Die Nematoden aus nicht-herbivoren Fraßgruppen gehören zum Mikronahrungsnetz des Bodens, das die Mikroflora, mikrobivore Bodenorganismen (Protozoen, bakterivore und fungivore Nematoden,

fungivore Mikroarthropoden) sowie deren Prädatoren (räuberische Nematoden und Mikroarthropoden) umfasst (Wardle 2002) und das wichtigste Kompartiment des Destruenten-Systems darstellt. Die Nematoden des Mikronahrungsnetzes haben aufgrund ihrer engen Beziehung zur Mikroflora erheblichen Einfluss auf den Nährstoff- und Energiefluss im Bodennahrungsnetz.

1.1.3 Induzierte Resistenz

Pflanzen sind in der Lage, sich gegen die Besiedlung durch pathogene Organismen zu verteidigen. Dies geschieht zum einen durch präformierte Merkmale, wie eine gewachste Kutikula, Zellwände und/oder konstitutiv exprimierte antimikrobielle Substanzen. Zum anderen verfügt die Pflanze über Abwehrmechanismen, die erst durch den Kontakt mit einem Pathogen ausgelöst werden. Zu einer Infektion kommt es dann, wenn die präformierten Schutzmaßnahmen nicht ausreichen, die Pflanze das Pathogen nicht als solches erkennt oder die Abwehrprozesse nicht schnell genug einsetzen. Die Abwehr kann über hochspezifische Interaktionen zwischen Pathogen und Pflanze verlaufen, die meist von einzelnen Genen kontrolliert werden. Diese pathogenspezifische Resistenz ist Gegenstand der Pflanzenzüchtung, deren Ziel es unter anderem ist, solche Resistenzgene in anfällige Pflanzengenotypen einzubringen. In anderen Fällen führt der Angriff eines Pathogens zu einer Konditionierung der Pflanze, die bei nachfolgendem Befall eine schnellere und effektivere Abwehr gegen ein breites Spektrum von Erregern ermöglicht. Hier spricht man von induzierter Resistenz (IR; Sticher et al. 1997, Kuc 2001, Métraux et al. 2002).

Das Phänomen, dass einmal infizierte Pflanzen besser gegen nachfolgenden Befall geschützt sind, wurde erstmals zu Beginn des 19. Jahrhunderts beschrieben. Chester (1933) fasste Untersuchungen zu diesem Thema zusammen und schloss auf die Existenz eines 'pflanzlichen Immunsystems'. Der Nachweis einer Resistenzinduktion wurde schließlich von Ross (1961) erbracht. Bis heute konnte sie in über 25 verschiedenen Kulturpflanzen beobachtet werden (Tuzun & Kloepper 1995). Mittlerweile ist bekannt, dass nicht nur durch pathogene Organismen (SAR, systemic acquired resistance) Resistenz induziert wird, sondern auch durch mikrobielle Kulturfiltrate, durch Rhizobakterien (ISR, induzierte systemische Resistenz; van Loon et al. 1998), Pflanzenextrakte, UV-Licht, CO₂, Hitze-Schock oder chemische Substanzen (CIR, chemisch induzierte Resistenz; Kessmann, et al. 1994; Oostendorp et al. 2001). Derivate der Salicyl- und Isonicotinsäure haben sich als besonders effizient erwiesen. Seit 1996 ist die Verbindung Benzo(1,2,3)thiadiazol-7-thiocarbonsäure S-methylester (BTH) unter dem Namen Bion[®] in Deutschland als Pflanzenaktivator bzw. Resistenzinduktor zur Anwendung gegen Blattkrankheiten in Acker- und Gartenbau auf dem Markt (Ruess et al. 1996, Kunz et al. 1997, Oostendorp et al. 2001).

Über die Art des (der) resistenzinduzierenden Signals (Signale) sowie dessen (deren) Rezeption, Erkennung und Weiterleitung ist bis heute kaum etwas bekannt. Die

Akkumulation von Salicylsäure ist für die Ausprägung der Resistenz häufig von Bedeutung, nach neueren Erkenntnissen ist Salicylsäure aber nicht das systemisch transportierte Signal (Delany et al. 1994, Vernooij et al. 1994, Métraux 2001). Der Kontakt mit einem Induktor führt zu einer Veränderung der Gen-Regulierung und des pflanzlichen Metabolismus. Infolgedessen setzen die der Pflanze eigenen Abwehrprozesse bei einer nachfolgenden Infektion schneller ein und sind stärker ausgeprägt als bei nicht-induzierten Pflanzen. Es handelt sich bei der Induktion von Resistenz aber immer um die Aktivierung und Verstärkung schon vorhandener Mechanismen und nicht um die Entstehung neuer. Zu diesen induzierbaren Mechanismen gehören, soweit heute bekannt, die Lignifizierung von Zellwand- und Pathogenstrukturen, die Bildung von Zellwand-Papillen, die Veränderung von Membraneigenschaften, die Produktion von Phytoalexinen und 'pathogenesis-related proteins' (PR-Proteine, z.B. β -1,3-Glukanasen, Chitinasen) sowie der programmierte Zelltod als Folge einer hypersensitiven Reaktion (HR).

Aufgrund der Vielzahl und der Unterschiedlichkeit der induzierten Mechanismen schützt die induzierte Resistenz gegen ein breites Spektrum von Pathogenen; sie ist sowohl gegen Pilze als auch gegen Bakterien und Viren wirksam. Der multikomponente Charakter und die unspezifische Signalerkennung geben außerdem Anlass zu der Hoffnung, dass die induzierte Resistenz nicht von den Pathogenen gebrochen wird (Heath 1995, Lyon & Newton 1997), wie es bei spezifischen Resistenzen häufig nach kurzer Zeit der Fall ist. Im Gegensatz zu Pestiziden werden für den Einsatz von chemischen Induktoren keine negativen Auswirkungen auf Umwelt und Verbraucher erwartet (Lyon & Newton 1997). Da einmal induzierte Resistenz oft über einen langen Zeitraum bestehen bleibt, genügt eine einmalige und zudem gering dosierte Anwendung. Dies macht den Gebrauch von chemischen Induktoren gegenüber Pestiziden kostengünstiger. Von besonderem Interesse ist die induzierte Resistenz nicht zuletzt gegen solche Pathogene, gegen die weder spezifische Resistenzen noch Pestizide zur Verfügung stehen.

Trotz dieser Vorteile spielt induzierte Resistenz bis heute nur eine geringe Rolle in der Bekämpfung von Pflanzenkrankheiten. Dies ist unter anderem in der Handhabung begründet, da die Induktion rechtzeitig vor dem Auftreten des Pathogens erfolgen muss. Zudem besteht offenbar nur eine geringe Akzeptanz gegenüber neuen Strategien, wenn diese nicht dazu führen, dass die Pflanze völlig befallsfrei ist. Hauptursache ist jedoch sicherlich, dass sich das Prinzip der induzierten Resistenz in bezug auf die Wirksamkeit noch nicht bewährt hat. Da die induzierte Resistenz über eine Veränderung des pflanzlichen Metabolismus verläuft, wird sie von den standortspezifischen Umweltbedingungen und deren Auswirkungen auf die Pflanze beeinflusst. So beobachtet man nach der Applikation chemischer Induktoren gelegentlich Nebenwirkungen, wie z.B. verändertes Pflanzenwachstum oder die Bildung von Chlorosen, deren Auftreten jedoch von den herrschenden Lichtverhältnissen bzw. der N-Verfügbarkeit abhängt (Tamblyn et al. 1999). Das Ausmaß der Krankheitsreduktion selbst ist sehr variabel (Stadnik & Buchenauer 1999, Hijwegen & Termorshuizen 2000) und kann sich ebenfalls durch Stickstoffdüngung verändern (Steiner & Schönbeck 1995). Welche Umweltfaktoren im

einzelnen die Wirksamkeit der induzierten Resistenz in welcher Weise beeinflussen ist zur Zeit noch nicht bekannt.

1.1.4 CO₂-Anreicherung in der Atmosphäre

Die Atmosphäre der Erde besteht zum größten Teil aus Stickstoff (78%), Sauerstoff (21%) und Edelgasen (hauptsächlich Argon, 0,9%). Daneben enthält sie Spurengase, deren Anteil zusammen weniger als 0,1% ausmacht, sowie eine schwankende Menge Wasserdampf. Der Wasserdampf und einige der Spurengase gehören zu den klimawirksamen Komponenten der Atmosphäre. Sie absorbieren u.a. die Wärmestrahlung, die von der Erdoberfläche reflektiert wird. Damit verhindern sie deren Verlust in den Weltraum und erzeugen so einen Treibhauseffekt, ohne den die globale Oberflächentemperatur der Erde etwa 33°C niedriger liegen würde. Eines der wichtigsten dieser Treibhausgase ist Kohlendioxid (CO₂), das heute mit einem Anteil von ca. 0,035% in der Atmosphäre vorliegt (Graedel & Crutzen 1994).

Während sich die Konzentration der Hauptgase in der letzten Jahrmilliarde kaum verändert hat, ist die der Spurengase variabel. Die Konzentration atmosphärischen Kohlenstoffs wird hauptsächlich über den Austausch mit den Ozeanen gesteuert und ist von der Temperatur abhängig, die sich aufgrund der Sonneneinstrahlung in Folge der Sonnenaktivität und des Umlaufverhaltens der Erde auf der Erdoberfläche ergibt (Raynaud et al. 1993, Kutzbach et al. 1998). Im Zuge des Temperaturanstiegs im jetzigen Interglazial erhöht sich die CO₂-Konzentration momentan, ausgehend von ca. 190 ppm während der letzten Eiszeit vor 20 000 Jahren. Der rasche Anstieg seit Beginn der industriellen Revolution von 280 ppm auf heute 368 ppm brachte die Spekulation auf, dass menschliche Aktivitäten, wie die Nutzung fossiler Brennstoffe und großflächige (Brand-) Rodungen, die CO₂-Anreicherung der Atmosphäre beschleunigen (z.B. Sundquist 1993, Houghton 1997). Bei dem derzeitigen Trend kann sich die aktuelle CO₂-Konzentration in der zweiten Hälfte dieses Jahrhunderts verdoppeln. Wegen des positiven feedbacks auf die Temperatur sind Klimaveränderungen zu erwarten, die sich nachhaltig auf die Ökosysteme der Erde auswirken werden.

Da Kohlendioxid eine Ausgangssubstanz der Photosynthese ist, hat seine Konzentration zudem direkten Einfluss auf die Vegetation (Melillo et al. 1993, Rogers et al. 1994, Cotrufo et al. 1998, Crookshanks et al. 1998, Geiger et al. 1998, Rogers et al. 1998, Vasseur & Potvin 1998, Körner 2000, Newton et al. 2001, Niklaus et al. 2001, Suter et al. 2002). Untersuchungen, die zumeist an einzelnen Blättern, Ästen oder Pflanzen durchgeführt wurden, ergaben eine Reihe von Veränderungen für Pflanzen, die unter erhöhtem atmosphärischen CO₂ wachsen. Am häufigsten beobachtet werden (i) eine Stimulation der Photosynthese, (ii) eine Reduktion der stomatären Transpiration, (iii) eine Anreicherung nicht-struktureller Kohlenhydrate, C-haltiger Sekundärstoffe und ein erhöhtes C/N-Verhältnis im pflanzlichen Gewebe, sowie (iv) eine gesteigerte Biomasse-

produktion. Weil verschiedene Pflanzenarten in unterschiedlichem Maße auf die CO₂-Anreicherung reagieren, kann es in Pflanzengemeinschaften zu einer Verschiebung der Zusammensetzung aufgrund veränderter Konkurrenzfähigkeit kommen.

Aus der Reaktion der Primärproduzenten ergeben sich Folgen für die Bodenmikroflora (Hu et al. 1999). Aufgrund der gesteigerten Biomasseproduktion, die häufig vor allem im Wurzelbereich auftritt, und der Anreicherung nicht-struktureller Kohlenhydrate, die vermutlich zu einer verstärkten Wurzelexudation führt, erhöht sich die C-Verfügbarkeit im Boden. Dies fördert generell die Bodenmikroflora (Diaz et al. 1993, Zak et al. 1993), da diese normalerweise C-limitiert ist. Die Zuteilung von C-Verbindungen auf unterirdische Pflanzenteile hat zudem speziell eine positive Wirkung auf Wurzelsymbionten wie Mykorrhiza-Pilze oder N-fixierende Bakterien (z.B. Rillig & Allen 1998). Eine Förderung der Bodenmikroflora über eine Beeinflussung der physikalischen Bedingungen tritt dann auf, wenn die Reduktion der stomatären Transpiration den Wasserentzug aus dem Boden verringert, was in trockenen Gebieten eine Verbesserung der Bodenwasser-Verhältnisse bedingen kann. Auf der anderen Seite ist es möglich, dass es aufgrund des erhöhten pflanzlichen Bedarfs im Zuge der gesteigerten Biomasseproduktion zu einer verstärkten Konkurrenz zwischen Pflanze und Mikroflora um mineralische Nährstoffe kommt. Dies kann sich negativ auf die Bodenmikroflora auswirken (O'Neill et al. 1987, Freeman et al. 1998, Hu et al. 2001). Man ist zudem davon ausgegangen, dass auch das erhöhte C/N-Verhältnis des pflanzlichen Gewebes über eine Verschlechterung der Streuqualität zu einer Verringerung der N-Verfügbarkeit für die Bodenmikroflora und damit zu ihrer Hemmung führt. Dieser Effekt wird in der Natur allerdings häufig nicht beobachtet (Norby & Cotrufo 1998, Penuelas & Estiarte 1998, King et al. 2001), was möglicherweise darauf zurückzuführen ist, dass das C/N-Verhältnis seneszenten Pflanzengewebes durch das Wachstum unter erhöhtem atmosphärischen CO₂ kaum verändert ist. Die Auswirkungen, die sich durch die Veränderung der Streuqualität aufgrund einer Verschiebung in der Artenzusammensetzung der Pflanzen ergeben, sind schwer abzuschätzen und hängen vermutlich von der jeweiligen Pflanzengemeinschaft ab.

Die Reaktion der Bodenmikroflora auf eine Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration ist denn auch sehr variabel (Zak et al. 2000). Es wurden bisher sowohl Zunahmen als auch Abnahmen der mikrobiellen Biomasse beobachtet. Die mikrobielle Respiration ist unter einer CO₂-Anreicherung in den meisten Fällen erhöht, der Grad der Steigerung ist allerdings recht unterschiedlich. Analysen mit höherer Auflösung haben ergeben, dass sich neben diesen generellen Parametern die Zusammensetzung der mikrobiellen Gemeinschaft verändert (Jones et al. 1998, Mayr et al. 1999, Hungate et al. 2000, Wiemken 2001, Montealegre et al. 2002). Für die Variabilität in der Reaktion der Bodenmikroflora werden häufig die unterschiedlichen Nährstoffbedingungen in den einzelnen Substraten verantwortlich gemacht (z.B. Cheng & Johnson 1998, Niklaus 1998). In zunehmenden Maße berücksichtigt man aber auch Beeinflussungen der Interaktionen innerhalb des Bodennahrungsnetzes. Untersuchungen, die z.B. Protozoen, Nematoden, Mikroarthropoden oder Enchytraeiden einschließen, konnten bisher zeigen, dass CO₂-induzierte Veränderungen in der Struktur des Bodennahrungsnetzes auf verschiedenen trophischen Ebenen auftreten (Runion et al. 1994, Newton et al. 1995, Klironomos et al.

1996, Markkola et al 1996, Klironomos et al. 1997, Yeates et al. 1997, Jones et al. 1998, Lussenhop et al. 1998, Rillig et al. 1999, Yeates et al. 1999, Hoeksema et al. 2000, Hungate et al. 2000, Hansen et al. 2001, Niklaus et al. 2003, Ronn et al. 2003). Eine direkte Beeinflussung der Bodenfauna durch eine Anreicherung atmosphärischen Kohlenstoffs ist unwahrscheinlich, da die Tiere bereits an die hohen CO₂-Konzentrationen im Boden adaptiert sind. Es werden vielmehr indirekte Effekte über Veränderungen der Nahrungsressourcen phytophager, saprophager und mikrobivorer Bodenfauna zugrunde gelegt. Die Gesamtabundanzen der Tiergruppen sind meist unverändert oder erhöht, wohingegen die Analyse einzelner trophischer Gruppen, z.B. Nematoden- oder Mikroarthropoden-Fraßgruppen, jeweils deutliche Verschiebungen in der Gemeinschaftsstruktur der Bodenfauna erkennen lassen. Aufgrund der geringen Anzahl an Untersuchungen ist es bis heute aber noch nicht möglich, einen generellen Trend zu bestimmen (Coûteaux & Bolger 2000).

1.2 Struktur und Fragestellung der Arbeit

Oberirdische Veränderungen der Umwelt, die sich auf die Artenzusammensetzung oder den physiologischen Zustand der Pflanzen auswirken, beeinflussen über Pflanzenwurzeln und Detritus die Bodenlebewelt und die im Boden ablaufenden Prozesse. Unterirdische feedback-Effekte über wurzelassoziierte Organismen und/oder das Destruenten-System wiederum können dazu führen, dass die ursprünglich oberirdisch induzierten Veränderungen erheblich verstärkt oder vermindert werden und bestimmen maßgeblich die Reaktion des gesamten Ökosystems. Von aktueller Bedeutung sind diese feedback-Effekte in Agrarsystemen, in denen der Einsatz chemischer Mittel den pflanzlichen Stoffwechsel beeinflusst, sowie bei der Beurteilung der Folgen des Klimawandels, der sich über eine Veränderung der chemischen und physikalischen Eigenschaften der Atmosphäre auf das Pflanzenwachstum auswirkt. Im Rahmen dieser Studie werden daher feedback-Effekte der Bodenlebewelt auf Pflanzengesundheit und Ökosystemfunktionen am Beispiel (i) der Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste, sowie (ii) der Auswirkungen atmosphärischer CO₂-Anreicherung im Grünland untersucht.

1.2.1 Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste

Induzierte Resistenz (IR) ist ein neues Pflanzenschutzprinzip. Es beruht auf einer Konditionierung der Pflanze, die bei nachfolgendem Befall eine schnellere und effektivere Abwehr gegen ein breites Spektrum von Erregern ermöglicht. Sie kann durch die Applikation bestimmter chemischer Substanzen (Induktoren, z.B. Bion[®]) herbeigeführt werden. Die Wirksamkeit dieses Prinzips ist zur Zeit allerdings noch unbefriedigend

(Stadnik & Buchenauer 1999, Hijwegen & Termorshuizen 2000). Da die induzierte Resistenz über eine Veränderung des pflanzlichen Metabolismus verläuft, hat sie möglicherweise Folgen für die pflanzenbasierenden Nahrungsnetze und wird andererseits von den standortspezifischen Umweltbedingungen und deren Auswirkungen auf die Pflanze beeinflusst. Es ist anzunehmen, dass Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt hierbei eine große Rolle spielen. Die hier dargestellten Untersuchungen wurden im Rahmen der DFG-Forschergruppe KO1208/5-1 'Untersuchungen zur Wirkung der SAR in Kombination mit konstitutiven Resistenzgenen bei bedeutenden Pathogenen der Gerste (*Hordeum vulgare* L.)' durchgeführt. Ihnen lagen folgende Hypothesen zugrunde:

- Hypothese 1:* Eine Behandlung der Pflanzen mit Bion[®] beeinflusst die Bodenorganismen.
Hypothese 2: Diese Beeinflussung ist abhängig vom behandelten Pflanzentyp.
Hypothese 3: Wurzelassoziierte Bodenorganismen modifizieren die Bion[®]-Wirksamkeit.
Hypothese 4: Der Effekt auf die Bion[®]-Wirksamkeit ist für symbiotische und parasitische Organismen unterschiedlich.

Die Hypothesen 1 und 2 wurden in einem Feldversuch getestet, in dem der chemische Resistenzinduktor Bion[®] auf Parzellen mit Gerste- bzw. Brachpflanzten appliziert und die Auswirkung auf (i) die Infektion der Pflanzenwurzeln mit Mykorrhiza-Pilzen und pflanzenparasitären Nematoden (ii) mikrobielle Parameter, sowie (iii) die Gemeinschaft freilebender Bodennematoden erfasst wurde.

Zu den Hypothesen 3 und 4 wurden zwei Gewächshausversuche durchgeführt, in denen Gerstenpflanzen einer Mykorrhizierung bzw. einem Nematodenbefall in unterschiedlicher Stärke ausgesetzt waren und die Wirksamkeit einer Bion[®]-Behandlung gegen Mehltaubefall bestimmt wurde.

1.2.2 Auswirkungen atmosphärischer CO₂-Anreicherung im Grünland

Bei dem derzeitigen Trend wird sich die aktuelle CO₂-Konzentration der Atmosphäre in der zweiten Hälfte dieses Jahrhunderts verdoppeln (Houghton 1997). Als Folge sind erhebliche Veränderungen in der Struktur und Funktion terrestrischer Ökosysteme zu erwarten (Schimel 1995). Die Reaktion der Bodenlebewelt ist in diesem Zusammenhang von besonderer Bedeutung, denn die Senken- bzw. Quellen-Eigenschaften des Ökosystems für Kohlenstoff werden über das Verhältnis zwischen pflanzlicher Biomasseproduktion und Dekomposition bestimmt (Hu et al. 1999). Ausgedehnte natürliche und semin natürliche Systeme wie Wälder und Grünländer tragen maßgeblich zum globalen Kohlenstoffhaushalt bei (Scurlock & Hall 1998). Die Informationen zur Auswirkung atmosphärischer CO₂-Anreicherungen stammen aber bis heute hauptsächlich aus stark gedüngten kultivierten Systemen (Körner 2000). Zudem werden die Untersuchungen gewöhnlich bei hohen CO₂-Konzentrationen, d.h. unter Verdopplung der präindustriellen

oder aktuellen Konzentration, durchgeführt. Da es mittlerweile Hinweise darauf gibt, dass die Effekte steigender CO₂-Konzentration auf Bodenprozesse bzw. terrestrische Ökosysteme nicht linear sind (Körner 2000, Gill et al. 2002) kann von diesen Untersuchungen nicht auf die Verhältnisse in der nahen Zukunft extrapoliert werden. Die hier vorliegende Untersuchung testet daher folgende Hypothesen:

Hypothese 5: Die Bodenlebewelt eines extensiv genutzten Grünlandes der gemäßigten Breiten reagiert auf eine moderate Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration von 20%.

Hypothese 6: Die Reaktion der Bodenorganismen beeinflusst das Verhältnis von C-Speicherung und C-Freisetzung in/aus dem Grünlandboden.

Zur Überprüfung dieser Hypothesen wurden in einem dreijährigen Freilandversuch, in dem die atmosphärische CO₂-Konzentration um 20% erhöht war, grundlegende (i) physico-chemische und (ii) mikrobielle Parameter erhoben sowie (iii) die Gemeinschaft freilebender Bodennematoden in einem Grünlandboden untersucht.

2 MATERIAL UND METHODEN

Die Darstellung der Materialien und Methoden ist in drei Unterkapitel gegliedert. Die ersten beiden Kapitel beschreiben Versuchsanordnungen und -bedingungen für die Untersuchungen zur Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste bzw. zur Auswirkung atmosphärischer CO₂-Anreicherung im Grünland. Im dritten Kapitel sind die Messungen und Analysen sowie Extraktion und Taxonomie aufgeführt, die in den Untersuchungen angewendet wurden.

2.1 Versuche zur Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste

Zum Einfluss der Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt auf die Wirksamkeit des chemischen Resistenzinduktors Bion[®] wurden drei Versuche durchgeführt. Ein Feldversuch untersucht die Auswirkungen einer Bion[®]-Anwendung auf ausgewählte Bodenorganismen in Abhängigkeit vom behandelten Pflanzentyp (Gerste, Brachpflanzen); zwei Gewächshausversuche untersuchen den Einfluss bestimmter wurzelassoziierter Organismen auf die Wirksamkeit einer Bion[®]-Anwendung gegen Mehltaubefall in Gerste.

2.1.1 Feldversuch zur Auswirkung einer Bion[®]-Anwendung auf Bodenorganismen in Abhängigkeit vom behandelten Pflanzentyp

Im Feldversuch wurde der chemische Resistenzinduktor Bion[®] auf Parzellen mit Gerste- bzw. Brachpflanzen appliziert und Auswirkungen auf (i) die Wurzelmasse und die Infektion der Pflanzenwurzeln mit Mykorrhiza-Pilzen und pflanzenparasitären Nematoden, (ii) mikrobielle Parameter sowie (iii) die Gemeinschaft freilebender Bodennematoden erfasst.

2.1.1.1 Beschreibung des Versuchsfeldes

Das Versuchsfeld liegt auf dem Gelände der landwirtschaftlichen Versuchsstation der Universität Gießen in Rauschholzhausen, Hessen auf einer Höhe von 227,5 m über N.N. Die mittlere Jahrestemperatur liegt bei 8,0°C; die mittlere Niederschlagsmenge beträgt

585 mm pro Jahr. Der Boden ist ein lehmiger Schluff mit einem pH-Wert von 6,6 und einer Wasserhaltekapazität von 58% TM. Das Feld hat eine Größe von 750 m² und wurde seit mehreren Jahren landwirtschaftlich genutzt. In der Vegetationsperiode vor der Versuchsdurchführung wurde Triticale angebaut.

2.1.1.2 Versuchsanordnung und Beprobung

Die Versuchsanordnung entsprach einem vollständig zweifaktoriellen Design mit zwei Pflanzentypen (Gerste und Brachpflanzen, Abb. 2.1) und zwei Anwendungen (mit und ohne Bion[®]-Applikation). Von jeder Faktorenkombination wurden 4 Parzellen von je 1 x 5 m angelegt. Die Parzellen waren randomisiert angeordnet.

Die Aussaat der Sommergerste *Hordeum vulgare* L., 'Pasadena' erfolgte am 30. März 1999 mit 375 Körnern m⁻² auf 8 Parzellen; die restlichen 8 Parzellen blieben zur Entwicklung der Brachvegetation unbehandelt. Am 19. April wurde auf sämtlichen Parzellen eine Initialdüngung mit Kalkammonsalpeter (40 kg ha⁻¹) vorgenommen. Die Behandlung mit dem Resistenzinduktor erfolgte am 27. April durch Sprühapplikation mit einer Aufwandstärke von 60 g Bion[®] ha⁻¹ auf je 4 Gersten- und 4 Brachparzellen. Zu diesem Zeitpunkt hatte sich auf den entsprechenden Parzellen bereits eine Brachvegetation (siehe Tabelle 2.1) entwickelt, deren Deckungsgrad dem der Gerstenparzellen entsprach.

Tabelle 2.1:
Brachvegetation des IR-Feldversuches

Deutsche Bezeichnung	Lateinische Bezeichnung
Distel	<i>Carduus spec.</i>
Echte Kamille	<i>Chamomilla recutita</i>
Ehrenpreis	<i>Veronica spec.</i>
Gemeiner Erdrauch	<i>Fumaria officinalis</i>
Kletten-Labkraut	<i>Galium aparine</i>
Quecke	<i>Agropyron spec.</i>
Segge	<i>Carex spec.</i>
Sonnenwend-Wolfsmilch	<i>Euphorbia helioscopia</i>
Stengelumfassende Taubnessel	<i>Lamium amplexicaule</i>
Weißer Gänsefuß	<i>Chenopodium album</i>

Die Entnahme der Bodenproben wurde am 19. Juli 1999 durchgeführt. Jede Parzelle wurde an 10 gleichmäßig über die Fläche verteilten Punkten beprobt. An jedem Punkt wurden

zwei Bodenkerne (\emptyset 4,5 cm und \emptyset 1,7 cm, Tiefe je 10 cm) entnommen. Die Bodenkerne von 4,5 cm Durchmesser wurden jeweils vertikal in zwei Hälften geteilt und für jede Parzelle wurden zwei Proben produziert die aus je 10 halben Bodenkernen bestanden. Aus einer der beiden Proben wurde im folgenden die Wurzelmasse der Pflanzen ermittelt, die andere diente zur Bestimmung der Wurzelinfektion sowie der mikrobiellen Parameter und des Bodenwassergehaltes. Die Bodenkerne von 1,7 cm Durchmesser wurden ebenfalls zu einer Probe pro Parzelle vereint, aus der die Extraktion der freilebenden Bodennematoden erfolgte.

Etwa zwei Wochen nach Entnahme der Bodenproben wurde die oberirdische Pflanzenmasse der Gerstenparzellen durch das Personal der Versuchsstation Rauschholzhausen abgeerntet und der Ertrag anhand des Korngewichtes ermittelt.



Abbildung 2.1: Versuchsfeld in Rauschholzhausen zum Zeitpunkt der Ernte
Aufnahme: Kerstin Finkhäuser

2.1.2 Gewächshausversuche zum Einfluss wurzelassoziierter Organismen auf die Wirksamkeit einer Bion[®]-Anwendung gegen Mehltaubefall in Gerste

Während der Anzucht im Gewächshaus wurden Gerstenpflanzen einer Mykorrhizierung bzw. einem Nematodenbefall unterschiedlicher Stärke ausgesetzt. Die Auswirkungen dieser Anzuchtbedingungen auf das Pflanzenwachstum wurden anhand der Triebhöhe sowie der Trieb- und Wurzelmasse bestimmt; der Einfluss auf die Wirksamkeit einer

Bion[®]-Anwendung wurde über die Akkumulation des Resistenz-Markerproteins BCI-4 und die Anfälligkeit für Mehltau ermittelt.

2.1.2.1 Anzuchtsubstrat des Mykorrhizaversuches

Der Versuch wurde in 32 Plastik-Blumentöpfen (9 x 9 x 10 cm) mit jeweils 4 Gerstenpflanzen pro Topf durchgeführt. Als Substrat wurde Tongranulat (Seramis[®], Effem GmbH, Verden/Aller) verwendet, um die Infektion der Pflanzenwurzeln mit Mykorrhiza-Pilzen zu unterstützen. Vor dem Ausbringen der Gerstensämlinge wurde dem Granulat Mykorrhiza-Inkolum (*Glomus etunicatum*; IFP 01/99, Institut für Pflanzenkultur, Schnega) in unterschiedlichen Mengen zugegeben. Auf diese Weise wurden 16 linear ansteigende Mykorrhiza-Konzentrationen von 0 bis 100 ml pro Topf erzeugt, die jeweils in zwei Töpfen vorlagen. Unterschiede in der Menge an Blumenerde, die mit dem Inokulat in die Töpfe eingebracht wurde, wurden durch Zugabe einer entsprechenden Menge pilzfreier Blumenerde gleichen Typs (Einheitserde Typ P) ausgeglichen.

2.1.2.2 Anzuchtsubstrat des Nematodenversuches

Der Versuch wurde in 20 Plastik-Blumentöpfen (9 x 9 x 9,5 cm) mit jeweils 3 Gerstenpflanzen pro Topf durchgeführt. Als Substrat wurde ein 1:1 Gemisch aus Ackerboden und Quarzsand (Körnung 0,1-5 mm) verwendet, um Überleben und Beweglichkeit der Nematoden zu gewährleisten. Bei dem Ackerboden handelte es sich um einen lehmigen Schluff, der von einem Feld der Versuchstation Rauischholzhausen stammte. Vor der Verwendung wurde er über ein Sieb der Maschenweite 4 mm gesiebt. Vier Tage nach Ausbringen der Gerstensämlinge wurden den Töpfen Nematoden-Cysten (*Heterodera avenae*) in unterschiedlichen Mengen zugegeben. Auf diese Weise wurden 10 linear ansteigende Nematoden-Konzentrationen von 0 bis 322 Cysten pro Topf erzeugt, die jeweils in zwei Töpfen vorlagen. Die Cysten wurden nahe an die Pflanzenwurzeln platziert und mit Substrat bedeckt. Es wurde auf eine gleichmäßige Verteilung auf die einzelnen Pflanzen geachtet.

2.1.2.3 Bedingungen und Durchführung für Mykorrhiza- und Nematodenversuch

Gerstenkörner (*Hordeum vulgare* L., 'Ingrid') wurden 24 h bei 28°C im Dunkeln auf feuchten Papiertüchern vorgekeimt. Die Gerstenkeimlinge wurde in gleichem Abstand voneinander in die Töpfe mit dem vorbereiteten Substrat platziert und ca. 1 cm hoch mit Substrat bedeckt.

Die Pflanzen wurden während der Sommermonate im Gewächshaus unter natürlicher Lichtperiodik angezogen. Die Lufttemperatur lag zwischen 35°C (tags) und 20°C (nachts); die Luftfeuchtigkeit betrug 50-90%. An sonnigen Tagen wurde eine Lichtstärke von

17 000 Lux erreicht. Die Pflanzen wurden nach Bedarf über Untersetzer gewässert. Die Düngung erfolgte für mykorrhizierte Pflanzen 22 Tage nach Versuchsbeginn mit 0,25 ml phosphatarmem Orchideendünger (Plantania) pro Topf, und für die Pflanzen des Nematodenversuches 20 Tage nach Versuchsbeginn mit NKP-Dünger Lösung, entsprechend 0,05 g Blaukorn (Nitrophoska[®] spezial, Compo) pro Topf.

Die Bion[®]-Behandlung wurde 38 Tage nach Versuchsbeginn an je einem von zwei Töpfen mit identischen Anzuchtbedingungen vorgenommen. Dazu wurden pro Topf ca. 14 ml einer 125 ppm Bion[®]-Lösung mit Hilfe einer Druckluftpistole auf die oberirdischen Pflanzenteile appliziert (Abb. 2.2). Die Pflanzen des jeweils zweiten Topfes dienten als Kontrolle und wurden entsprechend mit Leitungswasser behandelt. Die beiden Gruppen blieben nach der Behandlung über Nacht getrennt, um eine Induktion der Kontrollpflanzen über die Gasphase zu verhindern.

Der Abbruch der Versuche erfolgte jeweils 4 Tage nach der Bion[®]-Behandlung. Von jeder Pflanze wurden Triebhöhe und -masse ermittelt. Aus dem jüngsten voll entfalteten Blatt jeder Pflanze wurde ein 5 cm langes Segment herausgeschnitten und auf Anfälligkeit gegen Mehltau getestet. Für den Nachweis des Markerproteins BCI-4 wurde ein weiteres 1 cm langes Blattsegment pro Pflanze entnommen; diese Segmente wurden jeweils für die Kontroll- bzw. Bion[®]-behandelten Pflanzen einer Substrat-Manipulationsstufe gepoolt. Das Wurzelmaterial konnte nicht einzelnen Pflanzen zugeordnet werden, daher wurden die Wurzelmasse und die Infektion mit *Glomus etunicatum* bzw. *Heterodera avenae* jeweils pro Anzuchtgefäß ermittelt.



Abbildung 2.2: Druckluftpistole zum Applizieren der Bion[®]-Lösung
Aufnahme: Nele Streicher

2.2 Freilandversuch zur Auswirkung atmosphärischer CO₂-Anreicherung im Grünland

2.2.1 Beschreibung der Versuchsfläche

Die Versuchsfläche liegt auf dem Gelände der Umweltbeobachtungs- und Klimafolgenforschungsstation Linden, die gemeinsam vom Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Giessen und dem Hessischen Landesamt für Umwelt und Geologie betrieben wird. Die Station umfasst ca. 4,5 ha und befindet sich südöstlich von Giessen bei 50°32'Nord und 8°41,3'Ost auf einer Höhe von 172 m über N.N. Die mittlere Jahrestemperatur liegt bei 9,9°C; die mittlere Niederschlagsmenge beträgt 644 mm pro Jahr. Der Boden ist ein holozäner Auenboden-Pseudogley über miozänen Tonen. Bei dem Pflanzenbestand auf dem Gelände handelt es sich um eine frische bis wechselfeuchte Glatthaferwiese (*Arrhenatheretum elatioris* Br.-Bl. *Filipendula ulmaria* subcommunity). Sie steht seit Jahrzehnten unter extensiver Nutzung mit zwei Schnitten pro Jahr und einer Düngungsintensität von 50-80 kg N ha⁻¹a⁻¹.

2.2.2 Versuchsanordnung und Beprobung

Die Versuchsanordnung entsprach einem vollständig zweifaktoriellen Design mit zwei CO₂-Konzentrationen (aktuell: ca. 360 ppm, erhöht: ca. 435 ppm) und drei Beprobungsterminen (Sept. 1998, 1999, 2000). Pro CO₂-Konzentration waren 3 ringförmige FACE(Free air CO₂ enrichment) -Anlagen von je 8 m Innendurchmesser vorhanden (Abb. 2.3, für eine detaillierte Beschreibung siehe Schmidt 2003).

Ab Mai 1998 wurde die CO₂-Konzentration über 3 FACE-Flächen um ca. 20% erhöht. Die Anreicherung setzte jeweils zwei Stunden nach Sonnenaufgang ein und endete zwei Stunden vor Sonnenuntergang. Die Referenzmessung erfolgte in der Flächenmitte in 60 cm Höhe. Die übrigen 3 FACE-Flächen dienten als Kontrolle. Während des Experimentes wurden die Flächen einmal jährlich im April mit 600 kg Thomas-Kali (15% K₂O, 3% Mg, 10% P₂O₅, 33% CaO + MgO) ha⁻¹ und 40 kg N ha⁻¹ gedüngt. Zweimal jährlich im Juni und September wurde die oberirdische Biomasse abgeerntet.

Die Entnahme der Bodenproben wurde in der ersten Septemberwoche der Jahre 1998, 1999 und 2000 jeweils kurz vor der zweiten Ernte der oberirdischen Biomasse durchgeführt. Jede FACE-Fläche wurde an 4 Punkten beprobt, die jeweils in den 4 Vierteln der Kreisfläche lagen. An jedem Punkt wurden zwei Bodenkerne von 4,5 cm Durchmesser und 10 cm Tiefe entnommen. Einer der beiden Bodenkerne diente zur Bestimmung physiko-chemischer und mikrobieller Parameter; der zweite Bodenkern wurde vertikal halbiert und aus einer dieser Hälften erfolgte die Extraktion der freilebenden Bodennematoden.



Abbildung 2.3: FACE-Anlage auf der Forschungsstation Linden

2.3 Messungen, Analysen, Extraktion und Taxonomie

Die unterschiedlichen Voraussetzungen in den verschiedenen Versuchen haben dazu geführt, dass die Messungen und Analysen gegebenenfalls entsprechend modifiziert wurden. Für die Parameter, für deren Bestimmung sich in den einzelnen Versuchen methodische Unterschiede ergaben, ist dies in den jeweiligen Kapiteln vermerkt.

2.3.1 Bestimmung der Pflanzenparameter

Pflanzenparameter wurden ausschließlich in den Versuchen zur induzierten Resistenz bestimmt.

Höhe und Frischmasse der Pflanzentriebe

Als Triebhöhe wurde der Abstand zwischen Substratoberfläche und höchstem Punkt des Triebes vermessen, unabhängig davon, ob es sich dabei um das jüngste oder ein weiterentwickeltes älteres Blatt handelte.

Zur Bestimmung der Triebfrischmasse wurden die Triebe direkt über der Substratoberfläche abgeschnitten und einzeln gewogen.

Wurzelmasse

Im Feldversuch wurde die Wurzelmasse als C-Gehalt der aschefreien Trockensubstanz bestimmt. Die Proben (siehe Kapitel 2.1.1.2) wurden jeweils vollständig über ein Sieb der Maschenweite 2 mm gesiebt, wobei die Wurzeln von Hand aussortiert wurden. Nach Reinigung unter fließendem Wasser wurden die Wurzeln für 48 h bei 70°C getrocknet. Anschließend wurden sie für 3 h bei 500°C verascht. Die Wurzelmasse (C_{WM}) errechnet sich wie folgt:

$$C_{WM} = W_{TM} - A$$

C_{WM} : Kohlenstoff der Wurzelmasse (? Wurzelmasse) [g]

W_{TM} : Wurzeltrockenmasse [g]

A: Veraschungsrückstand (Asche) [g]

In den Gewächshausversuchen wurde die Wurzelfrischmasse bestimmt. Die in den Anzuchtgefäßen vorhandenen Wurzeln wurden jeweils vollständig ausgelesen und unter fließendem Wasser gereinigt. Anhaftendes Wasser wurde sorgfältig mit Küchenpapier aufgesaugt und die Wurzeln anschließend gewogen.

Wurzelinfektionen

Für den Feldversuch wurden die Wurzeln über ein Sieb der Maschenweite 4 mm aus den Proben (siehe Kapitel 2.2.2) ausgesiebt und gemischt. Aus dieser Mischprobe wurde je ein ausreichend großes Aliquot für die Bestimmung der Mykorrhizierung bzw. des Nematodenbefalles entnommen und in Leitungswasser gereinigt.

In den Gewächshausversuchen wurden die gereinigten Wurzeln aus den einzelnen Anzuchtgefäßen nach der Bestimmung der Wurzelmasse zu gleichen Teilen auf die Bestimmung der Mykorrhizierung und des Nematodenbefalles aufgeteilt.

Färbung der Mykorrhiza-Strukturen

Für den Feldversuch wurde eine Färbemethode nach Vierheilig & Pichè (1998) angewendet. Die Wurzeln wurden 3 min bei ca. 100°C in 10% KOH inkubiert, um das Eindringen der Färbelösung vorzubereiten, und dann mit Leitungswasser vollständig von KOH befreit. Die Färbung wurde für 3 min bei ca. 100°C in einer 0,01% Fuchsinlösung (in 5% Essig) vorgenommen. Die Entfärbung erfolgte für 20 min in 5% Essig, die Aufbewahrung in angesäuertem (5N HCl) Glycerin.

In den Gewächshausversuchen wurde eine Färbemethode nach Kormanik et al. (1980) angewendet. Die Wurzeln wurden 3 min bei ca. 100°C in 5% KOH inkubiert, um das

Eindringen der Färbelösung vorzubereiten, und dann mit Leitungswasser vollständig von KOH befreit. Es folgte eine Ansäuerung für 3-4 min in 1% HCl. Die Färbung wurde für 3 min bei ca. 100°C in einer 0,01% Fuchsinlösung (in 875 ml 90% Milchsäure, 63 ml Glycerin, 63 ml Leitungswasser) vorgenommen. Entfärbung und Aufbewahrung erfolgte in einer Milchsäurelösung (875 ml 90% Milchsäure, 63 ml Glycerin, 63 ml Leitungswasser).

Färbung der Nematoden

Zur Färbung der Nematoden wurde eine Methode nach Byrd et al. (1983) angewendet. Die Wurzeln wurden für 3 min bei Raumtemperatur in 1,5% NaOCl gebleicht. Zum Entfernen der Bleichlösung wurden die Wurzeln mit Leitungswasser abgespült und anschließend 15 min in Leitungswasser eingelegt. Die Färbung erfolgte für 3 min bei ca. 100°C in einer 0,01% Fuchsinlösung (in 5% Essig). Zur Aufbewahrung diente angesäuertes (5N HCl) Glycerin.

Bestimmung des Befallsgrades

Der Befallsgrad der Wurzeln wurde im Feldversuch für Mykorrhizierung und Nematodenbefall, in den Gewächshausversuchen aber nur für den Nematodenbefall ermittelt. Es wurde die 'gridline-intersect'-Methode nach Giovannetti & Mosse (1980) angewendet. Unter 16facher Vergrößerung wurde ein Aliquot der gefärbten Wurzeln auf einem 0,5 x 0,5 cm Gitter ausgebreitet und ca. 100 Überschneidungen von Gitter und Wurzeln nach An- oder Abwesenheit von Mykorrhizastrukturen bzw. Nematoden bewertet. Der Vorgang wurde insgesamt 3x durchgeführt, wobei das Wurzelaliquot jeweils neu arrangiert wurde. Der Befallsgrad errechnet sich als Anteil der positiv bewerteten Überschneidungen an der Gesamtanzahl der untersuchten Überschneidungen und wurde in % Wurzellänge angegeben.

Bestimmung der Befallsintensität

Die Befallsintensität wurde in den Gewächshausversuchen für die Mykorrhizierung der Pflanzenwurzeln ermittelt. Dazu wurde die 'slide'-Methode nach Giovannetti & Mosse (1980) angewendet. Pro Probe wurde an 25 zufällig ausgewählten Wurzelabschnitten von 1 cm Länge bei 250facher Vergrößerung die Länge des infizierten Wurzelkortex abgeschätzt. Die Befallsintensität errechnet sich als mittlerer Anteil des infizierten Kortex am Gesamtkortex und wurde in % Wurzellänge angegeben.

Nachweis des Resistenz-Markerproteins BCI-4

Das Protein BCI-4 (Beßer et al. 2000) wurde am Institut für Pflanzenernährung der Justus-Liebig-Universität Giessen aus Blattmaterial (siehe Kapitel 2.1.2.3) mittels Western-Blot Analyse nachgewiesen. Die Extraktion fand in PBST-Puffer statt; die Auftrennung erfolgte durch SDS-PAGE; für den Blot-Vorgang wurden PVDF-Membranen benutzt.

Anfälligkeit für Gerstenmehltau (Blattsegmenttest)

Blattsegmente (siehe Kapitel 2.1.2.3) wurden zur Frischhaltung auf Benz-Agar (100 ppm Benzimidazol / 0,2% Wasseragar) ausgelegt. Die Blattoberseiten wurden in einem Inokulationsturm mit Sporen des Echten Gerstenmehltaus (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, Institut für Phytopathologie & Angewandte Zoologie der Justus-Liebig-Universität, Giessen) inokuliert. Die Sporendichte betrug 200-400 Sporen cm⁻². Die Segmente wurden für 7 Tage bei 16 h Beleuchtung und 18/14°C inkubiert. Die Anzahl der Mehлтаupusteln pro Segment wurde anschließend bei 6facher Vergrößerung ausgezählt und dienten als Maß für die Anfälligkeit der Pflanzen für Mehltau.

2.3.2 Analysen der physiko-chemischen und mikrobiologischen Parameter

Physiko-chemische und mikrobiologische Parameter wurden in den beiden Freilandversuchen bestimmt. Für beide Versuche wurde der Boden der entsprechenden Proben (siehe Kapitel 2.1.1.2 für den IR-Feldversuch und Kapitel 2.2.2 für den CO₂-Freilandversuch) jeweils über ein Sieb der Maschenweite 4 mm gesiebt wobei die Probe durchmischt und Wurzeln entfernt wurden.

Bodenwassergehalt

Zur gravimetrischen Bestimmung des Bodenwassergehaltes wurden pro Probe 5 g Bodenfrischmasse bei 105°C für 24 h getrocknet. Der Wassergehalt errechnet sich nach der Formel:

$$\text{WG} = (\text{FM} - \text{TM}) \cdot 100 / \text{TM}$$

WG: Bodenwassergehalt [% TM]

FM: Bodenfrischmasse [g]

TM: Bodentrockenmasse [g]

Boden-pH

Zur Bestimmung des Boden-pH wurden pro Probe 4 g Bodenfrischmasse in 10 ml entmineralisiertem Wasser suspendiert. Der pH-Wert wurde im Überstand der Suspension gemessen.

Mikrobielle Biomasse sowie extrahierbares Boden-C und -N

Die Analyse wurde nach der Fumigations-/Extraktionsmethode (Vance et al. 1987) durchgeführt. Pro Probe wurden zwei Aliquots verwendet. Ein Aliquot entsprach je 18 g Bodenfrischmasse für den IR-Feldversuch und 10 g Bodenfrischmasse für den CO₂-Freilandversuch. Die Fumigation je eines Aliquots pro Probe erfolgte für 24 h in gesättigter Chloroform-Atmosphäre. Beide Aliquots wurden mit 60 ml 0,5M K₂SO₄ extrahiert. Die K₂SO₄-Extrakte wurden in einem 'Continuous Flow System' der Firma Perstorp Analytik (siehe Pflug 2001) auf Stickstoff und organischen Kohlenstoff untersucht. Die Werte aus den unfumigierten Aliquots dienten zur Abschätzung des extrahierbaren Boden-Kohlenstoffs bzw. -Stickstoffs und wurden in µg g⁻¹Bodentrockenmasse angegeben. Die mikrobielle Biomasse (C_{mik}) errechnet sich nach folgender Formel:

$$C_{\text{mik}} = C_{\text{fum}} - C_{\text{unfum}} \cdot 2,22$$

C_{mik}: mikrobieller Kohlenstoff (? mikrobielle Biomasse) [mg g⁻¹TM]

C_{fum}: Kohlenstoff aus dem fumigierten Aliquot [mg g⁻¹TM]

C_{unfum}: Kohlenstoff aus dem unfumigierten Aliquot [mg g⁻¹TM]

Der Proportionalitätsfaktor 2,22 basiert auf Untersuchungen von Wu et al. (1990)

Ergosterolgehalt sowie Berechnung pilzlicher und bakterieller Biomasse

Die Bestimmung des Ergosterolgehaltes erfolgte ausschließlich für den CO₂-Freilandversuch. Sie wurde durch das Institut für Bodenkunde der Universität Göttingen durchgeführt, dem zu diesem Zweck ca. 10 g Bodenfrischmasse pro Probe zugeschiedt wurden. Dort wurde der Ergosterolgehalt nach Ethanolextraktion durch quantitative HPLC-Analyse ermittelt (Djajakirana et al. 1996).

Die pilzliche (C_{fung}) und bakterielle (C_{bakt}) Biomasse wurde nach folgenden Formeln berechnet:

$$C_{\text{fung}} = \text{Ergosterol} \cdot 90$$

$$C_{\text{bakt}} = C_{\text{mik}} - C_{\text{fung}}$$

C_{fung}: pilzlicher Kohlenstoff (pilzliche Biomasse) [mg g⁻¹TM]

Ergosterol: Ergosterolgehalt [mg g⁻¹TM]

C_{bakt} : bakterieller Kohlenstoff (bakterielle Biomasse) [$\text{mg g}^{-1}\text{TM}$]
 C_{mik} : mikrobieller Kohlenstoff (mikrobielle Biomasse, siehe Kapitel 2.3.2.3)
 [$\text{mg g}^{-1}\text{TM}$]

Der Proportionalitätsfaktor 90 basiert auf Untersuchungen von Djajakirana et al. (1996)

Mikrobielle Aktivität und metabolischer Quotient

Als Maß für die mikrobielle Aktivität diente die CO_2 -Produktion gesiebten wurzelfreien Bodens. Pro Probe wurden 40 g Bodenfrischmasse verwendet. Die Anreicherung fand bei 10°C im Dunkeln statt. Die CO_2 -Konzentration über der Bodenoberfläche wurde vor und nach der Anreicherung gaschromatographisch (GC 14A, Shimadzu, Duisburg) bestimmt. Die mikrobielle Aktivität wurde in $\mu\text{g CO}_2\text{-C g}^{-1}\text{Bodentrockenmasse h}^{-1}$ angegeben. Der metabolische Quotient ergibt sich als $\mu\text{g CO}_2\text{-C mg}^{-1}\text{C}_{\text{mik}} \text{h}^{-1}$.

Bakterielle Aktivität und funktionelle Diversität

Die Aktivität und funktionelle Diversität extrahierbarer schnellwachsender Bakterien wurde mit Hilfe von substratbeschickten GN2-Mikrotiterplatten für gram-negative Bakterien der Firma BIOLOG (Inc., Hayward, California) bestimmt (Vahjen et al. 1995). Die Extraktion der Bakterien erfolgte aus 5 g Boden-frischmasse pro Probe mit 10 ml 0,85% NaCl. Die Mikrotiterplatten wurden im IR-Feldversuch für 22 h und im CO_2 -Freilandversuch für 25 h bei 28°C im Dunkeln inkubiert. Die Verfärbung des Redox-Indikators in den wells wurde photometrisch bei einer Wellenlänge von 590 nm gemessen. Die Farbentwicklung, gemittelt über alle Substrate der Platte (average well color development, AWCD), diente der Abschätzung der bakteriellen Aktivität (Garland & Mills 1991). Die Anzahl der umgesetzten Substrate (Substrate richness) wurde als Maß für die funktionelle Diversität der Bakterien verwendet (Vahjen et al. 1995).

2.3.3 Extraktion und Determination freilebender Nematoden

Freilebende Nematoden wurden in den beiden Freilandversuchen untersucht. Im IR-Feldversuch wurden die einzelnen Proben (siehe Kapitel 2.1.1.2) vorsichtig aber gründlich durchmischt und die Extraktion erfolgte aus einem Aliquot von 100 g Bodenfrischmasse pro Probe. Im CO_2 -Freilandversuch ging die Probe (siehe Kapitel 2.2.2) insgesamt in die Extraktion ein.

Extraktion

Zur Extraktion der Nematoden wurde eine modifizierte Methode nach Cobb angewendet (Van Bezooijen 1999). Die Nematoden wurden mit Leitungswasser aus dem Boden ausgewaschen und aus der dadurch entstandenen Suspension über eine Kaskade von 5 Sieben (Maschenweite 1000-50 μm) ausgesiebt, wobei mit dem größten Sieb begonnen wurde. Zur weiteren Aufreinigung wurde die Nematoden-suspension für 48 h auf Vliesstoff-Milchfilter (Hygia milac SW, Hartmann) gegeben, den die Nematoden aktiv passieren. Die Zählung der Nematoden erfolgte bei 16facher Vergrößerung. Die Nematoden wurden für 2 min bei 60°C gestreckt und in 4% Formalin fixiert.

Determination

Für den IR-Feldversuch wurden jeweils 100 Individuen pro Probe bestimmt. Anhand von 6 Proben wurde eine Liste der vorkommenden Nematodengattungen erstellt. Die Bestimmung erfolgte nach Bongers (1994) bei 400-1000facher Vergrößerung. Die Gattungen wurden nach Yeates et al. (1993) in folgende Fraßgruppen eingeteilt: Pflanzenparasiten, Hyphen- und Wurzelhaarfresser, Bakterivore, Omnivore und Prädatoren. Die Nematoden der restlichen Proben wurden diesen Fraßgruppen entsprechend ausgezählt.

Die Nematoden-Determination für den CO₂-Freilandversuch wurde teilweise von der Oak Association for Nature Conservation in Gödöllő, Ungarn mit 200 Individuen pro Probe durchgeführt. Alle untersuchten Individuen wurden, soweit möglich, bis auf Gattungsniveau bestimmt. Die Einteilung in Fraßgruppen wurde am Institut für Tierökologie in Giessen vorgenommen und erfolgte nach Yeates et al. (1993), wobei hier folgende Gruppen unterschieden wurden: Pflanzenparasiten, Wurzelhaarfresser, Bakterivore, Fungivore, Omnivore und Prädatoren. Für diesen Versuch wurden zudem alle nicht-herbivoren Nematoden den 5 Colonizer/Persister (c/p) -Gruppen nach Bongers (1990) zugeordnet.

2.4 Datenanalyse und statistische Methoden

2.4.1 Beschreibende Parameter für die Nematodengemeinschaft

Die Berechnung der beschreibenden Parameter wurde in EXCEL 97 (Microsoft) durchgeführt.

Die Abundanz der Fraßgruppen wurde als absolute Abundanz in Individuen kg⁻¹Bodentrockenmasse und als relative Abundanz in % der Gesamtabundanz berechnet. Die Abundanz der c/p-Gruppen (CO₂-Freilandversuch) wurde in Individuen kg⁻¹Bodentrockenmasse angegeben und der Maturity-Index (Bongers 1990) als gewichtetes Mittel nach folgender Formel berechnet:

$$MI = \sum cp_i \cdot n_i$$

MI: Maturity-Index

cp_i: c/p-Wert des Taxons *i*

n_i: Anteil des Taxons *i* an der Gesamtabundanz der MI-relevanten Nematoden der Probe

2.4.2 Varianzanalysen und Mittelwertsvergleiche

Die Varianzanalysen (ANOVAs) und Mittelwertsvergleiche wurden in STATISTICA für Windows (Version 5 bzw. 6, StatSoft Inc., Tulsa, USA) durchgeführt.

Die Daten des IR-Feldversuches (siehe Kapitel 2.1.1) wurden mittels 2-faktorieller ANOVAs analysiert, um den Effekt des Pflanzentyps (Gerste und Brachpflanzen) und der Bion[®]-Anwendung (mit und ohne Bion[®]-Applikation) auf die Wurzelmasse, die Infektion der Pflanzenwurzeln mit Mykorrhiza-Pilzen und pflanzenparasitären Nematoden, die mikrobiellen Parameter sowie die Gemeinschaft freilebender Bodennematoden zu ermitteln. Das Korngewicht unbehandelter und Bion[®]-behandelter Gerstenparzellen wurde mit dem Mann-Whitney U-Test verglichen. Die Parameter aus den einzelnen Faktorkombinationen lagen jeweils in 4facher Replikation vor (siehe Kapitel 2.1.1.2).

Für die IR-Gewächshausversuche (siehe Kapitel 2.1.2) wurde durch Mann-Whitney U-Tests überprüft, ob sich die Pflanzenwachstumsparameter der unbehandelten Ansätze von denen der Bion[®]-behandelten Ansätze unterschieden.

Die abgestufte Inokulation der Substrate führte nicht wie beabsichtigt zu einer linear ansteigenden Infektion der Pflanzenwurzeln. Stattdessen bildeten sich jeweils 3 deutlich unterscheidbare Infektionsgrade heraus. Für den Mykorrhizaversuch wurden die Daten der Wurzelinfektionen daher in keine (0% Wurzellänge), mittlere (1-5% Wurzellänge) und hohe (6-16% Wurzellänge) Infektion mit 4, 20 bzw. 8 Replikationen eingeteilt, wobei die Verteilung auf unbehandelte bzw. Bion[®]-behandelte Ansätze jeweils 2/2, 9/11 und 5/3 entsprach. Für den Nematodenversuch wurde eine Einteilung in geringe (0,5-3% Wurzellänge), mittlere (5-7% Wurzellänge) und hohe (10,5-14,5% Wurzellänge) Infektion vorgenommen, mit 7, 8 bzw. 5 Replikationen und einem Verhältnis un-/ Bion[®]-behandelter Ansätze von 3/4, 5/3 und 2/3. Der Effekt des Infektionsgrades auf die pflanzlichen Wachstumsparameter wurde im folgenden mittels 1-faktorieller ANOVAs untersucht. Um den Effekt des Infektionsgrades (null/gering, mittel, hoch) und der Bion[®]-Anwendung (mit und ohne Bion[®]-Applikation) auf die Anfälligkeit der Pflanzen für

Mehltau zu ermitteln, wurden 2-faktorielle ANOVAs durchgeführt. Die Replikationen der an Wurzeln erhobenen Parameter für die einzelnen Faktorenkombinationen entsprachen denen der un- bzw. Bion[®]-behandelten Ansätze der einzelnen Wurzelinfektionsgrade; für die an oberirdischen Pflanzenteilen erhobenen Parameter sind diese Werte gemäß der Anzahl der Pflanzen pro Versuchsgefäß für den Mykorrhizaversuch mit 4 und für den Nematodenversuch mit 3 zu multiplizieren (siehe Kapitel 2.1.2).

Die Daten des CO₂-Freilandversuches (siehe Kapitel 2.2.1) wurden anhand 2-faktorieller ANOVAs analysiert, um den Effekt des Beprobungstermines (1998, 1999, 2000) und der CO₂-Konzentration (aktuell und erhöht) auf physiko-chemische und mikrobielle Parameter sowie die Gemeinschaft freilebender Bodennematoden zu ermitteln. Die Parameter aus den einzelnen Faktorenkombinationen lagen jeweils in 12facher Replikation vor (siehe Kapitel 2.2.2). Vor den eigentlichen Analysen wurde getestet, ob sich der Bodenwassergehalt auf den Effekt des Beprobungstermines auswirkt, indem er als Co-Faktor in die ANOVAs einbezogen wurde. Da sich der Einfluss jedoch als vernachlässigbar erwies, wurden die ANOVAs ohne Co-Faktor gerechnet.

Relative Daten wurden arcsin-transformiert, bevor sie in die Analysen eingingen. Im Fall signifikanter Inhomogenität wurde an relativen Daten eine Quadratwurzel-Transformation bzw. an absoluten Daten eine ln-Transformation vorgenommen. Mittelwertsvergleiche wurden mit dem Tukey HSD-Test durchgeführt.

3 ERGEBNISSE

Im ersten Teil dieses Kapitels werden die Ergebnisse aus den Versuchen zur Wirksicherheit induzierter Resistenz in Gerste dargestellt. Anschließend folgen die Ergebnisse der Anreicherung atmosphärischen Kohlendioxids im Grünland.

3.1 Einfluss der Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt auf die Wirksicherheit induzierter Resistenz in Gerste

Zum Einfluss der Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt auf die Wirksicherheit des chemischen Resistenzinduktors Bion[®] wurden drei Versuche durchgeführt. Ein Feldversuch untersucht die Auswirkungen einer Bion[®]-Anwendung auf ausgewählte Bodenorganismen in Abhängigkeit vom behandelten Pflanzentyp (Gerste, Brachpflanzen); zwei Gewächshausversuche untersuchen den Einfluss bestimmter wurzellosoziierter Organismen auf die Wirksamkeit einer Bion[®]-Anwendung gegen Mehltreibefall in Gerste. Die Ergebnisse der beiden Gewächshausversuche werden zusammen dargestellt.

3.1.1 Auswirkung einer Bion[®]-Anwendung auf Bodenorganismen in Abhängigkeit vom behandelten Pflanzentyp (Ergebnisse des Feldversuches)

Der chemische Resistenzinduktor Bion[®] wurde in einem Feldversuch auf Parzellen mit Gerste- bzw. Brachpflanzen appliziert und Auswirkungen auf (i) die Wurzelmasse und die Infektion der Pflanzenwurzeln mit Mykorrhiza-Pilzen und pflanzenparasitischen Nematoden, (ii) mikrobielle Parameter sowie (iii) die Gemeinschaft freilebender Boden-nematoden erfasst. Die Versuchsanordnung entsprach einem vollständig zweifaktoriellen Design mit zwei Pflanzentypen (Gerste und Brachpflanzen) und zwei Anwendungen (mit und ohne Bion[®]-Applikation).

Der Wuchs der Gerste und Brachpflanzen zeigte keine sichtbare Veränderung durch die Bion[®]-Behandlung. Der Ertrag der Gerste unterschied sich ebenfalls nicht signifikant zwischen unbehandelten und Bion[®]-behandelten Gersteparzellen (Mann-Whitney U-Test, $p > 0,05$), das Korntrockengewicht betrug im Mittel $0,5 \text{ kg m}^{-2}$.

Die Wurzelparameter wurden hingegen sowohl vom Pflanzentyp als auch von der Bion[®]-Behandlung beeinflusst (Tab. 3.1). Die ANOVA-Interaktion für die Wurzelmasse zeigt, dass die Auswirkung einer Bion[®]-Anwendung auf diesen Parameter für Gersten- und

Brachparzellen verschieden war. Die Wurzelinfektion durch Mykorrhiza-Pilze blieb von den experimentellen Faktoren unverändert, während sich für die Wurzelinfektion mit Nematoden sowohl signifikante ANOVA-Haupteffekte als auch eine signifikante Interaktion ergaben. Durch den hohen Aufklärungsanteil der ANOVA-Interaktion wird bestätigt, dass der Effekt der Bion[®]-Behandlung auf den Nematodenbefall ebenfalls vom Pflanzentyp abhängig war.

Tabelle 3.1:

Ergebnisse der 2-faktoriellen ANOVAs zu den Effekten des Pflanzentyps (Gerste- und Brachpflanzen) und der Bion[®]-Anwendung (mit und ohne Bion[®]-Applikation) auf Wurzelbiomasse und Wurzelinfektionen; p-level: n.s. (nicht signifikant) > 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001

	Pflanzentyp (1)		Bion [®] (2)		Interaktion (1x2)	
	F	p	F	p	F	p
Wurzelmasse [g kg ⁻¹]	1.72	n.s.	1.03	n.s.	13.65	**
<i>Wurzelinfektion [%Wurzellänge]</i>						
MykorrhizaPilze	0.06	n.s.	3.28	n.s.	0.08	n.s.
Nematoden	17.73	**	9.92	**	21.80	***

Auf den Kontrollparzellen bildete der Gerstenbewuchs eine signifikant höhere Wurzelbiomasse aus als die Brachvegetation (Abb. 3.1). Die Bion[®]-Anwendung führte auf den Gerstenparzellen zu einer signifikanten Reduktion der Wurzelbiomasse, während die Wurzelbiomasse auf den Brachparzellen nicht beeinflusst wurde.

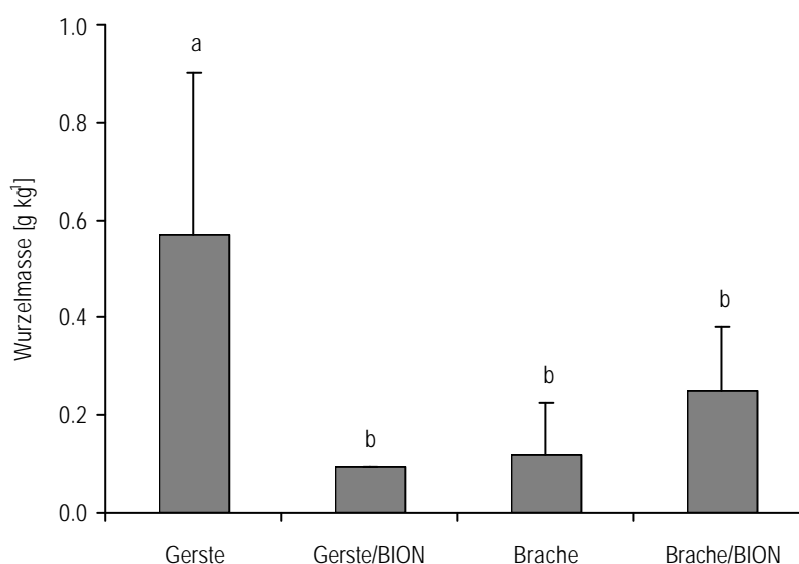


Abbildung 3.1:

Wurzelmasse (Mittelwerte + Standardabweichung) auf den verschiedenen Parzellen; Säulen mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tukey HSD, $p < 0,05$)

Auf den Kontrollparzellen waren die Wurzelinfektionen durch pflanzenparasitäre Nematoden und Mykorrhiza-Pilze für Gersten- und Brachpflanzewurzeln ähnlich (Abb. 3.2). Alle wurzelinfizierenden Nematoden gehörten zur Gattung *Pratylenchus*. Die Bion[®]-Anwendung führte auf den Gerstenparzellen zu einer signifikanten ca. 4fachen Erhöhung des Nematodenbefalles, während der Nematodenbefall auf den Brachparzellen nicht signifikant beeinflusst wurde. Die Wurzelinfektion durch Mykorrhiza-Pilze war auf allen Parzellen ähnlich.

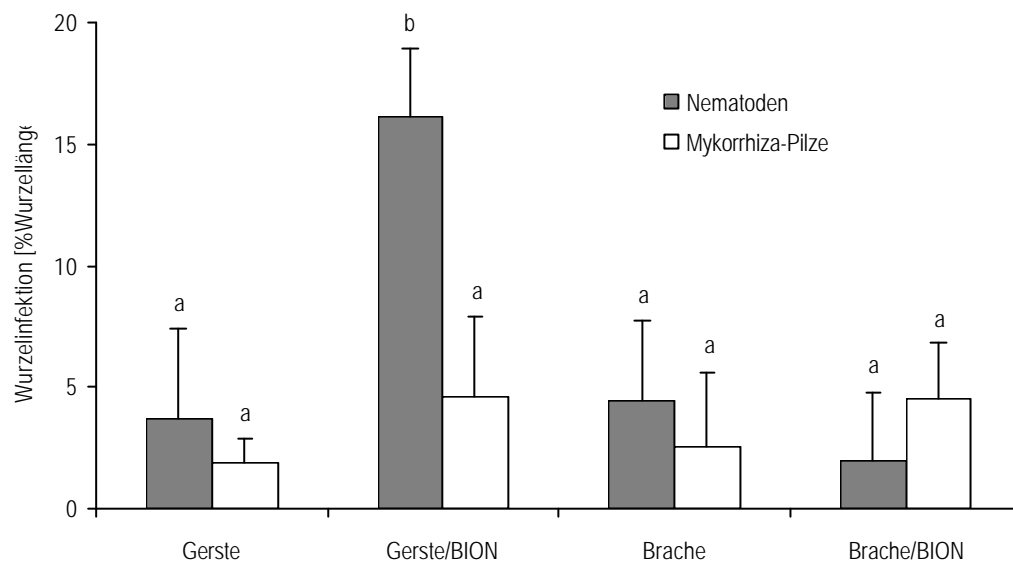


Abbildung 3.2:

Wurzelinfektionen (Mittelwerte + Standardabweichung) durch Nematoden (*Pratylenchus* spp.) und Mykorrhiza-Pilze auf den verschiedenen Parzellen; Säulen der selben Farbe mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tukey HSD, $p < 0,05$)

Weder mikrobielle Parameter noch Nematodenabundanzen wurden durch die Bion[®]-Anwendung beeinflusst. Die Werte in Tabelle 3.2 sind daher für Gersten- und Brachparzellen jeweils über unbehandelte und Bion[®]-behandelte Parzellen gemittelt.

Die ANOVA-Ergebnisse zeigten ebenfalls keinen Einfluss des Pflanzentyps auf die mikrobiellen Parameter. Einzige Ausnahme bildete die bakterielle Aktivität ($F = 13,85$; $p < 0,01$) die auf Gerstenparzellen signifikant niedriger war als auf Brachparzellen. Die Nematodengemeinschaft bestand aus 42 Nematodengattungen (siehe Anhang Tab. A1) und wurde von Hyphen- und Wurzelhaarfressern sowie Bakterivoren dominiert. Einziger signifikanter Unterschied zwischen Gersten- und Brachparzellen bestand in der Abundanz

der bakterivoren Nematoden ($F = 5,13$; $p < 0,05$), die auf Gerstenparzellen signifikant höher war als auf Brachparzellen.

Tabelle 3.2

Mittelwerte für mikrobielle Parameter und Nematodenabundanz auf Gersten- und Brachparzellen (Standardabweichungen in Klammern)

	Gerste	Brache
<i>Mikrobielle Parameter</i>		
Mikrobielle Biomasse [mg C _{mik} g ⁻¹ TM]	0.18 (0.08)	0.16(0.05)
Mikrobielle Aktivität [$\mu\text{g CO}_2\text{-C g}^{-1}\text{TM h}^{-1}$]	0.19 (0.04)	0.16 (0.03)
Metabolischer Quotient, qCO ₂ [$\mu\text{g CO}_2\text{-C mg}^{-1}\text{C}_{\text{mik}} \text{h}^{-1}$]	1.00 (0.47)	0.86 (0.15)
Bakterielle Aktivität [$\text{Ex}_{690\text{nm}} \text{g}^{-1}\text{TM 22 h}^{-1}$] ^{a**}	0.022 (0.01)	0.039 (0.01)
Bakterielle Diversität [Anzahl umgesetzter Substrate 22 h ⁻¹] ^a	88.25 (3.06)	91.63 (4.47)
<i>Nematoden</i> [Ind. kg ⁻¹ TM]		
Gesamt	3727 (2725)	2081 (1208)
Pflanzenparasiten	922 (903)	449 (282)
Hyphen- und Wurzelhaarfresser	1200 (815)	795 (505)
Bakterivore [*]	1209 (573)	667 (327)
Omnivore	386 (628)	148 (125)
Prädatoren	10 (16)	23 (24)

* signifikant unterschiedlich mit $p < 0,05$; ** signifikant unterschiedlich mit $p < 0,01$ (Tukey HSD)

^a BIOLOG Methode

3.1.2 Einfluss wurzelassoziierter Organismen auf die Wirksamkeit einer Bion[®]-Anwendung gegen Mehltaubefall in Gerste (Ergebnisse der Gewächshausversuche)

Während der Anzucht im Gewächshaus wurden Gerstenpflanzen einer Mykorrhizierung bzw. einem Nematodenbefall unterschiedlicher Stärke ausgesetzt. Die Auswirkungen der Wurzelinfektion auf das Pflanzenwachstum wurden anhand der Triebhöhe sowie der Trieb- und Wurzelmasse bestimmt; der Einfluss auf die Wirksamkeit einer Bion[®]-Behandlung wurde über die Akkumulation des Resistenz-Markerproteins BCI-4 und die Anfälligkeit für Mehltau ermittelt. Die Versuche wurden einem vollständig zweifaktoriellen Design entsprechend ausgewertet, mit drei Infektionsgraden (null/gering, mittel, hoch) und zwei Anwendungen (mit und ohne Bion[®]-Applikation).

Zwischen Mykorrhiza- und Nematodenversuch traten Unterschiede im Pflanzenwachstum auf. Die im Mykorrhizaversuch angezogenen Pflanzen bildeten durchschnittlich längere und schwerere Triebe als die Pflanzen, die im Nematodenversuch gezogen wurden (vergleiche Abb. 3.3 a & b). In beiden Versuchen machten die Pflanzen aber einen gesunden, kräftigen Eindruck. Die Bion[®]-Behandlung hatte in keinem der beiden Versuche Auswirkungen auf das Pflanzenwachstum (Mann-Whitney U-Test, $p > 0,05$), führte aber in jedem Fall zu einer erfolgreichen Induktion des Resistenz-Signalweges (Akkumulation des Markerproteins BCI-4, Western-Blot Analyse).

Die Ergebnisse der 1-faktoriellen ANOVAs zeigen, dass das Pflanzenwachstum in beiden Versuchen vom Grad der Wurzelinfektion beeinflusst wurde (Tab. 3.3). Im Mykorrhizaversuch ergaben sich signifikante Effekte auf alle drei Wachstumsparameter; im Nematodenversuch wurde die Beeinflussung nur für die Triebfrischmasse bestätigt.

Tabelle 3.3:

Ergebnisse der 1-faktoriellen ANOVAs für den Mykorrhiza- und den Nematodenversuch zum Effekt des Grades der Wurzelinfektion (null/gering, mittel, hoch) auf das Pflanzenwachstum; p-level: n.s. (nicht signifikant) $> 0,05$; * $< 0,05$; *** $< 0,001$

	Grad der Wurzelinfektion			
	Mykorrhizaversuch		Nematodenversuch	
	F	p	F	p
Triebhöhe	10.40	***	1.27	n.s.
Triebfrischmasse	26.86	***	3.46	*
Wurzelfrischmasse	4.87	*	2.09	n.s.

Die Mykorrhizierung (Abb. 3.3a) führte zu einer Reduktion aller drei Wachstumsparameter, wobei keine Unterschiede zwischen mittlerem und hohem Grad der Wurzelinfektion bestanden. Dieser Effekt konnte im Mittelwertsvergleich für Triebhöhe und -gewicht bestätigt werden; die Irrtumswahrscheinlichkeit für Unterschiede in der Wurzelbiomasse zwischen keiner und mittlerer Mykorrhizierung betrug $p = 0,056$ (Tukey HSD). Der Nematodenbefall führte bei hohem Infektionsgrad zu einer Reduktion der Triebfrischmasse (Abb. 3.3b). Die Irrtumswahrscheinlichkeit für Unterschiede in der Triebfrischmasse zwischen geringem und hohem Nematodenbefall betrug $p = 0,061$ (Tukey HSD). Der Effekt auf die Wurzelfrischmasse war ähnlich, aber nicht signifikant.

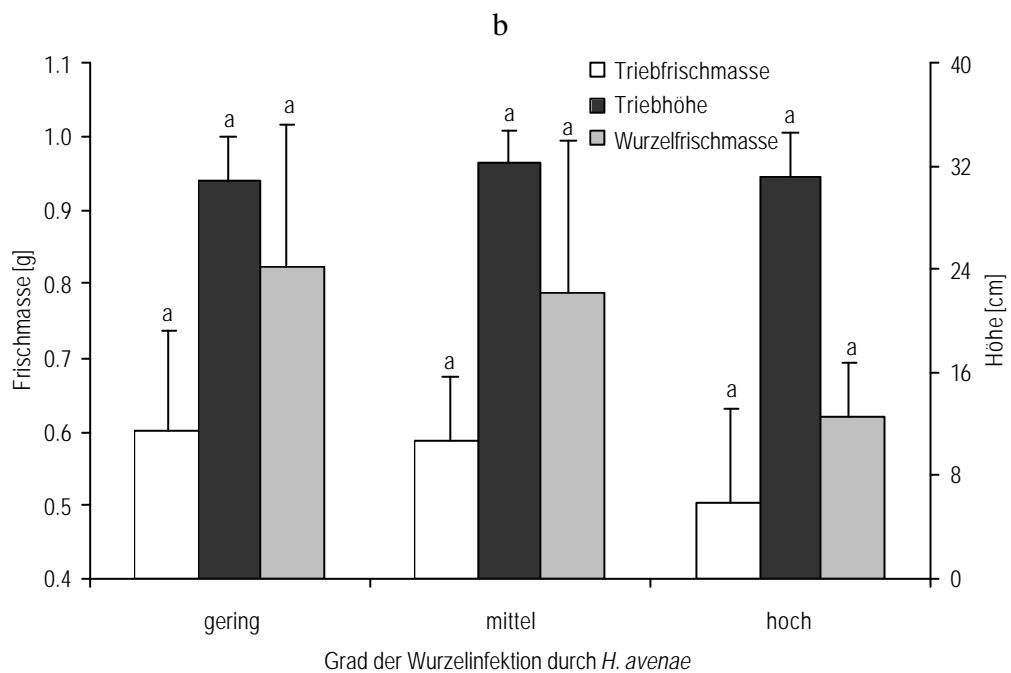
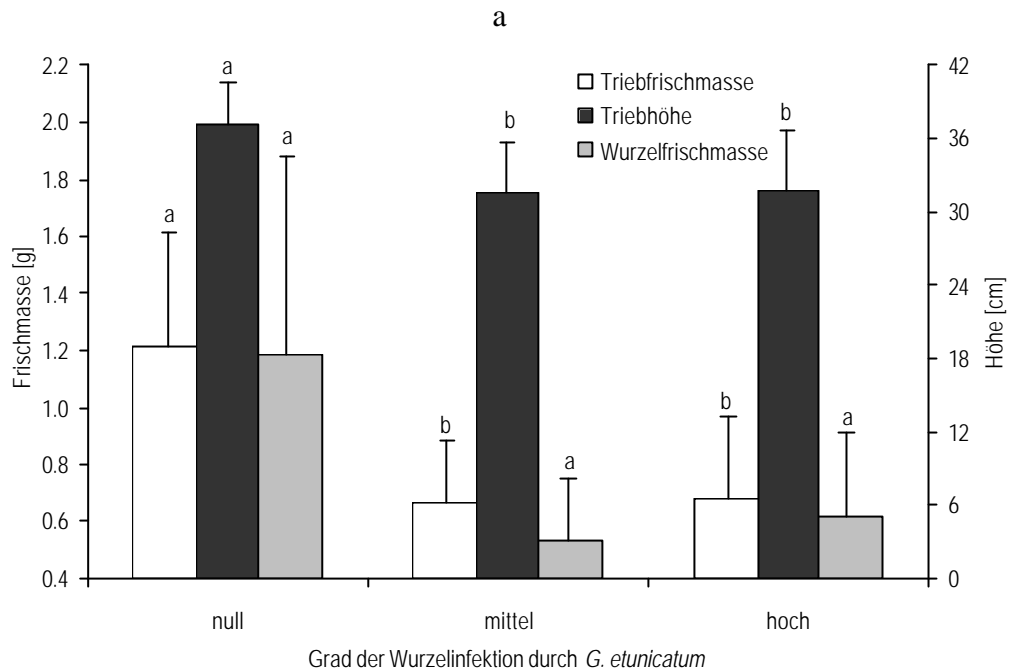


Abbildung 3.3:

Pflanzenwachstum (Mittelwerte der Parameter + Standardabweichung) in Abhängigkeit vom Grad der Wurzelinfektion; Säulen der selben Farbe mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tukey HSD, $p < 0,05$); a. *G. etunicatum* (Mykorrhizaversuch), b. *H. avenae* (Nematodenversuch)

Die signifikanten ANOVA-Interaktionen (Tab. 3.4) belegen, dass der Effekt der Bion[®]-Behandlung auf die Anfälligkeit der Gerste gegen Mehltau in beiden Versuchen vom Grad der Wurzelinfektion abhängig war.

Tabelle 3.4:

Ergebnisse der 2-faktoriellen ANOVAs zu den Effekten des Grades der Wurzelinfektion (null/gering, mittel, hoch) und der Bion[®]-Anwendung (mit und ohne Bion[®]-Applikation) auf die Anfälligkeit der Pflanzen für Mehltau (gemessen als Anzahl der Mehltaupusteln pro Blattsegment); p-level: n.s. (nicht signifikant) > 0,05; * < 0,05

	Grad der Wurzelinfektion (1)		Bion [®] (2)		Interaktion (1x2)	
	F	p	F	p	F	p
	<i>Anzahl Mehltaupusteln</i>					
Mykorrhizaversuch	1.57	n.s.	0.64	n.s.	4.85	*
Nematodenversuch	1.83	n.s.	0.38	n.s.	3.58	*

Die Auswirkungen der Mykorrhizierung und des Nematodenbefalles auf die Anfälligkeit der Gerste gegen Mehltau waren sehr ähnlich (Abb. 3.4 a & b). In beiden Versuchen stieg die Anzahl der Mehltaupusteln auf unbehandelten Blättern vom niedrigsten zum mittleren Infektionsgrad und fiel bei starker Wurzelinfektion wieder ab. Auf den Bion[®]-behandelten Blättern stieg die Anzahl der Mehltaupusteln mit dem Grad der Wurzelinfektion. Der Vergleich unbehandelter und Bion[®]-behandelter Blätter gleichen Wurzelinfektionsgrades zeigt, dass die Anzahl der Mehltaupusteln durch die Bion[®]-Behandlung bei geringster und mittelstarker Wurzelinfektion entweder nicht verändert (geringer Nematodenbefall) oder reduziert wurde, während sie bei hoher Wurzelinfektion stieg. Aufgrund der hohen Datenstreuung traten signifikante Unterschiede im Mittelwertsvergleich nur zwischen unbehandelten und Bion[®]-behandelten Blättern mittelstarker Wurzelinfektion im Mykorrhizaversuch auf.

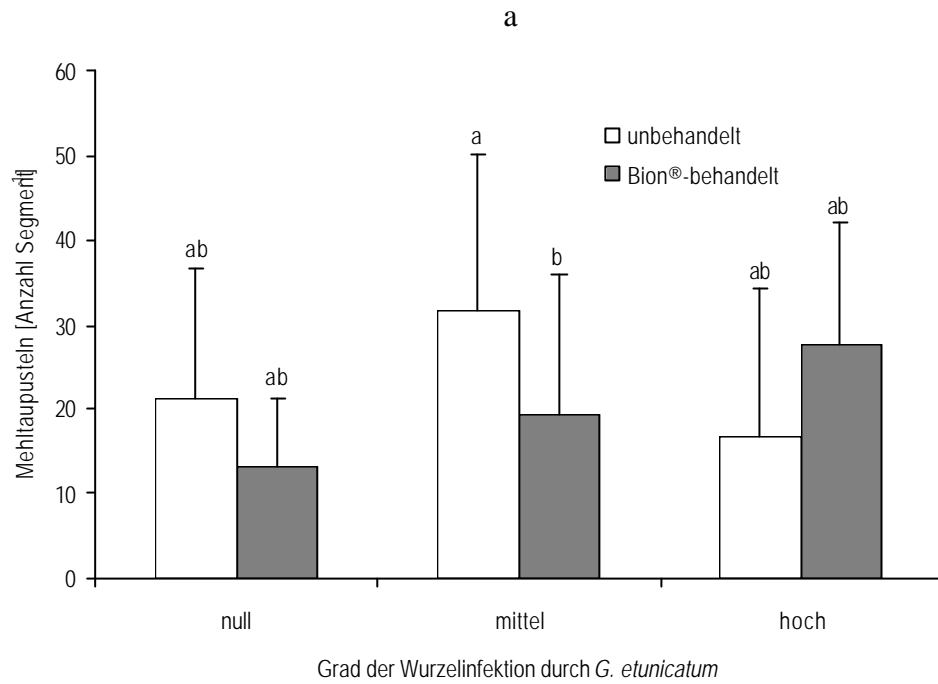


Abbildung 3.4:

Anzahl der Mehltaupusteln (Mittelwerte pro Blattsegment + Standardabweichung) in Abhängigkeit vom Grad der Wurzelinfektion; Säulen mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tukey HSD, $p < 0,05$); a. *G. etunicatum* (Mykorrhizaversuch), b. *H. avenae* (Nematodenversuch)

3.2 Auswirkung atmosphärischer CO₂-Anreicherung im Grünland (Ergebnisse des Freilandversuches)

In einem dreijährigen Freilandversuch wurde die atmosphärische CO₂-Konzentration um 20% erhöht und es wurden grundlegende (i) physiko-chemische und (ii) mikrobielle Parameter sowie (iii) die Gemeinschaft freilebender Bodennematoden untersucht. Die Versuchsanordnung entsprach einem vollständig zweifaktoriellen Design mit zwei CO₂-Konzentrationen (aktuell: ca. 360 ppm, erhöht: ca. 435 ppm) und drei Beprobungsterminen (Sept. 1998, 1999, 2000).

Die Ergebnisse der 2-faktoriellen ANOVAs (Tab 3.5) zeigen einen signifikanten Haupteffekt des Beprobungstermins auf alle physiko-chemischen und mikrobiellen Parameter mit Ausnahme des extrahierbaren Boden-Kohlenstoffs und der pilzlichen Biomasse, die sich an den Beprobungsterminen nicht signifikant unterschieden.

Die CO₂-Konzentration hatte einen signifikanten Einfluss auf die Menge des extrahierbaren Stickstoffs; für extrahierbares C war der CO₂-Effekt an den drei Beprobungsterminen verschieden (signifikante ANOVA-Interaktion). Wassergehalt und Boden-pH wurden nicht beeinflusst. Der Einfluss der CO₂-Konzentration auf die verschiedenen Biomassen war unterschiedlich. Während sich die pilzliche Biomasse nicht veränderte, ergab sich für die bakterielle und die gesamte mikrobielle Biomasse jeweils ein terminabhängiger Effekt der CO₂-Konzentration. Der Einfluss der CO₂-Konzentration auf die mikrobielle Aktivität war ebenfalls an den Beprobungsterminen verschieden, wohingegen er für den metabolischen Quotienten für die Dauer des Versuches konstant blieb. Die bakteriellen BIOLOG-Parameter wurden durch die CO₂-Konzentration nicht beeinflusst.

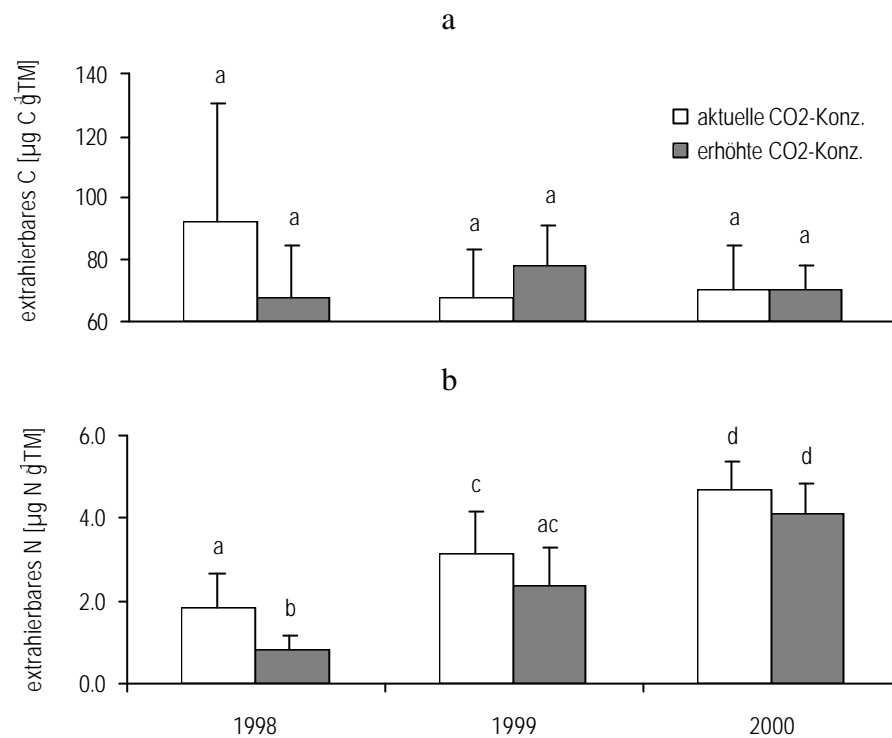
Tabelle 3.5:

Physiko-chemische und mikrobielle Parameter: Mittelwerte (Standardabweichung in Klammern) sowie Ergebnisse der 2-faktoriellen ANOVAs zu den Effekten des Beprobungstermines (1998, 1999, 2000) und der CO₂-Konzentration (aktuell und erhöht) auf diese Parameter; p-level: n.s. (nicht signifikant) > 0,05; * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001

	Mittelwert (stabwe)	Beprobungstermin (1)		CO ₂ Konzentration (2)		Interaktion (1 x 2)	
		F	p	F	p	F	p
		<i>Physiko-chemische Parameter</i>					
Wassergehalt [%TM]	35.78 (8.93)	19.11	***	0.00	n.s.	0.38	n.s.
pH	5.70 (0.39)	4.52	*	0.61	n.s.	0.03	n.s.
Extrahierbares C [$\mu\text{g C g}^{-1}\text{TM}$]	74.34 (21.36)	0.69	n.s.	0.35	n.s.	4.76	*
Extrahierbares N [$\mu\text{g N g}^{-1}\text{TM}$]	2.87 (1.50)	93.00	***	18.16	***	0.46	n.s.
<i>Mikrobielle Parameter</i>							
Mikrobielle Biomasse [$\text{mg C}_{\text{mik-C}} \text{g}^{-1}\text{TM}$]	1.19 (0.44)	14.21	***	1.72	n.s.	3.48	*
Bakterielle Biomasse [$\text{mg C}_{\text{bakt-C}} \text{g}^{-1}\text{TM}$]	0.88 (0.42)	13.79	***	1.96	n.s.	4.79	*
Pilzliche Biomasse [$\text{mg C}_{\text{fung-C}} \text{g}^{-1}\text{TM}$]	0.33 (0.09)	2.31	n.s.	1.22	n.s.	0.58	n.s.
Mikrobielle Aktivität [$\mu\text{g CO}_2\text{-C g}^{-1}\text{TM h}^{-1}$]	0.39 (0.15)	36.03	***	0.15	n.s.	6.50	**
Metabolischer Quotient, $q\text{CO}_2$ [$\mu\text{g CO}_2\text{-C mg}^{-1}\text{C}_{\text{mik}} \text{h}^{-1}$]	0.35 (0.15)	27.82	***	9.20	**	2.10	n.s.
Bakterielle Aktivität ^a [$\text{Ex}_{590\text{nm}} \text{g}^{-1}\text{TM 25 h}^{-1}$]	0.06 (0.02)	13.45	***	0.27	n.s.	2.15	n.s.
Bakt. Diversität ^a [Anzahl umgesetzter Substrate 25 h ⁻¹]	85.97 (7.69)	9.17	***	1.32	n.s.	0.20	n.s.

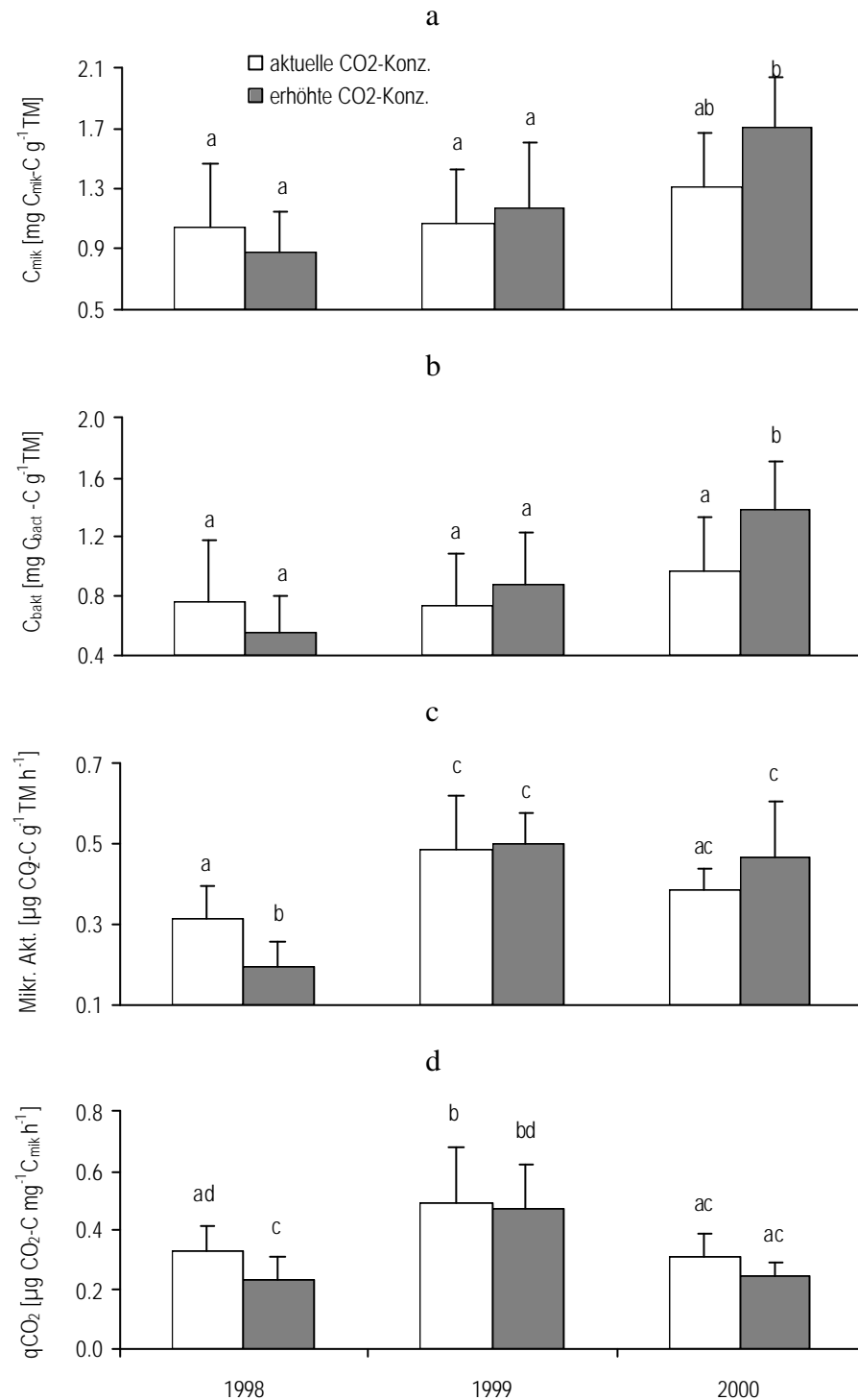
^a BIOLOG Methode

Die CO₂-Anreicherung führte im ersten Jahr zu einer Reduktion des extrahierbaren Bodenkohlenstoffs, im zweiten zu einem Anstieg und hatte keinen Effekt im dritten Jahr (Abb. 3.5a). Aufgrund der hohen Datenstreuung gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen einzelnen Mittelwerten. Die Menge des extrahierbaren Stickstoffs stieg im Versuchszeitraum unter beiden CO₂-Konzentrationen allmählich an (Abb. 3.5b). Sie war unter erhöhtem atmosphärischen CO₂ an allen drei Beprobungsterminen reduziert; signifikante Mittelwertsunterschiede ergaben sich aber nur innerhalb des ersten Jahres.

**Abbildung 3.5:**

Extrahierbares Boden-C und -N (Mittelwerte + Standardabweichung) unter aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration; Säule mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tukey HSD, $p < 0,05$); a. extrahierbares C, b. extrahierbares N

Der Anteil der Bakterien an der mikrobiellen Biomasse betrug im Durchschnitt 74% (Tab. 3.5). Mikrobielle und bakterielle Biomasse reagierten sehr ähnlich auf die Versuchsbedingungen (Abb. 3.6 a & b). Beide Parameter stiegen im Versuchsverlauf an. Die CO₂-Anreicherung führte im ersten Jahr zu einer Reduktion der beiden Biomassen, im darauf folgenden Jahr allerdings zu einem Anstieg, der sich im dritten Jahr noch deutlicher ausprägte. Die bakterielle Biomasse unterschied sich im dritten Jahr zwischen Kontroll- und CO₂ angereicherten Parzellen mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,058$ (Tukey HSD). Die mikrobielle Aktivität war im ersten Versuchsjahr vergleichsweise niedrig (Abb. 3.6 c). Ähnlich der beiden Biomassen führte die CO₂-Anreicherung zu einer Reduktion der mikrobiellen Aktivität im ersten Jahr, aber zu einem Anstieg im zweiten und dritten Jahr. Ein signifikanter Unterschied zwischen Kontroll- und CO₂-angereicherten Parzellen ergab sich nur für das erste Versuchsjahr. Der metabolische Quotient war im zweiten Versuchsjahr vergleichsweise hoch (Abb. 3.6 d). Er war unter erhöhtem CO₂ an allen drei Beprobungsterminen reduziert. Signifikante Mittelwertsunterschiede ergaben sich wiederum nur innerhalb des ersten Jahres.

**Abbildung 3.6:**

Mikrobielle Parameter (Mittelwerte + Standardabweichung) unter aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration; Säulen mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tukey HSD, $p < 0,05$); a. mikrobielle Biomasse, b. bakterielle Biomasse, c. mikrobielle Aktivität, d. metabolischer Quotient

Die 2-faktoriellen ANOVAs (Tab. 3.6) ergaben einen signifikanten Einfluss des Beprobungstermins auf die Gesamtabundanz und die Abundanz einzelner Fraß- und c/p-Gruppen der Nematoden sowie auf den Maturity-Index.

ANOVA-Interaktionen weisen auf einen terminabhängigen Einfluss der CO₂-Konzentration auf die relative Abundanz wurzelhaarfressender und räuberischer Nematoden hin. Der Anteil pflanzenparasitärer sowie bakterivorer, fungivorer und omnivorer Nematoden wurde durch die CO₂-Anreicherung nicht signifikant verändert. Für die Abundanz der Nematoden aus der c/p-Gruppe 2 des Maturity-Index ergab sich ein signifikanter Haupteffekt der CO₂-Konzentration. Auf die Abundanz der übrigen c/p-Gruppen und den Maturity-Index hatte die CO₂-Konzentration keinen Einfluss.

Tabelle 3.6:

Nematodenabundanzen und Maturity-Index: Mittelwerte (Standardabweichung in Klammern) sowie Ergebnisse der 2-faktoriellen ANOVAs zu den Effekten des Beprobungstermines (1998, 1999, 2000) und der CO₂-Konzentration (aktuell und erhöht) auf diese Parameter; p-level: n.s. (nicht signifikant) > 0,05; * < 0,05; *** < 0,001

	Mittelwert (stabwe)	Beprobungstermin (1)		CO ₂ Konzentration (2)		Interaktion (1 x 2)	
		F	p	F	p	F	p
Gesamt [Ind. kg ⁻¹ TM]	24155 (11951)	4.16	*	0.04	n.s.	0.27	n.s.
<i>Relative Abundanzen der Fraßgruppen [%]</i>							
Pflanzenparasiten	34.60 (15.28)	0.19	n.s.	1.76	n.s.	1.01	n.s.
Wurzelhaarfresser	27.94 (12.48)	1.85	n.s.	1.36	n.s.	4.60	*
Bakterivore	16.27 (8.85)	2.77	n.s.	0.74	n.s.	0.87	n.s.
Fungivore	10.29 (5.22)	4.61	*	1.67	n.s.	0.20	n.s.
Omnivore	7.42 (5.75)	12.14	***	1.12	n.s.	0.21	n.s.
Prädatoren	1.96 (2.00)	10.59	***	3.05	n.s.	4.12	*
<i>Abundanzen der c/p-Gruppen [Ind. kg⁻¹ TM]</i>							
MIcp1	870 (1124)	1.77	n.s.	0.01	n.s.	0.32	n.s.
MIcp2	3256 (2091)	0.17	n.s.	5.18	*	0.61	n.s.
MIcp3	1120 (1047)	1.59	n.s.	0.36	n.s.	0.52	n.s.
MIcp4	2020 (1538)	23.61	***	0.47	n.s.	1.00	n.s.
MIcp5	717 (651)	15.51	***	0.23	n.s.	0.34	n.s.
Maturity-Index (MI)	2.77 (0.45)	13.01	***	0.18	n.s.	0.49	n.s.

Die Nematodengemeinschaft umfasste 60 verschiedene Gattungen (siehe Anhang Tab. A2) und wurde von herbivoren Nematoden dominiert (Tab. 3.6). Die relative Abundanz wurzelhaarfressender Nematoden blieb während der drei Versuchsjahre konstant, abgesehen von einer signifikanten Erhöhung unter erhöhtem atmosphärischen CO₂ im Vergleich zur Kontrolle im ersten Jahr (Abb. 3.7 a). Die relative Abundanz der räuber-

ischen Nematoden war auf den Kontrollparzellen ebenfalls annähernd konstant, unter erhöhtem CO₂ andererseits sehr variabel (Abb. 3.7 b). Die CO₂-Anreicherung reduzierte den Anteil dieser Gruppe im ersten Jahr, erhöhte ihn im zweiten Jahr und reduzierte ihn wieder im dritten Jahr. Aufgrund der hohen Datenstreuung ergaben sich zu den einzelnen Beprobungsterminen aber keine signifikanten Unterschiede zwischen Kontroll- und CO₂-angereicherten Parzellen. Die Abundanz der MIcp2-Nematoden war an allen drei Beprobungsterminen unter erhöhtem CO₂ reduziert. Allerdings ergaben sich auch hier keine signifikanten Unterschiede zwischen Kontroll- und CO₂-angereicherten Parzellen.

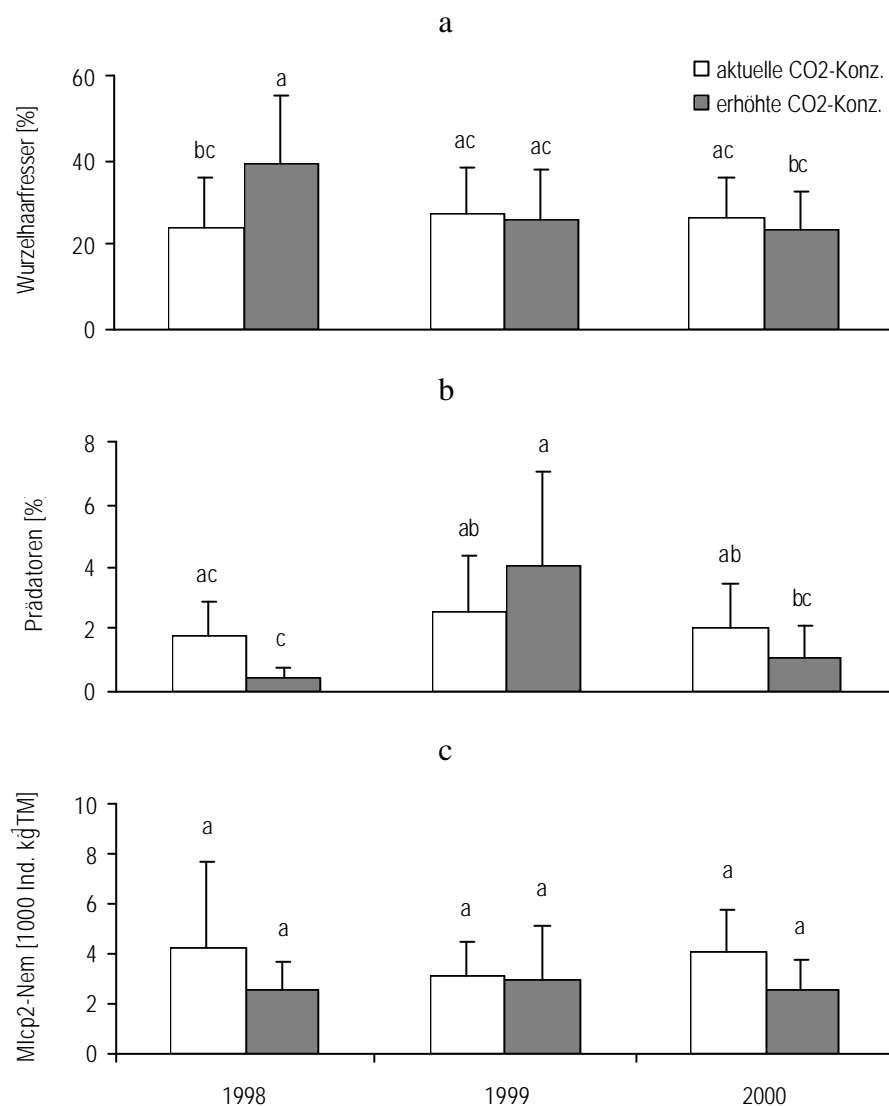


Abbildung 3.7:

Abundanzen CO₂-sensibler Nematoden (Mittelwerte + Standardabweichung) unter aktueller und erhöhter CO₂-Konzentration; Säulen mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tukey HSD, $p < 0,05$); a. relative Abundanz der Wurzelhaarfresser, b. relative Abundanz der Prädatoren, c. Abundanz der Nematoden aus der Colonizer/Persister-Gruppe 2 des Maturity-Index

4 DISKUSSION

Im Rahmen dieser Studie wurden feedback-Effekte der Bodenlebewelt auf Pflanzengesundheit und Ökosystemfunktionen untersucht. Das Thema wurde anhand von zwei aktuellen Beispielen bearbeitet: (i) der Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste und (ii) den Auswirkungen atmosphärischer CO₂-Anreicherung im Grünland.

Der Diskussion der einzelnen Versuchsergebnisse ist im folgenden für jedes der beiden Beispiele jeweils die Nennung der den Untersuchungen zugrunde liegenden Hypothesen vorangestellt.

4.1 Einfluss der Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt auf die Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste

Die Untersuchungen zur Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste behandelten schwerpunktmäßig feedback-Effekte der Bodenorganismen auf die Pflanzengesundheit. Es wurden folgende Hypothesen getestet:

Hypothese 1: Eine Behandlung der Pflanzen mit dem chemischen Resistenzinduktor Bion[®] beeinflusst die Bodenorganismen

Hypothese 2: Diese Beeinflussung ist abhängig vom behandelten Pflanzentyp.

Hypothese 3: Wurzelassoziierte Bodenorganismen modifizieren die Bion[®]-Wirksamkeit.

Hypothese 4: Der Effekt auf die Bion[®]-Wirksamkeit ist für symbiontische und parasitische Organismen unterschiedlich.

4.1.1 Auswirkung einer Bion[®]-Anwendung auf Bodenorganismen in Abhängigkeit vom behandelten Pflanzentyp

Im Feldversuch kam es zu einer starken Erhöhung des Nematodenbefalls in Bion[®]-behandelter Gerste aber nicht in Brachpflanzen. Mikrobielle Parameter und freilebende Nematoden wurden durch die Bion[®]-Anwendung nicht beeinflusst.

Die im Feldversuch erhobenen Werte für mikrobielle Parameter und Nematodenabundanzen sind vergleichbar mit denen anderer Studien in Ackerböden (Paustian et al. 1990, Lenz & Eisenbeis 2000, Stenberg et al. 2000). Auf Gerstenparzellen war die bakterielle Aktivität niedriger und die Abundanz bakterivorer Nematoden höher als auf

Brachparzellen. Dies deutet auf mögliche Unterschiede im bakteriellen Zweig des Destruenten-Systems hin. Davon abgesehen war die Gemeinschaft der Bodenorganismen unter den beiden Pflanzentypen sehr ähnlich, was darauf schließen lässt, dass der Einfluss des Bewuchses im Fall von Gersten- und Brachpflanzen nach einem Jahr noch nicht zu einer messbaren Veränderung der Bodenlebewelt führt. Ähnliche Ergebnisse lieferten Untersuchungen von Campbell et al. (1999) für Mikrobiota und von Hanel (1995) für Nematoden. Für die hier vorliegende Studie bedeutet dies, dass die Unterschiede in der Auswirkung der Bion[®]-Anwendung zwischen Gersten- und Brachparzellen nicht auf unterschiedliche Zusammensetzungen der Bodenlebewelt zurückzuführen sind, sondern durch Unterschiede in den Reaktionen der Pflanzen hervorgerufen wurden. Die Tatsache, dass Bion[®]-Effekte nur auf Gerstenparzellen auftraten, bestätigt somit, dass diese Effekte hochgradig pflanzenspezifisch sind (Oostendorp et al. 2001). Bislang wurde die induzierte Resistenz hauptsächlich in Kulturpflanzen wie Tabak, Gurke, Mais oder Weizen untersucht (Vogt & Buchenauer 1997, Morris et al. 1998, Cole 1999, Tamblin et al. 1999). Eine umfangreiche Literaturrecherche hat keine Hinweise auf Kenntnisse über chemisch induzierte Resistenz in Brachpflanzen ergeben.

Die Bion[®]-Anwendung führte zu einer signifikanten Reduktion der Gerstenwurzeln. Von einem ähnlichen Effekt berichten Tosi & Zizzerini (2000). Sie beobachteten eine Verzögerung in der Bildung apikaler und lateraler Wurzeln bei Sonnenblumen, wenn diese mit einer BTH-Lösung gegossen wurden. Der Grund für diese Reaktion der Wurzeln besteht möglicherweise darin, dass bei einer Resistenzinduktion pflanzliche Metabolite aus Wachstumsprozessen abgezogen werden, um Abwehrreaktionen zu ermöglichen (Heil 2001). Die Reduktion der Wurzelmasse hatte in der hier vorliegenden Studie allerdings keinen Einfluss auf die Produktivität der Pflanzen, da Wachstum und Ertrag der Gerste unverändert blieben. Dies entspricht der Schlussfolgerung von Rajapakse & Miller Jr. (1992), die davon ausgehen, dass die Biomasse von Wurzeln nicht mit deren Absorptionskapazität korreliert.

Durch die Behandlung mit Bion[®] erhöhte sich der Befall der Gerstenwurzeln mit pflanzenparasitären Nematoden um das 4fache. Die unveränderte Produktivität der Pflanzen deutet aber darauf hin, dass der Nematodenbefall trotz dieser starken Erhöhung noch unterhalb der Schadensgrenze lag. Dennoch zeigt dieses Ergebnis, dass sich chemisch induzierte Resistenz auf wurzellosoziierte Organismen auswirken kann, die die Gesundheit der Pflanze beeinträchtigen. Mögliche Ursachen hierfür sind (i) Veränderungen in der Wurzelexudation, die die Attraktion von Nematoden erhöhen, (ii) Veränderungen in der Wurzelmorphologie, die die Besiedlung erleichtern und/oder (iii) ein Konflikt zwischen mehreren Abwehrprozessen (Heil 2001). Welche dieser Ursachen im einzelnen zugrunde lagen, konnte diese Studie nicht klären. Es ist unwahrscheinlich, dass der erhöhte Nematodenbefall auf die Reduktion der Wurzelbiomasse zurückzuführen ist. Der Nematodenbefall wurde in Bezug auf die Wurzellänge ermittelt, die nicht zwingend von Veränderungen der Wurzelbiomasse beeinflusst wird. Wenn die Reduktion der Wurzelbiomasse für die infizierende Gattung *Pratylenchus* zu einer Verringerung der Nahrungsressource geführt hätte, wäre die Wurzelinfektion entsprechend zurückgegangen,

da die Dauer des Versuches mehr als zwei Generationszyklen dieser Spezies (6-8 Wochen, Loof 1991) überspannte, während derer sich ihre Populationsgröße an die veränderten Bedingungen angepasst hätte.

Die Ergebnisse anderer Studien deuten eher auf einen negativen Einfluss induzierter Resistenz auf pflanzenschädigende Bodenorganismen hin, sind aber nicht einheitlich. Hasky-Günther et al. (1998) beobachteten, dass der Befall von Kartoffelwurzeln mit der Cysten-Nematode *Globodera* durch resistenzinduzierende Rhizobakterien reduziert wurde, einmal etablierte Tiere entwickelten sich normal. Oka et al. (2000) berichten sowohl eine verminderte Invasion als auch eine gehemmte Entwicklung von *Meloidogynen* in BABA-behandelten Tomaten, die Behandlung von Weizen und Gerste mit BABA hatte dagegen keinen Einfluss auf das Eindringen von *Heterodera*-Juvenilen, beeinträchtigte aber deren Entwicklung zu adulten Weibchen. Owen et al. (1998) fanden keinen Unterschied in der Wurzelbesiedlung von Bion[®]-behandelten und unbehandelten Weinstöcken mit juvenilen *Meloidogynen*, allerdings war die Eiproduktion adulter Tiere an behandelten Pflanzen geringer. Das gleiche wurde für *Meloidogynen* und *Rotylenchiden* an Augen- und Sojabohnen festgestellt (Chinnasri et al. 2003). Kemster et al. (2001) berichten, dass sowohl das Giessen mit Salicylsäure oder BTH als auch bestimmte fluorszierende Pseudomonadenstämme die Entwicklung von *Heterodera*-Weibchen an Weißklee beeinträchtigten. Eine erhöhte Resistenz gegen pathogene Bodenpilze nach Bion[®]-Applikation auf oberirdische Pflanzenteile beschreiben Benhamou & Belanger (1998) für Tomaten und Hijwegen & Termorshuizen (2000) für Aubergine. Die unterschiedlichen Ergebnisse lassen vermuten, dass die Auswirkung induzierter Resistenz auf pflanzenschädigende Bodenorganismen abhängig ist von (i) dem Resistenzinduktor, (ii) der Pflanzenspezies und ihrem physiologischen Zustand und (iii) dem beteiligten Bodenorganismus. Für die Unterschiedlichkeit des IR-Effektes auf verschiedene infizierende Bodenorganismen spricht auch die Tatsache, dass die Wurzelinfektion mit mykorrhizabildenden Pilzen in der hier vorliegenden Studie von der Bion[®]-Anwendung nicht beeinflusst wurde. Eine Beeinträchtigung vorteilhafter Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenorganismen durch die Induktion unspezifischer Resistenz, wie z.B. von Lian et al. (2000) und Heil (2001) angenommen, hat sich hier somit nicht bestätigt.

4.1.2 Einfluss wurzelassoziierter Organismen auf die Wirksamkeit einer Bion[®]-Anwendung gegen Mehltaubefall in Gerste

Die Gewächshausversuche ergaben eine Beeinflussung der Bion[®]-Wirksamkeit sowohl durch Mykorrhiza-Pilze als auch durch pflanzenparasitäre Nematoden. Der Effekt der beiden Organismen war sehr ähnlich und jeweils abhängig vom Grad der Wurzelinfektion. Bei starker Wurzelinfektion entwickelten sich auf Bion[®]-behandelten Pflanzen mehr Mehltaupusteln als auf unbehandelten Pflanzen. Die Induktion des Resistenz-Signalweges wurde durch die beiden Organismen nicht beeinflusst.

Ein Vergleich der Infektionswerte anhand des Prozentsatzes infizierter Wurzelstücke (Daten nicht aufgeführt) ergab eine ähnliche Wurzelinfektion durch *G. etunicatum* wie sie von anderen Autoren für Mykorrhizapilze in Feldversuchen beschrieben wird (Clarke & Mosse 1981, Mohammad et al. 1998). Die erzeugten Nematodenabundanzen, berechnet aus einer durchschnittlichen Anzahl von 230 Juvenilen pro Cyste, lagen oberhalb der Schadensschwelle von *H. avenae* für Getreide (Barker & Koenning 1998) und resultierten in Wurzelinfektionen, die der im Feldversuch ermittelten durch die Gattung *Pratylenchus* vergleichbar war.

Sowohl der Nematodenbefall als auch die Mykorrhizierung beeinträchtigten das Pflanzenwachstum. Während dies eine häufig auftretende Konsequenz eines Nematodenbefalls ist (Baldwin & Mundo-Ocampo 1991), wird es für Mykorrhizierungen seltener beobachtet. Unter günstigen (Nährstoff-) Bedingungen, unter denen der Pilz der Pflanze nicht von Nutzen ist, kann aus der Symbiose eine parasitäre Interaktion werden (Clarke & Mosse 1981, Khaliq & Sanders 2000). Dies war vermutlich im hier durchgeführten Versuch der Fall.

Die Wirkung der Bion[®]-Behandlung auf die Anfälligkeit der Pflanzen für Mehltau wurde in beiden Versuchen vom Grad der Wurzelinfektion beeinflusst. Während die Bion[®]-Behandlung bei der geringsten und mittelstarken Wurzelinfektion zumeist zu der erwarteten Reduktion des Mehлтаubefalls führte, war der Effekt bei starker Wurzelinfektion durch *G. etunicatum* oder *H. avenae* entgegengesetzt. In den Untersuchungen anderer Autoren zeigten wurzellozierte Bodenorganismen hingegen keinen Einfluss auf die Wirksamkeit chemischer Resistenzinduktoren gegen Blattkrankheiten. Vogt & Buchenauer (1997) stellten keine signifikante Wirkungssteigerung gegen Gurken-Mehltau fest, wenn der Resistenzinduktor DL- β -Aminobuttersäure (BABA) mit ausgewählten Stämmen fluoreszierender Pseudomonaden kombiniert wurde. Tosi & Zizzerini (2000) fanden keinen Unterschied im Schutz mykorrhizierter und nicht-mykorrhizierter Sonnenblumen gegen falschen Mehltau durch BABA oder Acibenzolar-S-methyl (BTH). Allerdings wurden diese Studien nicht unter Berücksichtigung verschiedener Abundanzen der jeweiligen Bodenorganismen durchgeführt; möglicherweise wären auch hier entsprechende Effekte bei höherer Wurzelbesiedlung aufgetreten.

Auf unbehandelten Pflanzen wurde die Mehltau-Anfälligkeit durch den Grad der Wurzelinfektion nicht signifikant verändert. Allerdings stieg sie in beiden Versuchen vom niedrigsten zum mittleren Infektionsgrad an und fiel bei starker Wurzelinfektion wieder ab. Man geht im allgemeinen davon aus, dass eine Mykorrhizierung zu einer erhöhten Anfälligkeit der Pflanze für Blattpathogene führt (Dehne 1982). Ein zugrunde liegender Mechanismus wird in der Unterdrückung pflanzlicher Abwehrprozessen während der Etablierung der Symbiose vermutet (Kapulnik et al. 1996, Shaul et al. 1999). Andererseits existieren Berichte über eine Verminderung des Schweregrades pilzlicher Blattkrankheiten in mykorrhizierten Pflanzen (Feldmann & Boyle 1998, Rabie 1998). Dieses Phänomen wird mit der Konkurrenz der beiden Pilze um pflanzliche Assimilate erklärt (Feldmann & Boyle 1998, Hall & Williams 2000). Möglicherweise trat in der vorliegenden Studie bei mittelstarker Mykorrhizierung eine Unterdrückung pflanzlicher Abwehrprozesse auf, die bei starker Wurzelinfektion von dem 'sink'-Effekt für Assimilate überlagert wurde. Zum

Einfluss eines Nematodenbefalls auf die Anfälligkeit für Blattpathogene gibt es bisher kaum Untersuchungen. Einige Autoren beobachteten eine erhöhte Aktivität von PR-Proteinen in den Blättern nematodeninfizierter Pflanzen (Hammond-Kosack et al. 1989, Rahimi et al. 1996, Oka et al. 1997, Il'inskaya et al. 2000). Dies könnte zu einer verminderten Anfälligkeit führen; die Auswirkungen auf Blattpathogene wurden in den genannten Studien aber nicht getestet. Kimpinski et al. (1998) fanden hingegen schwache Hinweise auf eine positive Korrelation zwischen einer Wurzelinfektion durch *Pratylenchus penetrans* und dem Auftreten der Blattflecken-Krankheit. Dies spricht wiederum gegen die Aktivierung von PR-Proteinen durch Nematoden. Da sowohl die Hemmung von pflanzlichen Abwehrprozessen als auch der Entzug von Assimilaten ebenso für sedentär-endoparasitäre Nematoden bekannt ist (Sijmons et al. 1994, Jung & Wyss 1999), lagen dem Einfluss von *H. avenae* auf die Mehltau-Anfälligkeit der Pflanzen möglicherweise die selben Mechanismen zugrunde wie dem einer Mykorrhizierung.

Trotz des mehltaufördernden Effektes bei starker Wurzelinfektion führte die Bion[®]-Behandlung der Pflanzen in jedem Fall, unabhängig vom Grad der Mykorrhizierung oder des Nematodenbefalls, zur Induktion des Resistenz-Signalweges. Dieses Ergebnis stimmt mit Resultaten von Shaul et al. (1999) überein. Diese Autoren beobachteten eine Verzögerung in der Akkumulation von PR(pathogenesis-related)-Proteinen als Folge einer Mykorrhizierung, sowohl in unbehandelten als auch in induzierten Pflanzen. Sie schließen daraus, dass die Beeinflussung des Signalweges durch den Mykorrhiza-Pilz 'downstream' von der Resistenzinduktion durch den chemischen Induktor erfolgt. In der hier vorliegenden Untersuchung mag eine, mit dem Grad der Wurzelinfektion steigende, Reduktion der PR-Proteine zu dem Anstieg der Mehltau-Anfälligkeit Bion[®]-behandelter Pflanzen von der geringsten zur stärksten Wurzelinfektion durch *G. etunicatum* oder *H. avenae* geführt haben. Es ist denkbar, dass der 'sink'-Effekt, der in unbehandelten Pflanzen bei starker Wurzelinfektion zu einer Reduktion der Mehltau-Anfälligkeit führte, in Bion[®]-behandelten Pflanzen durch eine generelle Aktivierung des pflanzlichen Metabolismus nivelliert wurde. Dies kann die negative Wirkung der Bion[®]-Behandlung auf die Mehltau-Anfälligkeit verursacht haben.

Die Untersuchungen zur Wirksamkeit der induzierten Resistenz haben gezeigt, dass die Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenbiota durch die Anwendung chemischer Resistenzinduktoren verändert werden.

Durch die Ergebnisse des Feldversuches wurde die Hypothese 1, dass eine Behandlung der Pflanzen mit Bion[®] die Bodenorganismen beeinflusst, für einen der beiden untersuchten wurzelassoziierten Bodenorganismen bestätigt. Hier erwies sich auch die Abhängigkeit der Beeinflussung vom behandelten Pflanzentyp als zutreffend (Hypothese 2). Für solche Organismen, die nicht in direktem Kontakt mit der Pflanze leben, bestätigten sich die Hypothesen nach einer einmaligen Bion[®]-Anwendung nicht. Die Ergebnisse der Gewächshausversuche bestätigten die Hypothese 3, die besagt, dass wurzelassoziierte Bodenorganismen die Bion[®]-Wirksamkeit modifizieren. Der Effekt war abhängig vom Grad der Wurzelinfektion durch die Organismen. Unterschiede im Effekt symbiontischer

und parasitischer Organismen auf die Bion[®]-Wirksamkeit (Hypothese 4) konnten nicht geklärt werden, da beide untersuchten Organismen parasitische Interaktionen mit den Pflanzen eingingen.

Bei einmaliger Anwendung von Bion[®] sind somit feedback-Effekte über wurzelassoziierte Bodenorganismen zu erwarten. Das Auftreten dieser Effekte ist abhängig von der behandelten Pflanzenspezies und setzt die Überschreitung bestimmter Schwellenwerte in der Wurzelbesiedlung voraus. Es kommt als Ursache für die unbefriedigende Wirk-sicherheit induzierter Resistenz in Frage.

4.2 Auswirkung atmosphärischer CO₂-Anreicherung im Grünland

Die Untersuchung zu den Auswirkungen atmosphärischer CO₂-Anreicherung im Grünland behandelte feedback-Effekte der Bodenorganismen auf Ökosystemfunktionen. Es wurden folgende Hypothesen getestet:

Hypothese 5: Die Bodenlebewelt eines extensiv genutzten Grünlandes der gemäßigten Breiten reagiert auf eine moderate Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration von 20%.

Hypothese 6: Die Reaktion der Bodenorganismen beeinflusst das Verhältnis von C-Speicherung und C-Freisetzung in/aus dem Grünlandboden.

Unter den physico-chemischen Parametern erwiesen sich extrahierbares Boden-C und -N als sensitiv gegenüber einer CO₂-Anreicherung, wohingegen der Bodenwassergehalt und der pH-Wert unbeeinflusst blieben. Zu den CO₂-empfindlichen mikrobiellen Parametern zählten die mikrobielle und bakterielle Biomasse sowie die mikrobielle Aktivität und der metabolische Quotient. Die pilzliche Biomasse und die bakteriellen BIOLOG-Parameter wurden nicht verändert. Die Untersuchung der Nematodengemeinschaft ergab eine Reaktion der Wurzelhaarfresser und Prädatoren sowie der c/p-Gruppe 2 (MIcp2) des Maturity Index. Alle übrigen Fraß- und c/p-Gruppen, der Maturity-Index und die Gesamt-abundanz der Nematoden blieben unverändert.

Abundanz und Gemeinschaftsstruktur der Nematoden der hier untersuchten Fläche waren vergleichbar mit der anderer extensiv bewirtschafteter Grünländer (Wasilewska 1992, Hodda & Wanless 1994 Newton et al. 1995); dies galt ebenso für die mikrobielle Biomasse (Newton et al. 1995, Joergensen 2000, Niklaus et al. 2003) und die Menge des extrahierbaren Stickstoffs (Niklaus et al. 2003). Die Dominanz der Bakterien, die auf der hier untersuchten Fläche 74% der mikrobiellen Biomasse stellten, widerspricht den Ergebnissen einiger Studien (zusammengefasst in Ruzicka et al. 2000), wird aber von anderen Autoren bestätigt (Ingham et al. 1989, Bardgett et al. 1996). Die Versuchsfläche

entspricht somit einem charakteristischen extensiv genutzten Grünland der gemäßigten Breiten.

Im ersten Versuchsjahr führte die CO₂-Anreicherung für sämtliche CO₂-sensible Parameter zu einer Reduktion der Messwerte. Die einzige Ausnahme bildete die Abundanz wurzelhaarfressender Nematoden, die auf CO₂-angereicherten Parzellen im Vergleich zu den Kontrollen erhöht war. Der Rückgang bei den mikrobiellen Parametern deutet darauf hin, dass die Bodenmikroorganismen anfänglich in ihrem Wachstum und ihrer Aktivität stark limitiert waren. Da gleichzeitig geringere Mengen an extrahierbarem C und N vorlagen, kann eine Veränderung in der Nährstoffverfügbarkeit, verursacht durch vermehrte C-Speicherung und erhöhten N-Bedarf der Pflanzen (Freeman et al. 1998, Hu et al. 2001), als Ursache in Frage kommen. Daten zur unterirdischen Produktivität der Pflanzen, die diese Hypothese hätten bestätigen oder widerlegen können, lagen in der hier dargestellten Studie nicht vor. Die erhöhte Dominanz der wurzelhaarfressenden Nematoden liefert allerdings einen indirekten Hinweis, da diese Bodentiergruppe von einer vermehrten Feinwurzelproduktion direkt profitiert. Im Gegensatz zu den Wurzelhaarfressern ging der Anteil räuberischer Nematoden unter erhöhtem CO₂ zurück. Laut Hoeksema et al. (2000) wird eine Reaktion räuberischer Nematoden auf eine Verdopplung der atmosphärischen CO₂-Konzentration häufig beobachtet. Niklaus et al. (2003) führen den Abundanz-Rückgang großer Nematoden, wie Omnivore und Prädatoren, in einem nährstoffarmen Grünland auf physikalische Veränderungen des Bodens unter erhöhtem CO₂ zurück. Ein solcher Zusammenhang wird durch die Ergebnisse der hier vorliegenden Untersuchung nicht bestätigt, da der Wassergehalt und der pH-Wert des Bodens von der CO₂-Anreicherung unbeeinflusst blieben. Die Reaktion der Prädatoren weist vielmehr darauf hin, dass sich die CO₂-induzierten Veränderungen der mikrobiellen Biomasse bis in die höchste Ebene des Mikronahrungsnetzes fortsetzen. Die Tatsache, dass der Anteil bakterivorer und fungivorer Nematoden unverändert blieb, entspricht Untersuchungen von Hoeksema et al. (2000). Diese Autoren gehen davon aus, dass Veränderungen auf intermediären trophischen Ebenen durch Prädation unterdrückt werden können.

Im zweiten und dritten Versuchsjahr führte die CO₂-Anreicherung zu einer Reduktion der relativen Abundanz wurzelhaarfressender Nematoden. Anhand der mikrobiellen Parameter zeigte sich hingegen eine Adaptierung der Mikroorganismen mit einer im Vergleich zu den Kontrollflächen erhöhten mikrobiellen und bakteriellen Biomasse sowie einer erhöhten mikrobiellen Aktivität auf CO₂-angereicherten Parzellen. Da der Biomasse-Anstieg stärker war als der Aktivitätsanstieg, blieb der metabolische Quotient unter erhöhtem CO₂ allerdings weiterhin reduziert. Ebenfalls weiterhin reduziert blieben die Menge des extrahierbaren Stickstoffs sowie die Abundanz der MIcp2-Nematoden. Die Veränderungen der übrigen CO₂-sensiblen Parameter folgten in diesem Versuchszeitraum keinem offensichtlichen Trend.

Laut einer Zusammenfassung von Zak et al. (2000), werden für die mikrobielle Biomasse in Folge einer CO₂-Anreicherung sowohl starke Erhöhungen als auch starke Rückgänge beobachtet, während die mikrobielle Aktivität zumeist mit einem Anstieg reagiert. Diesen

Autoren zufolge erhöht sich die mikrobielle Respiration in Grünländern bei Verdopplung der atmosphärischen CO₂-Konzentration im Durchschnitt um 24% (stark gedüngte Flächen nicht berücksichtigt). In der hier vorliegenden Studie ergab sich für das dritte Jahr ein Anstieg der mikrobiellen Aktivität von 21%. Für diesen Parameter führte eine moderate, 20%ige CO₂-Anreicherung somit zu einem ebenso starken Effekt wie eine CO₂-Verdoppelung.

Der negative Einfluss der CO₂-Anreicherung auf den metabolischen Quotienten (vergleiche Hu et al. 2001) bei gleichzeitiger Erhöhung der bakteriellen Biomasse ist überraschend, da für Bakterien im allgemeinen höhere qCO₂-Werte gemessen werden als z.B. für Pilze (Alexander 1977). Möglicherweise führte die permanent reduzierte N-Verfügbarkeit unter erhöhtem CO₂ zu einer Verringerung des Stoffwechsels einzelner Zellen, oder zu einer Verschiebung innerhalb der Bakteriengemeinschaft hin zu weniger aktiven Spezies (siehe Mamilov & Dilly 2002). Dass dies nicht anhand der BIOLOG-Parameter erkennbar war, kann methodische Gründe haben, da nicht alle Bodenbakterien mittels BIOLOG-Test detektierbar sind (siehe Haack et al. 1995). Der niedrige qCO₂ war von einer Abundanz-Reduktion der MIcp2-Nematoden begleitet. Die Nematoden in niedrigen c/p-Gruppen sind mikrobivore r-Strategen mit kurzer Lebensdauer und hoher Reproduktionsrate (Bongers 1990). Sie sind besonders abundant, wenn die mikrobielle Aktivität hoch ist (Bongers & Ferris 1999). Zwei andere Untersuchungen (Yeates et al. 1997, Hoeksema et al. 2000) ergaben einen Abundanz-Anstieg für Nematoden aus hohen c/p-Gruppen (K-Strategen, Bongers 1990) bei Verdopplung der atmosphärischen CO₂-Konzentration, die in einer Erhöhung des Maturity-Index resultierte. Obwohl der Maturity-Index unverändert blieb, deuten die Reduktion der r-Strategen in der hier vorliegenden Studie und der Anstieg der K-Strategen in den beiden anderen Studien ähnliche Veränderungen in der relativen Zusammensetzung der Nematodengemeinschaft an. Diese zeigen, dass die CO₂-Anreicherung auch auf höheren trophischen Ebenen des Boden-Mikronahrungsnetzes eine Verminderung des Energie- und Stoffumsatzes zur Folge hat. Es ist anzunehmen, dass die Kohlenstoffspeicherung im Boden dadurch langfristig erhöht wird (Hoeksema et al. 2000, Hu et al. 2001).

Die Veränderungen der mikrobiellen Biomasse waren in der hier vorliegenden Studie in allen drei Versuchsjahren auf die Reaktion der Bakterien zurückzuführen, während die pilzliche Biomasse durch die CO₂-Anreicherung nicht beeinflusst wurde. Im Gegensatz dazu berichten mehrere andere Autoren, dass Pilze durch eine Verdopplung der atmosphärischen CO₂-Konzentration stärker beeinflusst werden als Bakterien (Klironomos et al. 1996, Rillig et al. 1999, Hu et al. 2001). Möglicherweise unterscheidet sich der Effekt einer moderaten CO₂-Erhöhung in diesem Punkt von dem einer starken CO₂-Anreicherung. Die CO₂-induzierte Erhöhung der pflanzlichen Kohlenstoffallokation in den Boden wirkt sich dort nachhaltig auf die C-Verfügbarkeit aus (Diaz et al. 1993, Rogers et al. 1994, Hu et al. 2001). Da Bakterien vor allem auf labile Kohlenstoffverbindungen angewiesen sind (Gyllenberg & Eklund 1974), profitieren sie z.B. von einer Verstärkung der Wurzel-exudation, wie sie vermutlich schon bei moderater CO₂-Anreicherung auftritt. Wegen der sinkenden N-Verfügbarkeit sind die Mikroorganismen bei steigender CO₂-Anreicherung

allerdings gezwungen, stabilere komplexe C-Verbindungen zu mineralisieren (Gill et al. 2002). Vermutlich werden die Pilze, aufgrund ihrer Fähigkeit solche Verbindungen zu verstoffwechseln, unter starker CO₂-Erhöhung begünstigt.

Die Ergebnisse des Freilandversuches bestätigten die beiden Hypothesen, die der Untersuchung zugrunde lagen. Die Bodenlebewelt des extensiv genutzten Grünlandes der gemäßigten Breiten reagierte auf eine moderate Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration von 20% (Hypothese 5). Innerhalb des Mikronahrungsnetzes war eine langfristige Verminderung des Energie- und Stoffumsatzes zu erkennen. Es ist anzunehmen, dass sich das Verhältnis von C-Speicherung und C-Freisetzung dadurch verändert (Hypothese 6) und sich zugunsten der Kohlenstoffspeicherung verschiebt. Der Vergleich mit Literaturdaten ergab, dass die Auswirkungen einer moderaten CO₂-Erhöhung, trotz eines grundlegenden Unterschiedes in der Reaktion der Mikroflora-komponenten, denen einer CO₂-Verdopplung ähnlich waren. Dies traf zu für (i) den Anstieg der mikrobiellen Aktivität im dritten Versuchsjahr, (ii) die Sensitivität der räuberischen Nematoden und (iii) die Verschiebung innerhalb der Nematodengemeinschaft hin zur K-Strategie. Die Ergebnisse des Freilandversuches bestätigen somit die Annahme, das Speicherpotential terrestrischer Ökosysteme für zusätzliches C sei geringer als ursprünglich angenommen (Körner 2000). Sie weisen zudem darauf hin, dass CO₂-induzierte Veränderungen wesentlich früher auftreten könnten als erwartet.

5 SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die Wirkung einer Resistenzinduktion wird durch Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt beeinflusst. Bei einmaliger Anwendung des chemischen Resistenzinduktors Bion[®] sind feedback-Effekte über wurzellosoziierte, nicht aber über freilebende Bodenorganismen zu erwarten. Das Auftreten dieser Effekte ist abhängig von der behandelten Pflanzenspezies und setzt die Überschreitung bestimmter Schwellenwerte in der Wurzelbesiedlung voraus. Die Beeinflussung des Signalweges erfolgt 'downstream' von der Resistenzinduktion durch den chemischen Induktor. Als Folge kann sich die Bion[®]-Wirkung von krankheitshemmend zu krankheitsfördernd umkehren. Die feedback-Effekte kommen daher als Ursache für die unbefriedigende Wirksamkeit der induzierten Resistenz in Frage.

Eine moderate Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration um 20% induziert Veränderungen innerhalb der Bodenlebewelt, die sich auf die Ökosystemfunktion eines extensiv genutzten Grünlandes der gemäßigten Breiten auswirken. Es kommt zu einer langfristigen Verminderung des Energie- und Stoffumsatzes im Mikronahrungsnetz. Ursache hierfür ist vermutlich eine Veränderung in der Nährstoffverfügbarkeit im Boden aufgrund der Beeinflussung des pflanzlichen Stoffwechsels durch die atmosphärische CO₂-Anreicherung. Es ist anzunehmen, dass die Veränderungen im Mikronahrungsnetz zu einer Erhöhung der Kohlenstoffspeicherung im Boden führen. Ein Vergleich der Ergebnisse des Freilandversuches mit Literaturdaten zu den Auswirkungen einer Verdopplung der atmosphärischen CO₂-Konzentration bekräftigt allerdings die Befürchtung, das Speicherpotential terrestrischer Ökosysteme für zusätzliches C sei geringer als ursprünglich angenommen. Zudem könnten CO₂-induzierte Veränderungen wesentlich früher auftreten als erwartet.

6 ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen dieser Studie wurden feedback-Effekte der Bodenlebewelt auf Pflanzengesundheit und Ökosystemfunktionen untersucht. Das Thema wurde anhand von zwei aktuellen Beispielen bearbeitet: (i) der Wirksamkeit induzierter Resistenz in Gerste und (ii) den Auswirkungen atmosphärischer CO₂-Anreicherung im Grünland.

Die Wirksamkeit induzierter Resistenz ist zur Zeit noch unbefriedigend (Stadnik & Buchenauer 1999, Hijwegen & Termorshuizen 2000). Da diese Resistenz über eine Veränderung des pflanzlichen Metabolismus verläuft, hat sie möglicherweise Folgen für die pflanzenbasierenden Nahrungsnetze und wird andererseits von den standort-spezifischen Umweltbedingungen und deren Auswirkungen auf die Pflanze beeinflusst. Es ist anzunehmen, dass Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt hierbei eine große Rolle spielen.

In einem ersten Schritt wurde daher untersucht, ob die Anwendung des chemischen Resistenzinduktors Bion[®] unter Feldbedingungen Einfluss auf die Bodenlebewelt hat. Hierzu wurde der Resistenzinduktor auf Parzellen mit Gerste- bzw. Brachpflanzen appliziert und die Auswirkung auf (i) die Infektion der Pflanzenwurzeln mit Mykorrhiza-Pilzen und pflanzenparasitären Nematoden (ii) mikrobielle Parameter, sowie (iii) die Gemeinschaft freilebender Bodennematoden erfasst. In einem zweiten Schritt wurde getestet, ob Veränderungen der Bodenlebewelt die Resistenzinduktion und/oder deren Wirksamkeit beeinflussen. Hierzu wurde der Einfluss wurzellozozierter Bodenorganismen auf die Bion[®]-Wirksamkeit in zwei Gewächshausversuchen untersucht, in denen Gerstenpflanzen einer Mykorrhizierung bzw. einem Nematodenbefall unterschiedlicher Stärke ausgesetzt waren und die Auswirkungen der Wurzelinfektion auf das Pflanzenwachstum und die Wirksamkeit einer Bion[®]-Behandlung gegen Mehltaubefall bestimmt wurde.

Im Feldversuch kam es zu einer starken Erhöhung des Nematodenbefalls in Bion[®]-behandelter Gerste aber nicht in Brachpflanzen. Mikrobielle Parameter und freilebende Nematoden wurden durch die Bion[®]-Anwendung nicht beeinflusst. Die Gewächshausversuche ergaben eine Modifizierung der Bion[®]-Wirksamkeit sowohl durch Mykorrhizapilze als auch durch pflanzenparasitäre Nematoden. Der Effekt der beiden Organismen war sehr ähnlich und jeweils abhängig vom Grad der Wurzelinfektion. Bei starker Wurzelinfektion entwickelten sich auf Bion[®]-behandelten Pflanzen mehr Mehltaupusteln als auf unbehandelten Pflanzen. Die Induktion des Resistenz-Signalweges wurde durch die beiden Organismen nicht beeinflusst.

Bei einmaliger Anwendung von Bion[®] sind somit feedback-Effekte über wurzellozoziierte nicht aber über freilebende Bodenorganismen zu erwarten. Das Auftreten dieser Effekte ist abhängig von der behandelten Pflanzenspezies und setzt die Überschreitung bestimmter Schwellenwerte der Wurzelbesiedlung voraus. Die Beeinflussung des Signalweges erfolgt 'downstream' von der Resistenzinduktion durch den chemischen Induktor. Als Folge kann

sich die Bion[®]-Wirkung von krankheitshemmend zu krankheitsfördernd umkehren. Die feedback-Effekte kommen daher als Ursache für die unbefriedigende Wirksamkeit der induzierten Resistenz in Frage.

Als Folge der CO₂-Anreicherung der Atmosphäre sind erhebliche Veränderungen in der Struktur und Funktion terrestrischer Ökosysteme zu erwarten (Schimel 1995). Die Reaktion der Bodenlebewelt ist in diesem Zusammenhang von besonderer Bedeutung, da sie die Senken- bzw. Quellen-Eigenschaften des Ökosystems für Kohlenstoff beeinflusst (Hu et al. 1999). Vor allem ausgedehnte natürliche und semi-natürliche Systeme wie Wälder und Grünländer tragen zum globalen Kohlenstoffhaushalt bei (Scurlock & Hall 1998). Es gibt mittlerweile Hinweise darauf, dass die Effekte steigender CO₂-Konzentration auf Bodenprozesse bzw. terrestrische Ökosysteme nicht linear sind (Körner 2000, Gill et al. 2002), über die Auswirkungen in der nahen Zukunft ist bisher aber nichts bekannt.

In einem dreijährigen Freilandversuch wurde daher die atmosphärische CO₂-Konzentration über einem extensiv genutzten Grünland der gemäßigten Breiten um 20% erhöht und es wurden grundlegende (i) physiko-chemische und (ii) mikrobielle Parameter sowie (iii) die Gemeinschaft freilebender Bodennematoden untersucht.

Im ersten Versuchsjahr führte die CO₂-Anreicherung zu einer Erhöhung der relativen Abundanz wurzelhaarfressender Nematoden, während die Messwerte der CO₂-sensiblen Parameter des Mikronahrungsnetzes reduziert waren. Im zweiten und dritten Versuchsjahr zeigte sich hingegen eine im Vergleich zu den Kontrollflächen erhöhte mikrobielle und bakterielle Biomasse sowie eine erhöhte mikrobielle Aktivität auf CO₂-angereicherten Parzellen. Weiterhin reduziert blieben der metabolische Quotient sowie die Abundanz der Nematoden aus der c/p-Gruppe 2 des Maturity-Index. Die Veränderungen der mikrobiellen Biomasse waren in allen drei Versuchsjahren auf die Reaktion der Bakterien zurückzuführen, während die pilzliche Biomasse durch die CO₂-Anreicherung nicht beeinflusst wurde. Der Vergleich mit Literaturdaten ergab, dass die Auswirkungen einer moderaten CO₂-Erhöhung, trotz eines grundlegenden Unterschiedes in der Reaktion der Mikroflorakomponenten, denen einer CO₂-Verdopplung ähnlich waren. Dies traf zu für (i) den Anstieg der mikrobiellen Aktivität im dritten Versuchsjahr, (ii) die Sensitivität der räuberischen Nematoden und (iii) die Verschiebung innerhalb der Nematodengemeinschaft hin zur K-Strategie.

Wachstum und Aktivität innerhalb des Mikronahrungsnetzes waren somit anfänglich unter erhöhtem atmosphärischen CO₂ stark limitiert. Trotz einer Adaptierung der Mikroorganismen, blieb die Verminderung des Energie- und Stoffumsatzes innerhalb des Mikronahrungsnetzes langfristig bestehen. Ursache hierfür ist vermutlich eine Veränderung in der Nährstoffverfügbarkeit im Boden aufgrund der Beeinflussung des pflanzlichen Stoffwechsels durch die atmosphärische CO₂-Anreicherung. Es ist anzunehmen, dass die Veränderungen im Mikronahrungsnetz zu einer Erhöhung der Kohlenstoffspeicherung im Boden führen. Ein Vergleich der Ergebnisse des Freilandversuches mit Literaturdaten zu den Effekten einer Verdopplung der atmosphärischen CO₂-Konzentration bekräftigt allerdings die Befürchtung, das Speicherpotential terrestrischer Ökosysteme für zusätzliches C

sei geringer als ursprünglich angenommen. Zudem könnten CO₂-induzierte Veränderungen wesentlich früher auftreten als erwartet.

7 LITERATURVERZEICHNIS

- Alexander M (1977) Introduction to Soil Microbiology. John Wiley & Sons, New York, 467 pp.
- Andrassy I (1984) Klasse Nematoda. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 509 pp.
- Baldwin JG, Mundo-Ocampo M (1991) Heteroderinae, cyst- and non-cyst-forming nematodes. In: Manual of agricultural nematology (ed Nickle WR). Marcel Dekker, Inc., New York, pp 275-362.
- Bardgett RD, Hobbs PJ, Frostegård Å (1996) Changes in soil fungal-bacterial biomass ratios following reductions in the intensity of management of an upland grassland. *Biology and Fertility of Soils* 22, 261-264.
- Barea JM (2000) Rhizosphere and mycorrhiza of field crops. In: Biological Resource Management: Connecting Science and Policy. Springer Verlag, Berlin, pp 81-92.
- Barker KR, Koenning S.R. (1998) Developing sustainable systems for nematode management. *Annual Review of Phytopathology* 36, 165-205.
- Benhamou N, Belanger RR (1998) Benzothiadiazole-mediated induced resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* in Tomato. *Plant Physiology* 118(4), 1203-1212.
- Beßer K, Jarosch B, Langen G, Kogel K (2000) Expression analysis of genes induced in barley after chemical activation reveals distinct disease resistance pathways. *Molecular Plant Pathology* 1(5), 277-286.
- Bird DM, Koltai H (2000) Plant parasitic nematodes: habitats, hormones, and horizontally-acquired genes. *Journal of Plant Growth Regulation* 19(2), 183-194.
- Bongers T (1990) The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14-19.
- Bongers T (1994) De nematoden van Nederland. Konoklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht, 408 pp.
- Bongers T, Ferris H (1999) Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology and Evolution* 14(6), 224-228.
- Brussaard L (1998) Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Applied Soil Ecology* 9, 123-135.

- Byrd DWJ, Kirkpatrick T, Barker KR (1983) An improved technique for clearing and staining plant tissues for detection of nematodes. *Journal of Nematology* 15(1), 142-143.
- Campbell CA, Biederbeck VO, McConkey BG, Curtin D, Zentner RP (1999) Soil quality - Effect of tillage and fallow frequency. Soil organic matter quality as influenced by tillage and fallow frequency in a silt loam in southwestern Saskatchewan. *Soil Biology and Biochemistry* 31(1), 1-7.
- Cheng WX, Johnson DW (1998) Elevated CO₂, rhizosphere processes, and soil organic matter decomposition. *Plant and Soil* 202(2), 167-174.
- Chester KS (1933) The problem of acquired physiological immunity in plants. *The Quarterly Review of Biology* 8(2), 129-154.
- Chinnasri B, Sipes BS, Schmitt DP (2003) Effects of acibenzolar-s-methyl application to *Rothylechus reniformis* and *Meloidogyne javanica*. *Journal of Nematology* 35(1), 110-114.
- Clarke C, Mosse B (1981) Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist* 87, 695-703.
- Cole DL (1999) The efficacy of acibenzolar-S-methyl, an inducer of systemic acquired resistance, against bacterial and fungal diseases of tobacco. *Crop Protection* 18, 267-273.
- Cotrufo MF, Ineson P, Scott Y (1998) Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biology* 4(1), 43-54.
- Coûteaux MM, Bolger T (2000) Interactions between atmospheric CO₂ enrichment and soil fauna. *Plant and Soil* 224, 123-134.
- Crookshanks M, Taylor G, Dolan L (1998) A model system to study the effects of elevated CO₂ on the developmental physiology of roots: the use of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* 49(320), 593-597.
- Dehne HW (1982) Interactions between VAM fungi and plant pathogens. *Phytopathology* 72, 1115-1119.
- Delany TP, Uknes S, Vernooij B, Friedrich L, Weymann K, Negrotto D, Gaffney T, Gut-Rella M, Kessmann H, Ward E, Ryals J (1994) A central role of salicylic acid in plant disease resistance. *Science* 266, 1247-1250.
- Diaz S, Grime JP, Harris J, McPherson E (1993) Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. *Nature* 364, 616-617.
- Djajakirana G, Joergensen RG, Meyer B (1996) Ergosterol and microbial biomass relationship in soil. *Biology and Fertility of Soils* 22(4), 299-304.

- Dunger W (1983) Tiere im Boden. A Ziemsen Verlag, Wittenberg, 280 pp.
- Feldmann F, Boyle C (1998) Concurrent development of arbuscular mycorrhizal colonisation and powdery mildew infection on three *Begonia hiemalis* cultivars. *Journal of Plant Diseases and Protection* 105(2), 121-129.
- Freeman C, Baxter R, Farrar JF, Jones SE, Plum S, Ashendon TW, Stirling C (1998) Could competition between plants and microbes regulate plant nutrition and atmospheric CO₂ concentrations? *The Science of the Total Environment* 220(2-3), 181-184.
- Garland JL, Mills AL (1991) Classification and characterisation of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level-sole-carbon-source utilisation. *Applied and Environmental Microbiology* 57(8), 2351-2359.
- Geiger M, WalchLiu P, Engels C, Harnecker J, Schulze ED, Ludewig F, Sonnewald U, Scheible WR, Stitt M (1998) Enhanced carbon dioxide leads to a modified diurnal rhythm of nitrate reductase activity in older plants, and a large stimulation of nitrate reductase activity and higher levels of amino acids in young tobacco plants. *Plant Cell and Environment* 21(3), 253-268.
- Gill RA, Polley HW, Johnson HB, Anderson LJ, Maherall H, Jackson RB (2002) Nonlinear grassland responses to past and future atmospheric CO₂. *Nature* 417, 279-282.
- Giovannetti M, Mosse B (1980) For measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *The New Phytologist* 84, 489-500.
- Gisi U, Schenker R, Schulin R, Stadelmann FX, Sticher H (1997) *Bodenökologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 350 pp.
- Graedel TE, Crutzen PJ (1994) *Chemie der Atmosphäre - Bedeutung für Klima und Umwelt*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 511 pp.
- Gyllenberg HG, Eklund E (1974) Bacteria. In: *Biology of Plant Litter Decomposition* (eds Dickinson CH, Pugh GJF). Academic Press, London, pp 245-268.
- Haack SK, Garchow H, Klug MJ, Forney LJ (1995) Analysis of factors affecting the accuracy, reproducibility, and interpretation of microbial community carbon source utilisation patterns. *Applied and Environmental Microbiology* 61(4), 1458-1468.
- Hall JL, Williams LE (2000) Assimilate transport and partitioning in fungal biotrophic interactions. *Australian Journal of Plant Physiology* 27(6), 549-560.
- Hammond-Kosack KE, Atkinson HJ, Bowles DJ (1989) Systemic accumulation of novel proteins in the apoplast of the leaves of potato plants following root invasion by the cyst nematode *G. rostochiensis*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 35, 495-506.

- Hanel L (1995) Secondary successional stages of soil nematodes in cambisols of South Bohemia. *Nematologica* 41(2), 197-218.
- Hansen RA, Williams RS, Degenhardt DC, Lincoln DE (2001) Non-litter effects of elevated CO₂ on forest floor microarthropod abundances. *Plant and Soil* 236(2), 139-144.
- Harrison M (1999) Biotrophic interfaces and nutrient transport in plant/fungal symbioses. *Journal of Experimental Botany* 50, 1013-1022.
- Hasky-Günther K, Hoffmann-Hergarten S, Sikora RA (1998) Resistance against the potato cyst nematode *Globodera pallida* systemically induced by the rhizobacteria *Agrobacterium radiobacter* (G12) and *Bacillus sphaericus* (B43). *Fundamental and Applied Nematology* 21(5), 511-517.
- Heal OW, Anderson JM, Swift MJ (1997) Plant litter quality and decomposition: an historical overview. In: *Driven by Nature, Plant Litter Quality and Decomposition* (eds Cadisch G, Giller KE). Cab International, Wallingford, pp 3-30.
- Heath MC (1995) Thoughts on the role and evolution of induced resistance in natural ecosystems, and its relationship to other types of plant defenses against disease. In: *Induced Resistance to Disease in Plants* (eds Hammerschmidt R, Kuc J). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 141-151.
- Heil M (2001) The ecological concept of costs of induced systemic resistance (ISR). *European Journal of Plant Pathology* 107, 137-146.
- Hijwegen T, Termorshuizen AJ (2000) Retarded development of *Verticillium* wilt in eggplant after application of Bion^(R) or Oryzalin^(R). *Journal of Plant Diseases and Protection* 107(3), 267-273.
- Hodda M, Wanless FR (1994) Nematodes from an English chalk grassland: population ecology. *Pedobiologia* 38, 530-545.
- Hoeksema JD, Lussenhop J, Teeri JA (2000) Soil nematodes indicate food web responses to elevated atmospheric CO₂. *Pedobiologia* 44, 725-735.
- Hooper DU, Bignell DE, Brown VK, Brussaard L, Dangerfield JM, Wall DH, Wardle DA, Coleman DC, Giller KE, Lavelle P, van der Putten WH, de Ruiter PC, Rusek J, Silver WL, Tiedje JM, Wolters V (2000) Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks. *BioScience* 50(12), 1049-1061.
- Houghton J (1997) *Globale Erwärmung – Fakten, Gefahren und Lösungswege*. Springer Verlag, Berlin, 230 pp.
- Hu S, Firestone MK, Chapin FS (1999) Soil microbial feedbacks to atmospheric CO₂ enrichment. *Trends in Ecology and Evolution* 14(11), 433-437.

- Hu S, Chapin FS, Firestone MK, Field CB, Chiariello NR (2001) Nitrogen limitation of microbial decomposition in a grassland under elevated CO₂. *Nature* 409(6817), 188-191.
- Hungate BA, Jaeger CH, Gamara G, Chapin FS, Field CB (2000) Soil microbiota in two annual grasslands: responses to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia* 124(4), 589-598.
- Il'inskaya LI, Perekhod EA, G.I. C, Gerasimova NG, Romanenko EN, Zinov'eva SV, Ozeretskivskaya OL (2000) Lipoxygenase activity in plants with induced resistance to diseases. *Russian Journal of Plant Physiology* 47(4), 449-455.
- Ingham ER, Coleman DC, Moore JC (1989) An analysis of food-web structure and function in a shortgrass prairie, a mountain meadow, and a lodgepole pine forest. *Biology and Fertility of Soils* 8, 29-37.
- Joergensen RG (2000) Ergosertol and microbial biomass in the rhizosphere of grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry* 32(5), 647-652.
- Jones TH, Thompson LJ, Lawton JH, Bezemer TM, Bardgett RD, Blackburn TM, Bruce KD, Cannon PF, Hall GS, Hartley SE, Howson G, Jones CG, Kampichler C, Kandeler E, Ritchie DA (1998) Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems. *Science* 280(5362), 441-443.
- Jung C, Wyss U (1999) New approaches to control plant parasitic nematodes. *Applied Microbiology and Biotechnology* 51(4), 439-446.
- Kapulnik Y, Volpin H, Itzhaki H, Ganon D, Galili S, David R, Shaul O, Elad Y, Chet I, Okon Y (1996) Suppression of defence responses in mycorrhizal alfalfa and tobacco roots. *New Phytologist* 133, 59-64.
- Kempster VN, Davies KA, Scott ES (2001) Chemical and biological induction of resistance to the clover cyst nematode (*Heterodera trifolii*) in white clover (*Trifolium repens*). *Nematology* 3(1), 35-43.
- Kessmann H, Staub T, Hofmann C, Maetzke T, Herzog J (1994) Induction of systemic acquired disease resistance in plants by chemicals. *Annual Review of Phytopathology* 32, 439-459.
- Khaliq A, Sanders FE (2000) Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculation on the yield and phosphorus uptake of field grown barley. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1691-1696.
- Kimpinski J, Johnston HW, Sanderson JB (1998) Effects of carbathiin and thiram with propiconazole and aldicarb on grain yield, and on incidence of root rot, leaf blotch, and root lesion nematode in spring wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology* 20, 201-205.

- King JS, Pregitzer KS, Zak DR, Kubiske ME, Holmes WE (2001) Correlation of foliage and litter chemistry of sugar maple, *Acer saccharum*, as affected by elevated CO₂ and varying N availability, and effects on decomposition. *Oikos* 94(3), 403-416.
- Klironomos JN, Rillig MC, Allen MF (1996) Below-ground microbial and microfaunal responses to *Artemisia tridentata* grown under elevated atmospheric CO₂. *Functional Ecology* 10(4), 527-534.
- Klironomos JN, Rillig MC, Allen MF, Zak DR, Kubiske M, Pregitzer KS (1997) Soil fungal-arthropod responses to *Populus tremuloides* grown under enriched atmospheric CO₂ under field conditions. *Global Change Biology* 3(6), 473-478.
- Körner C (2000) Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecological Applications* 10(6), 1590-1619.
- Kormanik PP, Bryan WC, Schultz RC (1980) Procedures and equipment of staining large numbers of plant root samples for endomycorrhizal assay. *Canadian Journal of Microbiology* 26, 536-538.
- Kuc J (2001) Concepts and directions of induced resistance in plants and its application. *European Journal of Plant Pathology* 107(1), 7-12.
- Kunz W, Schurter R, Maetzke T (1997) The chemistry of benzothiadiazole plant activators. *Pesticide Science* 50, 275-282.
- Kutzbach J, Gallimore R, Harrison S, Behling P, Selin R, Laarif F (1998) Climate and biome simulations for the past 21,000 years. *Quaternary Science Reviews* 17(6-7), 473-506.
- Lenz R, Eisenbeis G (2000) Short term effects of different tillage in a sustainable farming system on nematode community structure. *Biology and Fertility of Soils* 31, 237-244.
- Lian B, Zhou X, Miransari M, Smith DL (2000) Effects of salicylic acid on the development and root nodulation of soybean seedlings. *Journal of Agronomy and Crop Science* 185, 187-192.
- Loof PAA (1991) The family Pratylenchidae Thorne, 1949. In: *Manual of Agricultural Nematology* (ed Nickle WR). Marcel Dekker Inc., New York, pp 363-421.
- Lussenhop J, Treonis A, Curtis PS, Teeri JA, Vogel CS (1998) Response of soil biota to elevated atmospheric CO₂ in poplar model systems. *Oecologia* 113(2), 247-251.
- Lyon GD, Newton AC (1997) Do resistance elicitors offer new opportunities in integrated disease control strategies? *Plant Pathology* 46, 636-641.
- Markkola AM, Ohtonen A, AhonenJonnarth U, Ohtonen R (1996) Scots pine responses to CO₂ enrichment. 1. ectomycorrhizal fungi and soil fauna. *Environmental Pollution* 94(3), 309-316.

- Mamilov AS, Dilly OA (2002) Soil microbial eco-physiology as affected by short-term variations in environmental conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 34(9), 1283-1290.
- Mayr C, Miller M, Insam H (1999) Elevated CO₂ alters community-level physiological profiles and enzyme activities in alpine grassland. *Journal of Microbiological Methods* 36, 35-43.
- Melillo JM, McGuire AD, Kicklighter DW, Moore III B, Vorosmarty CJ, Schloss AL (1993) Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363, 234-240.
- Métraux J-P (2001) Systemic acquired resistance and salicylic acid: current state of knowledge. *European Journal of Plant Pathology* 107, 13-18.
- Métraux J-P, Nawrath C, Genoud T (2002) Systemic acquired resistance. *Euphytica* 124(2), 237-243.
- Mohammad MJ, Pan WL, Kennedy AC (1998) Seasonal mycorrhizal colonization of winter wheat and its effect on wheat growth under dryland field conditions. *Mycorrhiza* 8, 139-144.
- Montealegre CM, van Kassel C, Russelle MP, Sadowsky MJ (2002) Changes in microbial activity and composition in a pasture ecosystem exposed to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil* 243(2), 197-207.
- Morris SW, Vernooij B, Titatarn S, Starrett M, Thomas S, Wiltse CC, Frederiksen RA, Bhandhufalck A, Hulbert S, Uknes S (1998) Induced resistance responses in maize. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 11(7), 643-658.
- Newton PCD, Clark H, Bell CC, Glasgow EM, Tate KR, Ross DJ, Yeates GW, Saggart S (1995) Plant growth and soil processes in temperate grassland communities at elevated CO₂. *Journal of Biogeography* 22, 235-240.
- Newton PCD, Clark H, Edwards CR, Ross DJ (2001) Experimental confirmation of ecosystem model predictions comparing transient and equilibrium plant responses to elevated atmospheric CO₂. *Ecology Letters* 4(4), 344-347.
- Niklaus PA (1998) Effects of elevated atmospheric CO₂ on soil microbiota in calcareous grassland. *Global Change Biology* 4(4), 451-458.
- Niklaus PA, Glockler E, Siegwolf R, Korner C (2001) Carbon allocation in calcareous grassland under elevated CO₂: a combined C-13 pulse-labelling/soil physical fractionation study. *Functional Ecology* 15(1), 43-50.
- Niklaus PA, Alpehi J, Ebersberger D, Kampichler C, Kandeler E, Tschirko D (2003) Six years of in situ CO₂ enrichment evoke changes in soil structure and soil boita of nutrient-poor grassland. *Global Change Biology* 9, 585-600.

- Norby RJ, Cotrufo MF (1998) A question of litter quality. *Nature* 396, 17-18.
- Oka Y, Chet I, Spiegel Y (1997) Are pathogenesis-related proteins induced by *Meloidogyne javanica* or *Heterodera avenae* invasion? *Journal of Nematology* 29(4), 501-508.
- Oka Y, Koltai H, Bar-Eyal M, Mor M, Sharon E, Chet I, Spiegel Y (2000) New strategies for the control of plant-parasitic nematodes. *Pest Management Science* 56, 983-988.
- O'Neill EG, Luxmoore RJ, Norby RJ (1987) Elevated atmospheric CO₂ effects on seedling growth, nutrient uptake, and rhizosphere bacterial populations of *Liriodendron tulipifera* L. *Plant and Soil* 104, 3-11.
- Oostendorp M, Kunz W, Dietrich B, Staub T (2001) Induced resistance in plants by chemicals. *European Journal of Plant Pathology* 107, 19-28.
- Owen KJ, Green CD, Derverall BJ (1998) 7th International Congress of Plant Pathology. Edinburgh, UK.
- Paustian K, Andren O, Clarholm M, Hansson A-C, Johansson G, Lagerlöf J, Lindberg T, Pettersson R, Sohlenius B (1990) Carbon and nitrogen budgets of four agroecosystems with annual and perennial crops, with and without N fertilisation. *Journal of Applied Ecology* 27, 60-84.
- Penuelas J, Estiarte M (1998) Can elevated CO₂ affect secondary metabolism and ecosystem function? *Trends in Ecology and Evolution* 13(1), 20-24.
- Pflug A (2001) Determinants of Soil Community Structure and Function in European Coniferous Forests with Particular Emphasis on Collembola. Shaker Verlag, Aachen, 137 pp.
- Rabie GH (1998) Induction of fungal disease resistance in *Vicia faba* by dual inoculation with *Rhizobium leguminosarum* and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycopathologia* 141(3), 159-166.
- Rahimi S, Perry RN, Wright DJ (1996) Identification of pathogenesis-related proteins induced in leaves of potato plants infected with potato cyst nematodes, *Globodera* species. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 49, 49-59.
- Rajapakse S, Miller Jr. JC (1992) Methods for studying vesicular-arbuscular mycorrhizal root colonisation and related root physical properties. In: *Methods in Microbiology* (eds Norris JR, Read DJ, Narra AK). Academic Press, London, pp 450.
- Raynaud D, Jouzel J, Barnola JM, Chappellaz J, Delmas RJ, Lorius C (1993) The ice record of greenhouse gases. *Science* 259, 926-934.
- Rillig MC, Allen MF (1998) Arbuscular mycorrhizae of *Gutierrezia sarothrae* and elevated carbon dioxide: Evidence for shifts in C allocation to and within the mycobiont. *Soil Biology and Biochemistry* 30(14), 2001-2008.

- Rillig MC, Field CB, Allen MF (1999) Soil biota responses to long-term atmospheric CO₂ enrichment in two California annual grasslands. *Oecologia* 119(4), 572-577.
- Rogers GS, Gras PW, Batey IJ, Milham PJ, Payne L, Conroy JP (1998) The influence of atmospheric CO₂ concentration on the protein, starch and mixing properties of wheat flour. *Australian Journal of Plant Physiology* 25(3), 387-393.
- Rogers HH, Runion GB, Krupa SV (1994) Plant response to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environmental Pollution* 83, 155-189.
- Ronn R, Ekelund F, Christensen S (2003) Effect of elevated atmospheric CO₂ on protozoan abundance in soil planted with wheat and on decomposition of wheat roots. *Plant and Soil* 251(1), 13-21.
- Ross AF (1961) Systemic acquired resistance induced by localized virus infection in plants. *Virology* 14, 340-358.
- Ruess W, Mueller K, Knauf-Beiter G, Kunz W, Staub T (1996) Brighton Crop Protection Conference. Brighton, 53-60 pp.
- Runion GB, Curl EA, Rogers HH, Backman PA, Rodriguez-Kabana R, Helms BE (1994) Effect of free-air CO₂ enrichment on microbial populations in the rhizosphere and phyllosphere of cotton. *Agricultural and Forest Meteorology* 70, 117-130.
- Ruzicka S, Edgerton D, Norman M, Hill T (2000) The utility of ergosterol as a bioindicator of fungi in temperate soils. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 989-1005.
- Schimel DS (1995) Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* 1, 77-91.
- Schlesinger WH (1991) Biogeochemistry. An Analysis of Global Change. Academic Press, San Diego, 443 pp.
- Schmidt SW (2003) Ein modulares System zur Untersuchung der Auswirkung von erhöhtem atmosphärischen Kohlendioxid auf Grünland-Ökosysteme. PHD-Thesis, Justus-Liebig-University, Giessen, 249 pp.
- Scurlock JMO, Hall DO (1998) The global carbon sink: a grassland perspective. *Global Change Biology* 4, 229-233.
- Shaul O, Galili S, Volpin H, Ginzberg I, Elad Y, Chet I, Kapulnik Y (1999) Mycorrhiza-induced changes in disease severity and PR protein expression in tobacco leaves. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 12(11), 1000-1007.
- Sijmons PC, Atkinson HJ, Wyss U (1994) Parasitic strategies of root nematodes and associated host cell responses. *Annual Review of Phytopathology* 32, 235-259.

- Sohlenius B, Bostrom S (1999) Effects of global warming on nematode diversity in a swedish trundra soil - a soil transplantation experiment. *Nematology* 1(7-8), 695-709.
- Stadnik MJ, Buchenauer H (1999) Control of wheat diseases by a benzothiadiazole-derivative and modern fungicides. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 106(5), 466-475.
- Steiner U, Schönbeck F (1995) Induced resistance in monocots. In: *Induced Resistance to Disease in Plants* (eds Hammerschmidt R, Kuc J). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 86-110.
- Stenberg M, Stenberg B, Rydberg T (2000) Effects of reduced tillage and liming on microbial activity and soil properties in a weekly-structured soil. *Applied Soil Ecology* 14, 135-145.
- Sticher L, Mauch-Mani B, Métraux JP (1997) Systemic acquired resistance. *Annual Review of Phytopathology* 35, 235-270.
- Sundquist ET (1993) The global carbon dioxide budget. *Science* 259, 934-941.
- Suter D, Frehner M, Fischer BU, Nosberger J, Luscher A (2002) Elevated CO₂ increases carbon allocation to the roots of *Lolium perenne* under free-air CO₂ enrichment but not in a controlled environment. *New Phytologist* 154(1), 65-75.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 372 pp.
- Tamblyn CM, Burke RJ, Cobb AH (1999) SCI pesticides group meeting: systemic acquired resistance. *Pesticide Science* 55, 676-677.
- Thorne G (1961) *Principles of Nematology*. McGraw-Hill Inc., New York, 553 pp.
- Tosi L, Zizzerini A (2000) Interactions between *Plasmopara helianthi*, *Glomus mosseae* and two plant activators in sunflower plants. *European Journal of Plant Pathology* 106(8), 735-744.
- Tuzun S, Kloepper J (1995) Practical application and implementation of induced resistance. In: *Induced Resistance to Disease in Plants* (eds Hammerschmidt R, Kuc J). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 152-168.
- Vahjen W, Munch JC, Tebbe CC (1995) Carbon source utilization of soil extracted microorganisms as a tool to detect the effects of soil supplemented with genetically engineered and non-engineered *Corynebacterium glutamicum* and a recombinant peptide at the community level. *FEMS Microbiology Ecology* 18, 317-328.
- Van Bezooijen J (1999) *Methoden en technieken voor nematologie*. Vakgroep Nematologie, Wageningen, 125 pp.

- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19(6), 703-707.
- van Loon LC, Bakker PAHM, Pieterse CMJ (1998) Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annual Review of Phytopathology* 36, 453-483.
- Vasseur L, Potvin C (1998) Natural pasture community response to enriched carbon dioxide atmosphere. *Plant Ecology* 135(1), 31-41.
- Vernooij B, Friedrich L, Morse A, Reist R, Kolditz-Jawhar R, Ward E, Uknes S, Kessmann H, Ryals J (1994) Salicylic acid is not the translocated signal responsible for inducing systemic acquired resistance but is required in signal transduction. *The Plant Cell* 6(7), 959-965.
- Vierheilig H, Piché Y (1998) A modified procedure for staining arbuscular mycorrhizal fungi in roots. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 161, 601-602.
- Vogt W, Buchenauer H (1997) Enhancement of biological control by combination of antagonistic fluorescent *Pseudomonas* strains and resistance inducers against dumping off powdery mildew in cucumber. *Journal of Plant Diseases and Protection* 104(3), 272-280.
- Wardle DA (2002) *Communities and Ecosystems - linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press, Princeton and Oxford, 392 pp.
- Wasilewska L (1992) Participation of soil nematodes in grass litter decomposition under diverse biocenotic conditions of meadows. *Ekologia Polska* 40(1), 77-100.
- Wharton DA (1986) *A functional biology of nematodes*. Croom Helm, London, 192 pp.
- Whitford WG, Freckman DW, Santos PF, Elkins NZ, Parker LW (1982) The role of nematodes in decomposition in desert ecosystems. In: *Nematodes in Soil Ecosystems*. (ed Freckman DW). University of Texas Press, Austin, pp 98-116.
- Wiemken V, Laczko E, Ineichen K, Boller T (2001) Effects of elevated carbon dioxide and nitrogen fertilization on mycorrhizal fine roots and the soil microbial community in beech-spruce ecosystems on siliceous and calcareous soil. *Microbial Ecology* 42(2), 126-135.
- Wu J, Joergensen RG, Pommerening B, Chaussod R, Brookes PC (1990) Measurement of soil microbial biomass by fumigation-extraction - an automated procedure. *Soil Biology and Biochemistry* 22(8), 1167-1169.
- Yeates GW (1981) Nematode populations in relation to soil environmental factors: a review. *Pedobiologia* 22, 312-338.

- Yeates GW, Bongers T, de Goede RGM, Freckman DW, Georgieva SS (1993) Feeding habits in soil nematode families and genera - an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology* 25(3), 315-331.
- Yeates GW, Tate KR, Newton PCD (1997) Response of the fauna of a grassland soil to doubling of atmospheric carbon dioxide concentration. *Biology and Fertility of Soils* 25(3), 307-315.
- Yeates GW, Newton PCD, Ross DJ (1999) Response of soil nematode fauna to naturally elevated CO₂ levels influenced by soil pattern. *Nematology* 1(3), 285-293.
- Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, Teeri JA, Fogel R, Randlett DL (1993) Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil* 151, 105-117.
- Zak DR, Pregitzer KS, King JS, Holmes WE (2000) Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis. *New Phytologist* 147, 201-222.

ANHANG

LISTEN DER NEMATODENGATTUNGEN

Tabelle A1:

Nematodengattungen aus dem Ackerboden in Rauschholzhausen
(IR-Feldversuch, Kapitel 2.1.1)

Gattung	Familie	Fraßgruppe
Acrobeloides	Cephalobidae	Bakterivore
Alaimus	Alaimidae	Bakterivore
Amplimerlinius	Dolichodoridae	Pflanzenparasiten
Aphelenchoides	Aphelenchoididae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Aphelenchus	Aphelenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Aporcelaimellus	Aporcelaimidae	Omnivore
Basiria	Tylenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Boleodorus	Tylenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Bursilla	Rhabditidae	Bakterivore
Cervidellus	Cephalobidae	Bakterivore
Chiloplacus	Cephalobidae	Bakterivore
Clarkus	Mononchidae	Prädatoren
Coslenchus	Tylenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Ditylenchus	Anguinidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Eudorylaimus	Qudsianematidae	Omnivore
Eumonhystera	Monhysteridae	Bakterivore
Filenchus	Tylenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Helicotylenchus	Hoplolaimidae	Pflanzenparasiten
Laimydorus	Thornenematidae	Omnivore
Mesodorylaimus	Thornenematidae	Omnivore
Mesorhabditis	Rhabditidae	Bakterivore
Miconchus	Anatonchidae	Prädatoren
Miculenchus	Tylenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Monhystera	Monhysteridae	Bakterivore
Neopsilenchus	Tylenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Neothada	Tylenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Panagrolaimus	Panagrolaimidae	Bakterivore
Paramphidelus	Alaimidae	Bakterivore
Paraphelenchus	Aphelenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Paratylenchus	Paratylenchidae	Pflanzenparasiten
Paravulvus	Nygolaimidae	Prädatoren
Plectus	Plectidae	Bakterivore
Pratylenchoides	Pratylenchidae	Pflanzenparasiten
Pratylenchus	Pratylenchidae	Pflanzenparasiten
Pungentus	Nordiidae	Omnivore
Rhabditis	Rhabditidae	Bakterivore
Scutylenchus	Dolichodoridae	Pflanzenparasiten
Seinura	Aphelenchoididae	Prädatoren
Thonus	Qudsianematidae	Omnivore
Thornia	Nordiidae	Omnivore
Tylencholaimus	Leptonchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
Tylenchus	Tylenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
unidentifiziert	Alaimidae	Bakterivore
unidentifiziert	Aphelenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser
unidentifiziert	Monhysteridae	Bakterivore

Fortsetzung Tabelle A1

Gattung	Familie	Fraßgruppe
unidentifiziert	Panagrolaimidae	Bakterivore
unidentifiziert	Plectidae	Bakterivore
unidentifiziert	Pratylenchidae	Pflanzenparasiten
unidentifiziert	Rhabditidae	Bakterivore
unidentifiziert	Thornenematidae	Omnivore
unidentifiziert	Tylenchidae	Hyphen- und Wurzelhaarfresser

Tabelle A2:

Nematodengattungen aus dem Grünlandboden in Linden
(CO₂-Freilandversuch, Kapitel 2.2)

Gattung	Familie	Fraßgruppe
Acrobeles	Cephalobidae	Bakterivore
Acrobeloides	Cephalobidae	Bakterivore
Aglenchus	Tylenchidae	Wurzelhaarfresser
Anatonchus	Anatonchidae	Prädatoren
Aphanolaimus	Halaphanolaimidae	Bakterivore
Aphelenchoides	Aphelenchoididae	Fungivore
Aphelenchus	Aphelenchidae	Fungivore
Aporcelaimellus	Aporcelaimidae	Omnivore
Aprocelaimus	Aporcelaimidae	Omnivore
Aprutides	Aphelenchoididae	Fungivore
Bunonema	Bunonematidae	Bakterivore
Cephalobus	Cephalobidae	Bakterivore
Cervidellus	Cephalobidae	Bakterivore
Chiloplacus	Cephalobidae	Bakterivore
Clarkus	Mononchidae	Prädatoren
Coslenchus	Tylenchidae	Wurzelhaarfresser
Cylindrolaimus	Diplopeltidae	Bakterivore
Diphtherophora	Diphtherophoridae	Fungivore
Diploscapter	Diploscapteridae	Bakterivore
Ditylenchus	Anguinidae	Fungivore
Dorylaimoides	Leptonchidae	Omnivore
Ecumenicus	Dorylaimidae	Omnivore
Eucephalobus	Cephalobidae	Bakterivore
Eudorylaimus	Oudsianematidae	Omnivore
Filenchus	Tylenchidae	Wurzelhaarfresser
Gracilacus	Paratylenchidae	Pflanzenparasiten
Helicotylenchus	Hoplolaimidae	Pflanzenparasiten
Heterocephalobus	Cephalobidae	Bakterivore
Longidorus	Longidoridae	Pflanzenparasiten
Malenchus	Tylenchidae	Wurzelhaarfresser
Meloidogyne	Meloidogynidae	Pflanzenparasiten
Mesodorylaimus	Thornematidae	Omnivore
Metateratocephalus	Teratocephalidae	Bakterivore
Microlaimus	Microlaimidae	Bakterivore
Mylonchulus	Mononchidae	Prädatoren
Oxydirus	Beloniridae	Pflanzenparasiten
Paraphelenchus	Aphelenchidae	Fungivore
Paratylenchus	Paratylenchidae	Pflanzenparasiten
Paraxonchium	Aporcelaimidae	Omnivore
Plectus	Plectidae	Bakterivore
Pratylenchus	Pratylenchidae	Pflanzenparasiten
Prismatolaimus	Prismatolaimidae	Bakterivore
Prodorylaimus	Dorylaimidae	Omnivore
Psilenchus	Psilenchidae	Wurzelhaarfresser
Pungentus	Nordiidae	Omnivore
Rotylenchus	Hoplolaimidae	Pflanzenparasiten
Seinura	Aphelenchoididae	Prädatoren
Teratocephalus	Teratocephalidae	Bakterivore
Tripyla	Tripylidae	Prädatoren
Tylencholaimellus	Leptonchidae	Fungivore
Tylenchus	Tylenchidae	Fungivore
Wilsonema	Plectidae	Bakterivore
Xiphinema	Longidoridae	Pflanzenparasiten

Fortsetzung Tabelle A2

Gattung	Familie	Fraßgruppe
unidentifiziert	Alaimidae	Bakterivore
unidentifiziert	Criconematidae	Pflanzenparasiten
unidentifiziert	Diplogasteridae	Bakterivore
unidentifiziert	Dolichodoridae	Pflanzenparasiten
unidentifiziert	Monhysteridae	Bakterivore
unidentifiziert	Panagrolaimidae	Bakterivore
unidentifiziert	Rhabditidae	Bakterivore

LISTE DER VERÖFFENTLICHUNGEN

- Sonnemann I, Wolters V (in Bearbeitung) The microfood web of grassland soils responds to a moderate increase of atmospheric CO₂.
- Sonnemann I, Streicher NM, Wolters V (in Bearbeitung) Root associated organisms modify the effectiveness of chemically induced resistance in barley.
- Sonnemann I, Finkhäuser K, Wolters V (2002) Does induced resistance in plants affect the belowground community? *Applied Soil Ecology* 21, 179-185.
- Sonnemann I, Finkhäuser K, Wolters V (2001) Effects of induced systemic resistance on the functional diversity of soil biota. In: *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, Band 31 (eds Zotz G, Körner C). Parey Buchverlag, Berlin, p 369.
- Sonnemann I, Dogan H, Klein A, Pieper B, Ekschmitt K, Wolter V (1999) Response of soil microflora to changes in nematode abundance - evidence for large scale effects in grassland soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 162, 385-391.

LEBENS LAUF

Persönliche Daten

Ilja Sonnemann
Banater Weg 4, D-35452 Heuchelheim
geboren in Wittingen am 18.07.68

Bildungsgang

- 1988: Abitur am Otto-Hahn Gymnasium in Gifhorn
- 1988-1990: Ausbildung zur biologisch technischen Assistentin (BTA)
an der Berufsfachschule Chemie u. Pharmazie Dr. von Morgenstern
in Braunschweig
Abschluss: staatlich geprüfte BTA
- 1990-1997: Studium der Biologie an der Justus-Liebig-Universität Gießen
Abschluss: Biologie-Diplom
Thema der Diplomarbeit: Experimente zum Einfluss freilebender Nematoden
auf Bodenmikroorganismen durch Grazing und Inokulation
- 1997-2003: Promotion an der Justus-Liebig-Universität Gießen
Thema der Dissertation: Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenlebewelt
- Pflanzengesundheit und Ökosystemfunktionen -

Wissenschaftliche Tätigkeit

- 1997-2003: Tätigkeit als wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für
Allgemeine und Spezielle Zoologie der Justus-Liebig-Universität Gießen

DANKSAGUNG

Viele Personen haben mir während meiner Promotion geholfen – durch tatkräftige Unterstützung, Ratschläge und seelisch-moralischen Beistand. Besonders bedanken möchte ich mich bei:

Prof. Dr. Volkmar Wolters	für die Unterstützung dieser Arbeit und die zeitintensiven Diskussionen
Prof. Dr. Dr. h. c. Hans-Jürgen Jäger	für die Übernahme des Zweit-Gutachtens
Kerstin Finkhäuser und Nele Streicher	die im Rahmen ihrer Diplomarbeiten mit mir an der induzierten Resistenz arbeiteten für unsere gute Zusammenarbeit und dafür, dass sie mir die Fotos zur Verfügung stellten
Oliver Fox, Silke Vetter und Jana Sonnemann	für das konstruktive Korrekturlesen des Manuskripts
René Kristen den Mitgliedern der AG Tierökologie	für die Tips zur Bearbeitung der Fotos die mir die Arbeit und auch die Arbeitspausen so angenehm gemacht haben und mich mit Rat und Tat unterstützten
den Mitarbeitern der Resistenz-Forschergruppe, vor allem Dr. Achim Wiese	für die Informationen und geduldigen Erklärungen zu allem was im weitesten Sinne mit Pflanzen zu tun hat, Achim Wiese danke ich zusätzlich für die Durchführung der Western-Blot Analyse
den Mitarbeitern des Instituts für Pflanzenökologie, vor allem Dr. Claudia Kammann	für die gute Zusammenarbeit auf der Forschungsstation Linden und für den Platz in ihrem Gewächshaus
Dr. Lothar Behle-Schalk und den Mitarbeitern des Versuchsgutes Rauschholzhausen	für die Betreuung der Versuchsfläche in Rauschholzhausen
Dr. Peter Nagy von der Oak Association for Nature Conservation in Gödöllő, Ungarn	für die informative und erheiternde e-mail Korrespondenz über Freud und Leid des Forschers im allgemeinen und des Nematologen im besonderen
Dr. Hans Jürgen Rumpenhorst von der BBA Münster	für den telefonischen Schnellkurs zu den Hälter-ungsvorlieben pflanzenparasitärer Nematoden und für das <i>Heterodera</i> -Inokulat
Dr. Carolin Grotkass vom Institut für Pflanzenkultur	die das Mykorrhiza-Inokulat zur Verfügung stellte